



抑制性自突触诱发耦合Morris–Lecar神经元电活动的超前同步

丁学利 古华光 贾冰 李玉叶

**Anticipated synchronization of electrical activity induced by inhibitory autapse in coupled Morris–Lecar neuron model**

Ding Xue-Li Gu Hua-Guang Jia Bing Li Yu-Ye

引用信息 Citation: *Acta Physica Sinica*, 70, 218701 (2021) DOI: 10.7498/aps.70.20210912

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.7498/aps.70.20210912>

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

兴奋性自突触引起神经簇放电频率降低或增加的非线性机制

Nonlinear mechanism of excitatory autapse-induced reduction or enhancement of firing frequency of neuronal bursting

物理学报. 2020, 69(9): 090502 <https://doi.org/10.7498/aps.69.20191709>

利用相位响应曲线解释抑制性反馈增强神经电活动

Explanation to negative feedback induced-enhancement of neural electronic activities with phase response curve

物理学报. 2019, 68(18): 180502 <https://doi.org/10.7498/aps.68.20190197>

快自突触反馈诱发混合簇放电的反常变化及分岔机制

Fast autaptic feedback induced-paradoxical changes of mixed-mode bursting and bifurcation mechanism

物理学报. 2021, 70(17): 170501 <https://doi.org/10.7498/aps.70.20210208>

兴奋性作用诱发神经簇放电个数不增反降的分岔机制

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

物理学报. 2018, 67(24): 240502 <https://doi.org/10.7498/aps.67.20181675>

化学自突触的电导扰动诱导相干或随机双共振现象

Coherent or stochastic bi-resonance induced by conductance disturbance of chemical autapse

物理学报. 2020, 69(23): 230501 <https://doi.org/10.7498/aps.69.20200856>

基于抑制性突触可塑性的神经元放电率自稳态机制

Neural firing rate homeostasis via inhibitory synaptic plasticity

物理学报. 2019, 68(7): 078701 <https://doi.org/10.7498/aps.68.20182234>

# 抑制性自突触诱发耦合 Morris-Lecar 神经元电活动的超前同步\*

丁学利<sup>1)</sup> 古华光<sup>2)†</sup> 贾冰<sup>2)</sup> 李玉叶<sup>3)</sup>

1) (阜阳职业技术学院基础教学部, 阜阳 236031)

2) (同济大学航空航天与力学学院, 上海 200092)

3) (赤峰学院数学与计算机科学学院, 赤峰 024000)

(2021年5月14日收到; 2021年6月18日收到修改稿)

超前同步 (anticipated synchronization, AS) 是一种普遍存在的违反直觉的非线性行为: 被驱动系统的响应会早于驱动出现, 在神经系统的实验中也被发现. 本研究揭示了抑制性自突触诱发 Morris-Lecar 神经元模型产生 AS, 给出了产生 AS 的条件. 在单向兴奋性驱动的双神经元耦合系统, 无论神经元是 I 型兴奋性还是 II 型兴奋性, 都只会产生驱动行为在响应之前的滞后同步 (delayed synchronization, DS). 在被驱动神经元引入抑制性自突触, II 型兴奋性神经元构成的耦合系统会表现出驱动在响应之后的 AS; 随着自突触电导的增大, DS 会转迁到 AS; 而 I 型兴奋性神经元构成的耦合系统则只会产生 DS. 进一步, 提示了 AS 产生与不产生分别与 II 型和 I 型兴奋性神经元的放电响应特性有关: II 型神经元在抑制性脉冲刺激下放电提前而 I 型兴奋性神经元不易产生放电提前. 研究结果给出了抑制性自反馈诱发 AS 的神经元的兴奋性类型, 有助于理解违反直觉的动力学行为——AS, 给出了调控 AS 的可能手段, 为进一步研究 AS 提供了方向.

**关键词:** 超前同步, 兴奋性, 分岔, 抑制性自突触

**PACS:** 87.19.lm, 05.45.Xt, 05.45.-a

**DOI:** 10.7498/aps.70.20210912

## 1 引言

同步现象<sup>[1,2]</sup>在物理和生物等系统中已经被广泛地研究, 如完全同步、相位同步、滞后同步 (delayed synchronization, DS) 和广义同步, 及同相同步和反相同步, 乃至混沌同步和“超前同步” (anticipated synchronization, AS)<sup>[3]</sup>等. AS 是一种违反直觉的同步行为: 对于单向耦合的驱动和被驱动系统 (两个系统相同), 如果对被驱动系统施加含有时滞的自反馈, 被驱动系统的响应就会发生在驱动系统的驱动之前. 这与被驱动系统的响应应该

出现在驱动系统的刺激之后的常规概念不同. 近期, 神经系统的众多违反直觉的非线性现象及动力学机制被广泛研究<sup>[4-8]</sup>, 拓展了非线性动力学的内涵. 揭示 AS 这一违反直觉的非线性行为的特征和机制, 也是亟待解决的科学问题.

能产生 AS 的单向耦合的两个相同的动力系统<sup>[3,9-12]</sup>的数学模型如下:

$$\frac{dS}{dt} = f(S(t)), \quad (1)$$

$$\frac{dR}{dt} = f(R(t)) + KS(t), \quad (2)$$

方程 (1) 对应驱动系统, 其中  $S$  为系统的变量,

\* 国家自然科学基金地区科学基金 (批准号: 11762001)、国家自然科学基金 (批准号: 12072236, 11872276)、安徽省高校优秀青年人才支持计划 (批准号: gxyqZD2020077) 和内蒙古自治区高校青年科技人才项目 (批准号: NJYT-20-A09) 资助的课题.

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

$f(\cdot)$ 为系统的演化函数. 方程 (2) 等号右侧第 1 项对应被驱动系统, 其中  $R$  为系统的变量,  $f(\cdot)$  为系统的演化函数; 方程 (2) 等号右侧第 2 项对应驱动系统对被驱动系统的单向耦合或激励 ( $K$  是耦合矩阵). 如果在耦合中引入被驱动系统的自反馈延迟调控  $KR(t - t_s)$ ,  $t_s$  代表时滞, 则耦合系统变为

$$\frac{dS}{dt} = f(S(t)), \quad (3)$$

$$\frac{dR}{dt} = f(R(t)) + K[S(t) - R(t - t_s)], \quad (4)$$

若耦合系统 (3) 和 (4) 出现  $R(t) = S(t + t_s)$  的解 ( $t_s > 0$ ), 就意味着出现了 AS 现象. 这是因为  $R(t) = S(t + t_s)$  ( $t_s > 0$ ) 说明行为  $R$  在被驱动系统的  $t$  时刻出现, 而在驱动系统则是在  $t + t_s$  时刻出现, 意味着驱动系统的行为  $R$  提前传递到了被驱动系统. 因此, AS 是一种违反直觉的非线性行为. AS 现象在很多理论和实验研究中得到了验证 [3,9-39]. 例如, 在单向耦合的半导体激光器延迟光电反馈的实验中, 不同的传输时间和反馈延迟时间, 激光器可以出现 AS 或 DS 现象 [13]. DS 就是被驱动系统的响应出现在激励之后的同步行为.

在神经元理论模型的研究中也发现了 AS 现象. 单向耦合的两个 FitzHugh-Nagumo 神经元模型, 在 1 个共同的非周期激励下实现了 AS, 即使受到了白噪声激励, AS 仍然存在 [14]. 在由兴奋性突触耦合的 Hodgkin-Huxley 神经元模型中, 也发现了 AS 的存在, 膜电位的去极化水平决定了激励和响应间的相位差 [15]. 在两个 Hodgkin-Huxley 神经元模型经由单向化学突触耦合构成的驱动-被驱动结构中, 引入 1 个中间神经元、且该中间神经元介导的延迟负反馈会作用到被驱动系统, 当被驱动系统的频率大于驱动系统的频率时, 该三神经元模型可以表现出 AS. 进一步, 揭示了抑制性突触电导对从 DS 到 AS 的转迁过程中起到重要作用 [16]. 研究还表明, AS 对噪声 [17] 和 spike-timing 依赖的突触可塑性 [18] 具有鲁棒性. 在具有突触时滞和记忆效应的两个 Rulkov 映射神经元模型也发现了 AS [19]. 两个单向耦合的 Hindmarsh-Rose 神经元模型, 当被驱动神经元的平均放电频率略大于驱动神经元的平均放电频率时, 也存在 AS [20]. 最近, 在两个完全相同的 Izhikevich 神经元模型单向兴奋性驱动构成的系统中, 当被驱动神经元引入抑制性自突触后, 会诱发 AS, 就是被驱动神经元的动作电位会出现在驱动神经元的之前, 并且时间间隔是稳

定的 [21]. 当抑制性自突触电导增大时, 通常会发生在 DS (被驱动神经元的动作电位会出现在驱动神经元的之后) 到 AS 的转迁. 当模型参数在生理范围内变化时, 这种现象是鲁棒的. 当兴奋性耦合较小且抑制性自突触电导较大时, 系统会出现相位漂移 (phase-drift, PD) 现象, 就是驱动神经元和被驱动神经元的动作电位的先后顺序和时间间隔不稳定的现象. 除了理论研究, AS 在视觉认知实验的脑电中被发现. 猴的认知实验和人的视觉刺激-运动或意识反应的认知任务实验中, 发现了脑电存在 AS [22-25]. 脑区间的信息流是从后顶叶皮质 (驱动) 到初级运动皮层和初级体感皮层 (被驱动), 但是后顶叶皮质脑电却发生在初级运动皮层和初级体感皮层的脑电之前 (脑电主频出现负相位差). 该研究用电极同步记录脑的不同部位的脑电、对任意两个电极之间的脑电进行 Granger 因果分析和频谱分析获得结果.

在神经元的理论研究中, AS 与抑制性作用包括抑制性自突触建立了联系 [21]. 在单向兴奋性耦合的双神经元系统, 被驱动神经元引入抑制性自突触, 被驱动神经元的放电提前到驱动神经元的放电之前, 引起的响应早于刺激的 AS [21] 现象. 但是, 对于抑制性作用比如抑制性自突触诱发的 AS 的动力学机制, 尚缺乏全面和深入理解解释, 比如, 什么动力学性质的神经元可以产生 AS? 实际上, AS 是放电的相位变化的问题, 抑制性自突触诱发 AS 就是抑制性自突触电流的作用会引起放电提前. 而最近的研究 [5] 发现抑制性刺激下 II 型兴奋性/Hopf 分岔的神经元放电能够提前. 因此, 假若抑制性刺激不能诱发 I 型兴奋性/不变圆上的鞍结分岔的神经元放电提前, 则神经元的 II 型兴奋性可能是抑制性自突触诱发 AS 的动力学机制. 本文立足于回答这一问题.

基于上述分析和认识, 本文选取具有 I, II 型兴奋性的 Morris-Lecar (ML) 模型, 研究抑制性自突触诱发 ML 模型的 AS 的特征以及 AS 产生的神经元的兴奋性类型. 结果发现, 对 II 型兴奋性神经元, 抑制性作用能够引起放电提前, 而抑制性自突触确实能诱发 AS, 并获得 AS 存在的参数区间; 而对 I 型兴奋性神经元, 抑制性作用不易诱发单神经元放电提前, 抑制性自突触也不能诱发耦合神经元的 AS. 该结果揭示了抑制性作用诱发的违反直觉的动力学行为——AS 的动力学特征, 给出了 AS 产生的神经元的兴奋性条件, 为进一步研究神经系

统的 AS 指明了方向, 为认识和调控神经系统的 AS 现象奠定了基础.

## 2 神经元模型

### 2.1 Morris-Lecar 模型

ML 模型是研究神经元 I, II 型兴奋性的常用模型. 本文研究的神经元耦合系统是由两个相同的 ML 神经元模型组成, 其 ML 单神经模型 [5,40,41] 为

$$C \frac{dV}{dt} = -g_{Ca}m_{\infty}(V)(V - V_{Ca}) - g_K w(V - V_K) - g_L(V - V_L) + I_{app}, \quad (5)$$

$$\frac{dw}{dt} = \phi \frac{w_{\infty}(V) - w}{\tau_w(V)}, \quad (6)$$

其中,  $V$  和  $w$  分别为膜电压和激活变量;  $C$  为膜电容; (5) 式等号右边第 1—4 项分别为钙电流、钾电流、漏电流和外激励电流  $I_{app}$ ; 钙电流的最大电导和反转电位分别为  $g_{Ca}$  和  $V_{Ca}$ ; 钾电流的最大电导和反转电位分别为  $g_K$  和  $V_K$ ; 漏电流的最大电导和反转电位分别为  $g_L$  和  $V_L$ ; ML 模型中与电压相关的速率常数为

$$m_{\infty}(V) = 0.5 \left[ 1 + \tanh \left( \frac{V - V_1}{V_2} \right) \right],$$

$$w_{\infty}(V) = 0.5 \left[ 1 + \tanh \left( \frac{V - V_3}{V_4} \right) \right],$$

$$\tau_w(V) = \left[ \cosh \left( \frac{V - V_3}{2V_4} \right) \right]^{-1},$$

$V_1 - V_4$  为拟合参数;  $\phi$  为时间尺度比率. 由于在不同参数下, ML 模型会表现出不同的放电行为. 本文选取能表现 I, II 型兴奋性特点的参数, 如表 1 所列.

### 2.2 突触动力学

由两个相同的 ML 神经元模型和化学突触组成的耦合系统, 其驱动 (S) 神经元的脉冲活动由下面的方程描述:

$$C \frac{dV_S}{dt} = -g_{Ca}m_{\infty}(V_S)(V_S - V_{Ca}) - g_K w_S(V_S - V_K) - g_L(V_S - V_L) + I_{app}, \quad (7)$$

$$\frac{dw_S}{dt} = \phi \frac{w_{\infty}(V_S) - w_S}{\tau_w(V_S)}. \quad (8)$$

被驱动 (R) 神经元与驱动神经元有类似的方程, 但

表 1 ML 模型的参数值

| Table 1. Parameter values of ML model.      |          |          |
|---|----------|----------|
| 参数  | 第1组      | 第2组      |
| $C / (\mu\text{F}\cdot\text{cm}^{-2})$      | 5        | 20       |
| $g_{Ca} / (\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-2})$ | 4        | 4        |
| $V_{Ca} / \text{mV}$                        | 120      | 120      |
| $g_K / (\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-2})$    | 8        | 8        |
| $V_K / \text{mV}$                           | -80      | -84      |
| $g_L / (\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-2})$    | 2        | 2        |
| $V_L / \text{mV}$                           | -60      | -60      |
| $V_1 / \text{mV}$                           | -1.2     | -1.2     |
| $V_2 / \text{mV}$                           | 18       | 18       |
| $V_3 / \text{mV}$                           | 4        | 12       |
| $V_4 / \text{mV}$                           | 17.4     | 17.4     |
| $\phi$                                      | 0.066667 | 0.066667 |

还有两个突触电流, 分别是来源于驱动神经元的兴奋性突触电流 ( $I_E$ ) 和自身的抑制性自突触电流 ( $I_I$ ), 具体方程如下:

$$C \frac{dV_R}{dt} = -g_{Ca}m_{\infty}(V_R)(V_R - V_{Ca}) - g_K w_R(V_R - V_K) - g_L(V_R - V_L) + I_{app} + I_E + I_I, \quad (9)$$

$$\frac{dw_R}{dt} = \phi \frac{w_{\infty}(V_R) - w_R}{\tau_w(V_R)}, \quad (10)$$

其中, 来源于 S 神经元兴奋性突触电流为

$$I_E = g_E r_E (E_E - V_R), \quad (11)$$

而来源于自身的抑制性自突触电流为

$$I_I = g_I r_I (E_I - V_R). \quad (12)$$

这里,  $g_E$  和  $g_I$  分别是兴奋性突触电导和抑制性自突触电导,  $E_E$  和  $E_I$  分别是兴奋性突触和抑制性自突触的反转电位. 变量  $r_i$  ( $i = E, I$ ) 为突触受体, 其一阶动力学模型如下 [21]:

$$\frac{dr_E}{dt} = \alpha_E [T] (1 - r_E) - \beta_E r_E, \quad (13)$$

$$\frac{dr_I}{dt} = \alpha_I [T] (1 - r_I) - \beta_I r_I, \quad (14)$$

式中,  $\alpha_i$  和  $\beta_i$  ( $i = E, I$ ) 是速率常数,  $[T]$  是突触间隙内的神经递质浓度, 其为依赖于突触前电位  $V_{pre}$  的函数,

$$[T](V_{pre}) = \frac{T_{max}}{1 + e^{[-(V_{pre} - V_p)/K_p]}}, \quad (15)$$

其中,  $T_{max}$  是  $[T]$  的最大值,  $K_p$  表示 sigmoid 函数的陡度,  $V_p$  为函数处于半激活时的值.  $\alpha_E$ ,  $\beta_E$ ,  $\alpha_I$  和  $\beta_I$  是速率常数. 突触电流的参数设置如表 2 所列,

其中第 1 组参数与 ML 模型的 II 型兴奋性参数 (表 1 的第 1 组参数) 匹配使用; 第 2 组参数与 ML 模型的 I 型兴奋性参数 (表 1 的第 2 组参数) 匹配使用.

表 2 突触的参数值

Table 2. Parameter values of synapse.

| 参数   | 第1组  | 第2组  |
|--|------|------|
| $T_{\max} / \text{mM}^{-1}$                        | 1    | 1    |
| $V_p / \text{mV}$                                  | 30   | 20   |
| $K_p / \text{mV}$                                  | 5    | 0.8  |
| $E_E / \text{mV}$                                  | 45   | 35   |
| $E_I / \text{mV}$                                  | -60  | -50  |
| $\alpha_E / (\text{mM}^{-1} \cdot \text{ms}^{-1})$ | 0.1  | 0.8  |
| $\beta_E / \text{ms}^{-1}$                         | 0.5  | 1    |
| $\alpha_I / (\text{mM}^{-1} \cdot \text{ms}^{-1})$ | 0.1  | 0.05 |
| $\beta_I / \text{ms}^{-1}$                         | 0.18 | 1    |

### 3 结果

#### 3.1 II 型兴奋性神经元

##### 3.1.1 抑制性刺激可以诱发对应 II 型兴奋性的放电提前

单神经元的 ML 模型在表 1 的第 1 组参数下, 存在极限环的鞍结分岔 ( $I_{\text{app}} \approx 44.65 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ ) 和亚临界 Hopf 分岔 ( $I_{\text{app}} \approx 45.2335 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ ), 对应着神经元的 II 型兴奋性. 本文选取  $I_{\text{app}} = 46 \mu\text{A}/\text{cm}^2$  的稳定放电, 此时放电周期  $T_0 \approx 52.87 \text{ ms}$ .

相位响应曲线<sup>[5,41-43]</sup> (phase response curve, PRC), 可用来描述兴奋性和抑制性脉冲如何调控神经元的放电相位, 其定义如下:

$$\Delta(t_d) = (T_0 - T_1) / T_0, \quad (16)$$

其中,  $T_0$  为没受外激励时稳定的放电周期;  $t_d$  为外激励从峰值时刻到开始作用时刻的时间;  $T_1$  为受外激励后峰值出现的时刻 (图 1(a)). 例如, 在 ML 模型的 II 型兴奋性参数下, 无外激励刺激的放电 (图 1(a) 黑线) 周期  $T_0 \approx 52.87 \text{ ms}$ . 在  $t_d = 20 \text{ ms}$  处, 施加负向方波脉冲刺激 (幅值  $A = -7 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ , 宽度  $d = 4 \text{ ms}$ ), 扰动后的  $T_1 \approx 51.69 \text{ ms}$  (图 1(a) 红线). 由 (16) 式计算得  $\Delta(20) \approx 0.0223 > 0$ , 说明扰动后的放电提前. 按此方法计算不同  $t_d$  的  $\Delta$ , 则可得 PRC (图 1(b) 红色点线). 从图 1(b) 可知, 在相同的抑制性方波脉冲宽度 ( $d = 4 \text{ ms}$ ) 下, 不同的幅值 ( $A = -3, -5, -6, -7 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ ) 下对应的 PRC

具有相同的性质. 当  $27.36 \text{ ms} < t_d < 52.73 \text{ ms}$  时,  $\Delta < 0$ , 扰动后的放电延后; 当  $0 < t_d < 27.36 \text{ ms}$  时,  $\Delta > 0$ , 扰动后的放电提前. 图 1(c) 是图 1(b) 的局部放大图, 其中  $\Delta > 0$  的最大幅值达到  $10^{-2}$  量级.

图 1(a) 中放电提前也可以利用  $V$ - $dV/dt$  相平面进行分析, 如图 1(d)–(f) 所示. 在图 1(d) 中, 红线对应图 1(a) 中有抑制脉冲刺激的放电在 ( $V$ ,  $dV/dt$ ) 平面内的轨迹, 对应的时间是从刺激开始到动作电位峰值; 黑线对应图 1(a) 中没有抑制脉冲刺激的放电在 ( $V$ ,  $dV/dt$ ) 平面内的轨迹, 对应的时间是从刺激开始到动作电位峰值. 图 1(e) 和图 1(f) 为图 1(d) 在不同部位的放大. 刺激结束时刻对应着  $dV/dt$  的正向的突然变化, 如图 1(e) 中的箭头所示. 刺激结束后到动作电位峰值, 红线总在黑线之上, 如图 1(d)–(f) 所示. 这说明相同的  $V$  值下, 刺激后的  $dV/dt$  值总大于刺激前, 因此, 刺激后的动作电位峰值会提前.

##### 3.1.2 耦合神经元模型可以产生 DS, AS 和 PD

首先用 ML 模型 II 型兴奋性的参数 (表 1 和表 2 的第 1 组参数), 探索 DS, AS 和 PD 的现象. 抑制性自突触电导固定为  $g_I = 0.3 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ , 在不同的兴奋性电导值  $g_E$  下, 模型可以表现出如图 2 所示的不同同步行为. 为了描述每个现象, 定义  $t_i^S$  为驱动神经元的膜电位在第  $i$  个周期 (即第  $i$  个峰时) 的时间, 而  $t_i^R$  为对应的被驱动神经元的峰值时间. S 和 R 神经元之间的尖峰计时差  $\tau$  定义为

$$\tau_i = t_i^R - t_i^S, \quad (17)$$

根据  $\tau_i$  随着  $i$  增大表现出的不同动力学性质来区分 DS, AS 和 PD.

如果  $\tau_i$  随着  $i$  的增大收敛到一个正的常数  $\tau$  时, 即  $\tau > 0$ , 则系统表现 DS, 如图 2(a1) 所示 ( $g_E = 1.8 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ). 从起始到达稳态, 驱动神经元放电 (黑) 在前、被驱动神经元放电 (红) 在后. 图 2(a1) 中有 1 个时间的间断符. 随着时间的演化和  $i$  的增大,  $\tau_i$  逐步降低, 最终收敛到 1 个稳态正值  $\tau \approx 0.82 \text{ ms}$ , 如图 2(a2) 所示, 上横坐标代表时间, 下横坐标代表第  $i$  个放电周期.

如果  $\tau_i$  随着  $i$  的增大收敛到 1 个负的常数  $\tau$  时, 即  $\tau < 0$ , 则发生 AS. 放电起始时是驱动神经元放电 (黑) 在前、被驱动神经元放电 (红) 在后, 经过一段时间的演化 (间断符所示), 变为驱动神经元

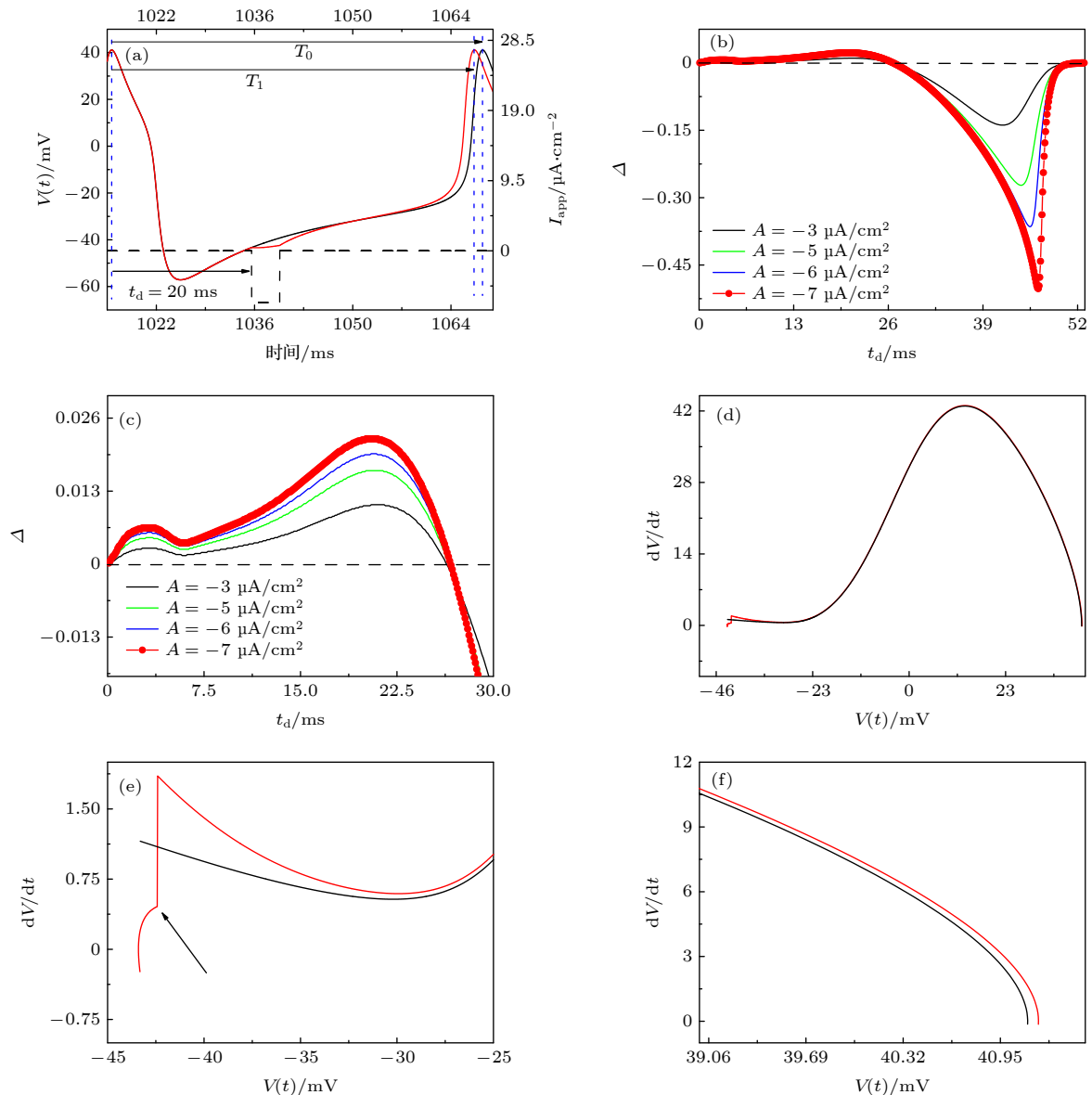


图 1 II 型兴奋性 ML 模型在抑制性刺激下的放电 (a) 与无刺激的放电 (黑线) 相比, 负向方波脉冲 (虚线, 幅值  $A = -7 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ , 宽度  $d = 4 \text{ ms}$ ) 诱发的放电 (红线) 提前; (b) 不同的负向方波脉冲 (宽度  $d = 4 \text{ ms}$ ) 诱发的 PRC; (c) 图 (b) 的局部放大图; (d) 黑线和红线分别对应图 (a) 的黑线和红线 ( $V, dV/dt$ ) 的相轨迹, 从脉冲刺激结束到各自的动作电位峰值; (e) 图 (d) 的局部放大图 (从脉冲刺激开始到  $V = -20 \text{ mV}$ , 箭头代表刺激结束); (f) 图 (d) 的局部放大图 (动作电位峰值前)

Fig. 1. Firing of ML model with type II excitability under the action of inhibitory stimulation: (a) Compared with no stimulations (black solid line), firing (red line) induced by negative square pulse (dashed line, amplitude  $A = -7 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ , width  $d = 4 \text{ ms}$ ) is earlier; (b) PRC induced by negative square pulses with different strengths (width  $d = 4 \text{ ms}$ ); (c) locally enlargement of panel (b); (d) black and red curve correspond to trajectory in ( $V, dV/dt$ ) plane of black and red curve of panel (a), respectively (from begging time of the pulse stimulation to peak of the action potential); (e) enlargement of panel (d) (from begging time of the pulse stimulation to  $-20 \text{ mV}$ ); (f) enlargement of panel (d) (phase before the peak of action potential).

放电 (黑) 在后、被驱动神经元放电 (红) 在前, 如图 2(b1) 所示 ( $g_E = 0.1 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ )。相应地, 随着时间的演化和  $i$  的增大,  $\tau_i$  从正值逐步降低变为负值、最后收敛到 1 个稳态负值  $\tau \approx -11.21 \text{ ms}$ , 如图 2(b2) 所示, 上横坐标代表时间, 下横坐标代表  $i$ 。

如果  $\tau_i$  没有收敛到 1 个固定的值, 该系统处于 PD 状态, 如图 2(c1) 和图 2(c2) ( $g_E = 0.03 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ) 所示。  $\tau_i$  的变化随着时间表现出周期性, 1 个周期内的  $\tau_i$  从约  $28.62 \text{ ms}$  降低到约  $-23.91 \text{ ms}$ 。该降低是由抑制性自突触引起放电提前引起的。

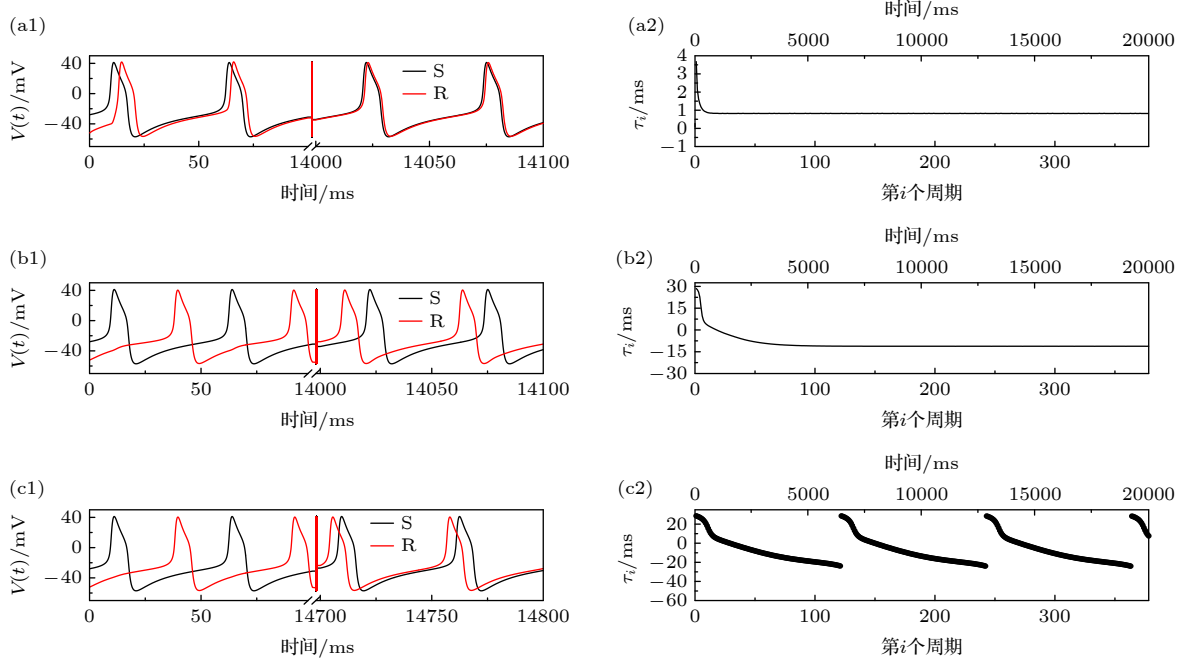


图 2 抑制性自突触诱发 II 型兴奋性 ML 神经元模型产生的 3 种动力学行为 ( $g_I = 0.3 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ). DS ( $g_E = 1.8 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ): (a1) 驱动 (黑) 和被驱动 (红) 神经元的膜电位; (a2) 两神经元放电时间间隔的变化. AS ( $g_E = 0.1 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ): (b1) 驱动 (黑) 和被驱动 (红) 神经元的膜电位; (b2) 两神经元放电时间间隔的变化. PD ( $g_E = 0.03 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ): (c1) 驱动 (黑) 和被驱动 (红) 神经元的膜电位; (c2) 两神经元放电时间间隔的变化

Fig. 2. Three dynamic behaviors induced by inhibitory autapse ( $g_I = 0.3 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ) in the ML neuron model with type II excitability. DS ( $g_E = 1.8 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ): (a1) Membrane potential of driving (black) and driven (red) neurons; (a2) change of time interval between spikes of two neurons. AS ( $g_E = 0.1 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ): (b1) Membrane potential of driving (black) and driven (red) neurons; (b2) change of time interval between spikes of two neurons. PD ( $g_E = 0.03 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ): (c1) Membrane potential of driving (black) and driven (red) neurons; (c2) change of time interval between spikes of two neurons.

### 3.1.3 没有抑制性自突触耦合神经元不产生 AS

ML 模型在 II 型兴奋性的参数 (表 1 和表 2 的第 1 组参数) 下, 若抑制性自突触电导设为  $g_I =$

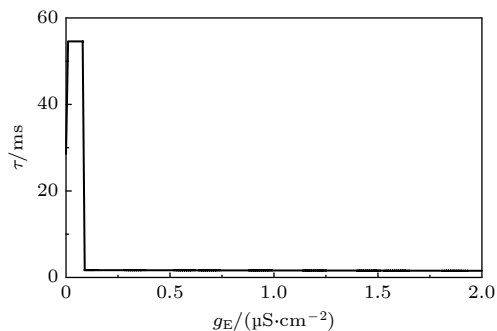


图 3 单向耦合 II 型兴奋性 ML 模型在没有抑制性自突触 ( $g_I = 0$ ) 时产生 DS (两神经元放电时差在不同兴奋性电导下大于 0, 即  $\tau > 0$ )

Fig. 3. DS of type II ML model with unidirectional excitatory coupling and without inhibitory autapse ( $g_I = 0$ ) (time interval between spikes of the two neurons is larger than 0 at different values of conductance of excitatory synapse, i.e.  $\tau > 0$ ).

$0 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ , 则随着兴奋性突触电导值  $g_E$  的增加,  $\tau$  始终大于 0, 如图 3 所示. 说明在没有抑制性刺激耦合的神经元将不会产生 AS.

### 3.1.4 引入抑制性自突触后耦合神经元产生 AS

对被驱动神经元引入抑制性自突触, 会引起 AS ( $\tau < 0$ ), 如图 4 所示. 红线和蓝线分别表示固定  $g_I = 0.8 \mu\text{S}/\text{cm}^2$  和  $g_I = 1.5 \mu\text{S}/\text{cm}^2$  时产生 AS, 小于三角符号标记的  $g_E$  范围代表 PD.  $g_I$  越大,  $\tau$  的绝对值越大. 黑线代表  $g_I = 0.2 \mu\text{S}/\text{cm}^2$  时, 随着  $g_E$  的增大, AS 可以变为 DS ( $\tau > 0$ ); 而随着  $g_E$  的降低, AS 变为 PD (位于三角符号标记以左).

### 3.1.5 在 ( $g_I, g_E$ ) 平面上, AS 位于 DS 和 PD 之间

为了全面地展示兴奋性单向耦合的 II 型兴奋性 ML 模型产生 AS, DS 和 PD 参数的范围, 图 5 给出了两神经元放电时间间隔  $\tau$  在参数空间 ( $g_I, g_E$ ) 的分布. 图 5(a) 的红色区域表示 DS ( $\tau > 0$ ), 绿色

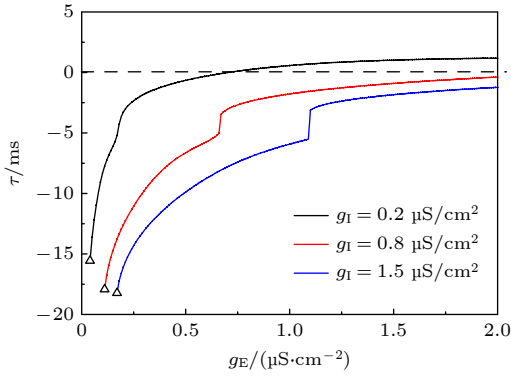


图 4 不同抑制性电导  $g_I$  下兴奋性耦合的 II 型兴奋性 ML 模型的 AS (两神经元放电时间间隔  $\tau$  随  $g_E$  的变化).  $\tau > 0$  表示 DS 状态,  $\tau < 0$  代表 AS 状态. 三角符号标记以左出现 PD

Fig. 4. Anticipated synchronization of type II ML model with excitatory coupling at different values of the conductance of inhibitory autapse (changes of time interval  $\tau$  between spikes of two neurons with respect to  $g_E$ ).  $\tau > 0$  and  $\tau < 0$  represent DS and AS states, respectively. PD locates left to the triangle.

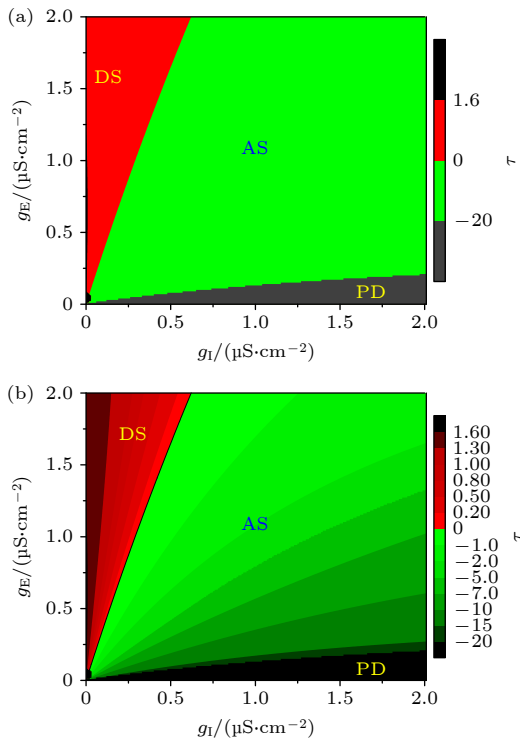


图 5 单向兴奋性耦合的 II 型兴奋性 ML 模型的 3 类行为在参数平面 ( $g_I, g_E$ ) 的分布 (a) 两神经元放电时间间隔  $\tau$  的分布, 红、绿和黑色分别表示 DS ( $\tau > 0$ ), AS ( $\tau < 0$ ) 和 PD ( $\tau$  的值不稳定); (b) 两神经元放电时间间隔  $\tau$  的值

Fig. 5. Distribution of three behavior in parameter plane ( $g_I, g_E$ ) of the type II ML model with unidirectional excitatory coupling: (a) Distribution of time interval  $\tau$  between spikes of two neurons, red, green, and black indicate DS ( $\tau > 0$ ), AS ( $\tau < 0$ ), and PD (the value of  $\tau$  is unstable), respectively; (b) values of time interval  $\tau$ .

区域表示 AS ( $\tau < 0$ ), 黑色区域表示 PD ( $\tau$  的值不稳定). 从 DS 到 AS 转变的分界线可用线性关系  $g_E/g_I \approx 3.444$  来近似, 而从 AS 到 PD 转变的分界线可用线性关系  $g_E/g_I \approx 0.137$  来近似.

在 DS 和 AS 区域,  $\tau$  的量值的分布如图 5(b) 所示. 对于 AS, 固定  $g_E$ ,  $\tau$  的绝对值随着  $g_I$  的增大而增大; 在 DS 区域中, 固定  $g_E$ ,  $\tau$  的值随着  $g_I$  的增大而减小 (图 5(b)).

### 3.2 I 型兴奋性神经元

#### 3.2.1 抑制性刺激不易诱发对应 I 型兴奋性的放电提前

在表 1 第 2 组参数下, ML 模型在  $I_{app} \approx 39.96 \mu\text{A}/\text{cm}^2$  处产生不变圆上的鞍结分岔, 对应 I 型兴奋性. 本文选取在  $I_{app} = 46 \mu\text{A}/\text{cm}^2$  处的稳定放电, 对应放电周期  $T_0 \approx 92.27 \text{ms}$ .

与 II 型兴奋性 PRC 的定义类似, 也可得到 I 型兴奋性的 PRC, 如图 6(a) 所示. 负向脉冲刺激诱发 I 型兴奋性的 PRC 几乎全负, 如图 6(a) 所示, 与大家熟知的正向脉冲诱发的 PRC 几乎全正且

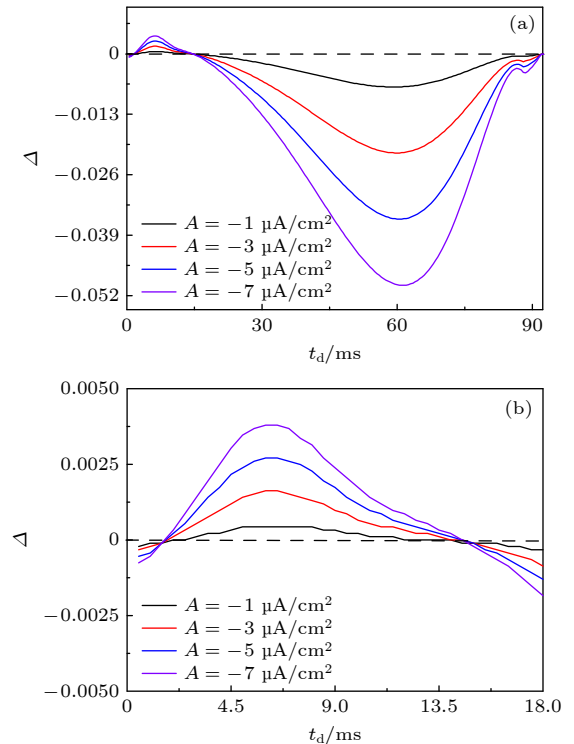


图 6 (a) 不同抑制性方波脉冲 (宽度  $d = 4 \text{ms}$ ) 刺激诱发 I 型兴奋性 ML 模型的 PRC; (b) 图 (a) 的局部放大图

Fig. 6. (a) PRC induced by inhibitory square pulses (width  $d = 4 \text{ms}$ ) stimulation in ML model with type I excitability; (b) locally enlarged of panel (a).

关于  $\Delta = 0$  是对称的. 在相同的抑制性方波脉冲宽度 ( $d = 4$  ms) 下, 不同的幅值 ( $A = -1, -3, -5, -7 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ ) 下对应的 PRC 具有相同的性质.  $\Delta < 0$ , 意味着刺激后的放电延后. 图 6(a) 中出现了小部分  $\Delta > 0$  的情况, 其局部放大图, 如图 6(b) 所示. 图 6(a) 与图 1(b) 中  $\Delta > 0$  的幅值差别还是比较大的 (见放大图), 图 6(b) 中  $\Delta > 0$  的幅值的最大值大约是 0.0038, 并且其参数区间较窄, 在当前的突触参数下, 抑制性电流不容易作用在这个窄的区间, 因而不产生 AS.

### 3.2.2 没有抑制性自突触的耦合神经元系统不易产生 AS, 只产生 DS

ML 模型在 I 型兴奋性的参数 (表 1 和表 2 的第 2 组参数) 下, 若抑制性自突触电导为  $g_I = 0 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ , 则随着兴奋性电导值  $g_E$  的增大,  $\tau$  始终大于 0, 如图 7 所示. 说明在没有抑制性自突触时, 耦合神经元系统将不会产生 AS, 只产生 DS.

### 3.2.3 引入抑制性自突触后耦合神经元系统不易产生 AS

由图 7 可知, 在没有抑制性自突触时, 耦合神经元将不会产生 AS. 现引入抑制性自突触, 看是否会产生 AS. 例如, 取抑制性自突触电导  $g_I = 0.2 \mu\text{S}/\text{cm}^2$  和兴奋性耦合电导  $g_E = 0.02 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ , 如图 8(a1) 和图 8(a2) 所示, 其放电时间序列 (驱动神经元放电 (黑) 在前、被驱动神经元放电 (红))

在后) 和两神经元的放电时间间隔  $\tau \approx 4.25$  ms, 均说明只产生了 DS. 若兴奋性电导为  $g_E = 0 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ , 只有抑制性自突触电流, 此时系统表现 PD, 如图 8(b1) 和图 8(b2) 所示.  $\tau_i$  的变化随着时间表现出周期性, 1 个周期内的  $\tau_i$  从约 7.73 ms 延长到约 106.83 ms. 延长是因为该结果是在没有抑制性自突触流, 只有兴奋性突触流的情况下产生的. 因此, 时间延长是由兴奋性突触流引起放电延后引起的. 无论如何引入抑制性自突触电流, 耦合神经元的行为均不易产生 AS.

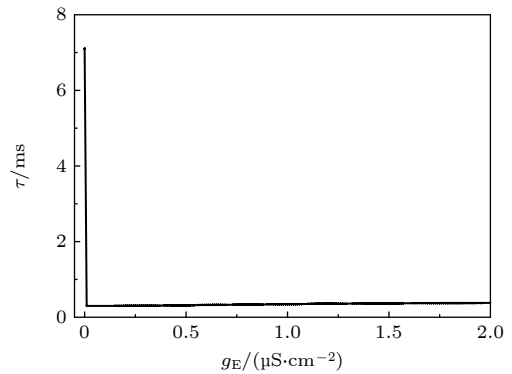


图 7 单向耦合 I 型兴奋性 ML 模型在没有抑制性自突触电导 ( $g_I = 0 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ) 时产生 DS (两神经元放电时差在不同兴奋性电导下大于 0, 即  $\tau > 0$ )

Fig. 7. DS of type I ML model with unidirectional excitatory coupling and without inhibitory autapse ( $g_I = 0$ ) (time interval between spikes of the two neurons is larger than 0 at different values of conductance of excitatory autapse, i.e.  $\tau > 0$ ).

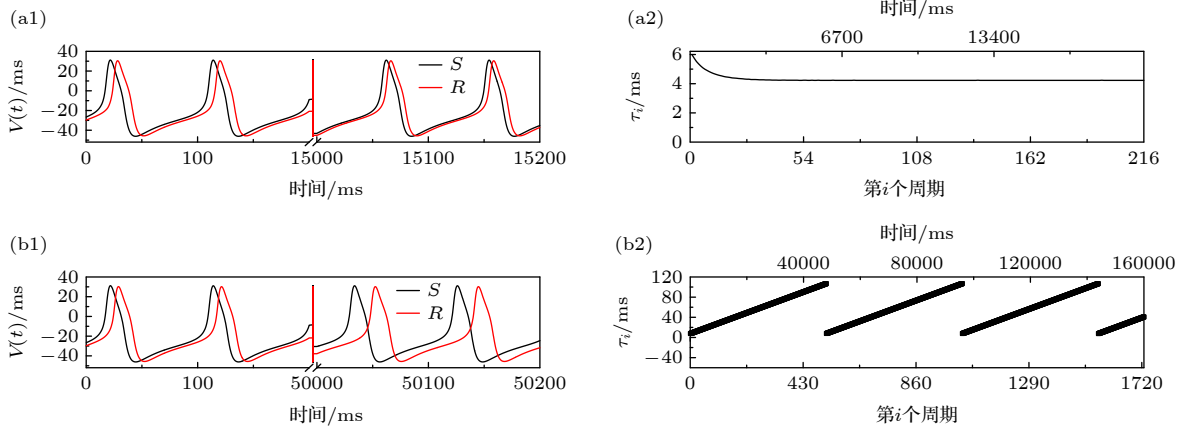


图 8 抑制性自突触诱发 I 型兴奋性 ML 神经元模型产生的 2 种动力学行为 ( $g_I = 0.2 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ). DS ( $g_E = 0.02 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ): (a1) 驱动 (黑) 和被驱动 (红) 神经元的膜电位; (a2) 两神经元放电时间间隔的变化. PD ( $g_E = 0 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ): (b1) 驱动 (黑) 和被驱动 (红) 神经元的膜电位; (b2) 两神经元放电时间间隔的变化

Fig. 8. Two dynamical behaviors induced by inhibitory autapse in the ML neuron model with type I excitability ( $g_I = 0.2 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ). DS ( $g_E = 0.02 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ): (a1) Membrane potential of driving (black) and driven (red) neurons; (a2) change of time interval between spikes of two neurons. PD ( $g_E = 0 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ): (b1) Membrane potential of driving (black) and driven (red) neurons; (b2) change of time interval between spikes of two neurons.

图 9 是固定抑制性电导  $g_I$ , 两神经元放电的时间间隔  $\tau$  随兴奋性电导  $g_E$  的变化. 黑、红和蓝线分别表示固定  $g_I = 0.2 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ,  $g_I = 0.8 \mu\text{S}/\text{cm}^2$  和  $g_I = 1.5 \mu\text{S}/\text{cm}^2$  时的  $\tau$  值.  $\tau > 0$  表示 DS 状态, 三角形标记以左代表 PD. 从图 9 可知, 在 3 个抑制性电导下, 除在  $g_E = 0$  处产生了 PD, 其余均产生了 DS, 没有 AS 产生.

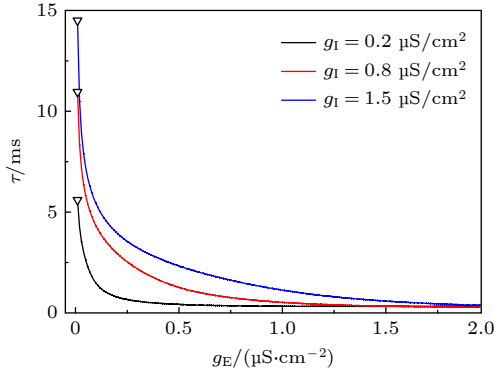


图 9 不同抑制性电导  $g_I$  下兴奋性耦合 I 型兴奋性 ML 模型的 DS (两神经元放电时间间隔  $\tau$  随  $g_E$  的变化).  $\tau > 0$  表示 DS 状态, 三角符号标记处出现 PD

Fig. 9. DS of the type I ML model with excitatory coupling at different values of conductance of inhibitory autapse (changes of time interval  $\tau$  between spikes of the two neurons was with respect to  $g_E$ ).  $\tau > 0$  represents DS state, and the phase-drift locates to the triangle.

为了更好地展示产生 DS 参数的范围, 图 10 给出了两神经元放电时差  $\tau$  在参数空间 ( $g_I, g_E$ ) 的分布. 如图 10(a) 所示, 除在  $g_E = 0$  处出现了 PD (黑色区域), 其余存在 DS 的分布区域 (红色区域,  $\tau > 0$ ). 在 DS 区域中, 固定  $g_I$ ,  $\tau$  的值随着  $g_E$  的增大而减小, 如图 10(b) 所示.

#### 4 结 论

AS 是违反直觉的重要的非线性动力学现象, 揭示其动力学特性和产生条件对于丰富非线性科学的内涵和认识神经系统中的实验现象具有重要的意义. 本文揭示了抑制性自突触诱发单向兴奋性耦合的双神经元模型 (ML 模型) 产生的 AS, 取得了以下的进展:

1) 将文献 [21] 中的 Izhikevich 模型换为具有 I, II 型兴奋的 ML 神经元模型, 施加抑制性脉冲刺激, II 型兴奋性神经元可以产生放电提前, 而 I 型兴奋性的神经元不易出现放电提前. 研究结果揭示了抑制性作用下的神经元放电的相位变化, 结合大

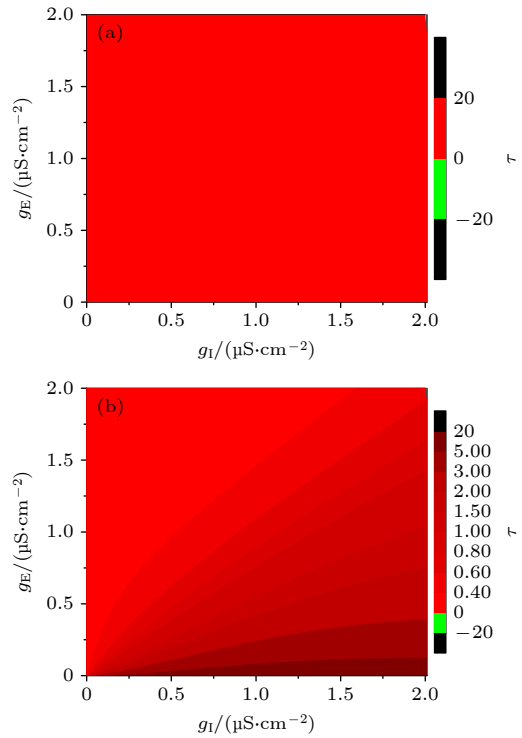


图 10 单向兴奋性耦合的 I 型兴奋性 ML 模型的 DS 在参数空间 ( $g_I, g_E$ ) 的分布 (a) 两神经元放电时间间隔  $\tau$  的分布; 红和黑分别表示 DS ( $\tau > 0$ ) 和 PD ( $\tau$  的值不稳定) 区域; (b) 两神经元放电时间间隔  $\tau$  的量值

Fig. 10. Distribution of DS in parameter plane ( $g_I, g_E$ ) of type I ML model with unidirectional excitatory coupling: (a) Distribution of time interval  $\tau$  between spikes of two neurons, red and black indicate DS ( $\tau > 0$ ) and PD (the value of  $\tau$  is unstable), respectively; (b) values of time interval  $\tau$ .

家熟知的兴奋性作用诱发的放电相位的变化 (与抑制性作用的相反), 全面认识了不同激励下的神经放电的相位变化.

2) 在单向耦合的两个完全相同的 ML 神经元模型中, 若只有兴奋性耦合流, 没有抑制性自突触流, 无论神经元是 I 型兴奋性还是 II 型兴奋性, 耦合系统都只会产生 DS, 而不易产生 AS.

3) 在被驱动神经元引入抑制性自突触后, 随着抑制性自突触电导的增大, II 型神经元则会表现出从 DS 到 AS 的转迁. AS 的出现是因为抑制性作用引起了放电提前, 使得被驱动神经元的放电提前到驱动神经元的放电之前, 诱发了 AS. 而 I 型神经元只会产生 DS, 这是因为抑制性作用不能引起被驱动神经元的放电提前. 研究结果给出了 AS 这一违反直觉的非线性行为的产生的单神经元的兴奋性条件, 从而对神经系统中 AS 这一有趣的问题的研究起到推动作用.

本文研究的 AS 是神经系统的抑制性反馈和兴奋性耦合的综合作用结果. 首先, 进一步拓展了神经系统的复杂时空动力学, 在众多耦合神经网络复杂时空动力学基础上<sup>[44–49]</sup>, 进一步探讨抑制性作用对网络时空行为的影响及其相关的生理功能. 其次, AS 是违反直觉的非线性现象, 与近期的违反直觉的非线性行为<sup>[4–8,47,50]</sup>一起, 丰富了非线性动力学的内涵, 今后要进一步探讨抑制性作用对 AS 的全面影响, 有助于理解 AS 在神经系统中的动力学机制及功能意义. 最后, 本研究结果提示了抑制性自突触的潜在功能, 是对诸多自突触的功能<sup>[4–8,47,50–52]</sup>的补充, 今后应进一步加强自突触的动力学行为及功能的研究.

## 参考文献

- [1] Boccaletti S, Kurths J, Osipov G, Valladares D L, Zhou C S 2002 *Phys. Rep.* **366** 1
- [2] Izhikevich E M 2007 *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting* (Cambridge: The MIT Press) pp301–348
- [3] Voss H U 2000 *Phys. Rev. E* **61** 5115
- [4] Yao C G, He Z W, Nakano T, Qian Y, Shuai J W 2019 *Nonlinear Dyn.* **97** 1425
- [5] Ding X L, Jia B, Li Y Y 2019 *Acta Phys. Sin.* **68** 180502 (in Chinese) [丁学利, 贾冰, 李玉叶 2019 物理学报 **68** 180502]
- [6] He Z W, Yao C G, Shuai J W, Nakano T 2020 *Chin. Phys. B* **29** 128702
- [7] Wu F, Gu H 2020 *Int. J. Bifurcat. Chaos* **30** 2030009
- [8] Zhao Z G, Li L, Gu H G 2020 *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simulat.* **85** 105250
- [9] Voss H U 2001 *Phys. Rev. Lett.* **87** 014102
- [10] Voss H U 2001 *Phys. Rev. E* **64** 039904
- [11] Voss H U 2016 *Phys. Rev. E* **93** 030201
- [12] Voss H U 2018 *Chaos* **28** 113113
- [13] Tang S, Liu J M 2003 *Phys. Rev. Lett.* **90** 194101
- [14] Cizsak M, Calvo O, Masoller C, Mirasso C R, Toral R 2003 *Phys. Rev. Lett.* **90** 204102
- [15] Simonov A Y, Gordleeva S Y, Pisarchik A, Kazantsev V 2014 *JETP Lett.* **98** 632
- [16] Matias F S, Carelli P V, Mirasso C R, Copelli M 2011 *Phys. Rev. E* **84** 021922
- [17] Matias F S, Gollo L L, Carelli P V, Mirasso C R, Copelli M 2016 *Phys. Rev. E* **94** 042411
- [18] Matias F S, Carelli P V, Mirasso C R, Copelli M 2015 *PLoS One* **10** e0140504
- [19] Sausedo-Solorio J M, Pisarchik A N 2014 *Phys. Lett. A* **378** 2108
- [20] Pyragienė T, Pyragas K 2013 *Nonlinear Dyn.* **74** 297
- [21] Pinto M A, Rosso O A, Matias F S 2019 *Phys. Rev. E* **99** 062411
- [22] Matias F S, Gollo L L, Carelli P V, Bressler S L, Copelli M, Mirasso C R 2014 *NeuroImage* **99** 411
- [23] Carlos F L P, Ubrakitan M M, Rodrigues M C A, Aguilar-Domingo M, Herrera-Gutiérrez E, Gómez-Amor J, Copelli M, Carelli P V, Matias F S 2020 *Phys. Rev. E* **102** 032216
- [24] Salazar R F, Dotson N M, Bressler S L, Gray C M 2012 *Science* **338** 1097
- [25] Brovelli A, Ding M, Ledberg A, Chen Y, Nakamura R, Bressler S L 2004 *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101** 9849
- [26] Matias F S, Carelli P V, Mirasso C R, Mirasso C R, Copelli M 2017 *Phys. Rev. E* **95** 052410
- [27] Porta L D, Matias F S, Santos A, Santos A J, Alonso A, Carelli P V, Copelli M, Mirasso C R 2019 *Front. Syst. Neurosci.* **13** 41
- [28] Dima G C, Copelli M, Mindlin G B 2018 *Int. J. Bifurcat. Chaos* **28** 1830025
- [29] Cizsak M, Marino F, Toral R, Balle S 2004 *Phys. Rev. Lett.* **93** 114102
- [30] Montani F, Rosso O A, Matias F S, Bressler S L, Mirasso C R 2015 *Philos. Trans. A Math. Phys. Eng. Sci.* **373** 20150110
- [31] Mayol C, Mirasso C R, Toral R 2012 *Phys. Rev. E* **85** 056216
- [32] Masoller C, Zanette D H 2001 *Physica A* **300** 359
- [33] Hernández-García E, Masoller C, Mirasso C 2002 *Phys. Lett. A* **295** 39
- [34] Kostur M, Hänggi P, Talkner P, Mateos J L 2005 *Phys. Rev. E* **72** 036210
- [35] Sun Z K, Wei X, Yang X L 2007 *Chin. Phys.* **16** 3226
- [36] Hayashi Y, Nasuto S J, Eberle H 2016 *Phys. Rev. E* **93** 052229
- [37] Sivaprakasam S, Shahverdiev E M, Spencer P S, Shore K A 2001 *Phys. Rev. Lett.* **87** 154101
- [38] Cizsak M, Mirasso C R, Toral R, Calvo O 2009 *Phys. Rev. E* **79** 046203
- [39] Stepp N, Turvey M T 2017 *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* **43** 914
- [40] Morris C, Lecar H 1981 *Biophys. J.* **35** 193
- [41] Xie Y, Cheng J H 2017 *Acta Phys. Sin.* **66** 090501 (in Chinese) [谢勇, 程建慧 2017 物理学报 **66** 090501]
- [42] Ermentrout B 1996 *Neural Comput.* **8** 979
- [43] Smeal R M, Ermentrout G B, White J A 2010 *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* **365** 2407
- [44] Qian Y, Gao H Y, Yao C G, Cui X H, Ma J 2018 *Chin. Phys. B* **27** 108902
- [45] Yang C, Liu Z, Wang Q, Luan G, Zhai F 2021 *Cogn. Neurodyn.* **15** 43
- [46] Zhang X H, Liu S Q 2018 *Chin. Phys. B* **27** 040501
- [47] Cao B, Gu H G, Li Y Y 2021 *Chin. Phys. B* **30** 050502
- [48] Li G F, Sun X J 2017 *Acta Phys. Sin.* **66** 240501 (in Chinese) [李国芳, 孙晓娟 2017 物理学报 **66** 240501]
- [49] Yang Y X, Li Y Y, Gu H G 2020 *Acta Phys. Sin.* **67** 040501 (in Chinese) [杨永霞, 李玉叶, 古华光 2020 物理学报 **67** 040501]
- [50] Jia Y B, Gu H G, Li Y Y, Ding X L 2021 *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simulat.* **95** 105643
- [51] Deleuze C, Bhumbra G S, Paziēti A, Lourenco J, Mailhes C, Aguirre A, Beato M, Bacci A 2019 *PLoS Biol.* **17** e3000419
- [52] Yin L P, Zheng R, Ke W, He Q, Zhang Y, Li J, Wang B, Mi Z, Long Y S, Rasch M J, Li T, Luan G, Shu Y 2018 *Nat. Commun.* **9** 4890

# Anticipated synchronization of electrical activity induced by inhibitory autapse in coupled Morris-Lecar neuron model\*

Ding Xue-Li<sup>1)</sup> Gu Hua-Guang<sup>2)†</sup> Jia Bing<sup>2)</sup> Li Yu-Ye<sup>3)</sup>

1) (*Department of Basic Education, Fuyang Institute of Technology, Fuyang 236031, China*)

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

3) (*College of Mathematics and Computer Science, Chifeng University, Chifeng 024000, China*)

( Received 14 May 2021; revised manuscript received 18 June 2021 )

## Abstract

Anticipated synchronization, the response of the driven subsystem which appears earlier than the stimulation from the driving subsystem, is a universally counterintuitive nonlinear behavior. This behavior is also observed in the experiment on the nervous system in different brain regions. In the present paper, the anticipated synchronization phenomenon evoked by the inhibitory autapse is simulated in the coupled system composed of Morris-Lecar model, and the condition of excitability of single neurons and parameter ranges for the anticipated synchronization is presented. For a coupled system composed of two neurons, whether both neurons are either type-I excitability/Hopf bifurcation or type-II excitability/saddle-node bifurcation on an invariant cycle, in a driven neuron unidirectionally receiving the excitatory synaptic current from a driving neuron the delayed synchronization (the response of the driven neuron appears after the drive of the driving neuron) instead of the anticipated synchronization is simulated. After the inhibitory autapse is introduced into the driven neuron, the anticipated synchronization can be simulated in the coupled neurons when both neurons are of type-II excitability. With the increase of the conductance of the inhibitory autapse, the transition from delayed synchronization to anticipated synchronization is simulated. The time interval between spike of the driving and driven neuron is acquired, and the parameter ranges of anticipated synchronization in the plane of conductance of the inhibitory autapse and excitatory synapse are obtained. However, if both neurons are of type-I excitability, only delayed synchronization is simulated for the driven neuron with inhibitory autapse. Furthermore, the appearance of anticipated synchronization for type-II neurons and no anticipated synchronization for type-I neurons are suggested to have a relationship between the different responses of firing to external inhibitory stimulation for neurons with type-II excitability and type-I excitability. For spiking of type-II neuron, when an inhibitory pulse stimulation is applied, the spike following the pulse appears earlier than the one in the absence of stimulation in a wide range of the stimulation phase. However, for spiking behavior of type-I excitability, the spike following an inhibitory pulse stimulation appears later than the spike in the absence of stimulation. The results present the condition of single neurons for the appearance of anticipated synchronization induced by the inhibitory self-feedback mediated by autapse, which is helpful for understanding the dynamics of the counter-intuitive behavior, anticipated synchronization, presenting possible measures to modulate the anticipated synchronization, and proving directions for further study of anticipated synchronization.

**Keywords:** anticipated synchronization, excitability, bifurcation, inhibitory autapse

**PACS:** 87.19.lm, 05.45.Xt, 05.45.-a

**DOI:** 10.7498/aps.70.20210912

\* Project supported by the Fund for Less Developed Regions of the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 11762001), the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 12072236, 11872276), the Program for Excellent Young Talents in Colleges and Universities of Anhui Province of China (Grant No. gxyqZD2020077), and the Young Talents of Science and Technology in Universities of Inner Mongolia Autonomous Region, China (Grant No. NJYT-20-A09).

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