

龙虾心脏神经节模型的动力学分析*

吴慧玲 刘深泉

(华南理工大学理学院应用数学系, 广州 510640)

摘要 通过对龙虾心脏神经节模型的研究,从非线性动力学角度对模型所产生的簇发放做了详细的分析,讨论了不同电生理参数条件下,模型簇发放中所蕴含着的丰富的动力学性质,如:峰峰间距(InterSpike Intervals, ISIs)的加周期分岔和倍周期分岔等.通过模型分析结果可进一步理解龙虾心脏神经节动作电位簇发放中所蕴含的丰富的发放模式和节律编码.

关键词 龙虾心脏神经节模型, 簇发放, ISI, 加周期分岔

引言

由于龙虾心脏神经系统的神经元数目较少、轴突直径较大和实验容易操作等优点,这类神经元经常作为突触学习和记忆的研究模型^[1,2,3].大量的实验研究已经确定龙虾心脏神经系统中神经元的数目、神经元突触的相互连接等结构.本文通过龙虾心脏神经节模型^[4],数值分析龙虾心脏神经节的节律变化和电位发放.通过考察膜电容,离子通道电导,离子平衡电位及钙浓度等神经元生理参数的变化,数值分析龙虾心脏神经节的电位反应,得到膜电位的ISI序列出现加周期分岔现象,说明龙虾心脏神经节的动作电位蕴含丰富的发放模式和复杂的动力学特性.

1 模型与方法:

龙虾心脏神经节的理论是基于电导的神经元模型^[5,6].典型的 Hodgkin - Huxley 模型包括钠离子电流 I_{Na} , 钾离子电流 I_K 和泄漏电流 I_L . 这里研究添加依赖钙浓度的钾电流 $I_{K(Ca)}$ ^[7,8], 瞬时钾电流 I_A 的龙虾心脏神经节模型,具体如下:

$$C \frac{dV}{dt} = I_{Na} + I_K + I_{K(Ca)} + I_A + I_L + I_a$$

其中 C 为膜电容, I_a 为外界刺激, 各离子电流模型分别是:

$$I_{Na} = g_{Na} m_{\infty}^3(V) (1 - W) (V - V_{Na}),$$

$$I_K = g_K (W/s)^4 (V - V_k),$$

$$I_A = g_A A_{\infty}(V) B(V - V_K),$$

$$I_{Ca} = g_{Ca} X^2 [K_c / (C + K_c)] (V - V_{Ca}),$$

$$I_{K(Ca)} = g_{K(Ca)} [C / (C + K_d)] (V - V_K),$$

$$I_L = g_L (V - V_L).$$

其中:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{W_{\infty}(V) - W}{\tau_w}, \quad \frac{dB}{dt} = \frac{B_{\infty}(V) - B}{\tau_b},$$

$$\frac{dX}{dt} = \frac{X_{\infty}(V) - X}{\tau_x}, \quad \frac{dC}{dt} = K_p (-I_{Ca} - R \cdot C),$$

$$W_{\infty}(V) = (1 + \exp[-2a^{(w)}(V - V_{1/2}^{(w)})])^{-1},$$

$$\tau_w(V) = (\lambda \exp[a^{(w)}(V - V_{1/2}^{(w)})] + \lambda \exp[-a^{(w)}(V - V_{1/2}^{(w)})])^{-1},$$

$$B_{\infty}(V) = (1 + \exp[-2a^{(b)}(V - V_{1/2}^{(b)})])^{-1}, \tau_b = 10ms,$$

$$X_{\infty}(V) = (1 + \exp[-2a^{(x)}(V - V_{1/2}^{(x)})])^{-1}, \tau_x = 50ms,$$

$$m_{\infty}(V) = (1 + \exp[-2a^m(V - V_{1/2}^{(m)})])^{-1},$$

$$A_{\infty}(V) = (1 + \exp[-2a^a(V - V_{1/2}^{(a)})])^{-1}.$$

龙虾心脏神经节模型的计算使用 MATLAB, 计算步长是 $0.01ms$, 膜电容单位为 μF , 电位为 mV , 电导为 μS , 电流为 μA , 时间为 ms . 详细描述见文献[2].

2 模拟结果与分析

动作电位是神经活动的信号,不同的放电节律携带着不同的神经编码.动作电位的ISI、发放频率和发放簇中峰的个数都是刻画放电节律的重要指标,本文就从这几方面来研究不同刺激对龙虾心脏神经节的放电的影响.

(1) 膜电容对电位发放的影响

神经元膜上镶嵌的离子通道模型描述为电阻,膜本身还具有电容的特性. 这里先分析膜电容的变化对神经元膜电位的影响.

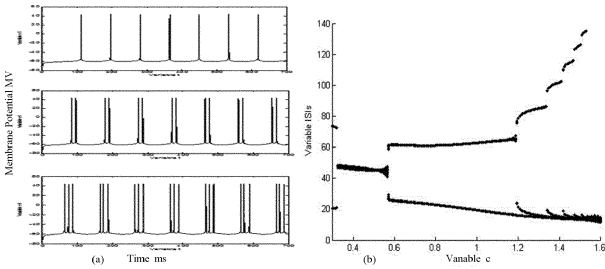


图 1 (a)龙虾心脏神经节的膜电位变化, (b)膜电位 ISIs 随 C 变化的分岔图

Fig. 1 (a) The membrane potential of the cardiac ganglion of the lobster, (b) the bifurcation diagram of C vs. membrane potential ISIs

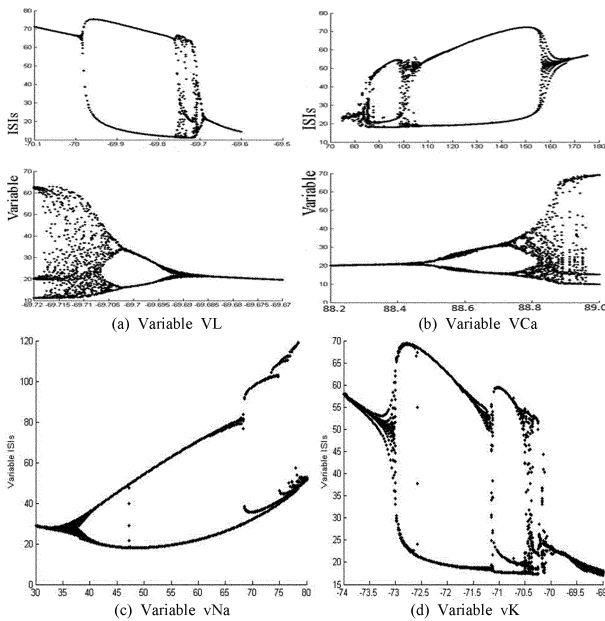


图 2 龙虾心脏神经节的膜电位 ISI 分岔图: (a) ISIs 随平衡电位 V_L 变化的分岔图; (b) ISIs 随平衡电位 V_{Ca} 变化的分岔图; (c) ISIs 随平衡电位 V_{Na} 变化的分岔图; (d) ISIs 随平衡电位 V_K 变化的分岔图

Fig. 2 The membrane potential ISI bifurcation diagram: (a) The bifurcation diagram of V_L vs. ISIs; (b) The bifurcation diagram of V_{Ca} vs. ISIs; (c) The bifurcation diagram of V_{Na} vs. ISIs; (d) The bifurcation diagram of V_K vs. ISIs

外界刺激改变时,图 1(a) 看出龙虾心脏神经节动作电位的簇发放特性,图 1(b) 看出,龙虾心脏神经节放电序列呈现很明显的加周期现象. 这些电位发放表现为丰富的簇发放模式以及不同簇发放模式之间的转变.

(2) 离子通道的平衡电位对电位发放的影响

离子通道的平衡电位值与很多因素相关. 典型的理论描述时 NERNST 电能. 有关离子平衡电位对神经元放电的影响,文献也做过分析和研究,下面通过改变通道 V_L 、 V_{Ca} 、 V_{Na} 和 V_K 四个平衡电位值,考察它们对电位发放的影响.

图 2 显示,通道的平衡电位对神经元的电位发放有很大的影响,表现为丰富的簇发放模式以及不同簇发放模式之间的多种转变. 根据 NERNST 平衡电位理论知道,离子的平衡电位与温度线性相关,这里描述的平衡电位影响电位发放模式的结果,可以理解为外界温度对神经元电位发放的影响.

(3) 离子通道的电导系数对电位发放的影响

离子通道的电导影响神经元的放电模式,如文献分析了不同离子通道电导系数对神经元放电模式以及不同模式之间转变的影响. 下面分析离子通道电导系数对电位发放的影响.

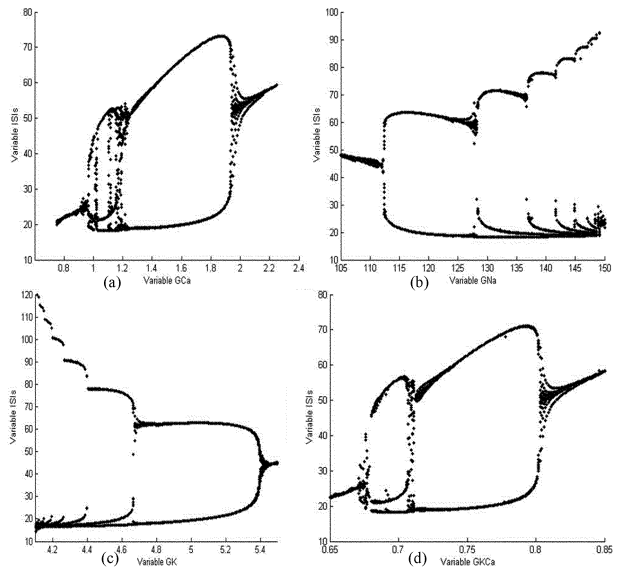


图 3 龙虾心脏神经节的膜电位 ISI 分岔图: (a) ISIs 随电导系数 g_{Ca} 变化的分岔图; (b) ISIs 随电导系数 g_{Na} 变化的分岔图; (c) ISIs 随电导系数 g_K 变化的分岔图; (d) ISIs 随电导系数 $g_K(Ca)$ 变化的分岔图

Fig. 3 The membrane potential ISI bifurcation diagram: (a) The bifurcation diagram of g_{Ca} vs. ISIs; (b) The bifurcation diagram of g_{Na} vs. ISIs; (c) The bifurcation diagram of g_K vs. ISIs; (d) The bifurcation diagram of $g_K(Ca)$ vs. ISIs

图 3 表明,龙虾心脏神经节的电导系数对神经元的电位发放有明显的影响,由于电导系数与离子通道的密度分布相关,这里的电导变化对电位发放的影响,体现神经元膜上离子通道密度的改变对电位发放的影响.

3 讨论

本文利用数值方法,通过改变龙虾心脏神经节的模型参数,研究神经元发放的动力学机制和不同发放模式之间的转化.主要结论是龙虾心脏神经节的膜电容,离子通道电导和离子通道平衡电位等因素都影响神经元的放电活动,电位发放的峰峰间距 ISIs 显示加周期分岔现象,这些动力学规律是神经元信息传递的编码模式,也是神经传导的基本规律之一.

参 考 文 献

- 1 Av-Ron E, Parnas H, Segel L A. A minimal biophysical model for an excitable and oscillatory neuron. *Biol Cybern*, 1991, 65(6): 487 ~ 500
- 2 Av-Ron E, Parnas H, Segel L A. A basic biophysical model for bursting neurons. *Biol Cybern*, 1993, 69(1): 87 ~ 94
- 3 Av-Ron E. The role of a transient potassium current in a bursting neuron model. *J Math Biol*, 1994, 33(1): 71 ~ 87
- 4 Connor J A, Stevens C F. Prediction of repetitive firing behavior from voltage clamp data on an isolated neuron soma. *Physiol*, 1971, 213: 31 ~ 53
- 5 FitzHugh R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophys*, 1961, 1(6): 445 ~ 466
- 6 Hodgkin A L, Huxley A F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J Physiol*, 1952, 117: 500 ~ 544
- 7 Schwarz W, Passow H. Ca activated K channels in erythrocytes and excitable cells. *Annu Rev Physiol*, 1983, 45: 359 ~ 374
- 8 Barnes S, Deschenes M C. Contribution of Ca and Ca-activated Cl channels to regenerative depolarization and membrane bistability of cone photoreceptors. *J Neurophysiol*, 1992, 68(3): 745 ~ 755
- 9 王海侠,陆启韶,郑艳红. 神经元模型的复杂动力学: 分岔与编. *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 neuronal model: bifurcation and encoding. *Journal of Dynamics and Control*, 2009, 7(4): 293 ~ 296 (in Chinese))
- 10 Shuai Jianwei, Bikson M, Hahn P J, et al. Ionic mechanisms underlying spontaneous CA1 neuronal firing in Ca-free solution. *Biophysical Journal*, 2003, 84(3): 2099 ~ 2111
- 11 Rubin D B, Cleland T A. Dynamical mechanisms of odor processing in olfactory bulb mitral cells. *J Neurophysiol*, 2006, 96(2): 555 ~ 568
- 12 谢勇,徐建学,康艳梅等. 混沌放电的可兴奋性细胞对外界刺激反应敏感的动力学机制. *生物物理学报*, 2004, 20(3): 209 ~ 216 (Xie Y, Xu J X, et. al. The dynamical mechanisms for the sensitive response of excitable cells with chaotic firing to external stimulation. *Acta Biophysica Sinica*, 2004, 20(3): 209 ~ 216 (in Chinese))

DYNAMICAL ANALYSIS OF LOBSTER MODEL FOR CARDIAC GANGLION*

Wu Huiling Liu Shenquan

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

Abstract From the study of the cardiac ganglion of the lobster model, this paper made a detailed analysis on the complex bursting produced in it from the perspective of nonlinear dynamics. By discussing the roles of electrophysiological parameters under different cases, the rich dynamical properties are contained in the complex bursting of the cardiac ganglion of the lobster model, such as the InterSpike Intervals (ISIs) is period adding bifurcation and period doubling bifurcation. From the model results, we can get a further understanding of the rich firing patterns and rhythm coding, which are contained in the burst firing of the cardiac ganglion of the lobster.

Key words the cardiac ganglion of the lobster model, bursting, ISI, period adding bifurcation

Received 30 November 2011, revised 14 March 2012.

* The project supported by the National Natural Science Foundation of China (10872069)