

视皮层中神经元的同步发放现象

黄江涛¹ 刘深泉^{1*} 马在光²

¹(华南理工大学理学院应用数学系, 广州 510640)

²(华南理工大学理学院物理系, 广州 510640)

摘要: 在 Hindmarsh-Rose (HR) 单神经元模型的基础上, 结合视皮层的神经网络模型, 研究分析视皮层中各神经元的发放模式。数值仿真显示: 视皮层网络结构的各层中, 神经元的发放具有同步现象; 当双极细胞的外界刺激改变时, 神经元出现簇发放和峰发放两类模式; 随着外界刺激强度的增强, 电位发放的峰峰间距 (ISI) 显示分岔现象。

关键词: HR 模型; 视皮层; 同步; 轮廓

Synchronization of Visual Cortex Neural Network

HUANG Jiang-Tao¹ LIU Shen-Quan^{1*} MA Zai-Guang²

¹(Department of Applied Mathematics, School of Sciences, South China University of Technology, Guangzhou 510640)

²(Department of Physics, School of Sciences, South China University of Technology, Guangzhou 510640)

Abstract: In this paper the Hindmarsh-Rose (HR) single neuron model was used to study the neuron spike pattern of visual cortex based on the neural network of the visual cortex. The simulation results showed that, in every layer of the visual network, the neuron spikes appeared synchronization phenomena. When the external stimulation of bipolar neurons was changed, the pattern of the neurons spike presented bursting and spiking. The ISI of potential spike showed bifurcation when increasing the stimulation intensity.

Key words: HR model; the visual cortex; synchronization; contour

中图分类号 R318 文献标识码 A 文章编号 0258-8021(2009)02-0238-06

引言

神经元活动的同步现象在神经科学中非常普遍, 例如: Gray 和 Singer 在猫的视皮层中观测到了神经元群发放的同步振荡现象^[1]; Fukai 等设计了功能柱式的网络模型来模拟视觉图样的获取^[2]。在皮层大规模神经系统 Rulkov 等得到基于映射的振荡现象^[3]。对视觉皮层内神经元的同步振荡行为的观察表明, 神经元的同步振荡, 在信息加工中起到了重要的作用^[4]。

对视皮层的时间编码, Singer 提出了关于视觉特征整合的时间相关假说^[5]。认为每一个皮层细胞能够在不同的时间参与活动来编码不同的图形。

Grossberg 和 Grunewald 提出了视皮层的层状结构模型^[6], 利用隶属方程, 研究了视皮层神经元同步化放电现象, 以及信号的传递过程。Yazdanbakhsh, 和 Grossberg 结合突触时间的延迟性质, 研究视皮层神经元快速同步化放电的生理特征^[7]。Burkitt 等研究了视皮层神经元同步化放电的输入特性和输出特性^[8]。Diesman 等人从稳定性的角度研究、讨论了视皮层神经元同步化放电的特性^[9]。视皮层神经元发放的不同模式, 可以用来解释视觉信号的许多生理现象, 如同步振荡、视觉轮廓等。它们是神经元群的编码过程, 也是信号传递的一种必然特征。所以, 视皮层中神经元群的发放模式是人们关心和争论的热门话题。由于视皮层结构的复杂性, 一般讨论大多研究整体的特性, 这里尝试直接从单神经元的发放

收稿日期: 2007-10-11, 修回日期: 2008-10-20。

* 通讯作者。E-mail: mashqiu@scut.edu.cn

出发来研究视觉网络中的同步现象。

本研究以 HR 模型来模拟单神经元细胞的发放, 结合简化的视皮层网络结构^[6], 对于给定的外界刺激, 分析整个网络结构中各层次在时间上表现出层内的同步性; 在空间上高层的神经元表现出与刺激对应的一致性。

1 模型介绍

1.1 单神经元模型

对于单神经元发放的理论描述有很多种模型, 例如 Hodgkin-Huxley、Chay 和 HR 模型等。HR 模型虽然不如 Hodgkin-Huxley 和 Chay 模型具有明确的细胞生理意义, 但它比较简单, 内含丰富的多重时间动力学行为, 常用于模拟神经元的发放特征^[10], 这里选用了 HR 模型来模拟单神经元的发放, HR 模型具体表示为:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = Y - aX^3 + bX^2 - Z + I_{\text{sim}} + I_{\text{syn}} \\ \frac{dY}{dt} = c - dX^2 - Y \\ \frac{dZ}{dt} = \gamma \left[X - \frac{1}{4}(Z - g) \right] \end{cases} \quad (1)$$

在 HR 模型(1)中: X 表示膜电位, Y 表示快速恢复电流, Z 表示慢适应电流, 它们是 HR 模型中神经元的 3 个时间变量。 I_{syn} 表示突触电流, I_{sim} 表示外界的刺激输入, r 与钙离子的浓度有关, g 可用于调节静息状态, a, b, c, d, g 均为常数, 这里取值分别为 $a = 1.0, b = 3.0, c = 1.0, g = 6.24$, 详细见文献^[11]。

根据生理实验的结果^[12], 视皮层中的神经元按生理特性主要分为两类: 规则发放型细胞 (regular-spiking, RS) 和快速发放型细胞 (fast-spiking, FS)。RS 细胞是兴奋型的, 在形态上表现为锥体细胞, 它的特性是有明显而快速的发放频率适应性, 在持续的电流刺激下随着时间延长, 发放的频率较快, 而且发放持续的时间也相对较短些。FS 细胞是抑制型的, 在形态上通常为非锥体细胞, 它的生理特性是对持续电流输入的频率适应性较低, 发放的频率较慢, 且发放持续的时间也相对长一些。HR 模型中采用不同的参数 r , 来区分这两种不同神经元细胞的发放特征: $r_{\text{RS}} = 0.012, r_{\text{FS}} = 0.005$ 。在图 1 的 (a) 和 (b) 中分别画出了两种神经元的发放模式, (a) 为兴奋细胞 (RS) 的膜电位发放; 图 (b) 为抑制细胞 (FS) 的膜电位发放。图形中外界的刺激输入为 $I_{\text{sim}} = 2.5$, 具体

参数见文献^[11]。

从图 1 的 (a) 和 (b) 中可以看出, HR 神经元模型表现出膜电位呈周期性的峰发放和簇发放模式, 这些发放模式包含丰富的编码过程。详细的数值分析显示更深刻的发放模式, 若改变外界刺激, 放电可呈现出倍周期分叉、混沌等动力学性质^[10]。

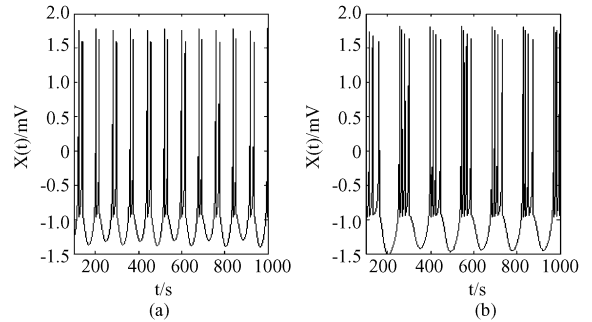


图 1 单神经元的发放时相图。(a) 兴奋细胞; (b) 抑制细胞

Fig. 1 Phase diagram release of single neuron. (a) excitive cell; (b) inhibitive cell

1.2 神经元之间的突触连结

神经元之间的突触连结采用基于电流的突触连结模型^[13], 在方程(1)的第一个表达式中, I_{syn} 表示突触后细胞接收到的突触电流。设突触前细胞的膜电位 V_{pre} 超过阈值的时刻为 t_0 , 在时刻 t 就产生一个正斜率的动作电位。突触电流 I_{syn} 可表示为:

$$I_{\text{syn}} = g_{\text{syn}} f(t - t_0) (V_{\text{syn}} - V(t)) \quad (2)$$

其中 g_{syn} 表示最大突触电导, 可以用来调节突触耦合的强度。时间函数 $f(t)$:

$$f(t) = \begin{cases} \exp(-t/\tau_1) - \exp(-t/\tau_2) & t \geq 0 \\ 0 & t < 0 \end{cases} \quad (3)$$

其中, 常数 τ_1, τ_2 分别表示突触电流增强和衰减时间, $V(t)$ 是突触后细胞的膜电位, V_{syn} 表示平衡电位。细胞之间兴奋连接用 e 表示, 抑制连接用 i 表示。参数设置具体为: $g_{\text{syn}}^{\text{ee}} = 4, \tau_1^{\text{ee}} = 3.0, \tau_2^{\text{ee}} = 1.0, g_{\text{syn}}^{\text{ei}} = 6, \tau_1^{\text{ei}} = 3.0, \tau_2^{\text{ei}} = 2.0, g_{\text{syn}}^{\text{ie}} = 4, \tau_1^{\text{ie}} = 3.0, \tau_2^{\text{ie}} = 1.0, V_{\text{syn}}^{\text{e}} = 1.5, V_{\text{syn}}^{\text{i}} = -1$ 更详细的描述见文献^[13]。

1.3 视皮层的神经系统

视皮层的详细结构十分复杂, 这里分析的网络结构, 采用由 Grossberg 和 Somers (G-S) 提出的知觉景象简化模型^[6], 该模型可用来解释在没有中心频率产生子的情况下, 视皮层是如何产生同步发放现象的, 它是视皮层的一个简化结构。并且, 当一些兴奋

细胞相互耦合连结时, Grossberg 和 Somers 表明, 网络各层之间可以产生同步的振荡现象, 形成了一些亚群^[7], 这个视皮层 G-S 模型直接来源于视觉通道的解剖结构, 满足许多的生物学特性及心理学特性, 可以用来刻画视觉通道的信息处理过程。为此, 选择 G-S 网络结构来作为仿真研究的对象。

视觉信号由视网膜传输到外侧膝状体, 再到视皮层 V1、V2 层, 而 V1、V2 层又分别由六层细胞构成, 其中主要的是简单细胞、中间抑制细胞和复杂细胞, 各层的连接、接收和处理信号的方法、方式不同。在此, G-S 模型把它们简化成三层构成, 即快兴奋细胞层、慢抑制细胞层和双极细胞层, 分别用来模拟简单细胞、中间抑制细胞和复杂细胞。它们之间的相互连结也进行了一些简化, 如图 2 所示。

其中“+”表示兴奋连结,“-”表示抑制连结。每个快速兴奋细胞接收外侧膝状体的输入信号, I_{sim} 同时一方面接收由双极细胞反馈回来的信号, 以及自身的一个反馈信号, 另一方面接收到一个中间抑制细胞对它的抑制信号, 这抑制信号对从双极细胞反馈回来的信号进行一个调制作用; 慢抑制细胞主要接收一个与它对应的快速兴奋细胞兴奋信号; 高层次的视皮层比低层的有更大的感受野, 因而双极细胞在视觉通道中接收多个快速兴奋细胞传递来的信号, 左极接收细胞左边传入的信号, 右极接收右边传入的信号, 同时接收到一个中心的、由下往上传输的信号, 并对它们进行整合, 它模拟了一个视觉信号通道的中心——外环感受野结构^[6]。

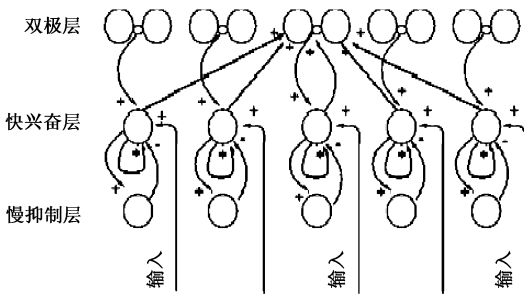


图 2 视皮层网络结构^[6]

Fig. 2 Visual cortex network structure

高层次的神经元需要有更加大的感受野, 它对传输过来的信号有一个整合作用, 并且与低层次神经元之间突触连结强度的大小与它们之间的距离成正相关。为了模拟这一特性, 对每个双极细胞与快速发放细胞之间的突触连结强度增加一个权值^[9], 以此来模拟视聚类的作用, 权值的大小可以表示成:

$$f(i) = \exp\left[\frac{1}{(i-j)^2 + 1}\right] \{i \in N \mid i \in [-w, w]\} \quad (4)$$

此方程表示第 i 个快速细胞与第 j ($j \in [-w, w]$) 个双极细胞之间的权值大小, 其中 w 表示与双极细胞左(右)连接的快速兴奋细胞的神经元个数。

2 数值仿真分析

对上面的 G-S 网络结构进行数值仿真模拟, 假设每层细胞都为 50 个, 它们各层的最初膜电位 X 满足范围在 (0.1, 0.8) 内的平均随机分布, 并且恢复电流 Y 和慢适应电流 Z 都是平均随机分布的, 取值范围在 (0, 1.0) 之间, 以此来表示它们在初始时候的随机性。而且把各层的细胞首尾连接成环形, 以避免边界的影响。文中计算采用 4 阶的龙格库塔法, 步长选用 $dt = 0.05$, 其中的参数在模型介绍部分给出。

2.1 G-S 网络结构中的同步性现象

视觉系统在接收外界输入刺激时候, 不同的时段表现出不同的发放模式。对 G-S 模型的计算显示各层的神经元的发放模式, 见图 3(a)。为了避免初值的影响, 省去了前边 100 s 时间的发放, 从图 3(a) 看出各细胞随着时间的变化而产生不同的静息-发放-静息的放电模式, 它们是周期性的簇发放。而图 3(b) 是整个网络结构里所有细胞的发放图。以时间为横轴, 各细胞的编号为纵轴, 当它们的电位大于某个阈值 1.0 时, 就表示一个发放电位, 整幅图则给出网络中所有细胞的电位发放图。

从图 3(b) 可以看出, 所有的细胞可以在同一时间达到发放, 而且还可以保持较长的一段时程, 这符合神经元亚群同步发放的实验现象。而在视觉中, 则是视皮层的同步振荡现象。特别是双极细胞层 (51~100), 它们在层内保持这一特性的时间更长, 步调更一致, 而且在快速兴奋层细胞、慢抑制层细胞没能保持高度的同步时, 它们仍然能保持较好的一致性。这个特性有利于视觉信号的传递, 这对视觉信息传递的稳定性尤其重要。

视觉对外界输入不同的信号, 有不同的反应, 表现出不同的发放模式。这里给快速发放细胞层各神经元输入不同的外界刺激信号, 来模拟这一刺激现象。若对快速发放细胞层的第 1 至第 5 个神经元以及第 46 至第 50 个神经元每个输入的刺激大小为 0, 而对其它快速发放层神经元的刺激为 2.0。所输入的刺激, 在快速发放层细胞上表现为有边界的图象,

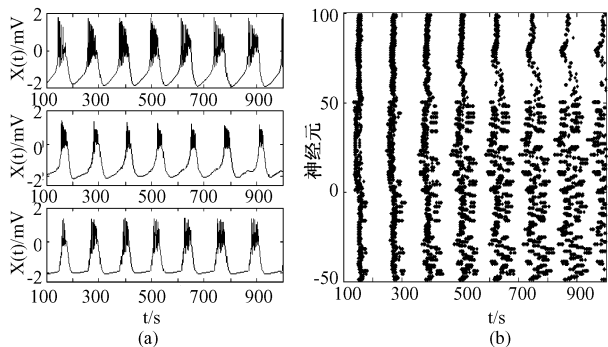


图3 时间上的同步性。(a) 整个网络中各层的第一个神经元的电位发放时相图,由上至下分别对应着快速兴奋细胞、双极细胞和慢抑制细胞;(b) 整个网络结构中所有神经元的发放图, -49~0、1~50、51~100 分别表示慢速抑制细胞、快速兴奋细胞和双极细胞

Fig. 3 Time synchronization. (a) the phase diagram of the first neuron in every layers, from top to bottom they correspond to rapid excitic cell, bipolar cell and slow inhibitive cell respectively; (b) the release of the entire network structure, -49~0 are inhibitive cells, 1~50 are excitic cells, 51~100 are bipolar cells

它的边界对应于第5和第46个神经元, 输入的刺激信号如图4(a)所示。横轴表示快速发放细胞层的各神经元, 纵轴是它们对应接收到的外界刺激信号强度。而(b)、(c)、(d)分别为双极细胞层中不同部位的发放图。

从图4中可以看出双极细胞层对输入不同强度的刺激信号, 它们的发放模式不同。而且对应于图象的边缘部位, 由于双极细胞有较大的感受野, 对应于边界的神经元(第5和第46个)也产生了发放, 表现出虚幻的轮廓现象。而在对应于离边界较远的神经元, 由于所受到的影响较小, 则保持与之输入刺激相对应的发放模式。正如在图4(b)~(d)中可以看到, 对应的有一个神经元产生发放。不同部位的双极细胞, 则对应不同的发放模式。

2.2 刺激对发放模式的影响

显然, 刺激的改变可形成不同的发放模式, 若改变、调节各不同类型的参数, 可研究外界刺激对视皮层网络中的发放模式的影响。

神经元的发放有很多种模式, 常见的有簇发放(“bursting”)和峰发放(“spike”), 从图5中可以看出, 适当改变细胞间的突触连结强度、突触电流增强和衰减的时间, 双极细胞层的神经元发放以及慢速抑制细胞神经元的发放, 就由原来的密集簇发放转变成为了峰发放的形式。它们间的突触电流增强衰减时

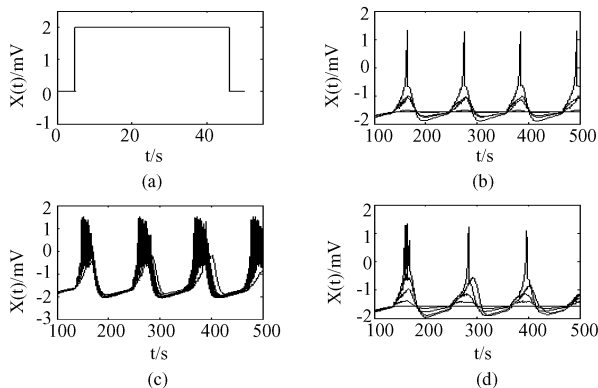


图4 空间上的同步性。(a) 外界输入的刺激信号;(b) 双极细胞层第1~5个神经元的时间电位发放图;(c) 双极细胞层第6~45个神经元的时间电位发放图;(d) 双极细胞层第46~50个神经元的时间电位发放图

Fig. 4 Synchronization on space. (a) external stimulation; (b) 1~5 neurons; (c) 6~45 neurons; (d) 46~50 neurons

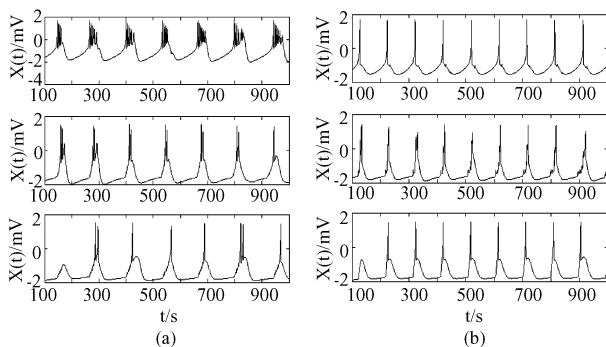


图5 突触对发放的影响。(a) 调节各细胞层之间的突触连结强度, 取值分别为: $g_{sn}^{ee} = 3.5$, $g_{sn}^{ei} = 3.0$, 其它参数不变; (b) 调节各细胞间突触电流的增强和衰减时间, 取值分别为: $\tau_1^{ee} = 0.3$, $\tau_2^{ee} = 0.2$, $\tau_1^{ei} = 3.0$, $\tau_2^{ei} = 2.0$, $\tau_1^k = 0.3$, $\tau_2^{ie} = 0.1$, 其它参数保持不变。由上至下分别表示快速细胞层、双极细胞层和慢抑制细胞层的第一个神经元的电位、时间变化

Fig. 5 The impact of synapsis. (a) regulating the synaptic strength, they are $g_{sn}^{ee} = 3.5$, $g_{sn}^{ei} = 3.0$ while Other parameters unchanged; (b) regulating enhance and attenuation of cell synaptic current, they are $\tau_1^{ee} = 0.3$, $\tau_2^{ee} = 0.2$, $\tau_1^{ei} = 3.0$, $\tau_2^{ei} = 2.0$, $\tau_1^k = 0.3$, $\tau_2^{ie} = 0.1$, while Other parameters unchanged. Fron top to bottom they correspond to rapid excitic cell, bipolar cell and slow inhibitive cell respectively

间对发放的模式影响较大, 可见电脉冲信号的速率影响着整个网络的神经元的发放。特别从图5中看

出,突触连结强度的改变 $g_{syn}^{ee} = 3.5$, $g_{syn}^{ei} = 3.0$ 的改变导致发放模式的改变,意味着系统中不同网络之间传导信息变化。显然,这种发放变化对理解视觉信息传递和表达非常重要,但得到网络中的一般结论十分困难。

若调节外界输入的直流刺激强度,而保持其它参数不变,可研究外界刺激对视觉皮层中各神经元发放的影响。

图6(a)给出了当 $I_{sim} = 2.5$ 的时间变化图,若深入分析外界刺激的影响,可以用神经元发放的相邻两峰之间距离(ISI)来分析。图6(b)是与它对应的快速发放层神经元细胞的ISI图,其中横轴为外界刺激的大小,纵轴为ISI的值,从图6(b)可以看出它们的倍周期分岔现象。但由于视觉皮层双极层和慢抑制层没有直接受到外界刺激的影响,在这两层之中没有发现类似的分岔现象。

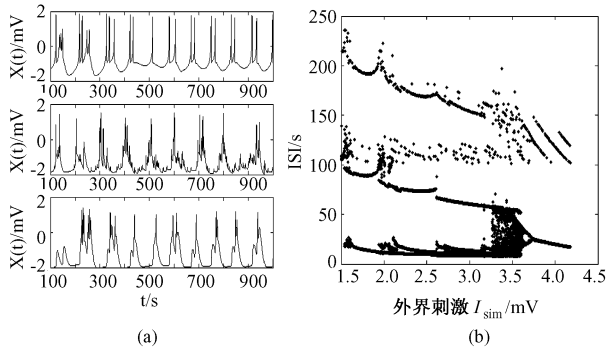


图6 外界直流刺激强度对发放的影响。(a)是对应的时相图,分别对应的是各层的第一个快速发放细胞、双极细胞和慢抑制细胞;(b)快速发放层第一个细胞的ISI图

Fig. 6 The impact of external DC stimulation strength on payment. (a) from top to bottom are phase-diagram release of the first excitive cell, bipolar cell and inhibitive cell respectively; (b) ISI of the first excitive cell

对单个神经元,HR模型和其他模型都得到倍周期分岔现象^[15],但这里的结论表明,视觉神经系统中,神经元的发放仍然出现倍周期分岔现象,这说明倍周期分岔是神经系统中信息传递的常见现象。

3 结论

主要利用HR神经元模型,讨论了视觉皮层网络电位发放的特性。数值结果看出,阵发放的单神经元在视觉皮层网络中,可以在同一时间达到发放,并且这一特性能够保持较长的时间历程。特别是网络中高层次的双极细胞,当快速细胞层和慢抑制细胞层

没有高度的一致同步时,仍然能保持较高的同步性,在双极细胞层内形成一个同步的亚集群。若对整个网络输入有边界的外界刺激,对应于相同的刺激有着相同的同步发放,而对应于边界的神经元则能产生不同的发放,形成虚幻轮廓现象。网络中的神经元可以在时间、空间上达到同步性。同步性可以使视觉信号在传输的过程中保持着较低的信号量却同时保持了较好的信号特征,可以减少传输的信号量,提高信号的编码、传输的转差率。当前在视觉信息传输、处理方面的研究认为,将脉冲发放的时间特性和空间特性结合起来进行研究似乎更加合理^[14]。

此外,还研究了外界刺激对整个网络结构的发放的影响。通过调节、改变突触连结强度和突触电流的增强、衰减时间的大小,使得网络中的神经元细胞由簇发放转变成峰发放,突触连结的特性影响着网络中各神经元的发放。通过外界刺激的不断变化,得出了外界刺激与网络结构中快速细胞的ISI图,得到网络中细胞发放的分叉、混沌等动力学性质,可见整个网络既包含丰富的发放模式,又有深刻的非线性动力学现象。

由于视觉皮层中庞大数量的细胞,复杂的网络结构,很多研究、讨论限于对视觉皮层网络整体特性之上。从单神经元的角度出发,研究视觉皮层中信息传递的过程中的一些特性,是一项非常艰巨的任务。本研究尝试利用单神经元的放电模式,研究视觉皮层网络结构中,在时间和空间上的同步性质,从数值仿真的结果,得出较有意义的结论。更深刻的视觉网络特性,是正在研究的课题。

参考文献

- [1] Gray CM, Konig P, Engel AK, et al. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit intercolumnar synchronization which reflects global stimulus properties [J]. Nature, 1989, 338: 334-337.
- [2] Fukai T. A model of cortical memory processing based on columnar organization [J]. Biol Cybern, 1994, 70: 427-434.
- [3] Rulkov NF, Timofeev I, Bazhenov M. Oscillations in large scale cortical networks: map-based model [J]. J Comput Neurosci, 2004, 17: 203-223.
- [4] 赵松年,熊小芸,姚国正,等.同步化响应:视-脑信息处理的新进展 [J].科学通报,1999,44(10):1015-1026.
- [5] Singer W. Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. Annu Rev [J]. Neurosci, 1995, Vol. 18, 555-586.
- [6] Grossberg S, Grunewald A. Cortical synchronization and perceptual framing [J]. Journal of Cognitive Neuroscience, 1997, 9: 117-132.

- [7] Yazdanbakhsh A, Grossberg S. Fast synchronization of perceptual grouping in laminar visual cortical circuits [J]. *Neural Networks*, 2004, **17**: 707– 718.
- [8] Bukit AN, Clark GM. Analysis of integrate and fire neurons: synchronization of synaptic input and spike output [J]. *Neural Computation*, 1999, **36**: 96– 107.
- [9] Diesmann M, Gewaltig MO, Aertsen A. Stable propagation of synchronous spiking in cortical neural networks [J]. *Nature*, 1999, **402**: 529– 532.
- [10] Shi Xia, Lu Qi-Shao. Firing patterns and complete synchronization of coupled Hindmarsh-Rose neurons [J]. *Chinese Physics*, 2005, **14**(1): 77– 85.
- [11] Reinker S. Stochastic resonance in thalamic neurons and resonant neuron models [D]. UK: The University of British Columbia, 2004.
- [12] Foehring RC, Lorenzon NM, Herron P, *et al.* Correlation of physiologically and morphologically identified neuronal types in human association cortex in vitro [J]. *J Neurophysiol*, 1991, **66**: 1825– 1837.
- [13] Hansel D, Sompolinsky H. Chaos and Synchrony in a Model of a Hypercolumn in Visual Cortex [J]. *Journal of Computational Neuroscience*, 1996, **3**: 7– 34.
- [14] Fetz EE. Temporal coding in neural populations [J]. *Science*, 1997, **278**: 1901– 1902.
- [15] Izhikevich EM. *Dynamical systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting* [M]. Cambridge: MIT Press, 2007.

(上接第 230 页)

参考文献

- [1] Friedrich D, Rosarius N, Rau G, *et al.* Measuring system for in vivo recording of force systems in orthodontic treatment concept and analysis of accuracy [J]. *J Biomech*, 1999, **32**(1): 81– 85.
- [2] Lars-Michael Fuck, Dieter Drescherl. Force systems in the initial phase of orthodontic treatment—a comparison of different leveling archwires [J]. *J Orofac Orthop*, 2006, **67**: 6– 18.
- [3] Bernd G, Lapatki, Oliver Paul. Smart brackets for 3D-force-moment measurements in orthodontic research and therapy—developmental status and prospects [J]. *J Orofac Orthop*, 2007, **68**: 377– 396.
- [4] 郑刚, 徐恒昌, 高久田和夫, 等. 牙科正畸钢丝矫治力的三维力学研究 [J]. *中国生物医学工程学报*, 2002, **21**(1): 34– 40.
- [5] Geramy A. Alveolar bone resorption and the center of resistance modification (3-D) analysis by means of the finite element method [J]. *Am.T Orthod Dentofacial Orthop*, 2000, **17**(4): 399– 405.
- [6] Natalia. AN, Camiela. EL, Pavan. PG, *et al.* Experimental-numerical analysis of minipig's multi-rooted teeth [J]. *Journal of Biomechanics*, 2006, **40**(8): 1– 8.
- [7] Amdt K, Bäbel KN. Influence of force location in orthodontic shear bond strength testing [J]. *Dental Materials*, 2005, **21**(5): 391– 396.
- [8] Christopher G, Provatidis. A comparative FEM-study of tooth mobility using isotropic and anisotropic models of the periodontal ligament [J]. *Medical Engineering & Physics*, 2000, **22**(5): 359– 370.
- [9] Toms SR, Dakin GJ. Quasi-linear viscoelastic behavior of the human periodontal ligament [J]. *Journal of Biomechanics*, 2002, **35**(10): 1411– 1415.
- [10] Dorow C, Schneider J, Sander FG. Finite element simulation of in vivo tooth mobility in comparison with experimental results [J]. *Journal of Mechanics in Medicine and Biology*, 2003, **3**(1): 79– 94.
- [11] Sander CH, Sander FM, Sander FG. The behavior of the periodontal ligament is influencing the use of new treatment tools [J]. *Journal of Oral Rehabilitation*, 2006, **33**: 706– 711.