

# 关于注意和记忆的神经动力学机制<sup>1)</sup>

王如彬<sup>\*,†,2)</sup> 张志康<sup>\*</sup> 余 婧<sup>†</sup>

<sup>\*</sup>(华东理工大学信息科学与工程学院脑信息处理与认知神经动力学研究中心, 上海 200237)

<sup>†</sup>(东华大学理学院力学研究中心, 上海 200051)

**摘要** 利用随机的相变动力学理论研究了一个具有不同相位的神经振子群模型, 并考察神经振子群对刺激信息的处理及神经编码的动态演化. 通过对动力学模型的数值分析, 在二维相空间上描述了神经元集群内不同振子簇发放动作电位时, 数密度随时间演化的图像. 数值分析的结果表明该模型能够用来描述注意和记忆的神经动力学机制, 并且证明了只有高维的神经动力学模型才能更深刻地描述神经元集群的动力学特性, 而以往的编码模型丢失了大量有用的神经信息.

**关键词** 相变, 不同相位, 耦合, 集群神经编码, 注意和记忆

中图分类号: Q189 文献标识码: A 文章编号: 0459-1879(2006)06-0816-09

## 引 言

神经动力学研究最近取得了许多新的研究进展. 在确定型和随机性神经放电模型中, 对整数倍和阵发周期节律的分岔机制、神经元的簇放电模式、耦合神经元同步放电活动的动力学性质及类型等方面进行了深入的研究<sup>[1~8]</sup>, 得到了许多新的重要结果, 对神经编码方式作出了贡献.

关于神经元集群编码模式的研究最近十年来也取得了许多重要的进展. 例如关于位置细胞放电的时刻可以参照海马中强烈的  $\theta$  波脑电背景活动确定其相位. 这个现象最初是在 1993 年, 由 O'Keefe 等<sup>[9]</sup> 对海马中位置细胞的放电进行实验研究时发现, 当大鼠在运动中穿越位置场时, 相应的位置细胞放电相位会逐渐提前, 他们将这一现象称为  $\theta$  相移 (theta phase precession). 1996 年 Skaggs 等<sup>[10]</sup> 利用同步记录多个位置细胞活动时发现  $\theta$  相移现象普遍存在于海马齿状回和 CA1 皮层的位置细胞中, 并指出  $\theta$  相移现象可以将大鼠运动中经过的空间位置顺序编码在一个  $\theta$  节律周期中 (约 0.1 s). 这样的—个时间尺度非常有利于突触连接强度的改变, 从而促进动物对空间位置顺序的学习与记忆. 因此  $\theta$  相移现象可能对于情节性记忆 (关于事件顺序的记忆) 是十分关键的, 是一种非常重要的神经现象.  $\theta$  相移现象被发

现后, 国际上许多学者都对它产生了浓厚的兴趣, 提出了各种理论模型试图解释这一现象背后的动力学机制. Yamaguchi<sup>[11,12]</sup> 使用由单位圆上的神经振子组成的集群的相变模型, 并利用固有频率逐渐增加的神经振子和  $\theta$  振荡节律之间的耦合来实现  $\theta$  相移. 这一模型充分考虑了海马的解剖结构和神经元之间的联结方式, 具有牢固的生物动力学基础. 而且这一模型也能比较好地模拟海马各区间内位置细胞的  $\theta$  相移现象, 并且很好地实现了空间位置顺序的记忆与提取. Yamaguchi 等<sup>[13,14]</sup> 还利用此模型模拟了大鼠对二维空间环境的学习以及人类视觉中对物体和背景间联系的记忆等认知过程, 显示了这一模型的应用前景. 目前国际上另有几类利用神经元之间非对称连接权重实现  $\theta$  相移的模型, 如 Tsodyks 等<sup>[15]</sup> 和 Samsonovich 及 McNaughton 的模型<sup>[16]</sup>. 这些模型的最大问题是, 非对称连接权重必须是学习的产物, 而实验中  $\theta$  相移可以在陌生的新环境里产生. 在 Yamaguchi 的模型中,  $\theta$  相移是由内在的固有机制产生, 无须经过学习. 在 Yamaguchi 之前, 也有一些利用神经振子建立的模型<sup>[9]</sup>. 这些模型里没有考虑神经振子间的联系, 因此不能说明实验中位置细胞放电之间相互锁相的现象. 此外 Yamaguchi 的模型虽然对位置细胞放电锁相的现象有较好的模拟, 但其所建立的模型的主要问题是几乎不考虑脑

2005-11-28 收到第 1 稿, 2006-04-10 收到修改稿.

1) 国家自然科学基金资助项目 (30270339).

2) E-mail: rbwang@163.com

内背景噪声对神经活动及编码的作用和影响，而且模型中的刺激形式仅限于基波这种最简单的情况。所以他的模型对简单刺激或少数神经元群的编码有效，而对大规模神经元集群的神经编码可能是无效的。此外他的模型仅能够用于海马的学习与记忆研究，而对于具有其他记忆性质的神经功能组织是否有效，目前也不清楚。

针对上述集群编码模式及 Yamaguchi 模型中存在的问题，在文献 [17] 的基础上，笔者研究了噪声和刺激同时作用下神经元集群的动力学性能和编码性质。还曾经详细研究了神经元集群的相变动力学模型，并将其推广到认知神经动力系统，例如大脑皮层在刺激作用下的神经元集群相位编码的演化，取得了许多有意义的研究成果。这些研究成果包括细胞群态在随机噪声和刺激同时作用下两个细胞群态相互作用的相变动力学模型，这个模型扩展了迄今为止细胞相互作用的相变动力学模型仅限于一个群态的情况 [18~20]。这些研究把细胞群态的振幅由原来的极限环振幅扩展为可变振幅，得到了可变振幅情况下细胞群态相互作用的动力学模型。研究神经元之间突触耦合强度随时间变化的非线性随机相变动力学模型，从而揭示了学习与记忆的动态演化与神经元可塑性之间的动力学机制 [21,22]。笔者还详细研究了一个具有随机振幅的神经振子集团在随机噪声存在时的自同期化的演化模型以及刺激作用下的非同同期化演化模型，并得到了许多有生物学意义的结论 [23~25]。在处理神经信息的时候，具有同一耦合结构的神经振子集团内各个部位接受的刺激信息是否一样？它们的振幅极限环是否存在差异？实际上神经振子集团内各个振子的特征频率是不同的，在神经元活动时各个神经振子的相位和振幅极限环也不一样 [26]。为什么当我们的注意力集中在某一件事的时候，会忽略掉其他周围的事物，即所谓一心不能二用？为什么经我们注意的事物不容易遗忘，而不被注意的事物却很容易忘记？为了更深刻地描述神经振子集群在刺激下的神经信息处理及回答上述问题，本文提出了具有不同相位的神经振子集团的相变动力学模型，数值结果表明，该动力学模型能够较好地解释注意的神经动力学机制。

### 1 动力学模型

假定一个周期化活动的神经振子集团由  $N$  个神经振子组成，如图 1 所示。它表示振子群内的两个簇，第一簇内的振子数用  $N_1$  表示，相位用  $\theta_1$  表示；

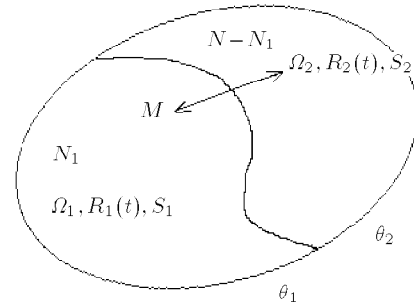


图 1 不同相位的神经元集团 ( $M$  表示振子之间的耦合)  
Fig.1 Two clusters of neural oscillators on different phase in one population

第二簇内的振子数用  $N - N_1$  表示，相位用  $\theta_2$  表示。两簇之间神经元的相互作用用符号  $M$  表示，其具体表达式将在下文给出。其中神经振子群中第一簇内  $N_1$  个神经振子的特征频率为  $\Omega_1$ ，振幅为  $R_1(t)$ ，刺激为  $S_1(\Psi_j, R_1)$ ，第二簇内  $N - N_1$  个神经振子的特征频率为  $\Omega_2$ ，振幅为  $R_2(t)$ ，刺激为  $S_2(\Psi_j, R_2)$ ，则在刺激和白噪声联合作用下  $N$  个神经振子的相变动力学方程可表为

$$\begin{cases} \dot{\psi}_j = \Omega_1 + S_1(\psi_j, R_1) + \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N M(\psi_j - \psi_k, R_1, r_k) + F_j(t) \\ (j = 1, 2, \dots, N_1) \\ \dot{\psi}_j = \Omega_2 + S_2(\psi_j, R_2) + \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N M(\psi_j - \psi_k, R_2, r_k) + F_j(t) \\ (j = N_1 + 1, \dots, N) \\ \dot{r}_j = \alpha_1 r_j - \beta_1 r_j^3 \quad (j = 1, 2, \dots, N_1) \\ \dot{r}_j = \alpha_2 r_j - \beta_2 r_j^3 \quad (j = N_1 + 1, \dots, N) \\ r_j = \begin{cases} R_1(t) = R_1 & (j = 1, 2, \dots, N_1) \\ R_2(t) = R_2 & (j = N_1 + 1, \dots, N) \end{cases} \end{cases} \quad (1)$$

其中  $r_k$  表示每一个神经振子的振幅，白噪声的均值和相关函数分别由下式表达

$$\langle F_j(t) \rangle = 0, \quad \langle F_j(t) F_k(t') \rangle = Q \delta_{jk} (t - t')$$

在文献 [9] 的基础上刺激与神经振子之间的耦合被推广为如下形式

$$S_k(\psi_j, R_k) = \sum_{m=1}^L I_{km} R_k^m \cos(m\psi_j + \gamma_{km}) \quad (k = 1, 2) \quad (2)$$

$$\left. \begin{aligned}
 M(\psi_j - \psi_k, R_d, r_k) = & \\
 - \sum_{m=1}^L R_d^m r_k^m [K_m \sin m(\psi_j - \psi_k) + & \\
 C_m \cos m(\psi_j - \psi_k)] & \\
 d = \begin{cases} 1 & (j = 1, 2, \dots, N_1) \\ 2 & (j = N_1 + 1, \dots, N) \end{cases} &
 \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

需要强调的是,在上述神经信息演化的相变动力学模型中,刺激被定义为皮层内环境的刺激.刺激项内的相位参数即为神经元集团随机相变模型中的相位,这种设定是合理的也是正确的.也就是说由刺激引起的大规模神经元集团的电活动,其刺激参数的生物学意义直接来源于每个神经元动作电位发放时的相位变化,因此刺激项的物理意义是明确的.

根据文献 [27] 所述,方程组 (1) 能够推出下列  $N + 2$  维的关于概率密度  $f$  的 Fokker-Plank 方程

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial f}{\partial t} = & - \sum_{k=1}^2 (\alpha_k R_k - \beta_k R_k^3) \frac{\partial f}{\partial R_k} + \frac{Q}{2} \sum_{j=1}^N \frac{\partial^2}{\partial \psi_j^2} f - \\
 & \sum_{j=1}^{N_1} \frac{\partial}{\partial \psi_j} [T_1 f] - \sum_{j=N_1+1}^N \frac{\partial}{\partial \psi_j} [T_2 f] \quad (4)
 \end{aligned}$$

上述 Fokker-Plank 方程中关于相位向量  $\{\psi_l\}$  和振幅向量  $\{R_l\}$  的概率密度以及系数可分别表示为

$$f = f(\psi_1, \dots, \psi_N, R_1, R_2, t)$$

$$T_1 = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N T_{11}$$

$$T_{11} = \begin{cases} \Omega_1 + S_1(\psi_j, R_1) + M(\psi_j - \psi_k, R_1, R_1) \\ (k = 1, 2, \dots, N_1) \\ \Omega_1 + S_1(\psi_j, R_1) + M(\psi_j - \psi_k, R_1, R_2) \\ (k = N_1 + 1, \dots, N) \end{cases}$$

$$T_2 = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N T_{22}$$

$$T_{22} = \begin{cases} \Omega_2 + S_2(\psi_j, R_2) + M(\psi_j - \psi_k, R_2, R_1) \\ (k = 1, 2, \dots, N_1) \\ \Omega_2 + S_2(\psi_j, R_2) + M(\psi_j - \psi_k, R_2, R_2) \\ (k = N_1 + 1, \dots, N) \end{cases}$$

其中  $R_1$  和  $R_2$  为确定性的时间函数.

从方程组 (1) 内的振幅方程中,可以求出振幅

关于时间  $t$  的函数表达式

$$R_i(t) = \frac{R_{i,0}}{\sqrt{1 - \frac{\beta_i}{\alpha_i} R_{i,0}^2}} \times \frac{e^{\alpha_i t}}{\sqrt{1 + \frac{\beta_i}{\alpha_i} \left( \frac{R_{i,0}}{\sqrt{1 - \frac{\beta_i}{\alpha_i} R_{i,0}^2}} \times e^{\alpha_i t} \right)^2}} \quad (5)$$

从图 2 可以看出,神经元活动开始后约 5s 的时间,振幅已经达到极限环  $R = 1$ ,所以刺激函数 (2) 和耦合函数 (3) 中,振幅在经历了一段时间后和就成了常量.

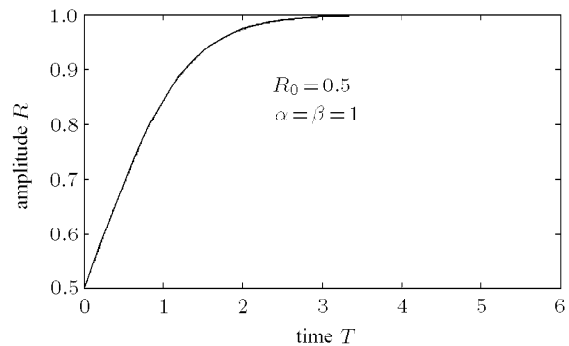


图 2 振幅极限环

Fig.2 Amplitude of limit cycles

令

$$\tilde{n}_1(\theta_1) = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^{N_1} \delta(\theta_1 - \psi_k)$$

$$\tilde{n}_2(\theta_2) = \frac{1}{N} \sum_{k=N_1+1}^N \delta(\theta_2 - \psi_k)$$

定义相应的数密度

$$n_j = n_j(\theta_j, R_1, R_2, t) = \int_0^{2\pi} \int_0^{2\pi} d\psi_l \tilde{n}_j f \quad (j = 1, 2)$$

可知

$$\int_0^{2\pi} n_1(\theta_1, R_1, R_2, t) d\theta_1 = \frac{N_1}{N}$$

$$\int_0^{2\pi} n_2(\theta_2, R_1, R_2, t) d\theta_2 = \frac{N - N_1}{N}$$

定义全局数密度

$$n = n(\theta_1, \theta_2, R_1, R_2, t) =$$

$$n_1(\theta_1, R_1, R_2, t) + n_2(\theta_2, R_1, R_2, t) \quad (6)$$

满足

$$\int_0^{2\pi} n(\theta', \theta', R_1, R_2, t) d\theta' = 1 \quad (7)$$

全局数密度的意义为： $N_1$  个振子的相位为  $\theta_1$ ，其余  $N - N_1$  个振子的相位为  $\theta_2$  的概率的算术平均值。

利用性质

$$\frac{\partial}{\partial \psi_k} \tilde{n}_1(\theta_1) = \begin{cases} -\frac{1}{N} \frac{\partial}{\partial \theta_1} \delta(\theta_1 - \psi_k) & (k = 1, 2, \dots, N_1) \\ 0 & (k = N_1 + 1, \dots, N) \end{cases}$$

$$\frac{\partial^2}{\partial \psi_k^2} \tilde{n}_1(\theta_1) = \begin{cases} -\frac{1}{N} \frac{\partial^2}{\partial \theta_1^2} \delta(\theta_1 - \psi_k) & (k = 1, 2, \dots, N_1) \\ 0 & (k = N_1 + 1, \dots, N) \end{cases}$$

$$\frac{\partial}{\partial \psi_k} \tilde{n}_2(\theta_2) = \begin{cases} 0 & (k = 1, 2, \dots, N_1) \\ -\frac{1}{N} \frac{\partial}{\partial \theta_2} \delta(\theta_2 - \psi_k) & (k = N_1 + 1, \dots, N) \end{cases}$$

$$\frac{\partial^2}{\partial \psi_k^2} \tilde{n}_2(\theta_2) = \begin{cases} 0 & (k = 1, 2, \dots, N_1) \\ -\frac{1}{N} \frac{\partial^2}{\partial \theta_2^2} \delta(\theta_2 - \psi_k) & (k = N_1 + 1, \dots, N) \end{cases}$$

将方程 (6) 代入式 (4)，略去冗长的计算过程，可得到关于平均数密度的方程

$$\begin{aligned} \frac{\partial n}{\partial t} = & \int_0^{2\pi} \int_0^{2\pi} d\psi_l \left( \tilde{n}_1(\theta_1) \frac{\partial f}{\partial t} + \tilde{n}_2(\theta_2) \frac{\partial f}{\partial t} \right) = \\ & - \sum_{k=1}^2 (\alpha_k R_k - \beta_k R_k^3) \frac{\partial n}{\partial R_k} + \\ & \frac{Q}{2} \left( \frac{\partial^2}{\partial \theta_1^2} n_1 + \frac{\partial^2}{\partial \theta_2^2} n_2 \right) - \\ & \left( \Omega_1 \frac{\partial}{\partial \theta_1} n_1 + \Omega_2 \frac{\partial}{\partial \theta_2} n_2 \right) - \\ & \frac{\partial}{\partial \theta_1} (S_1(\theta_1, R_1) n_1) - \frac{\partial}{\partial \theta_2} (S_2(\theta_2, R_2) n_2) - \\ & \frac{\partial}{\partial \theta_1} \left[ n_1(\theta_1, R_1, R_2, t) \cdot \right. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} & \left. \int_0^{2\pi} (M(\theta_1 - \psi', R_1, R_1) n_1(\psi', R_1, R_2, t) + \right. \\ & \left. M(\theta_1 - \psi', R_1, R_2) n_2(\psi', R_1, R_2, t)) d\psi' \right] - \\ & \frac{\partial}{\partial \theta_2} \left[ n_2(\theta_2, R_1, R_2, t) \cdot \right. \\ & \left. \int_0^{2\pi} (M(\theta_2 - \psi', R_2, R_1) n_1(\psi', R_1, R_2, t) + \right. \\ & \left. M(\theta_2 - \psi', R_2, R_2) n_2(\psi', R_1, R_2, t)) d\psi' \right] \end{aligned} \quad (8)$$

利用傅里叶级数，可以将刺激项和耦合项写成

$$S_j(\psi, R_j) = \sum_{k=-L}^L S_{jk}(R_j) e^{ik\psi} \quad (j = 1, 2) \quad (9)$$

其中

$$S_{jk}(R_j) = \begin{cases} \frac{I_{jk}}{2} R_j^k e^{i\gamma_{jk}} & (k = 1, 2, \dots, L) \\ \frac{I_{jk}}{2} R_j^{-k} e^{-i\gamma_{jk}} & (k = -1, -2, \dots, -L) \\ 0 & (\text{其余 } k) \end{cases} \quad (10)$$

$$M(\psi - \psi', R_j, R_m) = - \sum_{k=-L}^L M_k(R_j, R_m) e^{ik(\psi - \psi')} \quad (11)$$

$$M_k(R_j, R_m) = \begin{cases} R_j^k R_m^k (C_k - iK_k) & (k = 1, 2, \dots, L) \\ R_j^{-k} R_m^{-k} (C_{-k} - iK_{-k}) & (k = -1, -2, \dots, -L) \\ 0 & (\text{其余 } k) \end{cases} \quad (12)$$

将数密度展开为傅里叶级数

$$n_j(\theta_j, R_1, R_2, t) = \left. \sum_{k=-\infty}^{\infty} \hat{n}_j(k, R_1, R_2, t) e^{ik\theta_j} \right\} \quad (13)$$

$j = (1, 2)$

可得

$$\begin{aligned} \hat{n}_1(0) = \hat{n}_1(0, R_1, R_2, t) &= \frac{N_1}{2\pi N} \\ \hat{n}_2(0) = \hat{n}_2(0, R_1, R_2, t) &= \frac{N - N_1}{2\pi N} \end{aligned}$$

在上述条件下，平均数密度可用下列方程表示

$$\begin{aligned} n(\theta_1, \theta_2, R_1, R_2, t) = & \sum_{j=1}^2 n_j(\theta_j, R_1, R_2, t) = \\ & \sum_{k=-\infty}^{\infty} [\hat{n}_1(k, R_1, R_2, t) e^{ik\theta_1} + \hat{n}_2(k, R_1, R_2, t) e^{ik\theta_2}] \end{aligned} \quad (14)$$

代入后可得

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \hat{n}_1}{\partial t} &= - \sum_{m=1}^2 (\alpha_m R_m - \beta_m R_m^3) \frac{\partial \hat{n}_1}{\partial R_m} - \\
 &\quad \frac{k^2}{2} Q \hat{n}_1 - ik \Omega_1 \hat{n}_1 - \\
 &\quad ik \sum_{m=-L}^L S_{1m}(R_1) \hat{n}_1(k-m) + \\
 &\quad 2\pi ik \sum_{m=-L}^L \hat{n}_1(k-m) [M_m(R_1, R_2) \hat{n}_1(m) + \\
 &\quad M_m(R_1, R_2) \hat{n}_2(m)] \\
 \frac{\partial \hat{n}_2}{\partial t} &= - \sum_{m=1}^2 (\alpha_m R_m - \beta_m R_m^3) \frac{\partial \hat{n}_2}{\partial R_m} - \frac{k^2}{2} Q \hat{n}_2 - \\
 &\quad ik \Omega_2 \hat{n}_2 - ik \sum_{m=-L}^L S_{2m}(R_2) \hat{n}_2(k-m) + \\
 &\quad 2\pi ik \sum_{m=-L}^L \hat{n}_2(k-m) [M_m(R_1, R_2) \hat{n}_1(m) + \\
 &\quad M_m(R_1, R_2) \hat{n}_2(m)] \\
 &\quad k = (0, \pm 1, \pm 2, \dots)
 \end{aligned} \tag{15}$$

其中  $\hat{n}_j(0)$  与  $\hat{n}_j(k, R_1, R_2, t)$  的意义在式 (13) 中已经说明,  $\hat{n}_1 = \hat{n}_1(k, R_1, R_2, t)$  和  $\hat{n}_2 = \hat{n}_2(k, R_1, R_2, t)$ . 考虑到方程 (5), 有

$$\begin{aligned}
 \frac{d\hat{n}_1}{dt} &= \frac{\partial \hat{n}_1}{\partial t} + \frac{\partial \hat{n}_1}{\partial R_1} \dot{R}_1 + \frac{\partial \hat{n}_1}{\partial R_2} \dot{R}_2 = \\
 &\quad \frac{\partial \hat{n}_1}{\partial t} + g_1(R_1) \frac{\partial \hat{n}_1}{\partial R_1} + g_2(R_2) \frac{\partial \hat{n}_1}{\partial R_2}
 \end{aligned}$$

可以将式 (15) 写成

$$\begin{aligned}
 \frac{d\hat{n}_1(k, t)}{dt} &= - \frac{k^2}{2} Q \hat{n}_1 - ik \Omega_1 \hat{n}_1 - \\
 &\quad ik \sum_m S_{1m}(R_1) \hat{n}_1(k-m) - \\
 &\quad ik \sum_{m=\pm 1}^L \hat{n}_1(k-m) [M_m(R_1, R_1) \hat{n}_1(m) + \\
 &\quad M_m(R_1, R_2) \hat{n}_2(m)] \\
 \frac{d\hat{n}_2(k, t)}{dt} &= - \frac{k^2}{2} Q \hat{n}_2 - ik \Omega_2 \hat{n}_2 - \\
 &\quad ik \sum_m S_{2m}(R_2) \hat{n}_2(k-m) - \\
 &\quad ik \sum_{m=\pm 1}^L \hat{n}_2(k-m) [M_m(R_1, R_2) \hat{n}_1(m) + \\
 &\quad M_m(R_2, R_2) \hat{n}_2(m)]
 \end{aligned} \tag{16}$$

## 2 无刺激时的演化结果

在无刺激的情况下, 如果两簇神经振子的参数完全相同, 正是 Tass<sup>[17]</sup> 的专著中已经有的结果, 这里不再详细分析. 为了更好地表述两簇神经振子之间的相互作用, 利用方程 (15) 和方程 (16), 可以给出在三维空间上平均数密度的演化过程. 在平面  $(\psi_1, n)$  上描述了第一簇神经元的平均数密度, 在平面  $(\psi_2, n)$  上描述了第二簇神经元的平均数密度, 在两个平面上它们均各自满足归一化条件, 对角线上描述了平均数密度, 同样满足归一化条件.

从图 3 和图 4 可以清楚地看出, 在同等参数条件下, 神经元个数的差距越大, 结果越趋向个数多的那簇神经元, 两簇神经元的比例对演化结果的影响非常显著, 个数多的那簇神经元主导了系统的演化结果, 例如图 3 中的  $\psi_1$  相空间和图 4 中的  $\psi_2$  相空间. 演化顺序为从左至右, 演化间隔为 15 ms. 图中红色的尖峰区域表示神经振子在该区域对应的相位空间上发放动作电位时神经振子数的概率.

需要强调的是, 在这些分析中首次用数值方法给出了位于两维相空间中神经元群在空间编码的动态演化, 并且用数值方法证明了以前所有关于大规模神经元群编码的数值结果都必将丢失大量有用的信息<sup>[10]</sup>. 这是因为此前的关于相变动力学研究神经编码的数值分析仅局限于一维相空间, 而在一维相空间上的信息演化只是图 3 和图 4 中对角线上的部分 (即当  $\psi_1 = \psi_2$  时). 而对角线以外部分的信息全部被丢掉. 这对于认知神经编码是绝对不允许的. 事实上只有用高维方法才能真实地描述皮层神经元集群的神经编码和动态演化.

## 3 刺激作用下的注意和记忆

本节利用丰富的三维演化图来研究脉动刺激对神经编码的影响, 短暂的刺激引起非同期化和刺激结束之后的再同期化是本节的重点问题.

所有刺激的结构均由 3 部分组成:

(1) 刺激过程的第 1 部分没有刺激, 即  $S_1 = S_2 = 0$ . 文献 [7] 已经利用解析方法和数值分析方法研究了自发活动的神经振子集团的同期化活动和相应的发放模式. 在生物学与医学中所谓同期化运动是指神经振子群内各个振子以一定的相位差作周期运动, 也称之为锁相运动, 而同步运动是指神经振子之间的相位差为零时的周期运动.

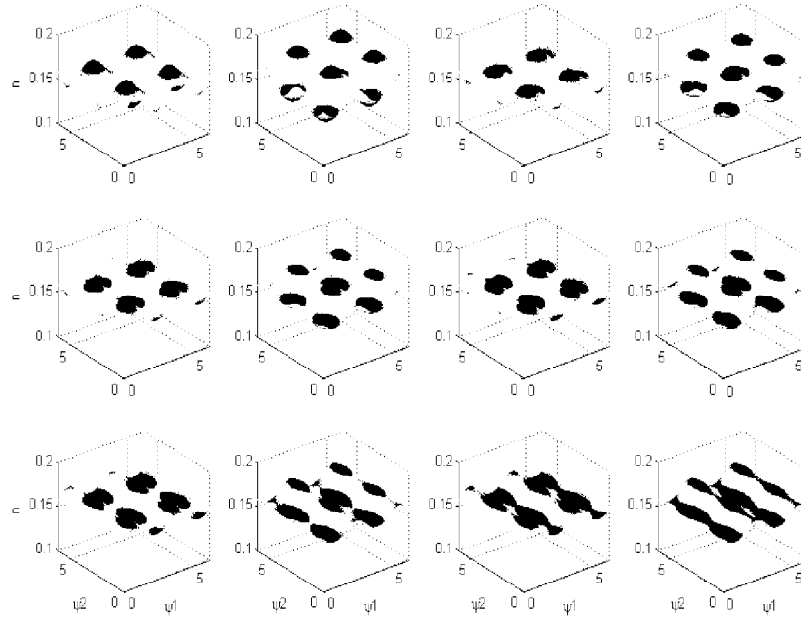


图 3 不同相位的平均数密度演化过程:  $N_1 : N_2 = 10 : 1$ , 初始条件:  $n(\psi_1, 0) = 1/2\pi + 0.012 \cos \psi_1 + 0.012 \cos(2\psi_1)$ ,  $n(\psi_2, 0) = 1/2\pi + 0.012 \cos \psi_2 + 0.012 \cos(2\psi_2)$ ,  $Q_1 = Q_2 = 0.4$ ,  $\Omega_1 = \Omega_2 = 2\pi$

Fig.3 Evolution of the averaging number density of different phase:  $N_1 : N_2 = 10 : 1$ . Initial condition:

$n(\psi_1, 0) = 1/2\pi + 0.012 \cos \psi_1 + 0.012 \cos(2\psi_1)$ ,  $n(\psi_2, 0) = 1/2\pi + 0.012 \cos \psi_2 + 0.012 \cos(2\psi_2)$ ,  $Q_1 = Q_2 = 0.4$ ,  $\Omega_1 = \Omega_2 = 2\pi$

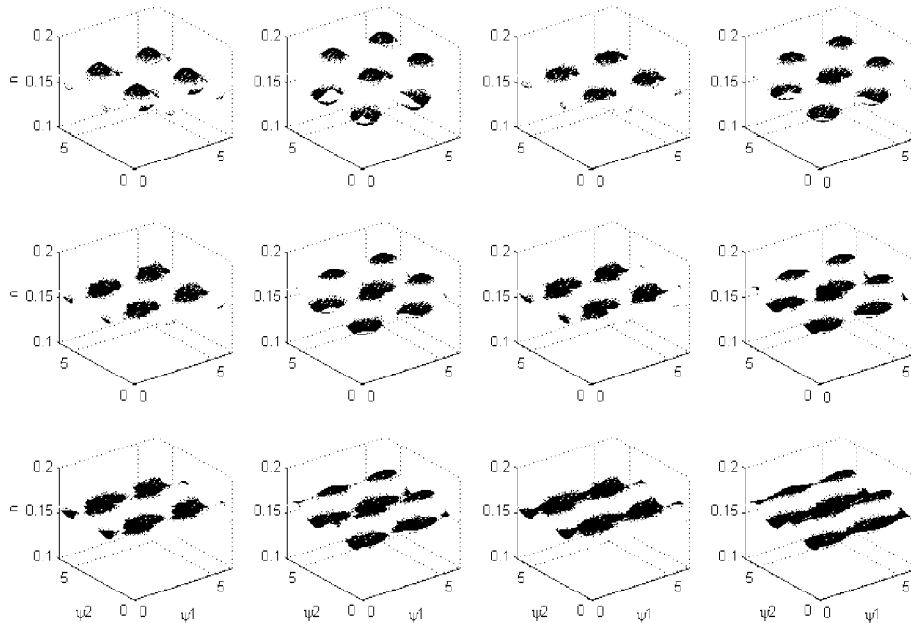


图 4 不同相位的平均数密度演化过程:  $N_1 : N_2 = 1 : 10$ , 初始条件和参数同图 3

Fig.4 Evolution of the averaging number density of different phase:  $N_1 : N_2 = 1 : 10$  (Initial condition is the same as Fig.3)

(2) 刺激过程的第 2 部分含有刺激  $S_1 \neq 0$  或者  $S_2 \neq 0$ , 或者两者都不等于零. 重点研究不同的刺激作用于不同的噪声簇状态. 通过这种方式研究神经振子集团对几种性质上不同的脉动刺激的反应.

(3) 刺激过程的第 3 部分终止刺激,  $S_1 = S_2 = 0$ . 在这个过程中将研究振子簇如何弛豫到一个稳定状态, 亦即怎样再同期化, 然后又重新回到稳定的同期化状态. 其实, 在第 3 部分的过程中, 刺激的结

果也就是再同期化的一个初始条件, 文献 [8] 已经讨论过初始条件的不同对神经编码结果的影响.

图 5 展示了神经振子的个数比为 1:10 的两簇神经元在不同阶数的脉动刺激下, 从同期化的稳定状态演化到非同期化的不稳定状态, 由于其中主导系统的神经元簇受到一阶谐波刺激, 出现了一个周期单个波峰的平均数密度分布, 在 0.3s 短暂的刺激过后, 形成了如图 5(c) 的分布, 完全不同于图 5(a) 的初始分布, 这个刺激的效果反映了在认知过程中, 绝

大多数的神经振子能够主导着系统的动力学行为.

但是在神经元之间的耦合作用下 (亦即神经元的自发活动), 经历了 18s 的再同期化过程之后, 可以发现图 5(d) 在趋于图 5(b) 的形状, 不论是在第一相位还是在第二相位和全局数密度上, 耦合作用的非同期化的神经元群又回到同期化的稳定状态, 这个现象表明当刺激结束后作为刺激效果的记忆状态是稳定的.

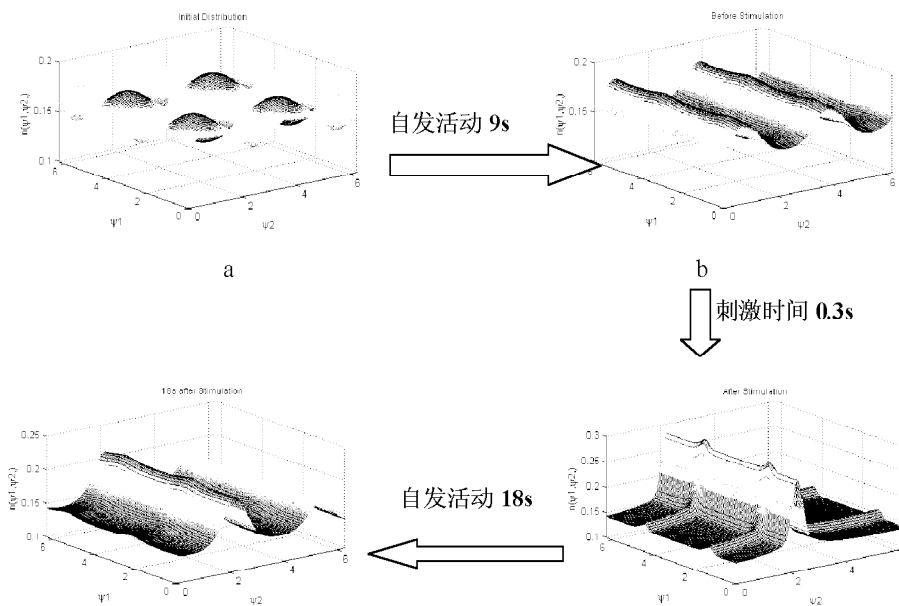


图 5 神经元的个数比  $N_1 : N_2 = 1 : 10$ , 初始条件和参数的选取同图 3, 刺激  $S_i(\psi, R_i) = I_{i1} R_i^2 \cos \psi + I_{i2} R_i^2 \cos(2\psi)$   
 $I_{11} = 0, I_{12} = 7, I_{21} = 7, I_{22} = 0$ . (a) 振子平均数密度的初始分布; (b) 经历了 9s 的自发活动后的分布;  
 (c) 给予了 0.3s 的刺激之后的分布; (d) 刺激结束后自发活动 18s 的分布

Fig.5 Quantitative ration of neurons  $N_1 : N_2 = 1 : 10$  (Initial condition and parameters are the same as Fig.3),  
 $S_i(\psi, R_i) = I_{i1} R_i^2 \cos \psi + I_{i2} R_i^2 \cos(2\psi), I_{11} = 0, I_{12} = 7, I_{21} = 7, I_{22} = 0$

(a) Initial distribution of averaging number density of oscillators, (b) Distribution after spontaneous behavior of 9s,  
 (c) Distribution after end of instantaneous stimulation 0.3s, (d) Distribution after spontaneous behavior 18s after stimulation stop

图 5 中一系列的演化过程生动地解释了什么是相变过程以及诸如为什么能够在一个嘈杂的环境中识别出人们所熟悉的声音, 同时各种频率的环境噪声并不能分散人们的注意力. 这是因为与认知相关的刺激效果与承担这一认知的神经元个数有很大的关系, 如  $N_2$  簇, 在这一簇内, 神经振子之间能够产生认知过程的耦合共振. 而来自环境的噪声刺激仅有少部分神经元对此作出反应, 不足以引起神经元之间的耦合共振, 如  $N_1$  簇. 虽然  $N_1$  簇对外界刺激的编码没能达到意识水平, 但仍可以在皮层中留下某些痕迹, 并对识别声音的  $N_2$  簇产生影响. 注意就是滤除未被注意的事情, 被注意事件的响应具有较

快的速度、较低的阈值 (如图 5(c)), 注意还使该事件不容易被忘记, 这可以从刺激的结果图 5(d) 中观察到, 与图 5(c) 相比可以看到第一相位上的影响已经不是很清晰了, 但是刺激对第二相位的影响还是清晰可辨的, 表明认知刺激的记忆效果.

### 4 结 论

本文在振子特性完全相同的神经元集团的演化模型基础上, 建立了具有不同相位的神经振子集团的相变动力学模型, 进行了自发活动下的稳定性分析和数值分析, 并对对称 (完全相同的两簇振子数) 和非对称 (不完全相同的两簇振子数) 的神经元集团

在刺激作用下的同期化和非同期化活动分别进行了数值分析, 清楚地观察到具有两个不同相位的神经元集团的相变演化过程, 深刻地描述了不同相位条件下的相位神经编码. 分析了噪声、刺激和耦合作用对神经振子集群动力学特性的影响, 初步了解了注意的神经动力学机制.

在认知系统中, 绝大多数的神经振子主导着系统的动力学行为, 小部分的神经振子在认知活动中只起修饰性的作用, 平均数密度的分布深刻地证明了这个生物学现象. 其次由于大部分的神经振子的活动主导了系统的认知行为, 被注意的事物是容易被记住的, 但作为刺激效果的记忆内容却是相当稳定的.

### 参 考 文 献

- Izhikevich EM. Neural excitability, spiking and bursting. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2000, 10: 1171~1266
- Chay TR. Chaos in a three-variable model of an excitable cell. *Physica D*, 1985, 16(2): 233~242
- Chay TR, Fan YS. Bursting, spiking, chaos, fractals, and universality in biological rhythms. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 1999, 5: 595~635
- Govaerts W, Dhooge A. Bifurcation, bursting and spike generation in a neural model. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2002, 12: 1731~1741
- Yang ZQ, Lu QS. GWN-induced bursting, spiking, and random subthreshold impulsing oscillation before Hopf bifurcations in the Chay model. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2004, 14: 1~17
- Shi Xia, Lu Qishao. Phase synchronization of electrically coupled different neuronal pacemakers with the Chay model. *Chin Phys Lett*, 2005, 22(3): 547~550
- Shi Xia, Lu Qishao. Firing patterns and complete synchronization of coupled Hindmarsh-Rose neurons. *Chin Phys*, 2005, 14(1): 77~85
- Wang Qingyun, Lu Qishao, Wang Haixia. Transition to complete synchronization via nearly synchronization in two coupled chaotic neurons. *Chin Phys*, 2005, 14(11): 2189~2207
- O'Keefe J, Recce ML. Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus*, 1993, 3: 317~330
- Skaggs WE, McNaughton BL, Wilson MA, et al. Theta phase precession in hippocampal neuronal populations and the compression of temporal sequences. *Hippocampus*, 1996, 6: 149~172
- Yoko Yamaguchi. A theory of hippocampal memory based on theta phase precession. *Biol Cybern*, DOI 10.1007/s00422-003-0415-9 Online publication, 2003
- Yamaguchi Y, Aota Y, McNaughton BL, et al. Bimodality of theta phase precession in hippocampal place cells in freely running rats. *J Neurophysiol*, 2002, 87: 2629~2642
- Hiroaki Mizuhara, Li-Qun Wang, Koichiro Kobayashi, et al. Long-range EEG phase synchronization during an arithmetic task indexes a coherent cortical network simultaneously measured by fMRI. *NeuroImage*, 2005, 27: 553~563
- Naoyuki Sato, Yoko Yamaguchi. Online formation of a hierarchical cognitive map for object-place association by theta phase coding. *Hippocampus*, 2005, 15: 963~978
- Tsodyks MV, Skaggs WE, Sejnowski TJ, et al. Population dynamics and theta rhythm phase precession of hippocampal place cell firing: a spiking neuron model. *Hippocampus*, 1996, 6: 271~280
- Samsonovich A, McNaughton BL. Path integration and cognitive mapping in a continuous attractor neural network model. *J Neurosci*, 1997, 17(15): 5900~5920
- Tass PA. *Phase Resetting in Medicine and Biology*. Berlin Herdelberg: Springer-Verlag, 1999
- Wang Rubin, Zhang Zhikang. Nonlinear stochastic models of neurons activities. *Neurocomputing*, 2003, 51: 401~411
- 王如彬, 喻伟, 焦贤发. 非线性随机动力学在脑信息处理中的应用. 复旦神经生物学讲座, 2004, 307: 193~206 (Wang Rubin, Yu Wei, Jiao Xianfa. A review of application on stochastic dynamics in brain information processing. *Fudan Lecture in Neurobiology*, 2004, 307: 193~206 (in Chinese))
- Wang Rubin, Yu Wei. Stochastic nonlinear evolutionary model of the large-scaled neuronal population and dynamic neural coding subject to stimulation. *Journal of Biological Medicinal Engineering*, 2006, 23(2): 243~247
- Wang Rubin, Jiao Xianfa. Stochastic model and neural coding of large-scale neuronal population with variable coupling strength. *Neurocomputing*, 2006, 69(7): 778~785
- Jiao Xianfa, Wang Rubin. Nonlinear dynamic model and neural coding of neuronal network with the variable coupling strength in the presence of external stimuli. *Applied Physics Letters*, 2005, 87: 083901
- Wang Rubin. A stochastic nonlinear evolution model of neuronal activity with random amplitude. In: *Proceedings of 9th International Conference on Neural Information Processing*. ICONIP. Singapore. 2002. 2497~2501
- Wang Rubin, Yu Wei. A stochastic nonlinear evolution model and dynamic neural coding on spontaneous behavior of large-scale neuronal population. In: *Advances in Natural Computation*. Part 1. Springer-Verlag, 2005. 490~497
- Wang Rubin, Jiao Xianfa. Synchronization in neuronal population with the variable coupling strength in the presence of external stimulus. *Applied Physics Letters*, 2006, 88: 203901
- Wang Rubin. Some advances in nonlinear stochastic evolution models of neuron population. In: *Proceedings 5th International Conference of Stochastic Structural Dynamics*. ICSSD. (CRC. USA). 2003. 453~461
- 朱位秋. 非线性随机动力学与控制. 北京: 科学出版社, 1998. 110 (Zhu Weiqiu. *Nonlinear Stochastic Dynamics and Control*. Beijing: Science Press, 1998. 110 (in Chinese))



MECHANISM OF NEURODYNAMICS ON ATTENTION AND MEMORY <sup>1)</sup>Wang Rubin<sup>\*,†,2)</sup> Zhang Zhikang<sup>\*</sup> Yu Jing<sup>†</sup>

*\*(Institute for Brain Information Processing and Cognitive Neurodynamics, School of Information Science and Engineering, East China University of Science and Technology, Shanghai 200237, China)*

*†(School of Science, Donghua University, Shanghai 200051, China)*

**Abstract** In this paper we propose a new nonlinear stochastic dynamic evolution model for phase encoding in population of neuronal oscillators with different phases, and study the neural information processing in cerebral cortex and dynamic evolution under the action of different stimulation signals. The evolution of the averaged number density along with time in the space of three dimensions is described in different clusters of neuronal oscillator firing action potential at different phase spaces by means of numerical analysis. The results of numerical analysis show that the dynamic model proposed in this paper can be used to describe the mechanism of neurodynamics of attention and memory, and it is proved that only the neural dynamic model in a high-dimension space can adequately describe dynamic characteristics of the neural population, and much useful neural information may be lost in the early models of stochastic dynamics for phase coding.

**Key words** phase resetting, different phase, coupling, neural coding, attention and memory

---

Received 28 November 2005, revised 10 April 2006.

1) The project supported by the National Natural Science Foundation of China (30270339).

2) E-mail: rbwang@163.com