



生物神经系统的编码特性和小世界特性

谢彬 刘深泉 李炎烽 陈树春

(华南理工大学理学院, 应用数学系, 广东 广州 510640)

摘要: 本文主要研究视网膜神经系统和七鳃鳗脊椎神经系统的电位发放特性和网络特性, 首先利用抑制神经系统的 WinnerLess Competition(WLC) 模型, 分析视网膜和七鳃鳗脊椎神经系统的电位发放, 得到视网膜神经元和脊椎神经元的电位发放模式, 然后利用 Watts-Strogatz 小世界网络的特性, 分析两个生物神经系统的群集系数和特征路长, 说明这些生物系统神经元之间的信息传递具有小世界网络的特性.

关键词: 小世界模型; 视网膜; 七鳃鳗; 群集系数; 特征路长

中图分类号: Q612; O29

MR 分类号: 92B20; 68U20

文献标识码: A

文章编号: 1001-9626(2009)03-0507-06

0 引言

动物神经系统中的神经元相互连接组成生物神经系统. 神经系统中具有明确意义的电信号是细胞动作电位, 细胞动作电位的静息和发放携带神经元的基本信息, 反映大脑神经系统的编码规律^[1]. 该神经系统的研究, 不仅需要非线性动力学的理论来分析, 得到生物系统刺激、响应的内在规律, 而且需要分析神经系统的信息传递效率. 本文首先用 WinnerLess Competition (WLC) 模型, 研究视网膜神经系统和脊椎神经元的电位发放模式, 然后利用小世界网络的群集系数和特征路长特性, 分析视网膜神经系统和七鳃鳗脊椎神经系统的网络效率, 研究他们的网络特性.

1 神经系统的 WLC 模型和 W-S 小世界网络

单个神经元的动作电位可以用经典的 FitzHugh-Nagumo 描述, 具有抑制连接的神经元网络结构可用如下 WLC 模型描述^[2]:

$$\begin{cases} \tau_1 \frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) - \frac{1}{3}x_i^3(t) - y_i(t) - z_i(t)[x_i(t) - v] + 0.35 + S_i, \\ \frac{dy_i(t)}{dt} = x_i(t) - by_i(t) + a, \\ \tau_2 \frac{dz_i(t)}{dt} = \sum_j g_{ji}G[x_j(t)] - z_i(t), \end{cases} \quad (1)$$

收稿日期: 2008-06-29

作者简介: 谢彬 (1983-), 男, 广东人, 硕士.

E-mail: xiebin1983926@163.com

其中, 方程 (1) 模拟神经系统中第 i 神经元的电位发放, $x_i(t)$ 代表第 i 个神经元的膜电位, $y_i(t)$ 表示恢复变量, $z_i(t)$ 表示元的突触抑制影响, g_{ji} 表示突触连接强度: 如果第 j 个神经元抑制第 i 个神经元, 取 $g_{ji} = 2$, 否则, $g_{ji} = 0$, $S_i \geq 0$ 表示对第 i 个神经元的刺激, 用单位阶跃函数 $G(x) = 0, x \leq 0, G(x) = 1, x > 0$ 模拟神经元突触间的相互联接. WLC 描述了神经系统中神经元的电位发放, 并给出神经元之间的相互抑制关系, 它理论刻画了抑制神经系统信息传递的空间编码和时间编码.

神经元构成的神经网络是具体的网络模型, 对 Watts-Stroagtz(W-S) 的小世界模型^[3], 为刻画网络的小世界特性, 需要使用两个具有统计学性质的参数: 群集系数 C 和特征路长 L . 群集系数 C 描述网络中所有节点局部群集系数的均值, 其定义式为

$$C = \frac{1}{n} \sum_v c_v \quad v = 1, 2, 3 \dots n, \quad (2)$$

其中, n 表示网络节点数, v 表示节点序号, c_v 表示节点 v 的局部群集系数, 具体为

$$c_v = \frac{e_v}{k_v(k_v - 1)/2} \quad v = 1, 2, 3 \dots n, \quad (3)$$

k_v 表示网络中和 v 相连的节点数, e_v 表示由这 k_v 点组成的子图所具有的边的数目, 对网络来说, 群集系数 C 描述的是网络的局部特性, 即节点及其邻居间的紧凑程度. 特征路长 L : 任意两节点间最短路平均经过的边的数目, 其定义式为

$$L = \frac{1}{\frac{1}{2}n(n+1)} \sum_{i \geq j} d_{ij} \quad i, j = 1, 2, 3 \dots n, \quad (4)$$

其中, n 表示网络节点数, i, j 表示节点序号, d_{ij} 表示 i, j 两点间最短路所经过的边的数目. 特征路长 L 描述的是网络的全局特性, 即节点间通讯的快捷程度.

对这些网络计算群集系数 C 和特征路长 L 这两个值, 并分别与同规模及平均度数的随机网络(Random Network)的计算进行比较, 得到具有小世界特性的网络特征路长 L 虽然与对应的同规模及平均度数的随机网络 L_{Random} 具有可比性, 但其群集系数 C 比后者的 L_{Random} 大上许多, 甚至相差若干数量级. 在基于这个事实, W-S 提出小世界模型: 一个网络 ($n \geq k \geq l_n n \geq 1$) 具有小世界特性, 如果它具有如下关系:

$$\begin{cases} C \gg C_{Random}, \\ L \geq L_{Radnom}. \end{cases} \quad (5)$$

在 W-S 模型中, n 表示网络节点数, k 表示网络中节点的平均度数, C_{Random} 表示同规模及平均度数的随机网的群集系数, 且 $C_{Random} \sim \frac{k}{n}$. L_{Random} 表示同规模及平均度数的随机网的特征路长, $L_{Random} \sim \frac{l_n n}{l_n k}$.

下面利用 WLC 模型和 W-S 小世界模型特性, 分析视网膜和七鳃鳗生物神经系统, 研究他们的电位发放特性和小世界网络特性.

2 视网膜和七鳃鳗的网络结构特性

(1) 视网膜，人的眼球由眼球壁和内容物组成，眼球壁由外向内可以分为外膜、中膜和内膜三层。内膜即视网膜，由前向后分为虹膜部、睫状体部和视部。其中，虹膜部和睫状体部无感光细胞，所以又称视网膜盲部；而视部则是视网膜的感光部分。视部在结构上分两层，外层由含大量色素的单层上皮组成；内层由感光细胞(视锥细胞和视杆细胞)和多种神经细胞(双极细胞、水平细胞和神经节细胞)组成，视网膜神经元结构图和局部简化结构如下图 1。

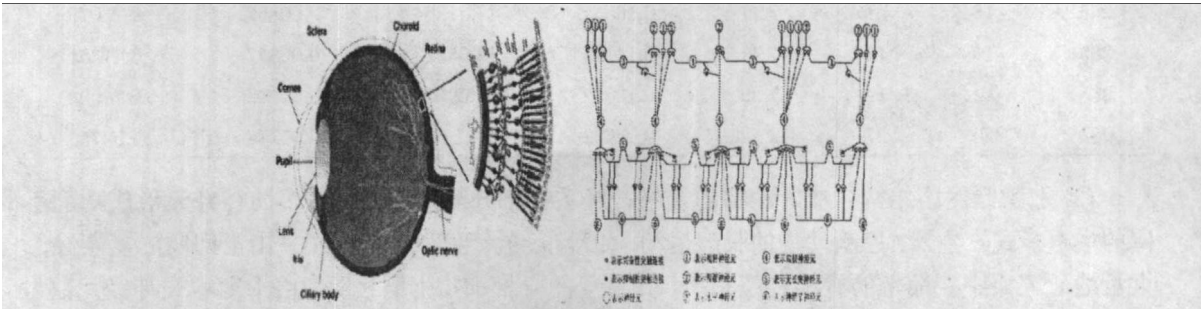


图 1 视网膜神经结构和神经元结构图

对上面视网膜神经网络结构，通过 WLC 模型计算后得到的结果如下：

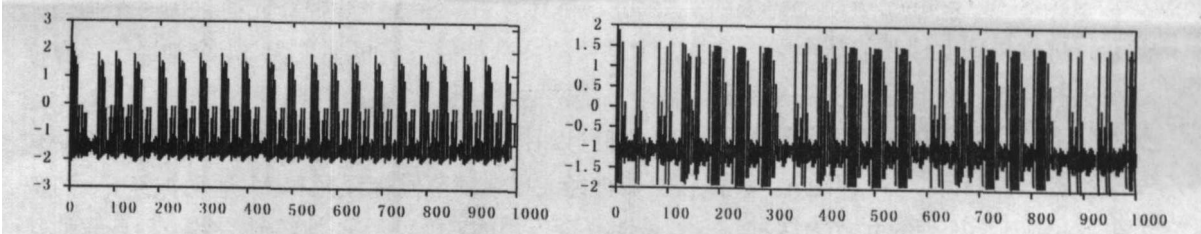


图 2 视网膜神经元的电位发放图

该发放图显示神经元动作电位的静息和发放，不仅内涵神经元的信息传递，而且神经元的发放结果对外界刺激什么敏感，显示丰富的响应模式。更深入的理论分析需要利用神经元的房室模型和突触连接，具体参考文献。现将视网膜作为一个网络来对待，假设其中某个局部网络的节点数为 n ，含有双极细胞数为 n_b ，和每个双极细胞相连的感光细胞数为 n_r ，现取 $n = 285$ ，对此局部视网膜网络，计算其群集系数 $C_{L,r}$ 和特征路长 $L_{L,r}$ ，所得结果和同规模及平均度数 k 的随机网络的两个对应参数相比较见表 1。

从计算结果可以得到：与视网膜规模相同的局部网络，它们虽然在内部构成(双极细胞数目，感光细胞数目)上存在着差别，但是和与之同规模及平均度数的随机网络对比后发现，根据 W-S 小世界模型条件，这些局部视网膜网络均具有小世界特性，能够完成信息的快速传递，这在一定程度上可以说明眼睛是人体最敏感、敏捷的器官之一。

此外，视网膜上规模相同的局部网络，由于它们在内部构成上的不同，造成它们在 $L_{L,r}$ 值上存在差异，从而可以在网络效率(即信息传递)方面对它们进行进一步的比较。例如从表 1 可以发现，相同规模的局部网络，有的双极细胞较多，而每个双极细胞连接的感光细胞较少(扩展型网络)；有的双极细胞较少，但是每个双极细胞连接的感光细胞较多(紧缩型网络)。前者

的 $L_{l,r}$ 值比后者的 $L_{l,r}$ 值大, 可见扩展型网络的网络效率不如紧缩型网络. 换言之, 损伤后者对视觉系统造成的影响将更加严重.

表 1 视部上局部网络的群集系数和特征路长
Table 1 The Clustering Coefficient and Characteristic Length of Local Retina Network

n	n_b	n_r	k	$C_{l,r}$	$L_{l,r}$	C_{Random}	L_{Random}
285	32	4	2.86	0.29749	22.14597	0.01005	5.37347
285	24	7	2.64	0.21838	17.10413	0.00926	5.82582
285	18	11	2.47	0.16041	13.31864	0.00867	6.25075
285	16	13	2.41	0.14129	12.05523	0.00847	6.41381
285	12	19	2.30	0.10332	9.52371	0.00808	6.78023
285	9	27	2.22	0.07502	7.61683	0.00778	7.09755

(2) 七鳃鳗网络结构, 哺乳动物的脊椎神经系统十分复杂, 数量重多的神经元形成功能不同的中枢模式发生器, 控制动物的肌肉运动, 如漫步, 行走和快跑等形式. 由于问题的复杂性, 大量的研究集中在简单的脊椎神经系统, 如低等的脊椎动物七鳃鳗等, 由于七鳃鳗神经元数量相对于哺乳动物少得多, 运动性质的实验研究相对容易. 因此, 很多文献选取七鳃鳗神经系统作为研究游泳运动的出发点. 讨论外界刺激对脊椎神经系统中神经元的影响等.

根据 Sten Grillner 等对七鳃鳗的实验 [5], 将具有相同特性一簇神经元简化为一个神经元表示, 可以得到七鳃鳗的简化网络结构, 七鳃鳗的头部神经系统可抽象为 14 个神经元, 脊椎系统的神经系统包含重复的简单回路. 整个系统网络中只包含兴奋和抑制两种连接关系, 七鳃鳗神经系统中的兴奋以谷氨酸为神经递质, 抑制以甘氨酸为神经递质连接神经元, 神经系统包括 RS(脑干神经元), SR 神经元(牵张感受器神经元), 脊髓节段神经元和 M(运动神经元) 四部分组成, 其中 SR 神经元分为两种: 一种是起兴奋作用的 SR 表示 E 神经元, 另一种是起抑制作用的 SR 表示 I 神经元, CPG(中枢节律产生器) 由 E, I 和 C 神经元组成, 由这三类神经元产生运动节律, 其中 E 为兴奋的中间神经元, L 和 I 为两种起抑制作用的中间神经元; L 只对同侧的 I 神经元起抑制作用, 而 I 神经元对对侧的节段神经元产生抑制作用, M 包含在一个脊椎节段内, CPG 通过产生运动节律输出到 M, M 自身不产生节律, 只起节律输出的功能, 控制肌肉运动, 产生游泳运动, 塑造了各种运动模式, 下面阐明各部分神经元的相互转化. 其中头部神经系统如图 3 左图, 脊椎系统的神经元结构如图 3 右图:

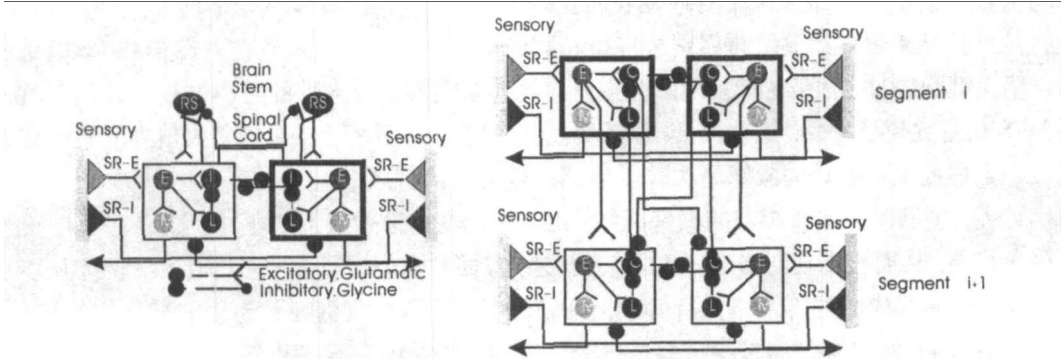


图 3 七鳃鳗头部和脊椎神经系统简化图

同样利用抑制神经系统 WLC 模型，分析七鳃鳗神经系统中神经元的电位发放，这里只选取七鳃鳗头部系统做 WLC 分析，整个网络的模型分析类似. 选取头部神经元的外界刺激分别为： $S_{RS_L} = 1.4, S_{SR-E_L} = 0.8, S_{SR-I_L} = 0.6, S_{E_L} = 0.01, S_{L_L} = 0.01, S_{I_L} = 0.01, S_{M_L} = 0.01, S_{RS_R} = 0.1, S_{SR-E_R} = 0.2, S_{SR-I_R} = 0.2, S_{E_R} = 0.29, S_{L_R} = 1, S_{I_R} = 1, S_{M_R} = 0.01$. WLC 模型中抑制强度 g_{ij} 取 2，兴奋连接的模型描述和抑制符号相反，强度大小 E_{ij} 取 2. 整个七鳃鳗头部网络的数值结果如图 4：从上到下依次为左 RS, 右 RS, 左 L, 右 L, 左 E, 右 E, 左 I, 右 I 神经元的电位发放.

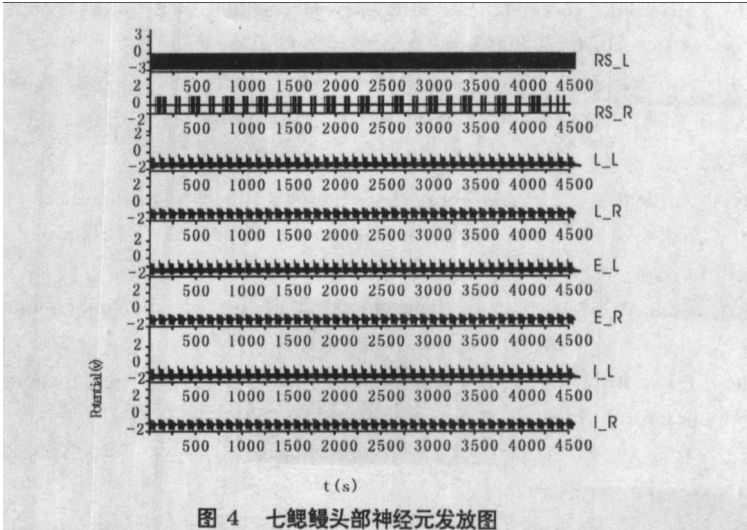


图 4 七鳃鳗头部神经元发放图

图 4 显示头部神经元的电位发放，典型的结果是外界刺激情况下，左侧和右侧神经元的交替发放，控制七鳃鳗两侧肌肉，对应七鳃鳗游泳的左右摆动，这和七鳃鳗实验结果完全一致，复杂精细的发放模式可以对应七鳃鳗不同的运动方向.

下面利用 W-S 分析七鳃鳗脊椎网络的特性，先计算脊椎网络的群集系数 C_{eel} 和特征路长 L_{eel} ，并和同规模 n 及平均度数 k 的随机网络相比较：

表 2 七鳃鳗脊椎系统的群集系数和特征路长

Table 2 The Clustering Coefficient and Characteristic Length of Lamprey Neural System				
n	C_{eel}	C_{Random}	L_{eel}	C_{Random}
800	0.31860	0.01026	29.27325	3.17597

依据 W-S 小世界模型和表 2 的数据，七鳃鳗的脊椎系统内部网具有明显的小世界特性，即七鳃鳗脊椎网络中信息可快速传递，对于外界刺激，七鳃鳗的脊椎系统反应是很灵敏的，从而利用小世界网络特性推断出这种生物的行动应该比较敏捷.

3 结 论

本文主要利用抑制神经系统的 WLC 模型和 W-S 小世界网络的特性，研究视网膜神经元系统和七鳃鳗脊椎神经系统的性质. WLC 的模型分析显示这两类神经系统具有外界刺激的敏感性和信息编码丰富性； W-S 小世界网络的计算其群集系数和特征路长显示，这些神经系统

具有小世界网络的特性,从而说明生物网络系统具有高效的信息传递能力.这里的理论分析说明实际的生物系统,其神经元形成的网络结构具有丰富的编码能力,敏感的外界刺激响应和高效的信息传递能力,这些理论结果揭示了实际生物网络系统的内在特性.

参 考 文 献

- [1] T J Sejnowski, C Koch, P S Churchland[J]. *Computational Neuroscience*, 1998, 241(4871):1299-1306.
- [2] Rabinovich M, Volkovskii A, Lecanda P, et al. Dynamical encoding by networks of competing neuron groups: winnerless competition [J]. *Phys Rev Lett*, 2001, 87(6): 068102-1-4.
- [3] D.J. Watts, S.H. Strogatz. Collective dynamics of small-world networks [J]. *Nature*, 1993, 393(4): 440-442.
- [4] 伯恩等著. 从分子到网络: 细胞和分子神经科学导论 [M]. 北京: 科学出版社, 2006.
- [5] 邓肯 J 瓦茨等著. 陈禹等译. 小小世界 [M]. 北京: 中国人民大学出版社, 2006.
- [6] Sten Grillner. Neural Network for Vertebrate Locomotion[J]. *Scientific American*, 1996, 274(1):64-69.
- [7] Li Zhaoping, Alex Lewis, Silvia Scarpetta. Mathematical Analysis and Simulation of the Neural Circuit for Locomotion in Lamprey[J]. *Phys Rev Lett.*, 2004, 92(19):9810611-981064.
- [8] Erik Svensson, Joshua Woolley, Martin Wikstrom, et al. Endogenous dopaminergic modulation of lamprey spinal locomotor network[J]. *Brain Research*, 2003, 910(1):1-8.
- [9] Örjan Ekeberg, Sten Grillner, Anders Lansner. The Neural Control of Fish Swimming Studied Through Numerical Simulations[J]. *Adaptive Behavior*, 1995, 3(4): 363-384.
- [10] L B 莱维坦, L K 卡茨玛克. *The Neural Cell and Molecular Biology* [M]. New York: Oxford University Press Inc., 1997, 2nd Edition.
- [11] (美) 尼古尔斯 (Nicholls J G). 杨雄里等译. 神经生物学 - 从神经元到脑 [M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [12] 张明明, 张春蕊. 时滞 BAM 神经网络模型的稳定性分析 [J]. 生物数学学报, 2008, 23(2):257-264.
- [13] 张尚国, 马万彪. 具有时滞的 Hopfield 人工神经网络动力系统模型的全局渐近稳定性 [J]. 生物数学学报, 2008, 23(1):1-10.

The Code Property of Biology Neural System and Small World Network

XIE Bin LIU Shen-quan LI Yan-feng CHEN Shu-chun

(Department of Mathematics, School of Science, South China University of Technology,
Guangzhou Guangdong 510640 China)

Abstract: The paper studies action potential and network properties of retina neural system and lamprey neural system. The inhibited neural systems, WinnerLess Competition(WLC)model, are used here to study the potential spike of retina and lamprey neural system and we obtain the pattern of their electric spike. With help of properties of Watts-Strogatz small world network, the indexes of clustering coefficient and characteristic length of these two biology systems tell us the message transmitting of these two neural systems have properties of small world network.

Key words: Small world network ; Retina ; Lamprey ; Clustering coefficient ; Characteristic length