

基于 STDP 学习规则的视网膜神经回路的特性*

杨师华 刘深泉[†] 詹飞彪 张晓函

(华南理工大学 数学学院, 广州 510640)

摘要 基于视网膜的生理解剖结构, 构建了包括视锥细胞、水平细胞、双极细胞、AII 无长突细胞、神经节细胞、外侧膝状体核和 ON 通路与 OFF 通路的视网膜神经回路模型, 并在神经节细胞层和外侧膝状体核层的突触连接中引入 STDP (Spike-Timing Dependent Plasticity) 学习规则, 通过添加单一图形刺激和交替图形刺激, 比较神经节细胞和外侧膝状体核的电位发放、发放频率以及两者之间突触权重的变化, 研究视网膜神经回路的信息传递特性. 结果表明: 构建的神经回路模型可能有效地将光照强度信息转化为发放时序频率信息, 且表现出生物视网膜的信息结构特性; STDP 学习规则的引入使得外侧膝状体核层接收了相应的刺激模式并学习记忆了这种模式, 且 ON 通路和 OFF 通路表现出学习独立性; STDP 学习规则可以对交替出现的图形刺激, 在突触权重的空间分布上进行叠加, 且重叠部分的学习效果更加显著.

关键词 视网膜, 突触, STDP 学习规则, 神经回路, 发放序列, 模式

DOI: 10.6052/1672-6553-2018-069

引言

视网膜的主要功能是视觉信息的转化和传递, 其生理解剖具有明显的层次结构. 典型的脊椎动物视网膜结构层次^[1,2]包括: 感光细胞层, 包含视杆细胞 (rod) 和视锥细胞 (cone), 负责把光信号转化为电信号; 双极细胞层, 包含视杆型双极细胞 (rod bipolar cell, RBC) 和视锥型双极细胞 (cone bipolar cell, CBC), 其中视锥型双极细胞根据中心刺激的去极化和超极化反应又分为 ON 型 (CBC-ON) 和 OFF 型 (CBC-OFF); 水平细胞层 (horizontal cell, HC), 仅包含水平细胞, 其主要功能是在视锥型双极细胞周围作用反向于中心电位方向的电流信号; 无长突细胞层, 仅包含无长突细胞, 主要在不同神经回路之间起调节作用, 其中对 AII 无长突细胞 (AII amacrine cell, AII-AC) 的研究比较充分; 神经节细胞层 (ganglion cell, GC), 仅包含神经节细胞, 该层分别接收 ON 型和 OFF 型视锥型双极细胞的输出连接, 从而形成 ON 通路和 OFF 通路. 神经回路中各神经元通过化学突触 (synapse) 或电突触 (gap junction) 连接, 完成视觉信息的光电转化和处

理. 视觉信息由神经节细胞输出到外侧膝状体核 (lateral geniculate nucleus, LGN), 再由外侧膝状体核中转输出到视觉皮层作进一步处理^[3].

视网膜神经回路的研究有大量的文献, Mann 在 1964 年建立了视网膜神经回路模型^[4]. Kolb^[2] 和 Miller^[5] 的主要工作侧重在视网膜的生理解剖结构和视觉信息的传递通路. van Hateren 构建了视锥细胞非线性模型, 模拟了视锥细胞受光照刺激下的膜电位反应^[6]. Wohrer 和 Kornprobst 将视频转化为视网膜的发放序列, 模型复制了猫视网膜单个 X 或 Y 神经节细胞的实验结果^[7]. Demb 和 Singer 的研究表明, AII 无长突细胞不仅是视杆通路与视锥通路的连接细胞, 还在视锥通路的 ON 和 OFF 通路之间起调节作用^[8]. Martínez-Cañada 等构建了灵长类视网膜黄斑区的基于电导作用的神经回路模型, 模拟视网膜的颜色编码机制^[9]. 国内也有学者研究视网膜神经回路的理论模型, 利用神经动力学分析不同光照强度与光照范围下, 神经节细胞电位的发放模式^[10].

Spike-Timing Dependent Plasticity (STDP) 是一种突触可塑性学习规则, 在视网膜神经回路模型中

2018-03-10 收到第 1 稿, 2018-04-25 收到修改稿.

* 国家自然科学基金资助项目 (11572127)

[†] 通讯作者 E-mail: mashqliu@scut.edu.cn

引入 STDP 学习规则主要有两方面原因:一方面, STDP 是生物神经系统中具体存在的突触学习规则,其实验现象首先由 Markram 等人在海马锥体细胞中发现并研究^[11],随后,毕国强和蒲慕明等人在老鼠^[12]、青蛙和猫等不同的物种以及哺乳动物的前额叶、海马和视觉皮层等多个脑区中均发现存在这种突触学习现象^[13,14],它被广泛认为与大脑的发育和学习记忆等功能密切相关^[15].另一方面, STDP 学习规则被广泛用于探索复杂网络特别是自组织神经网络的结构和信息处理等特性^[16,17],其理论模型首次被 Gerstner 等人所建立^[18],随后被 Song 等人应用到脉冲神经网络 (spiking neural network) 的突触学习中^[19],并发展出多种突触学习模式^[20],且对人工智能等应用领域的发展带来重大启发,并已有许多相关研究^[21-23].

视觉信息的光电转化、初级加工和采集过程主要由视网膜的结构和连接特性共同完成,仿照其结构连接特性构建视网膜神经回路模型,并引入 STDP 学习规则,有助于模拟并分析其信号转化和传递的过程,探索其对图形信息的处理、学习和记忆等特性.更进一步,可以延伸探索视觉神经系统的整体特性与功能,比如与认知决策相关的研究^[24].因此,本文在前人工作的基础上,构建了包括视锥细胞、水平细胞、双极细胞、AII 无长突细胞、神经节细胞,外侧膝状体核和 ON 通路、OFF 通路的视网膜神经回路模型,并在神经节细胞层与外侧膝状体核层之间的突触连接引入了 STDP 学习.通过给予不同的刺激模式进行仿真计算,探讨视网膜神经回路结构对信息的转化与传递的特性,并且分析 STDP 学习规则在此回路中的学习效果与机理.

1 模型描述

1.1 视网膜的神经元模型描述

本文的视锥细胞模型采用 van Hateren 给出的模型^[6],视网膜的其它神经元模型均使用基于电导的累积发放模型^[9],该模型能够反映生物神经元的主要放电特性,同时大幅度提高计算效率,便于构建大规模神经网络模型,具体模型描述如下

$$C_M \frac{dV_{ij}}{dt} = -g_L(V_{ij} - E_{ij}^L) - I_{ij}^{syn}(t) + I_{ij}^{ext} \quad (1)$$

其中, V_{ij} 是膜电位, $C_M = 100\text{pF}$ 是膜电容, $g_L = 10\text{nS}$ 是泄漏电导, E_{ij}^L 是泄漏平衡电位, $I_{ij}^{ext} = 0\text{pA}$ 是外部

刺激电流. $I_{ij}^{syn}(y)$ 是突触电流,具体分为化学突触电流和电突触电流,分别如下描述:

(1) 视锥型双极细胞、水平细胞和神经节细胞接收化学突触电流,具体描述如下

$$I_{ij}^{syn}(t) = \sum_{p=1}^{N_{ex}} w_{ij}^p g_{ij}^p(t) (V_{ij}(t) - E_{ex}) + \sum_{q=1}^{N_{in}} w_{ij}^q g_{ij}^q(t) (V_{ij}(t) - E_{in}) \quad (2)$$

其中, N_{ex} 和 N_{in} 分别为兴奋性突触和抑制性突触的个数, w_{ij}^p 和 w_{ij}^q 为相应的突触权重,其取值大小与突触前神经元 i 和突触后神经元 j 之间的距离服从高斯分布, $E_{ex} = 0\text{mV}$ 和 $E_{in} = -70\text{mV}$ 为相应的突触反转电位, $g_{ij}^p(t)$ 与 $g_{ij}^q(t)$ 为相应的突触激活函数,用 Sigmoid 函数表示,具体如公式(3)所示

$$g(t) = 1 / (1 + e^{-(V_{pre}(t) - \theta) / \tau}) \quad (3)$$

其中, θ 和 τ 是 Sigmoid 函数的调节参数.

(2) AII 无长突细胞接收电突触电流,具体描述如下:

$$I_{ij}^{syn}(t) = \sum_{i=1}^{N_{gap}} g_{gap} (V_{ij}(t) - V_i^{pre}(t)) \quad (4)$$

其中, $N_{gap} = 9$ 为电突触的个数, $g_{gap} = 20\text{nS}$ 为电突触电导, $V_i^{pre}(t)$ 对应由电突触连接的突触前神经元 i 的膜电位.

神经节细胞是视网膜中唯一产生发放的神经元,因此它引入了发放产生机制,具体为:当 $V_{ij} \geq V_{th}$ 且 $t - t_{spike} \geq T_{ref}$ 时,有 $V_{ij} \rightarrow V_{reset}$. 其中 $V_{th} = -55\text{mV}$ 为阈值电位, $V_{reset} = -60\text{mV}$ 为重置电位,膜电位发生重置便对应产生一次发放,记发放时间为 t_{spike} , $T_{ref} = 2\text{ms}$ 为发放后的不应期.视网膜中各神经元模型的局部参数见表 1^[9],表中 GC(ON) 和 GC(OFF) 分别表示位于 ON 通路和 OFF 通路的神经节细胞.

表 1 视网膜中不同神经元模型的局部参数

Table 1 Local parameters of different retinal neuronal models

Neuron	$E_L(\text{mV})$	$\theta(\text{mV})$	τ	N_{ex}	N_{in}
HC	-60	-50	4	0	29
CBC-ON	-60	-37	2	29	9
CBC-OFF	-50	-37	2	9	38
GC(ON)	-60	-50	10	9	0
GC(OFF)	-60	-50	10	9	9
AII-AC	-55	-55	4	None	None

外侧膝状体核放电模型采用 Izhikevich 神经元模型^[25],主要是因为它保留了 Hodgkin-Huxley 模型的放电特性,可以表现丰富的神经元动力学行

为,为探索视网膜神经回路模型的特性提供更多的可能,比如不同发放模式对突触学习的影响等,同时还能保证计算效率^[26].其模型描述如下

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} &= 0.04v^2 + 5v + 140 - u + I + I_{ij}^{\text{syn}}(t) \\ \frac{du}{dt} &= a(bv - u) \end{aligned} \quad (5)$$

当 $v \geq v_{\text{peak}}$ 时,有 $v \rightarrow c$ 且 $u \rightarrow u + d$. 其中 v 代表膜电位, u 代表恢复电流, $v_{\text{peak}} = 30\text{mV}$ 是电位峰值, $a = 0.02$ 、 $b = 0.2$ 、 $c = -65$ 和 $d = 8$ 均为调节参数,根据参数取值的不同,该模型可模拟出神经元的不同动力学行为.其突触电流 $I_{ij}^{\text{syn}}(t)$ 的形式如下

$$I_{ij}^{\text{syn}}(t) = \sum_{i=1}^{N_{\text{syn}}} \sum_k w_{ij}(t) \delta(t - t_{ij}^k) \quad (6)$$

其中, $N_{\text{syn}} = 9$ 是外侧膝状体核突触连接的个数, $w_{ij}(t)$ 是受 STDP 学习规则影响的从突触前神经元 i 到突触后神经元 j 的突触权重, t^{kj} 是神经元 i 的第 k 个发放到达神经元 j 的时间, $\delta(x)$ 是 Dirac- δ 函数.

1.2 STDP 学习规则

STDP 学习规则的学习作用与突触前和突触后神经元的精确发放时间相关,可看作是 Hebbian 学习规则的时间非对称形式. STDP 学习规则有多种形式,经典 STDP 学习规则形式如下^[19]

$$W(\Delta t) \begin{cases} \lambda e^{-\frac{\Delta t}{\tau_+}}, & \Delta t > 0 \\ -\alpha \lambda e^{-\frac{\Delta t}{\tau_-}}, & \Delta t < 0 \end{cases} \quad (7)$$

其中, $\Delta t = t_{\text{post}} - t_{\text{pre}}$ 表示一对突触后神经元与突触前神经元发放时间的差值, $\tau_+ = \tau_- = 10$ 分别是突触权重增加和减少的时间调节参数, $\lambda = 0.001$ 表示权重最大变化幅度, $\alpha = 1$ 是非对称系数. 发放神经元 i 到神经元 j 的突触权重更新过程如下

$$w_{ij}(t) \rightarrow w_{ij}(t) + \sum_{i^q < t} \sum_{i^p < t} W(t_j^q - t_i^p) \quad (8)$$

其中, t_i^p 和 t_j^q 分别代表突触前神经元 i 的第 p 个发放时间和突触后神经元 j 的第 q 个发放时间.

此外,为比较不同 STDP 学习规则的差异,本文还采用了三角型 STDP 学习规则,以三个发放时间为基本计算单元,通过权重在线更新机制实现学习过程,具体如下

$$w_{ij}(t) \rightarrow w_{ij}(t) + r_1(t) (A_2^+ + A_3^+ o_2(t - \varepsilon)), t = t_j^q \quad (9)$$

$$w_{ij}(t) \rightarrow w_{ij}(t) - o_1(t) (A_2^- + A_3^- r_2(t - \varepsilon)), t = t_i^p \quad (10)$$

其中,

$$\begin{cases} \frac{dr_1}{dt} = -\frac{r_1}{\tau_+}, \text{ if } t = t_i^p \text{ then } r_1 \rightarrow r_1 + 1 \\ \frac{dr_2}{dt} = -\frac{r_2}{\tau_x}, \text{ if } t = t_i^p \text{ then } r_2 \rightarrow r_2 + 1 \\ \frac{do_1}{dt} = -\frac{o_1}{\tau_-}, \text{ if } t = t_j^q \text{ then } o_1 \rightarrow o_1 + 1 \\ \frac{do_2}{dt} = -\frac{o_2}{\tau_y}, \text{ if } t = t_j^q \text{ then } o_2 \rightarrow o_2 + 1 \end{cases} \quad (11)$$

公式(9)和(10)分别表示突触权重的增加和减少, ε 是充分小的正数,以确保在 r_2 和 o_2 更新之前及时更新权重值,从而可以准确计算三角型发放组合的权重更新值. $A_2^+ = 5 \times 10^{-10}$ 和 $A_2^- = 0.007$ 分别表示一对“前后”型和“后前”型发放组合导致的权重最大变化幅度, $A_3^+ = 0.0062$ 和 $A_3^- = 0.00023$ 分别对应“后前后”型与“前后前”型发放组合的权重最大变化幅度. 公式(11)中的 $\tau_+ = 16.8$ 、 $\tau_x = 101$ 、 $\tau_- = 20$ 和 $\tau_y = 110$ 为时间调节参数^[27].

1.3 视网膜神经回路连接结构

本文利用 Python2.7 与 PyNEST^[28] 工具,构建包含了视网膜的视锥细胞、水平细胞、视锥型双极细胞、AII 无长突细胞和神经节细胞,以及外侧膝状体核的总共 $12800 = 8 \times 40 \times 40$ 个神经元的视网膜神经回路模型,模型的网络结构分为 8 层,每层有 40×40 个神经元均匀顺序排列在 2×2 的正方形区域中. 视网膜神经回路模型的连接结构参照灵长类视网膜视锥通路的网络结构^[9],该结构模拟了光照刺激下,视锥通路中的 ON 和 OFF 通路的连接,以及视网膜信号传递过程中的中心-周围反差信号模式^[1,2]. 由于在视网膜中只有神经节细胞产生发放,因此只在神经节细胞层与外侧膝状体核层之间的突触连接引入 STDP 学习规则. 视网膜神经回路模型的具体连接结构如图 1 所示,图中点阵四边形表示神经元层,符号标明代表的神经元种类,红色线与绿色线分别表示兴奋性突触连接与抑制性突触连接,蓝色线表示电突触连接,点虚线表示反馈连接,点横线表示 STDP 突触连接,连接旁边的比例表示输出层神经元与输入层神经元的基本数量比,箭头指明信息传输方向. 光电转化过程主要由视锥细胞完成,每个视锥细胞在一段时间内接收相应的光照亮度,亮度用视网膜照度表示,单位为特罗兰 (Troland, td),再由 van Hateren 的视锥细胞模型^[6] 计算出相应光照刺激下视锥细胞的膜电位变化,从

而引起下一级的双极细胞和水平细胞发生反应。

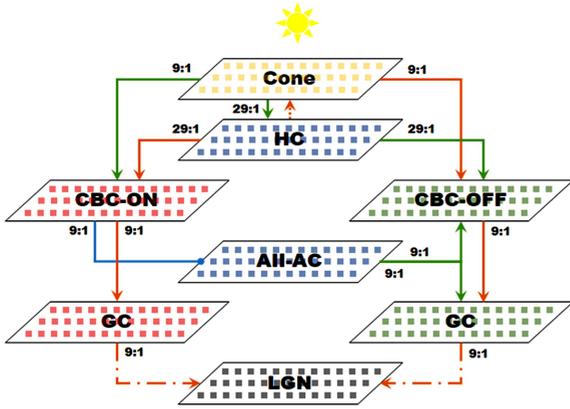


图1 视网膜神经回路连接结构图

Fig.1 Structure of retinal neural circuit connection

2 仿真计算与结果分析

本文对模型中的视锥细胞层给予两种不同的

光照刺激模式,分别为单一图形刺激和交替图形刺激,每种刺激模式重复两次计算试验,每次试验计算总时长为 10000 ms,计算步长为 0.1 ms,并给予 250 td 的背景亮度.仿真计算得到各神经元电位随时间变化的趋势和发放神经元的发放时间以及受 STDP 学习规则影响的突触权重随时间变化的趋势.

2.1 单一图形刺激

此刺激模式是在 1000 ms 到 9000 ms 的时间区间内,给予内半径为 0.18 外半径为 0.5 的圆环图形刺激,刺激亮度为背景亮度的 2 倍.

(1) 视网膜神经元的电位发放与发放频率 (PSTH)

根据网络连接特性,所有神经元层同一位置的神经元必定处于同一连通路径上,因此选择第 20 行第 14 列位置对应的连通路径进行分析,路径中各神经元的电位发放与发放频率变化如图 2 所示.

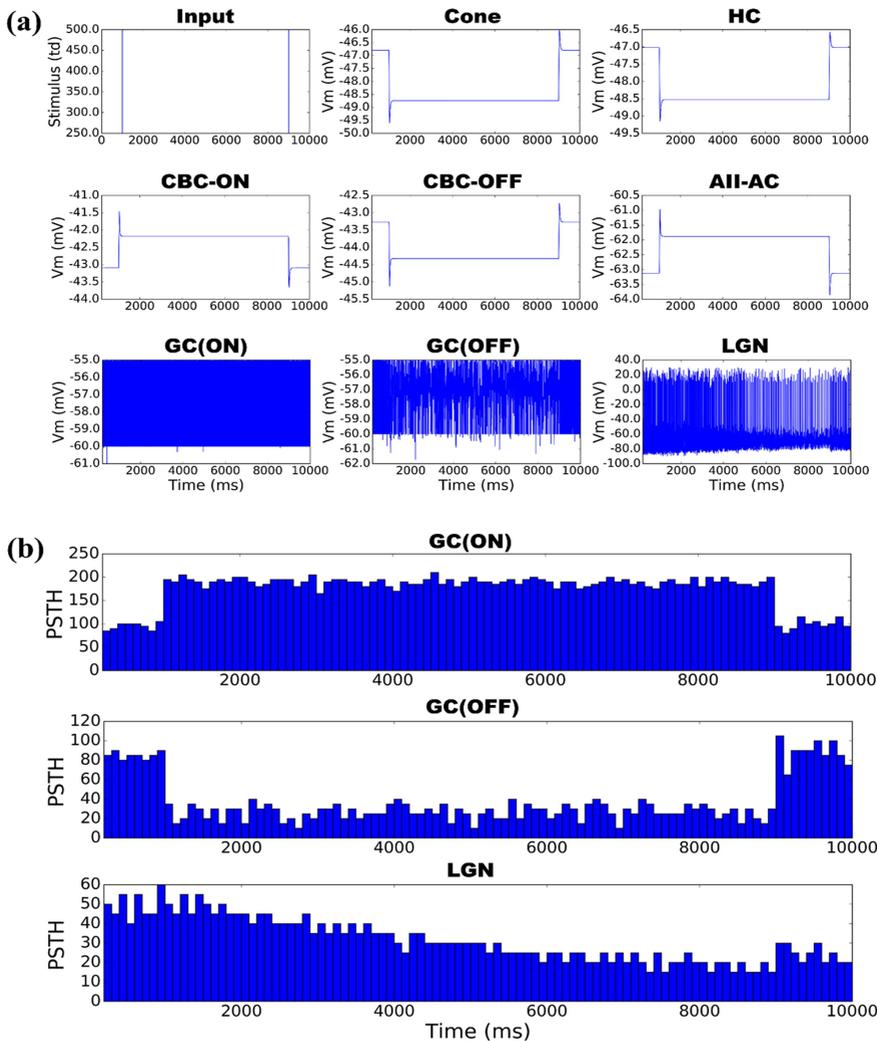


图2 单一图形刺激下,视网膜神经元的电位发放与发放频率变化

Fig.2 Firing pattern and firing frequency of retinal neurons under the stimulation of single pattern stimulus

图 2(a)除了左上角的图对应输入之外,其余子图对应标题所示的神经元.图 2 表明视网膜神经元主要发放特性以及神经节细胞发放频率变化主要特征均符合生理实验观察结果^[1,2],例如各神经元膜电位变化的方向与实际生理一致,视网膜中除神经节细胞外其余神经元不产生发放,以及 ON 通路和 OFF 通路中神经节细胞的发放频率变化与光照强度变化的关系与实际生理一致^[29].

(2) 发放神经元层的区间平均发放频率

区间平均发放频率是神经元在相应的时间区间内其发放频率的平均值.根据发放神经元层(具体指神经节细胞层和外侧膝状体核层)内所有神经元的区间平均发放频率,考察发放神经元层对图形刺激的转化、传递与学习.

图 3 展示了相应的图形刺激,以及神经节细胞层和不同学习条件下的外侧膝状体核层在四个连续时间区间内的整体区间平均发放频率.图 3 中,顶部标签表示相应的时间区间,每一行对应一层神经元或刺激输入,具体为:(a)光照刺激输入,(b)ON 通路的神经节细胞层,(c)OFF 通路神经节细胞层,(d)双边通路均引入三角型 STDP 学习规则的外侧膝状体核层,(e)双边通路均引入经典 STDP 学习规则的外侧膝状体核层,(f)只有 ON 通路引入三角型 STDP 学习规则的外侧膝状体核层,(g)只有 OFF 通路引入三角型 STDP 学习规则的外侧膝状体核层.每幅图的坐标对应神经元层中各神经元的位置,颜色对应应区间平均发放频率的大小.

图 3(b)和(c)表明神经节细胞层的发放频率可以体现视网膜的中心-周围反差信号模式,即刺激中心区域与周围区域的信号方向相反,且光照增强时 ON 通路的发放频率增加而 OFF 通路的发放频率减少,与生理实验观察结果一致^[30].图 3(d)~(g)表明神经节细胞层输出的图形刺激可以传递到外侧膝状体核层.特别地,图 3 的最右一列显示,当视锥细胞层停止接收光照刺激导致神经节细胞层没有展现图形刺激时,外侧膝状体核层依然表现出微弱的图形轮廓,说明外侧膝状体核层在接收图形刺激的同时记录了该刺激,表现出类似“记忆”的功能.

图 3(d)和(e)比较了三角型 STDP 学习规则与经典 STDP 学习规则的影响作用下外侧膝状体核层的输出结果.两种学习规则均可以传递与学习图形刺激,但三角型 STDP 学习规则的学习效果更

加明显,因此后面的刺激试验均采用三角型 STDP 学习规则.

图 3(d)、(f)和(g)比较了双边通路(ON 通路与 OFF 通路)和单边通路(ON 通路或 OFF 通路)引入三角型 STDP 学习规则的结果,图中显示单边通路引入 STDP 学习规则的效果比双边通路引入 STDP 学习规则的效果明显,而且还能反映不同通路的输出频率特征.

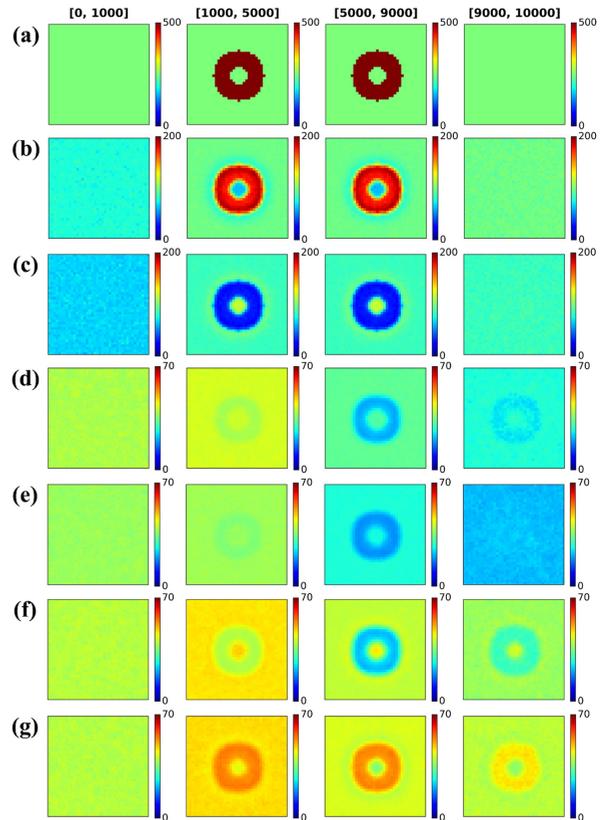


图 3 单一图形刺激下,发放神经元层的区间平均发放频率

Fig.3 Interval-averaged firing frequency of spiking neuronal layers under the stimulation of single pattern stimulus

(3) 突触权重的变化

下面探讨产生“记忆”现象的作用机理.由于在神经回路计算过程中,STDP 学习规则直接影响权重,因此,本文分别从时间尺度和空间尺度两个方面分析其突触权重的变化.

1) 在时间尺度上,所有引入 STDP 学习规则的突触权重与时间的关系如图 4 所示,其中:(a)双边通路均引入 STDP 学习规则,(b)只有 ON 通路引入 STDP 学习规则,(c)只有 OFF 通路引入 STDP 学习规则.左边一列是 ON 通路的突触权重变化,右边一列是 OFF 通路的突触权重变化,图中每条折线代表其突触的权重与时间的关系.

图4表明,突触权重随时间发生缓慢而明显的变化,且出现轻微的分层现象,其中,ON通路的变化比OFF通路更加显著.此外,单边通路引入STDP学习规则的突触权重变化与双边通路引入STDP学习规则的突触权重变化比较,差别不大,说明ON通路与OFF通路可以独立学习.

2)在空间尺度上,分别选取0.1 ms、3000 ms、6000 ms和10000 ms时刻对应的所有引入STDP学习规则的突触权重,分析其在空间分布上的性质.时间的选取符合梯度分布,旨在探究突触权重在连接空间上的分布情形以及空间分布随时间的变化关系,结果如图5所示,图中左侧标签对应选取的时刻,顶层标签对应图4的三种情形.每幅图内的坐标对应外侧膝状体核层各神经元的位置,颜色对应其神经元所有输入连接的权重总和大小,权重总和最大值取为各输入连接权重达到最大值的总和,最小值取为0.

图5表明,随着时间的推进,突触权重的空间分布模式越来越显著,且与图形刺激模式一致,并能体现神经节细胞层输出的中心-周围反差信号模式.因此,STDP学习规则的学习效果作用到突触权

重,并通过调整权重值,在空间分布上记录图形刺激.同时,单边通路引入STDP学习规则的突触权重变化结果再一次表明了学习独立性,而图3(d)的学习效果没有(f)和(g)的明显,或许是ON通路和OFF通路各自的学习作用部分抵消导致.

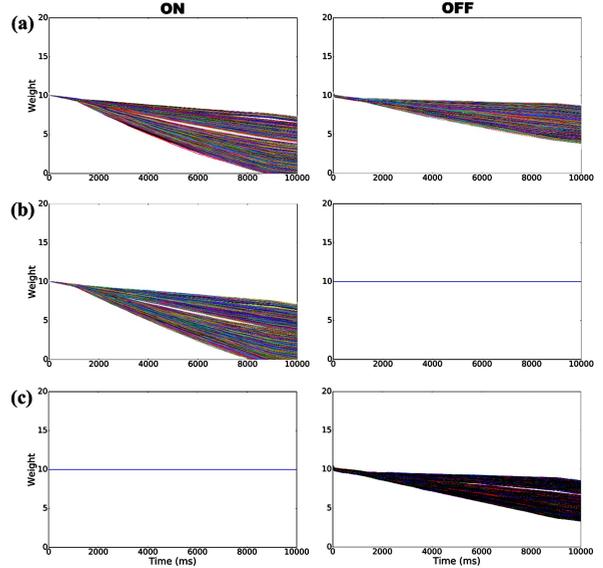


图4 单一图形刺激下,STDP学习规则影响的突触权重随时间的变化
Fig.4 Weights changes of synapses with STDP learning rule over time under the stimulation of single pattern stimulus

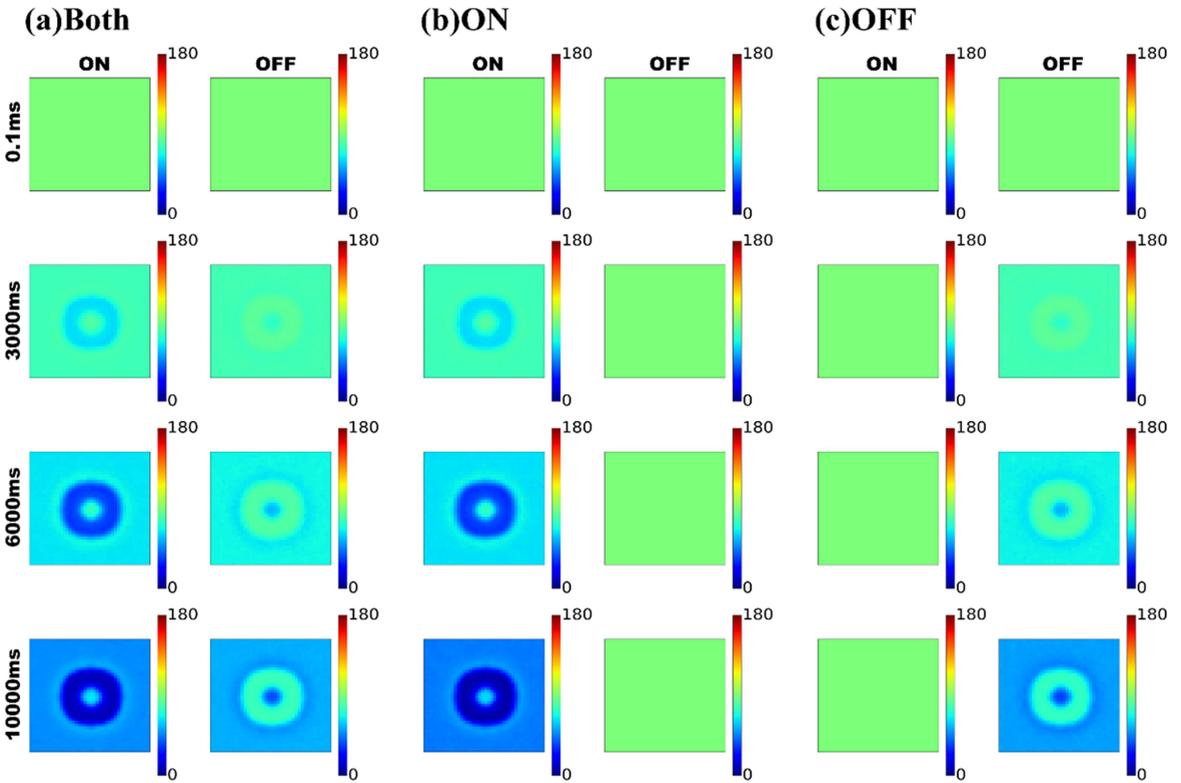


图5 单一图形刺激下,STDP学习规则影响的突触权重的空间分布变化

Fig.5 Spatial distribution of synaptic weights with STDP learning rule under the stimulation of single pattern stimulus

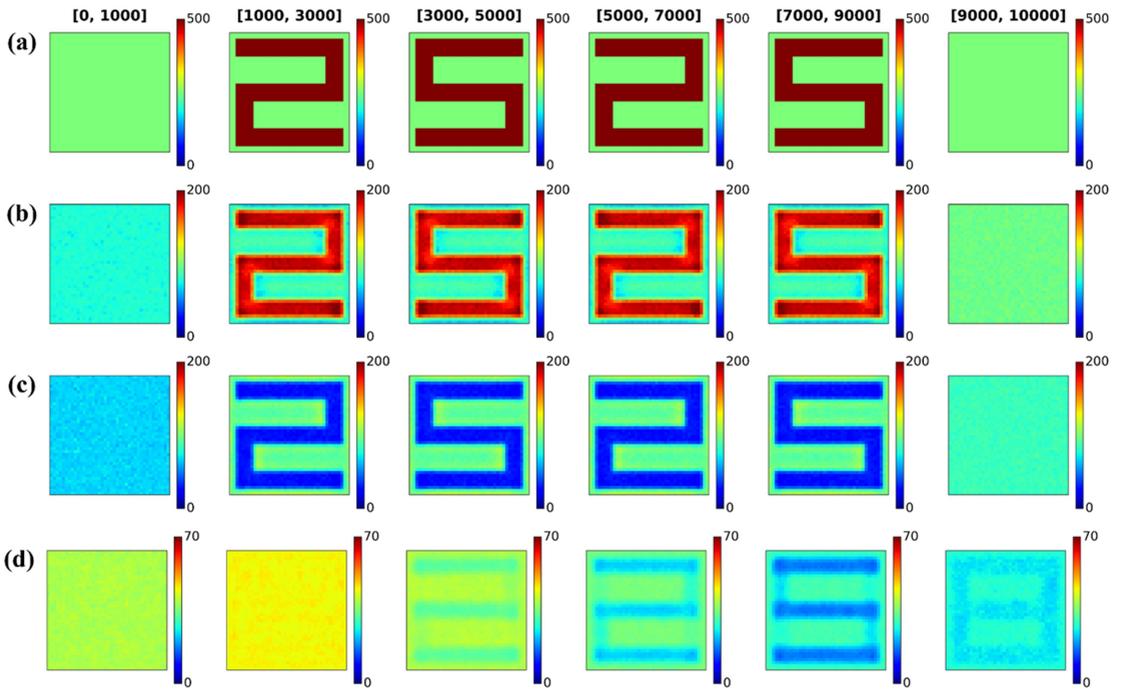


图 6 交替图形刺激下,发放神经元的区间平均发放频率变化

Fig.6 Interval-average firing frequency of neuronal layers under the stimulation of alternating pattern stimuli

2.2 交替图形刺激

为了探究 STDP 学习规则在两种图形交替刺激情况下的学习表现,本文增加交替图形刺激试验.刺激过程为在 1000 ms 到 9000 ms 的时间区间内,电子数字“2”和“5”的图形刺激交替出现 4 次,每次历时 2000 ms,刺激亮度为背景亮度的 2 倍.

类似于图 3 的基于区间平均发放频率的分析方法,交替图形刺激下的神经层对图形刺激的传递与学习如图 6 所示,类似于图 3,图 6 的顶部标签表示时间区间,(a)光照刺激输入,(b) ON 通路的神经节细胞层,(c)OFF 通路的神经节细胞层,(d) 双边通路均引入三角型 STDP 学习规则的外侧膝状体核层.图 6 表明,ON 通路和 OFF 通路的神经节细胞层依然反映相应的图形刺激,而外侧膝状体核层对图形刺激的反映没有单一图形刺激下显著,但到第二轮“25”刺激时也能基本呈现相应的图形刺激.

特别强调的是,外侧膝状体核层的最右一幅图微弱呈现电子数字“8”的图形,该图形可由“2”和“5”叠加得到.

下面研究突触权重对交替图形刺激的影响,类似于图 5 的分析方法,选取对应刺激开始、刺激结束以及刺激转换的五个时刻,即 0.1 ms、3000 ms、5000 ms、7000 ms 和 10000 ms,分析 STDP 突触权重的空间分布情形,结果如图 7,图中左上标签对

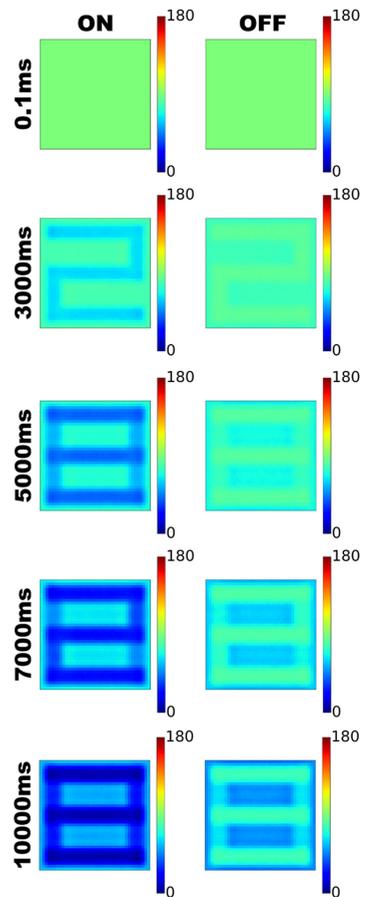


图 7 交替图形刺激下,STDP 学习规则的突触权重的空间分布情形

Fig.7 Spatial distribution of STDP-learning-based synaptic weights under the stimulation of alternating pattern stimuli

应选取的时刻,ON 与 OFF 标签分别代表 ON 通路和 OFF 通路.图 7 表明,通过 STDP 学习规则,图形刺激依然被记录到突触权重的空间分布上,而且在学习新的图形刺激时,旧的图形刺激不会被消除,最终导致两种图形刺激叠加,也解释了图 6(d) 的最右一幅图呈现数字“8”的作用原理.

值得注意的是,两种图形刺激的重叠部分,即类似图形“三”的区域,其学习效果比非重叠部分更为显著.

3 结 论

本文构建符合视网膜生理解剖结构的神经回路模型,并在神经节细胞层与外侧膝状体核层的突触连接中引入 STDP 学习规则.对其给予不同的刺激模式,分析并比较得出以下几点结论:

1) 构建的视网膜神经回路模型有效地将光信息模式转化为发放时序频率信息模式,且表现出符合生理实验观察的一些特性,如视网膜信息传输中的中心-周围反差信号模式以及对同一刺激起相反反应的 ON 通路和 OFF 通路.

2) 引入 STDP 学习规则的突触连接不仅能传递发放时序频率信息,还能在传递的同时学习图形刺激,使得当刺激停止时,外侧膝状体核层依然能呈现相应图形.并且通过比较经典 STDP 学习规则与三角型 STDP 学习规则,发现三角型 STDP 学习规则的表现更加显著和稳定.

3) STDP 学习规则的作用机理是把图形刺激记录到突触权重的空间分布上,通过比较双边通路(ON 通路和 OFF 通路)STDP 学习规则与单边通路(ON 通路或 OFF 通路)STDP 学习规则的结果发现,尽管对应同一输出层,但不同通路可相对独立地进行学习.大脑中视觉图像的学习与记忆或许是与之相关的,这为人工智能学习提供了一种思路.

4) 在交替图形刺激下,STDP 学习规则在突触权重的空间分布上把两种图形刺激叠加,且重叠部分的学习效果比非重叠部分更加明显,表明 STDP 学习规则或许可以强调突出不同图形刺激的相似部分.

参 考 文 献

- Shepherd G M, Grillner S. Handbook of brain microcircuits. Oxford:Oxford University Press, 2010
- Kolb H. How the Retina Works; Much of the construction of an image takes place in the retina itself through the use of specialized neural circuits. *American Scientist*, 2003,91(1):28~35
- Casti A, Hayot F, Xiao Y, et al. A simple model of retina-LGN transmission. *Journal of Computational Neuroscience*, 2008,24(2):235~252
- Mann I. The development of the human eye. *Nature*, 1964,123(3094):238~239
- Miller R F. Cell communication mechanisms in the vertebrate retina the proctor lecture. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 2008,49(12):5184~5198
- Van H H. A cellular and molecular model of response kinetics and adaptation in primate cones and horizontal cells. *Journal of Vision*, 2005,5(4):331~347
- Wohrer A, Kornprobst P. Virtual Retina: a biological retina model and simulator, with contrast gain control. *Journal of Computational Neuroscience*, 2009,26(2):219~249
- Demb J B, Singer J H. Intrinsic properties and functional circuitry of the AII amacrine cell. *Visual Neuroscience*, 2012,29(1):51~60
- Martínez-Cañada P, Morillas C, Pelayo F. A conductance-based neuronal network model for color coding in the primate foveal retina. International Work-Conference on the Interplay Between Natural and Artificial Computation. Springer, Cham, 2017
- Wang L, Liu S Q, Ou S X. Numerical simulation of neuronal spike patterns in a retinal network model. *Neural Regeneration Res*, 2011,6(16):1254~1260
- Markram H, Gerstner W, Sjöström P J. Spike-timing-dependent plasticity: a comprehensive overview. *Frontiers in Synaptic Neuroscience*, 2012,4(4):2
- Bi G Q, Poo M M. Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons: dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type. *Journal of Neuroscience*, 1998,18(24):10464~10472
- Sjöström P J, Rancz E A, Roth A, et al. Dendritic excitability and synaptic plasticity. *Physiological Reviews*, 2008,88(2):769~840
- Caporale N, Dan Y. Spike timing-dependent plasticity: a Hebbian learning rule. *Annual Review of Neuroscience*, 2008,31(1):25~46
- Surhone L M, Tennoe M T, Henssonow S F. Spike-timing-dependent plasticity. *Neuroreport*, 2013,71(79):1694~1704
- Wang R, Wu Y, Wang L, et al. Structure and dynamics of self-organized neuronal network with an improved STDP rule. *Nonlinear Dynamics*, 2017:1~14
- Li X, Zhang J, Small M. Self-organization of a neural network with heterogeneous neurons enhances coherence and stochastic resonance. *Chaos*, 2009,19(1):013126

- 18 Gerstner W, Kempter R, Hemmen J L V, et al. A neuronal learning rule for sub-millisecond temporal coding. *Nature*, 1996,383(6595):76~78
- 19 Song S, Miller K D, Abbott L F. Competitive Hebbian learning through spike-timing-dependent synaptic plasticity. *Nature Neuroscience*, 2000,3(9):919~926
- 20 Morrison A, Diesmann M, Gerstner W. Phenomenological models of synaptic plasticity based on spike timing. *Biological Cybernetics*, 2008,98(6):459~478
- 21 Masquelier T, Thorpe S J. Unsupervised learning of visual features through spike timing dependent plasticity. *PLoS Computational Biology*, 2007,3(2):e31
- 22 Florian R V. Reinforcement learning through modulation of spike-timing-dependent synaptic plasticity. *Neural Computation*, 2007,19(6):1468~1502
- 23 Kasabov N, Dhoble K, Nuntalid N, et al. Dynamic evolving spiking neural networks for on-line spatio- and spectro-temporal pattern recognition. *Neural Networks*, 2013,41(5):188~201
- 24 叶伟杰,刘深泉. 基于学习的多目标脑决策模型研究. *动力学与控制学报*, 2018,16(1):72~79 (Ye W J, Liu S Q. Research on learning-based multiple choice decision-making model of brain. *Journal of Dynamics and Control*, 2018,16(1):72~79 (in Chinese))
- 25 Izhikevich E M. Simple model of spiking neurons. In:IEEE Transactions on Neural Networks, 2003,14(6):1569~1572
- 26 Izhikevich E M. Dynamical systems in neuroscience: the geometry of excitability and bursting. Cambridge MIT Press, 2007:767~768
- 27 Pfister J P, Gerstner W. Triplets of spikes in a model of spike timing-dependent plasticity. *Journal of Neuroscience*, 2006,26(38):9673~9682
- 28 Eppler J M, Helias M, Muller E, et al. PyNEST: a convenient interface to the NEST simulator. *Frontiers in Neuroinformatics*, 2008,2(12):12
- 29 De Monasterio F M, Gouras P. Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *Journal of Physiology*, 1975,251(1):167~95
- 30 Hartline H K. The receptive fields of optic nerve fibers. *American Journal of Physiology*, 1940,130(4):690~699

CHARACTERISTICS OF RETINAL NEURAL CIRCUIT BASED ON STDP LEARNING RULE*

Yang Shihua Liu Shenquan[†] Zhan Feibiao Zhang Xiaohan

(School of Mathematics, South China University of Technology, Guangzhou 510640, China)

Abstract We construct a retinal circuit model that includes cones, horizontal cells, bipolar cells, AII amacrine cells, ganglion cells and lateral geniculate nuclei, and ON and OFF pathways based on retinal anatomical structure in this paper, and introduce the STDP learning rule into the synaptic connections between layer of ganglion cells and layer of lateral geniculate nuclei. By giving a single pattern stimulus and an alternating pattern stimulus to the circuit model, respectively, we compare the corresponding results based on the firing patterns, firing frequency of spiking neurons, and the weight changes of synaptic connections with STDP learning rule, to study the characteristics of retinal circuit. We obtain several conclusions: First, the neural network can effectively convert the optical information into the pulse sequence information and show the information structural characteristics of retina. Second, the use of STDP learning rule in the final connections makes the layer of lateral geniculate nuclei learn and memorize the stimulus pattern when conducting it, and present learning independency between ON and OFF pathways. Finally, STDP learning can lead to superposition of two different pattern stimuli that appear alternately in terms of spatial distribution of synaptic connection weights, and the superposition effect of the overlap region is more obvious.

Key words retina, synapse, STDP learning rule, neural circuit, pulse sequence, pattern

Received 10 March 2018, revised 25 April 2018.

* The project supported by the National Natural Science Foundation of China(11572127).

[†] Corresponding author E-mail: mashqliu@scut.edu.cn