



# 神经元网络

## 时空行为的动力学研究

李玉叶◎著

Dynamic Study on Spatio-temporal Behavior  
of Neural Network



中国工信出版集团



电子工业出版社  
PUBLISHING HOUSE OF ELECTRONICS INDUSTRY  
<http://www.phei.com.cn>

# 神经元网络时空行为的 动力学研究

李玉叶 著

電子工業出版社  
Publishing House of Electronics Industry  
北京 · BEIJING

## 内 容 简 介

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 世纪自然科学的第三次革命。非线性科学与神经科学交叉融合，形成了新兴的交叉学科——神经动力学。本书主要研究了网络单元特性对神经元网络时空模式的影响，利用非线性动力学的理论和方法，通过数值模拟分析，揭示了神经元网络单元特性（具有共存行为、现实生物意义、I 型或 II 型兴奋性的神经元）对网络展现的时空动力学行为的影响。

本书既可作为对生命过程中的非线性动力学感兴趣人员的入门读物，也可作为从事生物、医学、物理及相关专业的师生和研究人员的参考书。

未经许可，不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容。

版权所有，侵权必究。

### 图书在版编目 (CIP) 数据

神经元网络时空行为的动力学研究/李玉叶著. —北京：电子工业出版社，2018.4

ISBN 978-7-121-33834-2

I . ①神… II . ①李… III. ①神经元—神经网络—动力学—研究 IV. ①Q811.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 046327 号

策划编辑：徐蔷薇

责任编辑：杨秋奎 特约编辑：孙 悅

印 刷：北京京华虎彩印刷有限公司

装 订：北京京华虎彩印刷有限公司

出版发行：电子工业出版社

北京市海淀区万寿路 173 信箱 邮编 100036

开 本：720×1000 1/16 印张：12 字数：157 千字

版 次：2018 年 4 月第 1 版

印 次：2018 年 4 月第 1 次印刷

定 价：49.00 元

凡所购买电子工业出版社图书有缺损问题，请向购买书店调换。若书店售缺，请与本社发行部联系，联系及邮购电话：(010) 88254888, 88258888。

质量投诉请发邮件至 [zlts@phei.com.cn](mailto:zlts@phei.com.cn)，盗版侵权举报请发邮件至 [dbqq@phei.com.cn](mailto:dbqq@phei.com.cn)。

本书咨询联系方式：(010) 88254755。

# 前言

随着科学技术的不断发展，自然界非线性问题的重要性日益凸显。20世纪下半叶，非线性科学取得了前所未有的发展，几乎已经融入各个传统学科，成为跨学科的研究前沿。非线性科学与神经科学交叉融合，形成了新的交叉学科——神经动力学。国内外学者已经做了大量工作，并取得了卓越的成果，推动了该学科的发展。2012年、2014年和2016年我国分别在上海、广州和敦煌召开了第一届、第二届和第三届全国神经动力学会议。

神经系统展示出复杂的非线性动力学现象，其电活动在神经信息处理中发挥着重要的作用。神经元网络是通过神经元耦合形成的。神经元动力学和耦合是影响神经元网络时空行为的重要因素。神经元动力学和/或耦合电流可以揭示网络时空行为的动力学。对神经元网络的时空动力学行为进行理论研究并获得深入的认识，是当前应该进行的重要的工作。由于现实神经系统的编码主要是通过神经元的放电模式来实现的，不同的放电模式反映不同的动力学特性，因此组成神经元网络的单元振子的动力学特性对认识现实神经系统至关重要。

本书的主体部分是本人在攻读博士研究生期间所做的工作。本书主要研究了网络单元特性对神经元网络的时空模式的影响，利用非线性动力学的理论和方法，通过数值模拟分析，揭示了神经元网络的单元特性（具有共存行为、现实生物意义、I型或II型兴奋性的神经元）对网络所展现的时空动力学行为的影响。本书分为5章。第1章介绍了神经元网络时空动

力学的基本理论和进展、神经元网络动力学的发展和研究现状。第2章介绍了神经系统的基本知识、神经元放电和神经元网络中的数学模型和动力学概念、神经元网络的时空行为和网络模型、随机共振概念及度量尺度等。第3~5章分别讨论了峰簇共存的神经元组成网络的同步及其转迁,鳌虾口胃神经节放电节律的数值模拟,以及神经元网络的多次空间相干共振。

在本书写作过程中,得到了同济大学古华光教授的大力支持和帮助,也得到了赤峰学院数学与统计学院各位领导的支持,在此一并表示衷心的感谢。

本书的出版得到了国家自然科学基金(11762001、11572225、11402039和11372224)和内蒙古自然科学基金(2016MS0101)的资助。

由于作者水平所限,书中不足之处恳请读者批评指正。

李玉叶

2018年1月

# 目 录

## 第 1 章

绪论 .....	1
1.1 神经元网络时空动力学的基本理论和进展 .....	3
1.2 神经元网络动力学研究的重要性 .....	6
1.3 神经元网络动力学的发展和研究现状 .....	7
1.3.1 神经元网络的同步及其转迁 .....	7
1.3.2 神经元网络的时空斑图 .....	9
1.3.3 随机因素作用下的网络时空动力学 .....	10
参考文献 .....	13

## 第 2 章

基本知识和基本概念 .....	21
2.1 神经系统基本知识 .....	23
2.1.1 神经系统 .....	23
2.1.2 神经元的结构和类型 .....	24
2.1.3 神经元电活动 .....	26
2.1.4 突触 .....	31
2.1.5 神经元网络及其电活动 .....	32

2.2 神经元的数学模型 .....	35
2.2.1 Hodgkin-Huxley 模型 .....	35
2.2.2 Chay 模型 .....	37
2.2.3 Morris-Lecar 模型 .....	38
2.2.4 FitzHugh-Nagumo 模型 .....	38
2.2.5 Hindmarsh-Rose 模型 .....	39
2.2.6 Rulkov 模型 .....	39
2.3 神经元数学模型的分岔 .....	40
2.3.1 平衡点分岔 .....	40
2.3.2 周期解分岔 .....	44
2.3.3 神经系统中的放电及混沌 .....	46
2.4 神经元网络的数学模型 .....	50
2.4.1 网络和复杂网络 .....	50
2.4.2 突触的数学模型 .....	51
2.4.3 神经元网络的数学模型 .....	53
2.5 神经元网络的时空行为 .....	56
2.5.1 同步 .....	56
2.5.2 螺旋波 .....	58
2.6 神经系统的随机动力学 .....	59
2.6.1 噪声 .....	59
2.6.2 随机共振的基本概念 .....	61
2.6.3 随机共振及随机信号的表征 .....	62
2.6.4 神经元的随机共振和相干共振 .....	64
参考文献 .....	65

## 第3章

峰簇共存的神经元组成网络的同步及其转迁 .....	73
3.1 引言 .....	75
3.2 水蛭模型及特性 .....	76
3.2.1 水蛭神经元模型 .....	76
3.2.2 峰放电和簇放电共存的特性 .....	77
3.3 耦合神经元网络和同步判别方法 .....	80
3.3.1 神经元网络模型 .....	80
3.3.2 同步判别方法 .....	81
3.4 耦合神经元网络的同步及其同步转迁 .....	81
3.4.1 当 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.0235$ 时网络的同步及其同步转迁 .....	82
3.4.2 当 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.0241$ 时网络的同步及其同步转迁 .....	86
3.4.3 当 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.0247$ 时网络的同步及其同步转迁 .....	89
3.5 三个同步转迁的对比 .....	91
3.5.1 从不同步到完全同步的过程 .....	92
3.5.2 不同同步之间的转迁 .....	92
3.6 本章小结 .....	94
参考文献 .....	95

## 第4章

鳌虾口胃神经节放电节律的数值模拟 .....	99
4.1 引言 .....	101
4.2 STG 神经元网络 .....	102

4.3 生物实验和结果 .....	104
4.3.1 生物实验 .....	104
4.3.2 生物实验结果 .....	105
4.4 理论模型和结果 .....	109
4.4.1 神经元模型和放电活动产生机理介绍 .....	109
4.4.2 STG 中单个神经元放电的模拟 .....	125
4.4.3 STG 中单个神经元从簇放电到峰放电的三种分岔图 .....	127
4.4.4 网络模型及三相放电的模拟 .....	128
4.5 本章小结 .....	139
参考文献 .....	140

## 第 5 章

神经元网络的多次空间相干共振 .....	143
5.1 引言 .....	145
5.2 Morris-Lecar 模型及特性 .....	147
5.2.1 II 型 ML 模型的特性 .....	147
5.2.2 I 型 ML 模型的特性 .....	150
5.3 网络模型、噪声和变异性 .....	153
5.3.1 网络模型 .....	153
5.3.2 噪声 .....	154
5.3.3 变异性 .....	154
5.4 高斯白噪声诱导多次空间相干共振 .....	155
5.4.1 空间模式 .....	155
5.4.2 多次空间相干共振 .....	157

5.5 变异性在 I 型神经元网络中诱导多次空间相干共振 .....	162
5.5.1 变异性在无噪声的网络中诱导螺旋波和多次 空间相干共振 .....	162
5.5.2 变异性在有噪声的网络中诱导螺旋波和多次 空间相干共振 .....	166
5.6 变异性在 II 型神经元网络中诱导多次空间相干共振 .....	167
5.6.1 变异性在噪声 $D=0.0063$ 时的网络中诱导螺旋波 和多次空间相干共振 .....	168
5.6.2 噪声在变异强度 $I_w=3$ 时的网络中诱导螺旋波和 多次空间相干共振 .....	171
5.7 本章小结 .....	174
参考文献 .....	177

# 第1章

## 绪论

1.1 神经元网络时空动力学的基本理论和进展

1.2 神经元网络动力学研究的重要性

1.3 神经元网络动力学的发展和研究现状



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世纪自然科学的第三次革命<sup>[1]</sup>。20世纪下半叶，非线性科学获得了前所未有的发展，几乎已经融入各个传统学科，成为跨学科的研究前沿。在各个学科与非线性学科交叉发展的过程中，生命科学，特别是生命科学中的神经科学充分展示了复杂的非线性动力学现象，其内在的动力学机理也正在被逐步深入揭示。神经元动力系统和神经元网络表现出复杂且种类繁多的分岔和混沌，对非线性科学来说是重要的发展和补充；利用非线性动力学的理念可进一步深入认识神经科学的动力学过程。两个学科间的互相促进和发展使两个学科间的距离正在减小，形成了新的学科方向——神经动力学。

目前，神经动力学有多个前沿热点，例如，神经元单元电活动的复杂非线性动力学，展现出了到目前为止自然界表现出的最为复杂和种类繁多的分岔和混沌；又如，神经元网络的同步行为和时空斑图，与目前的另一个热点——复杂网络相结合，正在取得许许多多的理论层面上的认识，为认识现实神经元网络的电活动的集群行为奠定基础。在更高层次的认知和意识层次，也有不少的研究者正在寻求可行的研究路径。已有研究表明，模式不同的神经放电节律可能会有不同的生理功能和编码意义。这些研究为解决神经科学中的编码和信息处理机制奠定了基础。

## 1.1 神经元网络时空动力学的基本理论和进展

---

神经系统是由数以亿计的神经细胞（神经元）组成的庞大而又复杂的信息网络，它直接或间接地调节和控制人体内各器官、系统功能和各种生理过程，

## 4 | 神经元网络时空行为的动力学研究

从而使人体适应内外环境的变化<sup>[2,3]</sup>。但是神经系统是非常复杂的非线性系统，要认识神经活动的复杂机理，探索神经系统特别是人脑的奥秘，传统的主要依靠实验结果进行直接描述，或者对结果采用线性观点和统计方法进行分析的研究模式遇到了挑战，需要人们对神经系统生理学行为进行多学科、多层次的综合性研究。

20世纪80年代以后，非线性动力学的发展正好为神经科学提供了一种理论工具，促进了90年代后期神经动力学的蓬勃兴起。神经动力学主要采用非线性动力学观点，把神经系统看作动力学系统来分析研究神经系统生理放电行为和放电机理。它强调对神经系统特别是人脑进行跨学科和跨层次的研究，将非线性动力学的理论、方法及各种数学工具深入应用到神经科学研究领域中。一些新的理论，如混沌动力学、协同学、相变理论、复杂性理论、随机共振理论等，也正在被应用到神经系统的各个层次的研究中。目前，对神经动力学的研究已经在微观、介观和宏观等各个层次全面展开，如神经元电活动的复杂非线性动力学；神经元网络的同步行为、时空斑图及更高层次的认知和意识层次，包括学习、记忆、语言、思维、情绪、认知及意识等。

同步和螺旋波是神经元网络时空行为中两个常见现象。它们也是非线性科学研究极为活跃的主题，而且具有广阔的应用背景。同步（Synchronous）是指两个或两个以上随时间变化的量在变化过程中保持一定的相对关系。同步现象不仅在自然界广泛存在，而且在实际应用中它也是非常重要的。关于同步现象最早的研究可以追溯到1673年惠更斯（Huygens）对耦合单摆的同步现象的观察。进入20世纪90年代以来，佩拉卡（Peroca）和卡罗尔（Carroll）提出了相同混沌子系统间在不同的初始条件下，通过某种驱动（或耦合），仍然可以实现混沌轨道的同步化<sup>[4]</sup>。同步也从最初的周期振子的锁相同步扩展到混沌

系统的轨道同步，而且耦合振子数也从两个或三个发展到现在的成千上万的复杂网络<sup>[5]</sup>。近年来，随着非线性科学的深入研究，同步作为非线性科学的重要组成部分，它的概念和理论基础日趋完善，发现了各式各样的同步，如完全同步或恒等同步、相位同步或频率同步、部分同步、簇同步、滞后同步、广义同步、弱相同步和几乎完全同步，以及应用于混沌系统中的自适应同步、反馈同步和脉冲同步等<sup>[6-8]</sup>。耦合系统同步的动力学理论基础是动力系统的稳定性理论。同步的实现条件一般都是通过同步差或者同步流行处的线性化系统的零解渐进稳定性给出的。Pecora 和 Carroll 提出了主稳定性函数（Master Stability Function）判别法<sup>[9]</sup>，这是适用于对称和非对称耦合系统同步的一般判别准则。时滞耦合系统可以借助 Lyapunov 指数或者构造 Lyapunov-Krasovski 函数来确定同步问题<sup>[10]</sup>；或者借助数理统计方法，如互相关函数判别完全同步、滞后同步，用平均相差或频率来判断相位同步等。

螺旋波是系统远离平衡态时由系统自组织形成的一类特殊斑图。在心室纤颤<sup>[11]</sup>、受精爪蟾卵母细胞钙波<sup>[12]</sup>和培养的神经胶质细胞钙波<sup>[13]</sup>等系统中都能观察到螺旋波的存在。螺旋波在自然界中广泛存在，其动力学研究也是一个热点。关于螺旋波斑图地研究更多地是通过化学实验或生物实验及数值模拟来进行的。有些学者也一直致力于螺旋波动力学理论的探究，并取得了许多重要的进展。如 Mikhailov 等人得到了弱激发介质中具有自由端点的螺旋波的解，这样的解的形式能定性解释一些现象(如螺旋波的漫游等)<sup>[14]</sup>，Hakim 和 Karma 严格推导得到了关于弱激发介质中螺旋波的动力理论，并进一步做了一系列研究<sup>[15,16]</sup>，如螺旋波的波前和波背的动力学行为及产生螺旋波的自由边界条件等。但是由于非线性系统的复杂特性及螺旋波端点的奇异性，对可激发系统中螺旋波的解析解的研究遇到了许多棘手的问题，螺旋波的动力学理论基础日趋完善，为以后研究复杂网络的螺旋波提供了坚实的理论基础。

## 1.2 神经元网络动力学研究的重要性

---

神经系统在空间结构上是跨分子、神经元、神经元网络、脑区和脑等多个层次的网络。神经元（包括胞体、轴突和树突）是神经系统的基本结构和功能单元，脑是神经系统的核心部件<sup>[2]</sup>。神经系统分为外周（感觉、运动）和中枢系统，通过电活动实现感知外界信息的编码、运动调节、信息处理加工功能及学习、记忆、认知、语言、思维等高级功能。所以对大脑乃至神经系统的研究，仅仅从神经元层次研究、了解其功能是完全不够的。神经元工作时，它们不是孤立存在的，脑乃至神经系统的功能是一个集体的效应。神经系统的所有功能，从心跳等自主神经活动的调节，到复杂的动物行为，如学习和运动等的控制，都反映了相互作用的神经元构成的网络的协同效应。神经元网络动力学研究，是揭示神经系统工作原理及其功能的重要方法和途径。

此外，神经功能的异常，如神经痛等感觉异常、帕金森等运动异常、精神疾病和脑损伤，会降低生活质量甚至导致脑死亡。而神经/脑科学主要通过实验手段进行研究。比如，通过基于实验归纳获得的神经放电频率编码感觉信息强弱，可初步了解脑如何感知外界信息，但缺乏理论依据；医生基于对患者行为的主观观察来诊断精神疾病并给出治疗策略，但若有客观指标的支持就更可靠。众所周知，神经是由上千亿个神经元组成的多层次网络系统，因此神经系统是跨多个空间层次、动态演化的网络系统，我们将其称为神经元网络。神经元网络的动态演化是其功能的表征，对神经系统网络动态演化规律的研究，也就是神经元网络动力学研究，是揭示神经系统工作原理和功能的重

要方法和途径。

## 1.3 神经元网络动力学的发展和研究现状

神经系统根据执行生理功能的不同，又可划分为众多的子系统或者子网络。在这些子系统或者子网络的时空行为中，同步和螺旋波是常见的形式，除此以外，还有由随机因素诱导的随机共振也是神经系统中非常重要的现象，并且它们在神经系统中都具有重要的基础生理学意义。

### 1.3.1 神经元网络的同步及其转迁

同步是神经元集群行为的一种表现形式，在自然界是普遍存在的，如在生态、神经科学、物理等现象中都可以观察到。自从 Pecora 和 Carroll 提出同步概念以来，同步在不同的科学领域中大量地报道，特别是在神经科学领域。1929 年 Hans Berger 发现人在睡眠与清醒状态具有截然不同的 EEG 波形，发现了同步化脑节律。1989 年，Gray 等人在猫的初级视皮层中发现了同步振荡现象<sup>[17]</sup>。在清醒猫的视皮层也得到了类似结果，在相干刺激激励下，神经元群具有零相位延迟的同步化。接着，在麻醉后的猫的视皮层里观察到了  $\gamma$  频率运动的同步。1999 年，Lachaux 等人研究发现了人脑频带的相位同步活动<sup>[18]</sup>。此外，在视皮层中，调节关注和刺激可有不同的相同步出现<sup>[19]</sup>。在哺乳动物的视皮层、人的丘脑区和龙虾的口胃神经节等许多神经系统中都观察到了同步现象<sup>[20]</sup>。在视觉和听觉系统中，给测试者不同难度的任务发现了不同同步之间的转迁现象，并且在人的心肺系统中也发现了同步转迁现象<sup>[21]</sup>。这些在现实神经系统中观察到的同步和同步转迁现象，表明同步是和神经系统的信息的传