

蝙蝠听觉神经系统如何在复杂环境中识别昆虫*

丁炯¹⁾ 张宏¹⁾²⁾ 童勤业^{1)2)3)†}

1) (浙江大学生物医学工程系, 杭州 310027)

2) (浙江大学生物医学工程教育部重点实验室, 杭州 310027)

3) (浙江大学神经信息学中心, 杭州 310027)

(2011年12月22日收到; 2012年1月12日收到修改稿)

生物声纳的高灵敏度和高可靠性一直是仿生设计所追求的目标, 然而至今仍没有一个令人信服的物理模型能很好得解释生物声纳优越性能的原因, 其主要是缺乏对动物听觉系统神经信息编码的认识. 本文从蝙蝠听觉神经系统的生理结构出发, 用圆映射和符号动力学方法讨论了蝙蝠听觉神经系统在复杂环境中处理多普勒信号的一种可能性方案, 并通过计算机仿真证明了其合理性. 针对蝙蝠神经系统的不稳定性, 用符号动力学的方法分析神经系统信息处理的机理具有良好的鲁棒性和高灵敏度. 这种新的信号处理方法的研究, 为生物声纳信号的处理过程的进一步认识提供了一种新的解释.

关键词: 生物声纳, 圆映射, 符号动力学, 简并

PACS: 05.45.Tp, 43.80.Ka, 87.15.A-, 87.19.Lt

1 引言

蝙蝠的声纳系统对外界信号的反应如此灵敏一直为人们所关注. 蝙蝠依靠其精细的听觉神经系统可以在复杂环境中识别和定位昆虫及回避天敌^[1]. 然而实现这个功能的前提和基础是蝙蝠听觉神经系统对于多普勒信号处理的高灵敏度. Nobuo^[2] 在研究蝙蝠的声纳系统的生理结构发现, 蝙蝠听觉皮层的多普勒频移区占了整个听觉皮层的30%区域, 其能在复杂环境中检测微小的回波信号的频率和幅值变化. 而在这个区域遭到破坏后, 蝙蝠对回波频率的分辨率大大的降低. 那么蝙蝠的听觉皮层在强噪声下实现高灵敏的多普勒信号处理的原理是什么? 能否从神经信息处理的数学模型来解释这一现象呢?

Fontaine等人^[3] 从蝙蝠的耳蜗结构出发, 试图建立一个以滤波器为核心回波信号检测模型, 将多普勒信号和背景噪声区分开来, 以提高蝙蝠的

小信号检测能力. Nicola Neretti, Simmons 等人^[4,5] 以 Woodward 方程为基础, 对各个频段的信号分别进行处理, 提高了听觉神经多普勒信号处理的信噪比. Muller^[6] 以 Parsimonious 模型输出的动作电位为研究对象, 对动作电位的发放频率进行统计分析, 其算法能够较好的识别不同运动物体产生的回波. 然而这些信号处理的方法与生理学结构实验存在一定的出入, 忽略了听觉皮层对于多普勒信号处理的贡献和神经系统不稳定性对测量的影响.

相关生理实验的结果表明, 蝙蝠听觉神经系统对于多普勒信号测量的核心是听觉皮层的多普勒频移区的神经系统^[2,7-9]. 本文从神经元模型 H-H 方程出发, 对多普勒频移区的神经系统进行建模, 并以听觉神经的输入信号作为刺激, 对神经元发放用圆映射和符号动力学进行定量的分析. 在不同的环境噪声下, 分析蝙蝠听觉皮层测量多普勒信号的机理和频率检测的灵敏度. 同时, 针对生物系统的不稳定性, 对于处于不稳定状态下的听觉皮层神经系统的多普勒信号处理能力进行讨论.

* 国家自然科学基金(批准号: 60871085)资助的课题.

† E-mail: bitong@zju.edu.cn

2 蝙蝠的声纳系统及其建模

蝙蝠通过喉部发射超声波, 听觉系统接收超声回波组成一个主动的声纳系统. 其中根据发射超声的频率不同, 蝙蝠可以分为 CF 型、FM 型和 CF-FM 型三大类¹⁾. 蝙蝠听觉系统的构造和所有的哺乳动物相似^[10,11], 如图 1 所示. 超声回波经过耳蜗基底膜的机械调谐, 使各频段的信号经过不同的毛细胞进入不同的皮层区域处理, 然而这样的调谐和滤波不足以区分静止物体和飞行昆虫的多普勒回声. 以蝙蝠的超声频率为例, 蝙蝠向物体发射 30 kHz 的超声波, 声波在空气中的传播速度为 340 m/s, 昆虫正向飞向蝙蝠大约为 1 m/s, 则多普勒频移大约为 88 Hz, 基底膜的机械调谐的带宽大于 1 kHz, 所以蝙蝠对于多普勒信号的处理是由听觉皮层的神经元完成的^[7-11].

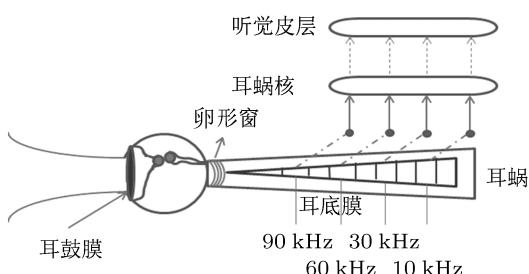


图 1 蝙蝠听觉神经系统生理结构图

Rose^[12] 及其同事在研究松鼠猴的听觉神经系统的实验结果表明: 在适当频率和强度的声波信号刺激下, 声音强度或频率的增加, 表现为单根听觉神经纤维上在 10 s 时间窗内神经脉冲数也随之增加. 也就是说, 在适当范围内, 声音幅度和声音频率与听觉神经纤维脉冲发放个数上存在良好的单调关系. 本研究以此为出发点, 通过多普勒频移区神经系统建模仿真来讨论蝙蝠声纳系统的灵敏度.

根据 Edelman 关于神经系统中存在简并现象的分析^[13,14], 研究神经信息回路一定要考虑简并性问题. 在真正的生理构造中, 蝙蝠的听觉神经系统对于多普勒频移测量可有很多变异的回路实现, 其可小到单个神经元构成的回路, 大到一个多层次的复杂神经网络, 都能实现多普勒效应的测量. 根据声强、频率与听神经上单位时间内脉冲个数之间的关系可知, 对于一只发射单一频率的 CF 型蝙蝠,

其从静止物体反射的回波表现为听神经上频率一定的脉冲序列; 而对于从昆虫等运动目标反射的回波, 由于昆虫的运动及其翅膀煽动使返回声波的频率发生变化. 在一定时间段内, 蝙蝠听神经上的脉冲发放频率略大于或小于静止时的频率. 其听神经脉冲发放频率随时间的变化如图 2 所示. 这一微小的频率变化的信号, 很难通过滤波器区分. 然而, 通过符号动力学分析, 神经回路的输入和输出能将这两者通过符号序列区分开来. 在复杂环境中, 由于树叶的摆动等情况下, CF 型蝙蝠接收的回波将不再是一个单一频率的超声波. 在仿真实验中, 通过在频率 - 时间图中叠加均值为 0 的伪随机序列来仿真噪声背景下, 蝙蝠的听觉神经系统处理多普勒信号的过程. 为说明不同神经回路对于多普勒频移的测量可行性, 选取单个神经元和神经系统中普遍存在的一个两层的神经网络(如图 3 所示)进行多普勒频移测量. 不失一般性, 两层神经网络中的第一层由四个神经元组成, 第二层由一个神经元组成. 其中, 第一层神经元的输入为听神经的脉冲刺激输入, 因每个输入的传输路径不一样, 各个输入之间存在不同的相位差; 第一级神经元和第二级神经元之间的耦合强度可以根据不同回路可以在 [0, 1] 范围内任意改变. 对于 FM 型蝙蝠、CF-FM 型蝙蝠, 同

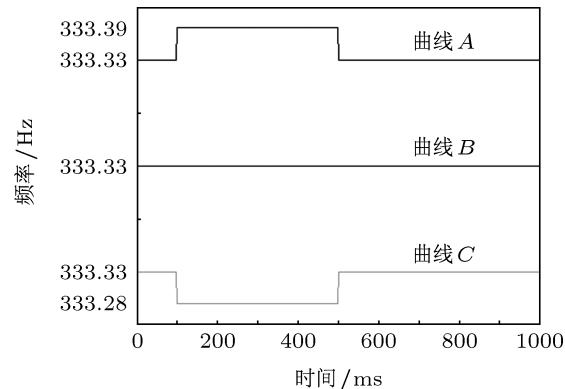


图 2 听神经脉冲发放频率 - 时间图 (图中曲线 A 为回波从静止物体反射后, 蝙蝠听神经上的脉冲发放频率与时间之间的关系; 曲线 B 表示在 100—500 ms 时间范围内, 蝙蝠听神经上的脉冲频率为原来的 100.02%; 曲线 C 表示在 100—500 ms 时间范围内, 蝙蝠听神经上的脉冲频率为原来的 99.985%)

样可以通过上述的听觉皮层神经元或者神经网络模型来讨论蝙蝠多普勒信号的处理过程. 只是 FM

1) Constant-Frequency(CF) 型蝙蝠只发出单一频率的超声波及其高次谐波; Frequency-Modulated (FM) 型蝙蝠发出频率随时间下降的超声波及其高次谐波; CF-FM 型蝙蝠发出由长时间的单一频率和短时间紧随其后的频率随时间逐渐下降两部分组成的超声波.

型、CF-FM 型的输入刺激频率随时间而改变.

3 耦合神经网络的圆映射和符号动力学分析

在蝙蝠的听觉神经系统中, 通常每个听毛细胞的输出对应几条到十几条的听觉神经, 这些听觉神经经过不同的路径最终汇总到蝙蝠的多普勒频移区, 所以这些听觉神经束具有相同的脉冲序列频率和不同的相位 [11,15–17]. 将一串频率相同相位不同的方波作为神经网络的输入, 最终会得到一串时间间隔不规则的动作电位发放序列. 通过相应的非线性动力学方法 [18–21] 来分析神经元这一信号处理的过程, 可以对神经元的输出刺激进行良好的分析. 以 H-H 方程为基础, 对图 3 的神经网络模型进行仿真, H-H 方程的表达式及相应参数见附录 A.

在计算机仿真过程中, 采用变步长的 Runge-Kutta 法求解 H-H 方程的数值. 当神经元在恒定频率的神经脉冲序列刺激下, 其输出为一串不规则的

动作电位发放序列. 根据系统周期的输入刺激作为时间刻度, 对系统的输出取圆映射, 具体方法如图 4 所示, 图中的 r_i 表示第 i 个输入刺激, δ_i 表示神经元的第 i 个输出脉冲, 根据周期输入 r_i 取每个输出脉冲的相位, 得到相应的相位序列 $\theta_1, \theta_2, \theta_3, \dots, \theta_n$. 这一操作就是取神经元的圆映射过程 [22–24].

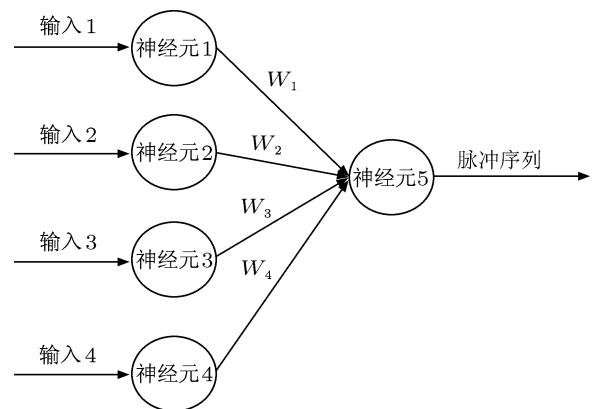


图 3 两层神经网络模型. 其中 w_i 表示第一层和第二层神经网络之间的耦合强度系数

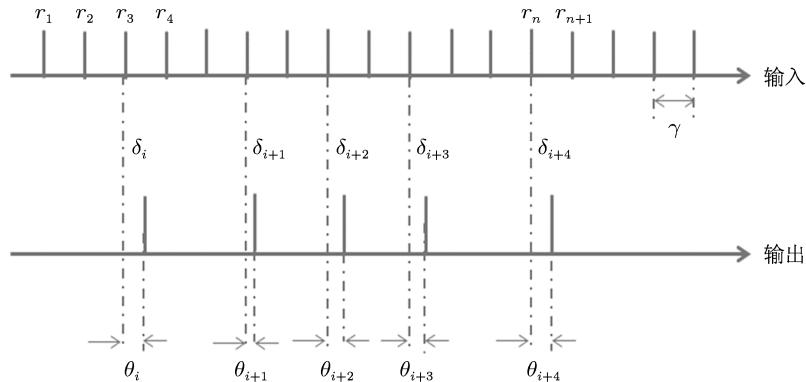


图 4 神经元的圆映射. 其中 r_i 表示神经元的等周期输入刺激, γ 为刺激周期, δ_i 表示神经元的输出脉冲序列, θ_i 为第 i 个脉冲发放对应于第 j 个输入周期的相位

取圆映射过程中相位序列, 表示为

$$\{\theta_i\} = \theta_1, \theta_2, \theta_3, \dots, \theta_n, \quad (1)$$

并将 (1) 式进行二维的相空间重构, 其表达式为

$$\theta_{n+1} = \Phi(\theta_n). \quad (2)$$

我们很难通过 H-H 方程推导出 $\Phi(\theta_n)$ 的具体表达式. 但是, 根据 (1) 式可以容易的画

出 (θ_n, θ_{n+1}) 的相空间图 (图 5). 由图 5 可得, θ_n 与 θ_{n+1} 之间存在良好的映射关系. 由圆映射理论分析, 图 5 所示为一个严格的单调递增映射.

根据圆映射理论的分析, (2) 式为一个单调递增映射, 由圆映射的符号动力学理论, 可给出神经脉冲序列的符号化规律:

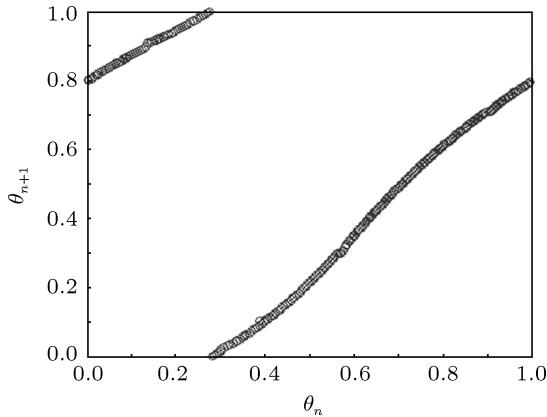


图 5 输入脉冲周期为 2.5 ms, 神经元的输出的圆映射图, 图中的坐标已作归一化处理

设有一串脉冲序列

$$\eta = \delta_1 \delta_2 \delta_3 \cdots \delta_i \cdots; \quad (3)$$

符号定义规则为

$$S_i = \begin{cases} p_0, & \text{若 } \delta_i \text{ 在第 0 周期,} \\ p_1, & \text{若 } \delta_i \text{ 在第 1 周期,} \\ p_2, & \text{若 } \delta_i \text{ 在第 2 周期,} \\ \cdots \\ p_r, & \text{若 } \delta_i \text{ 在第 } r \text{ 周期,} \end{cases} \quad (4)$$

式中神经元动作电位发放时刻 δ_i 出现在刺激信号的第 j 周期, 则对应的符号为 p_j , 其中将 δ_{i-1} 所在的周期定为第 0 周期。按照符号定义的规则, 将神经元动作电位发放序列 $\eta = \delta_1 \delta_2 \delta_3 \cdots \delta_i \cdots$ 转换成与之相对应的符号序列

$$\{S_i\} = S_1, S_2, \cdots, S_i, \quad (5)$$

由此, 可进一步分析符号序列的排序规则。假设有两串符号序列

$$A = \{a_i\} = a_1 a_2 a_3 \cdots a_n, \quad (6)$$

$$B = \{b_i\} = b_1 b_2 b_3 \cdots b_n, \quad (7)$$

a_i 和 b_i 分别等于 p_0, p_1, \cdots 或 p_r , 根据符号动力学推出的规律可得, 在符号序列中,

$$p_0 < p_1 < p_2 < \cdots < p_r. \quad (8)$$

这样就可以区分符号序列 $\{a_i\}$ 和 $\{b_i\}$ 的大小, 应先比较两串符号序列的第 0 个符号。当有一个或者多个符号相同时, 序列通过以下规律比较大小:

$$\Sigma p_0 < \Sigma p_1 < \Sigma p_2 < \cdots < \Sigma p_i, \quad (9)$$

(9) 式中, $\Sigma = a_1 a_2 \cdots a_i = b_1 b_2 \cdots b_i$ 表示前 i 位连续相同的符号。根据符号动力学理论, 可定义两串符号序列之间的距离 $d(A, B)$, 其中令 $p_i = i$.

$$d(A, B) = \left| \sum_{i=1}^n \frac{(a_i - b_i)}{(r+1)^i} \right|. \quad (10)$$

对于 FM 型蝙蝠, 其发声频率会随时间变化而降低, 此时就不符合基本圆映射的条件。当神经元的输入刺激为不等周期的脉冲输入时, 如图 6 所示, 可以通过广义圆映射的方法来分析系统的动力学特性。广义圆映射和圆映射的对于取相位的方法是一致的, 符号动力学分析和距离公式也完全一样。其唯一的区别的广义圆映射的输入为不等周期的脉冲。

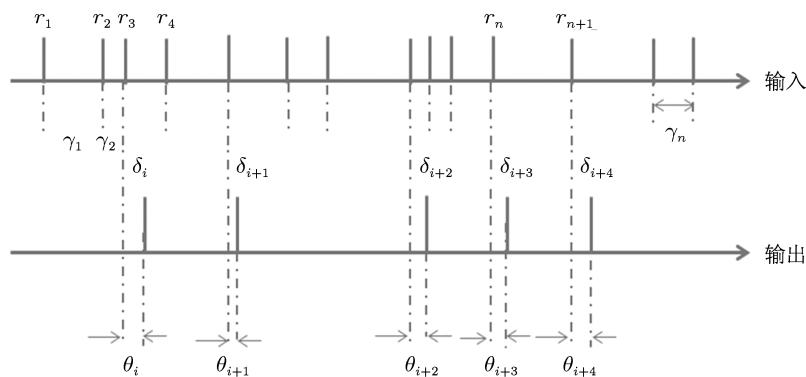


图 6 神经元的广义圆映射。其中 r_i 表示神经元的不等周期输入刺激, γ_i 为刺激周期, δ_i 表示神经元的输出脉冲序列, θ_i 为第 i 个脉冲发放对应于第 j 个输入刺激的相位

对于耦合神经网络的符号动力学分析, 其基本原理和单个神经元的符号动力学一致。但是将整个神经网络作为一个动力系统来分析。其取圆映射规则变为, 用任意一个第一级神经元的输入作为系统输入, 最后一级神经元的输出作为系统输出, 也可求得单调的圆映射, 如图 7 所示。在听觉神经系统中测量多普勒效应的各个回路中, 虽然其输出的符号序列不尽相同, 但是其输入、输出之间的映射关系是相同的, 都满足一个良好的单调映射关系。

4 实验结果分析

蝙蝠在捕食过程中寻找昆虫时, 接收到的超声回波的信号夹杂着各种噪声包括周边静止环境的回波、摆动树叶的回波等等。对于一只 CF 型蝙蝠, 当其发射一定频率的超声时, 由于昆虫的飞行和翅膀压迫声波的运动, 其在一定时间内, 接收到的回波信号的频率略大于或小于静止物体反射的回波^[1]。在仿真计算中, 假定蝙蝠听觉神经上周期为 3 ms, 脉冲宽度为 1 ms, 幅度为 20 μA 的脉冲代表蝙蝠接收的回波信号均来自静止的物体, 持续时间为 1 s。当回波信号来自正向或者反向的昆虫

时, 在 100—500 ms 之间内, 听觉神经上的脉冲周期为 2.9995 ms 或 3.0005 ms。其频率随时间变化的示意图如图 2 所示。按照上述神经网络符号动力学规则取不同频率曲线刺激下的神经元输出脉冲的符号序列, 见表 1。为了表达方便, 下文中均令 $P_i = i$ 将符号进行数字化转换。

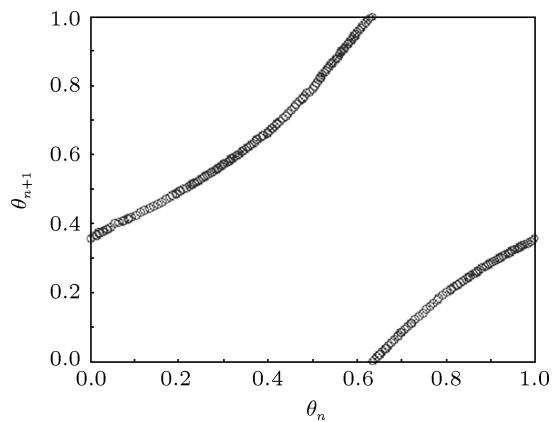


图 7 根据图 3 的神经网络拓扑结构, 其中第一级神经元的输入均为周期 2.5 ms, 脉宽 1 ms, 幅值 20 uA 的输入, 第一级每个耦合神经元之间的相位差为分别为 2.08 ms, 3.12 ms, 2.52 ms, w_i 分别为 0.5, 0.8, 1, 0.6。图中的 θ_n 均为归一化后的相对值

表 1 单神经元无噪声条件下测量 CF 型蝙蝠回波符号序列

刺激周期 /ms	符号序列
2.9995(A)	6 4 5 4 5 5
3.0000(B)	6 4 5 4 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 4 5 5 5
3.0005(C)	6 4 5 4 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5

根据符号动力学的距离公式, A, B 两个轨道之间的距离为 $8/7^{18}$, B, C 两个轨道之间的距离为 $8/7^{14}$ 。可见, 当符号序列的长度大于 18 位时, 神经元对于多普勒信号测量的灵敏度达到 0.017%。当蝙蝠在树丛之间捕食时, 由于树叶的摆动等, 使得蝙蝠接收的回波的频率不那么纯净, 这会导致蝙蝠听觉神经上的脉冲发放不在是一个固定的频率。在仿真过程中, 输入刺激的频率 - 时间曲线上叠加一个均值为 0, 方差为 0.005 ms^2 的白噪声, 如图 8(a) 所示。通过同样的方法得到神经元输出脉冲的符号序列, 见表 2。根据符号动力学的距离公

式, A, B 两个轨道之间的距离为 $8/7^{39}$, B, C 两个轨道之间的距离为 $8/7^{30}$ 。可见, 当符号序列的长度大于 39 位时, 神经元对于多普勒信号测量的灵敏度达到 0.017%。这表明, 用符号动力学分析神经系统的多普勒信号处理具有良好的鲁棒性。由于神经系统检测的动态范围很宽, 对于听神经上不同频率的输入刺激, 同样具有良好的灵敏度。

同样, 用图 3 所表示的两层的神经网络去测量同样的信号。在仿真中, 神经网络中第一层各个神经元的输入均和单神经元回路的输入相同, 两级神经元之间的耦合连接存在 3 ms, 4 ms, 2 ms 的相位

差, 第二级神经元的输入为第一级神经元的输出乘上相应耦合系数的加和, w_i 依次为 0.5, 0.8, 0.7, 0.9. 有符号动力学得到不同输入的符号序列, 见表 3, 表 4. 用两层神经网络测量多普勒信号, 同样具有高灵敏度, 这同时说明了 Edelman 神经系统简并理论的合理性.

对于 FM 型蝙蝠, 其发射的超声波频率随着时间的下降而下降, 用广义圆映射的原理对脉冲序列进行符号化分析. FM 蝙蝠听神经上的脉冲频率, 由于蝙蝠接收的超声频率随着时间的推移而

降低, 所以其听神经上的脉冲频率也随时间下降, 试验中取每个脉冲周期增加 0.0017 ms, 起始周期为 2.6 ms, 刺激的持续时间为 1 s. 并叠加均值为 0, 方差为 0.005 ms^2 的白噪声时, 如图 8(b) 所示. 分别用单个神经元回路和两层神经网络模型对无噪声条件下和白噪声条件下的多普勒信号进行测量.

同样, 在任意改变神经网络中各个神经元之间的连接强度和拓扑结构时, 蝙蝠的听觉神经系统对于多普勒信号的测量在符号空间中还是能够保持良好的单调性.

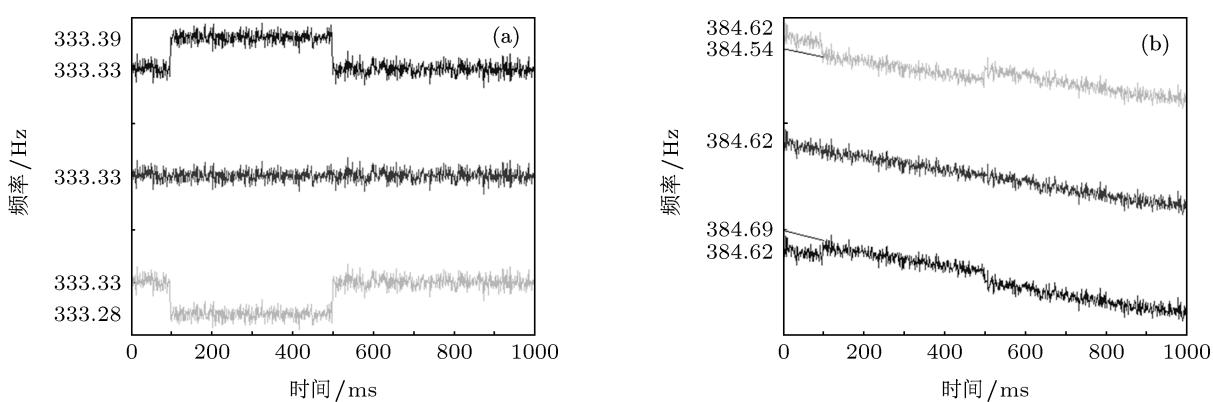


图 8 蝙蝠接收回波叠加均值为 0, 方差为 0.005 ms^2 频域噪声的频率 - 时间示意图 (a) CF 型蝙蝠; (b) FM 型蝙蝠

表 2 单神经元白噪声条件下测量 CF 型蝙蝠回波符号序列

刺激周期 /ms	符号序列
2.9995(A)	6 4 5 4 5 4
3. 0000(B)	6 4 5 4 5 4
3. 0005(C)	6 4 5 4 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 4 5

表 3 两层神经网络无噪声条件下测量 CF 型蝙蝠回波符号序列

刺激周期 /ms	符号序列
2. 9995(A)	7 5
3. 0000(B)	7 5 4 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5
3. 0005(C)	7 5 4 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 4 5

表4 两层神经网络白噪声条件下测量 CF 型蝙蝠回波符号序列

刺激周期 /ms	符号序列
2. 9995(A)	7 5 4 5 4 5 4 5 4 4
3. 0000(B)	7 5 4 5 4 5 4 4 5 4
3. 0005(C)	7 5 4 5 4 5 4 4 4

表5 单神经元无噪声条件下测量 FM 型蝙蝠回波符号序列

刺激周期 /ms	符号序列
2. 5995(A)	6 6 5 6 5 6 5 5 6 5 5 5 6 5 5 5 6 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5
2. 6000(B)	6 6 5 6 5 6 5 5 6 5 5 5 6 5 5 5 6 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5
2. 6005(C)	6 6 5 6 5 6 5 5 6 5 5 5 6 5 5 5 6 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5

表6 单神经元白噪声条件下测量 FM 型蝙蝠回波符号序列

刺激周期 /ms	符号序列
2. 5995(A)	6 6 4 5 4 4 4 4 4 4 4 4 5 4 5 5 4
2. 6000(B)	6 6 4 5 4 4 4 4 4 4 4 4 4 5 4 5 4 4
2. 6005(C)	6 6 4 5 4 4 4 4 4 4 4 4 4 5 4 5 4 4

表7 两层神经网络无噪声条件下测量 FM 型蝙蝠回波符号序列

刺激周期 /ms	符号序列
2. 5995(A)	2 6 6 5 6 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 5 5 6 5 5 5
2. 6000(B)	2 6 6 5 6 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 5 5 6 5
2. 6005(C)	2 6 6 5 6 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 5 5 5 5 5 5 5

表8 两层神经网络白噪声条件下测量 FM 型蝙蝠回波符号序列

刺激周期 /ms	符号序列
2. 5995(A)	2 6 6 5 6 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 5 5
2. 6000(B)	2 6 6 5 6 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 5 5 5 6 5
2. 6005(C)	2 6 6 5 6 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 6 5 5 5 5 5 6

生物神经系统生长的多样性和多变性能从所有层次上反映出来, 多普勒测量系统也不例外。这就是 Edelman 指出的神经网络具有简并性 [13,25–28]。实验虽然只给出了由单个神经元或两级神经元耦合网络组成的回路的多普勒效应测量结果。但像图 3 的多普勒效应测量回路还可以画出很多, 且同样具有单调的圆映射, 可以用符号动力学方分析得到相同的测量结果。而且, 图 3 的神经网络结构也符合简并性特点, 且更接近生物系统。

5 不稳定性讨论

神经系统是一个不稳定的系统 [29,30], 在神经细胞的生命周期中, 其胞外环境在一定的范围内不断的变化, 神经网络之间的连接强度随着学习的过程不断的变化。然而, 生物的神经系统却能在如此不稳定的情况下达到高精度的信号测量。通过神经元的符号动力学分析, 这一个看似矛盾的问题可以很好的被说明。其实, 上述表中列出的符号序列, 都是相对值, 没有绝对意义, 一串符号序列与动力学运动轨道存在着一对多得关系。根据

圆映射的符号动力学理论, 符号空间里通过弹性的标尺来判断各串符号之间的大小关系。当神经细胞外液的钾离子浓度出现变化时, 根据能斯特方程:

$$E_K = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[K]_{\text{out}}}{[K]_{\text{in}}}, \quad (11)$$

钠离子的平衡电位会相应变化。假设附录表中的 H-H 方程参数 E_K 变化 10%, 分别在 $E_K = -74.488 \text{ mV}$ 和 $E_K = -69.685 \text{ mV}$ 时, 用幅值为 $20 \mu\text{A}$, 脉冲宽度为 1 ms , 初始频率为 500 Hz , 后一个脉冲的周期较前一个脉冲的周期增加 0.0017 ms , 用图 3 的两层神经网络进行仿真计算。根据符号动力学得到每个 E_K 对应的不同频率测量的符号序列表。

比较各表的数据可得, 在同一刺激下, 不同的 E_K 对应不同的符号序列, 但是每张表中的单调性还是一样的, 符号序列随着频率的增大而增大, 而且每张表都有相似的频率灵敏度。同样, 对于胞外其他环境参数的变化, 例如钠离子浓度、氯离子浓度和温度及耦合神经网络中的连接强度等, 在符号空间也存在着同样的规律。可见, 利用圆映射的符号动力学去分析神经元的小信号测量具有很好的鲁棒性。

表 9 $E_K = -74.488 \text{ mV}$ 两层神经网络符号序列

刺激周期 /ms	符号序列																							
1.995	8	7	7	7	7	7	7	6	7	7	6	7	7	6	7	6	7	6	7	6	6	7	6	6
2.000	8	7	7	7	7	7	7	6	7	7	6	7	7	6	7	6	7	6	7	6	6	7	6	6
2.005	8	7	7	7	7	7	7	6	7	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	6	7	6

表 10 $E_K = -71.967 \text{ mV}$ 两层神经网络符号序列

刺激周期 /ms	符号序列																							
1.995	8	7	7	7	7	7	7	7	6	7	7	6	7	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	6
2.000	8	7	7	7	7	7	7	7	6	7	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6
2.005	8	7	7	7	7	7	7	7	6	7	7	6	7	7	6	7	6	7	6	7	7	6	7	7

表 11 $E_K = -69.685$ mV 两层神经网络符号序列

刺激周期 /ms	符号序列																							
1. 995	9	7	7	7	6	7	7	7	7	7	6	7	7	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	7
2. 000	8	8	7	6	7	7	7	7	7	7	6	7	7	6	7	7	6	7	6	7	6	7	6	7
2. 005	8	7	7	7	7	7	7	7	7	6	7	7	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6

6 结 论

文献 [14,24,29] 在研究神经信息处理过程中提出了用圆映射和符号动力学的方法研究神经元的信息编码. 但其神经元的符号动力学分析局限于单个神经元的分析, 本研究在此基础上将其扩展到耦合神经网络模型, 将整个网络模型作为一个动力系统进行非线性动力学的分析. 文中分析的图 3 的神经回路只是生物神经系统中存在的最普遍的一个例子, 在改变其神经元之间的连接强度、拓扑结构等情况下, 同样可以得到单调的圆映射. 这使得用符号动力学定量的分析神经系统的信息处理方法的应用范围进一步扩大.

本文采用神经元圆映射和符号动力学来讨论蝙蝠听觉神经系统的复杂环境中多普勒信号处理方法, 并通过计算机仿真验证了其可行性. 通过符号动力学和距离公式来测量神经信号, 其动态范围大. 对于由昆虫的飞行造成蝙蝠超声回波的频移在几百赫兹左右, 蝙蝠耳蜗的机械滤波器是无法分离回波中的多普勒频移信号. 本文研究从听觉神经皮层的神经元出发分析蝙蝠多普勒信号处理, 用圆映射和符号动力学的方法分析神经系统多普勒信号的定量处理过程, 更加接近生理学实际.

生物的神经系统是一个不稳定的系统, 具有对初值敏感的特点, 微小的初值变动, 使系统轨道产生很大的变化, 神经系统就是利用这一特点来实现高灵敏测量. 从距离公式可得, 符号序列的长度越长, 表示系统轨道越长, 则测量的灵敏度就越高.

附录 A

Hodgkin-Huxley 方程:

$$\begin{aligned} C\dot{V} &= I - \bar{g}_K n^4 (V - E_K) - \bar{g}_{Na} m^3 h (V - E_{Na}) \\ &\quad - g_L (V - E_L), \\ \dot{n} &= \alpha_n (V) (1 - n) - \beta_n (V) n, \\ \dot{m} &= \alpha_m (V) (1 - m) - \beta_m (V) m, \\ \dot{h} &= \alpha_h (V) (1 - h) - \beta_h (V) h, \end{aligned}$$

其中

$$\begin{aligned} \alpha_n (V) &= 0.01 \frac{10 - V}{\exp \left(\frac{10 - V}{10} \right) - 1}, \\ \beta_n (V) &= 0.125 \exp \left(- \frac{V}{80} \right), \\ \alpha_m (V) &= 0.1 \frac{25 - V}{\exp \left(\frac{25 - V}{10} \right) - 1}, \\ \beta_m (V) &= 4 \exp \left(- \frac{V}{18} \right), \\ \alpha_h (V) &= 0.07 \exp \left(- \frac{V}{20} \right), \\ \beta_h (V) &= \frac{1}{\exp \left(\frac{30 - V}{10} \right) + 1}. \end{aligned}$$

Hodgkin-Huxley 仿真参数取值

$C/(\mu\text{F}/\text{cm}^2)$	1
$\bar{g}_K/(\text{ms}/\text{cm}^2)$	36
$\bar{g}_{Na}/(\text{ms}/\text{cm}^2)$	120
$g_L/(\text{ms}/\text{cm}^2)$	0.3
E_K/mV	-71.967
E_{Na}/mV	54.98
E_L/mV	-49
$T/^\circ\text{C}$	6.3
V_{rest}/mV	-59.805

- [1] Brock F M 2011 *Science* **333** 528
- [2] Nobuo S 1990 *Scientific American* **262** 60
- [3] Fontaine B, Peremans H 2009 *J. Acoust. Soc. America* **125** 3052
- [4] Sanderson M I, Neretti N, Intrator N, Simmons J A 2003 *J. Acoust. Soc. America* **114** 1648
- [5] Neretti N, Intrator N, Sanderson M I, Simmons J A, Cooper L N 2003 *OCEANS 2003 Proceedings* (San Diego, CA, USA: IEEE Xplore) p604
- [6] Müller R 2003 *Network: Computation in Neural Systems* **14** 595
- [7] O'Neill W E, Nobuo S 1979 *Science* **203** 69
- [8] Long C V, Flint J A, Lepper P A 2010 *J. Acoust. Soc. America* **128** 2238
- [9] Ma X F, Suga N 2009 *J. Neurosci* **29** 4888
- [10] Bear M F, Conors B W, Paradiso M A 2001 *Neuroscience Exploring the Brain* (2nd Ed.) (London: Lippincott Williams & Wilkins Inc) p350–p395
- [11] Nicholls J G, Martin A R, Wallace B G, Fuchs P A 2001 *From Neuron to Brain* (4th Ed) (Sunderland: Sinauer Associates, Inc) p429–442
- [12] Rose J E, Hind J E, Anderson D J, Brugge J F 1971 *Journal of Neurophysiology* **34** 685
- [13] Edelman G M, Gally J A 2001 *The National Academy of Sciences* **98** 13763
- [14] Zhang H, Liu S F, Qian M Q, Tong Q Y 2009 *Acta Phys. Sin* **58** 7322 (in Chinese) [张宏, 刘淑芳, 钱鸣奇, 童勤业 2009 物理学报 **58** 7322]
- [15] Schepers V, Paasche G, Miller J M, Warnecke A, Berkingali N, Lenarz T, Stover T 2009 *Journal of neuroscience research* **87** 1389
- [16] Nayagam B A, Muniak M A, Ryugo D K 2011 *Hearing Research* **278** 2
- [17] Berglund A M, Ryugo D K 1987 *The Journal of Comparative Neurology* **255** 560
- [18] Mo J, Li Y Y, Wei C L, Yang M H, Gu H G, Qu S X, Ren W 2010 *Chinese Phys. B* **19** 080513
- [19] Wang T T, Li W L, Chen Z H, Miao L 2010 *Chinese Phys. B* **19** 076401
- [20] Zhou Z L 1997 *System of Symbolic Dynamics* (Shanghai: Shanghai Scientific and Technological Education Publishing House) (in Chinese) [周作领 1997 符号动力系统 (上海: 上海科技出版社)]
- [21] Zhang Z J, Chen S G 1989 *Acta Phys. Sin.* **38** 1 (in Chinese) [张建忠, 陈式刚 1989 物理学报 **38** 1]
- [22] Zhang W Y, Li J M 2011 *Chin. Phys. B* **20** 030701
- [23] Lakshmanan S, Balasubramaniam P 2011 *Chin. Phys. B* **20** 040204
- [24] Tong Q Y, Qian M Q, Li X, Guo H J, Han X P, Li G, Shen G Y 2006 *Sci. Chin. E* **36** 449 (in Chinese) [童勤业, 钱鸣奇, 郭宏基, 韩晓鹏, 李光, 沈公羽 2006 中国科学 E **36** 449]
- [25] Tononi G, Edelman G M 1998 *Science* **282** 1846
- [26] Edelman G M 1987 *Neural Darwinism* (New York: Basic Books)
- [27] Sporns O, Tononi G, Edelman G M 2000 *Neural Networks* **13** 909
- [28] Cathy J P, Karl J F 2011 *Trends in Cognitive Sciences* **6** 416
- [29] Zhang H, Fang L P, Tong Q Y 2007 *Acta Phys. Sin.* **56** 7339 (in Chinese) [张宏, 方路平, 童勤业 2007 物理学报 **56** 7339]
- [30] Men C, Wang J, Qin Y M, Wei X L, Che Y Q, Deng Bin 2011 *Chin. Phys. B* **20** 128704

A probable explanation for bat's auditory nervous system identifying inserts in the complex surrounding*

Ding Jiong¹⁾ Zhang Hong¹⁾²⁾ Tong Qin-Ye^{1)2)3)†}

1) (*Department of Biomedical Engineering, Zhejiang University, Hangzhou 310027, China*)

2) (*Key Laboratory of Biomedical Engineering of Ministry of Education, Zhejiang University 310027, China*)

3) (*Center of Neural Information Research, Zhejiang University, Hangzhou 310027, China*)

(Received 22 December 2011; revised manuscript received 12 January 2012)

Abstract

The high sensitivity and reliability of the biosonar have attracted many bionic scientists' attention. However, there is no convincing physical model to explain the reasons of the superior performance of biosonar. The main reason is that the neuron coding of the nervous system is still uncertain. Based on the physiological structure of the bat's auditory nervous system, a probable explanation is proposed to discuss the Doppler signal process with the principle of circle maps and symbolic dynamics. Through the computer simulation, the rationality of this method is proved. For the instability of the nervous system, using symbolic dynamics to analyze the mechanism of the neural information processing has high sensitivity and robustness. It is expected that the research of this new explanation will be able to promote the understanding of the biosonar signal processing and its applications.

Keywords: biosonar, circle maps, symbolic dynamics, degeneracy

PACS: 05.45.Tp, 43.80.Ka, 87.15.A-, 87.19.Lt

* Project supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 60871085).

† E-mail: bitong@zju.edu.cn