

具有时滞的抑制性自突触诱发的神经放电的加周期分岔

丁学利 李玉叶

Period-adding bifurcation of neural firings induced by inhibitory autapses with time-delay

Ding Xue-Li Li Yu-Ye

引用信息 Citation: *Acta Physica Sinica*, 65, 210502 (2016) DOI: 10.7498/aps.65.210502

在线阅读 View online: <http://dx.doi.org/10.7498/aps.65.210502>

当期内容 View table of contents: <http://wulixb.iphy.ac.cn/CN/Y2016/V65/I21>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

基于频域信息交换的随机共振研究

Stochastic resonance based on frequency domain information exchange

物理学报.2016, 65(22): 220501 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.65.220501>

基于人工蜂群算法的混沌信号盲提取

Blind chaotic signal extraction based on artificial bee colony algorithm

物理学报.2016, 65(23): 230501 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.65.230501>

基于事件触发采样控制的异构混沌系统主从同步

Event-triggered heterogeneous master-slave synchronization with sampled-data control

物理学报.2016, 65(20): 200501 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.65.200501>

忆阻自激振荡系统的隐藏吸引子及其动力学特性

Hidden attractor and its dynamical characteristic in memristive self-oscillating system

物理学报.2016, 65(18): 180501 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.65.180501>

非自治分数阶 Duffing 系统的激变现象

Crises in a non-autonomous fractional-order Duffing system

物理学报.2016, 65(18): 180502 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.65.180502>

具有时滞的抑制性自突触诱发的神经放电的加周期分岔*

丁学利¹⁾ 李玉叶^{2)†}

1) (阜阳职业技术学院基础教学部, 阜阳 236031)

2) (赤峰学院数学与统计学院, 赤峰 024000)

(2016年6月2日收到; 2016年7月1日收到修改稿)

神经放电节律在神经系统功能实现中起着重要的作用. 具有自突触(起始和结束于同一细胞的突触)的神经元普遍存在于神经系统, 本文研究了单神经元模型在抑制性自突触作用下的放电节律. 结果发现, 随着时滞和/或耦合强度的增加, 可以诱发 Rulkov 神经元模型放电节律的加周期分岔. 随着放电节律的周期数的增加, 平均放电频率增大, 当时滞和/或耦合强度大于某一阈值时, 频率大于没有自突触时的放电频率. 用快慢变量分离方法可以获得没有自突触的神经放电节律的分岔结构, 可用于认识外界负向脉冲诱发的新节律. 这些新的节律模式与加周期分岔中的节律模式一致. 研究结果不仅揭示了抑制性自突触可以诱发典型的非线性现象——加周期分岔, 还给出了抑制性自突触可以提高放电频率的新现象, 与以前的自突触压制放电的观点不同, 进一步丰富了对抑制性自突触诱发的非线性现象的认识.

关键词: 加周期分岔, 神经放电, 抑制性自突触, 时滞

PACS: 05.45.-a, 87.19.lg

DOI: 10.7498/aps.65.210502

1 引言

神经系统是复杂的非线性系统, 通过电活动和突触的化学活动实现各种各样的基本生理功能, 如感觉和运动控制以及学习、记忆、认知等高级功能. 非线性动力学在识别神经电活动中发挥了重要作用, 如混沌神经放电节律的识别和用分岔识别节律模式的复杂转迁过程^[1-6]. 其中, 加周期分岔是重要的分岔和神经放电节律模式转迁类型之一. 在痛觉模型(也称为实验性神经起步点)、温度觉模型的实验^[7-9]都发现了节律模式的加周期分岔. 例如在温度感受器, 随着温度的增加, 放电频率先增加后降低, 而放电节律与温度是一一对应的, 因此, Braun等^[7,8]提出了感觉神经的节律编码机制, 而不再仅仅是频率编码机制. 在痛觉模型, 发现

了两类加周期分岔: 一类是带有混沌节律的加周期分岔, 可以用确定性 Chay^[9]或 Hindmarsh-Rose (HR)^[10-13]模型模拟; 另一类是带有随机节律的加周期分岔^[1-4], 可以在随机 Chay 模型模拟. 确定性模型的加周期分岔点附近引入随机因素可以诱发随机放电节律^[14,15]. 在这些分岔结构内, 处于分岔点附近非周期节律对外界的刺激更为敏感, 称为“非周期敏感”, 可能预示着一些编码意义^[16,17]. 近期, 文献^[18]利用神经元 HR 和 Chay 模型分别对多种分岔包括加周期分岔的实验现象进行了模拟.

神经元接受到的突触电流也会影响其电活动. 自突触, 即突触经历一定的回路连接到自身胞体上, 在神经系统中是常见的, 例如在脑的许多区域如大脑皮质、小脑、大脑皮层和海马等都发现了自突触^[19-28]. 自突触在神经元的放电中起着重要的作用^[23,26]. 突触传递都是需要时间的, 因此, 自突

* 国家自然科学基金青年科学基金(批准号: 11402039)和安徽省自然科学基金一般项目(批准号: KJ2015B008)资助的课题.

† 通信作者. E-mail: liyuye2000@163.com

触的作用也会有时滞. 在人工神经元智能电路的设计中, 可以模拟自突触神经元电活动的各种放电模式^[29]. 而在生物学实验中, 自突触对放电模式或节律有着重要的影响. 例如, 由兴奋性自突触调节的正反馈可以引起持续性放电^[22]. 抑制性自突触对中间神经元有显著的负反馈影响, 可以使产生的放电具有精确的放电时刻^[23,27,28]. 此外, 正在研究具有自突触的神经元的电活动或神经网络的时空动力学的理论模型^[30-43]. 例如, Li等^[37]研究了具有自突触的随机Hodgkin-Huxley (HH) 神经元模型的动力学, 揭示了延迟反馈和固有噪声对神经元放电的影响; Hashemi等^[38]研究了具有抑制性和兴奋性自突触对放电频率的影响, 对于兴奋性自突触模型, 快突触的平均放电频率大于或小于单神经元模型的固有放电频率, 慢突触的平均放电频率大于单神经元模型的固有放电频率, 而对于抑制性自突触模型, 快和慢突触的放电频率类似, 均小于单神经元模型的固有放电频率; Wang等^[39,40]利用三种自突触类型对HR神经元模型的电活动和放电模式的转迁进行了详细的研究, 在具有电自突触的模型下, 通过调节合适的自突触强度和时滞可以实现神经元从周期放电到混沌放电的转迁, 具有兴奋性自突触的模型能够产生和增强混沌状态, 而具有抑制性自突触的模型可以减少或抑制混沌状态的产生. 利用三种自突触类型对HH模型的研究发现^[41]: 具有电和兴奋性自突触模型的平均放电频率具有周期性, 而具有抑制性自突触模型的平均放电频率不具有周期性. 同时, 具有电和兴奋性自突触模型的平均放电频率均大于系统的固有放电频率, 而具有抑制性自突触模型的平均放电频率则小于系统的固有放电频率.

现实的自突触在神经网络中是自反馈连接, 是神经生物学的“回返抑制”类型的结构^[44], 而且自反馈对非线性系统的动力学有显著的影响. 例如, 非线性系统开始振荡的频率可以通过反馈回路修改^[45]. 此外, 具有一个固定的延迟时间的自延迟反馈可以抑制混沌, 也可以控制稳定状态^[46,47]. 本文研究抑制性自突触诱发的神经元簇放电节律的变化. 有两个重要发现: 一是时滞和/或耦合强度可以诱发神经元放电节律的加周期分岔; 二是抑制性自突触可以增强放电, 与以前的抑制性自突触压制放电的结果不同, 是典型的非线性动力学现象. 进一步, 依据单神经元的放电节律的动力学性质, 如

分岔和对外界负向脉冲的响应, 可以较好地解释这一加周期分岔的产生. 这进一步丰富了对抑制性自突触神经元模型的放电模式的认识.

2 神经元模型

2.1 单神经元的Rulkov模型

考虑Rulkov^[48]提出的基于映射的单个神经元模型:

$$\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n, y_n), \\ y_{n+1} = y_n - \mu(x_n + 1) + \mu\sigma. \end{cases} \quad (1)$$

(1) 式中非线性函数 $f(x, y)$ 的形式如下:

$$f(x, y) = \begin{cases} \alpha/(1-x) + y, & x \leq 0, \\ \alpha + y, & 0 < x < \alpha + y, \\ -1, & x \geq \alpha + y, \end{cases} \quad (2)$$

其中, x_n 和 y_n 分别表示神经元快变量和慢变量的膜电位, α 是映射模型(1)的控制参数, 参数 $\sigma = -0.18$, $\mu = 0.001$.

2.2 自突触的Rulkov模型

考虑如下的自突触Rulkov模型:

$$\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n, y_n + I_n^{\text{aut}}), \\ y_{n+1} = y_n - \mu(x_n + 1) + \mu\sigma, \end{cases} \quad (3)$$

(3) 式中, $I_n^{\text{aut}} = -(x_n - x_{\text{syn}})g\Gamma(x_{n-\tau})$ 表示抑制性自突触电流, 自突触电流的反转电位 $x_{\text{syn}} = -2$, $\Gamma(x_{n-\tau}) = 1/\{1 + \exp[-\lambda(x_{n-\tau} - \Theta_s)]\}$, 其中 $\Theta_s = -1$, $\lambda = 30$, g 表示神经元的耦合强度, τ 表示神经元信息传输的时间延迟.

3 仿真结果

3.1 单个Rulkov神经元模型的周期4簇放电模式

当参数 $\alpha = 5$, 系统(1)表现为周期4簇放电状态, 如图1(a)所示. 图1(a)中周期4簇的周期 $T = 267$, 圆圈之后的第1个尖峰至第4个尖峰分别出现在121, 132, 144和159, 第1个谷值至第4个谷值分别出现在122, 133, 145和160, 周期4簇的持续时间(第1个峰到第4个峰)大约是39.

由于 $\mu = 0.001$ 的值很小, 可以把 y_n 当作分岔参数 y , 用快慢变量分离来研究全系统的性质. 快子系统 $x_{n+1} = f(x_n, y)$ 的分岔结构如图 1(b) 所示. 当 $y < y_{SN} \approx -3.47214$ ($y = y_{SN} \approx -3.47214$ 是鞍结分岔点), 快子系统出现两个不动点 ($x_n = x_{n+1} = x$), 一个是不稳定的鞍点 N_u (虚线), 另一个是稳定的结点 N_s (粗实线). 当 $y > y_{SN}$, 快子系统具有一个稳定的周期振荡, 其最小值(下部的点虚线 X_{min})为 -1 , 最大值为上部的点虚线 X_{max} . 当 y 减小到 $y = y_H = -3.5$, 周期振荡与 N_u 的交点是同宿轨分岔点(标记为 H).

在 (y, x) 平面中, 细实线表示系统周期 4 簇的轨线, 如图 1(b) 所示. 周期 4 簇的四个峰从右向

左沿着 X_{max} 和 X_{min} 依次出现. 在第 4 个峰之后, 轨线经同宿轨分岔点 H 附近跳跃到稳定点 N_s , 最后达到周期 4 簇的静息状态. 经过长时间的静息状态之后, 轨线从静息状态经鞍结分岔又返回到簇放电状态. 根据文献 [49, 50], 周期 4 簇的放电状态属于 fold/homoclinic 簇. 根据 fold/homoclinic 簇的模式, 两个峰之间的谷值处附近接近于 N_u . 如果在某个谷值附近施加合适的扰动或脉冲电流, 轨线将会经 N_u 跳跃到 N_s , 最终会终止原先的周期 4 簇, 从而会出现新的簇的放电模式. 可以推测, 如果施加合适的扰动作用在第 k ($k = 1, 2, 3, 4$) 个谷值处附近, 新的簇应该出现 k 个峰.

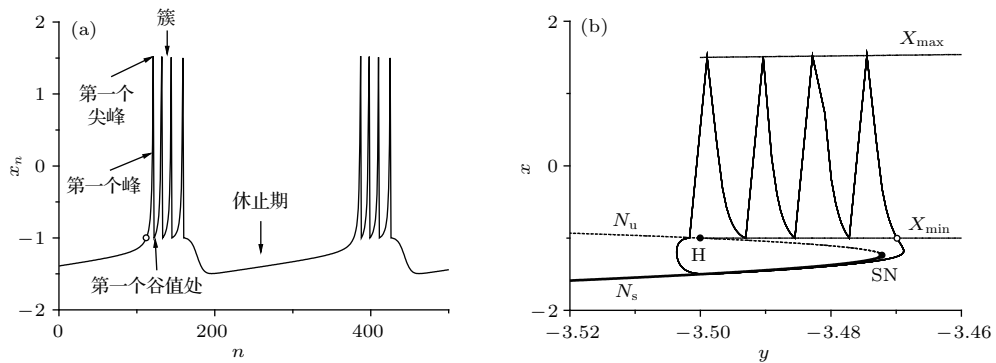


图 1 当参数 $\alpha = 5$, 单个 Rulkov 神经元模型周期 4 簇放电模式 (a) 放电序列; (b) 相空间中快子系统的分岔和簇的轨迹(细实线). N_s (粗实线) 和 N_u (虚线) 分别表示快子系统不动点的稳定分支和不稳定分支, N_s 和 N_u 的交点是鞍结分岔点(SN); 上面和下面的点虚线分别表示快子系统极限环的最大值(X_{max})和最小值($X_{min}, x = -1$). X_{min} 和 N_u 的交点是同宿轨分岔点(H)

Fig. 1. Dynamics of period-4 bursting of the Rulkov model when $\alpha = 5$: (a) Spike trains; (b) trajectory of the bursting (the thin solid line) and bifurcations of the fast subsystem in phase space. N_s (the bold solid line) and N_u (the dashed line) denote the stable and the unstable branches of the fixed points of the fast subsystem, respectively. The intersection point of N_s and N_u is a saddle-node bifurcation point (SN). The upper and lower dash-dot lines represent the maximal (X_{max}) and minimal ($X_{min}, x = -1$) values of the stable of fast subsystem, respectively. The intersection point between X_{min} and N_u is a homoclinic (H) bifurcation point.

3.2 负向脉冲电流对神经元模型簇放电模式的影响

负向脉冲电流 I_n 的特征是以固定的时间宽度(记为 ΔT)、强度(记为 A) 和作用时间(记为 Δt) 诱发单神经元模型簇的放电模式. 以周期 4 簇为例(图 1), 负向脉冲电流的作用时间从圆圈之后开始.

对于周期 4 簇, 如果负向脉冲电流作用于第 k 个尖峰与第 $k+1$ ($k = 1, 2, 3$) 个尖峰之间的某个合适的位置并且 A 大于阈值, 将会诱发 k 个峰的簇. 如果 A 小于阈值, 放电模式仍然是周期 4 簇的模式. 例如, 负向脉冲电流(点线)的

$\Delta T = 8, \Delta t = 12$ (在第 1 个尖峰和第 2 个尖峰之间) 和 $A = -0.1$, 能够诱发出 1 个尖峰的簇(实线), 如图 2(a) 所示. 图 2(a) 中的虚线表示没有作用负向脉冲电流的周期 4 簇放电模式. 类似地, 负向脉冲电流 ($A = -0.1, \Delta T = 8$) 作用于周期 4 簇的第 2(取 $\Delta t = 24$) 和第 3(取 $\Delta t = 40$) 个谷值附近, 将分别诱发具有 2 个和 3 个尖峰的簇, 如图 2(b) 和图 2(c) 所示. 当 $\Delta t = 50$ ($\Delta T = 42$), 负向脉冲电流作用于周期 4 簇的第 4 个谷值附近, 即周期 4 簇之后, 休止状态的开始, A 在很大范围内放电模式仍然是周期 4 簇, 如图 2(d) 所示.

当增大负向脉冲电流的幅值 A , 在不同的 Δt 值 (在 66 至 267 之间, 作用于周期 4 簇的静息区域) 和 ΔT 值, 能够诱导出具有 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13 和 14 个峰的簇的模式. 周期 5 和 14 分别如图 2(e) 和图 2(f) 所示. 随着 Δt 的增大, 负向脉

冲电流诱发新簇的峰的个数会不断增多. 周期 6—13 的参数 (A , ΔT , Δt) 分别如下 (-0.13 , 65 , 90), (-0.13 , 75 , 109), (-0.14 , 82 , 126), (-0.14 , 90 , 147), (-0.15 , 97 , 169), (-0.18 , 97 , 196), (-0.18 , 112 , 218), (-0.18 , 119 , 236).

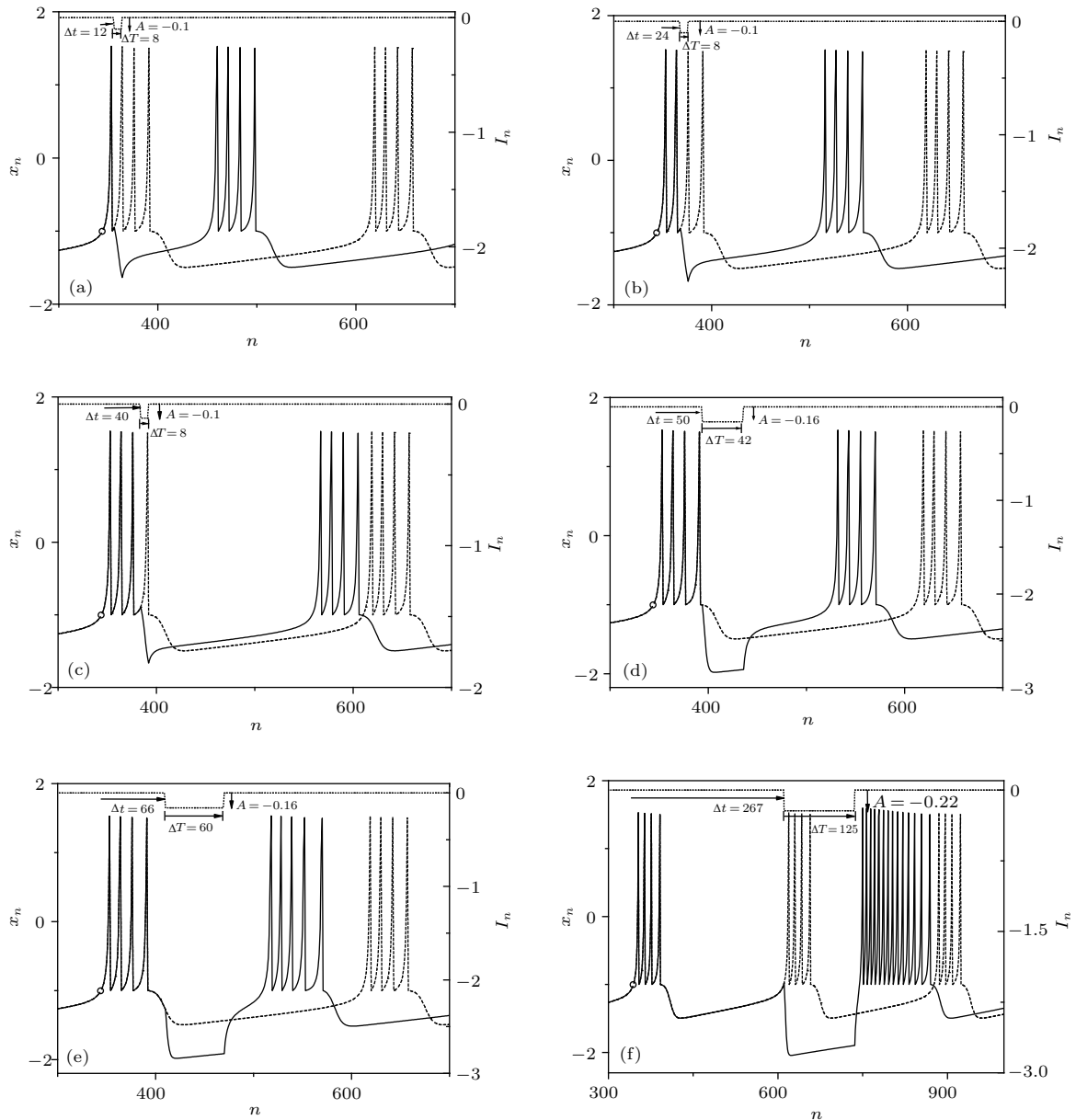


图 2 负向脉冲电流 (点线) 作用在周期 4 簇 (虚线) 的第 k 个谷值附近, 诱发周期 k 簇 (实线) 的放电模式 (a) $A = -0.1$, $\Delta T = 8$ 和 $\Delta t = 12$, 周期 1 簇; (b) $A = -0.1$, $\Delta T = 8$ 和 $\Delta t = 24$, 周期 2 簇; (c) $A = -0.1$, $\Delta T = 8$ 和 $\Delta t = 40$, 周期 3 簇; (d) $A = -0.16$, $\Delta T = 42$ 和 $\Delta t = 50$, 周期 4 簇; (e) $A = -0.16$, $\Delta T = 60$ 和 $\Delta t = 66$, 周期 5 簇; (f) $A = -0.22$, $\Delta T = 125$ 和 $\Delta t = 267$, 周期 14 簇

Fig. 2. The burst with k spikes (the solid line) induced by a negative impulse current (the dotted line) applied around k -th trough of the period-4 bursting (the dashed line): (a) The burst with 1 spike when $A = -0.1$, $\Delta T = 8$ and $\Delta t = 12$; (b) the burst with 2 spikes when $A = -0.1$, $\Delta T = 8$ and $\Delta t = 24$; (c) the burst with 3 spikes when $A = -0.1$, $\Delta T = 8$ and $\Delta t = 40$; (d) the burst with 4 spikes when $A = -0.16$, $\Delta T = 42$ and $\Delta t = 50$; (e) the burst with 5 spikes when $A = -0.16$, $\Delta T = 60$ and $\Delta t = 66$; (f) the burst with 14 spikes when $A = -0.22$, $\Delta T = 125$ and $\Delta t = 267$.

图3是图2(c)簇的相图与快子系统的分岔图的叠加. 图3中点线表示单神经元模型周期4簇的轨线, 细实线表示由负脉冲电流诱发的具有3个峰的簇的轨线. 图3中, 当 $\Delta t = 40$, 负向脉冲电流作用于第三个谷值处附近, 第三个峰之后的轨线通过 N_u , 跳跃到 N_s , 最后达到静息状态. 从而原先周期4簇的第4个峰(点线)消失, 具有三个峰的簇(细实线)出现.

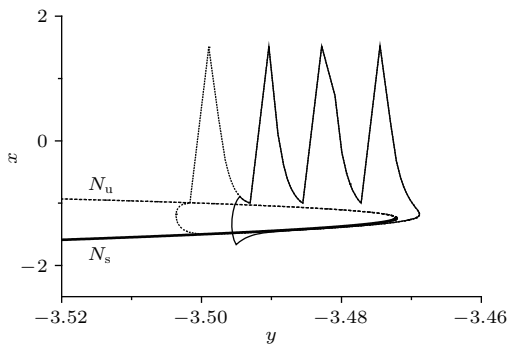


图3 相空间中快子系统的分岔和簇的轨迹, 其中, 点线是周期4簇的轨迹, 粗实线和虚线是Rulkov模型快子系统的分岔图, 细实线是负向脉冲电流诱发的具有不同峰的簇的轨迹, 对应于图2(c)

Fig. 3. Trajectory of the bursting and bifurcations of the fast subsystem in phase space. Trajectory of period-4 bursting (the dotted line), bifurcations of the fast-subsystem of Rulkov model (the bold solid line and the dashed line denotes the stable and the unstable branches of the fixed points, respectively), and burst with different spikes (the thin solid line) caused by the negative pulse current corresponding to figure of Fig. 2(c).

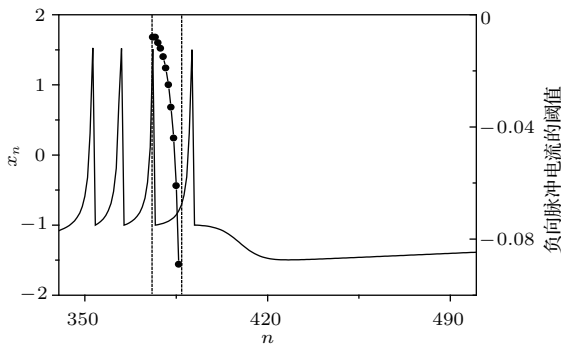


图4 负向脉冲电流的阈值(点线)随作用时间 Δt 的变化

Fig. 4. The changes of threshold of negative impulsive current (the point line) with respect to action time Δt .

图4展示了负向脉冲电流作用到周期4簇的第三个尖峰和第四个尖峰之间的不同时相时, 负脉冲($\Delta T = 8$)能够诱发含有3个尖峰的簇的阈值, 如带有黑点的线所示. 随着时相即作用时间 Δt

的增加, 需要的阈值越高, 从 $A = -0.008$ 变化到 $A = -0.089$.

3.3 自突触耦合神经元模型簇的放电模式与抑制性自突触电流的关系

当耦合强度 g 和延迟 τ 选取合适的值, 自突触耦合神经元模型(3)可以模拟各种簇的放电模式, 如图5(a)—(f)中实线所示. 抑制性自突触电流表现出负向脉冲电流的行为, 如图5中虚线所示, 这与图2中的负向脉冲电流相对应. 抑制性自突触电流的耦合强度、簇的宽度和时间延迟分别对应于负向脉冲电流中的 A , ΔT 和 Δt . 抑制性自突触电流与负向脉冲电流具有相同的诱发簇的放电模式. 下面将详细介绍簇的放电模式与抑制性自突触电流的关系.

例如, 当 $g = 0.5$ 和 $\tau = 12$, 抑制性自突触电流作用于第1个峰之后的谷值附近, 诱发出周期1簇放电的模式, 如图5(a)所示, 这对应于图2(a)中的情形. 随着时间延迟 τ 的增大, 抑制性自突触电流作用于第2个谷值附近, 第3个谷值附近和第4个谷值附近, 分别诱发出周期2簇、周期3簇和周期4簇的放电模式, 分别对应于图2(b), 图2(c)和图2(d)中的情形. 这四种簇放电的模式对应的时间延迟还是相对短的. 图5(c)中延迟 τ 位于图4中点线图的作用时间内.

当耦合强度不变的情况下, 随着时间延迟 τ 的进一步增大, 抑制性自突触电流将会诱发出周期5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13和14簇的放电模式. 周期5和周期14的放电模式如图5(e)和图5(f)所示, 分别对应于图2(e)和图2(f)中的情形. 周期6, 7, 8, 9, 10, 11, 12和13的参数分别如下: $\tau = 90$, $\tau = 109$, $\tau = 126$, $\tau = 147$, $\tau = 169$, $\tau = 196$, $\tau = 218$, 和 $\tau = 236$.

3.4 抑制性自突触Rulkov模型的ISI分岔序列

图6展示了抑制性自突触Rulkov模型的峰峰间期ISI的分岔序列. 随着自突触延迟时间 τ 的增加, 放电模式将从周期1簇到周期14簇(或大于周期14簇)变化, 如图6(a)和图6(b)所示. 图6(c)和图6(d)是图6(a)的放大图, 图中的数字1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14分别表示周期1簇

至周期14簇放电的周期数,与图5(a)—(f)的放电序列图有着很好的对应.随着耦合强度的增大,神经元模型簇放电的周期数会进一步增大,如图6(a)

和图6(b)所示.另外,当周期数小于或等于6时,其ISI分岔序列是不连续的.当周期数大于6时,其ISI分岔序列是连续的,表现为加周期分岔的特征.

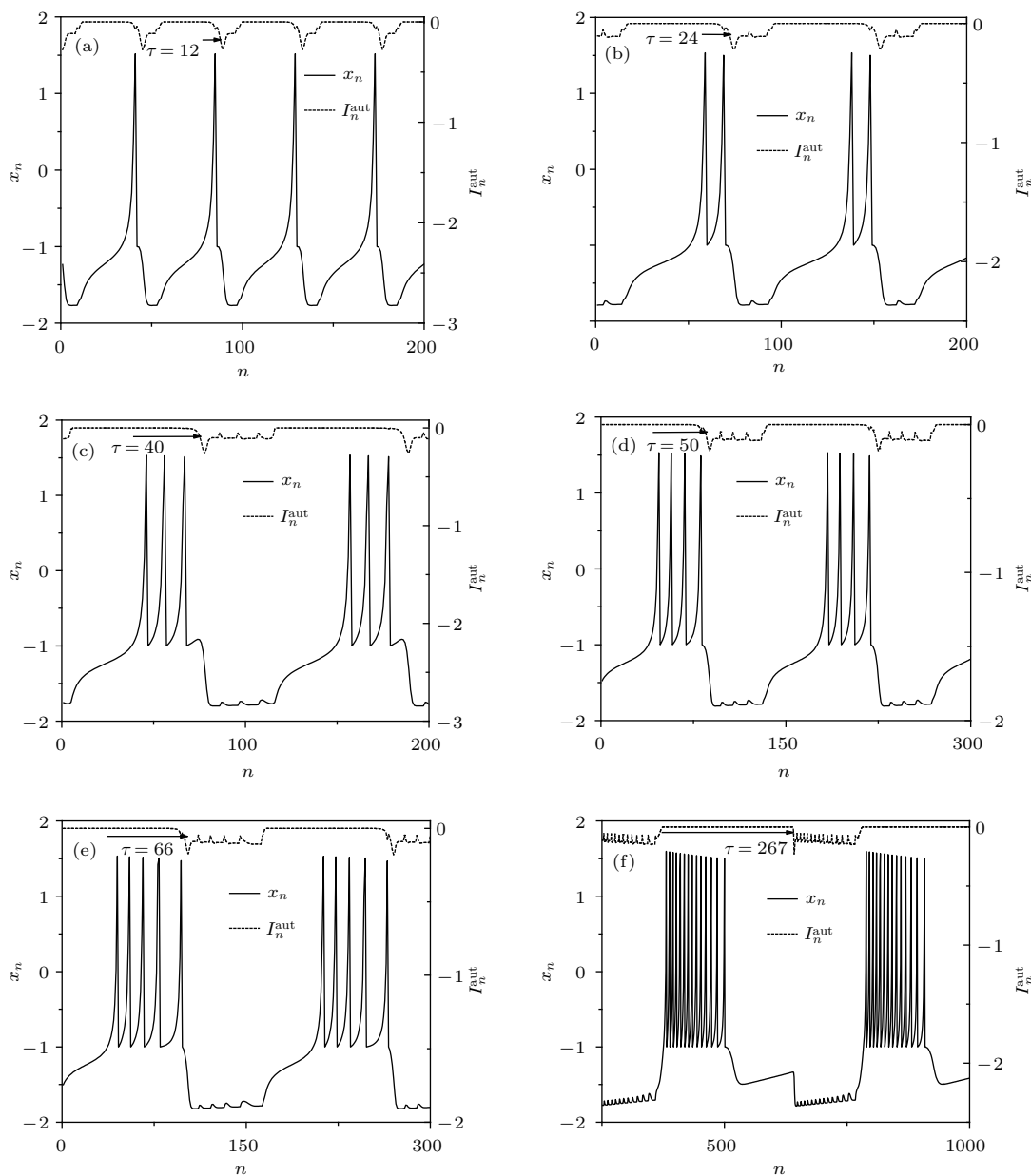


图5 当 $g = 0.5$, 自突触耦合神经元模型簇的放电模式 (实线) 与抑制性自突触电流 (虚线) (a) $\tau = 12$; (b) $\tau = 24$; (c) $\tau = 40$; (d) $\tau = 50$; (e) $\tau = 66$; (f) $\tau = 267$

Fig. 5. The spike trains (the solid line) of bursting patterns and inhibitory autapse current (the dashed line) of inhibitory autapse neuron when $g = 0.5$: (a) $\tau = 12$; (b) $\tau = 24$; (c) $\tau = 40$; (d) $\tau = 50$; (e) $\tau = 66$; (f) $\tau = 267$.

下面研究平均放电频率对神经元模型放电模式的影响.图7展示了在不同耦合强度 g 下,随着时间延迟 τ 的增加,神经元模型的平均放电频率的变化趋势.总体上,神经元模型的平均放电频率与ISI的分布是一致的.当 $\tau < 90$, 平均放电频率的分布较乱.当 $\tau \geq 90$, 平均放电频率呈现一定的规律

性.随着 τ 的增加,平均放电频率不断重复着快速上升和缓慢下降.同时,随着耦合强度的增大,其平均放电频率增大(蓝色点线和黑色三角线),且都大于没有自突触的平均放电频率(红色圈线).平均放电频率揭示了具有抑制性自突触神经元模型放电模式的一般特性.

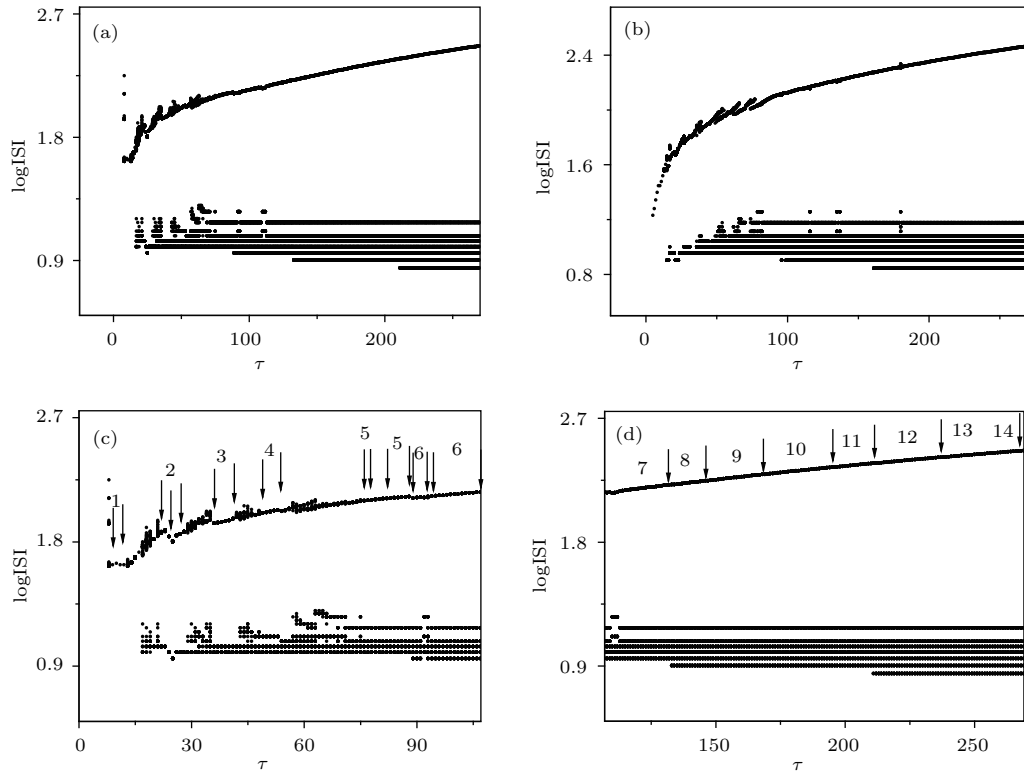


图6 抑制性自突触Rulkov模型的ISI分岔序列 (a) $g = 0.5$; (b) $g = 1$; (c)和(d)是图6(a)的放大图,其中数字1—14分别表示周期1簇至周期14簇放电周期数

Fig. 6. Bifurcations of the ISI series of inhibitory autapse neuron with increasing τ when g is fixed at different values: (a) $g = 0.5$; (b) $g = 1$; (c) and (d) are a part of Fig. 6(a), and the numbers 1–14 represent the period numbers of periodic firing patterns from period-1 bursting to period-14 bursting.

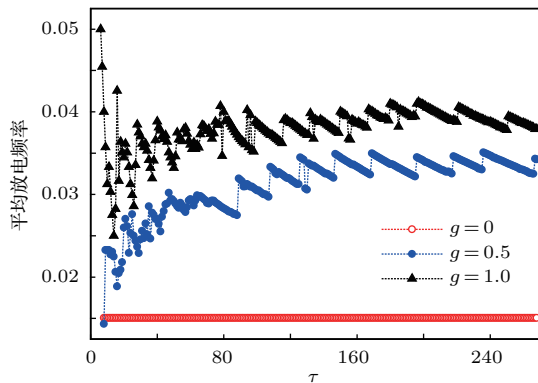


图7 (网刊彩色) 自突触神经元在不同耦合强度下的平均放电频率

Fig. 7. (color online) The average firing frequency of neuron with inhibitory autaptic connections.

3.5 非周期簇的放电模式

在抑制性自突触Rulkov模型的ISI分岔序列中,除了周期簇的放电模式外还有非周期簇的放电模式.例如,当 $g = 0.5$,非周期簇的放电模式如图8所示.图8(a)中的放电模式还处于阈下振荡.在图8(b)和图8(c)中,由于受到抑制性突触电流

的作用,某些峰被抑制性自突触电流完全或部分抑制掉,从而出现了半个峰的状态.此外还有周期簇交替出现的情况,如周期4簇和周期5簇交替出现等(如图8(d)).这些情况在接下来的研究中均定义成非周期簇的放电模式.

3.6 放电节律模式在双参数平面(τ, g)的分布

放电节律模式在双参数平面(τ, g)的分布如图9(a)所示,其中数字1—18表示周期模式的周期数,数字0表示非周期模式.放电模式分布具有如下的特征:首先,自突触耦合神经元周期 k 簇放电模式的 τ 值对应于负向脉冲电流诱发具有 k 个峰簇的 Δt 值,所有这些周期簇放电模式的特征,都可以用负向脉冲电流作用单神经元模型来理解其动力学行为;其次,高周期数(周期数 >6)基本上是连续的,低周期数(周期数 ≤ 6)的结果乱一些,中间夹杂着较多非周期簇的情况;最后,当周期数 ≥ 4 ,随着 g 的增加,同一周期数的放电对应的时滞区间左移.

图9(b)是图9(a)对应的周期簇和非周期簇平均放电频率的分布. 随着时滞 τ 的增加, 具有抑制性自突触的神经元模型的平均放电频率均大于无自突触神经元模型的平均放电频率(除了左下角黑色区域). 同时, 随着耦合强度的增大, 其平均放

电频率逐渐增大. 当 g 较大时, 图9(a)中周期3簇对应的 τ 的宽度范围大致对应于图4中点线(能诱发周期3簇)的范围. 其他周期数的对应的 τ 的宽度范围大致也是如此, 限于篇幅, 本文就不再一一论述.

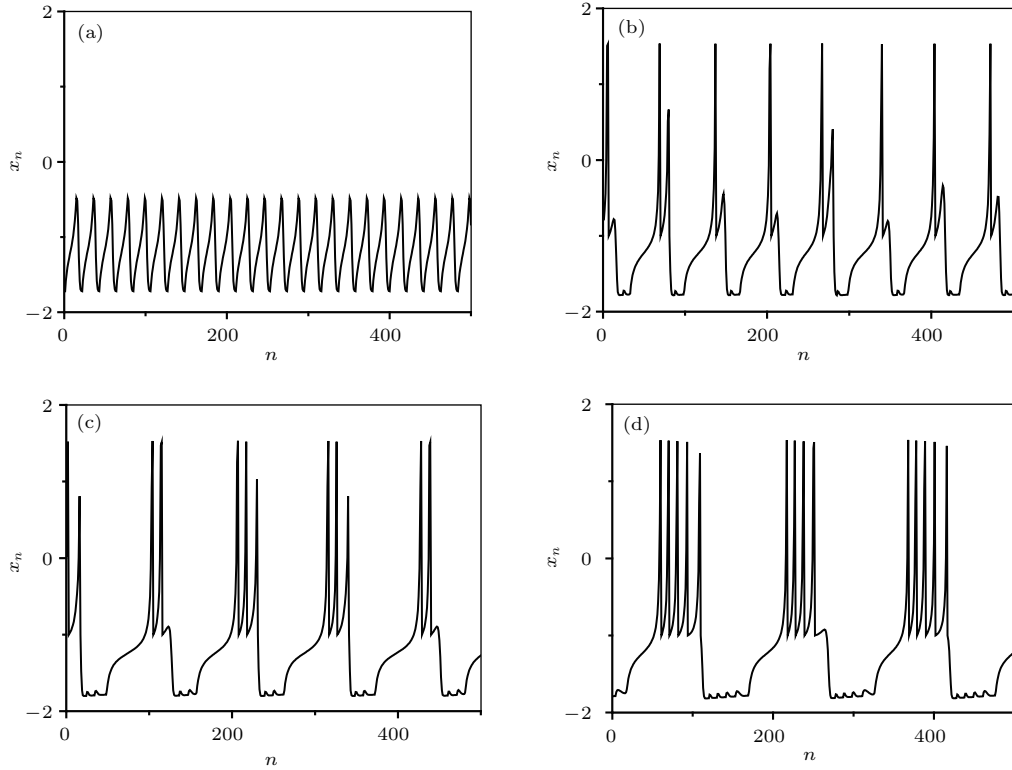


图8 $g = 0.5$ 时自突触神经元的非周期簇的放电序列 (a) $\tau = 5$; (b) $\tau = 18$; (c) $\tau = 32$; (d) $\tau = 60$

Fig. 8. The spike trains of non-periodic bursting of neuron with inhibitory autaptic connection when $g = 0.5$: (a) $\tau = 5$; (b) $\tau = 18$; (c) $\tau = 32$; (d) $\tau = 60$.

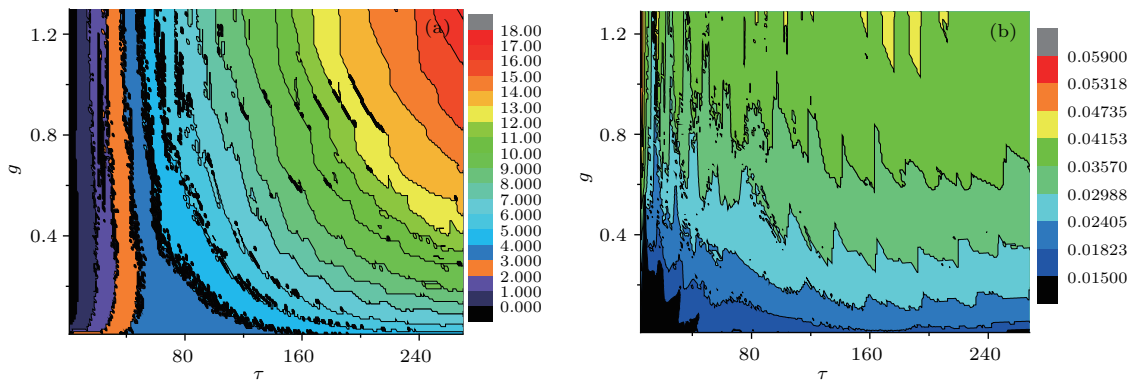


图9 (网刊彩色) 自突触神经元的周期和非周期放电模式在双参数平面 (τ, g) 的分布 (a) 放电节律的分布, 数字1—18表示周期模式的周期数, 0表示非周期放电模式; (b) 平均放电频率的分布

Fig. 9. (color online) Periodic and non-periodic firing patterns of neuron with inhibitory autaptic connection in the (τ, g) parameter space: (a) Distribution of periodic and non-periodic firing patterns (the numbers 1–18 represent the period numbers of periodic firing patterns and 0 is non-periodic firing patterns); (b) distribution of the average firing frequency of periodic and non-periodic firing patterns.

4 结 论

本文研究了抑制性自突触诱发的放电节律的变化和加周期分岔. 在无自突触电流的作用下, 神经元模型表现为周期4簇的放电模式, 而在有抑制性自突触电流的作用下, 神经元模型实现了从周期1簇到周期14簇的转迁(当 $g = 0.5$), 这一现象可用负向脉冲电流作用于单神经元模型进行解释. 负向脉冲电流 I_n 以固定的时间宽度(记为 ΔT), 强度(记为 A)和作用时间(记为 Δt), 作用于单神经元模型周期4簇的第 k ($k = 1, 2, 3, 4$)个谷值附近的某个合适的位置并且 A 大于阈值, 将会诱发 k 个峰的簇放电. 另外, 本文利用快慢变量分离方法获得了没有自突触的神经放电节律的分岔结构, 用于认识外界负向脉冲电流诱发的新节律. 抑制性自突触神经元模型的ISI分岔序列在低周期数(≤ 6)时较乱, 而在高周期数(> 6)时呈现连续分布, 依据单神经元的放电节律的动力学性质, 可以较好地理解这一加周期分岔的产生. 这一方法以前用于神经网络同步的研究^[51-53], 本文扩展用于自突触模型的研究. 另外, 抑制性自耦合同步的参数是一系列离散点或者小区间, 这主要是由映射模型本身的特点决定的. 而出现周期簇放电对应的延时比较大, 这可能超出生物学现实. 但是在有负反馈的神经网络等^[32-34]研究中, 还是有现实意义.

计算了时滞和耦合强度二参数平面内簇放电的周期数和平均放电频率. 其平均放电频率随着耦合强度的增强而增大, 且大于单神经元的平均放电频率(除了时滞和耦合强度二参数平面内左下角的黑色区域). 在以往的研究中, 抑制性自突触模型的平均放电频率低于系统的固有放电频率^[38,41]. 而在本研究中, 抑制性自突触模型的平均放电频率高于系统的固有放电频率, 这是新现象. 研究结果有助于进一步认识抑制性自突触对神经元模型放电模式的影响以及对加周期分岔现象的解释.

参考文献

- [1] Coombes S, Osbaldestin A H 2000 *Phys. Rev. E* **62** 4057
- [2] Clay J R 2003 *J. Comput. Neurosci.* **15** 43
- [3] Gu H G, Yang M H, Li L, Liu Z Q, Ren W 2003 *Phys. Lett. A* **319** 89
- [4] Li L, Gu H G, Yang M H, Liu Z Q, Ren W 2004 *Int. J. Bifurcat. Chaos* **14** 1813
- [5] 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]
- [6] Gu H G, Chen S G 2014 *Sci. China: Tech. Sci.* **57** 864
- [7] Braun H A, Huber M T, Dewald M, Schäfer K, Voigt K 1998 *Int. J. Bifurcat. Chaos* **8** 881
- [8] Braun H A, Huber M T, Anthes N, Voigt K, Neiman A, Pei X, Moss F 2000 *Neurocomputing* **32-33** 51
- [9] Ren W, Hu S J, Zhang B J, Wang F Z, Gong Y F, Xu J X 1997 *Int. J. Bifurcat. Chaos* **7** 1867
- [10] Holden A V, Fan Y S 1992 *Chaos Soliton. Fractal.* **2** 221
- [11] Holden A V, Fan Y S 1992 *Chaos Soliton. Fractal.* **2** 349
- [12] Holden A V, Fan Y S 1992 *Chaos Soliton. Fractal.* **2** 583
- [13] Fan Y S, Holden A V 1993 *Chaos Soliton. Fractal.* **3** 439
- [14] Mo J, Li Y Y, Wei C L, Yang M H, Gu H G, Qu S X, Ren W 2010 *Chin. Phys. B* **19** 050513
- [15] Gu H G, Xi L, Jia B 2012 *Acta Phys. Sin.* **61** 080504 (in Chinese) [古华光, 惠磊, 贾冰 2012 物理学报 **61** 080504]
- [16] Tan N, Xu J X, Yang H J, Hu S J 2003 *Acta Bioph. Sin.* **19** 395 (in Chinese) [谭宁, 徐健学, 杨红军, 胡三觉 2003 生物物理学报 **19** 395]
- [17] Yang J, Duan Y B, Xing J L, Zhu J L, Duan J H, Hu S J 2006 *Neurosci. Lett.* **392** 105
- [18] Gu H G, Pan B B, Chen G R, Duan L X 2014 *Nonlinear Dyn.* **78** 391
- [19] Loos H V D, Glaser E M 1973 *Brain Res.* **48** 355
- [20] Pouzat C, Marty A 1998 *J. Physiol.* **509** 777
- [21] Bekkers J M 2003 *Curr. Biol.* **13** R433
- [22] Saada R, Miller N, Hurwitz I, Susswein A J 2009 *Curr. Biol.* **19** 479
- [23] Bacci A, Huguenard J R, Prince D A 2003 *J. Neurosci.* **23** 859
- [24] Lübke J, Markram H, Frotscher M, Sakmann B 1996 *Ann. Anatomy.* **178** 309
- [25] Tamás G, Buhl E H, Somogyi P 1997 *J. Neurosci.* **17** 6352
- [26] Cobb S R, Halasy K, Vida I, Nyiri G, Tamás G, Buhl E H, Somogyi P 1997 *Neuroscience* **79** 629
- [27] Bacci A, Huguenard J R 2006 *Neuron* **49** 119
- [28] Bacci A, Huguenard J R, Prince D A 2005 *Trends Neurosci.* **28** 602
- [29] 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]
- [30] Yilmaz E, Baysal V, Perc M, Ozer M 2016 *Sci. China: Tech. Sci.* **59** 364
- [31] Song X L, Wang C N, Ma J, Tang J 2015 *Sci. China: Tech. Sci.* **58** 1007
- [32] Qin H, Ma J, Wang C, Wu Y 2014 *Plos One* **9** e100849
- [33] Connelly W M 2014 *Plos One* **9** e89995
- [34] Wu Y N, Gong Y B, Wang Q 2015 *Chaos* **25** 245
- [35] Qin H X, Ma J, Jin W Y, Wang C N 2014 *Sci. China: Tech. Sci.* **57** 936
- [36] Qin H X, Ma J, Wang C N, Chu R T 2014 *Sci. China: Phys. Mech. Astron.* **57** 1918
- [37] Li Y Y, Schmid G, Hanggi P, Schimansky-Geier L 2010 *Phys. Rev. E* **82** 061907
- [38] Hashemi M, Valizadeh A, Azizi Y 2012 *Phys. Rev. E* **85** 021917

- [39] Wang H T, Ma J, Chen Y L, Chen Y 2014 *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simulat.* **19** 3242
- [40] Wang H T, Chen Y 2015 *Chin. Phys. B* **24** 128709
- [41] Wang H T, Wang L F, Chen Y L, Chen Y 2014 *Chaos* **24** 033122
- [42] Wang L, Zeng Y J 2013 *Neurol. Sci.* **34** 1977
- [43] Yilmaz E, Baysal V, Ozer M, Perc M 2016 *Physica A* **444** 538
- [44] Ikeda K, Bekkers J M 2006 *Curr. Biol.* **16** R308
- [45] Gaudreault M, Drolet F, Vials J 2012 *Phys. Rev. E* **85** 056214
- [46] Ahlborn A, Parlitz U 2004 *Phys. Rev. Lett.* **93** 264101
- [47] Balanov A G, Janson N B, Schöll E 2005 *Phys. Rev. E* **71** 016222
- [48] Rulkov N F 2002 *Phys. Rev. E* **65** 041922
- [49] Izhikevich E M 2000 *Int. J. Bifurcat. Chaos* **10** 1171
- [50] Ibarz B, Cao H J, Sanjuán M A F 2008 *Phys. Rev. E* **77** 051918
- [51] Gu H G, Zhao Z G 2015 *Plos One* **10** e0138593
- [52] Belykh I, Shilnikov A 2008 *Phys. Rev. Lett.* **101** 078102
- [53] Zhao Z G, Gu H G 2015 *Chaos Soliton. Fractal.* **80** 96

Period-adding bifurcation of neural firings induced by inhibitory autapses with time-delay*

Ding Xue-Li¹⁾ Li Yu-Ye^{2)†}

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

2) (Mathematics and Statistics Institute, Chifeng University, Chifeng 024000, China)

(Received 2 June 2016; revised manuscript received 1 July 2016)

Abstract

Neural firing rhythm plays an important role in achieving the function of a nervous system. Neurons with autapse, which starts and ends in the same cell, are widespread in the nervous system. Previous results of both experimental and theoretical studies have shown that autaptic connection plays a role in influencing dynamics of neural firing patterns and has a significant physiological function. In the present study, the dynamics of a neuronal model, i.e., Rulkov model with inhibitory autapse and time delay, is investigated, and compared with the dynamics of neurons without autapse. The bifurcations with respect to time-delay and the coupling strength are extensively studied, and the time series of membrane potentials is also calculated to confirm the bifurcation analysis. It can be found that with the increase of time-delay and/or the coupling strength, the period-adding bifurcation of neural firing patterns can be induced in the Rulkov neuron model. With the increase of the period number of the firing rhythm, the average firing frequency increases. When time-delay and/or coupling strength are/is greater than their/its corresponding certain thresholds/threshold, the average firing frequency is higher than that of the neuron without autapse. Furthermore, new bursting patterns, which appear at suitable time delays and coupling strengths, can be well interpreted with the dynamic responses of an isolated single neuron to a negative square current whose action time, duration, and strength are similar to those of the inhibitory coupling current modulated by the coupling strength and time delay. The bursts of neurons with autapse show the same pattern as the square negative current-induced burst of the isolated single neuron when the time delay corresponds to the phase. The bifurcation structure of the neural firing rhythm of the neuron without autapse can be obtained with the fast-slow dissection method. The dynamic responses of the isolated bursting neuron to the negative square current are acquired by using the fast-slow variable dissection method, which can help to recognize the new rhythms induced by the external negative pulse current applied at different phases. The new rhythm patterns are consistent with those lying in the period-adding bifurcations. The results not only reveal that the inhibitory autapse can induce typical nonlinear phenomena such as the period-adding bifurcations, but also provide the new phenomenon that the inhibitory autapse can enhance the firing frequency, which is different from previous viewpoint that inhibitory effect often reduces the firing frequency. These findings further enrich the understanding of the nonlinear phenomena induced by inhibitory autapse.

Keywords: period-adding bifurcation, neural firing, inhibitory autapse, time-delay

PACS: 05.45.-a, 87.19.lg

DOI: [10.7498/aps.65.210502](https://doi.org/10.7498/aps.65.210502)

* Project supported by the Young Scientists Fund of the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 11402039) and the Natural Science Foundation of Anhui Province, China (Grant No. KJ2015B008).

† Corresponding author. E-mail: liyuye2000@163.com