

神经元膜电位对信息的编码

彭俊 王如彬[†]

(华东理工大学 认知神经动力学研究所, 上海 200237)

摘要 神经元膜电位的放电活动是神经编码的基础.然而,目前对于神经元电活动对神经信息的编码方式,至今尚未形成一个完整的认识.传统的编码理论认为神经系统以离散的动作电位放电序列进行信息的表达和传递,主要研究动作电位的发放频率和放电活动的时间模式.基于该理论,对神经元放电序列所携带的信息已经出现了一些定量的计算方法,但这些方法还很难应用到大规模神经元网络的计算当中.本研究以神经元的膜电位为研究对象,展示了如何量化膜电位序列所携带的信息,并将该计算结果与传统放电序列方法的计算结果进行了对比分析,其结果取得了很好的一致性.本研究为神经活动信息量的定量计算提供了一种新的思路和方法.

关键词 信息编码, 膜电位序列, 信息熵, 神经网络

DOI: 10.6052/1672-6553-2020-011

引言

神经信息的编码和解码问题一直是认知神经科学和信息领域内的核心问题之一^[1-3],长期以来吸引着神经科学家和类脑智能科学家们的广泛关注^[4-6].其中,如何用定量的方式对神经元电活动所携带的和传递的信息进行描述和计算,至今尚未形成一个完整的认识.然而在这个领域内却不乏探索者.

神经元的电活动以一定方式揭示了刺激信号的一些特性,即编码了关于刺激的“有关信息”^[7].“信息论”方法为描述和定量计算这种信息提供了一种有效的工具^[8,9].信息的基本特性在于事物的不确定性,任何确定的事物都不含有信息.信息所包含的内容就是降低事物的未知性或不确定性^[10-12].信息可以被携带、贮存及处理,同时信息是可以度量的,区别在于信息内容容量大、小的差别.

对于单个神经元,其发放的动作电位的波形和幅度在短时间内基本一致,因此,传统的编码理论认为神经系统以离散的动作电位放电序列进行信息的表达和传递^[13,14].传统的神经电生理工作,是通过特定刺激作用下神经元动作电位发放频率的改变,对神经元的反应特性进行分析^[15,16].神经元对信息的编码特性,不仅仅反映在其放电频率上,

放电活动精确的时间模式以及相关神经元的群体活动的时间和空间特性,都在很大程度上对神经信息编码有贡献^[17].结合“信息论”的方法,已有许多研究通过分析神经反应的时间模式的概率分布来量化神经元在响应特定刺激时所传递的信息量^[18-21].这种方法也被用来分析视网膜神经节细胞对视觉刺激反应的信息传递速率^[22-24].但这种方法基于其数据分析的特点,目前仅仅应用在单个神经元的信息计算研究中,难以应用到大规模神经网络的信息计算当中.

针对这个问题,本研究从神经元的膜电位出发,给出膜电位序列携带信息的定量计算方法.通过实验数据的模拟,使用该方法分别计算在恒定刺激和动态刺激下膜电位序列携带的信息量,并将计算结果与使用传统放电序列方法的计算结果进行对比——结果取得了很好的一致性.这项研究的重要意义在于能够为今后脑功能全局神经网络的定量计算提供新的方法,为探索信息量和认知行为的编码之间建立一个桥梁.

1 计算模型与方法

1.1 神经元的生物物理模型

为了近似地计算出神经网络的能量消耗,

2019-09-09 收到第 1 稿,2019-12-12 收到修改稿.
[†] 通讯作者 E-mail:rbwang@ 163.com

Wang-Zhang 等人^[25-27]对单个神经元提出了一个新颖的生物物理模型,其结构如图 1 所示。

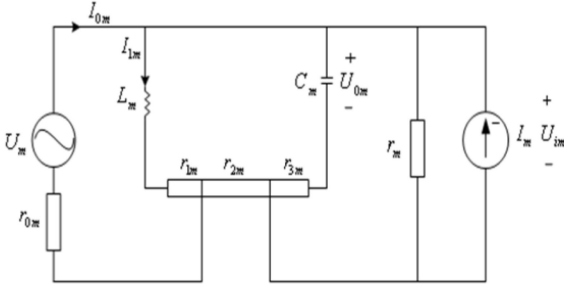


图 1 Wang-Zhang 神经元生物物理模型

Fig.1 Wang-Zhang biophysical model of a neuron

图 1 中, C_m 表示膜电容, I_m 为外部神经元输入的总电流, U 为电压源, r_m 表示跨越 I_m 的电阻, r_{0m} 表示跨越 U 的电阻, 是由于电流源和电压源不理想所造成的损耗. 图 1 中将膜电阻分为了三部分 r_{1m} , r_{2m} 和 r_{3m} , 是由于电流源和电压源的作用位点不在同一位置上. 该单个神经元的生物物理模型与传统的单个神经元模型相比, 增加了一个电压源、一个电流源和一个电感. 电压源是神经元内外各种离子的浓度差所形成的, 它将驱使离子的移动. 电流源的形成一方面是由于离子的化学梯度的存在, 另一方面是神经元会接受周围神经元的刺激. 此外, 钠离子、钾离子、钙离子等各种带电离子在离子通道中流进流出, 会形成一个回路电流, 引起自感应效果, 等效于一个电感元件 L_m . 网络中第 m 个神经元和周围神经元的耦合关系, 由所有与之相连的神经元输入电流的总和 I_m 表达如下:

$$I_m = i_{1m} + \sum_{j=1}^n [i_{0m}(j-1) \sin(\omega_m(j-1)(t_j - t_{j-1}))] + i_{0m}(n) \sin(\omega_m(n)(t - t_n)) \quad (1)$$

其中, i_{1m} 表示维持静息膜电位所需要的电流, i_{0m} 表示在阈下活动时神经元受周围神经元电流刺激而产生的总效应, ω_m 表示动作电位发放的频率.

图 1 的电路方程由下式给出:

$$\begin{cases} U_m = r_{0m} I_{0m} + r_{1m} I_{1m} + L_m \dot{I}_{1m} \\ I_{0m} = I_{1m} - I_m + \frac{U_{im}}{r_m} + C_m \dot{I}_{1m} \\ U_{im} = C_m r_{3m} \dot{U}_{0m} + U_{0m} \end{cases} \quad (2)$$

又

$$L_m \dot{I}_{1m} + r_{1m} I_m = K_{1m} \dot{U}_{0m} + K_{2m} U_{0m} - r_{2m} I_m \quad (3)$$

$$\text{其中, } K_{1m} = C_m (r_{2m} + r_{3m} + \frac{r_{2m} r_{3m}}{r_m}), K_{2m} = 1 + \frac{r_{2m}}{r_m}$$

通过解上述方程组, 可得到膜电位 U_{0m} 的解析解如下:

$$U_{0m} = -\frac{\hat{g}_1}{\lambda_m^2} - \frac{\hat{g}_2 e^{-a(t-t_n)}}{\lambda_m^2 m - a^2} - \frac{1}{\lambda_m^2 + \omega_m^2} (\hat{g}_3 \sin(\omega_m(n)(t - t_n)) + \hat{g}_4 \cos(\omega_m(n)(t - t_n)) (u_{0m}(t_n) + \frac{\hat{g}_1}{\lambda_m^2} + \frac{\hat{g}_2}{\lambda_m^2 - a^2} + \frac{\hat{g}_4}{\lambda_m^2 + \omega_m^2(n)}) e^{-\lambda_m(t-t_n)}) \quad (4)$$

其中, 第 m 个神经元的消耗功率为:

$$P_m = d_{1m} \dot{U}_{0m} + d_{2m} \dot{U}_{0m} + d_{3m} \dot{U}_{0m} U_{0m} + d_{4m} U_{0m}^2 + d_{5m} U_{0m} + d_{6m} \quad (5)$$

其中, $d_{1m}, d_{2m}, d_{3m}, d_{4m}, d_{5m}, d_{6m}$ 可由文献[25]得到.

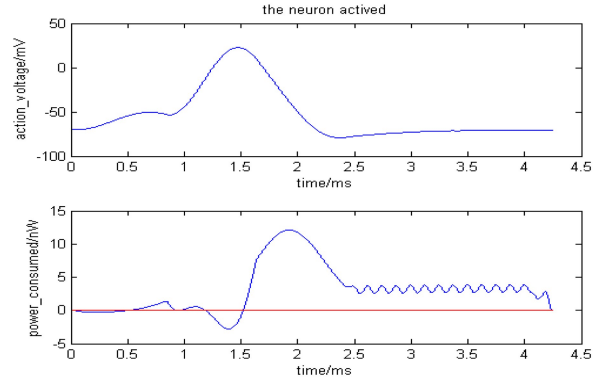


图 2 动作电位和对应的能量函数

Fig.2 Action potential and the corresponding energy function

第(4)式是用能量方法得到的动作电位, 其数值解如图 2 的上图所示. 将(4)式的解析解代入第 m 个神经元的功率表达式(5)式中, 可得到如图 2 的下图所示的功率 P_m .

1.2 结构性神经网络模型

本文假设的皮层神经网络结构如图 3 所示. 其中每个神经元的动力学特性都来自于上述的 Wang-Zhang 模型, 因此该网络结构被严格地定义在神经生物学的基础之上. 大脑皮层神经元连接的解剖学结构表明, 任意脑区内部的神经网络如果不考虑功能性连接, 那么网络的内部就是一个全连接的结构性神经网络, 如皮层功能柱^[28, 29]. 如果把皮层功能柱看作是一个封闭系统, 为简单起见, 截取该封闭系统内部的一个局部区域, 那么该区域的网络结构可以由如图 3 所示的结构性神经网络来表达. 图 3 为 15 个兴奋性神经元构成的一个全连接结构的神经网络, 图中各个神经元之间的连接线表

示它们是相互耦合的,但任意两个神经元之间的耦合强度都互不相同,而且神经元两两之间的耦合强度也是互不对称的.根据突触可塑性原理^[30,31],来自实验的统计数据表明神经元之间突触耦合强度的取值范围服从均匀分布^[32].

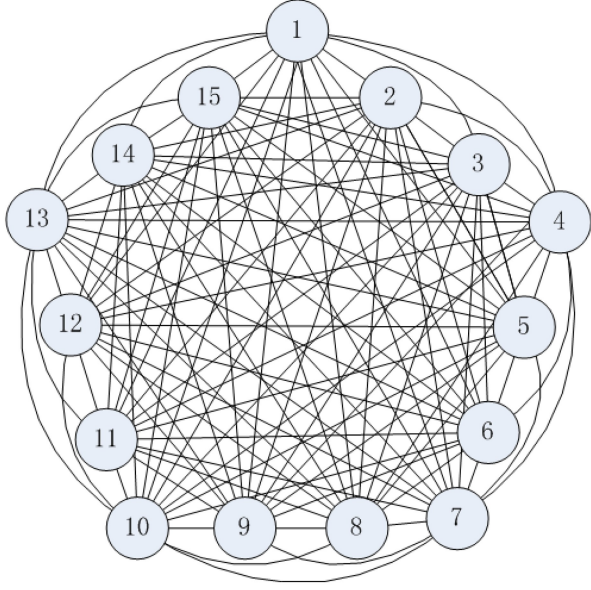


图3 神经网络的连接结构

Fig.3 Connection structure of the neural network

记耦合强度为如下矩阵:

$$W = \begin{bmatrix} w_{1,1} & w_{1,2} & \cdots & w_{1,n} \\ w_{2,1} & \ddots & & w_{2,n} \\ \vdots & & \ddots & \vdots \\ w_{n,1} & w_{n,2} & \cdots & w_{n,n} \end{bmatrix}.$$

其中, $w_{i,j}$ 代表第 i 个神经元和第 j 个神经元间的耦合强度.

网络的运行方式如下:

$$(1) S_i(t) = \sum W_{ij} \times Q(t - \tau_{ij}, j) + No(t) \quad (6)$$

$$(2) I_i(t) = \begin{cases} i_{m1} + \sum_{j=1}^n [i_{0m}(j-1) \sin(\omega_m(j-1)(t_j - t_{j-1}))] + \\ i_{0m}(n) \sin(\omega_m(n)(t - t_n)) & \text{若 } S_i(t) > th \\ i_{m1} & \text{若 } S_i(t) < th \end{cases} \quad (7)$$

(3) 将 $I_i(t)$ 带入方程式(5)解得膜电位 $U_i(t)$.

其中, $S_i(t)$ 代表 t 时刻, 第 i 个神经元收到的刺激总和; $Q(t - \tau_{ij}, j)$ 代表 $t - \tau_{ij}$ 时刻第 j 个神经元的动作电流发放状态, 静息时为 0, 动作时为 1, 因此刺激

信息被简化为 0 或 1 的脉冲发放; τ_{ij} 代表第 j 个神经元产生一个动作电位后, 到与这个神经元耦合的第 i 个神经元接受到刺激的时间间隔^[33]. 在模型中, τ 的取值服从均匀分布^[34]; $No(t)$ 表示 t 时刻的噪声, 在模型中, No 的取值服从高斯分布.

1.3 膜电位信息熵的计算方法

我们往往用概率对离散随机事件的特性进行描述, 随机事件 x 的概率记为 $p(x)$. 一个发生概率接近 1 的随机事件, 发生的可能性很大, 所以它包含的不确定度就很小. 与此相反, 一个发生概率较小的随机事件, 很难猜测在某个时刻它能否发生, 所以它包含的不确定度就相对较大. 从信息论的角度出发, 事件概率依赖的信息量 $I(x_i) = -\log p(x_i)$, 反映了信息源总体集合中各相应成分的不确定度. 在信息量的计算中, 对数以 2 为底, 以比特 (bit) 为单位, 信息熵 $S(X) = -\sum_i p(x_i) \log p(x_i)$, 反映了信号的总体特性. 在传统神经编码的量化计算中, 动作电位序列所携带的信息量正是通过以上熵值来进行度量^[18-20,35].

神经元的膜电位是一个连续变化的量, 为了表征给定时间内膜电位序列的不确定度, 我们首先将同一神经元多次重复实验记录得到的膜电位序列分割成 n 个非重叠窗口, 每个窗口的长度为 l (如图 3 所示). 在第 i 个时间窗口内, 使用 Pearson 相关性作为对于相同刺激下膜电位序列重复性的度量来获得膜电位序列的相关矩阵 R_i (对于 m 次重复实验的 $m \times m$ 矩阵). 然后将给定时间内膜电位序列的时间可变性定义为:

$$f = 1 - \overline{\text{corrcoeff}(R_i, R_j)}, i, j = 1, 2, 3, \dots, n, i \neq j \quad (8)$$

如图 4 所示. f 的后半部分比较膜电位序列随时间变化的相似程度, 它是不同时间窗口中膜电位序列的相关矩阵之间的平均相关系数, 这里我们定义这个平均相关系数为膜电位序列的时间相关系数, 记为 $\bar{r} = \overline{\text{corrcoeff}(R_i, R_j)}, i, j = 1, 2, 3, \dots, n, i \neq j$. 接下来, 用 1 减去这个值表示给定时间内膜电位序列的时间可变性, 则(8)式等价于:

$$f = 1 - \bar{r} \quad (9)$$

事实上, 这种方法已被用于不同背景下脑信号的研究分析之中^[36,37].

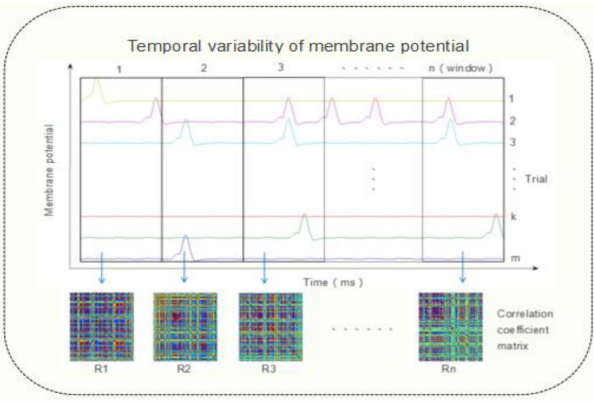


图 4 膜电位序列的时间可变性

Fig.4 Temporal variability of the membrane potential trains

从信息论的角度出发,膜电位序列的时间相关系数 \bar{r} 越大,同一膜电位序列携带相同的信息量就越多,总的信息量就越小,因此这里用 $I = -\log_2(\bar{r})$ 表示膜电位序列之间的不确定度.结合膜电位序列的时间可变性,在信息量的计算中,我们定义每段膜电位序列的平均信息熵的表达式如下:

$$S = -f \log_2(\bar{r}) \tag{10}$$

2 不同刺激下对应膜电位序列的信息熵

2.1 恒定刺激

对 15 个神经元从 1 到 15 进行编号,取网络中各个神经元之间的耦合强度在 $[0.1, 0.3]$ 上均匀分布,信号传递时滞在 $[0.5\text{ms}, 1.0\text{ms}]$ 上均匀分布.对第 1 号到第 5 号神经元施加恒定的强刺激,记录网络中任意一个神经元的膜电位和动作电位发放(本文选择编号为 8 的神经元).重复 100 次相同的试验,得到 8 号神经元的脉冲发放序列和膜电位序列如图 5 所示.

图 5 的上图记录的是 100 次重复试验的脉冲发放序列,从图中可以看出:在相同的恒定刺激下,神经元的动作电位发放呈现出 irregular 的时间模式.为了进一步分析,我们对所记录得到的脉冲发放序列做了以下统计分析(如图 6 和图 7 所示).

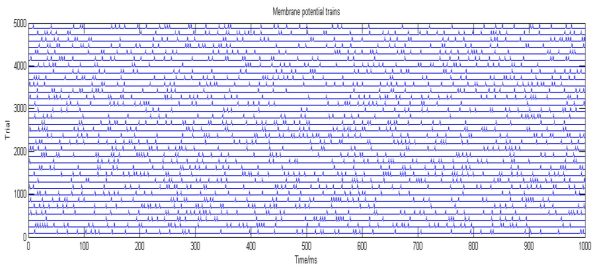
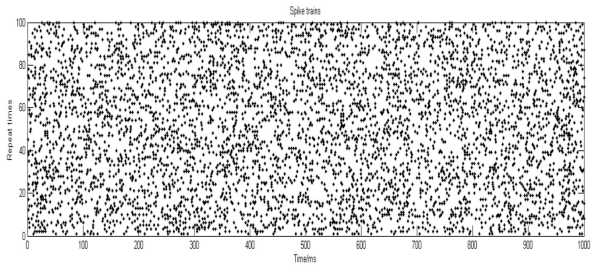


图 5 恒定刺激下 8 号神经元 100 次重复试验的脉冲发放序列和膜电位序列

Fig.5 Spike trains and membrane potential trains of the No.8 neuron under constant stimulations after 100 times of repeated experiments

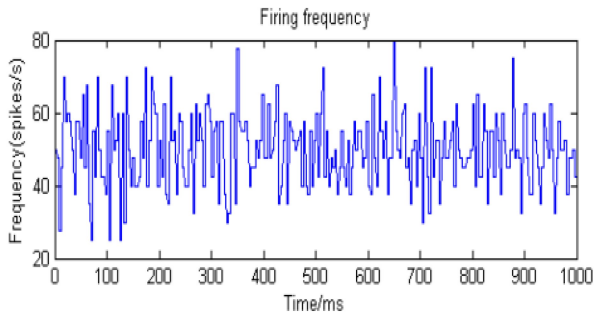


图 6 动作电位发放频率统计

Fig.6 Statistics of firing frequency of action potential

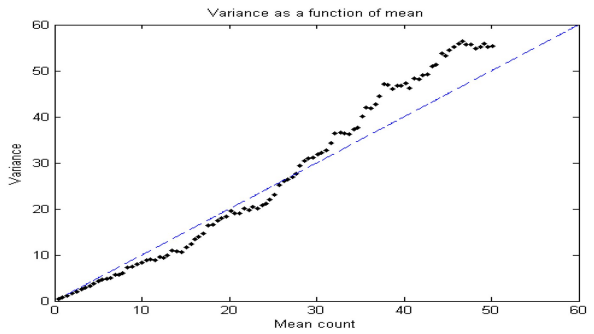


图 7 动作电位发放次数的均值和方差统计

Fig.7 Statistics of mean and variance of the firing frequency of action potential

图 6 中统计的是这 100 次脉冲发放序列的放电频率,结果显示:在相同的恒定刺激下,神经元的放电频率相对稳定,在 50 次/秒附近波动.图 7 统计的是放电次数的均值和方差的关系,从图中可以发现,神经元放电频率的变异度和均值之间几乎呈线性增长关系,这一结果和泊松过程的特征相吻合.

以上统计分析结果表明,本文恒定刺激下的模拟数据与基于苍蝇视觉系统中的运动敏感神经元 H1 收集到的大量数据相一致^[7].

根据上述膜电位序列携带信息熵的计算方法,基于 100 次重复试验的膜电位序列的模拟数据(图

5 下图),在给定时间窗口 $T=1000\text{ms}$ 和分割长度 $L=40\text{ms}$ 的条件下,我们将 100 次重复实验得到的膜电位序列分成 $n=25$ 个非重复的小窗口,并计算每

个小窗口中的膜电位序列的相关系数矩阵,计算结果如图 8 所示(图中仅展示第 $n=1,4,7,\cdots,25$ 个窗口的计算结果).

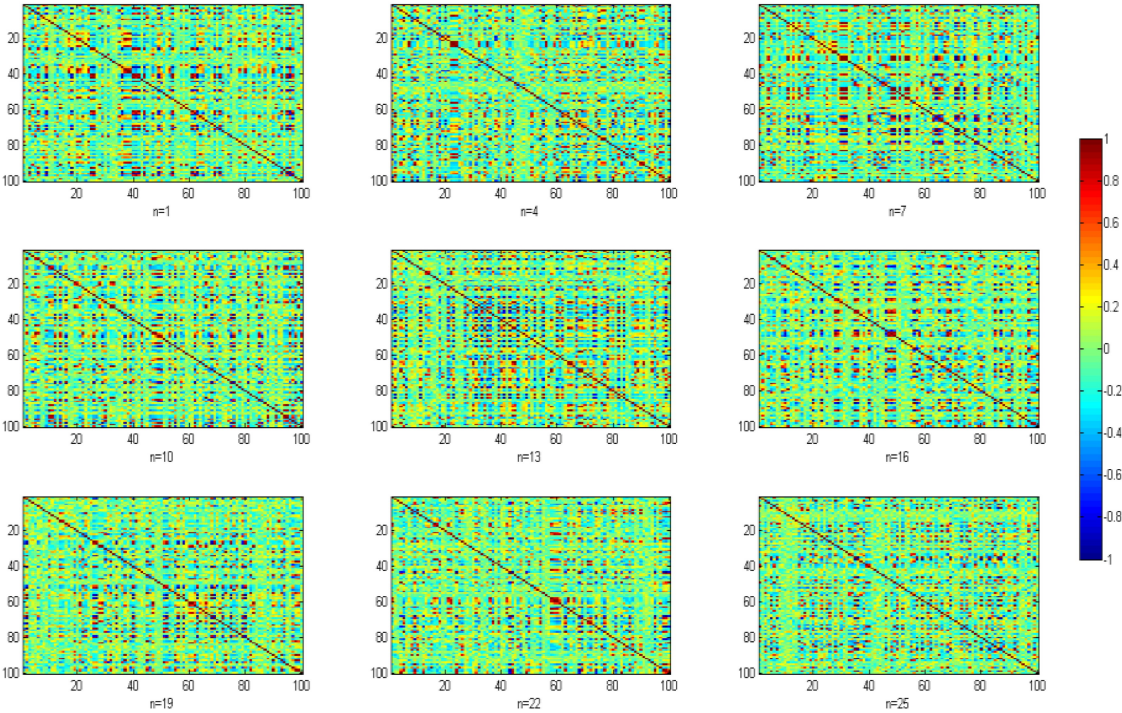


图 8 膜电位序列的相关系数矩阵

Fig.8 Correlation coefficient matrices of membrane potential trains

根据图 8 的计算结果我们得到:恒定刺激下,100 次重复实验得到的膜电位序列之间的时间相关系数 $\bar{r}=0.1071$,时间可变系数 $f=0.8929$,每小段膜电位序列携带的平均信息熵 $S=2.88\text{bits}$.

2.2 动态刺激

改变刺激形式,对第 1 号到第 5 号神经元施加特定频率的正弦刺激,记录编号为 8 的神经元的膜电位和动作电位发放.重复 100 次相同的试验,得到 8 号神经元的脉冲发放序列和膜电位序列如图 9 所示.

图 9 的上图记录的是 100 次重复试验的脉冲发放序列,从图中可以看出:在相同的动态刺激下,神经元的动作电位发放呈现出一定规则的时间模式.为了进一步分析,我们对所记录得到的脉冲发放序列做了以下统计分析(如图 10 和图 11 所示).

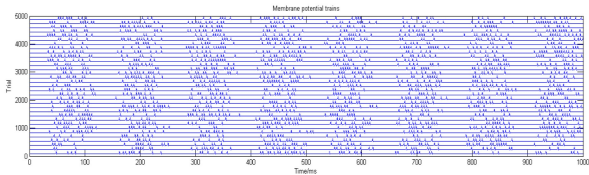


图 9 动态刺激下,8 号神经元 100 次重复试验的脉冲发放序列和膜电位序列

Fig.9 Spike trains and membrane potential trains of the No.8 neuron under dynamic stimulations after 100 times of repeated experiments

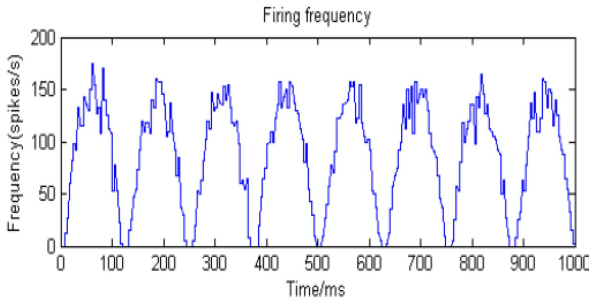
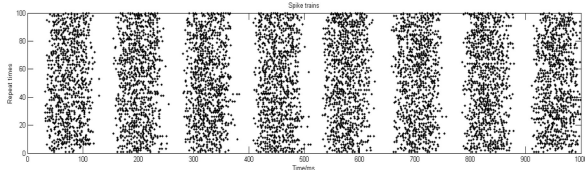


图 10 动作电位发放频率统计

Fig.10 Statistics of firing frequency of action potential

图 10 中统计的是这 100 次脉冲发放序列的放电频率,结果显示:在相同的动态刺激下,神经元的放电频率在一个较大的范围内变化,而且呈现出明



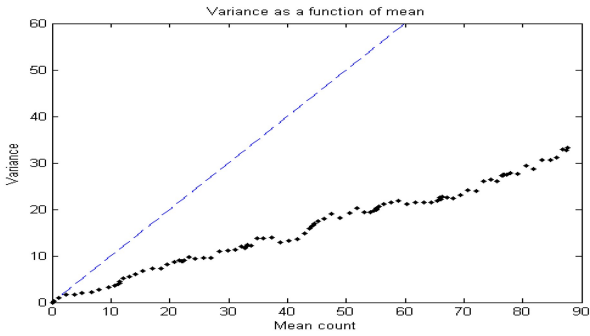


图 11 动作电位发放次数的均值和方差统计

Fig.11 Statistics of mean and variance of the firing frequency of action potential

显的时间依赖性.图 11 统计的是放电次数的均值和方差的关系,从图中可以发现,神经元放电频率

的变异度和均值之间有很大差异,与泊松过程不吻合.

以上统计分析结果表明,本文动态刺激下的模拟数据与基于苍蝇视觉系统中的运动敏感神经元 H1 收集到的大量数据相一致^[7].

根据上述膜电位序列携带信息熵的计算方法,基于 100 次重复试验的膜电位序列的模拟数据(图 9 下图),在给定时间窗口 $T=1000\text{ms}$ 和分割长度 $L=40\text{ms}$ 的条件下,我们将 100 次重复实验得到的膜电位序列分成 $n=25$ 个非重复的小窗口,并计算每个小窗口中的膜电位序列的相关系数矩阵,计算结果如图 12 所示(图中仅展示第 $n=1,4,7,\cdots,25$ 个窗口的计算结果).

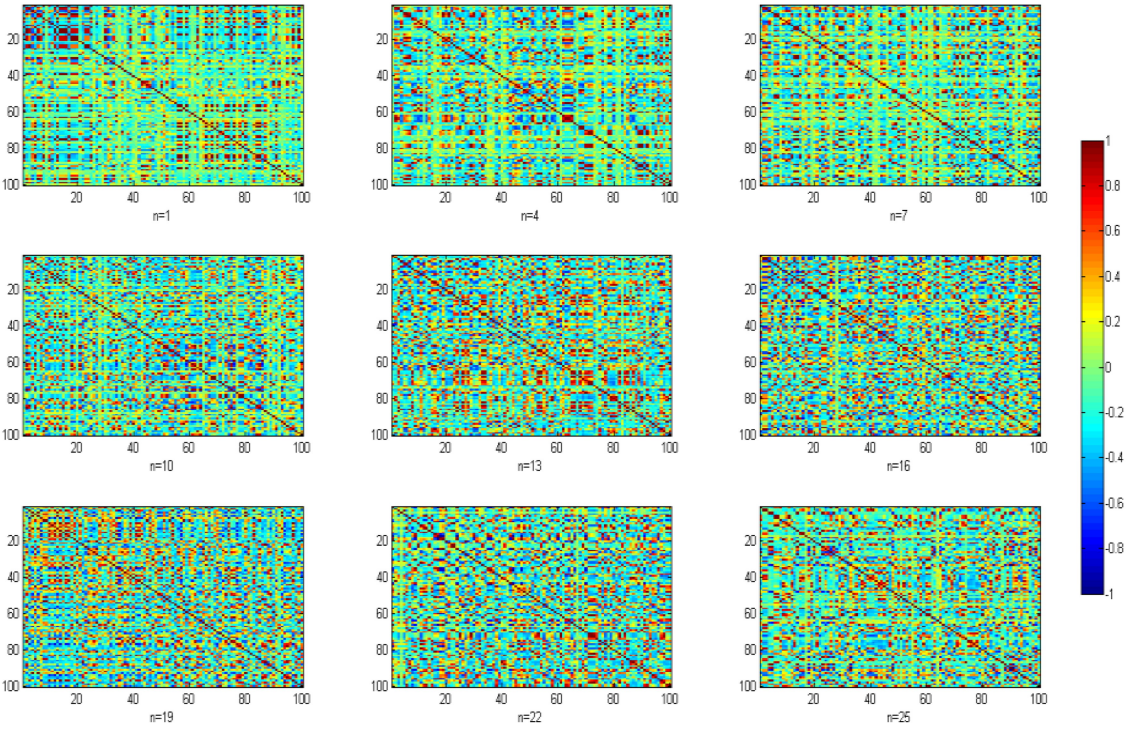


图 12 膜电位序列的相关系数矩阵

Fig.12 Correlation coefficient matrices of membrane potential trains

根据图 12 的计算结果我们得到:动态刺激下,100 次重复实验得到的膜电位序列之间的时间相关系数 $r=0.0649$,时间可变系数 $f=0.9351$,每小段膜电位序列携带的平均信息熵 $S=3.69\text{bits}$.

2.3 结果分析

从以上的计算可知,与恒定刺激相比,动态刺激下每小段膜电位序列携带的平均信息熵更多.另一方面,为了比较两种刺激产生的膜电位序列的可重复性,我们直接计算整个时间窗口 T 内 100 次重复实验得到的膜电位序列之间的平均相关系数 R ,

得到:恒定刺激下,膜电位序列的相关系数为 $R=0.0377$;动态刺激下,膜电位序列的相关系数为 $R=0.0665$.显然,动态刺激产生的膜电位序列之间具有更大的相关系数,即具有更高的相似性,而这种相似性往往体现为在相同刺激下神经元放电活动的可重复性,所以该计算结果说明动态刺激产生的膜电位序列具有较高的可重复性.

上述计算结果与使用动作电位序列计算信息量方法的计算结果一致^[7]:与恒定刺激相比,在动态刺激下,神经元信息编码的效率更高,可以编码

更多的信息,同时,相应神经元的放电活动具有更高的可重复性。

3 探究不同参数对计算结果的影响

我们使用控制变量法,分别改变分割长度和重复试验的次数,以探究分割长度和数据量大小对信息量计算结果的影响。

3.1 分割长度 L 对计算结果的影响

基于同样的模拟数据(图5和图9),我们在给定的时间窗口 $T=1000\text{ms}$ 内,选取不同的分割长度 L ,分别计算两种刺激条件下,膜电位序列所携带的信息量,恒定刺激的计算结果如图13所示,动态刺激的计算结果如图14所示。

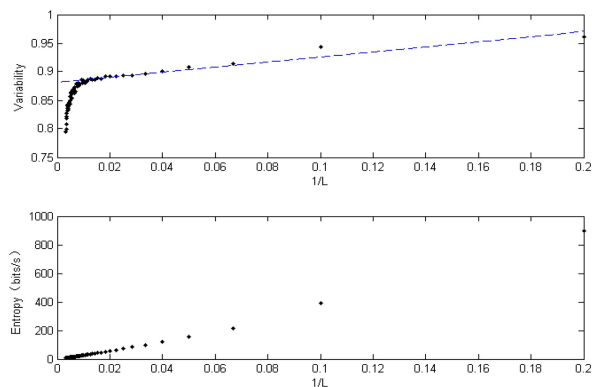


图13 恒定刺激下,分割长度 L 对所计算得到的信息量的影响

Fig.13 Effect of division length L on the calculated the amount of information under constant stimulation

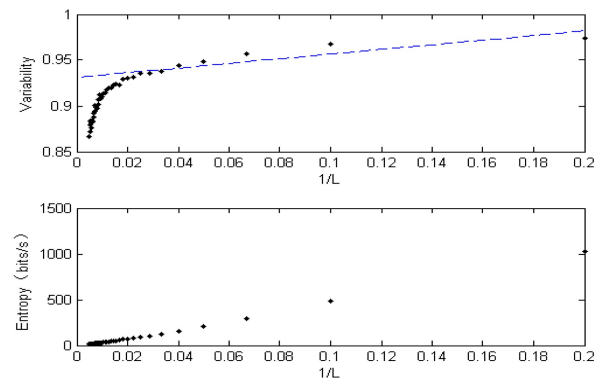


图14 动态刺激下,分割长度 L 对所计算得到的信息量的影响

Fig.14 Effect of division length L on the calculated the amount of information under dynamic stimulation

从图13和图14的计算结果可知:无论哪种刺激,随着 L 的取值不同,最终计算得到的膜电位序列的时间相关系数和单位时间(s)携带的信息量的变化趋势相同。从图中可以看到,单位时间(s)携带

的信息量和 $1/L$ 之间则呈现出良好的线性关系;而当 L 在 5—50 之间变化($1/L$ 在 0.02—0.2 之间变化)时,时间相关系数 r 和 $1/L$ 之间也呈现出较好的线性关系。由此可知,在膜电位序列的信息估计中,时间分割长度 L 是至关重要的参数。但根据传统的神经编码理论可知,动作电位是神经系统信息传递的基本“语言”,由它构成了信息传递的基本过程;另一方面,在神经元的生理活动中,动作电位的发放频率很低,因此 L 的取值不能太小,否则没有生理学意义。

3.2 重复试验次数对计算结果的影响

在恒定刺激的试验中,不断改变重复试验的次数,范围为 10—1000,步长为 10。在给定时间窗口 $T=1000\text{ms}$ 和分割长度 $L=40\text{ms}$ 的条件下,分别计算相应重复试验次数下膜电位序列所携带的信息量,计算结果如图15所示。

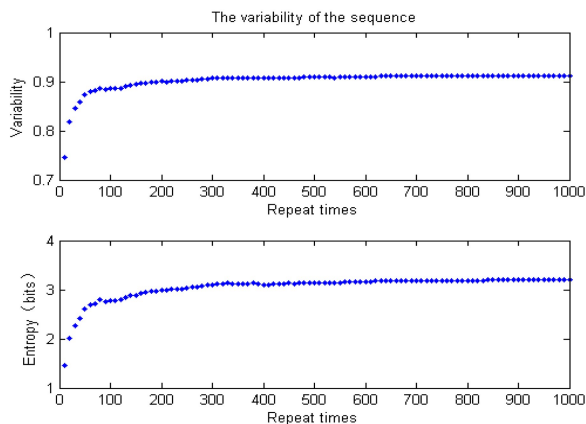


图15 重复试验次数对所计算得到的信息量的影响

Fig.15 Effect of the repeated times on the amount of information calculated

从图15观察可知,重复试验的次数与膜电位序列的时间相关系数和信息量都呈现出一种单调关系,重复试验的次数越大,膜电位序列的时间相关系数和信息量越大。另一方面,当重复试验的次数在 100 以内变化时,膜电位序列的时间相关系数和信息量有明显的变化;但在 100 之后,膜电位序列的时间相关系数和信息量的变化不再明显,并逐渐趋于平稳。这意味着膜电位序列信息熵的计算方法对于数据量的大小(重复试验的次数)有很强的收敛性,即只需要进行较少次数的重复试验就可以达到比较好的计算结果。这种方法为实际实验和数据采集极大地减少了工作量。

4 总结

神经元的电活动以一定方式揭示了刺激信号的一些特性,即编码了关于刺激的“有关信息”.神经元对信息的编码特性,不仅反映在其放电频率上,放电活动精确的时间模式以及相关神经元的群体活动的时间和空间特性,都在很大程度上对神经信息编码有贡献.

本文基于 Wang-Zhang 模型,用膜电位序列计算信息熵的方法研究了结构性网络在两种不同刺激(恒定刺激和动态刺激)下的信息传递,并通过计算机模拟得到与实验数据相吻合的模拟结果.计算结果表明:(1)与恒定刺激相比,动态刺激下每小段膜电位序列携带的平均信息熵更多;(2)与恒定刺激相比,动态刺激产生的膜电位序列之间具有更大的相关系数,说明动态刺激产生的膜电位序列具有较高的可重复性.上述计算结果与使用动作电位序列计算信息量的方法所得到的结果一致.

此外,对于用膜电位序列计算信息熵的方法,本文还探究了不同参数对计算结果的影响,其中包括:时间分割长度 L 和重复试验次数(数据量大小).计算结果表明:(1)当 L 在 5-50 之间变化($1/L$ 在 0.02-0.2 之间变化)时,时间相关系数 r 和信息熵 S 之间呈现出较好的线性关系;(2)重复试验的次数与膜电位序列的时间相关系数 r 和信息熵 S 都呈现出一种单调关系,重复试验的次数越大,膜电位序列的时间相关系数 r 和信息量 S 越大;同时这种单调关系具有很好的收敛性.

由于大脑的认知神经结构是复杂且多层次的,因此,要揭示大脑皮层的神经编码,需要从各个不同尺度以及不同层次的结合上来展开研究.而用膜电位序列计算信息熵的方法,能够为今后脑功能全局神经网络的定量计算提供新的方法,结合适当的脑成像技术,应用本文提出的神经元膜电位携带信息量的计算方法,可以很好地扩展到局部脑或全局脑电活动的信息计算,在网络动态活动的信息量和认知行为的编码之间建立一个桥梁.

参 考 文 献

1 Borst A, Theunissen F E. Information theory and neural coding. *Nature neuroscience*, 1999,2(11):947~957

2 Jafakesh S, Jahromy F Z, Daliri M R. Decoding of object categories from brain signals using cross frequency coupling methods. *Biomedical Signal Processing and Control*, 2016,27:60~67

3 Kozma R. Reflections on a giant of brain science. *Cognitive Neurodynamics*, 2016,10(6):457~469

4 Amari S, Hiroyuki N. Difficulty of singularity in population coding. *Neural Computation*, 2005,17(4): 839~858

5 Danielle S B, Edward T B, Meyer A, et al. Cognitive fitness of cost-efficient brain functional networks. *Proceeding of National Academy Science*, 2009,6(28):11747~11752

6 Jacobs A L, Fridman G, Douglas R M, et al. Ruling out and ruling in neural codes. *Proceeding of the National Academy Science*, 2009,106(14):5936~5941

7 Kim S Y, Lim W. Effect of spike-timing-dependent plasticity on stochastic burst synchronization in a scale-free neuronal network. *Cognitive Neurodynamics*, 2018, 12(3):315~342

8 Yuan H C, Xiong F L, Huai X Y. A method for estimating the number of hidden neurons in feed-forward neural networks based on information entropy. *Computers and Electronics in Agriculture*, 2003,40(1-3):57~64

9 Núñez J A, Cincotta P M, Wachlin F C. Information entropy. *Celestial Mechanics & Dynamical Astronomy*, 1996

10 Paninski L. Estimation of entropy and mutual information. *Neural Computation*, 2003,15(6):1191~1253

11 罗绍凯.分数阶动力学的分析力学方法及其应用.动力学与控制学报,2019,17(5):432~438(Luo S K. Analytical mechanics method of fractional dynamics and its applications. *Journal of Dynamics and Control*, 2019, 17(5):432~438(in Chinese))

12 Qu L, Li L, Lee J. Enhanced diagnostic certainty using information entropy theory. *Advanced Engineering Informatics*, 2003,17(3-4):141~150

13 Zhang P M, Wu J Y, Zhou Y, et al. Spike sorting based on automatic template reconstruction with a partial solution to the overlapping problem. *Journal of Neuroscience Methods*, 2004,135 (1-2):55~65

14 Nemenman I, Bialek W, Steveninck R D R V. Entropy and information in neural spike trains: progress on the sampling problem. *Physical Review E*, 2004,69(5 Pt 2): 056111

15 Barranca V J, Huang H, Li S. The impact of spike-frequency adaptation on balanced network dynamics. *Cognitive Neurodynamics*, 2019,13(1):105~120

16 薛焕斌,张继业.时滞切换不确定神经网络系统的指数稳定性.动力学与控制学报,2018,16(1): 65~71(Xue H B, Zhang J Y. Exponential stability of time-delayed switched uncertain neural networks systems. *Journal of Dynamics and Control*, 2018, 16(1): 65~71(in Chinese))

17 Zhu J, Liu X. Measuring spike timing distance in the hindmarsh-rose neurons. *Cognitive Neurodynamics*, 2018,

- 12(2):225~234
- 18 Steveninck D R V. Reproducibility and variability in neural spike trains. *Science*, 1997,275 (,5307) 1805~1808
 - 19 Reinagel P, Reid R C. Temporal coding of visual information in the thalamus. *Journal of Neuroscience*, 2000,20 (14):5392~5400
 - 20 Strong S P, Koberle R, de Ruyter van Steveninck R R, et al. Entropy and information in neural spike trains. *Physical Review Letters*, 1998,80(1):197~200
 - 21 Mateos D M, Guevara E R, Wennberg R, et al. Measures of entropy and complexity in altered states of consciousness. *Cognitive Neurodynamics*, 2018,12(1):73~84
 - 22 Berry M J, Warland D K, Meister M. The structure and precision of retinal spike trains. *Proceeding of the National Academy Science*, 1997,94:5411~5416
 - 23 Nirenberg S, Carcieri S M, Jacobs A L, et al. Retinal ganglion cells act largely as independent encoders. *Nature*, 2001,411(6838):698~701
 - 24 Passaglia C L, Troy J B. Information transmission rates of cat retinal ganglion cells. *Journal of Neurophysiology*, 2004,91(3):1217~1229
 - 25 Wang R B, Tsuda I, Zhang Z K. A new work mechanism on neuronal activity. *International Journal of Neural Systems*, 2015,25(3):1450037
 - 26 Wang R B, Wang Z Y, Zhu Z Y. The essence of neuronal activity from the consistency of two different neuron models. *Nonlinear Dynamics*, 2018
 - 27 Wang R B, Zhu Y T. Can the activities of the large scale cortical network be expressed by neural energy? a brief review. *Cognitive Neurodynamics*, 2016,10(1):1~5
 - 28 Gazzaniga M S, Ivry R B, Mangun G R. Cognitive neuroscience. New York: W.W. Norton & Company, 2002
 - 29 Malagarriga D, Pons A J, Villa A E P. Complex temporal patterns processing by a neural mass model of a cortical column. *Cognitive Neurodynamics*, 2019
 - 30 Kim S Y, Lim W. Burst synchronization in a scale-free neuronal network with inhibitory spike-timing-dependent plasticity. *Cognitive Neurodynamics*, 2019,13(1):53~73
 - 31 Wang J Y, Yang X L, Sun Z K. Suppressing bursting synchronization in a modular neuronal network with synaptic plasticity. *Cognitive Neurodynamics*, 2018,12(6):625~636
 - 32 Rubinov M, Sporns O, Thivierge J P, et al. Neurobiologically realistic determinants of self-organized criticality in networks of spiking neurons. *Plos Computational Biology*, 2011
 - 33 Rigatos G, Wira P, Melkikh A. Nonlinear optimal control for the synchronization of biological neurons under time-delays. *Cognitive Neurodynamics*, 2019,13(1):89~103
 - 34 Van Q M L, Martinerie J, Navarro V, et al. Characterizing neurodynamic changes before seizures. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 2001,18(3):191~208
 - 35 Arturo T, Peters J F, Çankaya M N. The informational entropy endowed in cortical oscillations. *Cognitive Neurodynamics*. 2018,12(5):501~507
 - 36 Zhang J, Cheng W, Liu Z, et al. Neural, electrophysiological and anatomical basis of brain-network variability and its characteristic changes in mental disorders. *Brain*, 2016,139:2307~2321
 - 37 Mueller S, Wang D, Fox M D, et al. Individual variability in functional connectivity architecture of the human brain. *Neuron*, 2013,77(3):586~595

INFORMATION CODING OF NEURONAL MEMBRANE POTENTIAL

Peng Jun Wang Rubin[†]

(Institute of Cognitive Neurodynamics, East China University of Science and Technology, Shanghai 200237, China)

Abstract The firing activity of neuronal membrane potential is the basis of neural coding. However, to date, a complete understanding of the way by which neuronal electrical activity codes neural information has not yet been established. The traditional coding theory holds that the nervous system expresses and transfers information in discrete firing sequences of action potential, mainly studying the firing frequency of action potential and the time pattern of firing activity. Based on this theory, some quantitative calculation methods have been presented for the information carried by the neuronal spike trains, but these methods are still difficult to be applied in the calculation of large-scale neural networks. In the present study, the membrane potential of neurons was used as the study object. Analysis was performed regarding how to quantify the information carried by the membrane potential trains, and the calculation results were compared with results calculated by the traditional neuronal spike trains method, and good consistency was obtained. This study provided a new idea and method for the quantitative calculation of neural activity information.

Key words information coding, membrane potential trains, information entropy, neural network

Received 9 September 2019, revised 12 December 2019.

[†] Corresponding author E-mail: rbwang@163.com