

突触噪声作用下的 IF 阈值神经元模型的随机共振*

焦贤发¹ 王俊琦¹ 王如彬²

(1. 合肥工业大学 数学学院, 合肥 230009) (2. 华东理工大学信息科学与工程学院认知神经动力学研究所, 上海 200237)

摘要 基于带阈值的积分放电模型研究了神经元在突触递质噪声和周期信号驱动下的随机共振现象. 利用平均法得到系统输出幅值增益的精确表达式, 考察了输出幅值增益与信号频率、噪声强度、相关时间及非对称度的关系. 发现输出幅值增益随着这些参量的演化曲线在一定条件下呈非单调的, 这些都表明在突触递质噪声和周期信号驱动下的神经发放确实存在随机共振现象.

关键词 随机共振, 噪声, 积分放电模型, 输出幅值增益

引言

随机共振的本质是在噪声和周期信号的共同驱动下, 系统产生的一种协同效应. 传统的随机共振一般表现为信噪比或系统输出幅值增益随噪声强度的非单调变化. 从广义的角度来看, 随机共振是指在有噪声的系统中, 系统输出的信噪比或幅值增益随输入信号频率、噪声强度及相关时间等参量的变化曲线呈现非单调性^[1].

近年来, 噪声对神经动力学系统的影响无论是在理论上还是在实验中都得到广泛的研究^[2-13]. 在神经信息处理方面, 由于神经元的电活动具有非线性阈值特性, 并且在内外噪声环境中能感受各种外界刺激, 因此, 神经系统具有产生随机共振现象的条件, 一旦刺激足够强烈, 使得神经元膜电位达到阈值, 系统就会产生脉冲放电现象. 积分放电 (integrate-and-fire) 模型, 简称 IF 模型, 它是研究神经元膜电位演化常用的一种简化模型, 相对于真实的生物神经元而言, 虽然它相当简化, 但是已能描述动作电位的基本特性, 故常常由此模型来探究神经系统动力学. 一般而言, 神经系统的噪声来源于离子通道噪声^[5-9] 和突触递质噪声^[10-11]. 自从引入随机共振概念以来, 大量的研究集中在周期信号与离子通道噪声 (通常视为加性噪声) 的协同作用上, Bulsara 等考虑的神经模型可以看成是在弱周期信号刺激下的带有漂移的维纳过程, 通过解 Fokker-Planck (FPK) 方程得到了这一模型的首达时密度

函数, 也就是神经生理学中的峰电位时间间隔分布 (interspike interval histogram), 并在此基础上得到了平均首达时和信噪比, 分别从这两个指标观察到共振现象^[5]. Bulsara 等又进一步研究了漏电 IF 模型, 它更接近神经元的电生理特性, 并用两个近似模型分别得到首达时密度函数和平均首达时, 从首达时分布图和平均首达时随信号频率的演化曲线分析了随机共振现象^[6]. 又由于神经元通过动作电位传递信号, 所以又有一部分学者将神经元所受到的刺激视为随机点序列, 如 Long 等研究了 IF 模型在由随机点序列所表达的信号与噪声共同作用下的随机共振现象, 此时即使是将随机点序列的强度视为常值, 依然无法得到首达时概率密度的解析解, 从而不能进一步得到输出信号信噪比的解析式, 但是可以通过数值模拟发现, 信噪比随噪声强度的演化曲线呈单峰结构, 故而揭示了随机共振现象的发生^[11].

本文考虑将突触递质噪声视为乘性噪声, 基于阈值 IF 神经元模型研究神经系统在突触噪声作用下对周期输入的响应, 并且从输出幅值增益的角度考察广义随机共振现象.

1 数学模型

本文考虑的神经元积分放电模型是由以下朗之万方程描述:

$$\begin{cases} \dot{v} = -\lambda V(t) + \mu + \xi(t)V(t) + a \cos \omega t \\ V(t) < V_{th} \\ V(t^+) = V_r, \quad V(t) = V_{th} \end{cases} \quad (1)$$

$$V(t) = V_{th} \quad (2)$$

其中, $V(t)$ 表示膜电位, V_{th} 表示阈值电位, λ 表示衰减系数, 控制着膜电位到静息电位 V_r 的衰减速度. μ 是漂移项, 不妨令 μ 为正漂移. 噪声项 $\xi(t)$ 代表突触递质噪声, 将其视为非对称的二值噪声, 有 0 和 E 两个取值, 其中 $E > 0$. 若突前神经元无递质释放, 也就无递质噪声, 取其值为 0, 若突前神经元释放若干递质, 取其值为 E . 令 $N = E - 0$, 表示噪声 $\xi(t)$ 的非对称度. $\xi(t)$ 的统计特性满足 $\langle \xi(t) \rangle$, $\langle \xi(t)\xi(s) \rangle = D \exp[-\lambda_1 |t - s|]$, D 为噪声强度, $\lambda_1 = \frac{1}{\tau_1}$, τ_1 是噪声的相关时间. a 表示输入信号的振幅, ω 表示输入信号的频率. 当膜电位 $V(t) < V_{th}$ 时, 膜电位的演化方程是(1)式, 可以看成是膜电位在信号、噪声、漂移的共同作用下, 在放电阈值周围游弋; 在方程(2)中, 时间 t 的右上方“+”表示动作电位的瞬时性, 表明一旦膜电位达到阈值, 即刻发放动作电位, 随后膜电位迅速回复到静息电位.

2 神经元输出幅值增益

对(1)式作平均, 得到关于一阶矩的微分方程

$$\frac{d \langle V(t) \rangle}{dt} = -\lambda \langle V(t) \rangle + \mu + \langle \xi(t)V(t) \rangle + a \cos \omega t \quad (3)$$

对于关联函数, 利用 Shapiro - Loginov 公式^[1,12]可得

$$\frac{d \langle \xi(t)V(t) \rangle}{dt} = \langle \xi(t) \frac{dV(t)}{dt} \rangle - \lambda_1 \langle \xi(t)V(t) \rangle \quad (4)$$

将(1)式乘以 $\xi(t)$, 然后作平均, 得到

$$\langle \xi(t) \frac{dV(t)}{dt} \rangle = -\lambda_1 \langle \xi(t)V(t) \rangle + \langle \xi^2(t)V(t) \rangle \quad (5)$$

对于高阶关联函数 $\langle \xi^2(t)V(t) \rangle$, 对其进行解耦, 利用分段噪声的性质, 可得

$$\langle \xi^2(t)V(t) \rangle = D \langle V(t) \rangle + N \langle \xi^2(t)V(t) \rangle \quad (6)$$

将(5),(6)代入(4)式可得

$$\frac{d \langle \xi(t)V(t) \rangle}{dt} = -(\lambda + \lambda_1 - N) \langle \xi(t)V(t) \rangle + D \langle V(t) \rangle \quad (7)$$

(2),(7)式是关于 $\langle V(t) \rangle$, $\langle \xi(t)V(t) \rangle$ 的微分方程组, 化作二阶微分方程可以表示为

$$\frac{d^2 \langle V(t) \rangle}{dt^2} + (2\lambda + \lambda_1 - N) \frac{d \langle V(t) \rangle}{dt} +$$

$$(\lambda^2 + \lambda\lambda_1 - \lambda N - D) \langle V(t) \rangle = \mu(\lambda + \lambda_1 - N) - a\omega \sin \omega t + a(\lambda - \lambda_1 - N) \cos \omega t \quad (8)$$

求解方程(8), 得到如下形式的解

$$\langle V(t) \rangle = \langle V(t) \rangle_0 + \langle V(t) \rangle_{output} \quad (9)$$

这里

$$\langle V(t) \rangle_0 = \frac{\mu(f_1 - \lambda)}{f_2} \quad (10)$$

$$\langle V(t) \rangle_{output} = A \sin(\omega t + \varphi) \quad (11)$$

式中

$$A = \frac{\{[a(f_1 - \lambda)f_4 + a\omega f_3]^2 + [a(f_1 - \lambda)f_3 - a\omega f_4]^2\}^{\frac{1}{2}}}{f_3^2 + f_4^2} \quad (12)$$

$$\varphi = \arctan \frac{a(f_1 - \lambda)f_4 + a\omega f_3}{a(f_1 - \lambda)f_3 + a\omega f_4} \quad (13)$$

其中

$$f_1 = 2\lambda + \lambda_1 - N \quad (14)$$

$$f_2 = \lambda^2 + \lambda\lambda_1 - \lambda N - D \quad (15)$$

$$f_3 = \omega(2\lambda + \lambda_1 - N) \quad (16)$$

$$f_4 = \lambda^2 + \lambda\lambda_1 - \lambda N - D - \omega^2 \quad (17)$$

系统输出幅值增益为

$$G = \frac{A}{a} = \frac{\{[(f_1 - \lambda)f_4 + \omega f_3]^2 + [(f_1 - \lambda)f_3 - \omega f_4]^2\}^{\frac{1}{2}}}{f_3^2 + f_4^2} \quad (18)$$

3 数值模拟

下面利用系统输出幅值增益的表达式(18), 考察系统输出幅值增益受信号和噪声的影响.

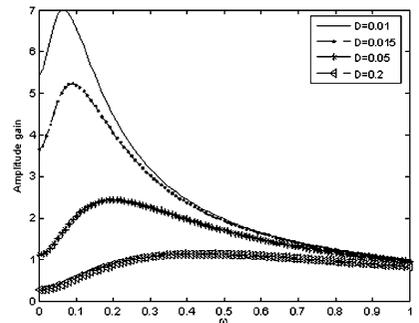


图1 输出幅值增益 G 随驱动频率 ω 的变化, 其它参数为: $\lambda = 0.00575, N = 0.1, \lambda_1 = 0.05$

Fig. 1 The evolution of the amplitude gain with regard to the input frequency according to different intensity, other parameters:

$$\lambda = 0.00575, N = 0.1, \lambda_1 = 0.05$$

当 $\lambda = 0.00575, N = 0.1, \lambda_1 = 0.05, D = 0.01, 0.015, 0.05, 0.2$ 时, 输出幅值增益 G 随输入信号

频率 ω 的变化如图 1 所示. 从图 1 可以看出, 随着输入信号频率 ω 的增大, 输出幅值增益 G 逐渐增大, 达到一个最大值时, 开始单调减小, 即 G 的变化呈单峰曲线, 而随着突触递质噪声强度 D 的增大, 峰值逐渐减小并且向右移, 峰型也渐渐平缓. 这表明, 神经系统在输入信号和噪声的共同作用下, 即当噪声强度给定时, 信号频率达到某一值时, 出现共振现象, 并且不同强度的突触递质噪声对幅值增益的影响不同, 噪声强度的增大会使增益减小, 并且对信号频率的要求增强, 使得共振延后出现.

当 $\lambda = 0.00575, N = 0.1, D = 0.015, \lambda_1 = 0.05, 0.1, 0.2, 5$ 时, 输出幅值增益 G 随输入信号频率 ω 的变化如图 2 所示. 随着信号频率 ω 的增大, 输出幅值增益 G 的变化呈单峰曲线, 就每一给定的 λ_1 而言, 当信号频率达到某一临界值时, 幅值增益最大, 神经元系统出现了共振现象 (如图 2a - 2c); 而当噪声相关时间 λ_1 超过 0.2 时, 共振现象消失了 (如图 2d). 同时, 可以看出随着噪声相关时间 λ_1 在有限范围内的变化, 峰值先减小后增大, 并且先右移再左移, 峰型愈发尖锐. 这表明, 在神经元系统中, 噪声相关时间 λ_1 在一定范围内的增大会使增益先减小后增大, 并且能使共振延后或提前出现.

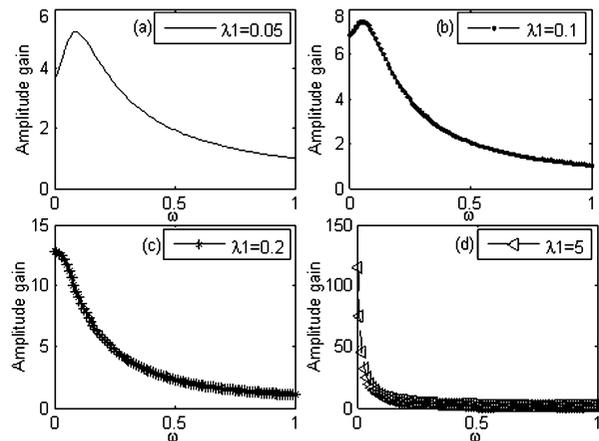


图2 输出幅值增益 G 随驱动频率 ω 的变化, 其它参数为: $\lambda = 0.00575, N = 0.1, D = 0.015$

Fig. 2 The evolution of the amplitude gain with regard to the input frequency according to different correlation time, other parameters: $\lambda = 0.00575, N = 0.1, D = 0.015$

当 $\lambda = 0.00575, \lambda_1 = 0.05, D = 0.015, N = 0, 0.2, 0.4, 1$ 时, 输出幅值增益 G 随输入信号频率的变化如图 3 所示. 随着信号频率的增大, 输出幅值增益 G 的变化也呈单峰曲线, 在非对称度 N 从 0 到 0.2 时, 当信号频率达到某一临界值时, 幅值增益最大,

神经系统出现了共振现象 (如图 3a 和 3b); 而当噪声非对称度 N 超过 0.2 时, 共振现象消失了 (如图 3c 和 3d). 并且随着噪声非对称度 N 在有限范围内的增大, 峰值也随之增大, 并且出现峰值的位点向左偏移, 峰型更尖锐. 这表明, 在神经系统中, 噪声非对称度 N 在一定范围内的增大会使增益增大, 并且能使共振提前出现, 并使得共振的时间更加短暂.

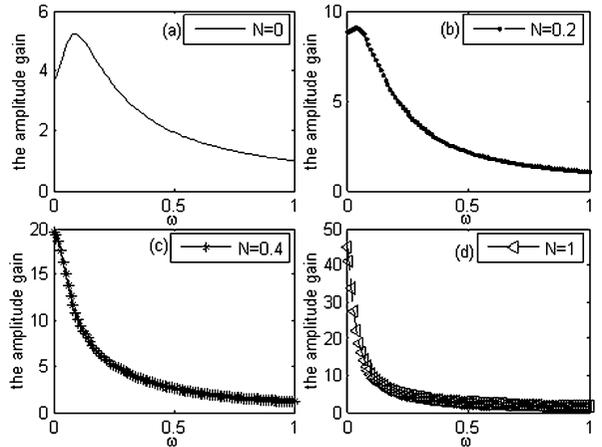


图3 输出幅值增益 G 随驱动频率 ω 的变化, 其它参数为: $\lambda = 0.00575, \lambda_1 = 0.05, D = 0.015$

Fig. 3 The evolution of the amplitude gain with regard to the input frequency according to different asymmetry of the synaptic noise, other parameters: $\lambda = 0.00575, \lambda_1 = 0.05, D = 0.015$

4 结论

由神经生物学的知识可知, 神经元动作电位的发放不仅与刺激有关, 还与神经递质的随机释放有关. 本文利用突触递质噪声背景下受到周期信号驱动神经元 IF 模型分析了神经元动力系统随机共振现象. 利用平均法解得神经元膜电位的一阶矩, 进而得到系统输出的幅值增益. 正如图 1-3 所示, 对于突触递质噪声的不同强度、相关时间和非对称度, 神经元系统的输出幅值增益随信号频率的演化曲线均呈单峰结构, 出现了最大值, 揭示了随机共振现象的发生. 同时, 不同强度的突触递质噪声对幅值增益的影响不同, 噪声强度的增大会使增益减小, 并且能使共振延后出现 (如图 1); 噪声相关时间 λ_1 在一定范围内的增大会使增益先减小后增大, 并且能使共振延后或提前出现 (如图 2); 噪声非对称度 N 在一定范围内的增大会使增益增大, 并且能使共振提前出现, 并使得共振的时间更加短暂 (如图 3). 总体而言, 通过数值模拟反映了信号频率与递质噪声的参量达到某种匹配时, 产生随机共振现象, 那么,

通过调节信号频率与内部噪声各参量值,我们可以在一定的范围内实现对神经元系统的随机共振进行必要的控制. 本文的结论对在噪声影响下的神经元动力学研究有一定的理论和临床意义.

参 考 文 献

- 1 V Berdichevsky, M Gitterman. Stochastic resonance in linear systems subject to multiplicative and additive noise. *Phys Rev E*, 1999, 60: 1494 ~ 1499
- 2 L Gammaitoni, P Hanggi, P Jung, F Marchesoni. Stochastic resonance. *Revs of Mod Phys*, 1998, 70: 223 ~ 283
- 3 J K Douglass, L Wilkens, E Pantazelou, F Moss. Noise enhancement of information transfer in crayfish mechanoreceptors by stochastic resonance. *Nature*, 1993, 365: 337 ~ 340
- 4 F Jaramillo, K Wiesenfeld. Physiological noise level enhances mechano-electrical transduction in hair cells. *Chaos, Solutions and Fractals*, 2000, 11: 1869 ~ 1874
- 5 A R Bulsara, S Lowen, C Rees. Cooperative behavior in the periodically modulated Wiener process: Noise-induced complexity in a model neuron. *Phys Rev E*, 1994, 49: 4989 ~ 5000
- 6 A R Bulsara, T C Elston, C R Doering, S B Lowen, K Lindenberg. Cooperative behavior in periodically driven noisy integrate-and-fire models of neuronal dynamics. *Phys Rev E*, 1996, 53: 3958 ~ 3969
- 7 T Shimokawa, K Pakdaman, S Sato. Time-scale matching in the response of a leaky integrate-and-fire neuron model to periodic stimulus with additive noise. *Phys Rev E*, 1999, 59: 3427 ~ 3443
- 8 Yang Y M, Xu J X, Xie Y. A further insight into stochastic resonance in an integrate-and-fire neuron with noisy periodic input. *Chaos, Solutions and Fractals*, 2005, 25: 165 ~ 170
- 9 B Lindner, J Garcia-Ojalbo, A Neiman, L Schimansky-Geier. Effects of noise in excitable systems. *Physics Reports*, 2004, 392: 321 ~ 424
- 10 B Brunel, F S Chance, N Fourcaud, L F Abbott. Effects of synaptic noise and filtering on the frequency response of spiking neurons. *Phys Rev Lett*, 2001, 86: 2186 ~ 2189
- 11 Long Z C, Qin Y G. Stochastic resonance driven by time-modulated neurotransmitter random point trains. *Phys Rev Lett*, 2003, 91: 2081031
- 12 Li J H, Han Y X. Phenomenon of stochastic resonance caused by multiplicative asymmetric dichotomous noise. *Phys Rev E*, 2006, 74: 051151
- 13 王青云, 陆启韶. 噪声在慢系统中的随机 Chay 神经元模型的自共振. *动力学与控制学报*, 2004, 2(3): 85 ~ 89 (Wang Qingyun, Lu Qishao. Coherent resonance in the stochastic chay neuron model in slow dynamics with white noise. *Journal of Dynamics and Control*, 2004, 2(3): 85 ~ 89 (in Chinese))

STOCHASTIC RESONANCE OF AN INTEGRATE-AND-FIRE NEURON MODEL WITH THRESHOLD DRIVEN BY SYNAPTIC NOISE*

Jiao Xianfa¹ Wang Junqi¹ Wang Rubin²

(1. School of Mathematics, Hefei University of Technology, Hefei 230009, China)

(2. Institute for Cognitive Neurodynamics, School of Information Science and Engineering, East China University of Science and Technology, Shanghai 200237, China)

Abstract Stochastic Resonance (SR) of an integrate-and-fire neuron model with threshold subject to synaptic noise and input signal was investigated. The amplitude gain of the output signal was obtained by the method of average. Numerical simulation shows that the evolution of the amplitude gain with regard to the input frequency is nonmonotonous in different intensity, correlation time and asymmetry of the synaptic noise. Those show that SR occurs during neuronal spiking driven by synaptic noise and period input.

Key words stochastic resonance, noise, integrate-and-fire model, amplitude gain