

非线性
动力学丛书

8

神经元耦合系统的 同步动力学

王青云 石霞 陆启韶 著



科学出版社

www.sciencep.com

0322
126
1-2

非线性动力学丛书 8

神经元耦合系统的 同步动力学

王青云 石 霞 陆启韶 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书以作者的近期研究成果为基础,介绍神经元耦合系统同步动力学的主要理论方法和一些问题,分析不同的耦合神经元系统的复杂同步行为和同步转迁模式,探讨突触耦合类型、网络拓扑结构、耦合强度以及时滞和随机因素对神经元耦合系统同步的影响等。本书重视理论分析、数值仿真与实际应用的密切结合,适当介绍基本知识,图文并茂,系统性强,对于发展非线性动力学分析方法和深入认识神经系统动力学现象和脑功能有理论指导作用。

本书可供从事非线性科学、神经科学、信息科学与工程、生物控制技术等研究领域研究的高年级大学生、研究生、教师和相关的科技人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

神经元耦合系统的同步动力学/王青云,石霞,陆启韶著. —北京:科学出版社,2008

(非线性动力学丛书;8)

ISBN 978-7-03-022505-4

I. 神… II. ①王…②石…③陆… III. 神经元-非线性力学:动力学
IV. R338.1 O322

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 102851 号

责任编辑:吕 虹 赵彦超/责任校对:赵桂芬

责任印制:赵德静/封面设计:陈 敬

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新 蕾 印 刷 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2008年9月第 一 版 开本: B5(720×1000)

2008年9月第一次印刷 印张: 9 1/4

印数: 1-2 500 字数: 164 000

定价: 38.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换<新蕾>)

《非线性动力学丛书》序

真实的动力系统几乎都含有各种各样的非线性因素,诸如机械系统中的间隙、干摩擦,结构系统中的材料弹塑性、构件大变形,控制系统中的元器件饱和特性、变结构控制策略等。实践中,人们经常试图用线性模型来替代实际的非线性系统,以求方便地获得其动力学行为的某种逼近。然而,被忽略的非线性因素常常会在分析和计算中引起无法接受的误差,使得线性逼近成为一场徒劳。特别对于系统的长时间历程动力学问题,有时即使略去很微弱的非线性因素,也会在分析和计算中出现本质性的错误。

因此,人们很早就开始关注非线性系统的动力学问题。早期研究可追溯到1673年 Huygens 对单摆大幅摆动非等时性的观察。从19世纪末起, Poincaré、Lyapunov、Birkhoff、Andronov、Arnold 和 Smale 等数学家和力学家相继对非线性动力系统的理论进行了奠基性研究, Duffing、van der Pol、Lorenz、Ueda 等物理学家和工程师则在实验和数值模拟中获得了许多启示性发现。他们的杰出贡献相辅相成,形成了分岔、混沌、分形的理论框架,使非线性动力学在20世纪70年代成为一门重要的前沿学科,并促进了非线性科学的形成和发展。

近20年来,非线性动力学在理论和应用两个方面均取得了很大进展。这促使越来越多的学者基于非线性动力学观点来思考问题,采用非线性动力学理论和方法,对工程科学、生命科学、社会科学等领域中的非线性系统建立数学模型,预测其长期的动力学行为,揭示内在的规律性,提出改善系统品质的控制策略。一系列成功的实践使人们认识到:许多过去无法解决的难题源于系统的非线性,而解决难题的关键在于对问题所呈现的分岔、混沌、分形、孤立子等复杂非线性动力学现象具有正确的认识和理解。

近年来,非线性动力学理论和方法正从低维向高维乃至无穷维发展。伴随着计算机代数、数值模拟和图形技术的进步,非线性动力学所处理的问题规模和难度不断提高。已逐步接近一些实际系统。在工程科学界,以往研究人员对于非线性问题绕道而行的现象正在发生变化。人们不仅力求深入分析非线性对系统动力学的影响,使系统和产品的动态设计、加工、运行与控制满足日益提高的运行速度和精度需求;而且开始探索利用分岔、混沌等非线性现象造福人类。

在这样的背景下,有必要组织在工程科学、生命科学、社会科学等领域中从事非线性动力学研究的学者撰写一套非线性动力学丛书,着重介绍近几年来非线性

动力学理论和方法在上述领域的一些研究进展,特别是我国学者的研究成果,为从事非线性动力学理论及应用研究的人员,包括硕士研究生和博士研究生等,提供最新的理论、方法及应用范例。在科学出版社的大力支持下,组织了这套《非线性动力学丛书》。

本套丛书在选题和内容上有别于郝柏林先生主编的《非线性科学丛书》(上海教育出版社出版),它更加侧重于对工程科学、生命科学、社会科学等领域中的非线性动力学问题进行建模、理论分析、计算和实验。与国外的同类丛书相比,它具有整体的出版思想,每分册阐述一个主题,互不重复等特点。丛书的选题主要来自我国学者在国家自然科学基金等资助下取得的研究成果,有些研究成果已被国内外学者广泛引用或应用于工程和社会实践,还有一些选题取自作者多年的教学成果。

希望作者、读者、丛书编委会和科学出版社共同努力,使这套丛书取得成功。

胡海岩

2001年8月

前 言

脑是支配人和高级动物活动的司令部和信息中心,神经系统承担着感受外界刺激,产生、处理、传导和整合信号,进行高级认知功能活动(如知觉、学习、记忆、情绪、语言、意识、思维等),以及从事运动控制等重要功能。目前,对于神经系统的解剖学和生理学研究取得重要成果,并且迅速推向细胞和分子水平,使得人们对神经系统的生理结构、神经信号发生和传导的电生理过程、运转方式和功能特性都有了全新的认识。以脑科学为核心的神经科学已经成为 21 世纪国际科学技术研究的主要前沿领域之一,正在酝酿着新的重大突破。但是人们对于神经活动的复杂机理的本质认识还是很初步的,为此需要进行多学科、多层次的综合性研究,这是神经科学发展的重要趋势。

长期以来,人们对于神经生理现象的研究主要依靠实验结果的直观描述,沿用传统的观点和方法进行统计分析,难以建立全面深入的规律性认识。随着新型的电生理技术和分子生物学方法的出现,在神经生理实验方面已经积累了十分丰富的实际资料,使得人们对神经系统的生理结构和功能有了丰富的认识,但是对神经系统的动力学行为和认知能力的本质认识还很不够。现在人们已经越来越深刻地意识到神经科学问题的复杂性,重视“理论、计算和实验相结合”的研究模式,从而神经系统的数理建模、理论分析和数值模拟的重要性日益突出。

神经系统的基本结构单元是神经元,其放电活动涉及复杂的物理化学过程,表现出丰富的非线性动力学行为。神经系统整体由数目众多的神经元组成,各个单元之间通过电突触和化学突触紧密联系,形成一个具有高维数、多层次、多时间尺度、多功能的复杂信息网络结构,从而导致复杂的网络动力学行为,对神经系统的放电活动和信息行为的研究提出了一系列崭新的问题。为了充分考虑神经生理的复杂性和动态特性,更深入揭示神经认知活动的非线性本质,人们需要创造性地运用非线性动力学的概念、理论和方法开展研究。因而,相应产生的神经动力学已成为研究神经放电活动的重要理论基础,并为非线性动力学和现代神经科学开辟了新的研究途径,具有重要的理论意义。与此同时,神经系统的复杂非线性行为的跨学科交叉领域研究,也必将推动生物智能控制、仿生力学和机器人、计算机科学技术、网络科学技术、神经生理学和神经医学等的发展,具有广阔的应用前景。

20 世纪 50 年代以来,神经科学家相继提出和改进了一些著名的神经电生理的理论模型,在神经系统的复杂放电活动和信息编码的神经动力学研究取得重大进展,对神经科学产生了深远影响。现在神经动力学研究正在向微观(分子和细胞

活动)、介观(介乎神经元的局部作用与脑的整体结构之间)和宏观(认知、心理、感觉、控制功能)的不同层次深入发展。近 20 年来,我国学者在神经动力学方面的研究得到重视和迅速开展。在国家自然科学基金重点项目“神经放电活动和信息识别中的复杂非线性动力学行为研究”(2005 年~2008 年)的支持下,北京航空航天大学课题组对神经元系统的放电活动和信息识别的非线性动力学行为开展研究,并取得显著成果。本书是在该项目中关于神经元耦合系统的同步动力学问题的主要研究成果基础上,补充了一些基本知识后写成的专著,其中涉及神经元耦合系统同步动力学的主要理论方法和一些问题,特别是不同连接方式的耦合神经元系统的复杂同步行为和同步转迁模式、时滞和随机因素对神经元耦合系统同步的影响。这些内容发展了耦合神经元系统的非线性动力学分析方法,并对今后进一步探讨生物神经网络系统的复杂动力学行为及其机理有理论指导作用。

本书主要取材于本课题组的研究成果,特别是王青云和石霞博士的学位论文及在国内外重要刊物上发表的论文,还适当参考了国内外的一些论文和专著的相关材料。本书注重内容的基础性、理论性、系统性和先进性,在神经元模型、电突触和化学突触连接类型,网络连接方式以及时滞、随机因素等方面较多反映真实生物神经元的生理特性,讨论了一些较深层次的耦合神经元系统同步的新现象和动力学机制,如同步转迁、时滞影响和自适应滞后同步等。本书重视理论分析与实际应用的密切结合,配有较多的数值仿真结果和图形加以说明,有助于读者理解。本书可供从事非线性科学、神经科学、信息与控制科学等领域研究的高年级大学生、研究生、教师和科学技术人员使用,向他们提供神经元耦合系统的同步动力学的必要基础知识和参考资料。

本书的主要内容安排如下:

第一章介绍本书的研究目的及意义、国内外神经元耦合系统同步动力学的研究现状。

第二章介绍神经元的基本知识和数学模型、神经元的突触类型及其数学模型的建立,以及动力系统同步的相关理论知识。

第三章从理论上研究有对称电突触的耦合神经元同步问题,得到了不同电耦合连接方式的神经元达到完全同步的临界值,并对链式结构、环式结构、全局耦合以及 NW 小世界网络耦合的神经元同步进行研究,给出了不同连接方式的耦合神经元达到同步的临界值随着神经元数目的变化的数学拟合公式。还研究了 NW 小世界网络耦合神经元的耦合拓扑和强度对相位同步的影响。

第四章对耦合混沌 ML 神经元的同步转迁进行研究。结果表明,在该耦合神经元系统中,需要经过非常复杂的同步转迁模式,即簇同步、近似同步和完全同步等各种中间的过渡状态,最后才达到稳定的完全同步状态。研究了复杂的同步转迁模式对小的参数不匹配的鲁棒性。

第五章分别研究了时滞对电突触和化学突触耦合神经元同步的影响。对于电耦合和抑制性化学耦合的神经元,发现时滞有时能增强耦合神经元的同步,但有时也会破坏耦合神经元的同步。在增强同步期间,耦合神经元的激发模式由混沌变为周期的形式。与此同时,还发现时滞会诱发新的神经元同步模式,表明时滞和耦合强度对同步具有互补作用。此外,对于兴奋性化学耦合的神经元,时滞能诱发耦合神经元的在相和反相同步之间的转迁。

第六章基于 Lasalle 不变性原理,对于单向时滞耦合的混沌系统,提出了一种新的实现滞后同步的方法,即自适应滞后同步法。还发现滞后同步曲线呈现明显的“U”形结构,它对参数的不匹配具有强的鲁棒性。

第七章研究随机因素对神经元耦合系统完全同步和相位同步的影响。发现噪声不仅可以诱导而且可能增强神经元的完全同步和相位同步。还发现不管是在耦合还是噪声的作用下,神经元的簇放电状态都比峰放电状态容易达到同步。

胡海岩院士和张伟教授积极支持和关心本书的出版。徐健学教授认真细致地审阅书稿,给出富有建设性的指教和建议。郑艳红博士热情协助和精心整理稿件,并提出了许多宝贵改进意见。在我们的课题研究过程中,也得到了许多专家的指导。我们在此一并向他们表示衷心的感谢。

本书的工作是在国家自然科学基金重点项目“神经放电活动和信息识别中的复杂非线性动力学行为研究”(编号:10432010)和国家自然科学基金面上项目“噪声和耦合时滞作用下神经网络的时空动力学”(编号:10702023)支持下完成的,还得到内蒙古财经学院出版基金的大力资助。

由于作者的水平所限,本书难免存在不足和错漏之处,敬请读者批评指正。

作 者

2008年5月

目 录

《非线性动力学丛书》序

前言

第一章 绪论	1
1.1 耦合振子系统同步动力学的基本理论和进展	1
1.2 非线性动力学在神经系统研究中的重要作用	2
1.3 耦合神经元系统同步动力学的研究现状及进展	4
1.3.1 耦合神经网络的同步	4
1.3.2 耦合神经元系统的同步转迁	6
1.3.3 时滞对耦合神经元系统同步的作用	7
1.3.4 化学突触对神经元耦合动力学的作用	8
1.4 耦合神经元系统中的自适应同步	9
1.5 噪声对神经元耦合系统同步的重要影响	10
第二章 基本知识和基本概念	12
2.1 神经元的结构及其类型	12
2.2 神经元动作电位的产生机制	13
2.3 神经元的可兴奋性	14
2.4 神经元电活动的数学模型	16
2.4.1 Hodgkin-Huxley 神经元模型	16
2.4.2 Morris-Lecar 神经元模型	18
2.4.3 Chay 神经元模型	18
2.4.4 Hindmarsh-Rose 神经元模型	20
2.5 神经元的突触数学模型	21
2.6 动力系统的同步概念	24
2.6.1 周期系统的同步——锁频和锁相	26
2.6.2 混沌系统的同步	29
2.7 神经元同步的实验证实	35
第三章 对称电突触耦合神经网络的同步	37
3.1 引言	37
3.2 对称电突触耦合的全同神经元的完全同步	38
3.2.1 耦合神经网络完全同步的稳定性标准	38

3.2.2 数值模拟	42
3.3 不同对称连接方式神经网络的完全同步	44
3.3.1 规则连接的神经网络完全同步的理论分析	44
3.3.2 规则连接的神经网络完全同步的数值模拟	46
3.3.3 耦合神经元数对规则连接神经网络同步的作用	50
3.3.4 小世界神经网络的完全同步	51
3.4 小世界神经网络的相位同步	53
3.4.1 HR 神经元模型的相位	53
3.4.2 小世界神经网络的模型	55
3.4.3 耦合强度对小世界神经网络相位同步的作用	55
3.4.4 网络的拓扑结构对小世界神经网络相位同步的作用	56
3.5 小结	57
第四章 耦合混沌神经元的同步转迁	58
4.1 引言	58
4.2 改进的 ML 神经元模型及其动力特性	58
4.3 耦合混沌的 ML 神经元的同步	61
4.3.1 两耦合全同的 ML 混沌神经元的同步	61
4.3.2 两耦合的非全同 ML 混沌神经元的同步	65
4.4 小结	66
第五章 时滞对耦合神经元同步的影响	68
5.1 引言	68
5.2 时滞对电突触耦合神经元同步的作用	69
5.2.1 时滞耦合的神经元模型	69
5.2.2 时滞对电突触耦合神经元同步的增强作用	69
5.2.3 时滞对电突触耦合神经元同步的破坏作用	72
5.3 时滞对抑制性化学突触耦合神经元同步的作用	73
5.3.1 具有时滞的抑制性化学突触耦合的神经元模型	73
5.3.2 无时滞的抑制性化学突触耦合神经元的同步	74
5.3.3 时滞对抑制性化学突触耦合神经元在相同步的作用	76
5.4 时滞对兴奋性化学突触耦合神经元同步的作用	78
5.4.1 具有时滞的兴奋性化学突触耦合的神经元模型	78
5.4.2 无时滞的兴奋性化学突触耦合神经元的同步	80
5.4.3 时滞诱导的耦合神经元的在相和反相同步之间的转迁	84
5.5 小结	87

第六章 单向耦合混沌神经元的自适应滞后同步	89
6.1 引言	89
6.2 自适应滞后同步理论	89
6.2.1 Lasalle 不变性原理	89
6.2.2 自适应滞后同步的理论分析	90
6.3 耦合神经元系统的自适应滞后同步	92
6.3.1 模型的描述	92
6.3.2 耦合 HR 神经元自适应滞后同步的数值模拟	93
6.3.3 时滞对神经元自适应滞后同步收敛强度的作用	94
6.3.4 耦合强度的收敛率对滞后同步曲线的作用	94
6.4 滞后同步对耦合系统参数小的不匹配的鲁棒性	96
6.5 小结	97
第七章 随机因素对耦合神经元同步的影响	99
7.1 引言	99
7.2 噪声对耦合神经元完全同步的影响	100
7.2.1 电突触耦合神经元的完全同步	100
7.2.2 噪声对电突触耦合神经元完全同步的作用	105
7.3 噪声对耦合神经元相位同步的影响	112
7.3.1 相位的定义	113
7.3.2 电突触耦合神经元的相位同步	117
7.3.3 噪声对耦合神经元频率同步的影响	121
7.4 小结	125
参考文献	126

第一章 绪 论

20 世纪下半叶,非线性科学获得了前所未有的蓬勃发展。非线性科学是一门研究非线性现象共性的基础学科,被誉为 20 世纪自然科学中的第三次革命^[1~9],并与相对论、量子论一起永载史册。一般来说,非线性科学的主体包括混沌、分岔、孤立子、分形、斑图和复杂性等的研究。科学界认为,非线性科学的研究不仅有重要的科学意义,而且具有广泛的应用背景。事实上,非线性科学几乎涉及自然科学和社会科学的各个领域^[1~9],并且不断改变人们对现实世界许多的传统看法,形成一种新的自然观,并从根本上影响着现代科学的逻辑体系。

1.1 耦合振子系统同步动力学的基本理论和进展

混沌和分岔是两个最基本的非线性现象,它们是从动力学的角度去揭示事物非线性的本质特性,已成为非线性科学研究的极为活跃的主题。然而,近年来同步也是非线性研究领域兴起的一个热门的课题,而且具有广阔的应用背景^[1,5,9]。在自然和社会界中,存在许多的同步现象,如人们的鼓掌声、蟋蟀的叫声、萤火虫的闪亮等。随着非线性动力学的发展,同步的概念和理论也在迅速地发展。同步一词来源于希腊语,其意义是在时间上一致或相关。同步的研究始于 1673 年, Huygens(惠更斯)发现悬挂在同一横梁上的两个弱耦合的摆钟能达到在相的同步。在此之后,关于同步的研究主要集中在耦合周期系统的基础上。自从 Pecora 和 Carroll 阐明了两个耦合的混沌系统能够同步以来^[10~11],混沌同步引起了众多学者的广泛兴趣。由此同步已经从周期振子的锁相扩展到了混沌系统的同步,而且从两个或者三个系统耦合的同步发展到了复杂网络的同步^[12~16]。另外,随着科学技术日益发达,混沌同步的应用已经渗透到通信、激光、生态系统、神经元系统等各个领域,因此许多学者致力于这个领域的研究并取得了一些极为重要的结果。特别是近年来,随着非线性科学的深入研究,同步的概念和理论基础日趋完善,使同步不仅在实验上可以观察到,而且能从理论上严格地给出实现条件。对于耦合的混沌系统而言,已经发现了许多不同类型的同步状态并且作了相应的研究,如完全同步或恒等同步(complete synchronization)^[10~11,17~18]、相位同步(phase synchronization)^[19~22]、滞后同步(lag synchronization)和期望同步(anticipating synchronization)^[23~29]、射影同步(projective synchronization)^[30~31]、广义同步(generalized synchronization)^[32~36]、阵发性滞后同步(intermittent lag synchronization)^[37~38]、

弱相同步(imperfect phase synchronization)^[39]和几乎完全同步(almost complete synchronization)^[40]等。

在混沌同步的研究过程中,研究非线性动力学的学者们基于实际应用背景提出了许多实现混沌同步的有效途径,比如自适应同步^[41~44]、反馈同步^[44~45]、噪声诱导和噪声增强的同步^[46~51]及脉冲同步^[52~54]等。这些实现同步的方法不仅用混沌的动力系统理论得到了证实,更重要的是它们在通信、激光和神经系统中有着广泛的应用基础和发展前景。

动力系统的稳定性理论是研究耦合系统同步的最基本的理论基础。一般都是通过研究同步差或者在同步流形处的线性化系统的零解渐近稳定性给出实现同步的条件。Pecora 和 Carrol 提出了主稳定性函数(master stability function)判别法^[55~56],这是一个适用于对称和非对称耦合系统同步的一般性判别准则。这个准则必须依赖数值去计算最大条件 Lyapunov 指数或 Floquet 乘子。对于加噪声的耦合系统而言,利用计算噪声系统的条件 Lyapunov 指数可以去判别耦合系统的随机完全同步^[51]。而依赖于构造 Lyapunov 函数去判别同步的方法比较保守,所以一般得到达到同步的耦合强度是较大的。在时滞耦合出现的情况下,同步差所满足的线性化系统变为无穷维的动力系统。虽然这时计算所有的 Lyapunov 指数是不可能的,但是我们可以计算它的极大条件 Lyapunov 指数,而同步稳定性是仅仅依赖于极大条件 Lyapunov 指数,所以时滞耦合的系统也可以借助极大条件 Lyapunov 指数来确定同步问题^[57~58]。对于某些特殊时滞耦合系统也可以借助于时滞动力系统的稳定性原理构造 Lyapunov-Krasovskii 函数来判别耦合系统的同步^[59]。对于耦合的脉冲动力系统,基于脉冲微分方程的稳定性理论可以判别耦合系统的同步^[53,60]。除了动力系统的稳定性理论之外,判断同步还有另外一种应用统计物理的有效的方法,比如,可以用互相关函数去判别完全同步、滞后同步和期望同步;用平均相差或频率差能判别相位同步;用环相差的分布可以研究噪声作用的随机系统的相位同步等^[11,19,61]。总之,同步的判别方法已日趋完善,这为我们更好地研究耦合系统的同步提供了坚实的理论基础。

1.2 非线性动力学在神经系统研究中的重要作用

神经系统(neural system)是由众多的神经细胞(或者称作神经元(neuron))组成的庞大而复杂的信息网络,通过对信息的处理、编码、整合,转变为传出冲动,从而联络和调节机体的各系统和器官的功能,在机体功能调节系统中起着主导的作用。机体各器官、系统的功能活动并不是孤立的而是彼此相互影响和相互制约的,神经系统直接或间接地使机体的各种功能活动成为整体,以适应内外环境的变化作出迅速准确的调节,从而使机体维持各种机能活动的稳定和协调。从功能上,神

神经系统可以分为三个环节,即传入、中枢和传出^[62~64]。

神经元作为神经系统的基本功能和单位,能感受刺激和传导兴奋。电生理实验表明神经元具有高度的非线性,在不同 Ca 离子浓度或者不同幅度的外界直流电刺激下能表现出丰富的放电模式,例如周期的峰放电和簇放电、混沌的峰放电和簇放电。而在整个神经系统中,神经脉冲的传递往往要至少两个以上的神经元通过耦合的方式来完成,因此耦合的神经元系统就更是一个非常复杂的高维非线性动力系统。研究神经元的放电模式的产生以及神经信息在神经元之间的传递过程就需要非线性动力学的理论和方法。近年来,国际上出现了以神经生理学与非线性动力学相结合的神经营力学(neurodynamics),并且以“神经营力学”命名的实验室也随之应运而生,比如德国 Marburg 大学的神经营力学实验室(Neurodynamics Lab)、美国 Missouri at St. Louis 大学的神经营力学中心(Center for Neurodynamics)等。他们主要是利用非线性动力学的理论和方法来解释神经生理实验中观察到的诸多现象,并进一步指导电生理神经实验,从而为医学的发展提供更坚实的理论基础,并企图通过揭开大脑之谜来解决当今无法医治的许多神经疾病的难题。

神经元对信息的处理和加工是神经元集群共同完成的,因此神经元集群的运动模式对信息的传递是非常重要的。一个神经元不能完成对连续峰放电的时间编码,而神经元集群能以同步的方式反映共同的突触流。科学家们已经在视觉脑皮层里观察到了神经元同步的激发模式^[65~66]。在麻醉的猫的视觉皮层里已经观察到了 γ 频率(30Hz~80Hz)运动的同步^[67]。随后,类似的结果也在清醒的猴子脑记录中发现^[67~68]。现存的事实表明神经元 γ 频率运动的同步是构成神经特性捆绑的最可能的机制。基于神经元同步运动的实验发现,为了更好地理解现实神经元同步的机制,我们有必要从非线性同步动力学的角度去理论上研究神经系统同步的产生机理。为此我们借助于耦合神经元模型的研究去揭示和解释试验中所观察到的某些神经同步现象。

然而,很多的生理实验表明并非所有的同步模式是有利的。事实上,太多的同步往往会导致某类生理疾病,例如帕金森氏症、手的颤抖和癫痫病,这种同步称为病态的同步。利用非线性动力学的基本理论,研究如何消除这些病态同步是非常有必要的,只有这样才能更好地指导实验去研究消除病态的有效方法。近年来,在消除病态同步方面也提出了许多的方案,一个很有效的方案是时滞反馈法。种种研究表明,神经元间的同步和去同步化机制有待于进一步研究,同步是自然界中一类基本的非线性现象,尤其是复杂系统之间自组织现象(self-organization)的根本机制,而解决同步问题的内在机制同样要用到非线性动力学的理论和方法。综上所述,非线性动力学在神经系统的研究中发挥着重要的作用。

1.3 耦合神经元系统同步动力学的研究现状及进展

当今,耦合系统的同步是一个新兴的非线性动力学的研究领域。耦合振荡的同步是非线性动力学的一个基本现象。它发生在许多物理、通信、生态和神经系统中并且在振荡的集体行为中扮演着重要的角色。特别是近年来,耦合神经元系统的同步成为非线性科学研究领域的一个中心问题。耦合神经元系统的同步问题是研究脑信息处理的关键,这一直受到国内外学者的关注,各种耦合神经网络的集体行为是研究的焦点。关于耦合神经系统过渡到稳定同步的转迁过程,要借助于条件 Lyapunov 指数的变化和自相似函数(或同步差)去研究。随着对神经信息传递过程的深入认识,时滞对神经元同步的作用也引起了学者们高度的重视。

1.3.1 耦合神经网络的同步

单个神经元呈现复杂的非线性行为,神经元群体的运动能表现出更复杂的运动模式,因而其表现的动力学行为就更复杂了。同步是群体运动节律的典型表现形式,即系统中的所有神经元同一时间放电或者其节律具有某种关系,以及聚类行为^[69],即系统中的神经元分成几组,每一组中的神经元同步放电,但是不同组的神经元没有同步行为。当然,还可能存在更复杂的群体节律,放电节律可能以波的形式在系统内传播。

神经元为了执行不同的功能,其耦合方式也表现出各种各样的连接形式。从规则的连接(链式、环式和全局耦合等)到小世界的网络形式,可能在整个神经网络中都存在着。不同的连接形式应该对耦合神经元的同步有着不同的作用。耦合神经元同步是极为活跃的研究领域,国内外许多的学者都一直关注这个问题。实际上,对于耦合神经元同步的研究早在 20 世纪 80 年代就开始了,那个时候对于耦合神经元系统的研究主要是采用几何奇异摄动法,研究系统同相、反相解的存在性和稳定性。随着非线性同步动力学理论引入到神经科学中,耦合神经元系统的同步问题也逐步展开,各种连接方式对各种同步的影响得到了逐步的研究。

在国外,Bazhenov 等^[70]研究了链式抑制性化学突触耦合的混沌 Hindmarsh-Rose 神经元的集体行为。通过数值模拟表明,临近的神经元呈现反相的同步,与下一个临近的神经元在相同步,而且通过被耦合神经元中某个神经元随着耦合强度变化的分岔图可以看出,随着耦合强度的增加,耦合神经元的规则化也随之提高。他们还把噪声加入耦合强度中,考虑到噪声对耦合神经元分岔的作用,发现噪声阻止了小尺寸吸引子的出现,从而降低了系统的多稳定性。在文献^[71]中,经严格的理论分析,给出了 FitzHugh-Nagumo 神经元经单向、闭环式抑制性化学耦合时,达到完全同步的充分必要条件。在文献^[72]中,Yoshioka 研究了由化学突触

耦合的周期激发的神经元的动力学行为。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网络簇状态的完全稳定性。借助于 Integrate Fire(IF)神经元模型和 Hodgkin-Huxley 神经元模型进行了数值分析,其数值结果与理论分析非常一致。Belykh 等人^[16]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。通过对任意耦合网络的理论分析和数值的仿真,他们惊奇地发现完全同步状态的稳定性仅仅依赖于每个神经元接受的信号数,而与网络拓扑的细节无关。这个结果是不同于线性耦合的神经元完全同步强依赖于网络的结构和神经元的数的情况。Mainieri 等^[73]研究了以 $L \times L$ 方格子耦合恒等的 Hindmarsh-Rose 神经元集体的共振结构的时间演化,研究结果表明在二维 Hindmarsh-Rose 神经网络的部分同步区域里,出现的共振结构是周期的,而在一段较长的时间之后,初始结构不再能保留。由于出现在网络里的共振结构与突触影响的任何变化无关,因此这个模型能模仿短期记忆。

在国内,石霞和陆启韶研究了具有环式结构的电耦合的 Hindmarsh-Rose 同步模式。基于在同步流形处的线性化系统,他们利用微分方程的稳定性理论,给出了达到同步稳定性的一个判据^[74]。王青云等研究了对称结构的耦合神经元的同步行为,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网络同步的一个充分条件,而且给出了不同连接方式电耦合神经元同步的临界值也不同的理论解释^[75]。杜艳梅和彭建华等研究了 N 个全局耦合的 FitzHugh-Nagumo 神经元的同步振荡,基于数值计算,他们研究了时滞和噪声对网络同步的作用。彭建华等还研究了网格状神经元的同步发放和空间编码,研究结果表明,对于网格状的神经网络,通过调节其某些参数,耦合网络能实现同步运动,最终能成功地监测到目标模式^[76]。徐健学等给出电突触耦合与化学突触耦合单独和联合作用时,两个耦合神经元实现完全同步、反相同步和相位同步的规则和不规则振荡,及其依赖于耦合强度的转迁^[77~78]。

耦合神经元的相位同步也是当今研究的主要内容。Shuai 等^[19]研究了电耦合的两个非恒等的 Hindmarsh-Rose 神经元的相位同步,他们借助于相位差、互相关函数和 Lyapunov 指数来判断神经元的各种同步的转迁过程。研究结果表明,随着耦合强度的增加,两耦合混沌神经元由簇同步转化为相位同步,最后到拟完全同步。Ivanchenko 等^[79]对簇振荡集群的相同步进行了研究。通过平均域耦合的二维映射的簇神经元模型,他们的研究表明,全局耦合的簇振荡集体能达到同步动力。这种相同步是发生在簇的时间尺度上的,而在峰的时间尺度上并不出现。同时他们的研究也表明,如果把正弦信号输入到任意一个神经元,在耦合的簇振荡集群中能观察到外激励的混沌相同步,且给出了产生这种机制的一个物理上的解释,并且推测这种现象能被用作有效地控制神经元集体簇运动的一种方法。王青云和

陆启韶^[80]研究了 NW 小世界网络的神经元相同步的问题。他们借助于 Hilbert 变换合理地定义了 Hindmarsh-Rose 神经元的相位,并利用数值计算的方法研究了耦合强度和网络拓扑对耦合神经元相同步的作用,研究表明,随着耦合强度和连接概率的增加,小世界神经元网络的相同步也增加。

1.3.2 耦合神经元系统的同步转迁

耦合系统的同步转迁是极为引人注意的研究领域。不同的同步状态的转迁过程是由系统耦合参数的变化而引起的动力学机制,从理论上分析这种现象是非常具有挑战性的,国内外许多学者做了相当的研究工作。Parlitz 等^[81]首先通过对两个单向耦合的 Rössler 系统相位同步转迁的观察指出,相位同步是与广义同步相联系的:广义同步总是导致相同步,相同步可能在没有广义同步出现的情况下发生,广义同步是强于相位同步的。在此之后,Zheng 等^[35]研究了两个耦合非恒等 Rössler 系统的同步过渡,得出相位同步可能优先或落后于广义同步,广义同步并不总是导致相位同步,广义同步和相位同步的先后是依赖于系统的不匹配参数的。在不同的不匹配参数下,数值研究表明,广义同步可以先于相位同步,也可以落后于相位同步。可见不同的耦合作用能引起不同的同步转迁机制。

神经元系统是一个由快慢系统组成的多尺度系统,快变量联系神经元的膜电位,而慢变量是与各种离子电流有关的。因此对于耦合神经元系统的同步转迁也是非常复杂的。在文献[19]中,作者提出了在 Hindmarsh-Rose 这样多尺度的耦合神经元系统中,系统的 Lyapunov 指数不是预示相位同步发生的确定性标准。Ge 等人^[82]对耦合多尺度系统的同步转迁作了较为详细的研究,通过对耦合的多尺度无刷直流电动机(brushless dc motor)模型和 Hindmarsh-Rose 神经元模型相位同步的研究,指出 Lyapunov 指数并不能预示所有情况下相位同步的发生,它是依赖于未耦合系统的混沌路线的。如果未耦合系统是处于由倍周期通向混沌的混沌范围内,相位同步能由耦合系统的 Lyapunov 指数预言,而当它们处于其他混沌的范围内(例如由周期窗口通向的混沌范围内),则不能找到耦合系统的 Lyapunov 指数和相位同步发生的明确的关系。Dhamala 等人^[83]通过对电耦合的多尺度 Hindmarsh-Rose 神经元的同步转迁研究指出,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),而且簇同步总是先于峰同步。王青云和陆启韶等^[84]对两电耦合混沌的 Morris-Lecar 神经元的混沌同步作了研究,通过计算同步差(或者相似函数)和峰峰期间的分岔图,他们得出了复杂的同步转迁模式,即在实现稳定的完全同步之前,出现了簇同步、近似同步和完全同步交替的过程,这也就是说峰同步也是可以优先于簇同步的。

总之,像神经元这样多尺度而又高度非线性的系统中,耦合系统的同步过渡过程是非常复杂的,这也正是快慢系统相互作用的结果。对神经元耦合系统同步过