

非线性物理破解神经编码机制*

龙长才^{1 2 †} 张燕平³ 陈卫国⁴ 秦佑国²

(1 华中科技大学 物理系 武汉 430074)

(2 清华大学建筑学院声学实验室 北京 100084)

(3 华中科技大学附属医院 武汉 430074)

(4 华中科技大学生命科学院 武汉 430074)

摘要 信息在神经系统中以脉冲点序列的形式传输和处理,神经系统如何通过脉冲点序列对所表达的信息进行编码,一直是一个谜.人们曾普遍认为,神经可能通过发放率(单位时间发放脉冲出现的次数)对信息编码,也有人猜测,神经可通过脉冲点序列的时序编码.由于神经发放的随机性,这就使得任何编码机制都面临着被表达信息的确定性与表达该信息的信号的随机性的矛盾.通过神经非线性随机动力学模型,文章作者发现,神经点序列的发放率对点序列的时序信息传输的影响,揭示了神经点序列时序信息在神经非线性传输中的随机共振特征.由此预期,并进一步通过听觉心理物理实验观察到,在一定条件下噪声对听觉的增强作用.从而通过非线性物理揭示了听觉时序编码机制的存在以及在时序编码中随机性噪声的积极作用.

关键词 神经非线性,信号处理,信息编码

Cracking neural coding by nonlinear physics

LONG Zhang-Cai^{1 2 †} ZHANG Yan-Ping³ CHEN Wei-Guo⁴ QIN You-Guo²

(1 Department of physics, Huazhong University of Science and Technology, Wuhan 430074, China)

(2 Acoustics Laboratory, College of Architecture, Tsinghua University, Beijing 100084, China)

(3 Affiliated Hospital, Huazhong University of Science and Technology, Wuhan 430074, China)

(4 College of life science and technology, Huazhong University of Science and Technology, Wuhan 430074, China)

Abstract Information in neural systems is transferred and processed in the form of spike trains, but how a spike train encodes the information it conveys is unknown. The main controversy of the neural coding mechanism is whether information is encoded in the temporal pattern or the rate of the spike train, and how does the random neural spike train express deterministic information. Through a nonlinear neural dynamic model we discover that the spike rate and the randomness of the spiking influence temporal information transfer in a way like stochastic resonance. This predicts an enhancing effect of noise on hearing, which is further confirmed by psychophysical experiments.

Keywords neural nonlinearity, signal processing, noisy information coding

声音、图像等感觉信息通过外周传感神经转换为电脉冲(称为神经发放,或动作电位)信号后在神经系统中进一步传输、处理,最终为中枢系统所理解.神经系统中传输的电脉冲相互间在幅度、宽度上并无特异性差别,因此,通常也称为全-无(all-non)信号,数学上可看作是点序列.

神经系统如何通过点序列表达信息,一直是一

个倍受关注的未解之谜^[1].传统的听觉理论认为,在听觉系统中,听神经阵列通过不同的神经通道传递不同频率的声信息,同一神经通道通过发放率(单位时间间隔内的神经发放次数)传递其强度信

* 国家自然科学基金(批准号 30270372,10474026)资助项目

2007-02-03 收到初稿 2007-04-13 收到修改稿

† 通讯联系人. Email: longzc01@mails.tsinghua.edu.cn

息,也就是说,神经点序列信号通过发放率对感觉信息编码^[2]。但是,大脑中的信息处理似乎在一个比发放率计算所需时间更短的时间内完成的,表明发放率编码并不是唯一的编码机制。事实上,听神经的发放点在时序上表现了锁相的特征,这种发放精确在某一时刻出现的现象,也发生在其他神经系统中^[3,4]。因此,人们猜测,发放点序列可能通过时序对信息进行编码。但是,神经发放的时序(包括锁相)并不是严格确定性的,而是带有很强的随机性。相同的激励,并不一定产生相同时间模式的发放序列。那么,如果发放通过时序编码信息,在发放时序中表现出来的随机性与通过时序编码所要求的确定性之间又如何能够协调统一呢?而且,神经发放并不总是传递了感觉信息。比如,在听觉系统中,即使没有外界声刺激,听神经中仍有自发发放存在。这种发放时序的随机性与时序编码所要求的确定性之间的矛盾,以及通过发放表达激励信号信息与没有激励信号时仍然存在发放信号间的矛盾,一直是困扰着神经编码机制研究的问题^[5]。

神经对信号的传输与处理是非线性的。当输入激励小于某一阈限时,神经并无发放输出;当输入激励大于阈限时,神经有发放输出。神经的这种非线性决定了其输出与输入之间不是一个简单的对应关系,这就使得通过揭示激励与响应之间简单关系的传统生理学研究方法,在揭示神经编码机制的努力中陷于困境。然而,正是神经信号处理的非线性,使得神经信号处理表现了不同以往的独特信号处理特征,并由此引起人们从非线性物理的角度对神经编码新的可能机制的猜测^[6]。但由于已有的研究工作从非线性物理理论上揭示的神经信号处理特征很难通过实验检验,迄今没有一个关于神经编码机制的猜想得到证实。我们的研究表明,由于神经非线性,具有随机性的神经发放点序列的发放率对时序信息在神经中的传输产生影响,在一定的范围内,时序信息的传输效果随发放率的增加而增加,在某一适当的发放率时,时序信息得到最好的传输^[7]。这意味着,如果神经系统通过时序传递信息,曾被认为是噪声的自发发放,以及神经发放点在时序上表现出的随机性对于时序信息的传输是有价值的,噪声在某种情况下可能对感觉信息的传输有增强作用,比如能增强听觉的信号检测能力。进一步的心理物理实验证实了上述结论^[8]。

神经的发放通常简化为如下的非线性动力学过程:如图1所示, C_m 表示神经细胞的膜电容, R_m 表

示神经细胞的膜电阻。当外界有电流 I 注入时,由于电容上电荷的积累,导致膜电位 V_m 的增长。与此同时,电荷也通过膜电阻泄漏,在没有电荷注入时,膜电位 V_m 会下降。尽管膜电位随输入电流变化,但只有当膜电位达到某一阈值 V_{thr} 时,神经才会有一次电脉冲发放产生,从而有信号的传输。在一次电发放后,膜电位立刻恢复到零。

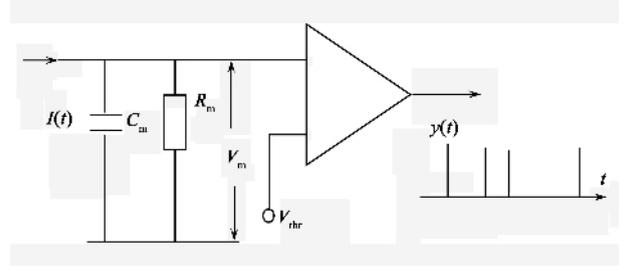


图1 简化的神经非线性动力学模型

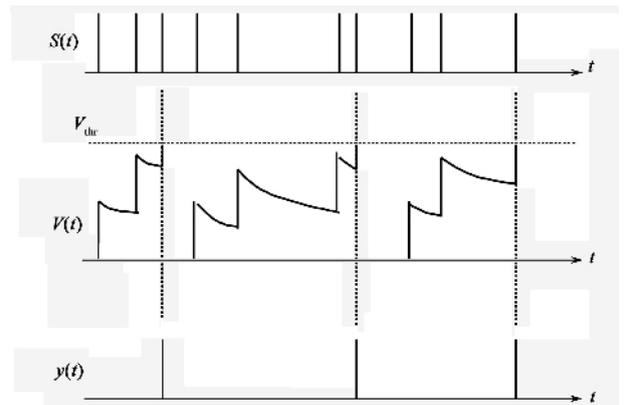


图2 点序列神经信号的神经非线性处理过程($S(t)$ 为离散点序列输入, $V(t)$ 为膜电位, V_{thr} 为阈值, $y(t)$ 为神经点序列输出)

用数学形式表示,膜电位 V_m 的阈下变化满足方程:

$$\tau_m \frac{dV_m(t)}{dt} = -V_m(t) + I(t),$$

其中 τ_m 是由膜电容、膜电阻决定的时间常数。神经信号输出为

$$y(t) = \begin{cases} 1, & V_m = V_{thr} \\ 0, & V_m \neq V_{thr} \end{cases}$$

上式可表示为 $y(t) = \sum_n \delta(t - t_n)$ 。

上述非线性过程在 $I(t)$ 为连续模拟量时的情况已有不少研究^[10],但是在神经的信号传输与处理过程中,信号的表达不是连续的,而是离散的。感觉神经元,如内毛细胞向听神经释放带有等量电荷的神经递质量子,通过发放传递信息的神经元,由于每次发放的电脉冲基本相同,每次发放后向下一神经

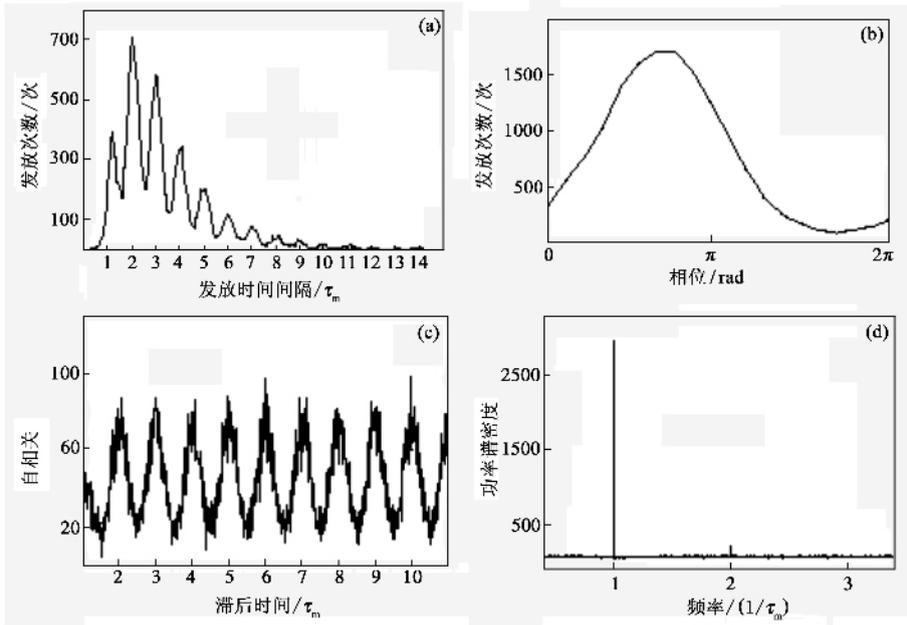


图3 发放点序列驱动非线性神经模型的发放输出特征 (a)输出的发放间隔分布 (b)输出的发放位相分布 (c)输出发放序列的自相关 (d)输出发放序列的功率谱密度. 计算参数取值为: $\lambda(t) = A + B\cos(2\pi ft)$ $A = 7$ $B = 5$ $T = \tau_m$ $f = 1/\tau_m$ $V_0 = 0.1V_{thr}$, 时间以 τ_m 标度

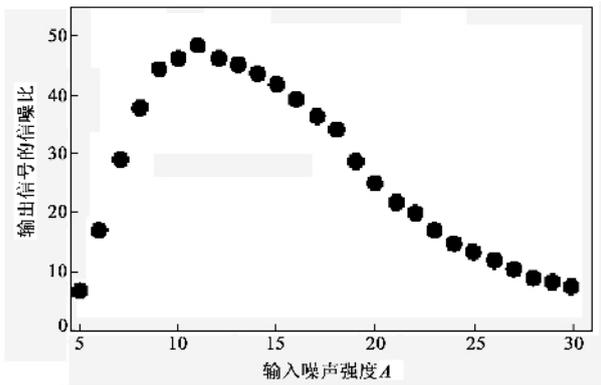


图4 输出发放序列的信噪比随输入发放序列发放率的变化 (有一个最佳的输入发放率 A , 即有一个最佳的输入信号噪声强度, 能使神经处理后的发放输出有最大信噪比. 计算参数的取值为: $\lambda(t) = A + B\cos(2\pi ft)$ $T = \tau_m$ $f = 1/\tau_m$ $V_0 = 0.1V_{thr}$)

元注入的电荷量也基本相同. 因此, 神经元接受的输入信号应表示为 $\mathcal{X}(t) = q_0 \sum_{t_m} \delta(t - t_m)$, 其中 q_0 为每次进入神经的电荷量, m 是代表 $1, 2, 3, \dots$ 等序列号. 神经信号处理的过程如图2所示. 当一次点激励 $q_0 \delta(t - t_m)$ 到达时, 神经膜电位产生一个阶跃. 如果阶跃后的膜电位达到或超过阈值 V_{thr} , 神经将产生一次发放输出 $\delta(t - t_n)$, 其中下标 n 是代表 $1, 2, 3, \dots$ 等序列号. 同时膜电位迅速降为零. 否则, 膜电位随时间作指数衰减, 直至下一次点激励的到来.

神经发放序列可看成随机点序列. 通常, 用强度

为 $\lambda(t)$ 的非齐次泊松过程描述神经的输入点序列, $\lambda(t)$ 可表示为 $a + \sum_n a_n \sin(2n\pi ft) + b_n \cos(2n\pi ft)$, 其中 f 为所传输信号的频率. 为方便, 我们讨论 $\lambda(t) = A + B\cos(2\pi ft)$ 的情况 (其中 $A \geq B$). 此时, 输入信号中有由其平均发放率 A 所决定的强度为 Aq_0^2 的噪声和由调制幅度 B 决定的信号强度 $B^2 q_0^2 / 2^{[9]}$.

由于上述神经发放模型难以解析求解, 因此, 我们通过数值计算分析神经发放反应的特征. 采用欧拉离散, 取离散时间间隔 $\Delta t = 10^{-2} \tau_m$, 通过数值计算, 得到输出及其发放间隔分布、位相分布、自相关 $R_{yy}(t, t+\tau)$ 、功率谱密度 $S_{yy}(f)$ (通过对自相关 R_{yy} 作傅里叶变换得到). 图3是一个神经输出的计算结果. 从图中可以看到, 在神经输出的发放间隔分布中, 有一些间隔等于激励信号周期 $T = 1/f$ 的峰, 其中有一个具有最大值的主峰. 这表明, 发放输出的时间间隔虽是随机的, 但倾向于为激励信号周期的整数倍, 并在某一倍数有最大概率. 发放输出的位相分布也有一个峰, 表明发放输出的位相虽是随机的, 但倾向于在某一特定的位相发放, 也就是锁相发放. 自相关计算结果则表明, 输出是相关的, 且有一主要成分. 功率谱的计算表明, 这一主要成分是激励信号的频率成分, 在主峰附近的谱的高度为输出信号的背景噪声的强度. 定义输出信号的信噪比 SNR 为输出信号的功率谱密度中激励信号的谱峰高度与其附近背景噪声谱的高度之比. 通过对不同

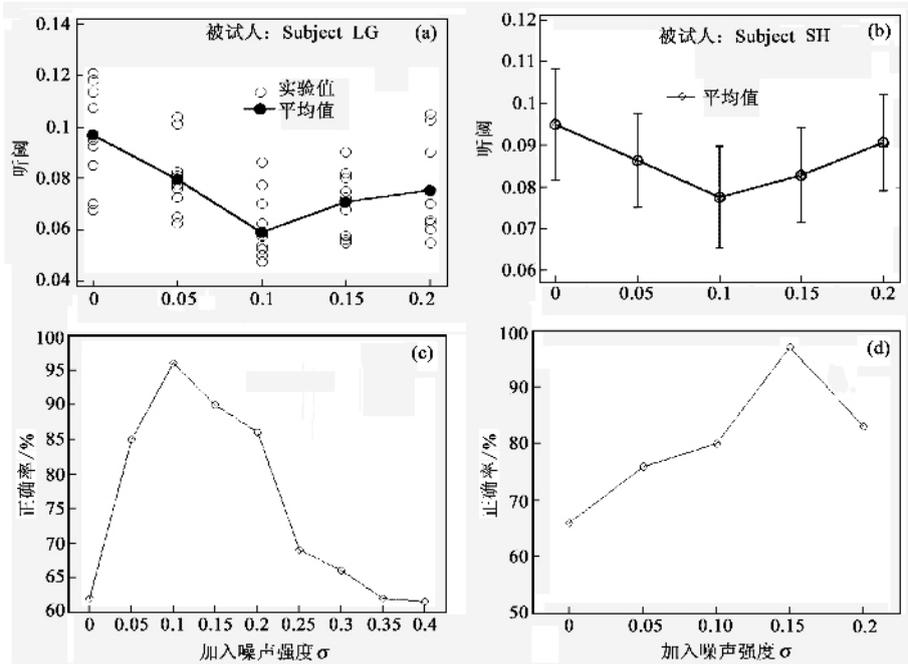


图5 由神经非线性动力学推测的听外周神经发放时序编码机制的心理物理实验检验测试结果 (图中给出两个被试者(分别用 LG 和 SH 表示)的测试结果 (a)和(b)显示的是听阈随外加噪声强度增加而下降的现象 (c)和(d)显示的是接近听阈限时,听觉对纯音信号的检测能力随外加噪声强度增加而增强的现象.实验用纯音信号的频率是 400Hz,图中纯音信号与噪声强度(用高斯白噪声的标准差 σ 表示)用测试时的电脑参数表示,强度为 1 的 400Hz 纯音的声压级为 25dB, $\sigma=0$ 表示无噪声, $\sigma=0.1$ 的噪声的声压级为 8dB)

发放率输入(也就是不同的输入噪声强度)时输出信号信噪比的计算,表明存在一个最优的输入发放序列的平均发放率(即最优输入信号噪声强度),使得神经输出的发放序列有最大的信噪比.图4为这种现象的一个例子.

这一现象表明,神经对离散序列表达的时序信息的非线性传输,能通过对具有随机性的发放序列的发放率进行调节而得到优化.这一结果对神经信号编码与处理机制的认识具有重要的启示.首先,它为探索神经编码机制提供了新思路.根据上述结果,如果神经系统通过时序编码,改变发放率,神经系统对信号的检测能力就会发生类似图4所示的非单调变化.其次,它为神经系统中没有激励时存在的自发发放的可能意义提供新的解释.根据上述结果,通过发放序列时序编码的信息在神经中的有效传输,需要有一个适当随机点序列的支持,这个序列并不表达任何信息,只是为时序信息提供一个优化的传输媒介.没有激励时,神经系统中存在的自发发放可能正是这样一个媒介,而不是以前所认为的完全没有意义的发放,更不是有损信息表达与检测的神经噪声^[11].相反,它可能是一种有助于神经信息传输,甚至是神经时序信息传输必不可少的因素.事实上,当

弱周期性信号激励时,在听神经中首先所引起的不是发放率的变化,而是发放时序的变化^[12].这意味着听觉系统外周神经可能通过时序编码.

为检验上述推测,我们进一步作了心理物理研究.由于加白噪声时在感音的内毛细胞中引起的是膜电位直流成分的增加,从而使得其受内毛细胞膜电位控制的单位时间内向听神经释放的神经递质量子(具有一定电荷量的能够传递神经信息的化学物质)平均个数增加,并进而使得听神经发放率的增加.加低频纯音时,会引起神经递质量子释放以及听神经发放时序的变化.根据上述理论研究结果,我们可以通过加白噪声时听觉系统对纯音信号检测能力的变化,来检验听觉系统是否通过时序编码,以及噪声在神经信号的时序编码中是否有积极作用.通常,噪声有损听觉的信号检测能力.但是,根据上述非线性理论,如果听觉系统通过时序编码的话,将出现噪声对听觉信号检测能力增强的现象.这与我们的直觉矛盾,但有存在的可能.因为,如果有噪声的听觉增强现象,作为非线性系统的随机共振现象,只会在日常生活中难得的微弱声环境下出现,而不会在日常的噪声环境下出现.为此,设计了两在完全隔绝外界声音的消声室中进行的实验.一是测定正常人

的纯音听阈随外加白噪声强度的变化,另一种是测定正常人对强度接近听阈的纯音的检测能力随外加白噪声强度的变化.结果分别如图5所示^[8].由图5可见,在一定范围内,正常人的听阈随噪声强度的增加而下降,对纯音信号的检测能力随噪声强度增加而增强.在上述实验中,有听觉增强效应的噪声的动态范围并不大,所引起的听阈降低也只有3—5dB.这反映听觉系统可能由于自发发放的存在,已经调适到一个接近最佳的时序信息传输状态.

上述研究通过非线性物理理论与心理物理实验,揭示了感觉信息处理中噪声听力增强的反常现象及其背后的神经机制,理论与实验的相互印证,证实了神经发放序列时序编码机制的存在以及在时序编码和神经传输中噪声的重要作用.由于人工听觉和基于听觉的语音信号处理等技术高度依赖于对人的感觉信息处理机制的认知,这一认知所揭示的感觉神经编码新机制与新特征,也为相关技术提供了发展的新思路.

参考文献

[1] Ferster D, Spruston N. *Science*, 1995, 270 :757 ;Eberhard E F. *Science*, 1997, 278 :1901 ;Vaadia E *et al.* *Nature (London)*, 1995, 373 :515 ;Riehle A *et al.* *Science*, 1997, 278 :1950 ;Adam C. *Nature(London)* 2002, 416 :274

[2] Chatterjee M, Zwislocki J J. *Hear. Res.*, 1997, 111 :65 ;1998, 124 :170

[3] Mainen Z F, Sejnowski T J. *Science*, 1995, 268 :1503 ;MacLeod K *et al.* *Nature (London)*, 1998, 395 :693 ;Steinmetz P N *et al.* *Nature(London)*, 2000, 404 :187

[4] 沈钧贤, 高磐磐. *声学学报*, 1992, 17(5) :382 [Shen J X, Gao P P. *Acta Acustica*, 1992, 17(5) :382(in Chinese)] 沈钧贤, 于琦. *科学通报*, 1995, 40(1) :65 [Shen J X, Yu Q. *Chinese Science Bulletin*, 1995, 40(1) :65(in Chinese)]

[5] Lestienne R. *Progress in Neurobiology*, 2001, 65 :545

[6] Chacron M J *et al.* *Phys. Rev. Lett.*, 2004, 92 :080601 ;Holden A V. *Nature (London)*, 2004, 428 :382

[7] Long Z C *et al.* *Phys. Rev. Lett.*, 2003, 91 :2081031

[8] Long Z C *et al.* *Phys. Lett. A*, 2004, 323 :434 ;*Chin. Phys. Lett.*, 2004, 21 :757

[9] Bezrukov S M *et al.* *Nature (London)*, 1997, 385 :319 ;Wiesenfeld K *et al.* *Phys. Rev. Lett.*, 1994, 72 :2125

[10] Gammaitoni L *et al.* *Rev. Mod. Phys.*, 1998, 70 :223

[11] Allen J B, Neely S T. *J. Acoust. Soc. Am.* 1997, 102 :3628

[12] Gleich O, Narins P M. *Hear. Res.* 1988, 32 :81



· 仪器和设备 ·

超高稳定度磁铁电源

——保定天威宝峰医疗器械有限公司



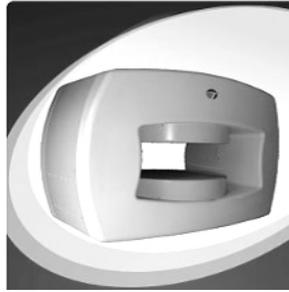
天威宝峰公司是电磁核磁共振(MRI)制造商,具备大型三类医疗器械生产资质.公司同时向国内各大专院校、科研机构、实验室提供超高稳定度磁铁电源、磁体、及脉冲电源.

天威宝峰公司是天威集团控股子公司,天威集团总资产居行业首位,其产品特大型变压器为三峡电站、秦山核电站等单位采用.



一、超高稳定度磁铁电源

功率 2kW—100kW
 稳定度 5ppm—50ppm
 连续可调 波形调正



三、磁体

独特的抗涡流设计,保证涡流在可控范围内无剩磁、均匀区域大、稳定可靠.



二、脉冲电流源

频率范围 :<10k
 功率范围 500W - 50kW
 稳定度 :<50ppm
 过零调节 任意波形输出

四、医用磁共振

主磁场 0.12T、0.16T、0.2T、0.3T

地址 河北保定高新技术产业区银杏路198号
 市场部电话 0312-3309100 0312-3309112 0312-3309125
 传真 0312-3309107
 邮编 071051
 网址 www.bdtwbf.com
 Email bdtwbf@bdtwbf.com