二维映射神经元模型中频率依赖的随机共振*

汪茂胜†

(安徽师范大学物理系,芜湖 241000) (2008年12月28日收到2009年2月27日收到修改稿)

通过数值模拟方法,研究了在具有稳定次阈值振荡特性的二维映射神经元体系中,噪声对体系非线性动力学的调控作用.通过计算发现了噪声诱导的动作电位和随机共振现象.另外,还研究了体系的控制参数及输入信号的频率对体系动力学的影响,发现了该体系中频率依赖的随机共振现象.

关键词:二维映射神经元模型,次阈值振荡,高斯白噪声,随机共振 PACC:0547,0545,8730C

1.引 言

噪声通常被认为是有害的,因此人们总是力图 减小它的影响. 然而近年来人们在不同学科和领域 里对噪声的理论和实验研究结果表明,在一些非线 性系统中噪声对该系统的一些重要动力学过程的发 生是必要的,其中一个人们所熟知的积极影响就是 噪声作用下的非线性体系的随机共振(stochastic resonance, SR)现象.随机共振是指噪声和信号同时 作用于非线性体系时,输出的信噪比在某一噪声强 度下达到最大^[1]. 随机共振概念最先是由 Benzi 等^[2]在研究周期循环的冰期气候系统时提出来的. 随着研究的进展,随机共振的概念被大大地扩展, 其中不少工作还研究了在无外信号输入条件下的随 机共振问题,并把这一现象称为内信号随机共振 (internal signal stochastic resonance, ISSR)^{3]}. 此外, 2002 年 Pikovsky 等^[4]首先发现了类似于随机共振的 体系尺度共振(system-size resonance, SSR)现象:含有 噪声的耦合非线性体系,存在最佳的耦合单元的数 目,使得体系给出最有序的输出,这也是随机共振 概念的一个重要推广.

神经元是神经系统的基本处理单元,它在产生 动作电位的生物学过程中不可避免地要受到环境中 各种噪声的影响.这些噪声包括细胞膜上离子通道 在不同分子构象间随机转换所带来的膜电导的涨 落,突触前神经元输出电流的变动等.近年来,人 们已在很多神经元模型中研究了噪声对其动力学行 为的影响^[5-8].目前的研究结果已经很好地证实了 噪声能够帮助神经元感受和传递次阈值信号.然 而,对于具有稳定次阈值振荡特性的离散神经元模 型中噪声作用的研究结果还不多见,还有待于人们 的进一步研究.

在本文中,我们采用一个二维映射神经元模型,研究了在噪声调制下该模型的动力学行为.通 过计算机模拟,我们发现噪声可以诱导出神经元的 动作电位,而且输出的膜电位对输入信号频率的线 性响应随噪声强度的增大通过一个极大值,即出现 了随机共振现象.文中还研究了输入信号的频率对 体系动力学的影响,发现体系的随机共振现象出现 与否是与输入信号的频率密切相关的.最后我们根 据该神经元模型的确定性分岔特性,研究了不同的 控制参数对体系动力学行为的调控作用.

2. 模型描述

2002 年, Rulkov^[9]最早提出了二维映射神经元 模型. 当模型中的参数取不同值时,此模型可以模 拟神经元体系的静息(silence)连续神经脉冲 (continuous spikes)和爆发式神经脉冲(bursts of spikes)等不同的动力学行为. 此后,为了使此模型 进一步符合实验中所观察到的神经元的次阈值振荡

^{*}安徽省高校青年教师科研资助计划:批准号: 2008jq1055)和安徽师范大学博士启动基金(批准号: BSQD2007)资助的课题.

[†] E-mail:maosheng@ustc.edu

行为 ,Shilnikov 和 Rulkov^[10]对这个二维映射神经元 模型做了一些修改 ,从而使得这个模型可以产生稳 定的次阈值振荡行为. 修改后的神经元模型仍是用 两个变量描述的二维映射模型 ,其动力学方程为

$$x_{n+1} = f_a(x_n, y_n + \beta),$$
 (1a)

 $y_{n+1} = y_n - \mu (x_n + 1 - \sigma)$, (1b) 这里,下标 n 表示迭代序数; x_n 和 y_n 分别表征了神 经元的膜电位和神经元细胞膜上离子通道的门控离 子(通常指 Ca²⁺)的浓度;参数 α , σ 和 $0 < \mu \ll 1$ 决 定了单个神经元的动力学行为.由于参数 μ 是一个 很小的量,所以 x_n 和 y_n 分别是快速动力学变量和 慢速动力学变量. β 和 σ 描述外部对系统的影响, 也可以表示外界的刺激电流, σ 也常被用来作为控 制单个神经元动力学行为的参量.其中非线性函数 $f_a(x_n, y_n + \beta)$ 是一个分段函数,具体形式如下:

 $f_{\alpha}(x, y + \beta) =$

$$\begin{cases} -\alpha^{2}/4 - \alpha + y + \beta & (x < -1 - \alpha/2), \\ \alpha x + (x + 1)^{2} + y + \beta & (-1 - \alpha/2 \leq x \leq 0), \\ y + 1 + \beta & (0 < x < y + 1 + \beta), \\ -1 & (x \geq y + 1 + \beta). \end{cases}$$

为了了解该体系动力学的全局情况,我们取 σ 为控制参量,画出了该体系的分岔图(图1).根据控 制参数的不同,我们可以将这个分岔图划分为三个 区域,分别对应于体系的不同的动力学行为:静息 (silence)状态、次阈值振荡(subthreshold oscillations) 状态和神经脉冲(spikes)状态.我们这里所作的分 岔图和文献 10 中的图 3 一致,关于此分岔图的产 告书理文献 10 中也有介绍.



图 1 膜电位在时间演化过程中的最大值 x_{max} 和最小值 x_{min} 随 控制参数 σ 的分岔图 $\alpha = 0.99$, $\beta = 0.0$, $\mu = 0.02$

3. 频率依赖的随机共振现象

在神经生物学中随机共振是非常重要的,因为 它有助于我们理解神经系统编码信息过程中噪声的 影响.在生理学的环境中神经元的活动具有多种随 机性,例如热噪声、突触的随机性等,因此噪声的 效应不可忽略.为了模拟噪声对具有次阈值振荡特 性二维映射神经元的动力学的影响,我们在上面的 方程中加入了外界输入信号和噪声项,则动力学方 程变为

$$x_{n+1} = f_{\alpha}(x_n, y_n + \beta) + \xi_n$$
, (3a)

 $y_{n+1} = y_n - \mu (x_n + 1 - \sigma),$ (3b)

这里 $\beta = d \sin(\omega n)$ 描述外部对体系的影响,表示外 界的刺激电流, d 为刺激信号的振幅, ω 为刺激信 号的频率.上式中 ξ_n 是平均值为零, 方差为 S 的 高斯白噪声, S 的大小也表征了噪声的强弱.

首先,我们选取控制参数 $\sigma = -0.0055$,由图 1 可知,此参数位于静息区域.而且我们所取的外界 刺激电流为 $\beta = 0.01 \sin(0.04n)$ 是一个次阈值信号, 即在没有噪声的情况下这一信号不足以触发动作电 位,其他参数与图 1 中保持一致.我们模拟了此时 在不同 *S* 情况下膜电位的时间演化,结果如图 2 所 示.图 2(c)对应的是 lg(*S*) = -4.0 的情况,此时 噪声很弱,我们可以看到膜电位只处于静息水平, 而没有产生动作电位.然而随着噪声强度的增大, 我们就会看到有动作电位的产生(见图 2(a)和



图 2 控制参数 $\sigma = -0.0055$ 时,不同 S 对应的神经元的动力 学演化 d = 0.01, $\omega = 0.04$, 体系的其他参数与图 1 中一致. (a) lg(S) = -1.0, (b) lg(S) = -2.2, (c) lg(S) = -4.0

(b)),而且噪声强度很大时,所产生的动作电位就 很多,但会因为噪声太大而抹去了动作电位序列的 规则性.也就是说动作电位对于外界输入信号的响 应与所受到的噪声强弱有关,噪声很弱时没有响 应,而噪声很大时,响应所产生的动作电位序列则 有着很强的噪声背景,因此存在一个合适的噪声强 度,也就是说存在一个最佳的 *S* 值,使得动作电位 能较好地响应外界的输入信号.

为了定量刻画输出信号对输入的刺激信号的响 应,我们计算了输出信号对输入信号频率 ω 的线性 响应,其定义为

$$Q_{\sin} = \frac{1}{NT} \sum_{n=1}^{NT} 2x_n \sin(\omega n)$$
, (4a)

$$Q_{\cos} = \frac{1}{NT} \sum_{n=1}^{NT} 2x_n \cos(\omega n)$$
, (4b)

$$Q = \sqrt{Q_{\sin}^2 + Q_{\cos}^2}$$
 , (4c)

其中 NT 为神经元的动力学演化迭代的总步数. 这 里 Q 的定义和文献 11,12 中 Q 的定义本质上是一 致的,不同的是本文所用的是离散动力学模型,因 此积分号改成了求和号. 在后面的计算中,我们取 NT = 100000,对每个相同的参数条件计算了 10 次 动力学演化,取其平均 Q 值为最终结果.

首先,我们固定体系的参数为 $\sigma = -0.0055$, d = 0.01, $\alpha = 0.99$, $\mu = 0.02$, 计算了在不同的输入 信号频率下,线性响应Q 随噪声方差S 的变化曲线 (见图 3). 图 3 中的内插图给出了对于 $\omega = 0.01$ 时 O 随 S 的变化曲线的纵轴放大图,要注意的是这里 纵坐标的范围与大图是不同的. 从图 3 可以看出, 对于较低频率的输入信号(例如 $\omega = 0.01$ 及 $\omega =$ 0.04),随着 S 的增大, O 先增大后减小, 也就是说 存在某个中等强度的噪声,使得 ()达到最大值,即 体系对外界输入信号的频率的响应出现了随机共振 现象. 但是, 当输入信号的频率较大时, 我们看到 Q 随着S 的变化, 一开始几乎保持不变, 而当S 达 到某一值后, Q 值则随着S 的变大快速减小, 就没 有再出现随机共振的现象.类似地,我们固定体系 的参数为 $\sigma = -0.0055$, d = 0.01, $\alpha = 0.99$, $\mu =$ 0.02,计算了在不同的S下,线性响应O随输入信 号频率 ω 的变化曲线,如图 4 所示.对于不同的 S,线性响应 O 都随着输入信号频率 ω 的增加而变 大,即体系对较高频率的输入信号响应较好,但随 ω的变化没有出现共振的现象.由此我们可以看出 这里的随机共振现象出现与否是与输入信号的频率

密切相关的,只对较低频率的输入信号噪声可以增



图 3 线性响应 Q 随噪声方差 S 的变化曲线 从下往上各曲线 对应的 ω 分别为 0.01, 0.04, 0.07 和 0.10. 内插图是 $\omega = 0.01$ 时, Q 随 S 的变化曲线



图 4 线性响应 Q 随输入信号频率 ω 的变化曲线

接下来我们研究了在不同的控制参数 σ 下,体 系的线性响应 Q 随噪声方差 S 和输入信号频率 ω 的变化关系.图 5 分别给出了 $\sigma = -0.0055$, -0.0040,-0.0010和0.0010时 Q 值 S 和 ω 变化的 三维图形,其他参数为 d = 0.01, $\alpha = 0.99$, $\mu =$ 0.02.图 5(a)和(b)两个子图极其相似,当 $\sigma =$ -0.0055和 - 0.0040时,对于较低频率的输入信 号,随着噪声方差 S 的变化,体系的线性响应 Q 都 会有一个最大值,也就是出现了随机共振现象,但 是当输入信号频率较大时则不会出现随机共振现 象.因而在这两种控制参数条件下,都可以出现噪 声增强体系对外界输入信号的响应,而且这种随机 共振现象的出现与否和外界输入信号频率 ω 的大 小有很大的关系.而图 5 的(c)和(d)两个子图也极 其相似,但是与前面两种情况不同的是:当 σ = -0.0010 0.0010时,不论外界输入信号频率 ω 大 小如何,都不会有随机共振现象,每一个频率 ω 下, Q 值随 S 的增加开始时变化不大,而后都是逐 渐减小,也就是说此时噪声不会增强体系对外界输 入信号的响应.但是在这两个参数条件下,当 S 较 小时, Q 值随ω的增加会出现一个局域的极大值.



图 5 不同控制参数下线性响应 Q 随噪声方差 S 和输入信号频率 ω 变化的三维图形 (a) $\sigma = -0.0055$, (b) $\sigma = -0.0040$, (c) $\sigma = -0.0010$, (d) $\sigma = 0.0010$

结合该模型的确定性动力学的分岔特性,就可 以较好地定性解释体系所出现的上述频率依赖的随 机共振现象. 如图 1 所示,体系在 $\sigma \approx -0.0050$ 时 发生 Andronov-Hopf 分岔^[10],在这个分岔点附近,随 着 σ 的增加,神经元次阈值振荡的幅度缓慢增加. 而在 $\sigma \approx 0.0$ 时发生类似于 Canard 的现象, 即随着 控制参数的微小变化,振荡的振幅突然增大^[13,14]. 由该体系的分岔特性,我们知道在没有外界输入信 号和噪声的情况下, $\sigma = -0.0055$ 对应于静息区域, $\sigma = 0.0010$ 对应于神经脉冲区域,而 $\sigma = -0.0040$ 和 – 0.0010则都对应于次阈值振荡区域,但是 σ = -0.0040 离靠静息区域较近, σ = -0.0010离神经 脉冲区域较近, 在前面研究中我们所采用的刺激信 号的振幅 d 都是 0.01. 此时, 如果取控制参数在静 息区域,或者虽位于次阈值振荡区域但靠近静息区 域,则较小频率的刺激信号不足以诱导出神经元的 动作电位,但是如果此时再加上噪声,则在信号和

噪声的协同作用下,就会诱导出膜电位的大幅振 荡. 但是, 如果信号的频率较大, 则刺激信号本身 就可以诱导出膜电位的大幅振荡,此时噪声的存在 就会破坏体系对输入信号的线性响应.因而当控制 参数在静息区域,或者虽位于次阈值振荡区域但靠 近静息区域时,体系在噪声环境下对外界输入信号 的响应具有相似的特性,即对较小频率的输入信号 有随机共振的现象,而对于频率较大的输入信号则 不会有随机共振现象发生. 如果取控制参数位于神 经脉冲区域,或者虽位于次阈值振荡区域但靠近神 经脉冲区域,此时即便外界输入信号的频率较小, 在没有噪声情况下,体系也会产生大幅振荡的膜电 位,因而噪声只会破坏体系对输入信号的线性响 应,也就不会再有随机共振现象的发生.由此可 得:体系在噪声作用下对不同频率的信号的选择性 放大作用,是与体系的确定性动力学行为密切相关 的,即体系能否发生频率依赖的随机共振现象对系

统参数的选取有一定要求.

4.结 论

基于 Rulkov 神经元的二维映射模型,我们研究 了具有稳定次阈值振荡特性的离散神经元在噪声环 境中对外界输入信号的响应,进而研究了体系控制 参数的不同对这个体系动力学的影响.我们通过计 算机模拟发现,噪声可以诱导神经元动作电位的产 生.更重要的是当体系处于或靠近静息区域时,对 较低频率的输入信号,体系出现了随机共振.而对 较高频率的输入信号,则不会出现随机共振,也就 是说此条件下没有出现频率依赖的随机共振.但是 当体系处于或靠近神经脉冲区域时,不论输入信号 频率如何,都不会出现噪声增强体系对外界输入信 号的响应.因此体系能否发生频率依赖的随机共振 现象对系统参数取值有一定要求.对于这些现象产 生的机理直到现在我们还不能从数学上解释,但是 神经元体系不可避免地要受到噪声的作用,我们有 理由相信神经元可能通过某种方式利用这种噪声的 积极作用.

- [1] Gammaitoni L, Hänggi P, Jung P, Marchesoni F 1998 Rev. Mod. Phys. 70 223
- [2] Benzi R , Sutera A , Vulpiani A 1981 J. Phys. A 14 L453
- [3] Jiang Y, Zhong S, Xin H 2000 J. Phys. Chem. A 104 8521
- [4] Pikovsky A, Zaikin A, de la Casa M A 2002 Phys. Rev. Lett. 88 050601
- [5] Pikovsky A , Kurths J 1997 Phys. Rev. Lett. 78 775
- $\left[\begin{array}{c} 6 \end{array} \right] \quad Wang \ M$, Hou Z , Xin H 2004 ChemPhysChem 5 1602
- [7] Peng J H, Yu H J 2007 Acta Phys. Sin. 56 4353 (in Chinese)[彭 建华、于洪洁 2007 物理学报 56 4353]
- [8] Song Y , Zhao T J , Liu J W , Wang X Q , Zhan Y 2006 Acta Phys.

Sin. 55 4020 (in Chinese)[宋 杨、赵同军、刘金伟、王向群、 展 永 2006 物理学报 55 4020]

- [9] Rulkov N F 2002 Phys. Rev. E 65 041922
- [10] Shilnikov A L , Rulkov N F 2004 Phys. Lett. A 328 177
- [11] Volkov E I , Ullner E , Zaikin A A , Kurths J 2003 Phys. Rev. E 68 026214
- [12] Zaikin A A, García-Ojalvo J, Schimansky-Geier L, Kurths J 2002 Phys. Rev. Lett. 88 010601
- [13] Rotstein H G , Korpell N , Zhabotinsky A M , Epstein I R 2003 J. Chem. Phys. 119 8824
- [14] Bar-Eli K , Brons M 1990 J. Chem. Phys. 94 7170

Frequency-dependent stochastic resonance in a two-dimensional neural map *

Wang Mao-Sheng[†]

(Department of Physics , Anhui Normal University , Wuhu 241000 , China) (Received 28 December 2008 ; revised manuscript received 27 February 2009)

Abstract

The effect of noise on a two-dimensional neural map with stable subthreshold oscillations is investigated by numerical simulation. It is found that noise can induce action potential and stochastic resonance. Furthermore, the influences of control parameter and input signal frequency on the dynamics of the system are also studied. Only when the parameters are chosen in or near to the regime of silence, we can observe the frequency-dependent stochastic resonance phenomenon.

Keywords : two-dimensional neural map , subthreshold oscillations , Gaussian white noise , stochastic resonance PACC : 0547 , 0545 , 8730C

^{*} Project supported by the Sustentation Fund for Young Teachers in Colleges and Universities of Anhui Province, China (Grant No. 2008jq1055) and the Starting Fund for Doctor of Auhui Normal University, China (Grant No. BSQD2007).

[†] E-mail: maosheng@ustc.edu