Courbage 神经元映射模型的随机共振研究*

贾洪军 王 江 于海涛 邓斌 魏熙乐 (天津大学电气与自动化工程学院,天津 300072)

摘要 采用神经元二维映射模型,通过数字仿真研究了高斯白噪声对神经元非线性动力学特性的影响. 研究发现,噪声可以诱导具有次阈值输入信号的神经元产生动作电位和随机共振. 随机共振现象的产生与否和噪声强度的大小以及输入信号的频率具有密切的关系. 另外,还研究了系统的控制参数对随机共振现象的影响.

关键词 神经元二维映射模型, 高斯白噪声, 动作电位, 随机共振

引言

近年来,人们对噪声在非线性复杂动力学系统中的影响进行了深入而广泛的研究,并取得了许多有意义的成果,其中一个重要方面就是发现了噪声诱导的 随机 共振(stochastic resonance, SR)现象^[1-2]. 随机共振是由 Benzi 等人于 1981 年在研究古气候冰川问题时提出的^[3],是指在弱噪声和外界输入信号的协同作用下,非线性系统输出的信噪比在某一噪声强度下达到最大. 随机共振理论的提出,使人们意识到噪声对非线性复杂动力学系统具有积极的调控作用.

在生物神经系统中,神经元总是受到各种噪声的影响,这些噪声主要来源于系统内部参数的涨落以及外部环境的变化,例如细胞离子通道打开和关闭的随机性,化学突触随机地释放神经递质以及来源于其它神经元的随机突触输入电流等. 噪声的涨落影响是不能忽略的,它与神经系统的实际功能有着密切的联系^[4-6]. 噪声对生物神经系统的积极作用主要体现在随机共振现象的出现. 神经元可借助噪声而达到放电阈值,并在一定的噪声强度作用下,系统对外界输入信号的峰电位响应达到最佳,即产生随机共振. 随机共振现象在自然界普遍存在. Levin 等在蟋蟀的机械感受器中发现了随机共振现象,并证明了蟋蟀可利用噪声监测到由捕食者的运动引起的空气流动的方向和速度^[7];在人的视觉^[8]、听觉^[9]、和记忆^[10]中也存在大量的随机共振

现象. 在很多神经系统如 Hodgkin - Huxle(HH)、FitzHugu - Nagumo(FN)、Integrate - Fire(IF)以及Rulkov等神经元模型以及复杂的神经网络^[11-12]中也可以观察到随机共振现象. 然而对于 Courbage最新提出的映射神经元模型^[13-14],其随机共振现象一直未得到深入地研究.

本文基于 Courbage 提出的映射神经元模型, 用高斯白噪声模拟神经系统中的环境噪声,通过数字仿真研究了噪声对生物神经元动力学特性的影响,以及噪声诱导的随机共振现象;并且根据该神经元模型的确定性分岔特性,研究了不同的控制参数对系统随机共振特性的影响,并试图给出理论解释.

1 模型描述

2007 年,Courbage 等人在著名的 Lorenz 映射和离散 FitzHugh – Nagumo 神经元模型的基础上,提出了一个新的二维映射神经元模型[13 – 14]. 该模型用两个变量描述神经元的放电特性,其动力学方程 $f: R^2 \rightarrow R^2$ 的具体形式为:

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n + F(x_n) - y_n - \beta H(x_n - d) \\ y_{n+1} = y_n + \varepsilon(x_n - J) \end{cases}$$
 (1)

这里,下标 n 表示迭代序数; x_n 为快速动力学变量,表征神经元的膜电位; y_n 为慢动力学变量(恢复变量),表征神经元细胞膜上离子通道的门控离子浓度;Heaviside 阶梯函数 H(x) 和三次函数 F(x) 的具体形式如下:

²⁰¹⁰⁻¹²⁻¹⁴ 收到第 1 稿,2011-01-16 收到修改稿.

$$H(x) = \begin{cases} 1, & \text{if } x \ge 0 \\ 0, & \text{if } x < 0 \end{cases}$$
 (2)

$$F(x) = x(x-a)(1-x)$$
 (3)

其中0 < a < 1. 参数 $0 < \varepsilon \ll 1$ 决定了系统具有两个时间尺度;参数J决定了神经元的兴奋性;参数 β 和d决定神经元振荡过程中的阈值特性. 根据文献 [13],我们在以下参数范围内研究神经元的动力学行为:

$$J_{min} < d < J_{max}, \beta > F(J_{max}) - F(J_{min}), J_{min} < J < d$$
(4)

根据参数值的不同,该映射模型可以模拟生物神经 元处于阈下振荡、混沌峰放电、混沌簇放电和周期 放电等各种状态的行为.

本文设定: ε = 0.005, β = 0.04,a = 0.5,d = 0.25,选取 J 为控制参数,得到了该模型的分岔图(图 1).根据 J 的不同,我们可以将这个分岔图划分为三个区域,分别对应系统的不同动力学行为:静息(silence)状态、阈下震荡(subthreshold oscillations)状态和神经脉冲(spikes)状态.系统在 J ≈ 0.112 处发生 Andronov – Hopf 分岔,由稳定的定态转变为阈下振荡状态.随着控制参数 J 的进一步增大,系统由稳定的阈下振荡再次转变为神经脉冲状态.

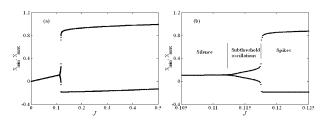


图 1 系统动力学特性: ε = 0.005, β = 0.04,a = 0.25,b = 0.5; (a) 系统膜电位时间序列的最大值 x_{\max} 和最小值 x_{\min} 随控制参数 J 的分岔图;(b)是(a)的局部放大图

Fig. 1 The dynamical properties of the system; $\varepsilon=0.005$, $\beta=0.04$, a = 0.25, b = 0.5; (a) Bifurcation diagram of the membrane potential maximum $x_{\rm max}$ and minimum $x_{\rm min}$ with regard to control parameter J; (b) Local enlarged diagram of (a)

2 随机共振现象

在生物神经系统中随机共振具有重要作用,它有助于我们理解神经信息编码与传递过程中噪声的作用.为了得到明显的随机共振现象,我们在映射模型的快变量中加入外界输入信号和噪声项,则方程(1)改写为如下形式:

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n + F(x_n) - y_n - \beta H(x_n - d) + \phi_n + \xi_n \\ y_{n+1} = y_n + \varepsilon(x_n - J) \end{cases}$$

其中 $\phi_n = A\sin(\omega n)$ 描述外部对系统的影响,表示外界的刺激电流,A 为刺激信号的振幅, ω 为刺激

信号的频率. ξ_n 是噪声项,它是平均值为零,方差为S 的高斯白噪声,S 的大小表征了噪声的强弱.

选取控制参数J=0.1,其他参数与图1保持一 致,此时神经元处于静息状态. 选取外部刺激信号 为 $\phi_n = 0.005\sin(0.02n)$,是一个次阈值信号,即在 没有噪声的情况下,该周期信号不足以激发神经元 产生动作电位. 图 2 给出了在不同噪声强度下神经 元膜电位的时间演化. 当噪声强度很小时,如 $\lg S =$ -3.0,这样的噪声不足以触发动作电位,神经元膜 电位只是在平衡点附近出现小幅阈下振荡;随着噪 声强度的增大,如 $\lg S = -2.5$ 时,膜电位会在阈下 振荡的背景下,出现少数随机的动作电位;噪声强 度的进一步增大,如 $\lg S = -2.0$ 时,动作电位数目 不断增多,且时间分布变得基本均匀,出现类似周 期放电状态:但是当噪声强度超过某一阈值后,如 $\lg S = -1.0$ 时,动作电位的时间规整性变差,这是 因为噪声太大,响应所产生的动作电位序列具有很 强的噪声背景,从而抹去了其规则性. 因此,存在一 个适中的噪声强度,使得动作电位能较好的响应外 界的输入信号.

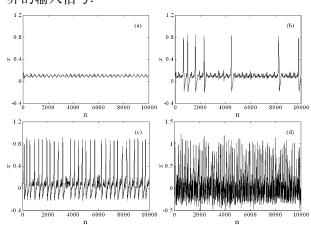


图 2 系统在不同强度噪声刺激下得到的膜电位时间序列: J=0.1, A=0.005, $\omega=0.02$, 其他参数与图 1 一致; (a) $\lg S=-3.0$; (b) $\lg S=-2.5$; (c) $\lg S=-2.0$; (d) $\lg S=-1.0$

Fig. 2 Time series of membrane potential of the system under different noise density: J=0.1, A=0.005, $\omega=0.02$, other parameters are consistent with Fig. 1: (a) lgS=-3.0; (b) lgS=-2.5;

(c) lgS = -2.0; (d) lgS = -1.0

为了定量刻画输出信号对输入刺激信号的响 应,我们计算了输出信号对输入信号 ω 的线性响 应 $Q^{[15-16]}$. 由于本文重点讨论输入信号频率 ω 所 编码的信息在神经元中的传递,因此对系统进行线 性响应的定量分析,而不是功率谱分析. Q 值越大, 输出信号对输入信号的响应越好,反之亦然. 线性 响 Q 应定义如下:

$$Q_{sin} = \frac{1}{NT} \sum_{n=1}^{NT} 2x_n \sin(\omega n)$$
 (6)

$$Q_{cos} = \frac{1}{NT} \sum_{n=1}^{NT} 2x_n \cos(\omega n)$$
 (7)

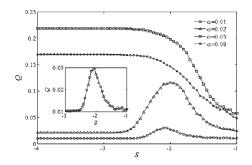
$$Q = \sqrt{Q_{sin}^2 + Q_{cos}^2} \tag{8}$$

其中,NT 为神经元的动力学演化迭代的总步数. 在 后面的计算中,我们取 NT = 100000,为了计算结果 的准确性,对每一个相同的参数计算了20次动力 学演化,取其平均 Q 值为最终结果.

我们固定模型的参数为 $J=0.1,\varepsilon=0.005,\beta$ =0.04, a=0.25, d=0.5, 计算在不同的输入信号 频率下,线性响应 Q 随 S 的变化曲线,如图 3 所示. 图中的内插图对应于 $\omega = 0.01$ 时 Q 随 S 的变化曲 线放大图. 明显可见,对于较低频率的输入信号(如 ω = 0.01 和 ω = 0.02),随着 S 的增大, Q 值先增大 后减小,存在某一适中的噪声强度使得 Q 达到最 大值,即系统对外界输入信号的频率响应出现了随 机共振现象. 但是,当输入信号的频率较大时(如ω =0.05 和 $\omega = 0.08$), Q 随着 S 的增大先保持不变, 然后迅速减小,没有出现随机共振现象.

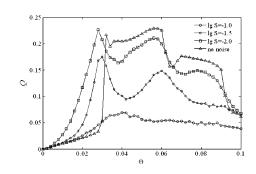
类似的,我们固定模型的参数为 $J=0.1,\varepsilon=$ $0.005, \beta = 0.04, a = 0.25, d = 0.5,$ 计算在不同的 S下,线性响应 Q 随输入信号频率 ω 的变化曲线(见 图 4). 与无噪声情况相比,对于较低频率的输入信 号,噪声可以增强系统的频率响应,Q 随着 ω 增大, 当输入频率接近系统固有频率时0 达到最大值; 而当信号频率超过 $\omega = 0.03$ 后,由于刺激信号本身 就可以诱导神经元产生动作电位,加入的噪声会破 坏系统的线性响应. 另外, 当噪声强度较弱、输入信 号频率为系统固有频率的整数倍时, Q 再次出现峰 值;但随着噪声强度的逐渐增大,这些峰值被噪声 所淹没. 该现象的发生表明:较弱噪声有利于神经 元感受和传递信息,使神经元保持对输入刺激信号 频率的敏感性. 而较强噪声使得神经元对输入信号 频率的响应变弱,最终过大的噪声会淹没系统放

电,此时噪声是有害的.



线性响应 Q 随噪声强度 S 的变化曲线; 内插图是 ω =0.01 时,Q 随 S 的变化曲线

Fig. 3 Curve of linear response Q with regard to noise density S; the illustrations is the situation when $\omega = 0.01$



线性响应 Q 随输入信号频率 ω 的变化曲线

Curve of linear response Q with regard to signal frequency ω

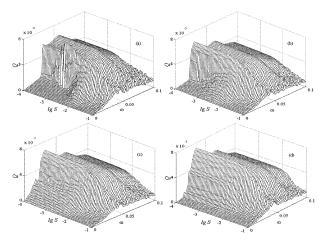


图 5 线性响应 Q 随着噪声方差 S 和输入信号频率 ω 变化的三维 图形; (a) J = 0.10; (b) J = 0.113; (c) J = 0.117; (d) J = 0.13

Fig. 5 Three - dimensional graphics of linear response with regard to noise density and signal frequency:

$$(a) J = 0.10; (b) J = 0.113; (c) J = 0.117; (d) J = 0.13$$

图 5 分别给出了控制参数为 J = 0.10, J = 0.113, J = 0.117 和 J = 0.13 时,系统的线性响应 Q 随着噪声方差S 和输入信号频率 ω 的变化关系. 当 $J=0.10\ J=0.113$ 时(图 S(a)和(b)),对于较低 频率的输入信号,随着噪声方差S的增大,系统的 线性响应 Q 都会有一个极大值,即出现了随机共振现象;但当输入信号的频率较大时峰值消失,无法得到随机共振现象。因而在这两种控制参数下,适当的噪声强度都可以增强系统对外界输入信号的响应,并且随机共振现象的出现与否与输入信号的频率大小有很大的关系。另外,比较发现当 J=0.113 时 Q 的峰值较大,说明控制参数越接近放电阈值,系统的随机共振特性越明显。当 J=0.117 和 J=0.13 时(图 S(c) 和(d)),无论外部输入信号的频率大小如何,随着 S 的变化,线性响应 Q 都没有出现极大值,即没有发生随机共振现象。但是它们存在共同之处,即当输入频率约为系统固有频率的整数倍时,Q 随着 S 的增大先保持较大值不变,然后迅速减小。

这是由该映射模型的确定性动力学特性所决 定的. 由系统的分岔特性可知,在没有外部输入信 号和噪声的情况下,J=0.10 对应于静息区域,J=0.13 对应于神经脉冲区域. J = 0.113 和 J = 0.117对应于次阈值震荡区域,但是J=0.113离静息区 域较近,J=0.117接近神经脉冲区域.本文中固定 刺激信号的振幅 A 为 0.005.此时,如果控制参数 在静息区域或者位于靠近静息区域的次阈值震荡 区域,较低频率的刺激信号不足以诱导神经元的动 作电位,只有在信号和噪声的协同作用下,系统才 能超过阈值而产生放电;但是当信号的频率过大 时,刺激信号本身就可以诱导出系统的峰电位序 列,加入的噪声只会破坏系统对输入信号的响应. 如果控制参数在神经脉冲区域或者靠近神经脉冲 区域的次阈值震荡区域,此时即使外界输入信号频 率较小,在没有噪声的情况下,系统已经产生动作 电位,因而噪声只会破坏系统对输入信号的响应, 也就没有随机共振现象发生. 另外,当输入信号频 率ω是系统本身固有频率的整数倍时,刺激产生 的动作电位序列与输入信号达到一种较为同步的 状态,线性响应 Q 值较大,但随着 S 的增大,Q 值迅 速减小,即噪声破坏了系统对输入信号的线性响 应. 由此可以认为系统在噪声作用下对不同频率的 信号具有选择性放大作用,而这种选择性与该模型 的确定性动力学特性相关,即神经元能否发生频率 依赖的随机共振现象与系统参数的选取有密切关 系.

3 结论

本文基于二维的神经元映射模型,用高斯白噪 声模拟生物神经系统中的环境噪声,研究了噪声作 用下,神经元对外界输入信号的响应,结果表明,噪 声可以提高神经元的兴奋性,降低其相对放电阈值 而产生动作电位,同时可以增强神经元感受和传递 信息的能力. 当系统处于静息或者阈下震荡区域 时,对于较低频率的输入信号,系统在适当噪声强 度作用下可以产生随机共振现象;而当频率较高 时,则不会有随机共振现象的出现;当系统处于神 经脉冲区域时,不论输入信号如何,都不会有随机 共振现象的发生. 另外,研究表明控制参数的选取 越接近放电阈值,噪声作用下系统对外界输入信号 的响应就越好,即随机共振现象越明显. 因此,系统 的随机共振特性与外部刺激信号频率以及系统参 数的选取密切相关. 由于在生理学环境中神经元活 动具有多种随机性,例如热噪声、突出的随机性,噪 声的效应不可忽略,它将有助于神经信息的编码与 传递.

参 考 文 献

- 1 王青云,陆启韶. 噪声在慢变系统中的随机 Chay 神经元模型的自共振. 动力学与控制学报,2004,02(3):85~89 (Wang Q Y, Lu Q S. Coherent resonance in the stochastic chay neuron model in slow dynamics with white noise. *Journal of Dynamics and Control*, 2004,02(3):85~89 (in Chinese))
- 2 焦贤发,王俊琦,王如彬. 突触噪声作用下的 IF 阈值神经元模型的随机共振. 动力学与控制学报,2010,08 (3):273~276 (Jiao X F, Wang J Q, Wang R B. Stochastic resonance of an integrate-and-fire neuron model with threshold driven by synaptic noise. *Journal of Dynamics and Control*, 2010,08(3):273~276 (in Chinese))
- 3 Benzi R, Sutera A, Vulpiani A. The mechanism of stochastic resonance. J. Phys, 1981,14:453~457
- 4 张慧敏,杨明浩,化存才,古华光,任维. 鞍-结分岔点附近的神经元自发放电节律和随机共振. 动力学与控制学报,2008,06(4):332~336 (Zhang H M, Yang M H, Hua C C,Gu H G,Ren W. Spontaneous firing rhythms and the autonomous stochastic resonance near saddle-node bifurcation in nervous system. *Journal of Dynamics and Con-*

- trol, 2008, 06(4): 332 ~ 336 (in Chinese))
- 5 Longtin, A. Stochastic resonance in neuron models. J. Stat. Phys, 1993, 70;309 ~ 327
- 6 王青云,陆启韶.兴奋性化学突触耦合的神经元的同步. 动力学与控制学报,2008,06(1):35~39(Wang Q Y, Lu Q S. Synchronization of coupled neurons with excitory chemical synapse. *Journal of Dynamics and Control*, 2008, 06(1):35~39(in Chinese))
- 7 Levin J E, Miller J P. Broadband neural encoding in the cricket cereal sensory system enhanced by stochastic resonance. *Nature*, 1996, 380; 165~168
- 8 Kitajo K, Yamanaka K, Ward L M, Yamamoto Y. Stochastic resonance in attention control. *Europhys Lett*, 2006, 76:1029 ~1035
- 9 Usher M, Feingold M. Stochastic resonance in the speed of memory retrieval. *Biol Cybern*, 2000,83:11~16
- 10 Gang H, Ditzinger T, Ning C. Stochastic resonance without external periodic force. Phys. Rev. Lett, 1993,71: 807 ~810

- Wiesenfeld K, Pierson D, Pantazalou E, Dames C, Moss F. Stochastic resonance on a circle. *Phys. Rev. Lett*, 1994,72; 2125 ~2129
- 12 Pikovsky A S, Kurths J. Coherence resonance in a noisedriven excitable system. *Phys. Rev. Lett*, 1997, 78:775 ~ 778
- 13 Courbage M, Nekorkin V I, Vdovin L V. Chaotic oscillations in a map-based model of neural activity. *Chaos*, 2007, 17:043109
- 14 Courbage M, Nekorkin V I, Vdovin L V. Map based models in neurodynamics. Int. J. Bifurcat. Chaos, 2010, 20:1631 ~ 1651
- 15 Volkov E I, Ullner E, Zaikin A A, Kurths J. Oscillatory amplification of stochastic resonance in excitable systems. *Phys. Rev E*, 2003, 68:026214
- 16 Zaikin A A, García-Ojalvo J, Schimansky-Geier L, Kurths J. Noise-induced propagation in monostable media. Phys. Rev. Lett, 2002,88:010601

STOCHASTIC RESONANCE ANALYSIS ON COURBAGE MAP-BASED NEURAL MODEL*

Jia Hongjun Wang Jiang Yu Haitao Deng Bin Wei Xile (School of Electrical and Automation Engineering, Tianjin University, Tianjin 300072, China)

Abstract Based on the two-dimensional neural map, the effect of Gaussian white noise on the nonlinear dynamics of neurons was studied by numerical simulation. It is found that noise can induce neurons with sub-threshold input signal to produce action potential and stochastic resonance. The occurrence of stochastic resonance is closely associated with noise intensity and the input signal frequency. Moreover, the influence of system parameters on the resonance dynamics of neurons was also investigated.

Key words two-dimensional neural map, Gaussian white noise, action potential, stochastic resonance

Received 14 December 2010, revised 16 January 2011.

^{*} The project supported by the National Natural Science Foundation of China (61072012), the Young Scientists Fund of the National Natural Science Foundation of China (50707020, 60901035 and 50907044)