

文章编号 :1004-3918(2009)03-0271-04

嗅觉神经系统的电位发放

张同斌¹, 刘深泉²

(1. 河南工业大学 理学院, 郑州 450001; 2. 华南理工大学 应用数学系, 广州 510640)

摘要: 利用描述抑制结构的 WLC 模型, 数值分析嗅觉神经系统各个神经元的电位发放, 得到嗅觉神经系统中球周细胞层、嗅球、僧帽细胞层、颗粒细胞层、前嗅核和前梨状皮层内各个神经元的电位发放, 模拟了 Freeman 嗅觉系统各 K 系列模型的电位发放模式, 数值说明僧帽细胞具有丰富的发放形式, 神经元之间的具有两种信号传递模式, 数值结果和嗅觉实验现象相吻合。

关键词: 嗅觉神经系统; 神经元; 抑制; 兴奋

中图分类号: O 241 ; Q 422 **文献标识码:** A

嗅觉神经系统的结构主要包括感觉信息细胞、嗅球和接受嗅球信息的嗅皮层, 嗅球是感受信息并实现气味信息编码和识别的关键部位, 它不仅受到外部刺激的影响, 而且接受来自皮层的反馈作用^[1-2]。关于嗅觉系统的理论研究很多, 比较经典的是 Freeman 根据嗅觉系统的解剖结构建立的神经网络模型, 该模型建立了从嗅觉感觉细胞到嗅球僧帽细胞、丛状细胞, 信息传递到嗅皮层神经元又反馈到颗粒细胞, 并作用到嗅球僧帽细胞的过程的嗅觉神经系统结构, 这个信号传递过程包含嗅觉神经电信号的传递和编码, 涉及气味编码的可塑性^[3]。完整分析这个神经传导模型应涉及嗅觉神经系统的信息传递反馈过程、系统的电位发放模式和嗅觉系统神经元之间的学习和记忆形式等问题, 特别是神经元的连接发放模式是理解嗅觉神经系统生理功能的基础。对嗅觉系统 Freeman 模型的发放和学习记忆, 国内外都有很多研究, 并取得一定结果。一般多采用二阶微分方程研究细胞的电位发放, 文献[5]数值分析了 Freeman 模型, 文献[6]又考虑了不同结构层的时滞影响, 文献[7-8]引入 Hebbian 学习机制后, 研究了嗅觉系统的注意机制和嗅觉系统应用于图象识别。文献[9]提出一个嗅球和皮层的网络结构模型等。对嗅觉系统的不同解剖结构, 许多文献同样做了实验研究, 如文献[10]给出各类细胞间的兴奋、抑制连接形式。文献[5]建立一个嗅觉系统刺激响应模型, 得到和实验一致的细胞电位发放结果。实际上, 不同生物, 嗅觉神经系统的结构差别也很大, 完整给出一个嗅觉神经系统的综述, 即使是模型的理论研究都十分困难。本文结合抑制系统的 WLC 模型, 数值分析 Freeman 嗅觉神经系统中各个神经元电位发放情况, 数值模拟嗅皮层内抑制神经细胞的电位变化图。

1 Freeman 模型的描述

Freeman 根据嗅觉神经系统的解剖生理和电生理研究^[6], 提出嗅觉神经网络模型-K 系列模型(包括 K0, KI, KII, KIII)。这里 KIII 网络是按照嗅觉系统解剖生理上的结构由 K0, KI, KII 组成的网络。其中各层分别代表生物嗅觉系统中的球周细胞层(PG)、嗅球(OB)、僧帽细胞层(M)、颗粒细胞层(G)、前嗅核(AON)和前梨状皮层(PC)。KIII 模型的拓扑结构图如图 1 所示, 图中 P 代表嗅觉感受细胞, 刻画对外界的气味分子感应, 并产生对整个网络的输入。模型中神经细胞间的主要关系是抑制连接, 具体反映了外界刺激、中间传递到嗅皮层, 又经颗粒细胞反馈到嗅小球的过程。显然, 该过程确定嗅觉神经系统刺激、响应的模式, 包含嗅觉神经系统的编码和学习记忆机制。许多文献对该模型进行理论分析和数值研究, 他们的主要方法是每个节点处的刺激、响应对应一个二阶微分方程, 神经元的输入和输出作为微分方程的刺激和响应, 整体得到系统的发放模式。这类分析描述了嗅觉神经系统的整体动力学特性, 忽略了神经元自身的电位发放特性。

本文尝试用描述单个神经元细胞内外电位的 FitzHugh-Nagumo 模型, 结合神经元之间的抑制连接分析嗅觉神经系统的整体发放模式。即用描述抑制神经系统的 WLC 模型, 数值分析 Freeman 嗅觉神经系统内各

收稿日期: 2009-12-01

作者简介: 张同斌(1964-)男, 河南沁阳人, 副教授, 硕士, 主要从事数学专业教学与研究及微分方程的稳定性理论研究。

©1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

个神经元的电位发放. 对 Freeman 嗅觉神经系统的理论分析, 由于嗅球在嗅觉系统接受和处理信息的重要性, 以前的分析主要采用文献[1]的单通道皮层结构模式, 为强调皮层内电位的变化, 这里采用 4 通道的皮层细胞模拟皮层电位变化, 并计算神经元对应形成的皮层电位图.

嗅觉神经系统的模拟结构包含 41 个神经元如图 1, 神经元之间的相互连接关系包含兴奋和抑制两种关系, 实际模拟了嗅觉生理结构特性. 结构中外侧是感觉神经元, 中间包括僧帽细胞和丛状细胞形成的信息传导层, 内部连接包含颗粒细胞和围嗅小球细胞, 下侧是嗅皮层神经元形成的大脑皮层. 关于抑制神经系统, Rabinovich 提出刺激、响应的 WinnerLess Competition (WLC) 模型^[1], 该模型以嗅觉神经系统的相互抑制为基础, 单个神经元的电活动用 FitzHugh-Nagumo 模型来描述, 神经细胞间的电位变化用兴奋和抑制相联系. WLC 模型具体描述如下:

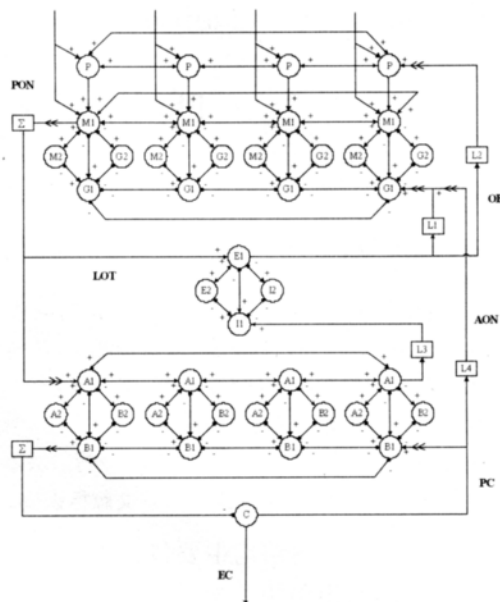


图 1 Freeman 嗅觉神经系统结构图

Fig.1 Structure of olfactory neuronal system freeman

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

方程(1)模拟神经系统中第 i 神经元的电位发放, 式中: $x_i(t)$ 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; $G(x)=0, x \leq 0, G(x)=1, x > 0$ 是单位阶跃函数, 用于模拟神经元突触间的相互连接; 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 $g_{ji}=2$, 否则取 $g_{ji}=0, S_i \geq 0$ 表示对第 i 个神经元的刺激.

WLC 描述了抑制神经系统中神经元的电位发放, 并给出神经元之间的作用关系. 关于图 1 结构中的兴奋关系或神经元的的信息投影, 理论描述为一个神经元对另一个神经元的激发. 例如感觉神经元 P 对僧帽神经元 M 的信息投影, 相当于神经元 P 形成的电信号对神经元 M 的刺激, 利用神经元膜内外的电位影响, 在 WLC 模型中用相当于僧帽神经元 M 受到外部刺激: $S_M=k_p[x_M(t)-x_p(t)]$, 其中 k_p 是激发系数. 利用这些理论描述和 WLC 模型, 可以数值分析嗅觉模型图 2 中各个神经元的电位发放.

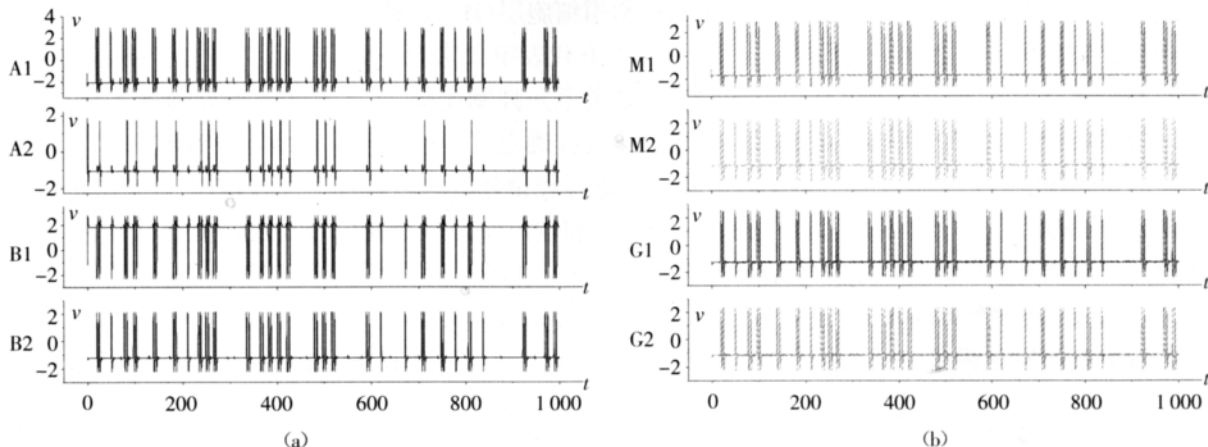


图 2 Freeman 嗅觉神经系统中各个神经元的电位发放

2 嗅觉神经系统的数值分析

利用 WLC 模型(1)模拟图 2 的嗅觉神经系统模型结构,计算采用龙格-库塔方法,在数值分析过程中,神经元电位发放的时间为 $t=500$,计算步长 $h=0.01$,WLC 模型中的其它参数: $a=0.7, b=0.8, \tau_1=0.08, \tau_2=3.1, v_{min}=-1.5$. 在图 2 的结构中,取神经细胞间的兴奋刺激强度系数取 0.1,神经细胞抑制强度系数

表 1 外界对神经元的刺激

Tab.1 Exterior stimulus on neuronal system

	P	M1	M2	G1	G2	A1	A2	B1	B2
第 1 组	0.001	0	0	0.001	0	0.05	0.05	2.5	0
第 2 组	0.001	0.01	0	0.001	0	0.05	0.05	2.5	0
第 3 组	0.001	0	0	0.001	0	0.05	0.05	2.5	0
第 4 组	0.001	0	0	0.001	0	0.05	0.05	2.5	0
LOT 组	E1	E2	I1	I2	C				
	0.05	0	0.05	0	0.001				

为 1.0. 外界气味对嗅觉系统的影响反映在感觉细胞的刺激,各个神经元受到的内部刺激分别如表 1,由于没有实验数据可以对照,这里对模型 2 中的 41 个神经元任意选取一组外界刺激,见表 1. 在上面的参数下,得到嗅觉神经系统模型中的 41 个神经元的电位发放,图 2 表示僧帽细胞和皮层细胞的电位发放.

从计算结果可以看到,当嗅觉系统受到外界刺激时,感觉神经元立刻反应,将感觉信息投影到嗅小球,引起僧帽细胞和颗粒细胞的发放,继续将信息传递到皮层细胞,并反馈到颗粒细胞上. 在这个信息传递过程中,没有抑制影响的 P 神经元几乎全部发放,没有间歇. 包含抑制影响的神经元,如:嗅小球内僧帽细胞和颗粒细胞,电位发放包含兴奋和抑制的影响,若将它们理解为嗅觉神经系统信息的表达方式,可将它们电位发放的模式,作为嗅觉神经系统的信息传导编码. 在神经元的发放中,嗅小球内僧帽细胞的变化比较丰富,颗粒细胞的电位同样出现不同的发放方式;但其它细胞的电位发放,常出现静息状态和全部发放的形式,信息编码的特性没有明显表达. 可以得出这样的结论,嗅觉神经系统的编码突出表现在嗅球内神经元的电位发放上,这和实验结果相吻合^[1-5].

尽管嗅觉系统中的细胞电位变化出现不同模式,但如何观察它们的规律对理解嗅觉系统的特性具有重要意义. 由于皮层细胞的发放来自僧帽细胞的刺激并反馈到嗅球,这里观察僧帽细胞和皮层细胞电位发放的相平面. 如图 3,仔细观察看到,尽管神经元出现密集发放,但它们相对的相图却完全不同,这些相图反映皮层细胞在大脑皮层的刺激响应模式,它们应该是嗅觉系统外界刺激在大脑皮层的记忆“文字”. 一个明显特点,是 2 个神经元之间的电位信号转化时,相图中的主要形式是 B1-B2 矩形方框和 A1-A2 鞋型结构. 例如 B1-B2 的矩形相图,他表示若 B1 快速增加或减小,则 B2 几乎没有什么变化,而 B2 快速增加或减小时, B1 几乎没有什么变化, B1 和 B2 出现交替转化,对应神经元的信号传递模式. 而 A1-A2 鞋型结构具有同样的变化,但不是交替转化,而是一个神经元快速增加和减小后,开始另一个神经元的快速增加和减小. 此外,与僧帽细胞有关的变化同样显示丰富的变化.

实际上上述神经元之间的转化形式在其他神经系统中同样出现,说明这类模式是神经元之间相互转化的基本规律. 显然,关于这些细胞电位发放的变化,其理论分析对理解嗅觉系统学习记忆性质具有实际意义. 此外,对嗅觉神经系统,数值结果确定系统的电位发放具有混沌现象,但这里计算的 Liapunov 指数显示负值或接近零,说明没有混沌出现.

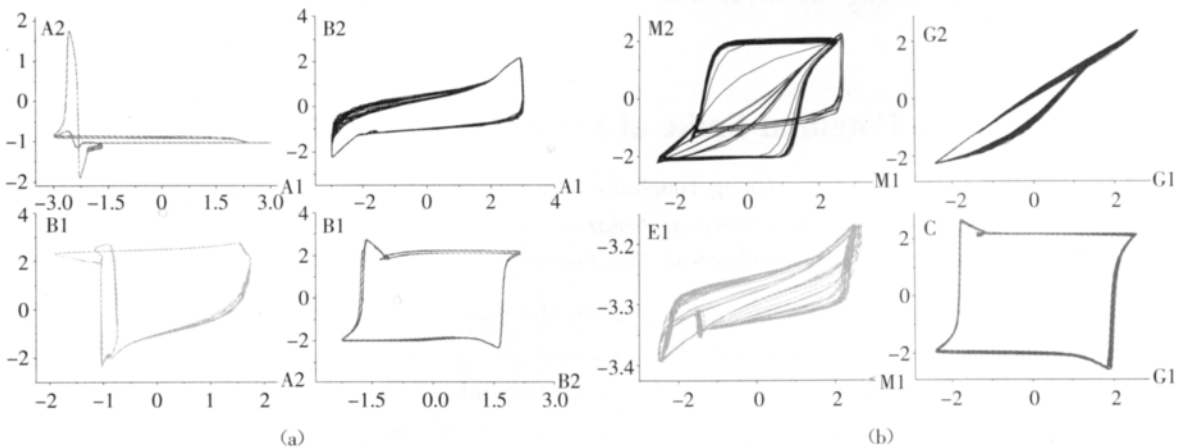


图 3 2 个神经元的相图变化,体现电位发放的不同模式

3 结论

本文利用 WLC 模型数值分析嗅觉抑制神经系统,得到 Freeman 嗅觉神经系统中各个神经元的电位发放. 并分析嗅觉神经系统皮层的脑电地形图,得到不同刺激情形下,嗅觉皮层的电位发放模式. 从数值结果得到:

嗅觉系统中神经元的电位发放对外界刺激十分敏感,这种敏感性表达为响应对刺激的反映,说明 WLC 模型完全反映抑制神经系统的电信号特性,刺激后的响应非常明显,特别是僧帽细胞的发放出现各类形式. 对相图结构,主要显示矩形和带型两种信号传递模式,说明神经系统中两类神经元电位转化模式. 一般地,这里神经元的发放模式,单个发放涉及神经系统的时间编码,不同神经元之间的电信号传递,与神经系统的空间编码有关.

将嗅觉神经系统的抑制结构和 WLC 模型神经元电位发放综合一起,可以很好的分析神经系统的编码规律,但要完整理解一般神经系统的规律,还有很多工作要做^[12]. 电位发放有开始,就需要结束,从而必须形成神经系统的电位发放轨道,但轨道的类型、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,在理论上将外界刺激和复杂的大脑神经系统的编码联系起来. 由于问题的复杂性,但这里的数值结果也出现需要实验检验的现象. 尽管有理论模型相对简单,但这里的模型数值分析有助于加深对嗅觉神经系统信息传导的理解,并可能分析一般嗅觉神经系统的规律,得到一般嗅觉神经系统的刺激响应编码,学习记忆规律.

参考文献:

[1] 舒斯云. 神经元:细胞与分子生物学[M]. 2 版. 包新民,译. 北京:科学出版社,2001.

[2] 郭爱克. 计算神经科学[M]. 上海:上海科技教育出版社,2000.

[3] 王平. 人工嗅觉与人工味觉[M]. 北京:科学出版社,2000.

[4] 欧阳楷,王箐,贾文艳,等. 嗅觉系统非线性动力学研究-混沌仿真的数学基础[J]. 北京生物医学工程,2002,21(2):119-122.

[5] Chang H J, Freeman W J, Burke B C. Optimization of olfactory model in software to give 1/f power spectra reveals numerical instabilities in solutions governed by aperiodic (chaotic) attractors[J]. Neural Networks, 1998, 11(11):449-466.

[6] 马宝生,王顺鹏,李岩,等. 注意机制在嗅球学习过程中的作用[J]. 中国科学: C 辑,2003,33(1):71-81.

[7] 李绪,李光,汪乐,等. 模拟生物嗅觉神经系统的混沌神经网络及应用[J]. 计算机仿真,2003,20(9):124-127.

[8] Li Zhaoping, Hertz J. Odor recognition and segmentation by coupled olfactory bulb and networks[J]. Neurocomputing, 1999, 26-27:789-794.

[9] Mori K, Nagao H, Yoshihara Y. The olfactory bulb: coding and processing of odor molecule information[J]. Science, 1999, 286:711-715.

[10] 刘深泉,范涛. 僧帽细胞电位发放的模型分析[J]. 北京生物医学工程,2005,24(1):1-7.

[11] Rabinovich M, Volkovskii A, Leocanda P et al. Dynamical encoding by networks of competing neuron groups: winnerless competition[J]. Phys Rev Lett, 2001, 87(6):1-4.

[12] Carleton A, Rochefort C, Morante-Oria J et al. Making scents of olfactory neurogenesis[J]. Journal of Physiology-Paris, 2002, 96:115-122.

The Potential Spike of Olfactory Neural System

Zhang Tongbin¹, Liu Shenquan²

(1. Henan University of Technology, College of Science, Zhengzhou 450001, China;

2. Department of Applied Mathematics, South China University of Technology, Guangzhou 510640, China)

Abstract: This paper using inhibited WLC model presents the potential spike of neurons on the olfactory neural system such as in glomerular layer olfactory bulb mitral cells, granular cell anterior olfactory nucleus and prepyriform cortex. The simulation results carry out the potential spike of Freeman olfactory neural cells(K-type), which shows the abundances patterns potential spike and two ways of transmission of electric signals. The numerical results here accord with olfactory experiments.

Key words: olfactory system; neuron; inhibited; excitable