

# $\theta$ 相移在单次学习过程中促进神经网络 对空间位置顺序记忆的研究\*

沈恩华 王如彬 张志康

(华东理工大学信息科学与工程学院, 上海 200237)

**摘要**  $\theta$ 相移是在大鼠海马中发现的位置细胞放电的特殊模式. 随着大鼠在某个位置场中行进, 相应位置细胞发放脉冲的相位(相对于局部电位中的 $\theta$ 节律)会逐渐提前. 一些学者认为, 该现象可以将大鼠在运动中所经过的一系列位置场的顺序编码成时间上压缩, 并且多次重复出现的脉冲模式, 因此可以促进大鼠对其在运动中经过的空间位置的顺序的记忆. 本文建立了一个模型, 对该现象进行了研究. 首先, 本文建立了能够产生 $\theta$ 相移现象的单个海马神经元模型. 这一模型建立在 HarrisKD 等及 MageeJC 的电生理实验研究的基础上, 根据神经元真实的生理特性来建模. 并且以整合与发放的脉冲神经元模型取代 H-H 模型, 大大简化了计算量. 而模拟结果又能较好的重现实验中真实神经元的表现. 为了研究 $\theta$ 相移对空间位置顺序记忆的作用, 在单神经元模型的基础上, 又建立了一个基于 STDP 的学习型神经网络. 通过对网络的研究发现, 空间位置顺序的信息在模拟中只要输入一次, 就可以使该网络对这一顺序形成一定程度的记忆, 并且有一定的比率能达到很高的准确率. 而如果在单神经元模型中去除 $\theta$ 相移功能, 则在单次学习过程中, 根本无法形成对空间位置顺序的记忆, 代表各个空间位置的神经元几乎同时发放, 基本上不能代表顺序信息.

**关键词**  $\theta$ 相移, 脉冲神经元模型, 脉冲时间相关的突触可塑性, 顺序记忆

## 引言

$\theta$ 相移(Thetaphaseprecession)现象首先是由 O'Keefe 和 Recce 在大鼠的海马中发现的. 他们发现, 如果以海马局部最为显著的 $\theta$ 节律电波为参照, 那么就可以确定海马中位置细胞发放的每一个动作电位的相位. 当大鼠在跑动中穿过位置场时, 每一个动作电位的这种发放相位基本上是在逐步提前<sup>[1]</sup>. 此后, Skaggs 等人通过大规模电极并行记录的方法, 又发现了如果两个位置细胞它们的位置场接近或者相邻, 那么这两个位置细胞发放的动作电位的相位差基本上是保持不变的, 且相位差大致与位置场之间的距离成比例<sup>[2]</sup>. 这是一个很重要的现象, 如果大鼠在运动中穿过一系列位置场的话, 可以想象, 由于不同位置细胞发放的相位差大致与位置场之间的距离成比例, 那么第一个位置细胞发放后, 紧接着是和它最邻近的位置细胞发放, 因为它们位置场之间的距离最小, 因此相位差最小, 然后是稍远一些的位置细胞发放, 依此类推. 这样, 空间位置的顺序就由神经元的动作电位顺序所编码

了. Skaggs 等人发现的相位差大约相当于 10 毫秒左右, 如果大鼠穿过 10 个位置场, 那么整个编码空间位置顺序的动作电位序列的长度达约为 0.1 秒, 差不多就是一个 $\theta$ 节律周期的长度. 相比之下, 大鼠穿过 1 个位置场所需的时间大约为 1~2 秒, 穿越 10 有交叠的位置场所需的时间约 4~5 秒. 可见, 这一编码形式将大鼠实际经历的时间大大压缩了, 在约 0.1 秒的时间内就编码了 4~5 秒内发生的内容. 这一动作电位顺序发放的模式在每个 $\theta$ 节律周期中基本上都要重复一次, 虽然大鼠只经历了一遍, 但是动作电位顺序发放的刺激却有很多次. 而且, 10 毫秒的发放时间差正好处于突触有效的可塑性改变范围, 这样,  $\theta$ 相移就能大大增强大鼠对空间位置顺序的学习与记忆<sup>[3]</sup>.

本文的神经元模型是根据 HarrisKDetal.<sup>[5]</sup> and MageeJC<sup>[4]</sup>所报告的电生理试验结果建立的, 因此这一模型非常符合生物的真实情形. 同时 HarrisKDetal.<sup>[5]</sup>指出, 神经系统中普遍存在的适应性现象能够适时地终止位置细胞的活动, 这对于 $\theta$ 相移现象的产生也是非常重要的.

在上述符合生理实际的单神经元模型基础上,本文搭建了一个脉冲时间相关的突触可塑性(STDP)神经网络.这一网络可以比较真实的模拟神经元的学习与记忆特性.我们将模拟现实的不同空间位置刺激输入这个网络(仅输入一次),查看网络是否能根据不完全的线索正确回忆起空间位置刺激出现的时间顺序.同时,我们用不带 $\theta$ 相移特性的神经元模型搭建完全相同的网络,给与相同的刺激,查看网络是否具有同样的回忆能力.

$\theta$ 相移是一种生物节律相关的现象,节律运动是生物中很普遍,也是很重要的现象<sup>[7,8]</sup>.

## 1 模型

单神经元模型采用带泄漏的整合——发放模型.方程如下:

$$C_m \frac{dV_m}{dt} = -I_{ion} - I_L + I_{input} \quad (1)$$

其中 $C_m$ 为膜电容, $V_m$ 为膜电位, $I_{ion}$ 为所有种类离子电流的和.此模型中,仅考虑两种离子电流:慢速的钾电流与 $Ca^{2+}$ 离子相关的钾电流(与适应性有关).模型中 $\theta$ 相移主要就是依靠这两种离子电流来产生的. $I_L$ 为泄漏电流, $I_{input}$ 为外界输入此神经元的总和.

我们用8个这样的神经元模型构成一个全互联的神经网络(选用8个神经元是考虑到计算量的缘故).至于该神经元模型的细节以及网络中神经元相互耦合的具体方式可详见文献[6].

学习是通过改变网络中的联接权重来实现的.方式如下:如果神经元 $i$ 为突触前神经元,神经元 $j$ 为突触后神经元,对突触后神经元发放的每个脉冲 $\delta(t_j^f)$ , $f=1,2,\dots,SN_j$ , $SN_j$ 为神经元 $j$ 发放的脉冲总数,我们在神经元 $i$ 发放的脉冲中寻找一个刚好发生在 $\delta(t_j^f)$ 前的脉冲.根据要求, $t_i^{f^*} < t_j^f$ 且 $t_i^{f^*+1} > t_j^f$ (或者 $t_i^{f^*}$ 是最后一个脉冲).如果找到,则我们规定在时刻 $t_j^f$ 时联接权重 $W_{ij}$ 有一个增加量,且该增量为:

$$\frac{dW_{ij}(t_j^f)}{dt} = Cw \cdot \delta(t_j^f) \cdot \tau \cdot e^{-\frac{\tau}{\theta}} \cdot (1 - W_{ij}(t_j^f)) \quad (2)$$

where  $\tau = t_j^f - t_i^{f^*}$ , $Cw$ 为学习率, $(1 - W_{ij}(t_j^f))$ 为饱和项.

对突触前神经元发放的每个脉冲 $\delta(t_i^f)$ , $f=1,2,\dots,SN_i$ , $SN_i$ 为神经元 $i$ 发放的脉冲总数,我们在

神经元 $j$ 发放的脉冲中寻找一个刚好发生在 $\delta(t_i^f)$ 前的脉冲 $\delta(t_j^{f^*})$ .根据要求, $t_j^{f^*} < t_i^f$ 且 $t_j^{f^*+1} > t_i^f$ (或者 $t_j^{f^*}$ 是最后一个脉冲).如果找到,则我们规定在时刻 $t_i^f$ 时联接权重 $W_{ij}$ 有一个负增量,且该增量为:

$$\frac{dW_{ij}(t_i^f)}{dt} = -0.03 \cdot Cw \cdot \delta(t_i^f) \cdot \sqrt{\tau} \cdot e^{-\frac{\tau}{\theta}} \cdot W_{ij}(t_i^f) \quad (3)$$

where  $\tau = t_i^f - t_j^{f^*}$ .

## 2 结果

使用MatLab的Simulink编程,模拟时采用定步长ode5方法,步长为0.0002sec.

### 2.1 单神经元结果

可见图1b.根据文献[5],海马中的锥体细胞接受的是一个山丘状的兴奋性输入,兴奋峰值发生在大鼠位置场中心处.同时,锥体细胞也接受持续的正弦抑制性输入,在我们的刺激中,正弦抑制输入为: $[-0.2 + 0.2 * \sin(10 * \pi * t)]nA$ ,频率为5Hz在 $\theta$ 节律范围中.在模拟的过程中,我们假设大鼠沿一条直线跑了60cm.在这个过程中,我们用—个更为简单的三角形兴奋性输入代替文献[5]中光滑渐变的兴奋性输入,此简单兴奋性输入绘制在图1a中的第一行.这个三角形输入是一个位置函数.开始时兴奋性输入中有一个常量成分0.7nA.但是这个常量值并不能使神经元发放,就算再加上一个0.01nA的噪声,神经元也只会用一个非常低的频率发放.之后,一个中心处于30cm处,长度为30cm的三角形输入出现.此后,输入恢复到了常量值.兴奋性输入的峰值强度为1.5nA.

在我们的模型中我们假设大鼠以匀速15cm/s前进.为了更加符合实际,我们假设大鼠的位置和时间是不成正比,在位置和时间的关系中存在有噪声.用公式来表达的话就是 $P = vt + \xi$ , $P$ 代表大鼠的位置, $v$ 代表它的平均速度15cm/s, $\xi$ 代表一个均值为0和标准差为1.06cm的高斯噪声.至于刺激强度,我们的刺激强度是基本参照Magee<sup>[4]</sup>的实验设定的.除上面所述以外我们还在输入中加入了白噪声,噪声强度为0.01nA.外部输入则是正弦抑制输入,三角形兴奋性输入和噪声的总和.

我们的模型的发放模式是以图1a所示的输入,结果显示在图1b,垂直坐标为脉冲的 $\theta$ 相位而横坐标为位置,每一点表示神经元发放的一个脉

冲. 图 1b 是总集了大约 20 个轨迹重叠的结果. 图中出现了相对稳定的模式, 我们能清楚看到这些点分布在一条斜率为负数的直线的附近, 而这正好符合文献[2]的实验中的  $\theta$  相位旋进的相位提前现象. 如果我们观察出现在 30cm (即兴奋性输入峰值) 之前的脉冲, 我们能看到在发放的开始到位置 30cm 中的这段脉冲相位被大大的提前了. 而在 30cm 后产生的峰值, 相位并没有前移反而滞后. 这滞后的产生源于我们所使用的适应机制. 适应机制是用来在输入达到峰值之前限制神经元的发放. 根据 Magee et al.[4] 和 Harris et al.[5] 的假设, 加大兴奋性输入会引起相位的提前; 而减弱兴奋性输入则会引起相位延迟. 如果没有适应机制, 如同图 1a 的兴奋性输入会在峰值前引起相位提前的现象, 也会在峰值之后引起相位延迟的现象. 而现在我们模型中的适应机制还没有很完善, 让我们在峰值后仍然能看到神经元的发放. 不过无论如何, 我们的适应机制还是可以让峰值前的发放阶段比峰值后的发放阶段要来得长. 所以我们的模型中的脉冲相位总的来说还是提前的. 有趣的是, 我们可以在 Harris et al. 的模型中也可以看到类似的相位延迟. 在他们的模型中, 相位提前的阶段和延迟的阶段的比例大约是 2:1, 这比例和我们的大致相同.

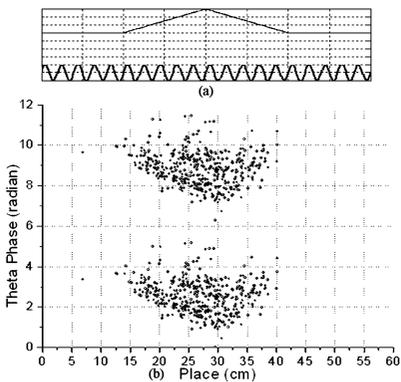


图 1 a) 输入模型的刺激;

b) 单神经元模型的输出, 横坐标为位置, 纵坐标为相位

Fig. 1 a) An illustration of input to our model;

b) Firing pattern of a model neuron under the input shown in (a).

X axis is where the pulse fired, Y axis is at which phase the pulse fired

## 2.2 单次学习中, 位置顺序的记忆与回忆

在这一部分的模拟中我们使用了由 8 个模型神经元构成的网络. 网络的权重是随时间变化的, 变化规律是按照式 (2) 和 (3) 中所示的脉冲时间相关的突触可塑性. 此模拟分成两阶段—学习与回

忆. 在学习阶段, 初始权重为 0 ~ 0.01 间的随机值. 学习阶段的输入同图 1a 有些相似, 其中包括一个相同的抑制性正弦波, 8 个独立的且拥有相同均值和偏差的高斯白噪声分别给与每个神经元, 并给每一个神经元一个不同的兴奋性输入. 8 个兴奋性输入有相同的形状, 但是它们的位置却逐渐偏移 (图 2b). 如果我们以兴奋性输入到达峰值强度的位置来衡量, 对于第一个神经元, 大鼠处于 21 厘米处刺激达到峰值, 对于第二个神经元, 大鼠处于 24 厘米时达到峰值, 第三个神经元是 27 厘米, 第三个神经元是 30 厘米, 依次类推. 在模型中, 对于某个神经元, 它的位置场范围正是由兴奋性三角形刺激来决定的. 所以, 在此模拟中, 8 个神经元有着 8 个相邻, 但又有部分重叠的位置场, 就像 Yamaguchi et al. [3] 中的模型那样.

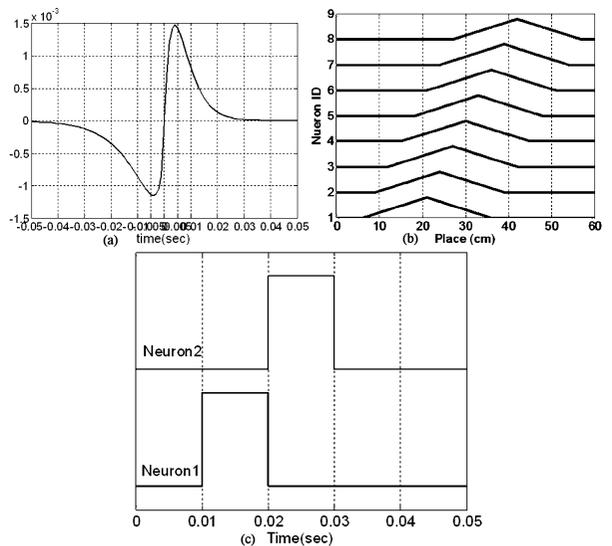


图 2 (a) 学习窗口, (b) 学习信号, (c) 回忆提示

Fig. 2 (a) STDP learning window; (b) 8 exciting ramp inputs in learning stage; (c) recall cue, the height is 20 nA

在回忆阶段, 初始权重即学习阶段结束时得到的权重. 此时,  $\theta$  节律的抑制性刺激被取消. 回忆阶段仅有第一和第二个神经元接收到兴奋性输入, 作为不完整的提示, 独立的白噪声仍然保留. 一、二神经元的兴奋性输入皆为一方波形的脉冲, 强度为 20nA, 持续 10ms. 这两个脉冲可见图 2c. 为了让仅仅两个神经元的兴奋能有效的激活整个网络, 在回忆阶段, 网络整体权重需要比学习阶段增加 7 倍.

图 3 显示了网络的回忆结果. 我们可以清楚地看到在该次模拟中, 网络成功的回忆起了图 2b 中兴奋性输入的前后顺序, 仅有极小的误差. 回忆整

个顺序所花的时间不到 0.1sec, 大约半个  $\theta$  周期. 相比较而言整个学习输入的持续时间约要 4 秒. 这就符合我们的经验: 我们经历了一段经历, 然后回忆它, 回忆的时间并不需要与这段经历同样长, 我们似乎能在一瞬间回忆起这段经历的总体印象, 能像“闪回”一样很快的在脑海中过一遍经历的情节. 我们模型的结果可以初步的说明这种现象.

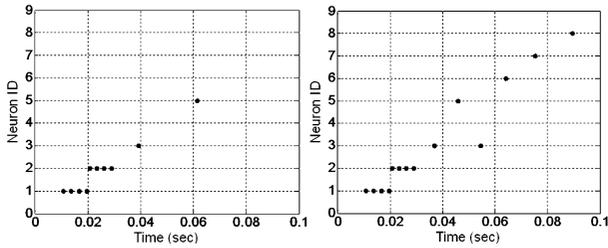


图3 模型的回忆输出

Fig.3 Output in recall stage

当然并不是每次学习都能得到这样好的回忆结果, 大约只有 1/4 的模拟中才有这样高的正确率. 然而在其余 3/4 中, 回忆起的顺序也是大体上正确, 几乎没有完全错误的情形发生. 考虑到这一顺序仅学习了一次, 这样的结果还是可以的.

我们还研究了这种学习的能力是否与  $\theta$  相移特性有关. 为此, 我们构建了一个对照模型. 对照模型与上述模型唯一的区别就是缺少式(1)中  $I_{ion}$  一项. 而该项正是产生  $\theta$  相移特性的关键. 少了这项, 模型仍然可以在刺激输入下发放脉冲, 但脉冲的模式不再具有  $\theta$  相移特性. 对照模型其余方面包括网络的结构, 权重的变化, 模拟时的输入等等都与前面的模型完全相同. 图4为对照模型的模拟结果.

图4a与b是与图1b以同样方法画的脉冲模式图, 可以看到对照模型的脉冲分布完全没有图1b中按照负斜率直线分布的那种模式. 也就是没有  $\theta$  相移特性. 在经历与图2b与c同样的学习过程和提示输入后, 对照模型的回忆结果如图4c与d所示. 在图4c中, 对照模型的回忆结果几乎完全与刺激顺序相反. 在图4d中, 回忆结果也不能反映刺激顺序. 以第一个脉冲的时间为准来考察, 图4d中的回忆顺序为4,7,8,3,6(1,2为人为输入导致的发放, 在此不予考虑). 而且, 4,7,8号神经元的脉冲太接近了, 发生在不到5ms的时间内. 我们认为可能神经系统很难区分这么接近的脉冲的先后, 基本可以认为它们是同时出现的, 这样就没有顺序信息. 我们对对照模型进行了很多次模拟, 从未出现

可以大体反映刺激顺序的情况. 由此看来, 对照模型无法在单次学习中记忆住刺激顺序, 这种能力是由于  $\theta$  相移特性而产生的.

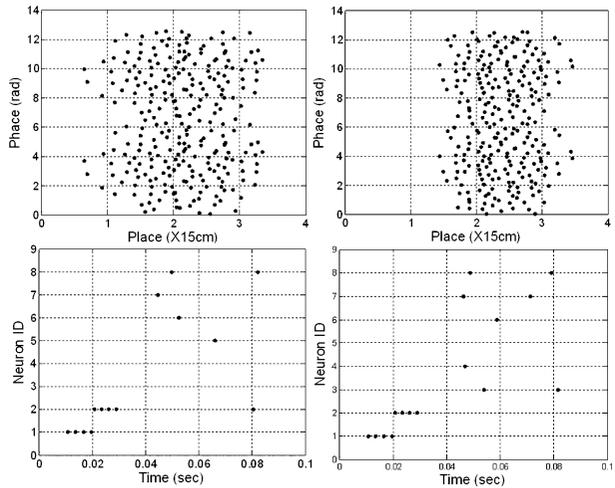


图4 (a)、(b)不具有  $\theta$  相移特性的模型输出,

(c)、(d)不具有  $\theta$  相移特性的回忆结果

Fig.4 a), b) Firing pattern of different model neurons plotted in a phase - place plan during simulation. c), d) Two cases of recall result of such a model

### 3 结论

$\theta$  相移将大鼠单次经历的一系列位置场的顺序编码成时间上压缩, 并且多次重复出现的脉冲模式. 分别代表每个位置场的神经元所发放的脉冲形成间隔约 10ms 的序列, 这一脉冲序列正编码了大鼠经历的位置顺序. 这一脉冲序列在大鼠运动过程中会首先反复多次, 另外 10ms 的间隔也正处于最适宜增加突触强度的时间尺度上, 这两个因素可以促进大鼠对其在运动中经过的空间位置的顺序的记忆. 本文中使用的两个网络除了一个具有产生  $\theta$  相移的机制, 一个不具有外, 其他各方面, 包括结构、参数等等都是完全相同的. 这两个网络的记忆能力有很明显的区别, 由此可以推论  $\theta$  相移确实具有促进顺序记忆的作用.

### 参 考 文 献

- 1 J OKeefe and M L Recce. Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus*, 1993, 3:317 ~ 330
- 2 W E Skaggs, B L McNaughton, M A Wilson, C A Barnes. Theta phase precession in hippocampal neuronal popula-

- tions and the compression of temporal sequences. *Hippocampus*, 1996, 6: 149 ~ 172
- 3 Y Yamaguchi. A theory of hippocampal memory based on theta phase precession. *Biological Cybernetics*, 2003, 89: 1 ~ 9
  - 4 J C Magee. Dendritic mechanisms of phase precession in hippocampal CA1 pyramidal neurons. *J. Neurophysiol.*, 2001, 86: 528 ~ 532
  - 5 K D Harris, D A Henze, H Hirase, X Leinekugel, G Dragoi, A Czurko and G Buzsaki. Spike train dynamics predicts theta related phase precession in hippocampal pyramidal cells. *Nature*, 2002, 417: 738 ~ 741
  - 6 Shen E, Wang R, Zhang Z, Peng J. A spiking neuron model of theta phase precession. *Lecture Notes in Computer Science*, 2006, 4221: 214 ~ 223
  - 7 董玮, 王如彬, 沈恩华, 张志康. 节律性步态运动中 CPG 对肌肉的控制模式的仿真研究. *动力学与控制学报*, 2008, 6(4): 327 ~ 331 (Dong Wei, Wang Rubin, Shen Enhua, Zhang Zhikang. The simulation study on the pattern of muscles controlled by CPG in rhythm gait movement. *Journal of Dynamics and Control*, 2008, 6(4): 327 ~ 331 (in Chinese))
  - 8 王如彬, 张志康, 沈恩华. 大脑皮层内神经元集团的能量演变. *动力学与控制学报*, 2008, 6(1): 55 ~ 60 (Wang Rubin, Zhang Zhikang, Shen Enhua. Energy evolution of neural population in cerebral cortex. *Journal of Dynamics and Control*, 2008, 6(1): 55 ~ 60 (in Chinese))

## THE TAPHASE PRECESSION ENHANCING MEMORY OF PLACE SEQUENCE IN SINGLE TRIAL LEARNING \*

Shen Enhua Wang Rubin Zhang Zhikang

(Institute for Brain Information Processing and Cognitive Neurodynamics, College of Information Science and Engineering, East China University of Science and Technology, 130 Meilong Rd., Shanghai 200237, China)

**Abstract** Theta phase precession is an interesting phenomenon in hippocampus and may enhance learning and memory. Based on Harris KD et al. and Magee JC's electrophysiology experiments, a biology plausible spiking neuron model for theta phase precession was proposed. The model is simple for constructing large scale network and realistic to match the biology context. The numerical results show that the model can capture the main attributes of experimental result. An STDP network constructed with our model neurons can memorize place sequence after single trial learning with high accuracy. While a network model without theta phase precession cannot memorize even a bit of place sequence after single trial learning.

**Keywords** theta phase precession, spiking neuron model, spike time dependent plasticity (STDP), sequence memory