

# HINDMARSH-ROSE 神经元模型中的复杂分岔结构

J. M. GONZALEZ-MIRANDA

*Departamento de Física Fundamental, Universidad de Barcelona,  
Avenida Diagonal 647, Barcelona 08028, Spain*

(2006 年 6 月 12 日接收; 2006 年 10 月 25 日修订)

本文阐述了在二维参数空间中对 Hindmarsh-Rose 神经元模型分岔图的研究结果。本文中的图显示了复杂分岔结构的存在和范围, 这些结构可能有助于理解神经元编码信息和对刺激作出快速反应的机制。此外, 本文中的相图中包含的信息为我们了解相互作用神经元的动力学提供了背景。

**关键词:** 神经元动力学; 神经元编码; 确定性混沌; 分岔图。

## 一、引言

神经科学中有两个主要问题, 其解与非线性动力学和混沌的研究有关。一个是神经系统的综合行为问题[Varela 等人, 2001], 该问题涉及对允许神经系统不同部分和单元协同工作的机制的理解, 并且该行为问题似乎与非线性动力振子的同步有关。另一个问题是神经编码问题[Sejnowski, 1995; Abeles, 2004], 其目的在于了解神经元如何编码它们在神经系统工作过程中传输和交换的信息, 并且这个问题与以下这两个问题相关, 即与非线性动力系统和混沌同步可用的不同类型动力学知识相关。

对这些问题的理论研究, 在其最基本的方面, 部分依赖于单个神经元电生理的数学模型, 其中大多数是从 Hodgkin 和 Huxley[1952]的开创性工作中发展出来的。其中, Hindmarsh 和 Rose[1984]提出的模型, 是将 Hodgkin-Huxley 模型映射到相对简单的非线性振子的结果, 这个振子已经被证明[Fitzhugh, 1961]了对单个神经元的膜电位动力学有很好的定性描述, 这是神经元动力学最相关的实验输出。由于动力系统和混沌领域在过去 30 年中经历了巨大的发展[Hirsch 等人, 2004; Ott, 2002], 因为现在可以从中获得新的信息, 所以对像 Hindmarsh-Rose 模型这样有意义的数学系统的研究获得了新的兴趣[Holmes, 2005]。

特别是, 最近发现, 该系统的动力学在作为重要控制参数的函数进行研究时, 呈现出两个相关特征: (i) 连续的内部激变(混沌吸引子的规模突然增大)[Gonzalez Miranda, 2003], 这是系统吸引子动力学性质的突变; (ii) 块结构动力学[Gonzalez Miranda, 2005], 这是一个复杂的分岔结构, 在这个结构里系统可用的动力学按相似的周期性分组。这些分组中的第一项通过在不同的动力学行为之间切换, 为神经系统中的快速反应提供了一个潜在的机制; 第二项提供了一种结构, 作为可能的基本元素, 对沿激活神经元轴突运行的明显随机动作电位序列中的信息进行编码。

这两种现象在 Hindmarsh-Rose 模型参数的特定限制值下得到了详细的研究。本文的目的是对这些现象在广泛的系统参数范围内的表现进行全面的分析, 即提供 Hindmarsh-Rose 模型的相图, 从而对这些和该系统的其他动力学行为的可用性给出全局观点。

本文主要内容如下: 在引言之后, 在第 2 部分, 我们对 Hindmarsh-Rose 神经元模型的分岔图中的复杂性进行了基本描述。在第 3 部分, 我们给出了在参数空间宽而重要区域内的线性稳定性分析的结果。在第 4 部分, 利用 Lyapunov 指数, 从非线性的角度分析了系统的稳定性, 并在非线性分析中进一步给出了分岔图的全局视图。在第 5 部分, 我们为上述结果

的结构稳定性提供了证据，最后，在第 6 部分，对本文的主要结论进行了讨论和总结。

## 二、复杂分岔结构

Hindmarsh-Rose 模型通过非线性一阶微分方程的三维系统描述了神经元轴突中膜电位  $x(t)$  的动力学，该系统以无量纲形式表达如下：

$$\dot{x} = y + 3x^2 - x^3 - z + I \quad (1)$$

$$\dot{y} = 1 - 5x^2 - y \quad (2)$$

$$\dot{z} = r\left[4\left(x + \frac{8}{5}\right) - z\right] \quad (3)$$

另外两个动力学变量  $y(t)$  和  $z(t)$  分别用快离子通道和慢离子通道描述了神经元膜中离子的交换。模型的主要参数是进入神经元的电流  $I$ ，以及慢通道交换离子的效率  $r$ 。

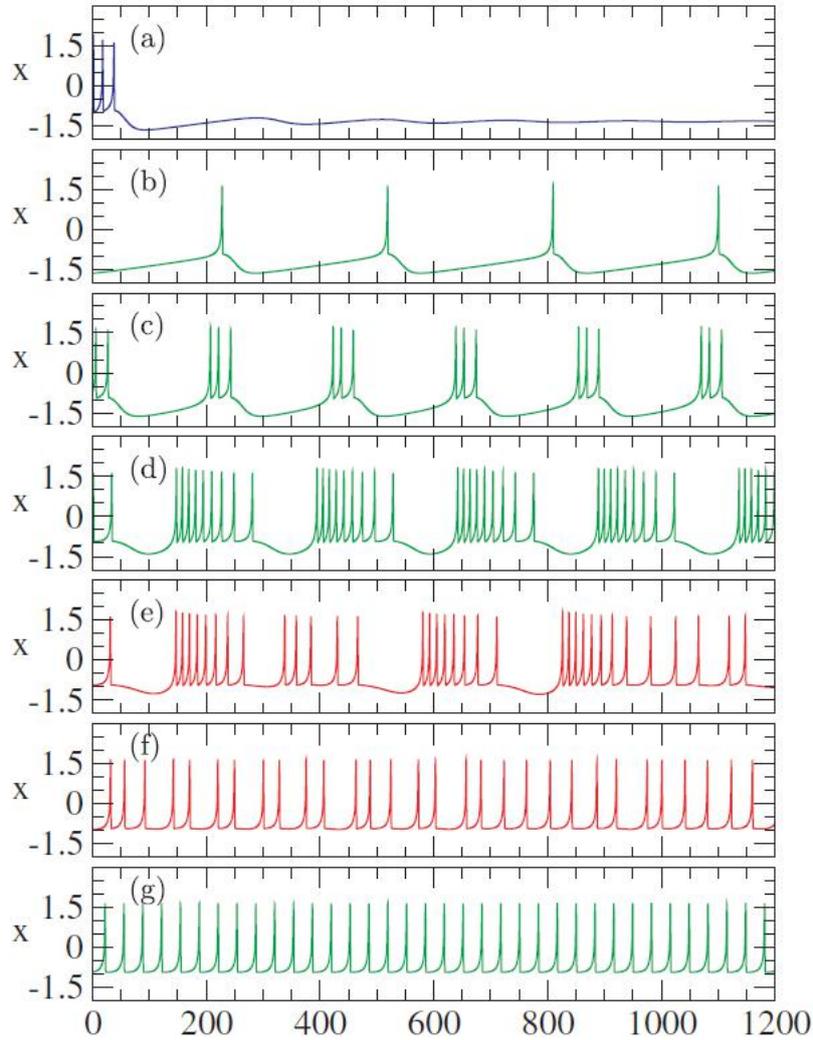


图 1: 当  $r = 0.003$  时, Hindmarsh-Rose 模型的动作电位的时间序列和对应不同电流值: (a)  $I = 1.26$ , (b)  $I = 1.28$ , (c)  $I = 1.67$ , (d)  $I = 3.20$ , (e)  $I = 3.29$ , (f)  $I = 3.34$ , (g)  $I = 3.50$ 。

我们可以观察到的动作电位  $x(t)$  的动力学非常不同，如图 1 所示。在图 1 (a) 中，存在动作电位衰减为常数的平衡解，以及各种振荡解，这些振荡解可以是单个尖峰的简单周期性激发[图 1 (b) 和 1 (g)]，明确定义的尖峰迸发的周期性激发[图 1 (c) 和 1 (d)]，或尖峰和尖峰迸发的混乱激发[图 1 (f) 和 1 (e)]。这些动力学行为大多是振荡的，它们可以用

连续峰之间的时间间隔来表征, 对于每个函数  $x(t)$ , 这个时间间隔可记为  $T_i$  ( $i = 1, 2, \dots, N$ )。在神经生物学中, 这些时间间隔  $T_i$  被称为峰间间隔, 人们认为神经元编码信息在峰间间隔的结构中[Sejnowski, 1995; Abeles, 2004]。因此, 它们是神经元动力学的相关观测对象; 因此, 它们将是本文的基本观测对象。

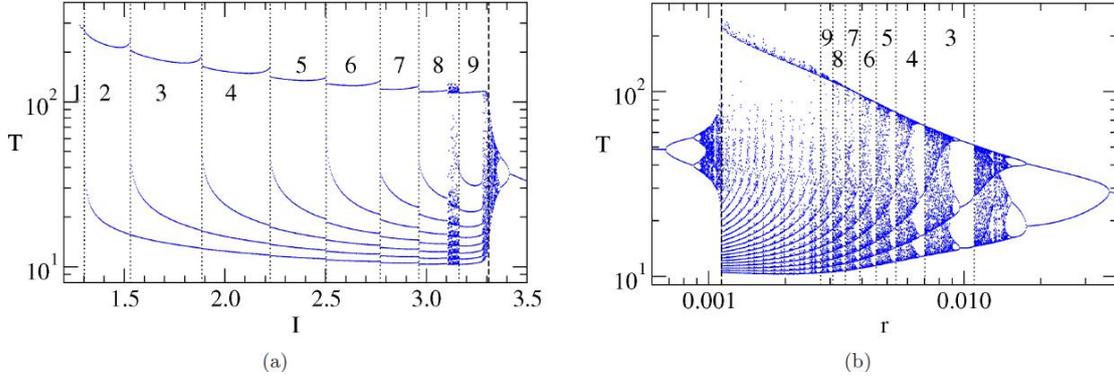


图 2: 针对不同分岔参数计算的分岔图的两个示例: (a) 对于  $I$  变化和  $r$  固定 ( $r=0.003$ ), (b) 对于  $r$  变化和  $I$  固定 ( $I=3.25$ )。垂直虚线表示连续内部激变发生的点, 垂直虚线分隔块, 由其周期  $p$  编号标识。对于 (b) 只有一组选定的低周期性块已发出信号, 以避免图形与虚线混在一起。

我们用它们来构造一维分岔图, 如图 2 所示。这些都是通过采用四阶 Runge-Kutta 算法对运动方程[ (1) - (3) ]的数值积分得到的, 其中时间步长为 0.005。其中一个系统参数  $r$  或  $I$  的值是固定的, 并且对另一个被作为是分岔参数的参数的不同值集和获得时间序列解。然后, 将得到的每个分岔参数值的  $T_i$  值绘制成点, 得到分岔图。我们将注意到, 如果使用更一般的观测对象来构造分岔图, 如  $x(t)$  的最大值或相空间中穿过曲面的次数, 那么所获得的结论是相同的。

图 2 (a) 给出了固定  $r$  并以  $I$  为分岔参数的典型结果。在这种情况下,  $r$  的值取 0.003, 这与图 1 所示的时间序列相同。这个分岔图提供了两个潜在的生物学意义上显著的分岔结构: 连续激变[Gonzalez Miranda, 2003]和块结构动力学[Gonzalez Miranda, 2005]。

连续激变表现为分岔图宽度在  $I_C \approx 3.31$  处的急剧变化。在激变的右侧, 我们有一个定义明确的反向周期加倍级联的分岔结构。连续激变是在相空间中两种不同性质的动力学行为之间的混沌-混沌过渡。在分岔图较窄的一侧, 我们有尖峰动力学, 其特征是尖峰不规则激发, 如图 1 (f) 所示。在很大程度上, 迸发动力学是一种复杂的动力学行为, 在这种行为中, 尖峰的迸发被静止的时间间隔隔开[图 1 (e)]。在尖峰状态下, 其动力学具有一种时间尺度的特征, 即尖峰时间尺度; 而在迸发状态下, 其动力学具有两种时间尺度的特征, 一个是迸发时间尺度, 另一个是尖峰时间尺度。这两个动力学状态之间的过渡被称为连续内部激变。关于这些激变的详细定性和定量研究, 读者可参考[Gonzalez Miranda, 2003]。

在分岔图左侧,  $1.28 \leq I \leq 3.31$ , 观察到的块结构动力学。在这种情况下, 可用的动力学行为可以根据其周期性  $p$  分为若干块。每个块都可以定义为一个  $I$  段, 其中所有运动都具有相同的周期性, 其限制是周期加分岔。对于  $I < 1.28$ , 动力学下降到一个固定点, 即  $p=1$  非常小  $I \in [1.28, 1.30]$  的区间。值得注意的是, 一个块内的动力学可以是纯粹的周期性的, 正如这里对低周期性块所观察到的那样, 也可以是内部的混沌区域, 正如对大周期性块所显示的那样。在这些混沌区域中, 周期性的平均值, 以及其它有关峰间间隔分布的统计测量值, 与它们所属的块周期部分的平均值相似。块体结构动力学的详细研究可在[Gonzalez Miranda, 2005]中找到。图 1 (a) -1 (g) 进一步说明了这一切: 在图 1 (a) 中, 我们看到了向平衡

点的衰变。在图 1 (b) - 1 (d) 我们分别有  $p=1, 3, 9$  对应的块中周期运动的例子。图 1 (e) 显示了周期性  $p=9$  区域的混沌动力学，图 1 (f) 和 1 (g) 分别是连续激变后的混沌和周期-1 动力学。

以  $r$  为分岔参数的分岔图如图 2 (b) 所示，其对应于  $I=3.25$ 。在这种情况下，对于分岔参数的小值，会发生一个非常尖锐的连续内部激变。随着  $r$  值的减小，出现了周期增加的分岔，并观察到大量不同的分块，而混沌主要发生在低周期的分块内。尽管在这种情况下，固定  $r$  的相同类型的动力学行为也会出现，但它们的发生方式有所不同。

### 三、线性稳定性分析

上一节的结果揭示了 Hindmarsh-Rose 模型中的各种动力学行为：存在平衡点和振荡，根据其周期性，振荡可以有多种类型，并且存在混沌。然后，有趣的是，研究它们是如何沿参数的二维  $(r, I)$  空间分布的。该模型报告的大多数研究都给出了数值  $I \approx 3$  和  $r \approx 0.006$  或  $r \approx 0.001$  的情况，如 Dhamala 等人[2004]的论文、Huang[2004]和 Percha 等人[2005]的论文列举了一些最近的研究参考文献，其中，Hindmarsh-Rose 模型发挥了相关作用。这是一组有限的参数值，主要是考虑到 Hindmarsh 和 Rose[1984]研究了分散在  $-3.0 \leq I \leq 4.0$  和  $0.001 \leq r \leq 0.005$  范围内的这些参数（包括上述参数）的四个值的动力学。

在本文中，我们说明了一个矩形

$$\bar{R} = \{(r, I) | r \in [10^{-4}, 0.05], I \in [-8.0, 8.0]\} \quad (4)$$

中 Hindmarsh-Rose 模型的动力学行为的系统研究结果，该矩形 (4) 的边缘分别是  $r$  和  $I$  的取值段  $[10^{-4}, 0.05]$  和  $[-8.0, 8.0]$ 。这是参数空间的一个区域，关于这两个参数，它大于 Hindmarsh 和 Rose[1984]进行研究的区域。然而，我们注意到，我们考虑  $r$  的上限仍然足够小，因此等式 (3) 可以描述慢离子通道的动力学，而  $I$  的值仍然在实际范围内。考虑这些参数的变化是有意义的。在一定时间间隔内改变  $I$  意味着改变注入神经元的电流强度。 $r$  的变化允许两种解释。一方面，不同的  $r$  值可能指的是不同的神经元，它们的轴突膜上有不同密度的慢离子通道。允许  $r$  的变化范围相对较广是有意义的，因为神经元可以是许多不同类型的，并且在个体之间表现出很大的变异性。另一方面，改变  $r$  的原因是考虑到离子通道的存在，离子通道可以被化学激活或失活，因此给定神经元的轴突膜的通透性可以通过存在或不存在适当的激活-失活化学物来改变。 $r$  的变化将考虑到这种可能性。

我们从二维分岔图及方程 (1) - (3) 的线性稳定性分析入手。它们有一个单一的不动点（即平衡点），由多项式

$$p(x) = x^3 + 2x + 4x + \left(\frac{27}{5} - I\right) \quad (5)$$

的唯一实根所确定，该实根依赖于  $I$ ，而不是  $r$ 。实根  $x_F(I)$  通过

$$y_F(I) = 1 - 5x_F^2(I), z_F(I) = 4x_F(I) + \frac{32}{5} \quad (6)$$

确定不动点的其他坐标。该平衡点的稳定性由流[方程 (1) - (3)]的雅可比矩阵

$$J = \begin{pmatrix} 6x - 3x^2 & 1 & -1 \\ -10x & -1 & 0 \\ 4r & 0 & -r \end{pmatrix} \quad (7)$$

的特征值给出。这些特征值是其特征多项式

$$P(\Lambda) = \Lambda^3 + a(r, I)\Lambda^2 + b(r, I)\Lambda + c(r, I) \quad (8)$$

的根，该多项式的系数是  $r$  和  $I$  的系数函数

$$a(r, I) = 1 + r - 6x_F(I) + 3x_F^2(I) \quad (9)$$

$$b(r, I) = [5 - 6x_F(I) + 3x_F^2(I)]r + 4x_F(I) + 3x_F^2(I) \quad (10)$$

$$c(r, I) = [4 + 4x_F(I) + 3x_F^2(I)]r \quad (11)$$

我们分别确定  $x_F(I) \in R$  (实数) 和  $\Lambda(r, I) \in C$  (复数) 为  $p(x)=0$  和  $P(\Lambda)=0$  的根。利用 Cardano-Vieta 公式[Birkhoff & Mac Lane, 1996]，这些方程的计算结果与根式得到的这些三次方程的解完全相同。图 3 所示的  $x_F(I)$  的结果显示  $x_F(I)$  在较窄的值范围内单调增加；而  $z_F(I)$  虽然在较宽的范围内也增加，并且  $y_F(I)$  是受较大变化影响的变量，这在  $I$  约小于 5.0 中增加，在  $I$  约大于 5.0 中略有减少。

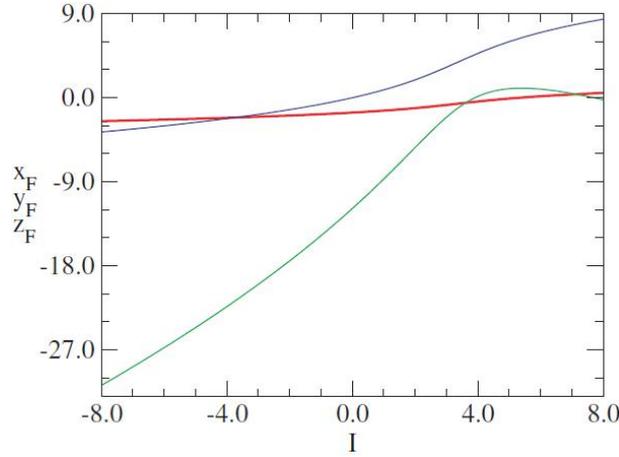


图 3:  $x^3 + 2x + 4x + (27/5 - I) = 0$  (红色线) 的唯一实根  $x_F(I)$ , 和方程(1)-(3) 的其他固定点坐标  $X_F = (x_F, y_F, z_F)$ , 它由  $y_F(I)$  (绿色线), 和  $z_F(I)$  (蓝色线) 确定。

关于  $\Lambda(r, I)$ , 我们得到了第一个特征值  $\Lambda_1(r, I)$ , 这个特征值对所有  $(r, I) \in \bar{R}$ , 它都是的实负数, 以及两个复共轭特征值  $\Lambda_2(r, I)$  和  $\Lambda_3(r, I)$ , 其实部和虚部包含对平衡分类的基本信息。所有发现的特征值都没有零实部, 因此我们得出系统在  $\bar{R}$  中是双曲线的; 因此, 平衡点附近的非线性动力学类似于线性化系统[Hirsch 等人, 2004]。特征值的结果总结在图 4 中, 其中  $\Lambda_2(r, I)$  的实部和虚部显示为 3D 颜色图。第二个特征值的实部  $\text{Re}[\Lambda_2(r, I)]$  的图见图 4 (a), 该实部与  $\text{Re}[\Lambda_3(r, I)]$  (未显示) 完全相同,  $\text{Re}[\Lambda_2(r, I)]$  的图显示  $\bar{R}$  被分为四个区域, 这些区域大致具有水平条带的形状, 我们将从下到上命名为区域 A、B、C 和 D。在该图中, 区域 A 和 C 显示为紫罗兰色, 区域 B 和 D 为橘红。

对于  $I$  值的增加, 如下所示 (见图 5)。对于  $I$  取负值和小正值, 我们得到区域 A, 它具有的特征是  $\text{Re}[\Lambda_{2,3}(r, I)] < 0$ 。该区域出现在特定曲线  $I = \phi_A(r)$  下的  $I$  值, 该曲线  $I = \phi_A(r)$  在区间  $I \in [1.2, 2.0]$  内单调增加。这条线可视为蓝色和橙色区域之间的边缘。在区域 B 中,  $I$  值范围在  $\phi_A(r)$  以上和  $\phi_A(r)$  以下几乎是一条水平线, 且  $\text{Re}[\Lambda_{2,3}(r, I)] > 0$ , 在  $I \approx 5.2$  附近  $I = \phi_B(r)$  (同样是橙色和蓝色区域之间的边缘)。区域 C, 其中  $\text{Re}[\Lambda_{2,3}(r, I)] < 0$ , 在  $\phi_B(r)$  上方和第三行下方, 在  $I \approx 6.0$  附近  $I = \phi_C(r)$ 。最后, 对于  $\phi_C(r)$  以上的  $I$ , 我们得到区域 D, 其中  $\text{Re}[\Lambda_{2,3}(r, I)] > 0$ 。由于在所有矩形  $\bar{R}$  内  $\Lambda_1(r, I) < 0$ , 我们得出在区域 A 和 C 中, 固定点是

稳定平衡点，而在区域  $B$  和  $D$  中，该平衡点不稳定。

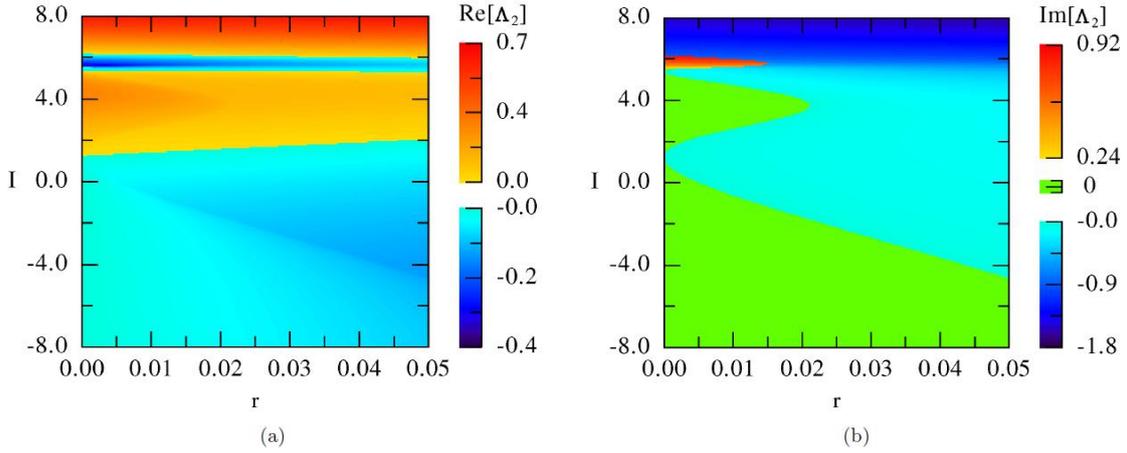


图 4: (a) 图实部  $\text{Re}[\Lambda_2(r, I)]$  和 (b) 图虚部  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)]$ ,  $\Lambda^3 + a(r, I)\Lambda^2 + b(r, I)\Lambda + c(r, I) = 0$  的第二个根的部分, 作为  $r$  和  $I$  的函数。颜色代码为: 橙色-红色表示正值, 绿色表示零, 蓝色-紫色表示负值。

从第二特征值的虚部,  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] = -\text{Im}[\Lambda_3(r, I)]$  推断出关于不动点周围动力学性质的更多细节。如图 4 (b) 所示, 图 4 (b) 显示, 关于  $\Lambda_2(r, I)$  和  $\Lambda_3(r, I)$  的虚部, 上述区域  $A$ 、 $B$  和  $C$  在左、右区域通过曲线  $r = \psi_a(I)$  分开, 该曲线的定义域为  $I \in (-4.8, 5.4)$ ,  $r = \psi_b(I)$ , 其定义域为  $I \in (5.4, 6.1)$ 。这些曲线中的第一条曲线具有振荡的形状, 将  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] = 0$  (绿色) 的区域与  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] < 0$  (蓝色) 的区域分开; 然而,  $\psi_b(I)$  定义为  $I$  的较大值, 将  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] > 0$  (红色) 的区域与  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] < 0$  (蓝色) 的区域分开。从  $\psi_a(I)$  和  $\psi_b(I)$  的形状我们可以看出, 在稳定区域  $A$ , 左边是  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] = 0$ , 右边是  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] < 0$ ; 因此, 左边的平衡点是一个下沉, 右边是一个螺旋下沉。对于不稳定区域  $B$ , 左侧的  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] = 0$ , 右侧的  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] < 0$ ; 因此左侧有一个鞍点, 右侧有一个螺旋源头。对于稳定区域  $C$ , 左边是  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] > 0$ , 右边是  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] < 0$ ; 所以在这两种情况下, 我们有螺旋下沉。最后, 整个区域  $D$  具有的特征为  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)] < 0$ , 因此动力学有一个螺旋源头。

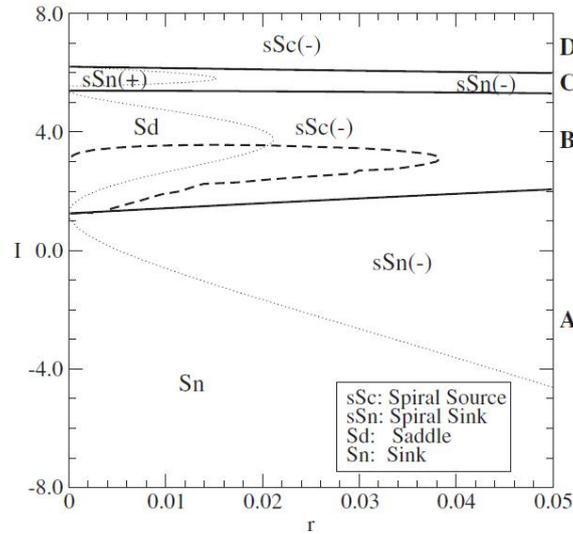


图 5: 两参数  $(r, I)$  分岔图, 显示了不同的稳定状态 (标记为  $A$ 、 $B$ 、 $C$ 、 $D$ ), 由连续线分隔, 代表函数  $I = \phi_i(r)$ ,  $i \in \{A, B, C\}$ 。函数  $\psi_a(I)$  和  $\psi_b(I)$  显示为虚线。在每个区域观察到的动力学, 通过图图例中提到的缩写来识别, 对于螺旋形的情况, 在括号中给出了  $\text{Im}[\Lambda_2]$  的符号。虚线是封闭体  $\varepsilon$  的边界,  $\varepsilon$  是复杂非线性分岔结构产生的地方 (第 4 部分)。

#### 四、非线性分析

通过计算  $I=1, 2, 3$  的李雅普诺夫指数的谱  $\lambda_i(r, I)$ ，我们对 Hindmarsh-Rose 模型的动力学行为的性质和稳定性有了更深入的了解，不仅仅是停留在线性稳定性的理解上。这些都是用微分方程组的标准技术进行数值计算得到的[Wolf 等人, 1985]。这个计算的初始条件远离平衡点，因此它们描述了系统的非线性动力学。

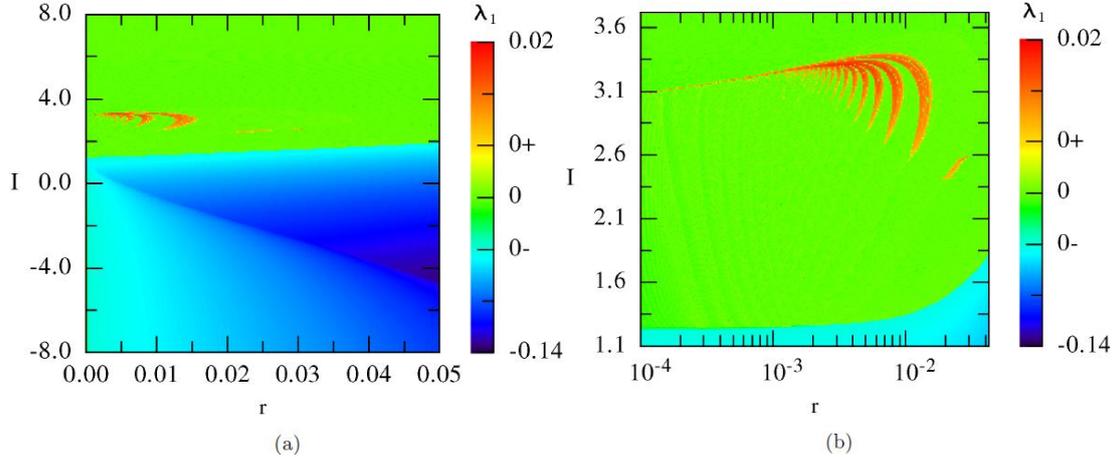
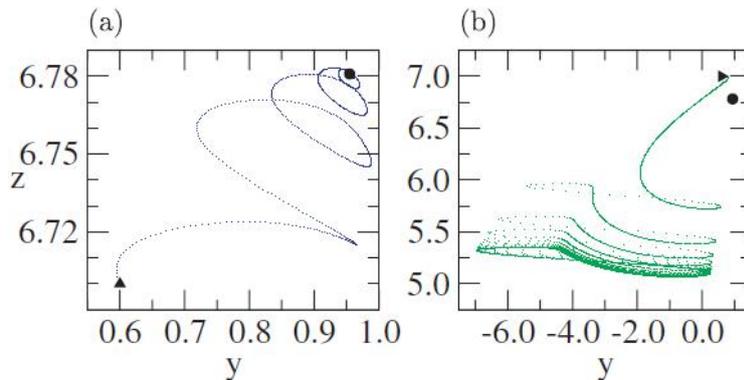


图 6: 方程 (1) - (3) 的最大 Lyapunov 指数  $\lambda_1(r, I)$ ，作为  $r$  和  $I$  的函数: (a) 在矩形区域  $\bar{R}$  中, (b) 在较小的区域  $\bar{R}_1$  中, 其中动力学行为更为复杂。使用以下颜色代码: 橙色表示混沌动力学, 绿-黄表示极限环, 紫罗兰表示不动点。一个指数间隔被认为是零, 是由  $0_- = -10^{-3}$  和  $0_+ = 10^{-3}$ 。

图 6 中给出的最大 Lyapunov 指数的结果允许我们区分不同的可用动力吸引子: 当  $\lambda_1(r, I) < 0$  时的平衡点, 当  $\lambda_1(r, I) = 0$  时的环, 以及当  $\lambda_1(r, I) > 0$  时的混沌。检查第二个李雅普诺夫指数  $\lambda_2(r, I)$  的符号, 我们可以排除  $\lambda_1(r, I) = 0$  情况下准周期运动的可能性。由于 Lyapunov 指数是通过数值计算得出的, 因此我们永远不会得到精度无限的零指数; 因此, 当  $0_- < \lambda < 0_+$  时, 指数  $\lambda$  被认为是零, 其中  $0_-$  和  $0_+$  常数值绝对值较小, 由计算中涉及的统计误差给出, 其阶数为  $10^{-3}$ 。如图 6 (a) 所示, 对于临界线  $I = \phi_A(r)$  下的  $I$ , 动力学下降到稳定的不动点, 与线性稳定性分析结果一致。对于  $\phi_A(r)$  以上的  $I$ , 我们得到了复杂结构中相互交织的环和混沌动力学, 其主要发生在  $r$  的小值和  $I > 0$  上, 如图 6 (b) 所示。混沌动力学发生在 B 区, 主要出现在具有垂直条带形状的区域中, 这些条带在  $(r, I)$  平面上从  $(r, I) \approx (10^{-4}, 3.1)$  到  $(r, I) \approx (6 \cdot 10^{-3}, 3.4)$  的小坡度线上合并。



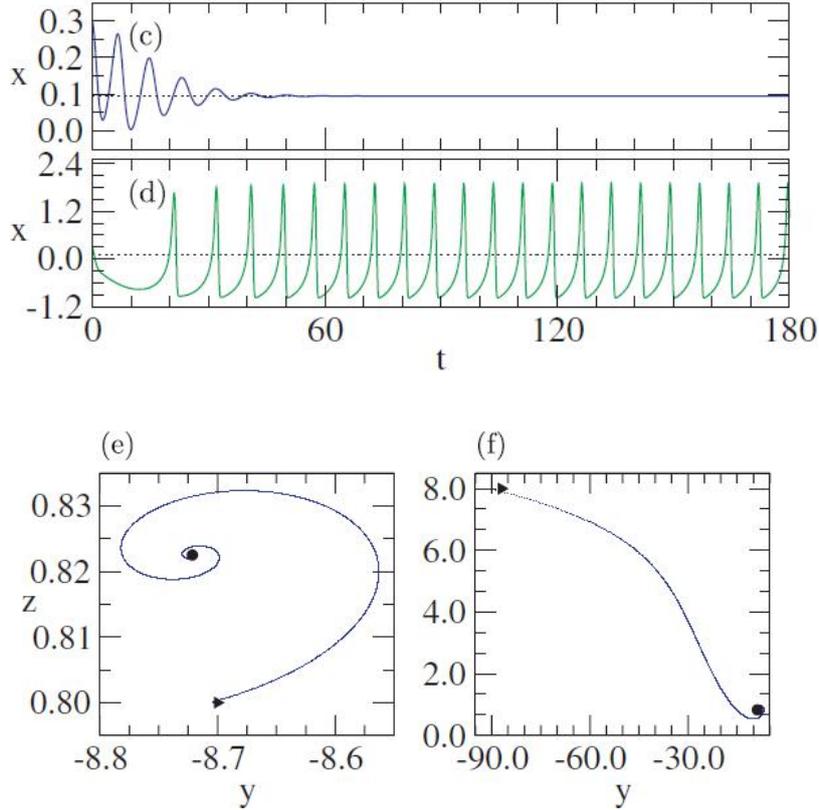


图 7: (a, b) 相空间  $(y, z)$  平面上的轨线投影, 以及 (c, d) 双稳态区域  $C$  中的时间序列,  $r=0.03$  和  $I=5.8$  和初始条件 (a, c)  $(0.3, 0.6, 6.7)$  和 (b, d)  $(0.3, 0.6, 7.0)$ 。  $r=0.03$ 、 $I=1.0$  和初始条件 (e)  $(-1.4, -8.7, 0.8)$  和 (f)  $(14.0, 87.0, 8.0)$  下  $(y, z)$  平面上的轨线投影。固定点的位置由轨迹的相空间投影中的填充圆和时间序列图中的虚线表示。填充三角形表示相空间投影中每个轨迹的初始条件。

在区域  $C$  中, 长期线性和非线性动力学不匹配, 在区域  $C$  中, 存在与初始条件相关的双稳性, 从而导致系统达到平衡状态或周期振荡。这是通过图 7 中的两个例子来说明的。双稳态行为通过两条轨线图来表示, 这两条轨线在非常接近的初始条件  $X_0 = (x_0, y_0, z_0)$  下开始计算, 分别为  $r=0.03$  和  $I=5.8$ 。对于  $X_0 = (0.3, 0.6, 6.7)$ , 相空间轨线投影到  $(y, z)$  平面上[图 7 (a)],  $x(t)$  的时间序列[图 7 (c)]显示朝向位于  $x_F = (0.095, 0.955, 6.781)$  的固定点的振荡衰减。而对于  $X_0 = (0.3, 0.6, 7.0)$ , 系统在相空间中被吸引到一个极限环[图 7 (b)], 关于动作电位, 这意味着脉冲周期性激发生产生的时间序列[图 7 (d)]。

这与在另一个线性稳定区域(区域  $A$ )中发生的情况相反, 在该区域中, 无论初始条件是接近或远离固定点, 动力学都趋向于渐近平衡。这一点, 如图 7 (e) 和 7 (f) 所示, 通过在  $r=0.03$  和  $I=1.0$  下计算所得的相空间轨迹的投影进行了说明, 并以  $X_0 = (-1.4, -8.7, 0.8)$  和  $X_0 = (-14.0, -87.0, 8.0)$  为初始值。由于固定点在  $x_F = (-1.394, -8.721, 0.822)$ , 这两个轨迹共享相同的命运。

区域  $D$  的动力学非常简单: 我们有一个稳定的极限环和一个不稳定的平衡点; 从这个落差中逃逸的轨线进入环。

从这些结果中, 我们可以看出, 在参数平面上, 在区域  $B$  中, Hindmarsh-Rose 模型的动力学行为更加复杂且更加有趣。更准确地说, 矩形区域

$$\bar{R}_1 = \{(r, I) | r \in [10^{-4}, 0.04], I \in [1.1, 3.7]\} \quad (12)$$

包含导致复杂周期振荡（即迸发和尖峰）和混沌的参数值。然后，我们将集中在这个矩形区域上观察。这种复杂性的主要特征是块结构动力学[Gonzalez-Miranda, 2005]，其具有  $x(t)$  振荡的周期性特征，并由混沌运动区域的条状外观表现出。为了研究这种行为，我们计算了大量一维分岔图，如图 2 所示。为了从全局的角度来看，我们将  $(r, I)$  点分岔图的宽度定义为

$$W(r, I) = T_M(r, I) - T_m(r, I) \quad (13)$$

其中  $T_M(r, I)$  和  $T_m(r, I)$  分别是在  $(r, I)$  处观测到的最大和最小峰间间隔。这是参数空间中每个点的峰间间隔分散度的度量。

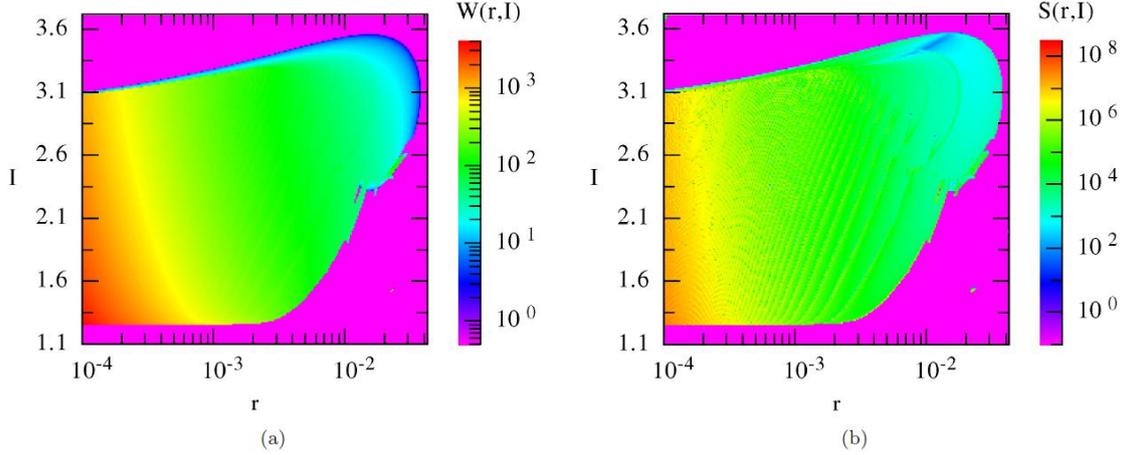


图 8: (a) 分岔图的宽度  $w(r, I)$  和 (b) 矩形域  $\bar{r}_1$  中梯度  $s(r, I)$  的模。色标的强度为我们提供了相应大小的度量。

我们通过  $\bar{r}_1$  中  $240 \times 240$  点网格的三维彩色图展示图 8 (a) 中的结果。对于周期-1 轨线和不动点，分岔图的宽度都是常数且等于零。这会在图 8 (a) 以外的区域出现，显示为一种扁平的紫罗兰色，包围着一个区域，我们称之为  $\varepsilon$ ，颜色从蓝色变为红色。区域  $\varepsilon$  是参数空间的区域（图 5），因为轨线的周期为 2 或更大，或者存在混沌，所以动力学更加复杂。该区域的界限由一条由  $\phi_a(r)$  段组成的线（在其下部）和周期-1 环分岔为周期-2 环的曲线构成。这条线被清晰地视为一组点，在这组点上，外层区域的紫色突然变为蓝色或绿色（对于周期双分岔曲线），或黄红色（对于曲线  $\phi_a(r)$ ）。

在  $\varepsilon$  中，当  $r$  减小时，分岔图的宽度在 3 到 4 个数量级之间稳定增加。当  $I$  增加时，除  $\varepsilon$  的上下限外，它的变化相对较小。在下限中，我们沿着  $\phi_a(r)$  有一个突变，对应于平衡点与极限环交换稳定性的 Hopf 分岔。在上限中，我们有前面描述连续内部激变[Gonzalez Miranda, 2003]。这些被看作是  $\bar{R}$  中一条定义良好的线，其中蓝色区域突然变成橙色或浅绿色。所有这些都符合图 2 所示的特定一维分岔图。

从  $W(r, I)$  的梯度模可以更深入地了解  $\varepsilon$  内的系统动力学， $W(r, I)$  满足

$$S(r, I) = \sqrt{\left(\frac{\partial W}{\partial r}\right)_I^2 + \left(\frac{\partial W}{\partial I}\right)_r^2} \quad (14)$$

这是由一维分岔图提出的，如图 2 所示，它显示了所谓的块结构动力学。这些结构的主要特征是，在一个块体中，动力学具有明确的周期性。块与块之间的界限具有我们在  $W(r, I)$  中称之为精细结构的特征：在每个周期加上分岔后，分岔图的宽度会有一些突然的微小变化。这是一个仅在  $W(r, I)$  图中表现出的特征，从  $S(r, I)$  图中可以更好地看到，如图 8 (b) 所示。 $W(r, I)$  是  $\varepsilon$  以外的常数，在这个图中也可以清楚地看到封闭的界限；但更重要的是，我们可以理解块结构动力学的存在和范围。块体的界限被视为黄线，坡度约为  $65^\circ$ 。因此， $\varepsilon$  的内部可以划分为具有给定动力学周期  $p \geq 2$  的区域。这些区域的形状为窄条，倾斜约  $65^\circ$ ，其

中周期从右到左逐步增加，通过周期增加的分岔，当线交岔时，单位中的  $p$  发生变化。条带的宽度随着周期性的增加而减小，并在图形的左侧累积。对于  $I=3.1$  以上的强度，周期叠加分岔的级联在内部激变中突然结束。在这个强度之下，我们的研究，在  $r \geq 10^{-4}$  的情况下进行，显示这个级联没有结束。

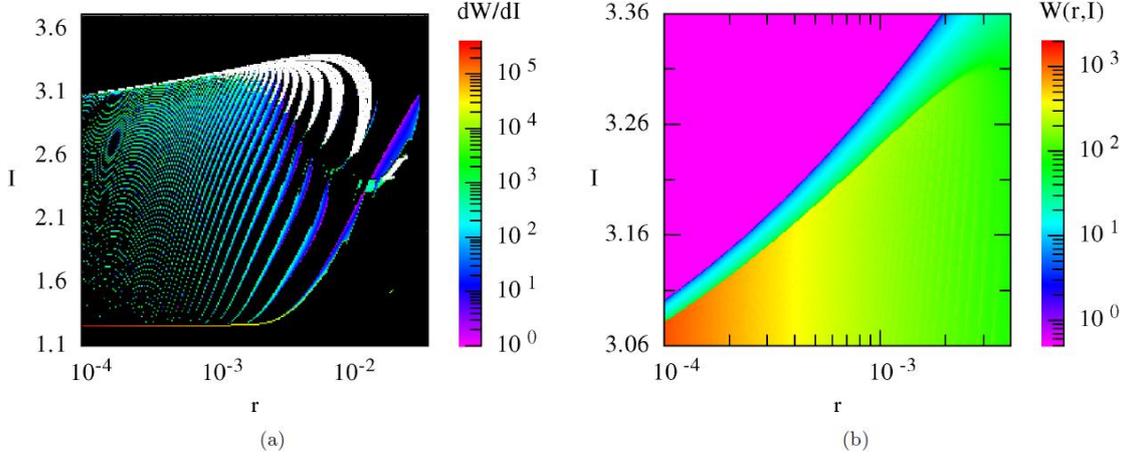


图9: (a) 分岔图宽度相对于  $I$  和  $r$  固定点 (彩色点) 的导数, 调整颜色以更好地显示块结构动力学。在这个图的顶部, 作为白点, 我们已经标记了第一个李雅普诺夫指数大于零的点。(b) 连续内部激变分岔图的宽度  $w(r, I)$ 。

这在图 9 中通过设计用于增强这些问题可视化的附加图进一步说明。在图 9 (a) 中, 导数  $(\partial w / \partial I)_r$  似乎是  $(r, I) \in \bar{R}_1$  的函数。之所以选择这个数值, 是因为一维分岔图 (如图 2 (a) 所示), 其中选择  $I$  作为分岔参数, 表明分离块的最大值更为清晰明确。这在图 9 (a) 中显示为一个 3D 彩色图, 其中  $z$  轴的比例已经调整, 以便通过为  $(\partial w / \partial I)_r < 1$  的点提供黑色来更好地调整这种精细结构。这导致  $\varepsilon$  中出现一系列蓝紫色的线, 这些线表示块与块之间的界限。在  $p=16$  时可以清楚地看到。由于块的宽度随  $p$  减小, 当块的宽度与图片的分辨率相称时, 对于  $p > 16$ , 块开始变得不可区分。这张图片经过修改, 使得神经元动力学处于混沌状态的点  $(r, I)$  被涂成白色, 以表明条状混沌区域与块之间的界限相匹配。此外, 图 9 (a) 也非常清楚地显示了, 图底部附近的一条红橙色线, Hopf 分岔将平衡点转变为环。

在图 9 (b) 中可以更好地看到发生激变的线, 它显示了激变区域周围图 8 (a) 的细节。吸引子大小的突然变化 (在 1 到 4 个数量级之间) 被视为一条清晰的线, 其坡度约为  $40^\circ$ , 将蓝绿色区域与红黄色区域分开。上部蓝绿色区域对应于反向周期加倍级联, 导致形成位于紫色区域的周期-1 环。较低的橙色黄绿色区域是块结构动力学发生的地方。激变是这两个定性不同的非线性动力学之间的过渡点。激变的突发性随着  $r$  的增加而稳步下降, 对于  $r \approx 3 \cdot 10^{-3}$  情况几乎谈不上这类激变。

## 五、结构稳定性

尽管  $I$  和  $r$  有时是控制参数, 但在涉及 Hindmarsh-Rose 模型的大多数已发表研究中, 是允许改变这些参数的; 在该模型中还有两个其他参数可以考虑。如 Hindmarsh 和 Rose[1984] 最初所提出的 (3) 式可以修改为

$$\dot{z} = r[s(x - \delta) - z] \quad (15)$$

其中  $s$  和  $\delta$  是描述通过慢通道离子转移细节的附加参数。通常情况下, 这些值固定在 Hindmarsh 和 Rose 在 1984 年所给出的  $s=4$  和  $\delta=-8/5$ , 正如我们在本文中所做的。然而, 一些作者 (例如 [He 等人, 2001; Rosenblum 和 Pikovsky, 2004]) 考虑了  $\delta=-1.56$ , Hindmarsh 和 Rose 在 1984 年也对  $s=1$  给予了一些有限的研究。因此, 为了研究本文报告的结果的结构

稳定性，我们对一些  $\delta$  和  $s$  的值在平面  $(r, I)$  中的特征值、Lyapunov 指数和分岔图进行了额外的计算。

关于线性稳定性分析，现在从  $p(x) = x^3 + 2x + sx + \alpha$  的根确定不动点。其中  $\alpha = -(1 + s\delta + I)$ ，在这种情况下， $z_F(I) = sx_F(I) - s\delta$ 。式 (8) 的系数  $b$  和  $c$  现在是  $b(r, I) = [1 + s - 6x_F(I) + 3x_F^2(I)]r + 4x_F(I) + 3x_F^2(I)$  和  $c(r, I) = [s + 4x_F(I) + 3x_F^2(I)]r$ 。相应的多项式方程已在第三部分解决了。

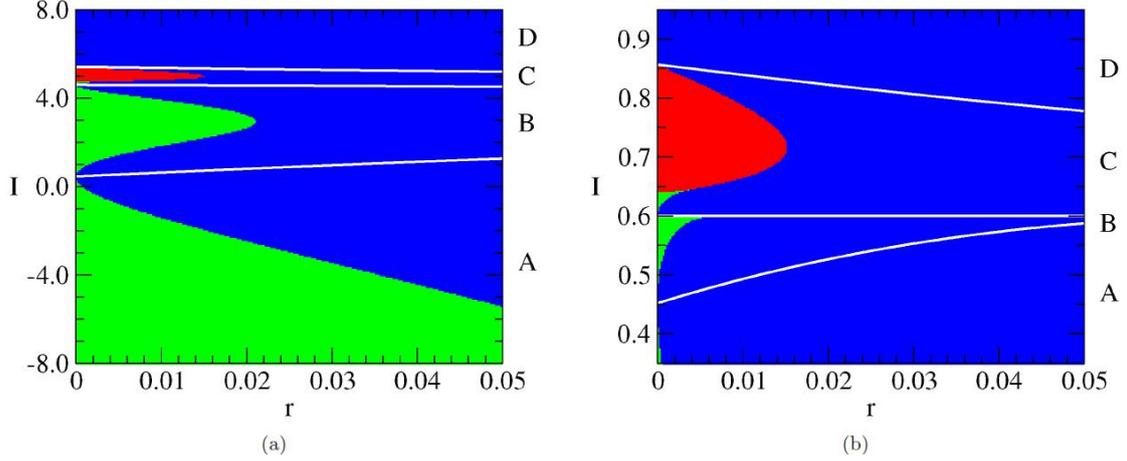


图 10: 使用颜色代码绘制的  $\Lambda^3 + a(r, I)\Lambda^2 + b(r, I)\Lambda + c(r, I) = 0$ ,  $\text{Im}[\Lambda_2(r, I)]$  的第二根的虚部: 红色表示  $\text{Im}[\Lambda] > 0$ , 绿色表示  $\text{Im}[\Lambda] = 0$ , 蓝色表示  $\text{Im}[\Lambda] < 0$ 。白线是函数  $I = \phi_i(r)$ ,  $i \in \{A, B, C\}$  从下到上, 将稳定 ( $A, C$ ) 和不稳定 ( $B, D$ ) 区域分开。修改后的参数值为 (a)  $\delta = -1.4$  和 (b)  $s = 1.0$ 。

为了测试  $\delta$  变化下的结构稳定性，我们计算了  $\delta = -1.4$  和  $\delta = -1.8$  的特征值  $\Lambda_{1,2,3}(r, I)$ 。在图 10 (a) 中，我们在一张图中总结了当  $\delta = -1.4$  时  $\Lambda_2(r, I)$  的结果，这与图 4 中的  $\delta = -8/5 = -1.6$  非常相似。在这种情况下， $\Lambda_1(r, I)$  被发现是实的和负的， $\Lambda_2(r, I)$  和  $\Lambda_3(r, I)$  是复共轭特征值，基本上以相同的方式表现。因此，这里我们还有四个交替区域，a-d，其稳定性由  $\Lambda_2(r, I)$  的实部给出，它具有水平条带的形式，由曲线  $I = \phi_i(r)$ ,  $i \in \{A, B, C\}$  分隔，其中  $A$  和  $C$  为稳定区域。和以前一样，每个区域的动力学性质都会发生变化，这取决于是否考虑了条带的左侧或右侧部分。事实上，我们看到的结果与图 4 几乎相同，沿着  $I$  轴向下移动并达到  $\Delta I \approx 0.9$ 。 $\delta = -1.8$  的结果（未表示）几乎是相同的，但对于相同数量的位移，这次沿  $I$  轴向上移动。

通过给出  $s = 3, 2, 1$  的值来研究  $s$  的影响。对于不太大的变化，给出的图片如图 4 所示，对于变化  $\delta$  的影响，不受比上一段讨论的更大的修改的影响。特别是， $s = 3$  的图与图 4 中的图的区别不会超过图 10 (a)。如图 10 (b) 中给出的  $s = 1$  结果所示，对于较大的变化，存在定量变化，但本质上不是定性变化。关于稳定性，尽管这些曲线的宽度和位置有很大的修改，我们仍然有两个稳定区域 ( $A, C$ )，与由曲线  $I = \phi_i(r)$ ,  $i \in \{A, B, C\}$  分隔的不稳定区域 ( $B, D$ ) 交替。除其为零的区域外， $\Lambda_2(r, I)$  的虚部也呈现出类似的结构: (i) 显著减少，有利于负的区域，直到其在  $A$  中消失，在  $B$  中小得多，并且 (ii) 已经进入  $C$  的左下角（我们注意到，尽管在规模小得多的尺度下，图 10 (a) 中也看到了这最后一个效应）。

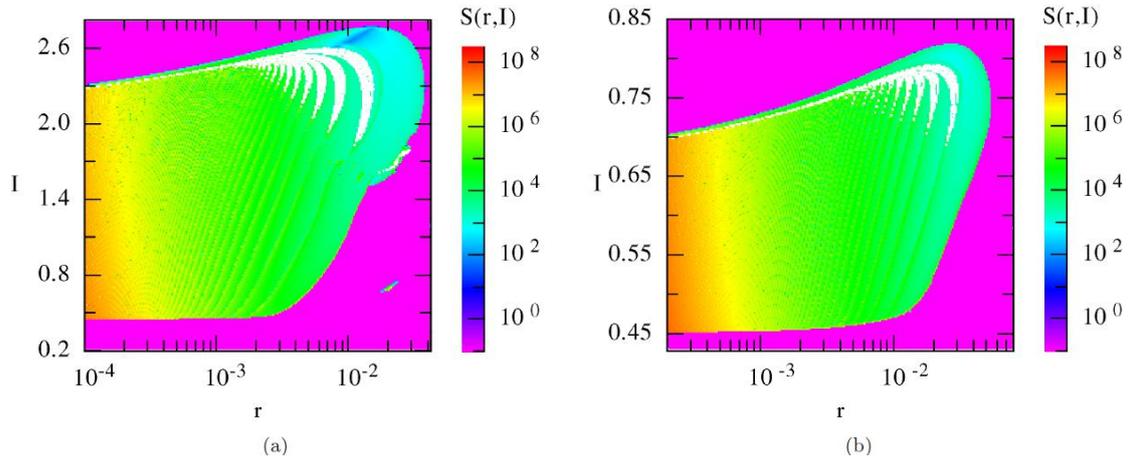


图 11:  $s(r, I)$  的曲线图, 方程(1)-(3)的分岔图宽度梯度的模, 在复杂的分岔结构产生的区域参数值: (a)  $\delta = -1.4$ , (b)  $s = 1.0$ 。正如在图 9(a) 那样, 第一个李雅普诺夫指数  $\lambda_1$  大于零的点叠加在白点处。

对 Lyapunov 谱和二维分岔图的研究得到了同样的非线性动力学结论。图 11 (a) 中所示的  $\delta = -1.4$  的结果也与图 8 和 9 中的结果非常相似。除了沿  $I$  轴向下的整个图形的小位移外, 我们看到了我们为  $\delta = -8/5$  建立的特征, 特别是复杂的分岔结构, 这是块结构动力学和连续内部激变的信号。对于  $s=1$ , 图 11 (b) 显示了与图 8 和 9 相同的定性行为。虽然它们现在出现在参数值区域中, 但这两个区域有很大的不同。

## 六、讨论和结论

在本文中, 处于模型的参数空间的广泛而有意义的区域内, 我们提供了一个 Hindmarsh-Rose 神经元模型可用的不同动力学行为描述性的观点。我们已经找到了动力学降到平衡点的次区域, 在这个区域内有简单的极限环且有双稳性。此外, 更重要的是, 我们已经界定了动力学非常复杂的区域, 显示了尖峰的进发周期和混沌激发。我们已经证明了该区域存在一些分类方法, 我们将其描述为块结构动力学, 以及从简单平衡或周期动力学到这种复杂性的急剧转变的存在。值得注意的是, 这些复杂的分岔结构最统一地发展为  $r$  值 (约  $10^{-3}$ - $10^{-2}$ ) 和  $I$  值 (约  $1.0^{4.0}$ ), 这些值与最初拟合 Hindmarsh-Rose 模型的值接近; 因此, 可能是最真实的。

此外, 在我们的结构稳定性研究中, 我们观察到这些复杂的分岔结构也被该模型显示为其他参数值集。这表明这类结构是 Hindmarsh-Rose 模型的内在基本性质。此外, 观察到 [Gonzalez Miranda, 2005] 在其他神经元模型 (如 Chay[1985] 模型和改良的热敏感神经元的 Hodgkin-Huxley 模型 [Brown 等人, 1998]) 中也观察到了如图 2 所示的块结构动力学和持续内部激变的一维分岔图。尽管在这些例子中没有进行过类似于本文所述的系统研究, 但这些有限的观察结果表明, 像本文所研究的那样复杂的分岔结构可能是神经元动力学的一个基本特性。

本文的研究结果提供了一些信息, 这些信息对提高我们对神经系统如何工作的理解以及进一步发展有关非线性系统动力学的知识都有潜在的帮助。

例如, 内部激变和 Hopf 分岔等动力学的突然变化为理解神经系统如何对刺激作出快速反应提供了可能的机制 [Gonzalez Miranda, 2003], 因为对小系统参数或刺激修改的反应会发生动力学的定性变化。正如 Foss 和 Milton [2000] 所建议的那样, 这种快速反应的另一种机制 (或可能是另外一种机制) 由双稳性确定, 这也是我们在这里观察到的现象。否则, 执行复杂任务所需的信息的神经元编码可由在块结构动力学发生的封闭环境中工作的神经元执行,

正如 Gonzalez Miranda[2005]所建议的那样, Gonzalez Miranda[2005]提出了几种编码机制,其基础是每个块都可以与一个意义单位相关联,并且信息可以通过在这些单元之间切换来构建。

此外,还提供了背景信息来处理非线性动力学和混沌的许多重要问题。这些范围从研究耦合振子不同时非线性振子的同步动力学[Gonzalez Miranda, 2004]扩大了矢量场分岔理论的应用范围,从而更深入地了解本文描述的分岔情形的变化[Guckenheimer 和 Holmes, 2002]。

综上所述, Hindmarsh-Rose 模型在其参数空间的重要和可实现区域进行了研究,显示出一个复杂的结构。外部区域对应于简单的行为,如平衡点或极限环,这可以解释为神经元处于静止或待命状态。此外,核心区域存在着不同的振荡动力学行为,可以根据其周期性分块分类,这可能是神经元编码中隐含的动力学元素,因此,这些区域是神经元活动的工作区域。核心区域和外部区域之间的转换可能非常清晰明确,允许对刺激做出快速反应。我们认为这些结果提供了有用的背景信息,有助于研究耦合神经元之间的同步现象以及寻找神经元编码机制。

## 感谢

本研究是受到 DGI 通过批准号 BFM2003-05106 支持。

## 参考文献

- Abeles, M. [2004] "Time is precious," *Science* 304, 523–524.
- Birkhoff, G. & Mac Lane, S. [1996] *A Survey of Modern Algebra*, 5th edition (The Macmillan Company, NY).
- Braun, H. A., Huber, M. T., Dewald, M., Schaffer, K. & Voigt, K. [1998] "Computer simulations of neuronal signal transduction: The role of nonlinear dynamics and noise," *Int. J. Bifurcation and Chaos* 8, 881 – 89.
- Chay, T. R. [1985] "Chaos in a three-variable model of an excitable cell," *Physica D* 16, 233–42.
- Dhamala, M., Jirsa, V. K. & Ding, M. [2004] "Enhancement of neural synchrony by time delay," *Phys. Rev. Lett* 92, 074104.
- Fitzhugh, R. [1961] "Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membranes," *Biophys. J.* 1, 445–66.
- Foss, J. & Milton, J. [2000] "Multistability in recurrent neural loops arising from delay," *J. Neurophysiol.* 84, 975–85.
- González-Miranda, J. M. [2003] "Observation of a continuous interior crisis in the Hindmarsh-Rose neuron model," *Chaos* 13, 845–52.
- González-Miranda, J. M. [2004] *Synchronization and Control of Chaos* (Imperial College Press, London).
- González-Miranda, J. M. [2005] "Block structured dynamics and neuronal coding," *Phys. Rev. E* 72, 051922.
- Guckenheimer, J. & Holmes, P. [2002] *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields* (Springer-Verlag, NY).
- He, D. H., Hu, G., Zhan, M. & Lu, H. P. [2001] "Periodic states with functional phase relation in weakly coupled chaotic Hindmarsh-Rose neurons," *Physica D* 156, 314–24.
- Hindmarsh, J. L. & Rose, R. M. [1984] "A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations," *Proc. R. Soc. London, Ser. B* 221, 87–02.
- Hirsch, M. W., Smale, S. & Devaney, R. L. [2004] *Differential Equations, Dynamical Systems, and An Introduction to Chaos* (Academic Press, San Diego).
- Hodgkin, A. L. & Huxley, A. F. [1952] "A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve," *J. Physiol. London* 117, 500–44.
- Holmes, P. [2005] "Ninety plus thirty years of nonlinear dynamics: Less is more and more is different," *Int. J. Bifurcation and Chaos* 15, 2703–716.
- Huang, D. [2004] "Stabilizing near-nonhyperbolic chaotic systems with applications," *Phys. Rev. Lett.* 93, 214101.
- Ott, E. [2002] *Chaos in Dynamical Systems* (Cambridge University Press, Cambridge).

- Percha, B., Dzakpasu, R., Z'ochowski, M. & Parent, J. [2005] "Transition from local to global phase synchrony in small world neural network and its possible implications for epilepsy," *Phys. Rev. E* 72, 031909.
- Rosenblum, M.G. & Pikovsky, A.S. [2004] "Controlling synchronization in an ensemble of globally coupled oscillators," *Phys. Rev. Lett.* 92, 114102.
- Sejnowski, T. J. [1995] "Time for a new neural code?" *Nature* 376, 21–2.
- Varela, F., Lachaux, J.-P., Rodriguez, E. & Martinerie, J. [2001] "The brainweb: Phase synchronization and large-scale integration," *Nature Rev. Neurosci.* 2, 229–39.
- Wolf, A., Swift, J.B., Swinney, H. L. & Vastano, J.A. [1985] "Determining Lyapunov exponents from a time series," *Physica D* 16, 285–17.