生物神经元系统同步转迁动力学问题*

王青云† 张红慧

北京航空航天大学航空科学与工程学院,北京 100191

摘要 生物神经元系统中存在着丰富的同步模式,不同同步模式的实现条件已经被广泛地研究.然而,不同同 步模式之间的转迁是神经动力学研究领域的难点问题,近年来在此方面开展了许多相应的研究工作.本文主要 阐述近年来在神经元系统同步转迁动力学方面的研究进展,揭示神经元系统在耦合、时滞和网络拓扑等不同 参数作用下呈现的复杂的同步转迁动力学行为及其可能的动力学机制.最后总结研究进展的内容并提出对同 步动力学今后研究的展望.

关键词 神经元系统,耦合,时滞,同步,转迁动力学

中图分类号: O415.6 文献标识码: A 文章编号: DOI: 10.6052/1000-0992-12-023

1 引 言

自1929年Hans Berger发现睡眠与清醒状态具 有截然不同的EEG波形以来,同步化脑节律即被 认为是神经元活动的重要类型. 随后, 科学家们 在不同神经元集群中观察到了同步放电现象[1-3], 比如在猫的视觉脑皮层, 麻醉后的猫的视觉皮层, 以及在清醒的猴子的脑电记录中都观察到了同步 现象. Sonya Bahar等^[4]在实验中发现 cravfish 通过 同步行为在捕获食物的同时也躲避捕食者的入侵. 此外,美国杜克大学医学中心神经学家发现神经 元的同步兴奋性可能导致帕金森氏症,这个新发 现颠覆了人们对帕金森氏症的原有认识.可见,神 经元系统的同步现象在神经生理学研究中有着重 大的意义. 大量的生理实验研究表明, 神经元系统 呈现复杂网络的特征, 它是由成千上万的神经元 经过电突触和化学突触连接而成的动态生物网络. 神经元系统能呈现许多复杂的非线性动力学行为, 如分岔、同步和时空斑图演化等.运用非线性动力 学的理论和方法研究神经元系统动力学现象产生 和存在的机理是当代国际研究的热点问题.

神经元系统同步动力学的研究早在20世纪80年代就开始了.早先的研究主要是针对两耦

合或者一些简单的神经元网络系统的同步进行理 论分析和相应的数值计算,如Terman等^[5-7]主要 是采用几何奇异摄动法研究耦合神经元系统同相 同步、反相同步解的存在性和稳定性. 随着研究 的深入开展,大尺度神经元网络系统的同步问题 的研究也逐步展开. 网络拓扑结构和耦合性质对 神经元网络同步的作用是研究的中心问题[8-10]. Wang 等[11] 讨论了非均衡震荡的神经元网络及震 荡和可兴奋混合的神经元网络的斑图演化和同步 放电动力学行为. Belykh 等^[12]调查了化学耦合的 Hindmarsh Rose神经元耦合强度和网络拓扑对同 步的作用. 更有趣的是, 研究者发现化学突触耦 合和电耦合在神经元网络的同步中起着补充作 用^[13]. 基于不同放电特征的神经元模型, 小世界 神经网络的同步也得到了大量的研究[14-17]. 在小 世界神经元网络中,兴奋性耦合的非全同神经元 通过一小部分的相位抑制耦合可以大大地提高同 步^[18]. 王如彬等^[19-21]基于随机相方程理论研究 了耦合神经元网络的相位同步,给出了许多有意 义的研究成果.关于神经元系统完全同步、相位 同步和簇同步等基本概念和近年来国内外研究进 展可参阅综述文献[22]. 本篇综述主要阐述近年来

收稿日期: 2012-02-28, 修回日期: 2012-11-13

^{*}国家自然科学基金面上项目(11172017)资助

 $^{^\}dagger$ E-mail: nmqingyun@163.com

展

在神经元系统同步转迁动力学方面研究的主要进展.

同步转迁是耦合系统从一种时空组织状态切 换到另一种时空组织状态,即由不规则的时空激 发模式转迁到几乎同时激发的时空模式. 生物神 经元网络的同步转迁是极为值得研究的关键问题, 实验分析表明同步模式的转迁可能与联想记忆或 者某类疾病发作和消失存在着密切的关联.不同 的同步状态的转迁过程是由系统耦合参数的变化 引起的时空动力学变化现象.而由于耦合系统的 复杂性,从理论上分析这种现象产生的机制是非 常具有挑战性的. 尽管如此, 国内外的科研工作者 开展了大量相应的研究工作以探索同步转迁过程 的复杂性机理,如Dhamala等^[23]通过对电耦合的 多尺度Hindmarsh-Rose神经元的研究指出,神经 元耦合系统的同步转迁是由簇同步(慢子系统的 同步) 过渡到峰同步(快子系统的同步). 在耦合具 有峰簇共存吸引子的神经元系统中,分别发现了 由峰同步、阵发性同步和簇同步之间的转迁构成 的3类同步分岔模式[24]. 在兴奋性耦合的神经元 网络中,研究表明随着耦合强度的增加,神经元网 络能由混沌簇不同步过渡到有序的簇同步,而且 中间伴随着有序的峰同步出现,在转迁的过程中, 会呈现出朝着起搏器两个方向波动的复杂时空模 式^[25].在电耦合的Hindmash-Rose 簇神经元网络 中,随着耦合强度的增加,神经元能从一类簇同步 过渡到另一类簇同步[26]. 孙晓娟等研究了由子网 络组成的神经元网络的簇同步转迁,研究表明随 着耦合强度的增加,神经元网络出现两类不同分 岔特征的簇同步转迁[27].

时滞在神经系统中是不可避免的,其主要 来源于信号传输速度的有限性和递质释放的滞 后^[28].时滞对耦合神经元系统同步动力学具有 非常重要的影响,如时滞能增加或抑制耦合神经 元同步^[28-33],不仅可以诱导耦合神经元出现同 相和反相同步的转迁^[30],还能诱导不同耦合类 型神经元的相位同步转迁^[33],以及不同类型同 步之间的转迁^[30,33-34],时滞还能抑制化学耦合 的FitzHugh-Nagumo系统的混沌行为并且使其达 到频率同步^[33].时滞对耦合神经元网络同步的 影响已有一定的探索并且发现了许多非平凡的现 象^[31-32].在小世界网络中,中等大小的时滞神经 元网络出现反相的聚类同步;长的时滞又使神经 元网络恢复到了峰的同步^[15].总之,时滞能诱导 复杂的动力学演化和同步转迁模式. 本文主要介绍耦合神经元系统各种同步之间 的转迁动力学研究进展.第2部分主要介绍两耦合 神经元系统的同步转迁,分别从不同的耦合类型 以及不同的放电分岔类型角度介绍;第3部分主要 介绍耦合作用下的神经元网络的同步转迁;第4部 分主要介绍时滞诱导的神经元网络的同步转迁. 第5部分是结论以及给出的展望.

2 两耦合神经元系统的同步转迁

2.1 两个电突触耦合的神经元系统

电突触耦合是神经元耦合的主要方式之一, 国内外学者关于电耦合连接的神经元系统的同步 动力学行为已有很多研究,发现了不同的同步类 型和许多感兴趣的动力学行为^[23,35-41].在电突触 耦合多尺度两神经元系统中,研究发现神经元簇 同步能优先于峰同步模式^[23],而且在峰同步出现 之前,会呈现阵发性的峰同步和近似同步等复杂 的中间模式^[41].这里以我们研究的两个电突触耦 合的 Heart leech 神经元为例,介绍在不同放电模式 的同步转迁现象,模型和参数设置见参考文献[24]. 为此引入相关系数来度量同步的程度

$$C = \frac{\sum_{i=1}^{n} (V_i^1 - \langle V_i^1 \rangle) (V_i^2 - \langle V_i^2 \rangle)}{\sqrt{\sum_{i=1}^{n} (V_i^1 - \langle V_i^1 \rangle)^2 \sum_{i=1}^{n} (V_i^2 - \langle V_i^2 \rangle)^2}}$$
(1)

其中 V_i^1 (or V_i^2)是动作电位 V^1 (or V^2)的样本, $\langle \cdot \rangle$ 是样本均值.容易看出,同步程度越高,相关系 数C越大,C = 1就代表完全同步.下面分3种情况 分别讨论不同放电模式两耦合神经元的同步转迁. 首先,当一个神经元处于峰放电另一个处于神经 元簇放电时,如图1(a)所示,随着耦合强度 g_{syn} 增加,两个神经元开始呈现峰放电到簇放电,再到最 后的峰放电.结合图1(b)可以看出两个神经元的 复杂转迁模式历程:不同步→几乎同步→峰同步 →几乎同步→簇同步.有趣的是,如图2所示,在神 经元同步转迁的过程中会出现阵发性的同步状态.

其次,对于同时处于簇放电模式的两个神经 元,如图3(a),图3(b)所示,在弱耦合强度下神经元 各自呈现峰放电模式而不是簇放电,随着耦合强 度的增加,两神经元的同步程度也逐渐增加直到 达到完全峰同步.当耦合足够大时,最后神经元呈 现簇放电同步.

最后,对于同时处于峰放电模式的两个神经

元,如图4(a),图4(b)所示,两个神经元从不同步 到同步的简单转迁过程中,出现了短暂的不规则 放电状态,并且神经元一直没有出现簇放电模式. 结合上一种情况,可以说明一个事实:当耦合强度 足够大时,全同的耦合系统最终会同步到未耦合 系统时的放电状态.



图1 两个电耦合神经元中,初始条件分别为 $(V^1, m_{k2}^1, h_{N_{\alpha}}^1) = (0.0, 0.13, 0.08)$ 和 $(V^2, m_{k2}^2, h_{N_{\alpha}}^2) = (0.0, 0.16, 0.08)$



图2 两个电耦合神经元中,在转迁过程中出现的阵发性的同步行为.初始条件分别为 $(V^1, m_{k2}^1, h_{N_{\alpha}}^1) = (0.0, 0.13, 0.08)$ 和 $(V^2, m_{k2}^2, h_{N_{\alpha}}^2) = (0.0, 0.16, 0.08)$



图3 (a) 峰峰间期 ISI 序列随着耦合强度 g_{syn} 增加的分岔图; (b) 相关系数 C 随着耦合强度 g_{syn} 变化的关系图. 初始条件分别 为 $(V^1, m_{k2}^1, h_{N_{\alpha}}^1) = (0.0, 0.16, 0.08)$ 和 $(V^2, m_{k2}^2, h_{N_{\alpha}}^2) = (0.0, 0.165, 0.08)$



图4 (a) 峰峰间期 ISI 序列随着耦合强度 g_{syn} 增加的分岔图; (b) 相关系数 C 随着耦合强度 g_{syn} 变化的关系图. 初始条件分别 为 $(V^1, m_{k2}^1, h_{N_{\alpha}}^1) = (0.0, 0.13, 0.08)$ 和 $(V^2, m_{k2}^2, h_{N_{\alpha}}^2) = (0.0, 0.14, 0.08)$

2.2 两个化学突触耦合的神经元系统

化学突触耦合是神经元耦合的另一种主要 连接方式,关于化学突触耦合神经元系统的同 步动力学行为,国内外学者也早有很多相应的研 究^[30,42-45]. 大量的研究发现化学突触耦合的神经 元系统更能呈现复杂同步转迁动力学行为,如不 同相位锁定的同步行为的转迁[46]及不同周期同步 和混沌同步之间的过渡行为[45]. 此外,利用相约 化模型,温度因子诱导化学耦合神经元系统的同 相同步和反相同步的转迁的分岔动力学近期也被 报道^[47]. 这里以两化学突触耦合快峰放电神经 元系统为例,研究发现了两个化学突触耦合神经 元之间也会呈现出复杂的放电模式与同步转迁现 象^[30]. 基于半解析和数值计算分析得到的结果 表明,随着耦合强度的增加,神经元出现复杂的 放电模式,比如周期放电和混沌放电(见图5(a)). 图5(b)中李雅普诺夫指数小于零的区域表示两个 神经元分别达到不同放电模式的同步状态. 类似 地,图6(a)和图6(b)表明突触衰减参数 τ_{decav} 也会 影响两个神经元出现丰富的同步放电模式转迁.

进一步的研究发现,时滞能诱导化学突触耦 合的两个神经元的同步转迁.如在参考文献[30]的 耦合模型中,引入时滞,系统将呈现复杂的同步转 迁过程.这里引入相位差

$$\Delta \Phi(t) = |\phi_1(t) - \phi_2(t)| \phi_k(t) = 2\pi \frac{t - t_n^k}{t_{n+1}^k - t_n^k} + 2n\pi, t_n^k \leq t \leq t_{n+1}^k \quad (k = 1, 2)$$
(2)

其中, tn 是放电序列中第 k 个神经元, 如果相位差



图5 (a) 两个耦合快峰神经元系统中, 第一个神经元的动作电位 随着耦合强度 g_{syn} 增加的分岔图; (b) 同步差系统在不同耦合强 度 g_{syn}下的最大李雅普诺夫指数



图6 (a) 两个耦合快峰神经元系统中, 第一个神经元的动作电位 随着突触衰减参数 τ_{decay} 增加的分岔图; (b) 同步差系统在不同 突触衰减参数 τ_{decay} 下的最大李雅普诺夫指数

迁,从图8(a)中可以清晰地看到从在相同步到反相

同步夹着一些中间过程的连续式转迁,而图8(b)中可以发现从反相同步到在相同步没有任何中间过程的跳跃式转迁.



图7 两个FS 耦合神经元中, 第一个神经元的动作电位随着时滞增加的分岔图; (b) 是 (a) 的局部放大图





2.3 不同分岔机制的两耦合 ML 神经元

分岔现象的研究引起了众多领域的科学家的 兴趣.理论和实验的结果都表明,分岔现象是出 现在许多学科中的普遍物理现象.迄今关于耦合 神经元系统,学者们已开展了许多关于分岔理论 研究^[48-51].当两个神经元处于不同类型放电模式 时,耦合能诱导它们呈现复杂的同步转迁模式,如 不同步、同相同步和几乎同相的混沌同步等^[52]. 对两个耦合的ML模型,文献[51]分别给出了两类 不同分岔机制的放电神经元关于同步转迁模式的 研究结果.对于两个都是同宿分岔放电的神经元, 图9给出了不同耦合强度下神经元动作电位V₁, V₂的时间演化图.可以发现,当耦合强度*D*很小 的时候,两个神经元不同步,当*D*=0.039时,神经 元出现反相的簇同步,当耦合强度*D*>0.19时,两 个神经元达到完全簇同步.

对于耦合的霍夫分岔放电神经元,图10给出 了不同耦合强度下神经元动作电位V₁,V₂的时间 演化图.需要注意的是,由于未耦合时两个神经元 分别处于不同分岔的放电模式,所以系统实现同 步的耦合强度要大一些.从图10(a)~图10(e)可以 清晰地发现随着耦合强度的增加,两个神经元呈 现出由互不相关的放电模式到簇放电相位锁定、 混沌放电、几乎完全峰放电同步等复杂的转迁过 程.

3 耦合对神经元网络同步转迁的作用

耦合对神经元网络同步作用的研究已经有许 多的研究成果,主要结果大多体现在实现同步的 耦合参数范围的确定^[8-10].在文献[8]中, Yoshioka



图9 不同耦合强度下 V_1 , V_2 的时间演化图. (a)~(h)对应耦合强度依次D = 0.0001, 0.001, 0.039, 0.05, 0.09, 0.15, 0.17, 0.19. 实线表示的是 V_1 , 虚线表示的是 V_2



图 10 不同耦合强度下 V1, V2 的时间演化图. (a)~(e)对应的耦合强度依次 D = 0.01, 1, 5, 10, 100. 实线表示的是 V1, 虚线表示的是 V2

研究了由化学突触耦合的周期激发的神经元 网络的动力学行为,通过解的线性稳定性分析 和Floquet乘子的计算,阐明了任意神经元类和任 意相互作用强度的神经元网络簇状态的完全稳定 性.石霞等^[9]基于在同步流形处的线性化系统,利 用微分方程的稳定性理论,给出了具有环式结构 的电耦合Hindmash-Rose神经元网络同步稳定性 的一个判据. 王青云等^[10]研究了对称结构的耦合 神经元网络的同步行为,利用动力系统的渐近稳 定理论和矩阵理论,得到了对称耦合神经元网络 同步的一个充分条件.总之,网络拓扑和耦合强度 对神经元网络同步的影响已经有很多的研究成果, 我们这里主要介绍神经元网络激发同步转迁的研 究进展.

3.1 空间二维神经元网络的激发同步转迁

以下考虑由一个空间格子构成的二维神经元 网络的激发同步转迁,网络的时空动力学行为由

155

下列耦合的Rulkov映射神经元模型所控制

$$x^{(i,j)}(n+1) = \alpha^{(i,j)} f[x^{(i,j)}(n)] + y^{(i,j)}(n) - D[4x^{(i,j)}(n) - x^{(i+1,j)}(n) - x^{(i-1,j)}(n) - x^{(i,j+1)}(n) - x^{(i,j-1)}(n)] y^{(i,j)}(n+1) = y^{(i,j)}(n) - \beta x^{(i,j)}(n) - \gamma i, j = 1, 2, \cdots, N$$

$$(3)$$

模型所用变量和参数的详细的说明,可以参见文献[11].这里主要研究耦合强度对振荡神经元网络 及振荡与可兴奋神经元混合而成的网络的激发同 步问题.为了定量研究时空同步及其同步转迁,这 里利用激发率函数描述时空动力学,这个函数的 定义如下

$$\Pi(n) = \frac{m}{N^2} \tag{4}$$

其中, *m*是在时间*n*时当膜电位超过阈值时被激发 神经元的数量, *N*是网络中所有神经元的数量 (也 被称作网络尺寸).显然地如果 $\Pi(n) = 0$,这意味着 在这个时刻没有一个神经元被激发;如果 $\Pi(n) =$ 1,则在给定的时间处,所有的神经元同时处于激 发状态,我们称之网络的全局同步.因此, $\Pi(n)$ 这 个函数能捕捉神经元网络时空同步特征.基于激 发率函数文章引入一个同步指标 $\sigma = \langle \Pi(n) \rangle$ 来研 究同步转迁.很显然, σ 越大, 越多的神经元能在 给定的时间区间内达到同步,因此这个量能很好 地度量二维空间神经元网路同步变化的特征.

图11显示耦合强度D和同步指标σ的关系, 我们能清楚地看到,同步指标σ起初变小,这表明 小的耦合强度破坏同步.主要原因是由于小的耦 合不能使神经元驱动它邻近的神经元实现同步行 ×10³

 $\begin{array}{l} N=64\\ N=128\\ N=256 \end{array}$

205

200

195

190

为. 相反, 由于小的耦合作用, 神经元呈现类随机 波动. 因此降低了激发同步的程度. 当耦合进一步 增加且超过某个临界值时, 同步指标开始增加. 因 此, 当耦合强度变化时, 同步指标的变化呈现出 类U型结构, 这表明了当耦合强度增加时, 同步经 由一个同步极小程度的阶段转迁到强的同步. 同 时也发现混合网络的同步度低于振荡网络的同步 度(对比图11(a)与图11(b)). 此外可以看出对不同 的网络尺寸, 同步转迁的过程也是基本一致的. 进 一步的研究表明这个转迁特征对一定范围内的噪 声也是鲁棒的^[11].

3.2 子网络构成的神经元网络的同步转迁

首先介绍一下由子网络组成的网络结构: 假 设有M个子网络,每个子网络有 n_I 个神经元节点, 不同的子网络 $I \neq J \in \{1, 2, \cdots, M\}$ 的神经元节点 随机连接就组成了一个网络结构,用参数p表示相 互子网络的连接数目与网络中总连接数的比. 这 种网络可以是无规则的,也可以是小世界网络,或 者无标度网络等.

下面借助Hindmarsh-Rose(HR)电耦合模型来 研究子网络构成的网络动力学,网络动力学模型 由以下方程组控制

$$\dot{x}_{I,i} = y_{I,i} - ax_{I,i}^{3} + bx_{I,i}^{2} - z_{I,i} + I_{ext}^{i} + \\ \varepsilon_{intra} \sum_{j} A_{iI}(i,j)(x_{I,j} - x_{I,i}) + \\ \varepsilon_{inter} \sum_{j} \sum_{j} B_{iI}(i,j)(x_{I,j} - x_{I,i}) \\ \dot{y}_{i,i} = c - dx_{I,i}^{2} - y_{I,i} \\ \dot{z}_{I,i} = r[s(x_{I,i} - X_{0}) - z_{I,i}]$$

$$\times 10^{3}$$

$$\begin{array}{c} \times 10^{3} \\ 145 \\ 140 \\ 135 \\ 130 \end{array}$$

$$\begin{array}{c} \times 10^{3} \\ 145 \\ 140 \\ 135 \\ 130 \end{array}$$

$$\begin{array}{c} \times 10^{3} \\ 145 \\ 140 \\ 140 \\ 145 \\ 140 \\ 140 \\ 145 \\ 140 \\$$

 $\times 10^{-3}$



ь

图 11 在振荡和混合的神经元网络里,同步指标σ随着耦合强度 D 的变化

展

其中变量物理意义以及变量关系见参考文献[27]. 引入同步序参数

$$R = \frac{1}{N} \left| \sum_{j=1}^{N} \exp[i\phi_j(t)] \right|$$

$$\phi_j(t) = 2\pi \frac{t - T_{j,k}}{T_{j,k+1} - T_{j,k}}$$

$$T_{j,k} \leqslant t \leqslant T_{j,k+1}$$

$$\left. \right\}$$

$$(6)$$

其中, T_{j,k}是第 j个神经元第 k次放电的开始 时刻, R值越大, 同步率越高.

研究结果表明连接概率 p, 子网络内部耦合强 度 ε_{inter} 以及子网络间耦合强度 ε_{intra} 都会诱导子 网络的同步转迁. 图12揭示了这两种同步转迁 的情形. 第1种是放电次数增加(对比图13(a)~图 13(c)), 第2种是放电类型的改变, 如同宿轨放电到 霍夫放电(对比图13(c)~图13(e)).



图13 动作电位的时间序列图,连接概率p诱导的两种同步转迁: (a)~(c)表明了放电次数增加的簇同步转迁,以及(d)~(e)表明不同类 型簇放电过渡的同步转迁



图 12 网络分别关于连接参数 p, 内部耦合强度 ε_{inter} , 子网络间 耦合强度 ε_{intra} 诱导的放电同步转迁

事实上,对于化学耦合的HR神经元子网路模 型,可以得到类似的同步转迁现象.具体内容可以

参考文献[27],关于子网络神经元系统混沌相同步和激发同步已经有相关的研究^[53-54].

4 时滞诱导的神经元网络的同步转迁

时滞对神经元系统的动力学行为有着非常重要的作用,如引言中已经提到能诱导各种复杂的分岔现象和同步转迁行为,如同步和不规则波动模式的转迁及反相聚类同步^[15].此外,时滞也能诱导相位锁定和反相同步的转迁及从反相同步到完全同步的转迁^[55].这一部分主要综述我们近年来在信息时滞因素对神经元网络同步转迁影响方面所取得的进展,同时也分析网络拓扑结构对神经元网络同步的影响.

为此,借助于标准偏离差,我们引入一个同步 度量,它按照下面的公式计算

$$\sigma = \frac{1}{T} \sum_{n=1}^{T} \sigma(n)$$

$$\sigma(n) = \frac{1}{N} \sum_{n=1}^{T} [x^{i}(n)]^{2} - \left[\sum_{n=1}^{T} x^{i}(n)\right]^{2}$$
(7)

这个量能有效地度量同步的变化,且揭示各种同 步区域的转迁.一般来说,σ越小,激发同步度越 高.此外,这个量也受神经元激发频率影响,激发 频率越低,这个量越小,主要由于多数时间内神经 元处于可兴奋状态(即膜电位在静息状态附近微 小波动),因而σ(n)变化比较小.因此这个量的运 用要兼顾这两个方面来考虑.

4.1 小世界神经元网络的同步转迁

这里运用 Rulkov 映射神经元模型作为网络的 节点动力学模型.因此,神经元网络时空模型由下 面方程组所描述

$$x^{(i)}(n+1) = \alpha f[x^{(i)}(n)] + y^{(i)}(n) + w\xi^{(i)}(n) + D\sum_{j} \varepsilon^{i,j} [x^{(j)}(n-\tau) - x^{(i)}(n)] \\ y^{(i)}(n+1) = y^{(i)}(n) - \beta x^{(i)}(n) - \gamma, \\ i = 1, 2, \cdots, N$$
(8)

模型中的变量和参数的解释及相关的取值可以参 见文献[15]. 这里τ是信息传递时滞(即耦合时滞), 它是一个主要的研究参数.

这里考虑的网络结构是由下面的规则构成的: 首先由 N = 300 个节点构成具有周期边界条件 的规则环网络,每个节点有k = 4个最邻近的 边. 然后依照一定的概率重连规则网络里的边, 参数p决定重新连接边的概率,它在[0,1]之间变化. 如果p=0构成一个规则的网络;而如果p=1形成 一个完全随机的网络;对于0 ,形成的网络就具有小世界特性,即在节点之间有小的特征路径长度(与随机网络相比)和大的簇系数(与规则的网络相比).

图14(a)清楚地表明了同步度量σ随着耦合时 滞的变化:随着时滞的增加,σ起初也增加,这意味 着同步被破坏. 细致的调查我们发现同步的破坏 导致了Zigzag波的出现^[15].时滞的进一步增加诱 导出了反相的聚类同步;然而,长的时滞又恢复了 同相同步度,使得σ的值相应地变小.图14(b)展示 了在不同时滞下σ对重连概率p依赖. 对于长和短 的时滞,随着重连概率的增加σ逐渐变小,最后到 达了饱和的趋势.而对于中等的时滞, σ 对p的依 赖性很小(σ的值保持基本不变),这意味着反相聚 类同步的维持,且这种同步对网络的拓扑结构具 有一定的鲁棒性. 同时也能看出反相聚类同步导 致了高的 σ 值,这意味着弱的同步,因此我们可以 步的转迁趋势.为了清楚地理解反相的聚类同步, 我们在图15给出了这类现象的例子,图15(a)表明 临近的两类神经元明显地呈现反相的运动行为, 如在A和B处的神经元的时间序列图15(b)明显地 表明了反相的同步.

4.2 无标度神经元网络的同步转迁

下面, 再考虑无标度网络结构中的神经元系 统的同步转迁行为, 这里采用 Barabasi 和 Albert 提 出的方法产生神经元之间的无标度网络, 通常 取 N = 200个节点或者更多. 神经元的每个节 点都是由上述提到的 Rulkov 映射描述. 关于网络 模型的具体描述和相关参数设置, 读者可以参考 文献 [31]. 设定兴奋性耦合 D = 0.01, 抑制性耦 合 D = -0.01. 信息传递时滞参数 τ 和 α 是研究同 步转迁的两个重要变化参数.

首先,图16(a)和图16(b)给出的是兴奋性耦 合下3种不同 α 值的结果.我们注意到某些特定 的 τ 值大大促进无标度网路的时空同步.具体地, 当 $\alpha = 2.3$ 时, α 的3个最小值分别出现在 $\tau =$ 850 \approx *T*, $\tau = 1700 \approx 2T$ 和 $\tau = 2250 \approx 3T$ 处. 当 $\alpha = 3.0$,两个最小值出现在 $\tau = 1200 \approx T$,

展

 $\tau = 2400 \approx 2T$ 处. 而且当 $\alpha = 4.1$, 在图 16(b) 中可以看到一些其他的最小值出现在这里考虑的时滞范围之内, 同样也是第一个最小值的整数倍. 因此表明了时滞诱导神经元网络呈现不同步到同步再到不同步等一系列阵发性的转迁过程, 而且优化同步的时滞大小是系统周期的整数倍^[31].



图 14 (a) 同步参数对时滞τ的依赖性; (b) 同步参数对重连概 率p的依赖性. 其他参数设置见文献 [15]





图 15 (a) 它表明了反相的聚类同步. (b) 在 A 和 B 两个位置被选 择神经元的时间序列, 明显地表明了相邻神经元的反相同步



图16 兴奋性耦合同步程度的量化图.不同的α值下τ和σ的关系示意,σ值很明显与α无关.最小值都出现在平均放电周期的 整数倍:T,2T,3T

对抑制性耦合的无标度神经元网络同步转迁 的情形,图17(a)和(b)表明随着时滞τ的增加,σ 的极小值也呈现了一系列交替变化的结果,只是



图 17 兴奋性耦合同步程度的量化图.不同的α值下τ和σ的关系 示意,σ值很明显与α无关.最小值都出现在平均放电周期一半的 奇数倍: T/2, 3T/2, 5T/2

与兴奋性耦合比较而言, σ 的最小值出现的时 滞 τ 不相同. 特别地, 当 α = 2.3, σ 的3个最小值 出现在 τ = 425 \approx T/2, τ = 1275 \approx 3T/2, 和 τ = 2125 \approx 5T/2处. 当 α = 3.0 和 α = 4.1, 可以看到相 同的变化,最小值都出现在T/2的奇数倍处.因此 表明排斥耦合对应的优化同步时滞是系统周期一 半的奇数倍.更多的研究表明对Rulkov映射神经 元成立的时滞与系统固有周期锁定的优化同步关 系,对类一和类二两类神经元也都成立,从而证实 了这种规律的普适性^[31].

4.3 Macaque cortical 网络的同步转迁

针对实验数据所获得神经元网络的连接结构, 文献 [56] 研究了 Macaque cortical 网络的同步转迁 动力学,利用化学耦合的HR神经元网络动力学模 型

$$\dot{x}_{i} = y_{i} - ax_{i}^{3} + bx_{i}^{2} - z_{i} + I_{ext}^{i} + D(V_{syn} - x_{i}) \sum_{j=1}^{N} a_{ij} \Gamma(x_{j}) \dot{y}_{i} = c - dx_{i}^{2} - y_{i} \dot{z}_{i} = r[s(x_{i} - X_{0}) - z_{i}]$$

$$(9)$$

其中*x_i*是第*i*个神经元的动作电位.并且引入两个 同步性度量来研究神经元的同步动力学行为,依 次是动作电位的平均值*X*(*t*),协方差*m*,具体表达 式参看文献[56].

通过分析神经元的时空斑图(图18),可以看出 在没有时滞作用的时候,神经元不同步(斑图不规 则),随着时滞的增加,神经元依次达到不同放电 模式(周期1,2,3,4)的同步状态.动作电位的平均 值、协方差m参数同样验证了以上同步转迁模式, 如图19和图20,明显地表明随着τ的增加,神经元网 络呈现加周期的同步转迁模式.



图 18 不同时滞影响下的 x_i^t 的时空斑图, D = 2.0, $I_{ext}^i = 3.2$. (a) ~ (e) 的时滞依次为 0, 7, 14, 22, 30



图 19 不同时滞影响下的平均动作电位 X(t) 的时间序列图, D = 2.0, $I_{ext}^i = 3.2$. (a) ~ (e) 的时滞依次为0, 7, 14, 22, 30



图 20 不同的外界激励 *I*, 协方差 *m* 随着时滞 *τ* 的变化图. 明显 地表明随着 *τ* 的增加, 神经元网络呈现加周期的同步转迁模式

5 结论和展望

神经元系统的同步动力学与某些神经疾病的 产生密切相关,它是当今国内外科学界普遍关注 的一个研究主题.本文介绍了我们近年来在神经 元系统同步转迁动力学方面的研究进展.首先,分 别介绍了随着关键参数改变时,两电耦合和化学 耦合神经系统的同步转迁过程及其产生的动力学 机制.然后,介绍了不同网络结构,时滞等关键因 素对神经元网络同步转迁的作用及其带来的丰富 的非线性动力学现象.我们期望这些研究对理解 现实神经元系统的动力学现象提供重要的理论指 导.

虽然学者们发现了许多的同步转迁现象并且 力图给出一些合理的物理机制解释,但是由于耦 合神经元网络系统呈现的同步动力学非常复杂, 探索复杂同步转迁的理论机制仍然比较欠缺.现 有的研究多数是针对具体的问题而发展的一些 具体的分析方法,不具有普适性. 作为非线性 动力学在振子应用中的一个重要分支,相响应曲 线 (PRC) 理论已经被应用于揭示神经系统的同步 动力学机制. 相响应曲线是预测同步的一个有力 工具,它是连接实验和理论的一个桥梁. 因为 它可由实验或模拟直接测量,它的特性能够用来 预测大集群神经元网络和神经系统的动力学特 性^[57-59]. PRC方法可以应用到N个全局连接神经 网络同步的分析和两个神经元集群的1:1相位锁 定^[60-63]的判别. 相响应曲线理论可能为复杂耦合 方式形成的同步模式的存在稳定性和各种模式之 间的转迁分析提供可行的研究工具.

致谢

在完成本文的过程中,特别感谢BioCircuits Institute, University of California, San Diego, La Jolla, CA USA 的崔建霞博士对本文的认真阅读和提 出的宝贵的建议.

参 考 文 献

- 1 Gray C M, Konig P, Engel A K, et al. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature*, 1989, 338: 334-337
- 2 Steinmeta P N, Roy A, Fitzgerald P J, et al. Attention modulates synchronized neuronal firing in primate somatosensory cortex. *Nature*, 2000, 404: 187-190
- 3 Fell J, Fernandez G, Klaver P, et al. Is synchronized neuronal gamma activity relevant for selective attentions. *Brain Research Reviews*, 2003, 42: 265-272
- 4 Bahar S, Moss F. Stochastic resonance and synchronization in the crayfish caudal photoreceptor. *Biosciences*, 2004, 188: 81-97
- 5 Terman D, Kopell N, Bose A. Dynamics of two mutually coupled slow inhibitory neurons. *Physica D*, 1998, 117(1): 241-275
- 6 Rubin J, Terman D. Geometric analysis of neuronal firing

patterns in network models with fast inhibitory synapses. Neurocomputing, 1999, 26-27: 491-498

- 7 Terman D, Ahn S, Wang X Y, et al. Reducing neuronal networks to discrete dynamics. *Physica D*, 2008, 237: 324-338
- 8 Yoshioka M. Cluster synchronization in an ensemble of neurons interacting through chemical synapses. *Phys. Rev. E*, 2005, 71: 061914
- 9 Shi X, Lu Q S. Complete synchronization of coupled Hindmarsh-Rose neurons with ring structure. *Chin. Phys. Lett.*, 2004, 21: 1695-1698
- 10 Wang Q Y, Lu Q S, Chen G R, et al. Chaos synchronization of coupled neurons with gap junctions. *Phys. Lett.* A, 2006, 356: 17-25
- 11 Wang Q Y, Duan Z S, Huang L, et al. Pattern formation and firing synchronization in networks of map neurons. *New J. Phys*, 2007, 9(383): 1-11
- 12 Belykh I, de Lange E, Hasler M. Synchronization of bursting neurons: What matters in the network topology. *Phys. Rev. Lett.*, 2005, 94:188101
- 13 Kopell N, Ermentrout B. Chemical and electrical synapses perform complementary roles in the synchronization of interneuronal networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2004, 101: 15482-15487
- 14 Kwon O, Moon H T. Coherence resonance in small-world networks of excitable cells. *Phys. Lett. A*, 2002, 298: 319-324
- 15 Wang Q Y, Duan Z S, Perc M, et al. Synchronization transitions on small-world neuronal networks: Effects of information transmission delay and rewiring probability. *Europhys. Lett.*, 2008, 83: 50008
- 16 Tanakaa G, Ibarz B, Sanjuan MAF, et al. Synchronization and propagation of bursts in networks of coupled map neurons. *Chaos*, 2006, 16: 013113
- 17 Zhou C S, Zemanov L, Zamora G, et al. Hierarchical organization unveiled by functional connectivity in complex brain networks. *Phys. Rev. Lett.*, 2006, 97: 238103
- 18 Leyva I, Sendiña-Nadal I, Almendral JA, et al. Sparse repulsive coupling enhances synchronization in complex networks. *Phys Rev E*, 2006, 74: 056112
- 19 Wang R B, Zhang Z K. Phase synchronization motion and neural coding in dynamic transmission of neural information. *IEEE Transactions on Neural Networks*, 2011, 22(7): 1097-1106
- 20 Wang R B, Zhang Z K, Tee C K. Neurodynamics analysis on transmission of brain information. *Applied Mathemat*ics and Mechanics, 2009, 30(11): 1415-1428
- 21 Wang R B, Jiao X F. A stochastic nonlinear evolution model and neural coding on neuronal population possessing variable coupling intensity in spontaneous behavior. *Neurocomputing*, 2006, (7-9): 778-785
- 22 陆启韶, 刘深泉, 刘锋, 等. 生物神经网络系统动力学与功能 研究. 力学进展, 2008, 38(6): 766-793.
- 23 Dhamala M, Jirsa V K, Ding M Z. Transitions to synchrony in coupled bursting neurons. *Phys. Rev. Lett.*, 2004, 92 : 02810
- 24 Wang Q Y, Duan Z S, Feng Z S, et al. Synchronization transition in gap-junction-coupled leech neurons. *Physica* A, 2008, 387 (16-17): 4404-4410
- 25 Wang Q Y, Lu Q S, Chen G R. Ordered bursting synchronization and complex wave propagation in a ring neuronal network. *Physica A*, 2007, 374: 869-878
- 26 Shen Y, Hou Z H, Xin H W. Transition to burst synchronization in coupled neuron networks. *Phys Rev E*, 2008, 77: 031920
- 27 Sun X J, Lei J Z, Perc M, et al. Burst synchronization transitions in a neuronal network of subnetworks. *Chaos*, 2011, 21: 016110

- 28 Dhamala M, Jirsa V K, Ding M Z. Enhancement of neural synchrony by time delay. *Phys. Rev. Lett.*, 2004, 92: 074104
- 29 Wang Q Y, Lu Q S. Time-delay enhanced synchronization and regularization in two coupled chaotic ML neurons. *Chin. Phys. Lett.*, 2005, 22: 543-546
- 30 Wang Q Y, Lu Q S, Chen G R. Synchronization transition induced by synaptic delay in coupled fast spiking neurons. International Journal of Bifurcation and Chaos, 2008, 18(4): 1189-1198
- 31 Wang Q Y, Chen G R, Perc M. Synchronous bursts on scale-Free neuronal networks with attractive and repulsive coupling. *PLoS ONE*, 2011, 6(1): e15851
- 32 Wang Q Y, Chen G R. Delay-induced intermittent transition of synchronization in neuronal networks with hybrid synapses. *Chaos*, 2011, 21(1): 013123
- 33 Wang Q Y, Lu Q S, Chen G R, et al. Bifurcation and synchronization of synaptically coupled FHN models with time delay. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2009, 39(2): 918-925
- 34 Adhikari B M, Prasad A. Time-delay-induced phasetransition to synchrony in coupled bursting neurons. *Chaos*, 2011, 21: 023116
- 35 Mancilla J G, Lewis T J, Pinto D J, et al. Synchronization of electrically coupled pairs of inhibitory interneurons in neocortex. J Neurosci, 2007, 27: 2058-2073
- 36 Gibson J R, Beierlein M, Connors B W. Two networks of electrically coupled inhibitory neurons in neocortex. *Jour*nal of Computational Neuroscience, 2005, 18: 287-295
- 37 Gao J, Holmes P. On the dynamics of electrically-coupled neurons with inhibitory synapses. Journal of Computational Neuroscience, 2007, 22: 39-61
- 38 Verheijck E E, Wilders R, Joyner R W, et al. Pacemaker synchronization of electrically coupled rabbit sinoatrial node cells. J Gen Physiol., 1998, 111(1): 95-112
- 39 Audesirk G, Audesirk T, Bowsher P. Variability and frequent failure of Lucifer yellow to pass between two electrically coupled neurons in Lymnaea stagnalis. *Journal of Neurobiology*, 1982, 13(4): 369-375
- 40 Venance L, Rozov A. Connexin expression in electrically coupled postnatal rat brain neurons. *PNAS*, 2000, 97 (18): 10261-10265
- 41 Wang Q Y, Lu Q S, Wang H X. Transition to complete synchronization via near-synchronization in two coupled chaotic neurons. *Chinese Physics*, 2005, 14: 2189-2195
- 42 Balenzuela P, García-Ojalvo J. Role of chemical synapses in coupled neurons with noise. *Physical Review E*, 2005, 72: 021901
- 43 Lang M, Marquez-Lago TT, Stelling J, et al. Autonomous synchronization of chemically coupled synthetic oscillators. Bull Math Biol, 2011, 73(11): 2678-706
- 44 Franovic I, Miljkovic V. Power law behavior related to mutual synchronization of chemically coupled map neurons. *Eur. Phys. J. B*, 2010, 76: 613-624
- 45 Shi X, Lu Q S. Burst synchronization of electrically and chemically coupled map-based neurons. *Physica A*, 2009, 388: 2410-2419
- 46 Lysetskiy M, Zurada J M. Bifurcating neuron: Computation and learning. Neural Networks, 2004, 17: 225-232
- 47 Wang Q Y, Sanjuan Miguel AF, Chen G R. Transition of phase locking modes in a minimal neuronal network. *Neurocomputing*, 2012, 81: 60-66
- 48 Sato Y D, Okumura K, Ichiki A, et al. Temperaturemodulated synchronization transition in coupled neuronal oscillators. *Physical Review E*, 2012, 85: 031910
- 49 Yin H B, Cox C L, Mehta P G, et al. Bifurcation analysis of a thalamic relay neuron model. In: Proc. American Control Conference, St. Louis, MO, USA, 2009

- 50 Tsumoto K, Yoshinaga T, Kawakami H. Bifurcations of synchronized responses in synaptically coupled Bonhoffervan der Pol neurons. *Physical Review E*, 2002, 65: 036230
- 51 Wang H X, Lu Q S, Wang Q Y. Bursting and synchronization transition in the coupled modified ML neurons. Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation, 2008, 13: 1668-1675
- 52 Postnova S, Voigt K, Braun H A. Neural synchronization at tonic-to-bursting transitions. J Biol Phys, 2007, 33:129-143
- 53 Yu H, Wang J, Liu Q, et al. Chaotic phase synchronization in a modular neuronal network of small-world subnetworks. *Chaos*, 2011, 21(4): 043125
- 54 Yassin L, Benedetti Brett L. An embedded subnetwork of highly active neurons in the neocortex. *Neuron*, 2010, 68: 1043-1050
- 55 Tang J, Ma J, Yi M, et al. Delay and diversity-induced synchronization transitions in a small-world neuronal network. *Physical Review E*, 2011, 83: 046207
- 56 Wang Q Y, Aleksandra M, Perc M, et al. Taming desynchronized bursting with delays in the Macaque cortical network. *Chin. Phys. B*, 2011, 20 (4): 040504
- 57 Cui J, Canavier C C, Butera R J. Functional phase response curves: A method for understanding synchronization of adapting neurons. *Journal of Neurophysiology*,

2009, 102(1), 387-398

- 58 Galan R F, Ermentrout, G B, Urban N N. Efficient estimation of phase-resetting curves in real neurons and its significance for neural-network modeling. *Physical Review Letters*, 2005, 94(15), 158101
- 59 Galan R F, Bard Ermentrout G, Urban N N. Predicting synchronized neural assemblies from experimentally estimated phase-resetting curves. *Neurocomputing*, 2006, 69(10-12): 1112-1115
- 60 Winfree A T. The Geometry of Biological Time. New York: Springer Verlag, 1980, 530
- 61 Canavier C C, Gurel Kazanci F, Prinz A A. Phase resetting curves allow for simple and accurate prediction of robust N:1 phase locking for strongly coupled neural oscillators. *Biophys. J.*, 2009, 97: 59-73
- 62 Canavier C C. The application of phase resetting curves to the analysis of pattern generating circuits containing bursting neurons. In: Coombes S, Bressloff P, eds. Bursting: The Genesis of Rhythm in the Nervous System. Singapore: World Scientific, 2005. 175-200
- 63 Smeal R M, Ermentrout G B, White J A. Phase-response curves and synchronized neural networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2010, 365(1551): 2407-2422

ADVANCES OF SYNHRONIZATION TRANSITION IN NUERONAL NETWORKS *

WANG Qingyun[†] ZHUANG Honghui

School of Aeronautics Science and Engineering, Beihang University, Beijing 100191, China

Abstract There exist rich synchronization modes in biological neuronal systems, and conditions to realize different synchronizations have been investigated extensively. However, it is difficult to study the transitions among different synchronizations, though many efforts have been made. This paper mainly focuses on recent advances of synchronization transitions in neuronal systems. Complicated synchronization transitions and its possible mechanism are uncovered when the neuronal systems are subjected to different conditions such as coupling, delay and network topology. Finally, conclusion is drawn and some outlooks of future research are suggested.

Keywords neuronal system, coupling, delay, synchronization, transition dynamics



王青云,现任北京航空航天大学动力学与控制学科教授,博士生导师.近年来在非线性神经动力学和复杂网络动力学研究领域取得了有特色的研究成果.曾先后主持国家自然基金面上项目3项,教育部新世纪人才支持计划项目1项,作为主要参与人参加国家自然基金重点项目1项以及主持其它省部级项目等多项课题.已在国内外核心学术期刊发表学术论文70余篇,论文被SCI收录56篇,研究成果被国内外学术界同行高度评价和广泛引用,研究成果被SCI他引600余次.2008年由科学出版社出版学术著作一本.2011年入选教育部新世纪人才支持计划,2009年获全国百篇优秀博士论文提名奖,2009年获内蒙古自治区第七届青年科技奖,2008年入选内蒙古自治区321人才第2层次人选.

- * The project was supported by the National Natural Science Foundation of China (11172017).
- † E-mail: nmqingyun@163.com



力学进展

第43卷第1期 2013年1月25日

ADVANCES IN MECHANICS (总第 183 期)

目 次

结构和系统的动力学与控制专刊

序	陆启韶	张 伟	(1)
时滞动力系统的稳定性与分岔:从理论走向应用	王在华	胡海岩	(3)
时滞反馈控制的若干问题	蔡国平	陈龙祥	(21)
时滞车辆跟驰模型及其分岔现象	徐鉴	徐荣改	(29)
拟哈密顿系统非线性随机最优控制	朱位秋	应祖光	(39)
多自由度非线性随机系统的响应与稳定性 金肖玲	王 永	黄志龙	(56)
高维非线性系统的全局分岔和混沌动力学研究	张君华	李双宝	(63)
胞映射方法的研究和进展徐 伟 孙春燕	孙建桥	贺 群	(91)
非光滑多体系统动力学数值算法的研究进展王 琪 庄方方 郭易圆	章 杰	房 杰	(101)
机械系统摩擦动力学的一些问题	丁千	翟红梅	(112)
转子与定子碰摩的非线性动力学研究	.江 俊	陈艳华	(132)
生物神经元系统同步转迁动力学问题	王青云	张红慧	(149)
具有刚-柔-液-控耦合的航天器动力学研究进展	.岳宝增	宋小娟	(163)
绳系卫星在轨试验及地面物理仿真进展陈辉文浩	金栋平	胡海岩	(174)

·封面图片说明·广义胞映射方法是研究确定性与随机动力系统的有力工具,以往的一些改进方法在实际研究中仍存在一些 不足,主要是对动力系统流的全局演化信息反映的还不完整,如与不稳定解(鞍)相关的不变流形的信息没有在图胞映射动力 系统中得到反映.作者对图胞映射方法进行了改进,提出了图胞映射动力系统中状态空间的新型分类方法.该方法通过引入 新的概念,解决了动力系统稳定流形和不稳定流形的图胞映射逼近问题.详见徐伟、孙春燕、孙建桥、贺群文 p91.