

Fitzhugh-Nagumo 神经模型线性化动力学行为

ANGELO DI GARBO, MICHELE BARBI and SANTI CHILLEMI

Istituto di Biofisica, CNR, via Alfieri 1, 56010 Ghezzano (Pisa), Italy

Istituto Nazionale di Ottica Applicata, Largo E. Fermi 6, Firenze, Italy

(2000 年 6 月 23 日收到; 2000 年 11 月 27 日修订)

对于 Fitzhugh-Nagumo 模型的线性化形式, 通过与整合发放模型 (Integrate and Fire model) 的类比, 对发放 (firing) 和重置 (resetting) 条件进行了定义。从理论和数值两方面研究了模型在周期性突触输入作用下的动力学行为, 特别是同步特性。然后将研究扩展到两个突触耦合单元的网络。

一、引言

现在有证据表明, 在皮层的许多感觉和运动区域, 利用不同神经元发放的动作电位之间的相位差可以编码信息, 而不仅仅只利用单个细胞的尖峰序列所携带的信息[Singer, 1999]。我们眼睛编码的视觉信息进入初级视觉皮层, 更复杂的信息编码过程发生在视觉皮层区域的神经元中。视觉皮层的一个显著特征是它的柱状结构: 当视网膜中相应的感受区域被选定的刺激方向激活时, 在给定的功能柱内, 每个细胞的发放活动都会增加。[Gray & Singer, 1989; Gray 等人, 1989]。目前的理论表明, 大脑通过将把这些信息分解为其组成要素 (颜色、动作、深度等) 来处理这些信息。一个与之相关的问题: 大脑又是如何重新表现这些个体特征的呢! 最近有人提出, 这一以上这个问题的目标可以通过控制同步神经元的放电时间来实现, 达到再现神经元编码视觉场景的特征。[Malsburg & Schneider, 1986]。此外, 还观察到猫视觉皮层空间分离神经元之间的刺激依赖同步。[Gray 等人, 1989]。这些实验结果表明, 不同神经元的放电活动的同步可能是将一个场景的不同特征联系在一起的关键。[Gray & Singer, 1989; Vershure & Koning, 1999]。如何去解决这个问题尚不清楚。然而, 皮层神经元间的外围兴奋连接似乎在同步现象中起着基础性的作用, 同步程度受突触耦合特性, 特别是其强度的调节; 此外, 神经元间的锁相可以作为获取神经元活动同步的机制。[Singer, 1990]。所有这些神经生理学上的发现给我们提出了新的挑战, 无论是在实验上还是理论上都要面对这些挑战。

在一般情况下, 如果 ω_1 和 ω_2 是两个耦合振荡器 (或是这些振荡器及其强制信号) 的频率, 则同步条件是当 $m/\omega_1 = n/\omega_2$ 时, 其中 m, n 为素整数。从现在起, 两个相互作用单元之间的相位差 $\Delta\phi$ (以 2π 为单位) 为零的状态将被称为完全同步状态; 而当 $\Delta\phi = 0.5$ 时的状态将被称为反同步状态。所有其他的情况都被定义为中间同步状态。

现在, 神经元的较为贴切的生物物理模型, 像 Hodgkin - Huxley (HH) 模型, 是一个非常复杂的非线性微分方程系统。因此, 在使用比 HH 模型更简单, 同时又保留了该模型的许多定性特征 (分析和数值) 的模型, 将有相当大的优势, 例如 FitzHugh - Nagumo 模型 (FHN), 就是其中的一个代表。更简单的是著名的混合发放 (Integrate and Fire (IF)) 神经模型。在本文中, 我们将使用复杂程度介于 FHN 和 IF 之间的神经模型。该模型是通过将 FHN 模型在其静止状态时的附近进行线性化, 并引入一种类似于 IF 模型的发放 (发放) 机制而得到的。主要有两个原因可以证明使用线性化的 FHN 模型 (LFHN) 是正确的。第一个原因是将 FHN 模型的动力学分为阈下和阈上状态是可行的。后者与动作电位的产生有关,

动作电位的形状和持续时间几乎不受输入信号的影响，而 FHN 对扰动的响应主要由其阈下动力学决定。第二个原因与 Hartman-Grobman 定理有关，该定理证明，在双曲线平衡点附近，适当的坐标变换会使流线性化。此外，值得注意的是，已经证明了 LFHN 可重现 FHN 模型的许多动力学特性[Capurro 等人, 1998; Nozaki 等人, 1999; Di Garbo 等人, 2000]。

几个作者[Van Vreeswijk, 1996; Coombes & Lord, 1997; Chow, 1998; Bressloff & Coombes, 1998; Coombes & Bressloff, 1999; Campbell 等人, 1999]研究了在突触耦合的 IF 模型网络中出现的同步现象。特别地，前两篇论文表明，两个耦合的 IF 模型的网络对于兴奋耦合和慢突触电流表现出稳定的反同步状态。对于更快的电流，中间同步的稳定状态通过叉形分岔出现。对于非常快的突触电流，系统获得完全同步的稳定状态。最近，Chow[1998]和 Coombes 与 Bressloff[1999]建立了周期性强制 IF 模型的稳定锁相条件，然后将其分析扩展到两个或多个突触耦合 IF 模型中。

本文研究了周期性类突触电流驱动的单 LFHN 模型和双 LFHN 模型"突触"耦合系统的同步现象。鉴于兴奋性连接在神经生理学中的重要性，我们将研究局限于这一类突触耦合。值得注意的是，一个单 LFHN 单元可以被认为是代表一个神经群，该神经群与视觉皮层的一个给定功能柱相对应。我们将研究突触电流的特征，即持续时间和强度，是如何影响系统的同步特性。把这些研究扩展到一般情况（兴奋性和抑制性突触）将在其他地方介绍。

二、 LFHN 模型的动力学

让我们从 FHN 模型开始，在某些假设下，它的方程可以从 HH 模型推导出来。在存在外部扰动 $P(t)$ 时，它们是

$$\varepsilon \frac{dv}{dt} = v(v - a)(1 - v) - \omega + \sigma P(t) \quad (1a)$$

$$\frac{d\omega}{dt} = v - \omega - b \quad (1b)$$

其中 $v(t)$ 是描述膜电压的快速变量； $\omega(t)$ 是缓慢恢复变量； σ 是扰动 $P(t)$ 的振幅。对于参数，我们将设值 $E = 0.005$ ， $a = 0.5$ 。随着参数 b 的增加，在 $b_1 \approx 0.2623$ 的值下，未扰动系统（即，当 $\sigma = 0$ 时）经历了从静止状态 $(v_0; \omega_0)$ 到亚阈值周期轨线的 Hopf 分岔。最后，当 $b \geq b_2$ 时，系统产生全动作电位。将方程 (1) 在固定点附近线性化得到：

$$\varepsilon \frac{dx}{dt} = Rx - y + \sigma P(t) \quad (2a)$$

$$\frac{dy}{dt} = x - y \quad (2b)$$

其中 $R = -3v_0^2 + 2v_0(1 + a) - a$ ， $v(t) = v_0 + x(t)$ ，且 $\omega(t) = \omega_0 + y(t)$ 。但是方程 (2) 没有产生动作电位的机制；因此，与 IF 模型类比，我们假设，当快速变量 $x(t)$ 通过阈值 $H > 0$ 且导数为正时，动作电位将产生，且 $x(t)$ 、 $y(t)$ 分别重置为 x_r 、 y_r ，这样就完全定义了线性化的 FHN 模型。现在，根据参数 b 的值，LFHN 可以处于两种动力学状态：第一种状态是固定点稳定，而另一种状态是不稳定。在本文中，我们假设 LFHN 处于第二种状态（另一种情况也可以类似地处理，只要足够强制以使得系统再次发放）。

如果我们把发放时间定义为 $\{t_n : n = 1, 2, \dots, N\}$ ，方程 (2a) 和 (2b) 在 $t_n \leq t \leq t_{n+1}$ 时的解通过下式被给出，如下：

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = A(t - t_n) \begin{pmatrix} x_r \\ y_r \end{pmatrix} + \frac{\sigma}{\varepsilon} \int_n^t A(t - s) \begin{pmatrix} P(s) \\ 0 \end{pmatrix} ds \quad (3)$$

其中 $A()$ 是基本矩阵。下式很容易理解：

$$\begin{aligned} x(t) = e^{\gamma(t-t_n)} & \left\{ x_r \cos \beta(t - t_n) + \sin \beta(t - t_n) \times \frac{[(1 + \gamma)x_r - \beta^2 y_r - (1 + \gamma)^2 y_r]}{\beta} \right\} \\ & + \frac{\sigma}{\varepsilon} e^{\gamma t} \int P(s) e^{-\gamma s} \left[\cos \beta(t - s) + \frac{2 + \gamma}{\beta} \sin \beta(t - s) \right] ds \end{aligned} \quad (4)$$

其中 $\gamma = (R - \varepsilon)/2\varepsilon$ 和 $\beta = \sqrt{2\varepsilon - (R + \varepsilon)^2}/2\varepsilon$ 。如果定义 $x(t) \equiv g(t, t_n, \sigma)$ ，则发放条件为 $g(t_{n+1}, t_n, \sigma) = H$ 。当局部 $\partial g / \partial t_{n+1} \neq 0$ 时，隐函数定理保证了显式映射 $t_{n+1} = \psi(t_n)$ 的存在。当该定理条件不成立时，映射 $t_n \rightarrow t_{n+1}$ 由发放条件定义为隐函数。在下面我们假设 (2a) 中的扰动是周期性的，周期为 T 。方程 $H = g(t_{n+1}, t_n, \sigma)$ 的一个重要性质是对于它的任何解 (t_{n+1}, t_n) ， $(t_{n+1} + T, t_n + T)$ 也是它的一个解。由此得出如下结论：如果存在显式映射且它在参数空间的某个区域内是可逆的，则它是圆映射的提升。在这种情况下，LFHN 不可能出现混沌动力学，周期轨线（锁相）的循环次数是合理的，而准周期轨线的循环次数是不合理的。映射 $t_{n+1} = \psi(t_n)$ 可逆性的损失意味着循环次数未定义，可能存在混沌动力学。[Guckenheimer & Holmes, 1983]。

现在假设系统本身周期性地发放，周期为 Δ 且满足 $\Delta/T = p/q$ ，其中 p, q 是素整数。为了测试该锁相解的稳定性，我们将发放时间 t_n 扰动为 $t_n + \delta_n$ ，并研究扰动量 δ_n 的演化过程，通过把 $g(t_{n+1} + \delta_{n+1}, t_n + \delta_n, \sigma)$ 展开，只保留线性项，得到了映射 $\delta_{n+1} = Q(t_n, t_{n+1})\delta_n$ ，其中 $Q(t_n, t_{n+1}) = -(\partial g / \partial t_n) / (\partial g / \partial t_{n+1})$ 。如果对于 $n \in \mathbb{N}$ 时， $|Q(t_n, t_{n+1})| < 1$ ，那么 $\lim_{n \rightarrow +\infty} \delta_n = 0$ ，且相应的锁相的解是稳定的。稳定锁相区域的边界（阿诺德舌状物(Arnold tongues)）通常由鞍结点和倍周期分岔定义。对于这样的参数值，阿诺德舌状物重叠和复杂的动力学机制应该会发生。

在下文中，我们对强制 LFHN 模型进行了模拟研究，扰动 $P(t)$ 模拟了由于突触前神经元在周期 $T: P(t) = (\alpha^2 e^{-\alpha t} / (1 - e^{-\alpha T})) [t + (T e^{-\alpha t} / (1 - e^{-\alpha T}))]$ ， $0 \leq t < T$ [Van Vreeswijk, 1996] 内有规律的放电而产生的电流。参数 α 是突触电流持续时间的倒数。为了描述锁相状态，我们设旋转数 $R = \langle I_n \rangle / T$ ， $I_n = t_{n+1} - t_n$ 作为脉冲间隔 (ISI)。值得注意的是，对于 $(p : q)$ 锁相状态（ p 强制期间的 q 峰值），它是 $R = p/q$ 。

所有论文的结果都是通过对方程 (2a) 和 (2b) 进行数值积分得到的。其中利用的数值积分方法是用四阶龙格-库塔(Runge-Kutta)法，积分步长 $\Delta t = 0.001$ ，参数值 $x(0) = x_r = 1$ ， $y(0) = y_r = 0.15$ ， $H = 0.3$ ， $b = 0.265$ 。对于每个试验，10 $t.u.$ 的瞬态间隔被忽略，并且总积分时间为 60 $t.u.$ 。对于该参数值，LFHN 的自由运行周期为 $T_0 = 0.2645$ 。

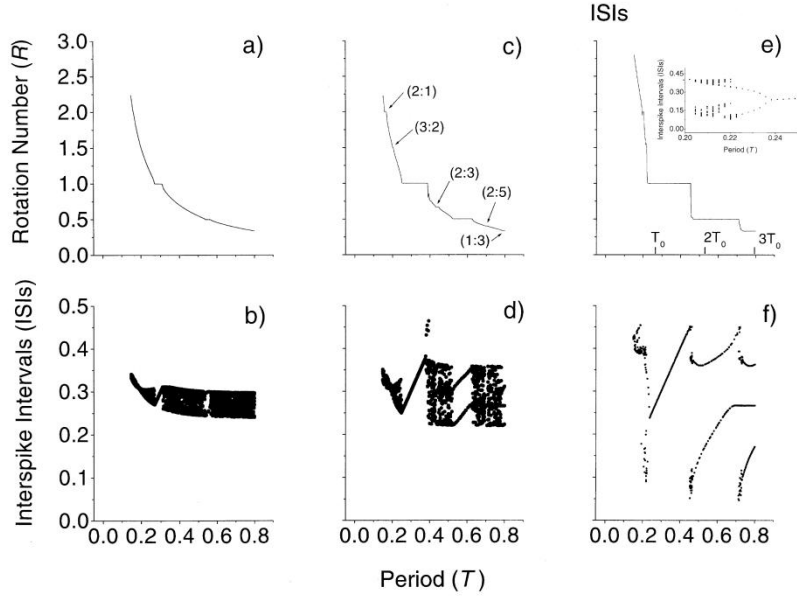


图 1: 在顶部(底部)图中, 绘制了 R 参数值(对应的 ISIs)与强制周期 T 的图。a 和 b 是 $\alpha=8, \sigma=0.02$ 时的图; c 和 d 是 $\alpha=14, \sigma=0.02$ 时的图; e 和 f 是 $\alpha=14, \sigma=0.04$ 时的图。图(e) T 轴上的垂线对应表示 LFHN 自由运行周期整数倍的 T 值。图(c)中的嵌入图显示了图(f) $T \in [0.02, 0.25]$ 的放大图。

在图 1 中, 对三组 α 和 σ 值的强制周期绘制了 R 和相对应的 ISIs 图。在图 (a)、(b) 中, 两个定义明确的锁相状态 (1:1) 和 (1:2) 状态清晰地出现。我们还发现, 在锁相的相应稳定区域中, 发放映射是可逆的, 轨线是准周期的 (未显示数据)。随着 α 的增加, 这些锁相状态的稳定区变宽[图 (c) 和 (d)]。此外, 根据法利树定律 (Farey tree law), 其他锁相区较窄的状态出现: 对应于 (2:1)、(3:2)、(2:3)、(2:5) 和 (1:3) 模式的状态。

增加耦合 σ 并保持 α 常数会破坏一些二次锁相状态 (图 1 中的 (e) 和 (f))。图 1 中的 (e) 的插图中说明了从 $T \approx 0.24$ 开始的周期倍分岔的示例。在周期倍分岔附近的区域 ($0.22 < T < 0.24$ (约小于)) 旋转数保持不变。此外, 还发现了发放映射不可逆的区域 ($T < 0.21$ (约小于)): 在这些区域中, 混沌动力学是可能的。

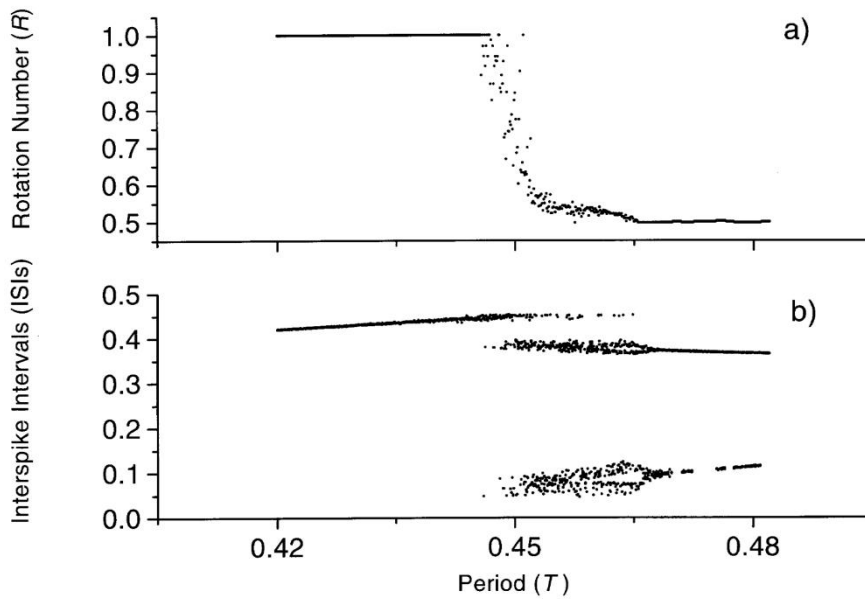


图 2: 图 1 中包含锁相状态 (1:1) 和 (1:2) 之间过渡区的图 (e) 和 (f) 窄带的放大图。

为了阐明 R 在 (1:1) 到 (1:2) 锁相模式的过渡区的行为, 我们进行了其他模拟。在图 2 中, 画出了 R 与 T 的关系图, 其中 $T \in [0.42, 0.482]$ 。图 1 中的 (e) 所示的是模式 (1:1) 到 (1:2) 的转换, 由于 T 是在大范围取值, 所以图像显得如此尖锐。如图 2 中的 (b) 所示, 在转换区域中, LFHN 的动力学看起来不规则, 有明显重叠的状态, 例如在 $R=1$ 和 $R=1/2$ 时。过渡区 ISI 值的微小波动表明, LFHN 的动力学行为在该范围内的某些部分是混沌的。事实上, 用数值计算 $T=0.452$ 时的发放映射是不可逆的, 而脉冲间隔的庞加莱 (Poincare) 图显示了四个不同且分离良好的吸引子 (未显示数据)。

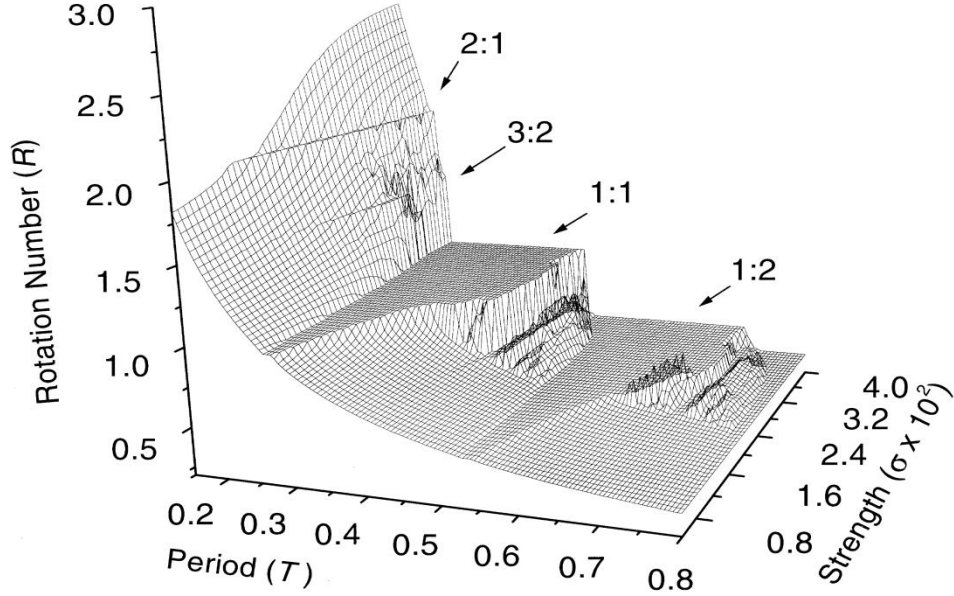


图 3: 强制 LFHN 的锁相区间, R 的值、周期 T 、突触输入的强度 σ 图。

在图 3 中, 对于 $\alpha=14$ 的情况, 绘制了 R 与 T , σ 的图。两种主要的阿诺德舌状物控制周期性强制 LFHN 的动力学行为, 对应于锁相模式 (1:1) 和 (1:2)。其他非常狭窄的舌状物是对应于 (3:2) 和 (2:1) 模式的舌状物。舌状物的边界只清楚地定义为 σ 的低值。当 σ 值较高时, 这些边界重叠, 因此动力学变得更加复杂。系统动力学在复杂行为发生的关键区域的特性描述将在未来的工作中再讨论。

三、双耦合的 LFHN 模型

让我们从描述双 LFHNs 突触耦合的方程开始

$$\varepsilon \frac{dx_i}{dt} = Rx_i - y_i + \sigma_i P_i(t) \quad (5a)$$

$$\frac{dy_i}{dt} = x_i - y_i \quad (5b)$$

其中 $P_i(t) = \sum_{n=2}^{\infty} \Gamma(t - t_n^i)$, $i, j = 1, 2$ 和 $i \neq j$ 。在 $t \leq 0$ 时 α -函数 $\Gamma(t)$ 不存在, 而在 $t > 0$ 时 α -函数 $\Gamma(t) = \alpha^2 t e^{-\alpha t}$, 用于描述突触前神经元中动作电位产生后的突触电流。设 $\{t_n^j : n \geq 1\}$ ($j = 1, 2$) 为每个 LFHN 模型的发放时间。在下面的情况中, 我们假设参数值是按照如下方式产生的: 对于两个 LFHNs, 具有相同的周期 T 的周期性的发放活动。为了评估第二个 LFHN 模型的突触输入, 我们假设第一个模型的最后一个尖峰出现在 $t_i^1 < t$ 时, 其中 $P_2(t) = P(t - t_i^1)$, 此处的 $P(t)$ 和前一节所述的一样。同样, 为了得到第一个 LFHN 的突触输入, 我们假设 $t_i^2 = t_i^1 - \theta T$, 其中 θ 是两个振荡器之间的相位差, 则 $P_1(t) = P(t - t_i^2)$ 。

现在，为了确定未知量 θ 和 T ，我们可以对方程 (5) 进行数值积分，并寻找两种发放活动都是以 t 为周期的周期性的静止状态。然而，基于对方程 (5) 显式解的了解，我们采用了不同的方法，该显式解为： $x_1(t) = g(t, t_L^1, \sigma_1)$ （对于 $t_L^1 \leq t \leq t_L^1 + T$ ）和 $x_2(t) = g(t, t_L^2, \sigma_2)$ （对于 $t_L^2 \leq t \leq t_L^2 + T$ ），函数 g 前一节所定义的一样。为简单起见，两个 LFHN 都假定相同的重置值 x_r, y_r 。两个 LFHN 的发放条件都被表示为 $x_1(t_L^1 + T) = H$ 和 $x_2(t_L^2 + T) = H$ 。因此，为了确定 θ 和 T ，我们求解方程 $E(T, \theta) = x_1(t_L^1 + T) - x_2(t_L^2 + T) = 0$ ($t_L^2 = t_L^1 - \theta T$) 的根，即

$$E(T, \theta) = \exp^{\int_0^T \exp^{-s} \left[\cos \beta(T-s) + \frac{2+\gamma}{\beta} \sin \beta(T-s) \right] \left[\frac{\sigma_1}{\varepsilon} P_1(s+t_L^1) - \frac{\sigma_2}{\varepsilon} P_2(s+t_L^1 - \theta T) \right] ds} \quad (6)$$

对于本文的其余部分，我们假设两个 LFHN 之间的耦合是对称的，即： $\sigma_1 = \sigma_2 = \sigma$ 。通过计算 $P_1(t+t_L^1)$ 和 $P_2(t+t_L^2)$ 并利用它们的周期性，可以得出，对于每个 T ， $\theta=0$ 和 $\theta=0.5$ 始终是方程 $E(\theta, T)$ 的解。其中 $\theta=0.5$ 的解的存在性由恒等式 $P_1(t+t_L^1) = P(t+\theta T)$ ， $P_2(t+t_L^2) = P(t-\theta T)$ 和 $P(t)$ 的周期性而保证。此外，对于任何解 (T^*, θ^*) ， $(T^*, 1-\theta^*)$ 是其另一个解。可以看出，通过适当地选择 H 和 σ 的值，方程 $E(\theta, T) = 0$ 的任何解 (T, θ) 都可以映射到两个方程 $x_1(t_L^1 + T) = H$ 和 $x_2(t_L^2 + T) = H$ 的解中。因此，我们可以通过限制自己使用该方程来简化我们的研究。如双耦合 IFs 的情况所示[Coombes & Lord, 1997]，同一方程的任何解 (T, θ) 的稳定性由条件 $(\partial E(T, \theta) / \partial \theta) > 0$ 来保证。

让我们来研究通过数值求解方程 $E(\theta, T) = 0$ 得到的结果——为此，我们使用了 NETLIB 库（见 <http://www.netlib.no/netlib/>）的 dqag.f 和 root.f 程序，分别考虑了非线性方程根的积分和计算，并首先研究了两个振荡器之间的相位差 θ 对固定周期 T 的突触电流持续时间的依赖性。

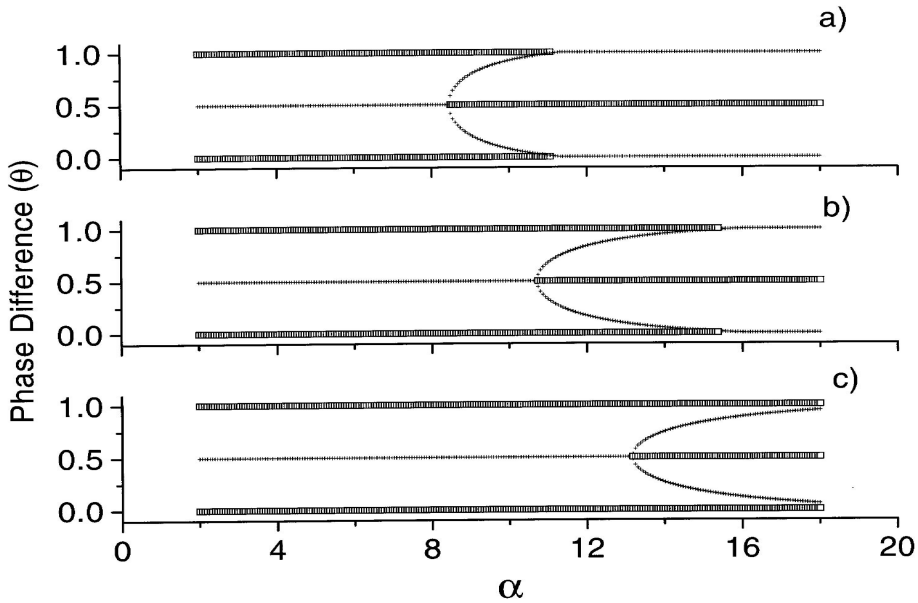


图 4：双 LFHN 单元间相位差的分岔图。图 (a) 中 $T=0.35$ ；图 (b) 中 $T=0.33$ ；图 (c) 中 $T=0.31$ 。开方：不稳定状态；交叉：稳定状态。

图 4 显示了两个振荡器的发放周期的三对 θ 与 α 值的分岔图。在所有情况中都显示出叉形分岔。在分岔点以下，反同步态稳定，完全同步态不稳定。在分岔点以上出现中间同步的稳定状态，而反同步态则变得不稳定。当中间同步分支横轴 $\theta=0$ （或 $\theta=1$ ）时，完全同步状态趋于稳定。这些结果与两个 α 耦合的 IF 模型的论文结果一致[Van Vreeswijk, 1996; Coombes & Lord, 1997]。然而，我们的系统对 α 或 T 的变化似乎比相应的 IF 模型网络更敏感。

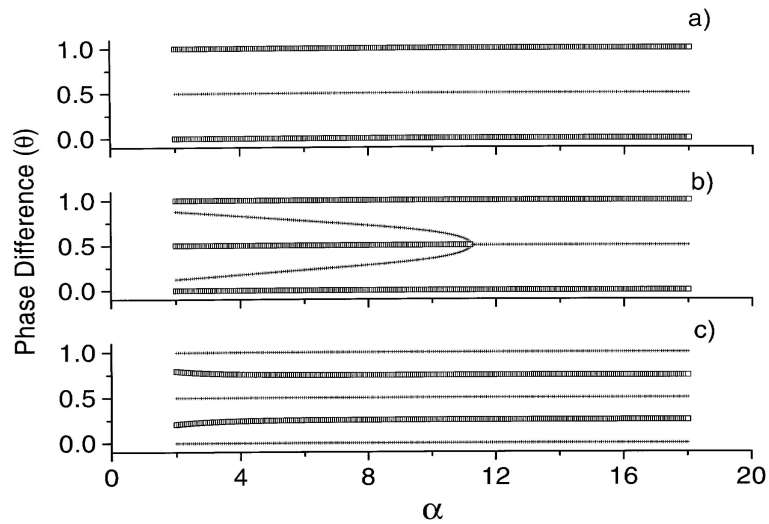


图 5: 与图 4 对应, 图 (a) 中 $T=0.2$; 图 (b) 中 $T=0.7$; 图 (c) 中 $T=0.9$ 。

图 4 所示的另一个有趣的特征是 T 的小变化引起的分叉岔点的移动。此外, 随着 T 的减小, 中间同步状态的分支变得更光滑, 分岔点的分支移动到较高的 α 值。通过改变突触电流的延迟时间, 这些由 T 变化产生的效应与在 IF 模型的网络中发生的效应相似[Coombes & Lord, 1997]。如图 5 所示, T 的较大变化导致系统动力学发生剧烈变化: 从图 (a) (稳定反同步和不稳定同步状态) 的最简单情况到图 (b) 和 (c) 的更复杂情况。在后一种情况下, 在探索的 α 值范围内, 出现与同步和反同步相对应的稳定状态, 以及中间同步的不稳定状态。

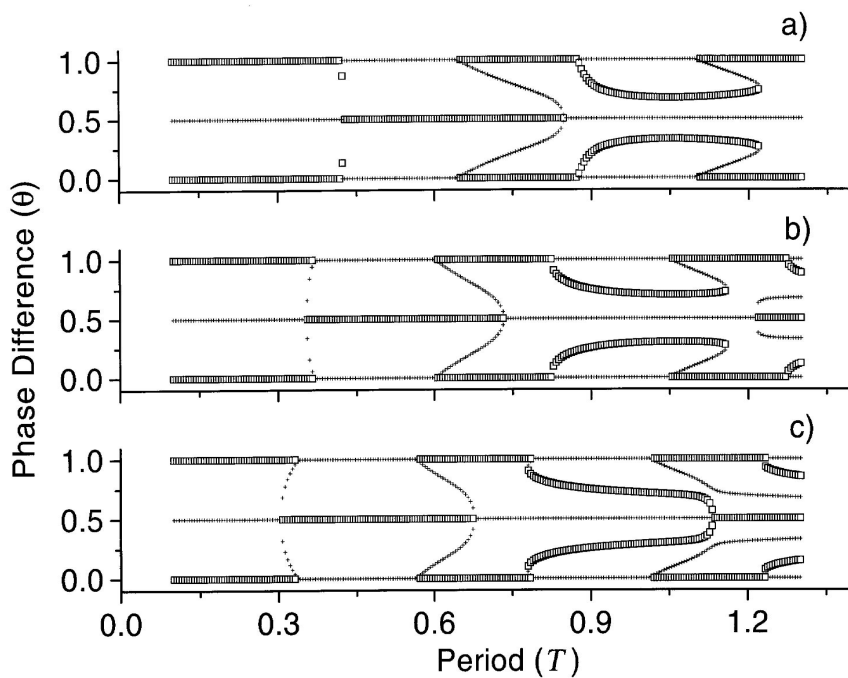


图 6: 方程 $E(\theta, T)$ 的某些固定值 α 的解的图。图 (a) 中 $\alpha=2$; 图 (b) 中 $\alpha=8$; 图 (c) 中 $\alpha=14$ 。开方: 不稳定状态; 交叉: 稳定状态。

图 6 显示了不同 α 值 θ 与 T 的分岔图。对于每个 α 值, 临界值 $T_{c,1}$ 的存在使得 $T < T_{c,1}$, 1 只出现完全同步 (不稳定) 或反同步 (稳定) 状态。此外, 随着 α 的增加, $T_{c,1}$ 减小。当 T 增加超过临界值 $T_{c,1}$ 时, 中间同步分支的新解产生分岔 (叉形分岔)。当 $\alpha=2$ 时, 这些状态是不稳定的, 而当 $\alpha=8$ 和 $\alpha=14$ 时, 它们变得稳定。在 $T_{c,1}$ 上, 对于每个 α 值, 还有另一个临

界点 $T_{c,2}$ 。当 $T_{c,1} < T < T_{c,2}$ 时，任何一种同步的稳定和不稳定状态都存在。对于 $T_{c,1}$ 这种情况，临界点 $T_{c,2}$ 随着 α 的增加向左移动。当 $T > T_{c,2}$ ，解 (θ, T) 显示出更复杂的几何结构，许多分支源自不同的分岔点。

四、总结与讨论

许多实验研究表明，许多生物振荡器（如神经元）可能会被携带或被周期性扰动所锁相 [Glass & Mackey, 1988]。此外，在一些实验条件下，还观察到不规则或非周期动力学。同样，许多实验结果表明，神经元群之间可以发现一致或同步的活动 [Gray 等人, 1989]。特别是，识别单个或多个神经元群的一致性活动的基础条件是非常重要的；当然，神经元之间的突触相互作用及其特征（强度和持续时间）发挥着重要作用。

本文首先研究了周期性突触电流作用下线性 LFHN 网络模型的同步特性。我们发现突触输入的强度和持续时间都是改变 LFHN 同步特性的相关参数。两种主要的锁相方式 (1:1) 和 (1:2) 发生在强制参数空间的较宽区域。此外，还发现了强制 LFHN 呈现复杂锁相状态或非周期动力学行为的区域，后者位于阿诺德舌状的重叠区域。这些结果与受周期性扰动影响的 IF 或 FHN 模型得到的结果相似 [Coombes & Bressloff, 1999; Yoshino 等人, 1999]。在向北大西洋乌贼 *Loligo Pealei* 的巨轴突注入周期性电流脉冲的实验中，发现了不同顺序的锁相状态（取决于注入电流的周期和振幅），并且对于某些参数值，还观察到了非周期性节奏 [Clay & ShleSinger, 1983]。这些实验结果似乎与强制 LFHN 神经模型的实验结果有性质上的一致性。

我们还研究了两个突触耦合的 LFHNs 网络，并研究其同步特性。通过改变突触电流的持续时间和 LFHN 单元的放电时间，我们发现了各种同步性和不同稳定性的同步机制。我们的部分结果重现了两个突触耦合的 IFs 网络获得的结果 [Van Vreeswijk, 1996; Coombes & Lord, 1997]。然而，两个 LFHNs 的网络似乎比两个 IFs 模型对突触电流持续时间和放电周期的变化更敏感。在固定的 α 值下，两个 LFHNs 系统的相位差随发放时间的变化曲线呈现出多个分岔和不同稳定状态的复杂模式。

神经生理学实验表明，当视觉皮层中的细胞的反应指向一个单一物体时，例如一个移动的光棒，它们显示出同步的放电现象 [Singer, 1999]。但是，当同一个单元格响应不同的对象时（例如两个方向不同的条形图），它们可能会异步。在该论文 [Singer, 1990] 中有人提出，同步和异步发放活动之间的转换可以用突触耦合的变化来解释。我们对两个耦合 LFHNs 系统的理论结果表明改变突触电流的持续时间会产生不同的同步状态，从而证实了这一假设。这些理论研究结果表明，正如其他地方假设的那样 [Singer, 1990]，突触的特征在神经种群的同步中起着关键作用。

参考文献

- Bressloff, P. C. & Coombes, S. [1998] "Desynchronization, mode locking and bursting in strongly coupled integrate and fire oscillators," *Phys. Rev. Lett.* 81, 2168-2171.
- Campbell, S. R., Wang, D. L. & Jayaprakash, C. [1999] "Synchrony and desynchrony in integrate and fire oscillators," *Neural Comput.* 11, 1595-1619.
- Capurro, A., Pakdaman, K., Nomura, T. & Sato, S. [1998] "Aperiodic stochastic resonance with correlated noise," *Phys. Rev. E* 58, 4820 - 4827.
- Chow, C. C. [1998] "Phase locking in weakly heterogeneous neural networks," *Physica D* 118, 343 - 370.
- Clay, J. R. & Shlesinger, M. F. [1983] "Effects of external cesium and rubidium on outward potassium currents in squid axons," *Biophys. J.* 42, 43-53.
- Coombes, S. & Lord, G. L. [1997] "Intrinsic modulation of pulse-coupled integrate and fire neurons," *Phys. Rev. E* 56, 5809-5818.
- Coombes, S. & Bressloff, P. C. [1999] "Mode locking and Arnold tongues in integrate and fire neural oscillators," *Phys. Rev. E* 60, 2086-2096.
- Di Garbo, A., Barbi, M. & Chillemi, S. [2000] "Effects of noise on the subthreshold dynamics of the FitzHugh-Nagumo model," in *Stochastic and Chaotic Dynamics in the Lakes*, eds. Broomhead, D. S., Luchinskaya, E. A., McClintock, P. V. E. & Mullin, T., AIP Conference Proceedings, Melville, NY, pp. 100 - 105.
- Glass, L. & Mackey, M. C. [1988] *From Clocks to Chaos: The Rhythms of the Life* (Princeton University Press, Princeton).
- Gray, C. M., Koenig, P., Engel, A. K. & Singer, W. [1989] "Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties," *Nature* 338, 334-337.
- Gray, C. M. & Singer, W. [1989] "Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex," *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86, 1698-1702.
- Guckenheimer, J. & Holmes, P. [1983] *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields* (Springer-Verlag, NY).
- Malsburg, C. von der & Schneider, W. [1986] "A neural cocktail-party," *Biol. Cybern.* 54, 29 - 40.
- Nozaki, D., Collins, J. J. & Yamamoto, Y. [1999] "Mechanism of stochastic resonance enhancement in neuronal models driven by $1/f$ noise," *Phys. Rev. E* 60, 4637 - 4644.
- Singer, W. [1990] "Search for coherence: A basis principle of cortical self-organization," *Concepts in Neurosci.* 1, 1 - 26.
- Singer, W. [1999] "Neuronal synchrony: A versatile code for the definition of relations?" *Neuron* 24, 49 - 65.
- Van Vreeswijk, C. [1996] "Partial synchronization in populations of pulse-coupled oscillators," *Phys. Rev. E* 54, 5522-5537.
- Verschure, P. F. M. J. & Koenig, P. [1999] "On the role of biophysical properties of cortical neurons in binding and segmentation of visual scenes," *Neural Comput.* 11, 1113-1138.
- Yoshino, K., Nomura, T., Pakdaman, K. & Sato, S. [1999] "Synthetic analysis of periodically stimulated excitable and oscillatory membrane models," *Phys. Rev. E* 59, 956-969.