

海若螺平衡囊神经系统的混沌特性

刘深泉, 范涛

(华南理工大学数学科学学院, 广州 510640)

摘要: 目的 分析软体动物海若螺的平衡囊运动特性。方法 利用(Winnerless Competition, WLC)模型数值研究运动神经系统的电位发放, 计算神经元发放的Liapunov指数。结果 结果显示: 一般情形下, 神经元的电位发放序列具有负的Liapunov指数; 特殊外界刺激下, Liapunov指数出现正值。结论 海若螺平衡囊神经系统有不同的稳定状态, 稳定状态之间通过混沌来转化, 海若螺运动系统具有边缘混沌特性。

关键词: 海若螺; 数值WLC模型; 神经元; 神经系统; 电位发放; 抑制; Liapunov指数

中图分类号: R318.04; Q811 文献标识码: A

Chaos property of statocyst systems of Clione

LIU Shen-quan, FAN Tao. (School of Mathematical Sciences, South China University of Technology, Guangzhou 510640, China)

Abstract: Objective This paper analyze the locomotion property of statocyst of marine mollusk Clione limacine. Method We used here are WLC model to study electric spike of neural system and to simulate Liapunov index of the spike neuron. Result The results show the Liapunov index of the neural electric spike appears negative in general situation and appears positive in special external stimulus. Conclusion The locomotion of statocyst of marine mollusk Clione limacine have different steady states and the two steady states can be change from chaos. This is the boundary of chaos property of motor systems of Clione.

Key words: Clione; WLC model; Neuron; Neural system; Electric spike; Inhibition; Liapunov index

大脑由数亿个神经元组成, 每个神经元都与特定的一批神经元相连接, 组成大脑的神经通路, 完成信息处理和表达输出的功能, 支配机体正常运转^[1,2]。神经系统具有明确意义的电信号是细胞动作电位, 神经元的电信号系统仅有静息和发放两种状态, 动作电位的静息和发放携带大脑活动的基本信息, 反映大脑神经系统的编码规律^[3]。对神经系统一系列刺激、响应的研究, 包含神经元的电信号发放和神经元之间的化学传递过程。该复杂的信息传递过程最基本的研究方法是生理解剖, 随着研究的深入, 已经开始用非线性动力学的理论来分析刺激、响应的内在规律。理论上一个神经元的放电活动用一个动力学模型来表示, 而一个神经系统的状态可用一组动力学系统来描述^[4,5]。

1 神经系统电位发放的动力学模型

最近, Rabinovich 提出抑制神经系统刺激、响应的 WinnerLess Competition (WLC)模型^[6], 该模型以嗅觉神经系统的实验为基础, 建立了神经系统电位发放的动力学模型。模型的主要特点是, 单个神经元的电位活动用 FitzHugh-Nagumo 模型来描述, 神经元之间通过抑制关系联系起来, 整个神经系统的编码用系统相空间的

收稿日期: 2005-04-14; 修回日期: 2005-08-25

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(19902005), 国家自然科学基金重点项目(10432010)

作者简介: 刘深泉(1964-), 副教授, 主要研究生物力学, 神经细胞系统, 学习记忆

通讯作者: 刘深泉, Tel:(020)87114815; E-mail: Mashgjiu@scat.edu.cn

结构来表达。特别是神经系统的时间编码、空间编码用相空间上连接鞍点的异宿轨道或极限环的结构转化来说明, 并且状态空间鞍点的稳定性对应神经元的放电变化, 神经细胞间的电位用兴奋和抑制相联系。该模型的特性包含神经元的电位发放和神经元之间的相互抑制关系, 比较实际的模拟了神经系统电信号的传递变化过程。抑制神经系统的 WLC 模型表示如下:

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

方程 (1) 模拟神经系统中第 i 个神经元的电位发放, $x_i(t)$ 代表第 i 个神经元的膜电位, $y_i(t)$ 表示恢复变量, $z_i(t)$ 表示神经元的突触抑制影响, 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, g_i 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 $g_i=2$, 否则 $g_i=0, S \geq 0$ 表示外界对第 i 个神经元的刺激。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, 它理论表达了抑制神经系统信息传递的空间编码和时间编码, 下面应用 WLC 模型研究海若螺平衡囊神经系统的特性。

2 海若螺的边缘混沌现象动力学分析

海若螺是以小软体动物为食的海洋动物, 但缺少视觉系统, 它的运动主要通过一对翅膀的节律振动, 行动的方向由尾部的弯曲所控制^[4]。海若螺游泳时, 保持垂直头部向上的方向; 垂直方向的任何偏差导致尾部的弯曲通过翅膀振动以恢复初始位置。海若螺的运动方向由平衡囊(statocyst)来确定, 去掉平衡囊后海若螺不能保持确定的方向。海若螺的平衡囊是球形结构, 内部包含受重力影响的平衡石(statolith)结构, 平衡囊内侧排列着 9~11 个平衡囊接受神经元(SRN)。SRNs 的变化受到平衡石施加的压力, 并通过轴突释放信号影响大脑神经中枢(cerebral ganglia), 控制翅膀和尾部神经元的活动。解剖实验表明 SRNs 主要是包括相互抑制的神经网络结构。当小软体动物食物的出现, 海若螺会转向捕食出现的方向, 其原因是位于脑部神经中枢的大脑捕食神经元(CHNs)受到刺激。所以, SRNs 的活动不仅受到外部感觉神经元(重力场平衡石)的影响, 而且通过 CHNs 接受来自中枢神经系统内部信号的刺激。通常海若螺重力感觉器官平衡囊内部的平衡石运动

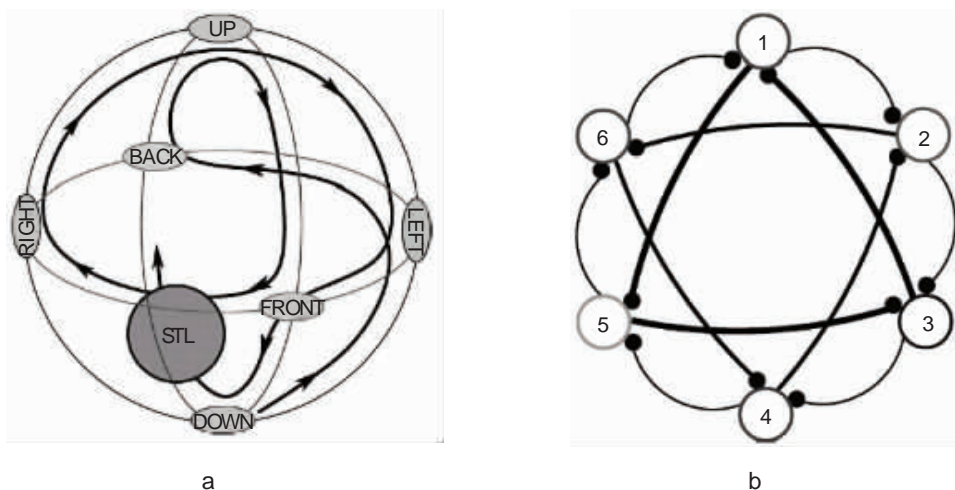


图 1 海若螺的 6 个 SRNs 的相互抑制连接和平衡石的结构图

Fig. 1 The structure of 6 inhibition neurons connection and statocyst of Clione

主要包括向上、向下、向左、向右, 向后和向前几个部分。接受神经元受平衡石的压力影响, 在给定时间内感受器激发平衡石, 然而, 在捕食状况, 感受器的行动会接受来自捕食神经元的其它刺激, 导致细胞间的无赢胜竞争。

SRNs和平衡石的运动可简单描述为图 1a, 没有捕食信号时, 海若螺的运动神经元可确定其习惯性的向上动作, 如果中心捕食神经元收到被掠食者的信号, CHNs传递激发刺激给 SRNs, 此时海若螺的行动不依赖于重力场方向, 仅仅与 SRNs传递给中心神经元的运动指令有关。根据生理解剖的研究, 文献[8]提出 CHN 刺激时, 一个 SRNs仅受传递和接受两个抑制信号的影响, 海若螺的运动神经系统仅考虑向上、向下、向左、向右、向前和向后 6 个运动方向, 每个方向用一个 SRNs的变化来刻画^①, 如图 1b。

海若螺平衡囊神经网络中的网络结构中, 若每个 SRNs的理论描述用 Lotka—Volterra 动力学来分析, 文献[8]得到每个 SRNs的运动规律, 通过计算 Liapunov 指数发现, 有些情形下, 系统的运动出现混沌现象, 这个结果解释海若螺捕食活动的运动变化包含稳定和混沌两种状态规律。由于海若螺平衡囊神经网络中, SRNs简单描述为神经元之间的抑制, 这里用 WLC 模型分析该结构的性质, 每个方向用一个 SRNs神经元的变化来刻画, 且不同 SRNs神经元之间的关系用抑制来确定, 从而得到下面方程(2)。

$$\begin{cases} \tau_1 \frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) - \frac{1}{3} x_i^3(t) - y_i(t) - z_i(t)[x_i(t) - v] + 0.35 + H_i(t) + S_i(t) \\ \frac{dy_i(t)}{dt} = x_i(t) - by_i(t) + a \\ \tau_2 \frac{dz_i(t)}{dt} = \sum_j g_{ji} G[x_j(t)] - z_i(t) \end{cases} \quad (2)$$

影响海若螺平衡囊每个方向的 SRNs包括两个因素, 一个是重力平衡石的作用 $S_i(t)$, 对应神经元的外界刺激; 另一个是外部被掠食物 $H_i(t)$ 的影响, 可取 $H_i(t)=[E_i(t)+\sigma(H,S)]x_i(t)$, 它表示 CHNs对 SRNs的影响与该 SRNs的变化成正比, 当没有被掠食物 $[E_i(t)=0]$ 或没有平衡石 $[S_i(t)=0]$ 影响时, 取 $\sigma(H,S)=-1$; 当出现被掠食物 $[E_i(t) > 0]$ 或平衡石对其中一个神经元有影响时, 取 $\sigma(H,S)=1$ 。

假设被掠食物 $[E_i(t)]$ 的刺激强于平衡石 $[S_i(t)]$ 的影响。利用 WLC 模型和平衡囊图 1b, 取 $\sigma(H,S)=1$, 各个神经元 SRNs的外界刺激和重力刺激分别为:

$$(E_1, E_2, E_3, E_4, E_5, E_6) = (2.730, 1.933, 2.301, 0.203, 0.458, 0.903);$$

$$(S_1, S_2, S_3, S_4, S_5, S_6) = (0.0, 0.50, 0.0, 0.0, 0.0, 0.0)$$

6 个 SRNs 神经元之间的相互抑制系数分别取:

| | N1 | N2 | N3 | N4 | N5 | N6 |
|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| N1 | 1.0 | 0.0 | 5.0 | 0.0 | 0.0 | 1.5 |
| N2 | 1.5 | 1.0 | 0.0 | 2.0 | 0.0 | 0.0 |
| N3 | 0.0 | 1.5 | 1.0 | 0.0 | 5.0 | 0.0 |
| N4 | 0.0 | 0.0 | 1.5 | 1.0 | 0.0 | 2.0 |
| N5 | 5.0 | 0.0 | 0.0 | 1.5 | 1.0 | 0.0 |
| N6 | 0.0 | 2.0 | 0.0 | 0.0 | 1.5 | 1.0 |

用 WLC 模型计算得到平衡囊 6 个 SRNs 的电位发放(图 2):

若计算不同重力下 6 个 SRNs 神经元的 Liapunov 指数, 得到下面结果:

$$S_2=0.3, Lia = (-0.000136, -0.000149, -0.000104, -0.000123, -0.000150, -0.000084);$$

$$S_2=0.5, Lia = (0.000025, 0.000091, 0.000040, 0.000024, 0.000093, 0.000037);$$

$$S_2=0.6, Lia = (-0.000228, -0.000245, -0.000163, -0.000230, -0.000240, -0.000161).$$

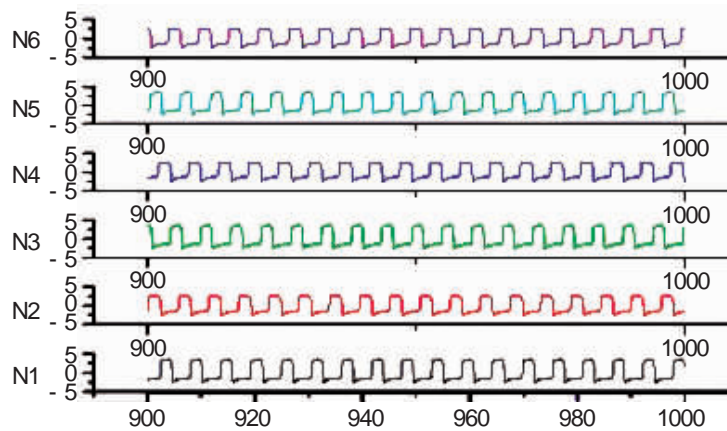


图 2 6 个神经元的电位发放结果(横坐标时间, 单位 s; 纵坐标膜电位, 单位 V)
Fig. 2 The electric spike of 6 neurons, abscissa is time in second, ordinate is potential in volts

一般参数范围内, Liapunov 指数显示负值, 说明平衡囊系统处于稳定状态, 但在某些变化很小的参数范围内, $S_2=0.5$, 出现正、负间相互变化的情形。说明平衡囊运动系统有混沌现象产生, 但这个混沌结果变化很快, 说明稳定状态之间的转变是通过混沌来转化。进一步可用快速傅立叶变换频谱分析, 对 $S_2=0.5$, 取 959.04 到 1 000.00 这 4 096 个点, 得到如下 6 个 SRNs 神经元发放的频谱分析(图 3):

海若螺平衡囊的 SRNs 电位发放出现混沌, 说明软体动物的状态转变有混沌边缘状态, 混沌的结果和 Lotka—Volterra 动力学过程分析的结果一致^[9], 但这里显示软体动物的混沌是稳定状态之间的转变, 说明海若螺有边缘混沌特性。

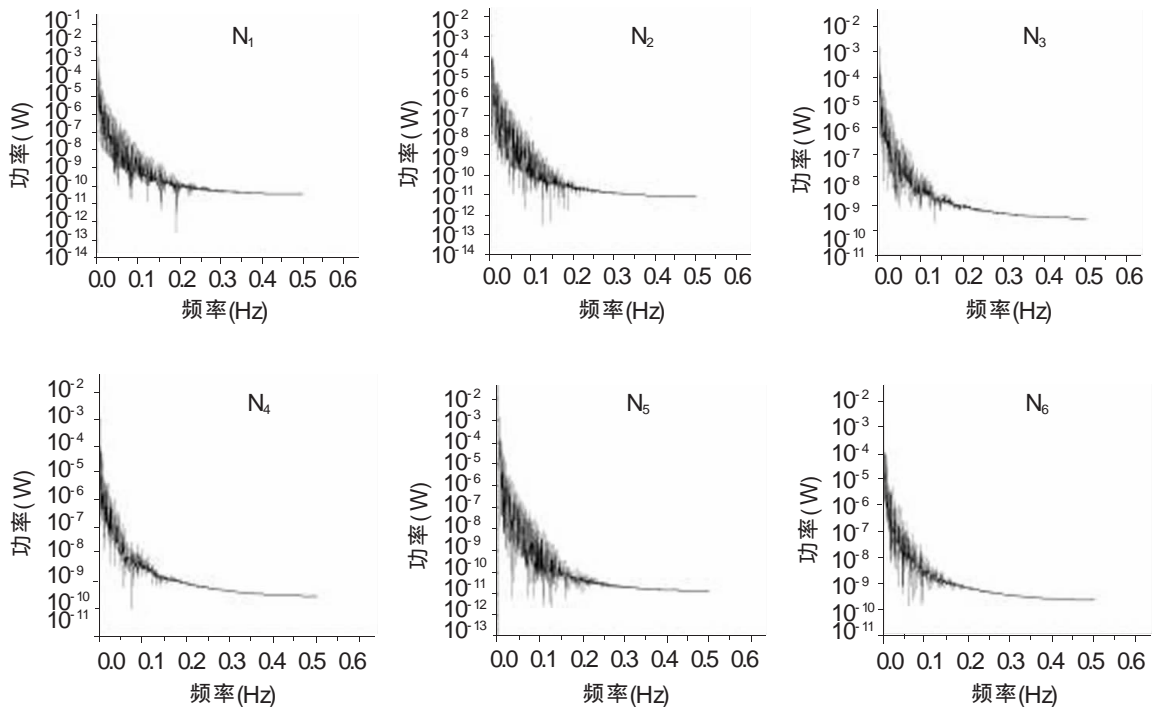


图 3 6 个神经元的 FFT 频谱变化(横坐标频率, 单位 Hz; 纵坐标功率, 单位 W)
Fig. 3 The FFT results of 6 neurons, abscissa is frequency in Hz, ordinate is power in watt

3 讨论

本文利用抑制神经系统的 WLC 模型分析软体动物海若螺的平衡囊神经系统。从数值结果得到,软体动物平衡囊的运动,在平常状态下显示稳定状态,刺激参数在很狭窄的范围内,系统出现混沌的运动状态。这些结果和用 L-V 模型分析的结论一致,由于出现混沌状态的刺激参数在很小的范围,大部分参数时平衡囊是稳定状态,可以理论说明软体动物的不同稳定状态的转化有时通过混沌运动来完成,这个特性刻画了海洋软体动物的混沌动力学特性,其平衡囊的状态处于稳定和混沌相互转化的边缘。

此外,WLC 模型很好地描述了抑制神经系统中神经元电位的发放。详细的数值结果显示:神经元电位发放的顺序与抑制神经系统抑制方向呈相反关系,对不同的外界刺激,神经元电位发放的顺序仍然保持与抑制相反的顺序,但每个神经元电位发放的开始时间、结束时间和电位发放的数目都发生变化。若用 WLC 研究嗅觉脑电地理图,没有外界刺激的脑电地理图,地理图中神经元电位的发放从周围四边开始,神经元的发放逐渐向中间扩散。对神经系统添加外界刺激后,神经元电位发放的等电位地理图,神经元的发放从四周和被刺激的神经元开始,最后逐渐扩散到整个神经元的发放。这些变化和嗅觉神经系统的实验类似,描述了抑制神经系统的脑电地理图形变化。

WLC 可以很好的分析抑制神经系统的发放规律^[9],但要完整理解一般神经系统的规律,还有很多工作要做^[10]。电位发放有开始,就有结束,从而必须形成神经系统的电位发放轨道,轨道的类型、分类和相互作用等问题,都需要回答。但这里 WLC 模型的结论,给出理论研究神经系统编码的方法,将外界刺激和复杂的神经系统编码联系起来。

参考文献:

- [1] 关新民,韩济生. 医学神经生物学[M]. 北京:人民卫生出版社,2002:28-60.
- [2] 郭爱克.计算神经科学[M]. 上海:上海科技教育出版社,2000:21-65.
- [3] Hopfield JJ. Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities[C]. Proceedings of the National Academy of Science, 1982,79:2554-2558.
- [4] Sejnowski T. Time for a neural code. Neural code[J]. Nature, 1995,376:21-24.
- [5] Longtin A. Autonomous stochastic resonance in bursting neuron [J]. Phys Rev E, 1997,55:868-876.
- [6] 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.
- [7] Panchin YV, Arshavsky YI, Deliagina TG, et al. Control of locomotion in marine mollusk *clione limacina*. IX. Neuronal mechanisms of spatial orientation[J]. J Neurophysiol, 1995,75:1924-1936.
- [8] Varona P, Rabinovich MI, Selverston A, et al, Winnerless competition between sensory neurons generates chaos: A possible mechanism for molluscan hunting behavior[J]. Chaos, 2002,12(3): 672-678.
- [9] 刘深泉, Song L. 龙虾胃肠神经系统的数值分析[J]. 生物物理学报, 2004,20(3):217-224.
- [10] Paul S, Joseph TF, Theoden IN, et al. 周期轨道: 研究神经元动力学特性的一种新语言[J]. 力学进展(中译), 1999,29(1): 121-133.