

FHN-ML电耦合神经元的发放模式和分岔分析

杨雨潼, 刘深泉

华南理工大学理学院应用数学系, 广东 广州 510640

【摘要】以FitzHugh-Nagumo(FHN)和Morris-Lecar(ML)神经元模型为基础,通过两个神经元的电耦合,构建一个FHN-ML模型。基于FHN-ML模型,研究外界刺激和时滞对FHN-ML模型发放模式的影响,并对该模型的簇放电类型进行分类。结果表明FHN-ML模型中ML神经元发放模式对交流频率 ω 和钾离子平衡电位 V_K 改变非常敏感,可以得到不同的新型簇发放模式。随着时滞的增加,神经元放电先后经历混沌状态和周期簇放电,并且存在明显的加周期分岔现象。若应用快慢动力学分岔分析,将ML神经元中的慢变调节电流 I 作为分支参数,FHN-ML模型具有两种类型簇放电模式及其动力学性质。

【关键词】FitzHugh-Nagumo模型;Morris-Lecar模型;电耦合;FHN-ML模型;神经元

【中图分类号】Q424

【文献标志码】A

【文章编号】1005-202X(2017)03-0306-08

Firing patterns and bifurcation analysis of FHN-ML electrically coupled neurons

YANG Yutong, LIU Shenquan

Department of Mathematics, School of Sciences, South China University of Technology, Guangzhou 510640, China

Abstract: Based on FitzHugh-Nagumo (FHN) and Morris-Lecar (ML) neuron model, a FHN-ML model was constructed by the electrical coupling of the two neurons. For the FHN-ML model, the effects of external stimulation and time delay on the firing patterns of FHN-ML model were investigated, and the neural bursting patterns were classified. The results showed that the ML neuron firing patterns were sensitive to the change of the alternate current frequency ω and the equilibrium potential of potassium V_K in the model, and different new bursting patterns were obtained. With the increase of time delay, the discharge of neurons had experienced chaotic state, periodic bursting, and existed obvious period-adding bifurcation. The fast-slow dynamics analysis showed that FHN-ML model had two kinds of bursting patterns and their dynamical properties when the slow varying regulating current I of ML neurons was chosen as a bifurcation parameter.

Keywords: FitzHugh-Nagumo model; Morris-Lecar model; electrical coupling; FHN-ML model; neurons

前言

神经系统中信息的编码和传递主要是通过神经元的不同发放节律模式(峰放电和簇放电)来体现的,神经元作为神经系统的基本结构单位,各类神经元发放的节律模式是神经动力学研究热点。Rinzel等^[1]和Terman^[2]对各类神经元模型进行了数值模拟,分析并发现了丰富的神经元发放模式。其中,FitzHugh-Nagumo(FHN)模型和Morris-Lecar(ML)模型分别具有简易性和现象丰富性的特点,因此它们经

常应用于各种科学研究及验证。Morris等^[3]首次提出ML模型,并表明该模型可以在不同的参数下得到不同类型的神经元发放模式。之后,很多学者把神经元膜电位方程中的外界刺激电流变为由动力学方程控制的变量,将ML模型改进成三维ML模型,从而研究外界刺激带来的神经元复杂动力学现象^[4-5]。在改进的三维模型基础上,大量文献对该神经元模型的放电节律模式和模式转化的峰峰间距以及簇发放分类等各方面进行了更为详细探讨^[6-7]。其次,FitzHugh^[8]和Nagumo等^[9]共同提出FHN模型。魏春玲等^[10]研究了外界周期脉冲激励下,FHN神经元系统产生的随机整数倍和混沌多峰放电节律的关系,表明了两类节律的动力学特性,为区分两类节律提供了实用指标。随后几年,科学家们对FHN方程进行

【收稿日期】2016-11-28

【基金项目】国家自然科学基金(11172103,11572127)

【作者简介】杨雨潼,硕士,研究方向:神经动力系统,E-mail: 773981423@qq.com

【通信作者】刘深泉,教授,E-mail: mashqliu@scut.edu.cn

了更为详细的实验与研究^[11-12]。另外,近年来,神经元簇放电活动的动力学行为研究和分类成为一个热门方向^[4, 12-13]。在国际上, Izhikevich^[4]运用分岔理论对神经元放电的各种模式及动力学行为进行了分类和研究,得出了不同的簇放电模式;在国内,杨卓琴等^[12]则对快子系统的分岔曲线上,具有一个、两个以及没有 Hopf 点时的簇放电模式进行了分类。

在实际环境中,神经元并不是孤立存在的,而是彼此通过突触(电突触传递及化学突触)相连接,形成一个神经网络系统,相互耦合、相互影响。另外,耦合神经元间的信息传递并不是瞬时的,而是存在传递的延迟,因此,还需要考虑真实神经元间信息传递存在时滞的情况。Wang 等^[14]研究了两个电耦合 ML 神经元的混沌同步行为,结果表明随着耦合强度的增加,将会产生完全同步行为。张艳娇等^[13]将两个改进的三维 ML 神经元进行化学突触耦合,研究耦合强度及时滞对神经元同步的影响。Wang 等^[15]研究也表明时滞可以增强耦合神经元系统的同步,并诱发耦合神经元呈现丰富的放电模式。

本文以 FHN 模型和 ML 模型为基础,将这两个具有丰富放电模式的神经元进行电耦合,得到一个新型的 FHN-ML 模型。分别对该模型中的 ML 神经元和 FHN 神经元增加不同的交流刺激,改变交流频率 ω 和钾离子平衡电位 V_k ,使模型产生丰富的新型簇发放模式;同时,对模型增加时滞参数 τ ,考虑时滞对该模型发放模式的影响;最后,为了更深入地了解簇发放的动力学行为,本文应用快慢动力学分析方法,以 ML 神经元中的慢变调节电流 I 作为分支参数,给出了更详细的簇发放分类。通过对新的耦合模型进行一系列的动力学分析,为新型神经回路的构建和研究提供一定的理论支撑。

1 模型描述

基于 FHN 模型以及改进的三维 ML 动力学方程,通过电突触的方式耦合这两个模型,得到一个新的 FHN-ML 模型。该模型的动力学方程描述如下:

$$\frac{dV_1}{dt} = V_1 - (V_1^3)/3 - Y + I_{\text{stim}} + g_c(V_2 - V_1) \quad (1)$$

$$\frac{dY}{dt} = 0.008(V_1 + 0.7 - 0.8Y) \quad (2)$$

$$C \frac{dV_2}{dt} = -g_{\text{Ca}} m_{\infty}(V_2)(V_2 - V_{\text{Ca}}) - g_{\text{K}} w(V_2 - V_{\text{K}}) - g_{\text{L}}(V_2 - V_{\text{L}}) - I_{\text{ext}} - I + g_c(V_1 - V_2) \quad (3)$$

$$\frac{dw}{dt} = \lambda(V_2)(w_{\infty}(V) - w) \quad (4)$$

$$\frac{dI}{dt} = \alpha(0.2 + V_2) \quad (5)$$

其中,

$$m_{\infty}(V_2) = 0.5(1 + \tanh \frac{V_2 - v_{11}}{v_{22}}) \quad (6)$$

$$w_{\infty}(V_2) = 0.5(1 + \tanh \frac{V_2 - v_{33}}{v_{44}}) \quad (7)$$

$$\lambda(V_2) = \frac{1}{3} \cosh(\frac{V_2 - v_{33}}{2v_{44}}) \quad (8)$$

V_1 、 V_2 分别代表 FHN 神经元和 ML 神经元的膜电位; C 表示膜电容; Y 、 w 分别表示 FHN 神经元和 ML 神经元的恢复变量; I 表示慢变调节电流, a 为时间尺度因子,为 0.005; g_c 是两个神经元之间的连接强度。 g_{Ca} 、 g_{K} 、 g_{L} 、 V_{Ca} 、 V_{K} 、 V_{L} 分别表示钙离子通道、钾离子通道、漏电流通道的最大电导和反转电压; $m_i(V)$ 、 $w_i(V)$ 分别是钙离子通道和钾离子通道打开的概率的稳态值; $\lambda(V)$ 为激活时间常数; v_{22} 、 v_{44} 分别表示依赖于电压的 $m_i(V)$ 和 $w_i(V)$ 斜率的倒数; v_{11} 、 v_{33} 是依赖于 v_{22} 和 v_{44} 的系统参数。详细描述见文献[3]。

系统部分参数取值为: $V_{\text{L}}=-0.5$ mV, $V_{\text{K}}=-1.1$ mV, $V_{\text{Ca}}=1.0$ mV, $g_{\text{L}}=0.5$ mS/cm², $g_{\text{K}}=2.0$ mS/cm², $g_{\text{Ca}}=1.2$ mS/cm², $v_{11}=-0.01$ mV, $v_{22}=0.15$ mV, $v_{33}=0.10$ mV, $v_{44}=0.05$ mV, $g_c=0.3$ 。

接下来对由外界交流刺激以及内在时滞所引起的神经元不同发放模式进行分析,其数值结果由 MATLAB 中运用四阶 Runge-Kutta 方法求解所得,数值所得结果已经过反复验证。本文所研究的膜电位为 FHN-ML 模型中 ML 神经元的膜电位。

2 模拟结果与分析

2.1 交流刺激对 FHN-ML 模型膜电位的影响

2.1.1 FHN 神经元加入交流电刺激对 FHN-ML 模型膜电位的影响 固定 $I_{\text{ext}}=0$ mA/cm²,对 FHN-ML 模型中的 FHN 神经元加入交流电刺激 $I_{\text{stim}}=0.8 \sin(\omega t)$ mA/cm²,在此基础上研究 ML 模型中钾离子平衡电位以及交流电的刺激频率的改变对该模型放电模式的影响。

从图 1a~e 可以看出,交流电频率的改变对神经元膜电位的发放模式产生了明显的影响。每个簇分成左右两种簇发放形式,左边的簇呈现出方波形,并且由不同周期的簇组成;右侧的簇由一定数量的“h”形簇放电组成。当 ω 从 0.002 一直增加到 0.024 时,左边簇中的不同周期的簇融合,即由 9 个不同周期的簇减少为 3 个不同周期的簇,进而减少为一簇,其中簇中峰的个数随着 ω 的增加而减少,同时右簇中“h”形簇放电的个数也在逐步减少。由此可见,刺激频率对神经元的发放节律和模式具有重要影响。从图 1f 也可以看出,随着 ω 的增加,神经元的 ISI 序列经历多

次逆加周期过程。其中, ω 在 $[0.005, 0.025]$ 中的逆加周期表明左右两簇中簇的减少, 而 ω 在 $[0, 0.005]$ 中的

逆加周期表示的是左簇中分裂成簇的个数的减少。

固定交流电刺激频率 $\omega = 0.005 \text{ rad/s}$, 图 2 为当

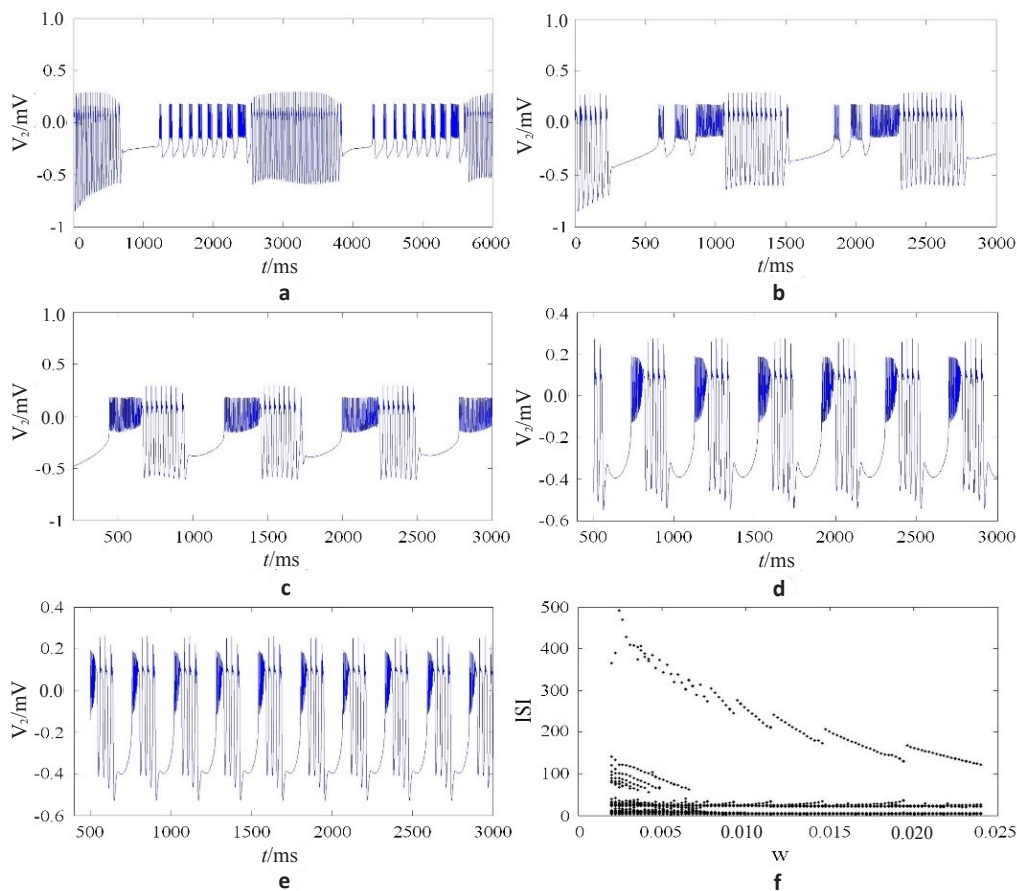


Fig.1a-e are membrane potential diagrams in different alternate current (AC) frequencies ω , and the value of ω is 0.002, 0.005, 0.008, 0.016, 0.024, respectively; Fig.1f is the ISIs bifurcation diagram with respect to ω .

图1 当 $I_{\text{ext}} = 0 \text{ mA/cm}^2$, $I_{\text{stim}} = 0.8 \sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$ 时, 不同交流电频率 ω 对应的神经元膜电位图及关于交流电频率 ω 的 ISI 分岔图

Fig.1 With $I_{\text{ext}} = 0 \text{ mA/cm}^2$, $I_{\text{stim}} = 0.8 \sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$, membrane potential diagram in different AC frequencies ω and ISI bifurcation diagram with respect to ω

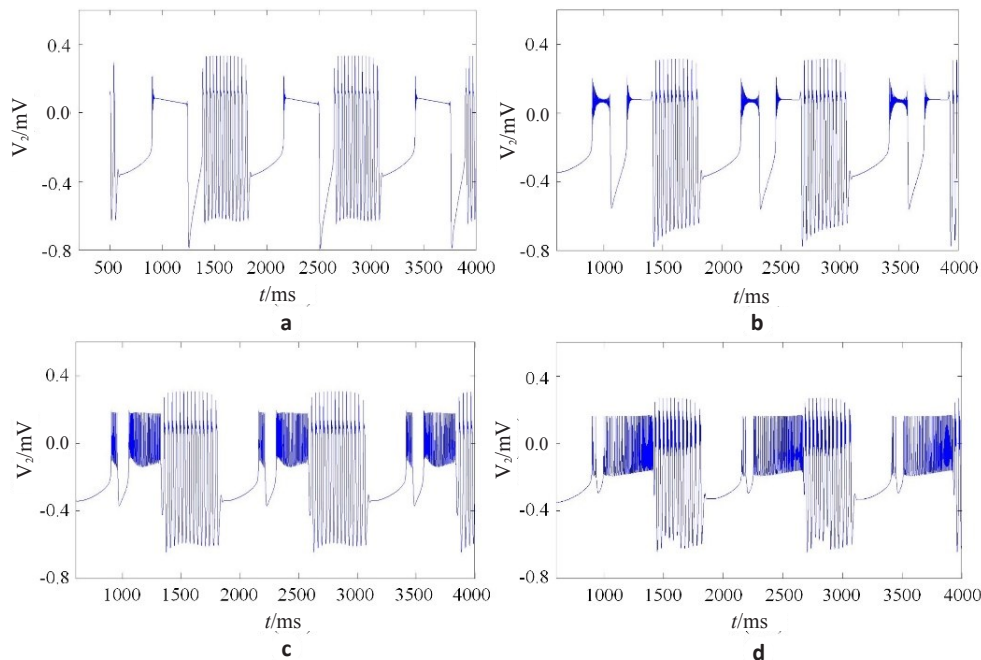
$I_{\text{ext}} = 0 \text{ mA/cm}^2$, $I_{\text{stim}} = 0.8 \sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$ 时, 不同钾离子平衡电位 V_k 所对应的复杂簇放电模式, 每个簇分成左右两种簇发放形式, 右簇由多个形如“h”的簇组成。当 $V_k = -0.6 \text{ mV}$ 时, 左簇为形如“H”形的簇发放, 而当 V_k 减少到 -0.8 mV 时, 左簇由两个形如“H”形的簇发放组成。随着钾离子平衡电位 V_k 继续从 -0.9 mV 减少到 -1.6 mV , 左簇发放形式发生了明显的变化, 变化后的左簇由两个簇数量不等的方波形簇组成, 而右簇中“h”形簇的数量也随着 V_k 的减小而减小。

2.1.2 ML 神经元加入交流电刺激对 FHN-ML 模型膜电位的影响 固定 $I_{\text{stim}} = 4 \text{ mA/cm}^2$, 对 FHN-ML 模型中的 ML 神经元加入交流电刺激 $I_{\text{ext}} = 0.2 \sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$, 在此基础上研究 ML 模型中钾离子平衡电位以及交

流电的刺激频率的改变对该模型放电模式的影响。

图 3a~e 为不同交流电频率 ω 对应的神经元膜电位图, 交流电频率的改变对神经元膜电位的发放模式产生了明显的影响。每个簇都由多个不同周期的簇组成; 当 ω 从 0.002 一直增加到 0.005 时, 每簇中不同簇的数量逐渐减少。当 $\omega = 0.002 \text{ rad/s}$ 时, 每簇中含有 12 个小簇; 当 $\omega = 0.003 \text{ rad/s}$ 时, 每簇中含有 5 个小簇; 当 ω 继续从 0.004 增加到 0.006 时, 每簇中小簇的个数由 3 个减少到 2 个, 最终变为一大簇。从图 3f 中可见, 随着交流电频率 ω 的增加, 神经元 ISI 序列经历多次逆加周期过程。

固定交流电刺激频率 $\omega = 0.005 \text{ rad/s}$, 图 4 为当 $I_{\text{stim}} = 4 \text{ mA/cm}^2$, $I_{\text{ext}} = 0.2 \sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$ 时, 不同钾离子平



The value of V_k in fig.2a-d is -0.6, -0.8, -0.9, -1.6, respectively.

图2 当 $I_{\text{ext}}=0 \text{ mA/cm}^2$, $I_{\text{stim}}=0.8 \sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$ 时,不同钾离子平衡电位 V_k 对应的神经元膜电位图

Fig.2 With $I_{\text{ext}}=0 \text{ mA/cm}^2$, $I_{\text{stim}}=0.8 \sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$, membrane potential diagram in different potassium equilibrium potential V_k

衡电位所对应的神经元膜电位发放模式。当 $V_k = -0.70 \text{ mV}$ 时,每簇的发放形式形如“H”;当 $V_k = -0.80 \text{ mV}$ 时,每簇由两个形如“H”的簇组成;当 $V_k = -0.85 \text{ mV}$ 时,左簇中左边的“H”转变为一个方波和一小簇,而右边的“H”簇改变为由一小簇和一个“H”组成;当 $V_k = -0.90 \text{ mV}$ 时,发放模式改变为方波形簇发放。

2.2 时滞对FHN-ML模型膜电位的影响

时滞普遍存在于大多数生物物理系统中,且是神经信息传递所固有的。对神经系统中时滞作用的研究大多集中在考察耦合神经元或神经元网络上,因此,本研究利用FHN-ML神经元和ML神经元电耦合模型,通过在两个神经元的耦合中加入时滞参数,来考察时滞对FHN-ML模型发放活动的影响。

加入时滞参数后的改进模型如下:

$$\frac{dV_1}{dt} = V_1 - (V_1^3)/3 - Y + I_{\text{stim}} + g_c(V_2(t-\tau) - V_1) \quad (9)$$

$$C \frac{dV_2}{dt} = -g_{\text{Ca}} m_{\infty}(V_2)(V_2 - V_{\text{Ca}}) - g_{\text{K}} w(V_2 - V_k) - g_{\text{L}}(V_2 - V_l) - I_{\text{ext}} - I + g_c(V_1(t-\tau) - V_2) \quad (10)$$

其中, τ 表示ML神经元与FHN神经元之间的时滞,其他值的意义保持不变。

固定 $C=1.6 \text{ } \mu\text{F/cm}^2$, $I_{\text{stim}}=0 \text{ mA/cm}^2$, $I_{\text{ext}}=0 \text{ mA/cm}^2$, 从图 5a~d 可以看出,不同的时滞对神经元膜电位的发放模式有较大的影响。当时滞为0时,神经元出现

周期1和周期2交替的混合发放;当时滞增加到0.02时,神经元出现周期为4的发放,并且每簇中第2个峰和第3个峰之间有一小段间隔;当时滞继续增加到0.20和0.40时,神经元分别出现周期为5以及周期为7的发放,即,每簇中峰的个数随着时滞的增加而增加。从图 5e 中也可以看出,当时滞为0时,神经元的ISI序列经历来一个混沌发放状态,而随着时滞的增加,经历了多次加周期分岔过程。

2.3 FHN-ML模型的快慢动力学分析

固定 $I_{\text{stim}}=4 \text{ mA/cm}^2$, $I_{\text{ext}}=0 \text{ mA/cm}^2$, 应用快慢动力学分析方法,以ML神经元中的慢变调节电流 I 作为可变参数,对FHN-ML模型中不同的簇放电活动进行分类。

2.3.1 快变子系统分岔曲线的上支仅有一个Hopf分岔点的簇放电

图 6a 是当 $C=2.4 \text{ } \mu\text{F/cm}^2$ 时,ML神经元的膜电位发放图。利用快慢动力学分析来研究不同类型的簇放电模式。选择慢变量 I 作为分支参数,图 6b 表示快变子系统的平衡点关于慢变量 I 形成了一条Z形分岔曲线,并且此簇放电的轨线附加于图 1b 中。在快子系统Z形分岔曲线的上支且 $I=0.59645986$ 时,仅有一个Hopf分岔点(H)产生,快变子系统的稳定焦点经由点 H 处的Hopf分岔而失稳,与此同时稳定极限环产生。Z形分岔曲线的中支和下支分别由

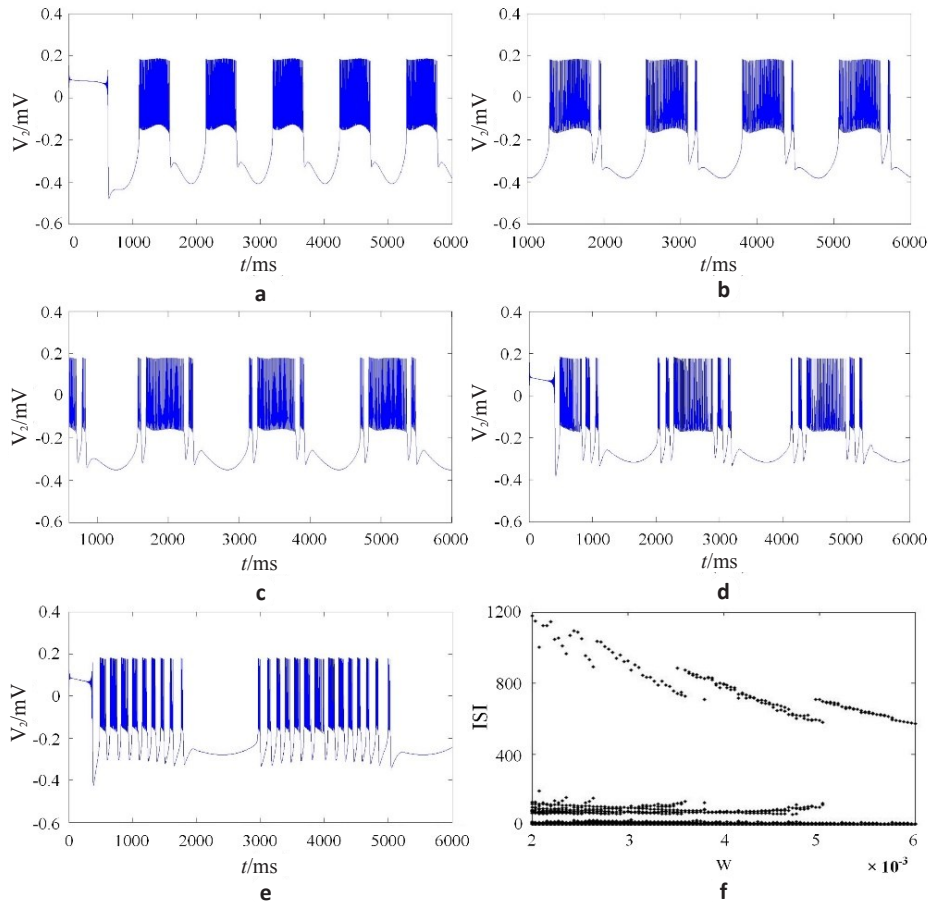
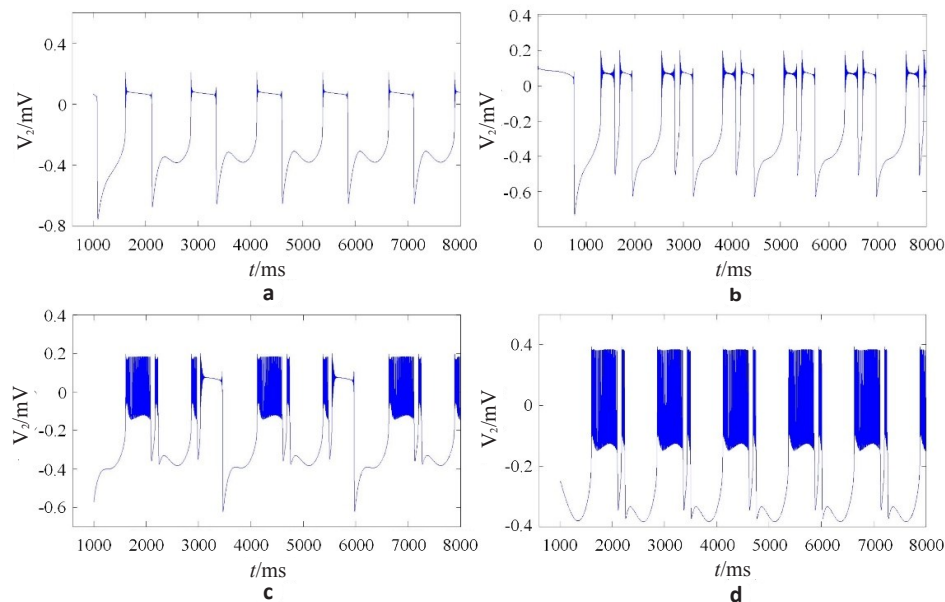


Fig.3a-e are membrane potential diagrams in different AC frequencies ω , and the value of ω is 0.006, 0.005, 0.004, 0.003, 0.002, respectively; fig.3f is ISIs bifurcation diagram with respect to ω .

图3 当 $I_{stim}=4 \text{ mA/cm}^2$, $I_{ext}=0.2\sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$ 时,不同交流电频率 ω 对应的神经元膜电位图及关于交流电频率 ω 的ISI分岔图

Fig.3 With $I_{stim}=4 \text{ mA/cm}^2$, $I_{ext}=0.2 \sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$, membrane potential diagram in different AC frequencies ω and ISI bifurcation diagram with respect to ω



The value of V_k in fig.4a-d is -0.70, -0.80, -0.85, -0.90, respectively.

图4 当 $I_{stim}=4 \text{ mA/cm}^2$, $I_{ext}=0.2 \sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$ 时,不同钾离子平衡电位 V_k 对应的神经元膜电位图

Fig.4 With $I_{stim}=4 \text{ mA/cm}^2$, $I_{ext}=0.2 \sin(\omega t) \text{ mA/cm}^2$, membrane potential diagram in different potassium equilibrium potential V_k

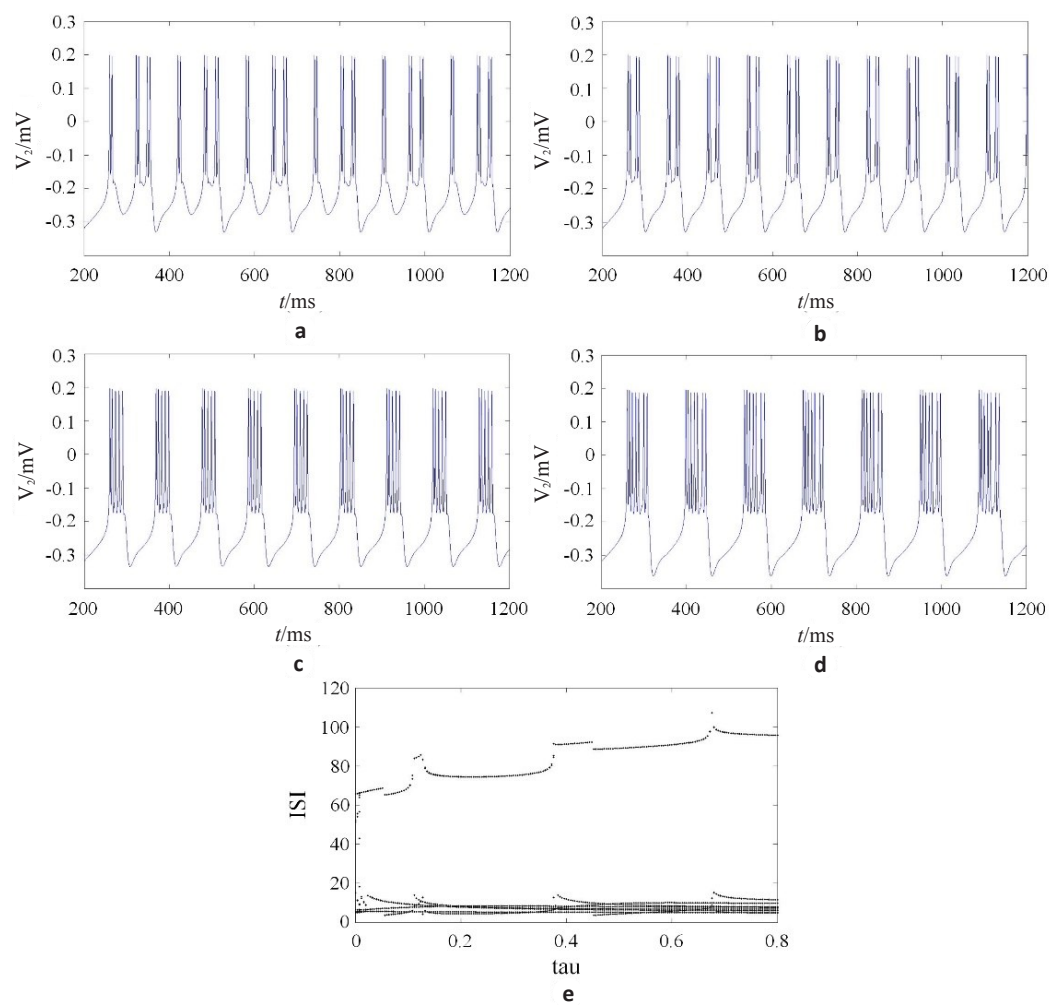
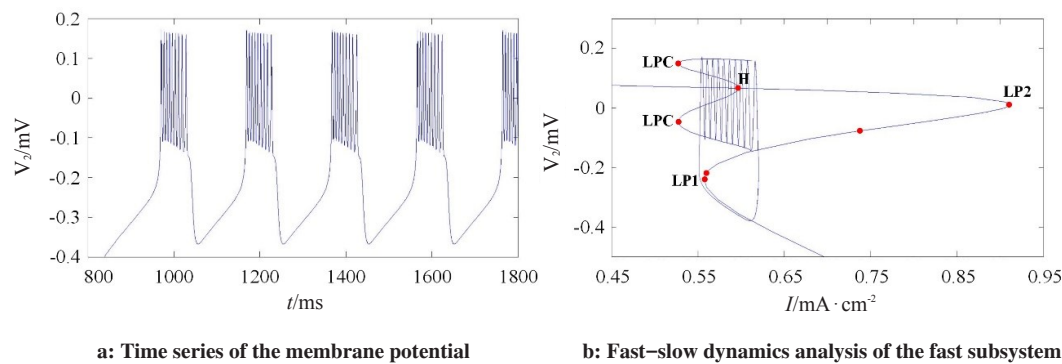


Fig.5a-d are membrane potential diagram in different time delay parameter τ , and the value of τ is 0.00, 0.05, 0.20, 0.40, respectively; fig5.f is ISIs bifurcation diagram with respect to τ .

图5 不同时滞 τ 对应的神经元膜电位图及关于不同时滞 τ 的ISI分岔图

Fig.5 Membrane potential diagram in different time delay parameters and ISIs bifurcation diagram with respect to τ



a: Time series of the membrane potential b: Fast-slow dynamics analysis of the fast subsystem

图6 当ML神经元的膜电容 $C=2.4$ 时,产生“fold/homoclinic”滞后环的“fold/homoclinic”型簇放电活动

Fig.6 Fast-slow dynamics of "fold/homoclinic" bursting via the "fold/homoclinic" hysteresis loop when capacitance of ML neuron C is 2.4

鞍点以及稳定结点构成。 V_{\max} 和 V_{\min} 分别表示极限环上膜电位 V_2 的最大值和最小值。LP1和LP2为鞍结分岔点,LPC表示极限环的鞍结分岔。

在此簇放电的产生过程中,当快变子系统的参数 I 减小时,相应于Z形分岔曲线下支稳定结点的静息态经由 $I=0.557\ 491$ 时的鞍结分岔LP1消失,转迁

到 Z 形分岔曲线上支周围稳定极限环的放电状态。当参数 I 的增加时,稳定极限环碰到了 Z 形分岔曲线中支转为鞍点同宿轨线,经由鞍点同宿分岔返回到静息状态。

这样,静息状态转迁到放电状态的分岔是点 LP1 处的鞍结分岔;放电状态转迁到静息状态的分岔是鞍点同宿分岔。根据快慢动力学分析的分类方法,此簇放电模式称为“fold/homoclinic”型簇放电。考虑引起滞后环产生的分岔,即从簇放电的下状态转迁到上状态的分岔为点 LP1 处的鞍结分岔,而从簇放电的上状态转迁到下状态的分岔为鞍点同宿分

岔。因此,此簇放电模式是经由“fold/homoclinic”滞后环的“fold/homoclinic”型簇放电。

2.3.2 快变子系统分岔曲线的上支无 Hopf 分岔点的簇放电 图 7a 是当 $C=2.0\ \mu\text{F}/\text{cm}^2$, $V_{\text{Ca}}=0.6\ \text{mV}$ 时,ML 神经元的膜电位发放图。图 7b 表示快变子系统的平衡点关于慢变量 I 形成了一条 Z 形的分岔曲线,并且此簇放电的轨线于图 7b 中叠加于 Z 形分岔曲线上。在快子系统的 Z 形分岔曲线的上支由稳定焦点构成,没有 Hopf 分岔点产生。Z 形分岔曲线的中支和下支分别由鞍点以及稳定结点构成。

由于快子系统分岔曲线的稳定上支没有 Hopf 分

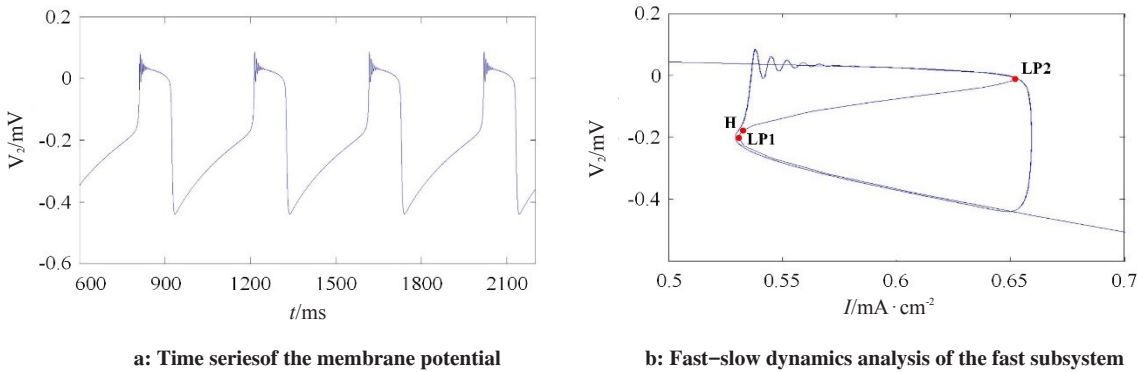


图 7 当 ML 神经元的膜电容 $V_{\text{Ca}}=0.6$ 时,产生“fold/ fold”点-点滞后环型簇放电活动

Fig.7 Fast-slow dynamics of bursting via the "fold/fold" hysteresis loop when membrane capacitance of ML neuron (V_{Ca}) is 0.6

岔点产生,所以不存在相应于放电状态的稳定极限环,因此无需考虑与放电状态产生或结束有关的的分岔,而是考虑引起滞后环产生的分岔。随着快子系统的分岔参数 I 的减小,稳定结点构成的下静息状态经由鞍结分岔 LP1 ($I=0.530\ 802$) 消失,转迁到由稳定焦点构成的上静息状态;随着分岔参数 I 的增加,上静息状态经由鞍结分岔 LP2 ($I=0.652\ 104$) 消失而转迁到下静息状态。

一个点-点滞后环将由两个静息状态,相应于分岔曲线上支的稳定上状态与相应于 Z 形分岔曲线下支的稳定下状态之间的相互转迁而产生,LP1 和 LP2 为鞍结分岔点,因此,此簇放电模式是“fold/fold”点-点滞后环型簇放电。

3 结 论

以 FHN 模型和 ML 模型为基础,通过两个神经元的电耦合,得到一个 FHN-ML 模型。分别对该模型中的 ML 神经元和 FHN 神经元增加不同的交流刺激,簇发放会发生断裂,分裂为左右簇。在对 FHN 神

经元加入交流刺激时,右簇由“h”形簇组成,左簇由“H”形簇组成,且随着钾离子平衡电位 V_k 的减少,左簇由“H”形变为方波形;随着交流频率 ω 的增加,左簇出现融合且右簇出现簇减少现象。对 ML 神经元加入交流刺激,当交流频率 ω 较小时,簇发放断裂成好几簇并随着 ω 的增加而发生融合;同样的,改变 V_k ,左右簇中的“H”形逐步转变为方波形,并且簇中峰的个数增加。另外,在模型中增加时滞参数 τ ,时滞的增加会导致神经元先后经历混合状态,加周期的簇发放。当模型增加外界刺激和考虑时滞因素后,模型表现出许多新的簇发放模式。最后,对于不同的簇发放,以 ML 神经元中的慢变调节电流 I 作为分支参数,应用快慢动力学分析方法就分岔曲线上有无 Hopf 分岔点的两种情况进行研究,得到了两种簇分类活动:(1)当膜电容 $C=2.4\ \mu\text{F}/\text{cm}^2$ 时,出现一个经由“fold/homoclinic”滞后环的“fold/homoclinic”型簇放电;(2)当膜电容 $C=2.0\ \mu\text{F}/\text{cm}^2$, $V_{\text{Ca}}=0.6\ \text{mV}$ 时,出现“fold/fold”点-点滞后环型簇放电。基于上述研究结果,我们可以进一步研究该模型的动力学行为和机制。

【参考文献】

- [1] RINZEL J, LEE Y S. Dissection of a model for neuronal parabolic bursting[J]. *J Math Biol*, 1987, 25(6): 653-675.
- [2] TERMAN D. The transition from bursting to continuous spiking in excitable membrane models[J]. *J Nonlinear Sci*, 1992, 2(2): 135-182.
- [3] MORRIS C, LECAR H. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle-fiber[J]. *Biophys J*, 1981, 35(1): 193-213.
- [4] IZHIKEVICH E M. Neural excitability, spiking and bursting [J]. *Int J Bifurcat Chaos*, 2000, 10(6): 1171-1266.
- [5] WANG H X, LU Q S, WANG Q Y. Generation of firing rhythm, patterns and synchronization in the Morris-Lecar neuron model[J]. *Int J Nonlin Sci Num*, 2005, 6(1): 7-12.
- [6] 王海侠, 陆启韶, 郑艳红. 神经元模型的复杂动力学: 分岔与编码[J]. *动力学与控制学报*, 2009, 7(4): 293-296.
- WANG H X, LU Q S, ZHENG Y H. Complex dynamics of the neuron model: bifurcation and encoding [J]. *Journal of Dynamics and Control*, 2009, 7(4): 293-296.
- [7] 周毅. 神经元 Morris-Lecar 模型簇放电活动的分岔研究[J]. *长春工业大学学报(自然科学版)*, 2012, 33(4): 427-431.
- ZHOU Y. Bifurcation analysis of neuron bursting in Morris-Lecar model [J]. *Journal of Changchun University of Technology (Natural Science Edition)*, 2012, 33(4): 427-431.
- [8] FITZHUGH R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane[J]. *J Biophys*, 1961, 1(6): 445-446.
- [9] NAGUMO J, ARIMORO S, YOSHIZAWA S. An active pulse transmission line simulating nerve axion [J]. *Proc Ire*, 1962, 50 (10): 2061-2070.
- [10] 魏春玲, 古华光, 杨明浩, 等. 周期激励下 FitzHugh-Nagumo 模型的两峰分布放电节律[J]. *生物物理学报*, 2008, 24(1): 22-28.
- WEI C L, GU H G, YANG M H, et al. Two kinds of multi-mode neural firing rhythms induced by external periodic pulse stimulus in FitzHugh-Nagumo model [J]. *Acta Biophysica Sinica*, 2008, 24 (1): 22-28.
- [11] 刘勇, 谢勇. 分数阶 FitzHugh-Nagumo 模型神经元的动力学特性及其同步[J]. *物理学报*, 2010, 59(3): 2147-2155.
- LIU Y, XIE Y. Dynamical characteristics of the fractional-order FitzHugh-Nagumo model neuron and its synchronization [J]. *Acta Physica Sinica*, 2010, 59(3): 2147-2155.
- [12] 杨卓琴, 陆启韶. 神经元 Chay 模型中不同类型的簇放电模式[J]. *中国科学G辑*, 2007, 37(4): 440-450.
- YANG Z Q, LU Q S. Various kinds of electrical bursting patterns in the Chay neuron model [J]. *Science China: Series G*, 2007, 37 (4): 440-450.
- [13] 张艳娇, 李美生, 陆启韶. ML 神经元的放电模式及时滞对神经元同步的影响[J]. *动力学与控制学报*, 2009, 7(1): 19-23.
- ZHANG Y J, LI M S, LU Q S. Firing patterns and the effect of time-delay coupling on synchronization of two coupled chaotic ML neurons [J]. *Journal of Dynamics and Control*, 2009, 7(1): 19-23.
- [14] WANG Q Y, LU Q S, WANG H X. Transition to complete synchronization via near-synchronization in two coupled chaotic neurons [J]. *Chinese Phys*, 2005, 14(11): 2189-2195.
- [15] WANG Q Y, LU Q S. Time delay enhanced synchronization and regularization in two coupled chaotic neurons [J]. *Chinese Phys Lett*, 2005, 22(3): 543-546.

(编辑: 谭斯允)

(上接第 305 页)

- KANG L Y, LIU X Q. The use of semiconductor laser in shedding brackets recycling: a feasibility study [J]. *Acta Academiae Medicinae Qingdao Universitatis*, 2016, 52(1): 54-56.
- [34] 凌晨, 季凌飞, 吴燕, 等. 金属正畸托槽皮秒激光清洗实验及其机理研究[J]. *中国激光*, 2014, 41(4): 84-90.
- LING C, JI L F, WU Y, et al. Research and mechanism study on refurbishing stainless bracket using picosecond laser based on laser cleaning technology [J]. *Chinese Journal of Lasers*, 2014, 41(4): 84-90.
- [35] SANTOS D M, NOGUEIRA R D, GERALDO-MARTINS V R, et al. *In vitro* assessment of the acid resistance of demineralized enamel irradiated with Er, Cr:YSGG and Nd:YAG laser[J]. *Pediatr Dent*, 2014, 36(7): 137-142.
- [36] 石茂渝, 郑靖, 周仲荣. 激光处理对人牙釉质酸蚀和耐磨性能的影响[J]. *机械*, 2013, 40(12): 1-5.
- SHI M Y, ZHENG J, ZHOU Z R. Effect of laser treatment on the erosion and wear properties of human tooth enamel [J]. *Machinery*, 2013, 40(12): 1-5.
- [37] ZUERLEIN M J, FRIED D, FEATHERSTONE J D. Modeling the modification depth of carbon dioxide laser-treated dental enamel [J]. *Laser Surg Med*, 1999, 25(4): 335-347.
- [38] BEDINI R, MANZON L, FRATTO G, et al. Microhardness and morphological changes induced by Nd:Yag laser on dental enamel: an *in vitro* study [J]. *Ann Ist Super Sanita*, 2010, 46(2): 168-172.

(编辑: 陈丽霞)