

Morris-Lecar 模型

【摘要】

出于研究生物膜的动力学特性的目的,各种类型的生物物理模型[1,2,3,4]纷纷被提出。而作为大多数神经元模型基础的 Hodgkin-Huxley(H-H)模型[5,6,7,8],描述了乌贼巨轴突的电发放特性[5]。Hodgkin[9]将三种轴突根据其电发放性质分成了两类: I 和 II 类,分别对应可兴奋、振荡两种状态。而同时具有 I 和 II 类特性的 Morris Lecar 模型逐渐成为各类研究膜特性的典型模型。本文通过总结[15,16,21]等文献,对相平面分析、分岔分析等 Morris Lecar 模型的性质做了细致描述,同时,也阐明了噪声对 Morris-Lecar 模型分岔的影响,还有在 I 和 II 类膜之间转换的关键变量。

【关键词】: Morris Lecar 模型; I 和 II 类膜; 分岔理论

1.前言

随着 Hodgkin-Huxley (H-H) 模型的提出,众多关于生物膜的研究有了基础模型,随后, Hodgkin[9]将轴突分成了 I 和 II 两类更是对于膜特性的研究做出了重大贡献。其中: I 类,轴突可以有很长的发放延迟,可以在任意低频率发放; II 类,轴突延迟短,具有一个正的极小非零频率。而 I、II 类又正好分别与鞍结分岔、Hopf 分岔相对应。基于这种联系,Rinzel 和 Ermentrout[10]使用 Morris Lecar 模型通过其相图和分岔图的角度对这些膜类进行了解释,进一步扩充了这种划分方式的内容;2000 年时,Izhikevich 也详细地介绍了这种 I 和 II 类膜的划分[11]。由于这种广泛被认可的膜分类方式[12,13],以及模型自身的简便易分析, Morris Lecar 模型已成为研究每类膜特性的典型系统。

[27]介绍到, Morris-Lecar 方程尤其适用于快发放神经元的建模,如大脑皮层的锥体神经元。这些神经元可以通过极限环对信息进行编码,这可能有利于解释神经系统的计算效率,神经系统通常必须和噪声具有相同程度的信号强度。具有适当参数的 Morris-Lecar 方程在峰间间隔长度上具有无界方差,故而可以作为一个通用模型来说明如何运用频率和精确定时来进行编码[23]。[24]中对于听觉神经元的重合检测的建模就是这样一个例子。同时, Morris-Lecar 模型对研究缩

放现象也很有用，例如显示神经振荡和振荡网络如何随着细胞在发育过程中的生长而变化。与二维模型相比，龙虾胃神经节等实际系统中的此类问题涉及的通道种类更多，但具有明确离子通道密度的 Morris-Lecar 方程可能会使人们深入了解发育特征，使振荡现象在动物生长时保持其频率。最后，将 Morris-Lecar 模型神经元应用于耦合神经振荡的网络建模。在这里，简单但实际的参数化允许描述依赖于神经元间耦合的集体振荡。使用不同频率的 Morris-Lecar 振荡的模型来解释耦合神经元的非常复杂的发放现象[26]。

2.介绍： I 和 II 类膜的划分

[9,10,11,21]都对 I 和 II 类膜的分类进行了丰富的探索。神经元膜产生短暂的电脉冲，称作动作电位或尖峰。简略地说，膜可以是可兴奋或振荡的。可兴奋指的是，膜电位稳定在静止状态，而振荡代表，由于动作电位的周期性产生，它经历会周期性振荡。如果由足够强的外加电流（例如足够大的电脉冲）刺激，则可兴奋的膜也可以产生动作电位。在这种情况下，将刺激开始与动作电位开始分开的时间间隔称为尖峰延迟。它代表刺激和膜反应之间的延迟。通过改变实验条件，可兴奋的膜可以转变为振荡膜，反之亦亦是如此。例如，在一些实验制剂中，可兴奋的膜，即稳定在恒定静息电位的膜，可以通过注入经过良好调节的恒定直流电流而被兴奋，从而被迫周期性地产生动作电位。

将膜分成 I 类和 II 类是通过可兴奋和振荡方式的现象来描述的，本文以[21]为例简要阐明了 I 类和 II 类情形下的 ML 模型。

2.1 I 类

重复发放的过渡是以任意低频为标志的，也就是说，通过输入电流的连续响应频率，可以观察到 I 类膜。I 类情况可以产生大范围的发放频率，且极限环具有无限的周期。在可兴奋的状态中，鞍点的稳定流形充当发放阈值。根据它们的强度，稳定平衡点的电脉冲扰动可以使系统位于该流形的任一侧。与稳定平衡位于同一侧的那些产生阈下响应。其他引起放电，即系统沿着鞍点和稳定平衡点之间的较长的异宿连接返回到稳定平衡点。有一个关键的扰动会使系统正好在鞍点的稳定流形上。这称为阈值扰动：对于这个精确值，系统不会返回稳定平衡，而是收敛到鞍点。扰动幅度越接近该值，系统返回平衡点所需的时间越长。这种

现象解释了长的尖峰延迟时间，以及它们对扰动幅度的依赖性。

2.2 II类

二类 ML 模型的分岔情形说明了具有非零频率振荡的不连续曲线。响应频率范围很窄，很大程度上与电流无关。I类和II类 ML 模型的兴奋状态也不同，后者没有出现峰值的真正阈值。在这种情况下，ML 模型的响应不是“全部”或“没有”现象。当脉冲刺激诱发尖峰时，尖峰的振幅可取决于脉冲刺激的大小。与I类膜相比，峰值延迟对阈上刺激的大小不太敏感，峰值延迟时间仍有限制。

3. Morris–Lecar 模型

Morris–Lecar 模型是由 Catherine Morris 和 Harold Lecar[14]提出的一个简化的并且能够产生动作电位的生物物理模型。该模型具有三个通道： K^+ 离子通道， Ca^{2+} 离子通道，泄漏电流通道。由于 Ca^{2+} 电流的速率远比 K^+ 离子电流的速率快得多，因此，Catherine Morris 和 Harold Lecar 假设 Ca^{2+} 激活瞬间就达到其稳态值，从而原来的模型变成简化的二维模型，形式如下：

$$C_M \frac{dV}{dt} = -g_{Ca} m_\infty (V - V_{Ca}) - g_K n (V - V_K) - g_L (V - V_L) + I, \quad (1a)$$

$$\frac{dn}{dt} = \Phi \frac{n_\infty(V) - n}{\tau_n(V)}, \quad (1b)$$

其中，

$$m_\infty(V) = 0.5 \left[1 + \tanh\left(\frac{V - V_1}{V_2}\right) \right], \quad (2a)$$

$$n_\infty(V) = 0.5 \left[1 + \tanh\left(\frac{V - V_3}{V_4}\right) \right], \quad (2b)$$

$$\tau_n(V) = \left[\cosh\left(\frac{V - V_3}{2V_2}\right) \right]^{-1}, \quad (2c)$$

上式中， V 代表膜电压， $n \in [0,1]$ 是 K^+ 的激活变量，参数 g_{Ca} 、 g_K 和 g_L 分别是 Ca^{2+} 、 K^+ 、以及泄漏电流的最大电导， V_{Ca} 、 V_K 和 V_L 是对应电流的平衡电压，外加输入电流用 I 表示，常数 Φ 决定了 K^+ 通道打开速率的值。

Hodgkin–Huxley 方程需要运用四维系统来描述电压和三个电导弛豫的过程，

然而，Morris-Lecar 方程仅用两个动力学变量描述了相同的三种电流。在这个过程中， Na^+ 失活过程被省略了，但可以通过采取人工快速的恢复过程来将其包含在内。另一种近似方法是使 Na^+ 的活化反应瞬间发生。因为 Na^+ 离子活化通常比膜电容时间常数反应得更快，这就限制了膜电位响应外加电流变化的速度，因此这种方法是合理的。同时，二维模型可以很容易地用相平面法进行分析。在相平面上，动力学跃迁对应于零斜率等倾线的几何特征。这种从单次发放到稳定极限环的转变被视为表示施加电流刺激的参数的变化，以达到两类动态解之间的分岔点。在分岔点处，方程的线性化模型总是有一个经过零的实特征值（鞍结分岔）。[27]

4. Morris-Lecar 模型的性质及探索

4.1 Morris-Lecar 模型的相平面分析[15]

为了方便分析，系统亦可以简写成如下形式：

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= f(V, n) \\ \frac{dn}{dt} &= g(V, n) \end{aligned} \quad (3)$$

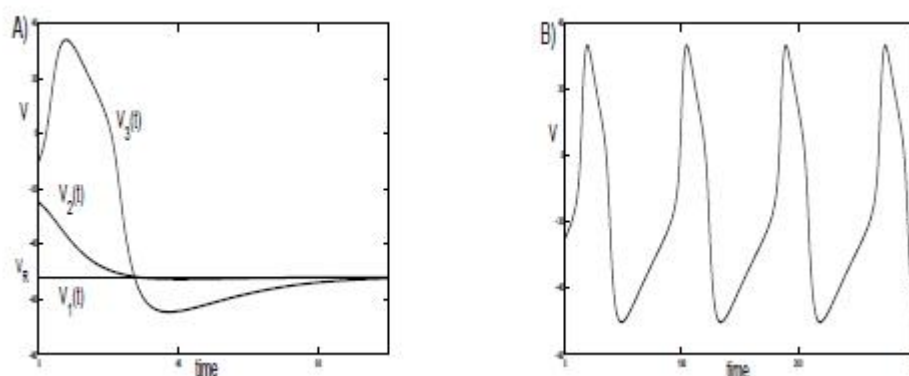


图4.1. Morris-Lecar方程的解。参数见表4.2，Hopf项下方。A) 从静息衰减到静止状态是一个小的扰动，而一个大扰动产生动作电位，这里 $I_{app} = 60$ 。B) (ML)的一个周期解，这里 $I_{app} = 100$ 。

表4.1 Morris-Lecar参数；电流 I_{app} 是一个参数。

常数	Hopf	SNLC	Homoclinic
----	------	------	------------

ϕ	0.04	.067	0.23
g_{Ca}	4.4	4	4
V_3	2	12	12
V_4	30	17.4	17.4
E_{Ca}	120	120	120
E_K	-84	-84	-84
E_L	-60	-60	-60
g_K	8	8	8
g_L	2	2	2
V_1	-1.2	-1.2	-1.2
V_2	18	18	18
C_m	20	20	20

系统的相空间： (V, n) -平面。如果 $(V(t), n(t))$ 是系统的解，那么每个时间点 t_0 处， $(V(t_0), n(t_0))$ 都能确定相平面上一个点。这个点会随着时间的变化而变化，所以全部解 $(V(t), n(t))$ 在相平面中形成一条曲线（或是轨线或是轨道）。曲线上的每一点都能满足方程，同样的，这些点沿该曲线的速度向量由方程右边给出。也就是说，解曲线 $(V(t), n(t))$ 在点 (V_0, n_0) 的速度向量由 $(V'(t), n'(t)) = (f(V_0, n_0), g(V_0, n_0))$ 给出。向量 $(f(V, n), g(V, n))$ 总是指向解曲线流向的方向，这个几何特性完整描述了解曲线的特征。

不动点（平衡点）和闭轨是两类重要的轨线是。不动点满足 $f(V_R, n_R) = g(V_R, n_R) = 0$ ，这相当于一个常数解。闭轨对应着周期解，也就是，如果 $(V(t), n(t))$ 表示一个闭轨，那么存在 $T > 0$ 使得对任意的 t ，都满足

$$(V(t), n(t)) = (V(t+T), n(t+T))。$$

理解轨线如何在相平面中运动的一个方法是考虑零增长等斜线。 V -零增长等斜线是满足 $V' = f(V, n) = 0$ 的曲线， n -零增长等斜线是对应 $n' = g(V, n) = 0$ 的曲线。注意，在 (V, n) -平面中，沿着 V -零增长等斜线，向量场 $(f(V, n), g(V, n))$ 或指向上或指向下；沿着 n -零增长等斜线，向量指向左或右。不动点是两个零增长等斜线的交点。零增长等斜线把相空间分成孤立的区域；其中每个区域中，向量场指向四象限之一：（I） $f > 0, g > 0$ ；（II） $f < 0, g > 0$ ；（III） $f < 0, g < 0$ ；（IV） $f > 0, g < 0$ ；

4.2 Morris-Lecar 模型的分岔分析

[15]对于Morris-Lecar模型中出现的分岔做出了详尽的描述。分岔理论与解如何随模型中参数的改变而改变有关。对于不同的外加电流值 I ，Morris-Lecar方程可能存在不同的解。如果 $I = 60$ ，那么就有一个稳定不动点，没有振荡；而如果 $I = 100$ ，那么不动点就是不稳定的，并且确实存在一个稳定极限环。用分岔理论，当参数改变时，可以区分不同状态的转化。特别地，可以预测 I 取什么值时，不动点失去稳定性和出现振荡。事实上，存在几种不同类型的分岔；也就是，出现稳定振荡有不同机制。最重要的分岔类型可以Morris-Lecar模型实现。如下所述：

4.2.1 Hopf 分岔

图4.2中，选择了表4.1中Hopf 列的参数，并说明当 I 变化时ML的分岔图像。对 I 的每个值，都存在唯一一个不动点 $(V_R(I), n_R(I))$ 。图4.2A中，画出 $V_R - I$ 图。 $I < 94 \equiv I_1$ 和 $I > 212 \equiv I_2$ 时不动点是稳定的；否则它就是不稳定的。一个Hopf分岔发生在 $I = I_1$ 和 $I = I_2$ 处。 $(I_1, V_R(I_1), n_R(I_1))$ 和 $(I_2, V_R(I_2), n_R(I_2))$ 称为分岔点。Hopf分岔理论指出，一定存在参数 I 的接近 I_1 和 I_2 的值使得存在周期解，该解在不动点 $(V_R(I), n_R(I))$ 附近。

图4.2A的曲线代表Morris-Lecar模型的不动点和周期解。这个图是使用数值软件XPPAUT生成的。在不动点曲线上的曲线代表周期轨道的最大电压值，在不

不动点曲线下面的曲线代表最小电压值。实线代表稳定解，虚线代表不稳定解。两个分岔点附近的周期解是不稳定的。这些不稳定的，小振幅的周期解与稳定不动点在分岔点的同侧。这些都是亚临界Hopf分岔的例子。在一个超临界Hopf分岔处，Hopf分岔点附近的小振幅周期解是稳定的，且处于稳定不动点分岔的另一侧。

如果 $88.3 < I < I_1$ 且 $I_2 < I < 217$ ，那么 (ML) 就是双稳态的。对 I 的这些值，同时存在一个稳定不动点和一个稳定周期解。 $I = 95$ 的相平面如图4.2C所示。初始条件从静息开始的小扰动会衰减回静息状态；然而，从静息开始的大扰动会产生逼近稳定极限环的解。

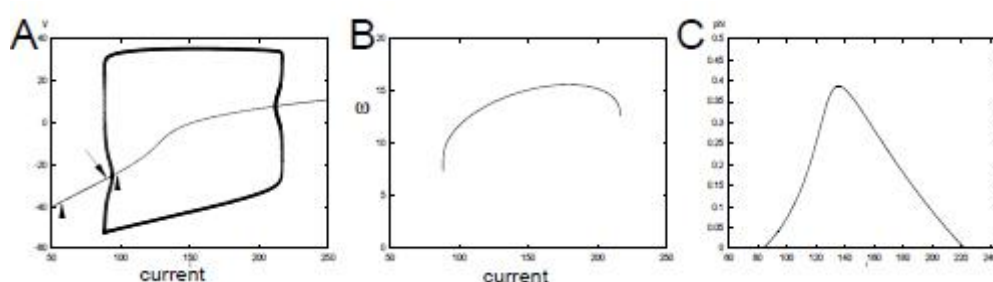


图 4.2. 在Hopf规定下，ML模型分的叉图。（A）作为电流函数的电压。不动点曲线上方和下方的曲线方分别对应沿着周期轨道的最大最小电压。实线代表稳定解，虚线代表不稳定解。出现在 $I = 60, 90, 100$ 处的箭头对应如4.1，图4.2A和图4.2B所示的解。（B）频率（Hz）对电流的图像。（C）双参数分岔，表明当 ϕ 和 I 变化时Hopf分岔的曲线。

图4.2B表示周期解的频率对电流的图像。该频率范围很小，在7-16Hz之间。特别地， I 逼近分岔点的时频率并不会逼近0。这是由Hopf分岔产生的周期解的一般性质。在产生稳定极限换的机制中，频率的却会逼近0。

图4.2C演示了一个改变钾的动力学速度的双参数的示意图， ϕ 沿纵轴， I 沿横轴。这说明了在这两个参数中Hopf分岔的位置。对 ϕ 固定值小于0.4的情况，有两束电流发生Hopf分岔。在曲线内，静息状态是稳定的。可以数值地表明Hopf分岔在区间 $124.47 < I < 165.68$ 外是亚临界的；而在该区间内分岔是超临界的。只有振荡是稳定的，且振幅小。

4.2.2 极限环上的鞍结点

通过Hopf 分岔，可以从一个稳定不动点走向振荡。重要的是，不动点一定通过分岔。而且极限环分岔是微幅且局部接近不动点的分岔（如我们在ML模型中所见，尽管弱电流时分岔是亚临界的，而分岔周期轨道是不稳定的）。另一个由不动点可以产生振荡的机制叫极限环上的鞍结点，或SNLC。也叫做鞍结点无限环，或SNIC。这是一个全局分岔的例子。

在图4.3B的相平面中，有三个不动点，不像Hopf情况只有一个（标以N）是稳定的。中间不动点是一个鞍点（标以S）。因此，在这个不动点处，线性化系统有一正一负的特征值。与这些特征值相关联的是稳定和不稳定流形。这些流形由向前或者向后趋向鞍点的轨线组成。这个不稳定流形的两个分岔 Σ^+ 形成连着稳定结点N和鞍点S的一个环。这个相平面环限制发放形态；由于轨线不能交叉，任何从环外开始的轨线一定还是在环外。因此，峰尖的高度不能低于一定的水平。更重要的是，稳定流形 Σ^- 形成可以精确确定的一个硬阈值。任何迫使动作电位向 Σ^- 右边的扰动形成一个峰尖，而任何迫使其向左的最后返回静息状态，没有峰尖。

图4.3也解释了发放的延迟。。扰动离 Σ^- 越近（但是在其右边），延迟发放越长。事实上，图4.3A中延迟最长的峰尖在最后发放之前，几乎保持了一个靠近鞍点处的值的常值电压。

图4.3D所示为一个典型的极限环。图4.4A表示随电压增加的分岔图。稳态电压显示一个区域，其中对约在-15到+40之间的 I 有三个均势。只有较低的不动点是稳定的。随着 I 的增加，鞍点和稳定结点在一个鞍结点分岔（标为 SN_2 ）处合在一起。当 $I=I_{SN_2}$ 时，由 Σ^+ 形成的不变环变成同宿轨道。也就是，再向前和向后的时间里，它是靠近单个不动点的单个轨道。这种同宿轨道有时称为一个鞍结点同宿轨道或SNIC。当增加到超过 $I=I_{SN_2}$ 时，鞍点和结点消失；由 Σ^+ 形成的不变环变成一个稳定极限环。极限环的分岔保持到它遇到由亚临界Hopf分岔产生的不稳定周期解的分岔。

图4.4B显示作为电流函数的振荡频率。与图4.2B不同，这个这个模型的频率可以任意低且存在一个更大的动力范围。图4.3C的中零变位可以非常接近于彼此

影响，因此创造了一个流量极小的窄通道。因此，发放频率可以任意小。而且，当 $I \rightarrow I_{SN_2}$ 时，极限环接近于一个同宿轨道。随着， $I \rightarrow I_{SN_2}$ 我们期望频率逼近0。

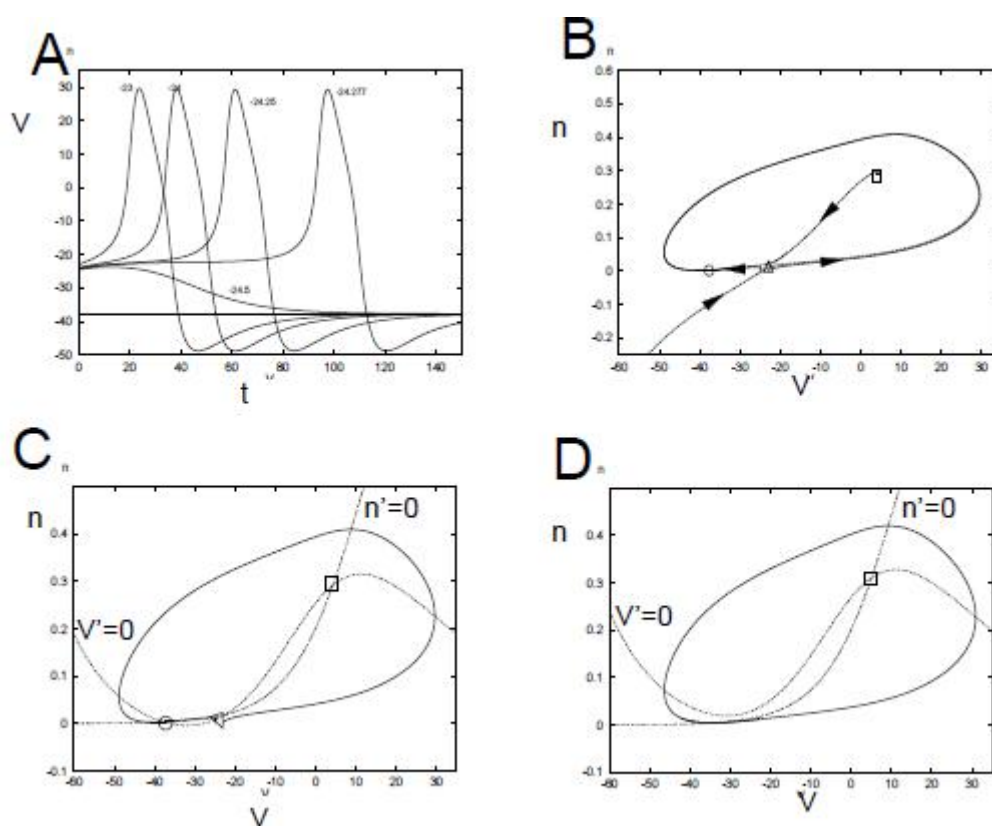


图4.3. 关于鞍结点动态的ML模型动态. A)峰尖的延迟可以任意，但是峰尖的高度不变. B)和C)解释A)的相平面。不动点N, S和U分别为稳定结点（静息状态），鞍点，和不稳定结点。 Σ^\pm 是S的稳定的 (-) 和不稳定的 (+) 流形。D)电流充足时存在稳定极限环；零增长等斜线也在图中。

4.2.3鞍同宿分岔

通过改变钾通道的比例 ϕ ，可以改变模型的动态，用另一种全局分岔替代SNIC；这称为鞍同宿分岔。两种分岔中，虽然，随着电流逼近分岔值，振荡频率都逼近0，但是仍存在着重要的差别。

由于 ϕ 仅仅改变n的比率，它对不动点的数目和值没有影响，只对其稳定性有影响。图4.5说明当 ϕ 从0.067增加到0.23时模型的分岔图，不动点在鞍结点分岔中没有了。电流取比图4.4中的小很多的时，在上方分岔上出现Hopf分岔，但周期轨道的分岔仍然是亚临界的。它们的主要区别是周期轨道的稳定分岔没有和图

4.4一样终结于的鞍结点，却终结于与众多沿着这个不动点的中间分岔的鞍结点中的一个同宿的轨道。像SNIC，这个同宿轨道周期无限大。然而，这些极限环的周期逼近无穷的方式与从前大不相同。

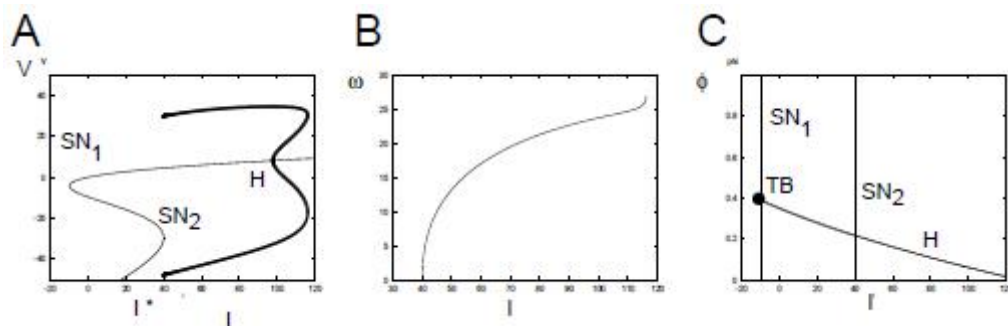


图4.4. 关于鞍结点动态的ML模型分岔。A)电压-电流图像，说明鞍结点 $SN_{1,2}$ 和Hopf H分岔。B)频率作为电流函数。C)双参数分岔图，说明当钾通道的比例 ϕ 改变时，Hopf曲线和鞍结点分岔曲线。Hopf曲线在双零特征值处与最左边鞍结曲线相交，形成一个Takens-Bogdanov分岔。

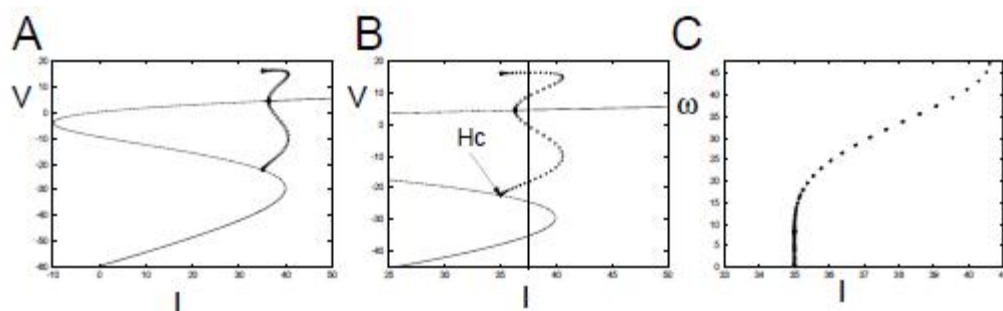


图4.5. ϕ 变大时ML模型的分岔。A)电压-电流图像。B)将A)放大说明同宿轨道 (H_c)。 $I=37$ 处的竖直线表示三稳态。C)频率-电流图像；注意逼近 I^* 比图4.4中更为陡峭。

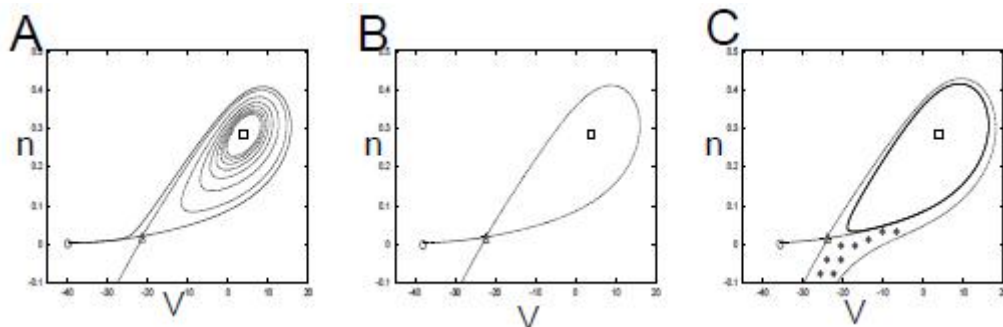


图4.6. ML系统在同宿分岔的相平面， A) $I < I_{Hc}$ ， B) $I = I_{Hc}$ ， C) $I > I_{Hc}$ 。由静息状态时的

处于图C)所示的加星号区域的扰动将会逼近稳定极限环。

图4.6说明临界电流 I_{Hc} 附近的膜模型的相平面存在三个不动点。左下方的不动点总是稳定的。中间的一个是鞍点，右上方的的是一个不稳定焦点。不稳定流形经过稳定流形的外部。在图4.6B中，稳定和 unstable 流形在 $I = I_{Hc}$ 相遇并形成同宿轨道。对于 $I > I_{Hc}$ ，不稳定流形经过稳定流形的内部并绕着一个稳定极限环。因此，这个模型具有双稳态结构，此处有一个稳定不动点和一个稳定周期轨道。与 Hopf 中的双稳定性不同，这个稳定极限环并不围绕这个稳定不动点并且中间的不动点的稳定流形就两种稳定状态分隔开。为了进入极限环，有必要扰动电位到图4.6C中的加星号区域。考虑扰动电压的瞬时电流脉冲。如果这个脉冲较弱，系统就回归静息状态；如果很强，并且通过了加星号区域，那么模型就会产生单个峰尖并回到静息状态。不管怎样，对中等强度的刺激，系统就会出现稳定极限环。在 $I = 38$ 附近，存在两个稳定不动点和一个稳定极限环。因此，这个模型事实上是“三稳定”的。

4.3 Morris–Lecar 模型的 I 类和 II 类性质

Morris Lecar 模型是一种特殊的简单二维生物模型，既具有 I 类膜又具有 II 类膜性质，因此对应可兴奋和振荡两种状态。当系统处于可兴奋状态时，即，模型有一个常数解，对应着静息状态，小扰动会使得系统衰减为静息状态；加大外加输入电流至生成超过临界点的大扰动则会使系统产生动作电位（即膜电压增加至峰值后，逐渐减小到静息电位以下，最后会恢复到静息电位）。而对于一个周期解，系统会产生振荡；进一步加大电流，扰动会使得系统振荡频率会增大；而当外加电流太大时，解就会趋于一个常数。[15]

由于 Morris Lecar 模型的二维且变量较少的特性，易于耦合多个神经元形成网络，所以对 Morris Lecar 模型的探索，也越来越深入。

4.4 Morris–Lecar 模型的 I 类和 II 类膜转换机制

Kunichika Tsumotoa 等人[16]通过分岔分析发现了，通过单个参数的改变可以使得 Morris Lecar 模型在 I 和 II 类之间进行转变，而这个关键的基本参数就是 K^+ 电流半激活时的激活中点电位 V_3 。因此，我们可以对生物膜的生理变化做出预测：

如果能够通过调节离子通道蛋白进而 K^+ 通道的激活曲线[17,18,19,20], 就可以改变 I 和 II 类膜的特性。

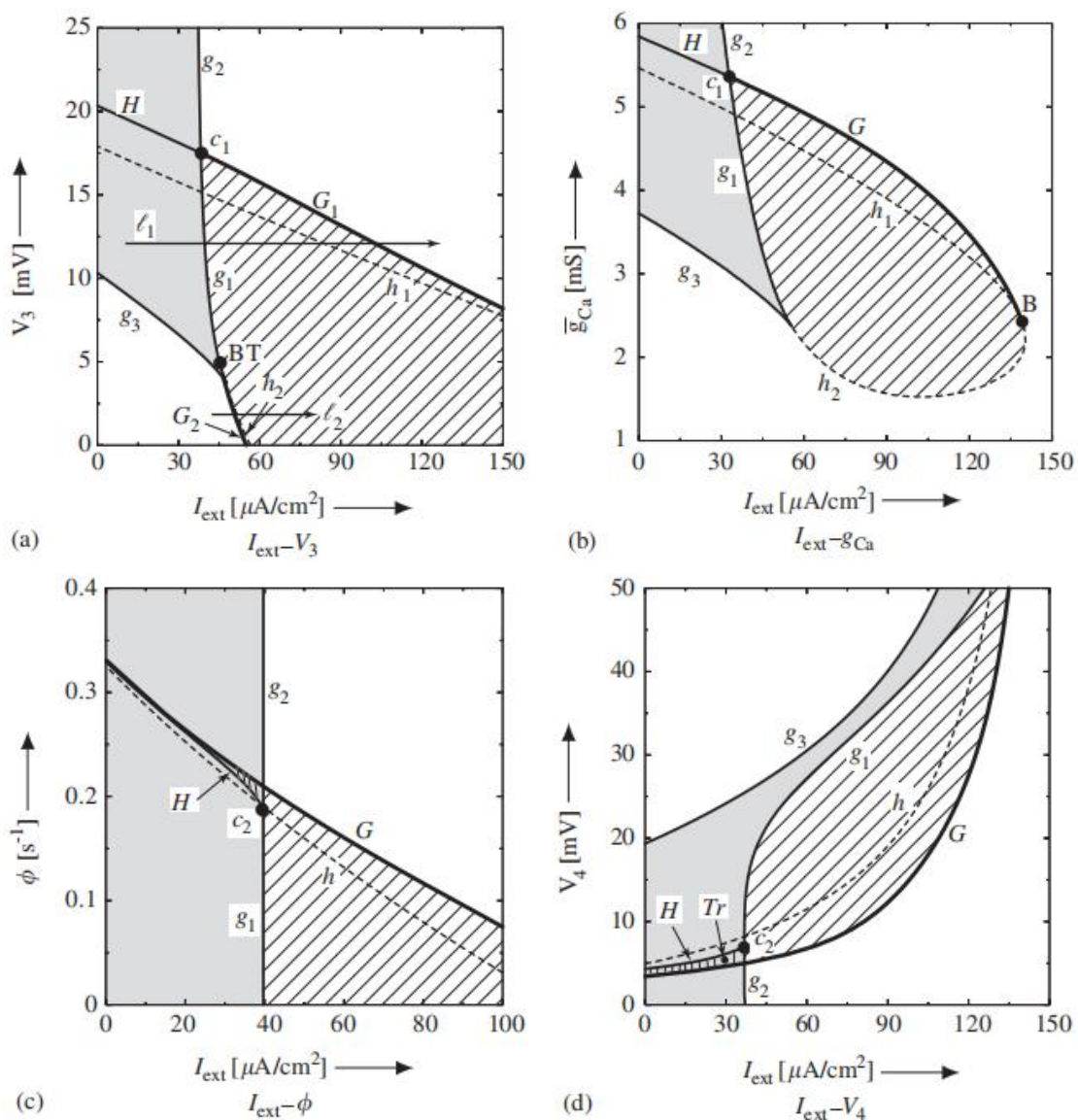




图 4.7 平衡点和极限环的分岔图。除坐标系外的参数固定为 I 类神经元模型的值, 如表 2 所示。区域  表示存在稳定极限环的参数。在参数区域 , 三个平衡点共存。

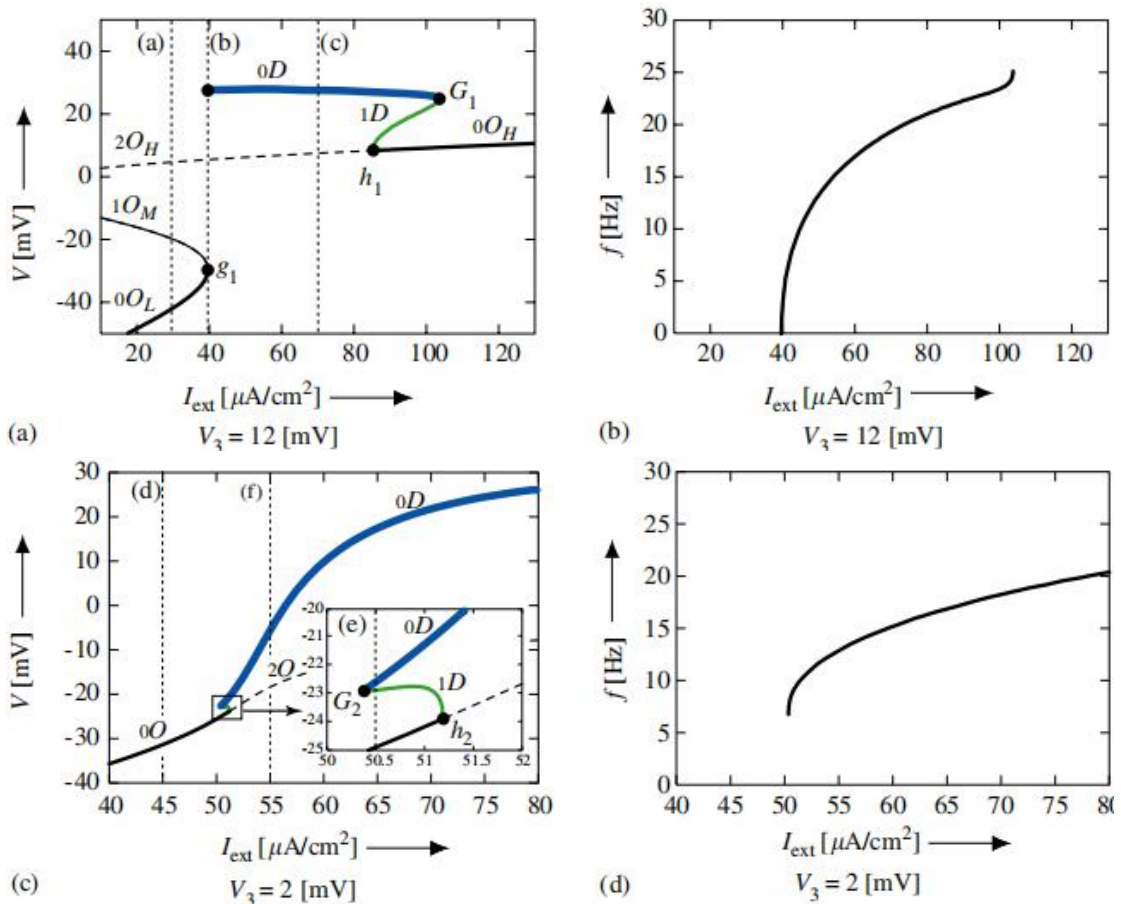


图 4.8 (a)、(c) 一个参数分岔图和 (b)、(d) 作为 I_{ext} 函数的频率 f 图，其中在 (a) 和 (b) 中 $V_3 = 12\text{mV}$ ，在 (c) 和 (d) 中 $V_3 = 2\text{mV}$ 。在每个单参数分岔图中，符号 ${}_k O_s$ ，其中 $k = 0, 1, 2$ ， $s = L, M, H$ ； ${}_k D$ ，其中 $k = 0, 1$ 表示平衡点和极限环。

如图 4.7 (a) – (d) 所示，重复发放是由鞍-结分岔 g_1 引起的。这意味着重复发放从零频率开始。事实上，从图 4.8 (b) 所示参数 I_{ext} 和频率图来看，ML 神经元表现出 I 类兴奋性的特性。另一方面，在 (I_{ext}, V_3) 平面上观察到分岔的情况下，当 I_{ext} 的值改变时，例如，沿着图 4.8 (a) 中的线 l_2 ，通过亚临界 Hopf 分岔出现频率为非零的重复发放，见图 4.8 (c) 和 (d)。这是 II 类神经元的典型特征。在图 4.7 的四个分岔图中，唯一的参数平面包括到 II 类兴奋性的路径是 (I_{ext}, V_3) 。这一结果表明，决定 M-L 神经元膜兴奋性特性的基本参数是 V_3 ，表示 K^+ 电流半激活时的激活中点电位。

4.5 噪声对 Morris–Lecar 模型分岔的影响

Takashi Tateno 等人[21]用 RDS 分析（随机动态系统分析）[22]研究了噪声对 ML 方程中两种不同分岔情况的影响。结果证明了噪声对于这两种分岔都造成了破坏：在 I 类 ML 类模型中，附加噪声破坏了鞍环分岔；而在 II 类 ML 类模型中，增加的噪声破坏了确定性系统的分岔（即双极限环和亚临界 Hopf 分岔）。

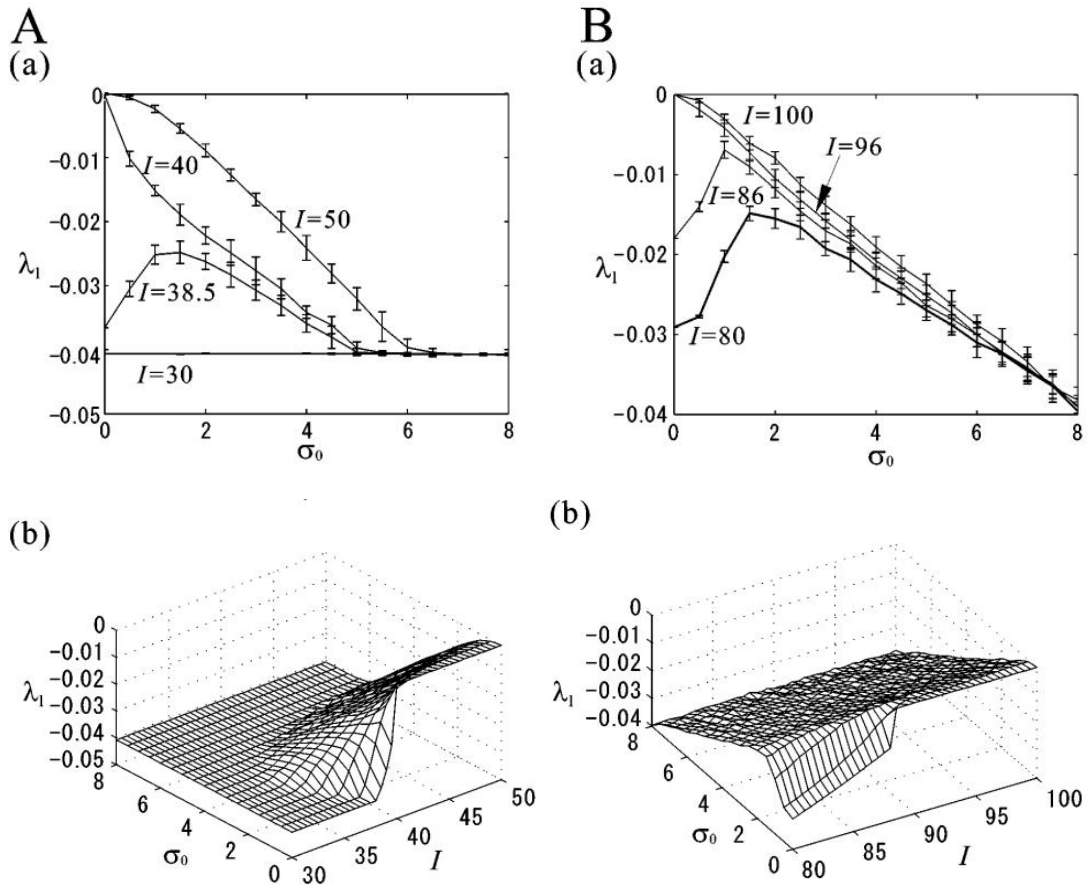


图 4.9.随机 ML 模型的较大的 Lyapunov 指数。(A) I 级 ML 模型。(a) 针对四种不同电流值 ($I = 30、38.5、40$ 和 $50 \mu A/cm^2$) 的噪声强度, 显示了较大的 Lyapunov 指数的平均值和标准偏差。前两种是兴奋的, 后一种是振荡的。在噪声强度为 0~8 的 0.5 阶跃条件下, 计算了 20 种不同噪声实现的 Lyapunov 指数 $\sigma_0 (= \sigma / C)$ 。(b) 参数平面 $I - \sigma_0$ 上的平均较大的 Lyapunov 指数 λ_1 。Lyapunov 指数的计算方法与 (a) 部分相同。(B) II 级 ML 模型。

(a) 四种不同电流值 ($I = 80、86、96$ 和 $100 \mu A/cm^2$) 下, 较大的 Lyapunov 指数相对于噪声强度的平均值和标准偏差。前两个处于兴奋状态, 后两个处于振荡状态。Lyapunov 指数的计算方法与 A 列相同, 噪声强度为 0~8, 阶跃为 0.5。(b) 参数平面 $I - \sigma_0$ 上的平均

的较大的 Lyapunov 指数 λ_1 。

尽管表示不同 I 值的较大的 Lyapunov 指数与噪声强度的曲线形状不同，但所有情况共同的一个观察结果是指数对于所有 $\sigma_0 > 0$ 都是负的。当 Lyapunov 指数用 $I-\sigma$ 参数空间[图 4.9(Ab)]表示时，这一点显而易见。在较大的 Lyapunov 指数中没有符号变化表明在 I 类随机 ML 模型中没有 D-分岔，或者换句话说，增加的噪声破坏了确定性系统的分岔。

图 4.9 (B) 显示了 II 类 ML 模型的 Lyapunov 指数。如图 4.9 (B) 所示，对于可兴奋和振荡状态中的四个固定电流强度，II 类 ML 模型中 Lyapunov 指数变化的趋势类似于 I 类 ML 模型中的变化趋势。更准确地说，在振荡状态中，随着噪声强度的增加，较大的指数单调减小，而在可兴奋的情况下，Lyapunov 指数在某个中间噪声水平呈现峰状。总的来说，如图 4.9 (Bb) 所示，Lyapunov 指数在 $I-\sigma$ 参数空间中总是负的。因此，以与 I 类方案相同的方式，在该 II 类系统中没有 D-分岔：增加的噪声破坏了确定性系统的分岔(双循环和亚临界 Hopf 分岔)。

参考文献

- [1] R.H. Adrian, W.K. Chandler, A.L. Hodgkin, Voltage clamp experiments in striated muscle fibers, *J. Physiol. (London)* 208 (1970) 607–644.
- [2] D. Noble, The development of mathematical models of the heart, *Chaos Solitons Fractals* 5 (1995) 321–333.
- [3] M.E. Rush, J. Rinzel, Analysis of bursting in a thalamic neuron model, *Biol. Cybernet.* 71 (1994) 281–291.
- [4] W.M. Yamada, C. Koch, P.R. Adams, Multiple channels and calcium dynamics, in: C. Koch, I. Segev 2nd (Eds.), *Methods in Neuronal Modeling: From Ions to Networks*, MIT Press, London, 1999, pp. 137–170.
- [5] A.L. Hodgkin, A.F. Huxley, A qualitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve, *J. Physiol. (London)* 117 (1952) 500–544.
- [6] Izhikevich E M, Simple model of spiking neurons[J]. *IEEE Transactions on Neural Networks*, 2003, 14(6): 1569-1572.
- [7] Fitzhugh R, Thresholds and Plateaus in the Hodgkin-Huxley Nerve Equations[J]. *The Journal of General Physiology*, 1960, 43(5): 867-896.
- [8] Miller R N, Rinzel J, The dependence of impulse propagation speed on firing frequency, dispersion, for the Hodgkin-Huxley model[J]. *Biophysical Journal*, 1981, 34(2): 227-259.
- [9] A.L. Hodgkin, The local changes associated with repetitive action in a non-modulated axon, *J. Physiol. (London)* 107 (1948) 165–181.
- [10] J. Rinzel, G.B. Ermentrout, Analysis of neuronal excitability and oscillations, in: C. Koch, I. Segev 2nd (Eds.), *Methods in Neuronal Modeling: From Ions to Networks*, MIT Press, London, 1999, pp. 251–292.
- [11] E.M. Izhikevich, Neural excitability, spiking and bursting, *Int. J. Bifurcation Chaos* 10 (6) (2000) 1171–1266.
- [12] B.S. Gutkin, G.B. Ermentrout, Dynamics of membrane excitability determine interspike interval variability: a link between spike generation mechanisms and cortical spike train statistics, *Neural Comput.* 10 (1998) 1047–1065.
- [13] C. Koch, Phase space analysis of neuronal excitability, in: C. Koch (Ed.), *Biophysics of Computation: Information Processing in Single Neurons*, Oxford University press, New York, 1999, pp. 172–192.
- [14] C. Morris, H. Lecar, Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber, *Biophysical Journal*, 1981, 35(1): 193-213.
- [15] Bard Ermentrout, David Terman, *Foundations of Mathematical Neuroscience*[M] New York: Springer, 2012.
- [16] Tsumoto K, Kitajima H, Yoshinaga T, et al, Bifurcations in Morris-Lecar neuron model[J]. *Neurocomputing*, 2006, 69(4): 293-316.
- [17] F.S. Cayabyab, F.W. Tsui, L.C. Schlichter, Modulation of the ERG K_p current by the tyrosine phosphatase, SHP-1, *J. Biol. Chem.* 277 (50) (2002) 48130–48138.
- [18] I. Chung, L.C. Schlichter, Regulation of native Kv1.3 channels by cAMP-dependent protein phosphorylation, *Am. J. Physiol. Cell. Physiol.* 273 (1997) 622–633.
- [19] C.M. Macica, L.K. Kaczmarek, Casein kinase 2 determines the voltage dependence of the Kv3.1 channel in auditory neurons and transfected cells, *J. Neurosci.* 21 (4) (2001) 1160–1168.

- [20] Z. Tiran, A. Peretz, B. Attali, A. Elson, Phosphorylation-dependent regulation of Kv2.1 Channel activity at tyrosine 124 by Src and by protein-tyrosine phosphatase epsilon, *J. Biol. Chem.* 278 (19)(2003) 17509–17514.
- [21] Tateno T, Pakdaman K. Random dynamics of the Morris-Lecar neural model.[J]. *Chaos*, 2004, 14(3): 511-530.
- [22] Crauel H, Flandoli F, Attractors for random dynamical systems[J]. *Probability Theory and Related Fields*, 1994, 100(3): 365-393.
- [23] Gutkin, B. and Ermentrout, G.B. (1998) Dynamics of membrane excitability determine interspike interval variability: a link between spike generation mechanisms and cortical spike train statistics. *Neural Computation* 10: 1047-1065.
- [24] Agnon-Snir, H., Carr, C.E., and Rinzel, J. (1998) The role of dendrites in auditory coincidence detectors. *Nature* 393: 268 - 272.
- [25] Lecar H, Nossal R. Theory of Threshold Fluctuations in Nerves: II. Analysis of Various Sources of Membrane Noise[J]. *Biophysical Journal*, 1971, 11(12): 1068-1084
- [26] Bueno, PL. and Golubitsky, M. (2001) Models of central pattern generators for quadruped locomotion. *J. math. Biol.* 4: 291-326.
- [27] Harold Lecar, Morris-Lecar model(2007), *Scholarpedia*, 2(10):1333.