

# 前馈型神经元网络中的放电频率传递分析<sup>\*</sup>

司皓<sup>1</sup> 赵欣桐<sup>2</sup> 孙晓娟<sup>1†</sup>

(1.北京邮电大学 理学院,北京 100876) (2.北京邮电大学 信息光子学与光通信研究院,北京 100876)

**摘要** 本文建立了一个基于 Hodgkin-Huxley 神经元的前馈神经元网络模型,研究了平均放电频率在前馈神经元网络中的传递情况.研究结果显示,适当的层间连接概率与输入噪声强度能够提高前馈神经元网络的同步效率,进而增强网络稳定传递放电频率的性能.此外,通过引入并调节突触时滞,发现适当的时滞对神经元耦合系统的完全同步和前馈神经元网络内信息传输有明显的促进作用.

**关键词** 前馈型神经元网络, 放电频率, 同步, 噪声, 时滞

DOI: 10.6052/1672-6553-2020-010

## 引言

神经编码是神经科学中的关键问题,它研究神经元对外部刺激如何做出响应,因而受到许多关注.在人们提出的诸多编码理论中,有两种编码机制被广泛接受,分别是频率编码<sup>[1]</sup> 和时间编码<sup>[2]</sup>.频率编码认为神经元通过特定时间窗内的放电频率来编码外部信息,神经放电是非同步的.而时间编码(亦称为同步编码),则认为神经元通过精确的放电时刻来编码外部信息.目前,神经信息如何编码在神经科学中仍是一个持续争议的话题.尽管如此,但基于过去有关神经信息编码机制的研究结果,我们仍可以研究神经信息在神经系统中的传递问题.

前馈型神经元网络通常被作为研究神经信息传递的网络模型<sup>[3]</sup>. Diesmann 等研究了前馈神经元网络(Feedforward neuronal network, 简称 FFN)中基于时间编码的神经信息的传递<sup>[4-8]</sup>. Kumar 等分析了前馈结构在神经活动传递中的作用和研究情况<sup>[9]</sup>.这些研究结果揭示前馈神经元网络更适合于传递同步放电.例如,Litvak 等人认为前馈神经元网络中的基于频率编码的平均放电频率的传递是难以实现的<sup>[7]</sup>.但是,也有研究结果指出同步状态下,前馈神经元网络中能够稳定地传递放电频率<sup>[10]</sup>.

神经元系统受多种因素的影响,例如 Wang 等研究了噪声、膜细胞时间常数等因素对放电频率在

FFN 中传递的影响<sup>[11]</sup>.噪声也能够诱发神经元网络中的复杂动力学现象,如随机多共振现象<sup>[12]</sup>.时滞是神经元系统中重要的影响因素之一,它对神经元系统的信息编码和信息加工等有重要作用<sup>[13]</sup>.在理论研究中,王青云、王如彬等研究了时滞对耦合神经元网络的动力学特性的影响<sup>[14-19]</sup>,这些研究结果表明时滞能够促使神经元网络产生更加丰富的动力学现象和特性.同时,孙晓娟等也研究了部分时滞对神经元网络同步和信号检测的作用<sup>[20-22]</sup>.由此可见,时滞对神经元系统确有较大作用.此外,神经元系统的网络拓扑结构也是一个重要的因素.

因此,本文构建了一个以 Hodgkin-Huxley 神经元为节点的前馈神经元网络模型,主要研究平均放电频率在前馈神经元网络中的传递性,着重讨论了多个参数包括层间连接概率、输入噪声强度、时滞对频率传递的影响.

本文的主要结构如下:第一部分介绍前馈型神经元网络模型,包括网络结构、神经元模型和度量指标;第二部分为主要结果部分,主要分析噪声、层间连边概率和时滞对神经信息传递的影响;最后进行了总结与展望.

## 1 前馈型神经元网络模型

### 1.1 前馈神经元网络模型

该网络由 10 个神经元集群构成,以前馈形式

2019-08-30 收到第 1 稿,2019-11-22 收到修改稿.

\* 国家自然科学基金资助项目(11772069)

† 通讯作者 E-mail:sunxiaojuan@bupt.edu.cn

依次耦合.每层即是一个神经元集群,并含有  $N=200$  个神经元.相邻层以概率  $P$  进行随机连接,即每个神经元(除了第一层)都会接收到来自前层大约  $N \times P$  个神经元的突触输入.默认情况下,  $P=0.1$ .由于只考虑前馈网络结构,故同一层内神经元之间无耦合.如图 1 所示,第 1 层为输入层,接收和编码外部信息,因此第 1 层也被称为感知层(sensory layer);第 2 层到第 9 层为传输层,传输前层神经突触信号;最后一层即第 10 层为输出层.记第  $i$  层中第  $j$  个神经元为神经元  $(i, j)$ .

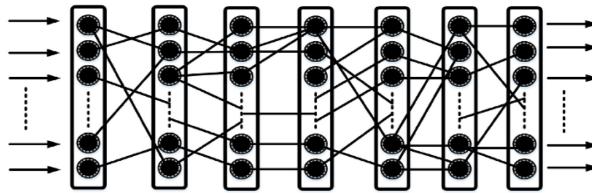


图 1 前馈神经元网络示意图

Fig.1 The architecture of feedforward neuronal network

## 1.2 神经元网络的数学模型

该网络中单个神经元采用 Hodgkin-Huxley 神经元模型,故第  $i$  层中第  $j$  个神经元  $(i, j)$  膜电位的动力学微分方程为:

$$C_m \frac{dV_{i,j}}{dt} = -g_{Na} m_{i,j}^3 h_{i,j} (V_{i,j} - V_{Na}) - g_K n_{i,j}^4 (V_{i,j} - V_K) - g_L (V_{i,j} - V_L) + I_{i,j}^{syn}(t) + I_o + \eta_{1,j} \quad (1)$$

$$\frac{dm}{dt} = \frac{(m_\infty(V) - m)}{\tau_m(V)} \quad (2)$$

$$\frac{dh}{dt} = \frac{(h_\infty(V) - h)}{\tau_h(V)} \quad (3)$$

$$\frac{dn}{dt} = \frac{(n_\infty(V) - n)}{\tau_n(V)} \quad (4)$$

其中,  $V, m, h, n$  分别为神经元膜电位, 钠离子电流的激活和失活变量, 钾离子电流的激活变量.  $V_K = -77 \text{ mV}$ ,  $V_{Na} = 50 \text{ mV}$ ,  $V_L = -54.4 \text{ mV}$  分别是钾离子电流、钠离子电流和漏电流的反转电压.  $g_{Na} = 120 \text{ mS/cm}^2$ ,  $g_K = 36 \text{ mS/cm}^2$ ,  $g_L = 0.3 \text{ mS/cm}^2$  是相应的最大电导.  $C_m = 1 \mu\text{F/cm}^2$  是膜电容. 函数  $m_\infty(V)$ ,  $h_\infty(V)$ ,  $n_\infty(V)$  及相关参数具体可参考 Hansel 等人的文献<sup>[23]</sup>.  $\eta_{1,j}(t)$  为高斯白噪声, 用于模拟感知层神经元所收到的背景活动噪声, 其统计特性则满足  $\langle \xi_{1,j}(t) \rangle = 0$ ,  $\langle \xi_{1,j}(t_1) \xi_{1,m}(t_2) \rangle = 2D \delta_{1,m} \delta(t_1 - t_2)$ , 其中  $D$  是第一层引入的噪声强度.  $I_o = 1 \mu\text{A/cm}^2$  为

外界输入电流, 使得神经元有一定的放电频率.  $I_{i,j}^{syn}(t)$  表示第  $i$  层中第  $j$  个神经元所收到的来自  $(i-1)$  层的突触电流.

$$I_{i,j}^{syn}(t) = \frac{1}{N_{i,j}} \sum_{p=1}^{N_{i,j}} g_{syn} \alpha(t - t_{(i-1)p}) (V_{i,j} - V_{syn})$$

其中,  $\alpha(t) = \left( \frac{t - t_d}{\tau} \right) e^{\frac{t - t_d}{\tau}}$ ,  $\tau$  为突触时间常数, 选取  $\tau = 2 \text{ ms}$ , 突触权重  $g_{syn} = 0.6$ ,  $t_d$  表示突触时滞, 突触反转电压  $V_{syn} = 0 \text{ mV}$ , 即本文中的所有连接都是兴奋的.

## 1.3 度量指标

为了更好地探究神经元放电频率信息在该前馈网络中的传递, 我们将从多个参数的角度考察其对放电频率传递的影响, 主要有噪声输入强度、层间连接概率、突触时滞, 并对这些因素进行定量分析, 从而更好地理解前馈网络信息处理和传输的机制. 对于频率传输模式, 我们认为当输出放电频率约等于输入放电频率时, 网络携带的信息被完整传输. 根据能否被稳定地、成功地传输到网络的输出层, 放电行为的传输状态可以分为三种基本类型: 当输入输出比率几乎等于 1 时, 称之为稳定的放电率传输(stable rate propagation); 当输入输出比率大于 1 时, 称之为不稳定的放电率传输(unstable rate propagation); 当输入输出比率远小于 1 时, 称之为失败的放电率传输(failed rate propagation). 以下是在量化分析过程中需要的一些量化指标:

(1) 平均放电率. 第  $i$  层的平均放电率是该层所有( $N$  个) 神经元在一定时间窗  $\Delta t$  内的放电数量的平均值:

$$r_i = \frac{1}{N} \frac{\sum_i \text{spikes}}{\Delta t} \quad (5)$$

(2) 平均互相关指数. 我们用平均互相关指数来量化各层神经元的放电同步性. 将特定时间窗  $\omega$  内的放电序列离散化为二进制序列, 即  $X(i) = 1$  表示有放电,  $X(i) = 0$  表示无放电. 则第  $i$  层的平均互相关指数  $K_i$  为:

$$K_i = \frac{1}{N(N-1)} \sum_{i=1}^N \sum_{m=1, m \neq i}^N k_{m,n}(\omega) \quad (6)$$

$$k_{m,n}(\omega) = \frac{\sum_{l=1}^{\frac{\omega}{\Delta t}} X(l) Y(l)}{\sqrt{\sum_{l=1}^{\frac{\omega}{\Delta t}} X(l) \sum_{l=1}^{\frac{\omega}{\Delta t}} Y(l)}} \quad (7)$$

其中,  $k_{m,n}$  表示任意两神经元之间的相干性,  $X, Y$

分别表示该神经元的离散放电序列.

## 2 主要结果

为了保证脉冲传输有足够的时间到达网络的输出层,所有的数值仿真实验均执行 1000ms,对于每组实验条件,独立执行若干次仿真实验并取平均值作为最终结果.

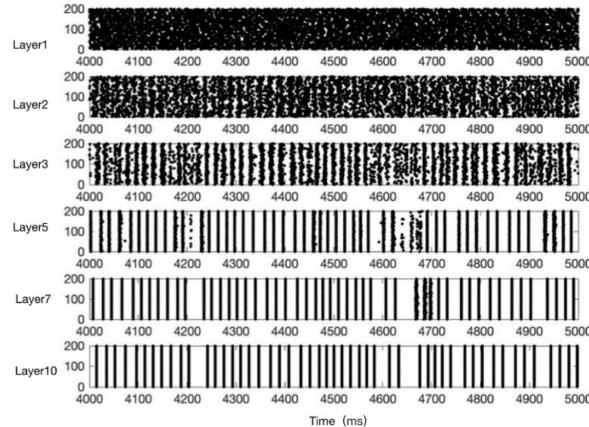


图 2 前馈神经元网络中放电光栅图

Fig.2 The spiking raster of FFN

### 2.1 输入噪声强度对放电频率在 FFN 中传递的影响

前馈神经元网络中放电的传递情况如图 2 所示,从上到下依次为输入层、传输层和输出层,其中层间连接概率  $P=0.1$ ,输入噪声强度  $D=3$ .图 2 表明由于受到输入噪声的影响,输入层中神经元产生了无规则的随机放电,而随着放电活动逐层传递,在更深层则产生愈来愈强的同步放电.

接下来我们将讨论输入噪声强度对频率传递的影响.输入噪声强度对频率传递的影响如图 3 所示.当输入噪声强度较小(如  $D=2$ )时,放电率迅速衰减,并在第 3 层达到 0 并保持下去,这是因为较小的噪声强度使得输入层产生的放电较弱,不足以传递下去,因此在第 3 层神经元已经不放电,频率传输失败.而当输入噪声强度过大(如  $D=10$ )时,放电率能够传递下去,但显然深层的放电率是明显大于输入层放电率的,因此这是一个不稳定的频率传输.只有在适当的输入噪声强度下(如  $D=3$ ),放电率在第五层达到饱和并保持下去,同时深层放电率几乎等于输入放电率,显然,此时网络成功地传递平均放电率信息.因此,我们认为最佳的输入噪声强度为  $D=3$ .

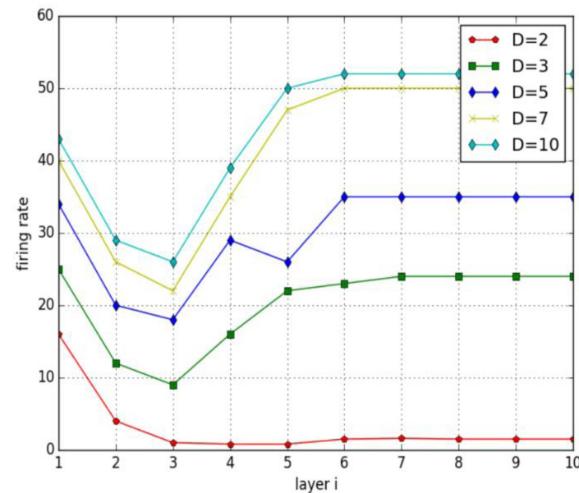


图 3 不同输入噪声强度下放电率的传递情况

Fig.3 The propagation of firing rate under different noise intensity

### 2.2 层间连接概率对放电频率在 FFN 中传递的影响

层间连接概率表示相邻两层之间连接的强度以及连接数量的多少.我们模拟了不同层间连接概率下,网络中频率信息传递的情况,结果如图 4 所示.当连接概率很小时(如  $P=0.05$ ),不同神经元在每层共享的相同突触输入很小,后层放电情况迅速衰弱,信号传输失败.当连边概率增加之后(如  $P=0.1$ ),放电速率在前两层会有衰减的趋势,紧接着在第 4 层会回升,然后达到饱和状态,并稳定传递下去.当连边概率更大时(如  $P=0.5$ ),后层放电率自第 2 层开始即逐渐增大并在第 3 层后达到饱和并传输下去,但输出层频率明显大于输入层频率,显然这并不是一个稳定的频率传输.

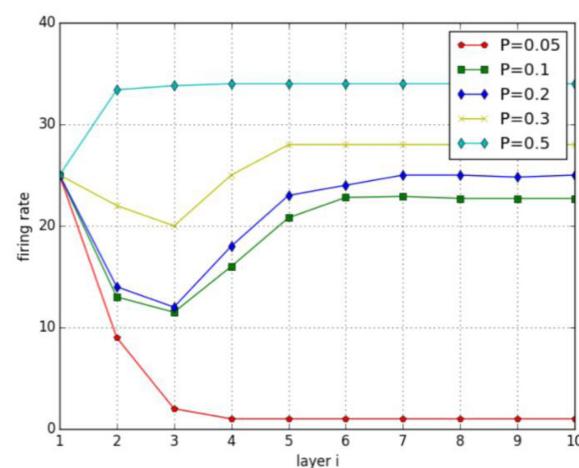


图 4 不同层间连接概率下放电率的传递情况

Fig.4 The propagation of firing rate under different interlayer connection probability

图3和图4分别表明了只有在合适的输入噪声强度及层间连接概率下,网络才能够进行稳定的频率传输.那么,这背后的机制是什么呢?我们注意到,图2中,随着放电活动逐层传递,在更深层产生了愈来愈强的同步放电.过去的研究结果表明,同步可以促进频率信息的传递.于是我们考察了不同输入噪声强度和层间连接概率下,各层神经元放电的同步情况,结果如图5所示.在较低的层间连接概率(如 $P=0.05$ )下,无论噪声强度多大,同步度很快衰减为0,这是因为层间连接概率过低前一层并不能产生足够的突触后电流,故而后层只有较少神经元产生放电,在更深层逐渐地不能产生放电,传递失败.当连接概率较大时,网络最终都能够建立同步.结合图4,说明后层神经放电同步的形成保证了放电率的稳定传递.

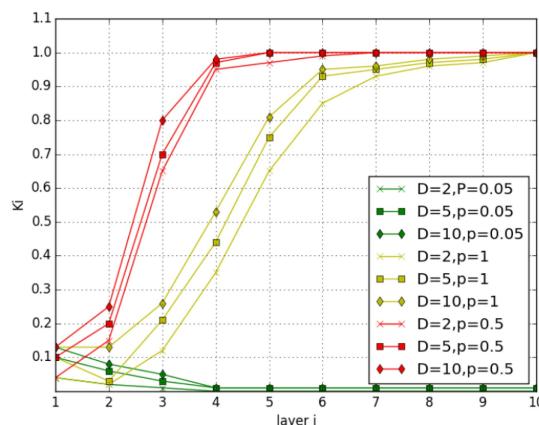


图5 不同输入噪声强度和层间连接概率下各层同步情况  
(红线  $D=10$ , 黄线  $D=5$ , 绿线  $D=2$ ;  $P=0.5, P=0.1, P=0.05$ )

Fig.5 The synchronization in different layers under different noise intensity and interlayer connection probability.  
(Red  $D=10$ , Yellow  $D=5$ , Green  $D=2$ ;  $P=0.5, P=0.1, P=0.05$ )

另外,我们观察到对于不同的连接概率,后层同步的形成速度是不同的.当连接强度 $P$ 很大时,不同神经元共享的相同突触输入也很大,所以放电率传递对层数的依赖性与连接强度小的时候有很大不同.例如, $P=0.5$ 时,放电率从第二层就迅速增长并到达饱和值,因此连接概率越大,建立同步的速度就越快.也就是说,连接概率越大,网络越容易在早期(浅层)形成同步.另外,在相同的连接概率下,通过对输入噪声的分析,我们发现在同步形成前,输入噪声强度越大,该层的同步度越高.这表明输入噪声强度对提高同步性也起到了建设性作用,可以使同步速度加快.因此,适当的层间连接概率

与输入噪声强度提高了前馈神经元网络的同步效率,进而提高了网络稳定传递放电频率的性能.

### 2.3 时滞对放电频率在FFN中传递的影响

生理实验表明,由于信息传递速度的有限性和突触间隙的存在,时滞效应在神经元信息传递之间是客观存在的,并对神经元网络的信息传递响应产生一定影响.

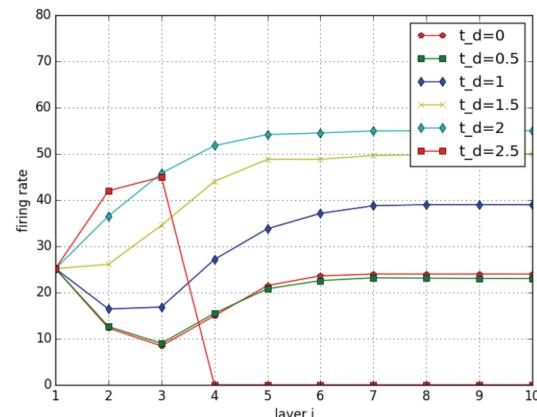


图6 时滞对频率传递的影响( $P=0.1, D=3$ )

Fig.6 The effect of synaptic delay on the rate propagation  
( $P=0.1, D=3$ )

图6展示了时滞对频率传递的影响.在参数 $P=0.1, D=3$ 的条件下,较小的时滞对频率编码传递几乎没有影响.但当时滞较大时,如 $t_d>1$ ,频率在后层迅速达到饱和,并保持比输入层更大的值,显然,时滞不利于频率的稳定传输.当时滞过大时(如 $t_d=2.5$ ),在第三层后,频率突然衰减为0,这表明过大的时滞使得后层不能够产生足够多的放电,导致了频率传递的失败.过大的时滞导致了失败的频率传输.那么,时滞能够有利于频率的稳定传输吗?

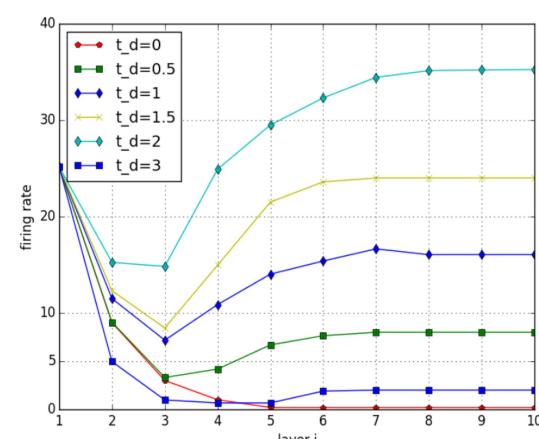


图7 时滞对频率传递的影响( $P=0.05, D=3$ )

Fig.7 The effect of synaptic delay on the rate propagation  
( $P=0.05, D=3$ )

接下来,我们将网络参数调整为  $P = 0.05$ ,  $D = 3$ , 结果如图 7 所示。根据图 4 可知, 无突触时滞的情况下, 低连接概率下频率并不能够成功传递。然而, 加入时滞后, 我们发现, 较小的时滞并不能够使得频率传递下去; 而较大的时滞又会使得后层频率过饱和, 导致了不稳定的频率传输。当时滞适中时, 如  $t_d = 1.5$ , 频率则稳定地在前馈型神经元网络中传递下去。因此, 即使在层间耦合稀疏、信号传输失败的情况下, 引入适当的突触时滞可使网络间的同步性增强, 进而使得频率信号在层间能够稳定地传递。即适当的时滞对频率在前馈型网络中的传递有明显的促进作用。

### 3 结论

神经信息的编码和传递是神经科学中的重要问题。本文通过建立基于 Hodgkin-Huxley 神经元的前馈型神经元网络, 研究了放电频率在其中的传递情况。通过数值仿真, 我们发现适当的层间连接概率与输入噪声强度能够提高前馈神经元网络的同步效率, 进而增强放电频率在网络中稳定传递的性能。通过引入并调节时滞, 可促进放电频率在前馈型神经元网络中的平稳传递。

真实的神经元系统比较复杂, 神经突触不仅有兴奋性突触, 还有抑制性突触, 同时神经元系统中还存在反馈连接。放电频率如何在更加复杂的前馈型神经元网络中传递还需深入研究。此外, 突触可塑性是神经元系统中的重要特性, 考虑 STDP 的前馈神经元网络中的信息传递亦值得研究<sup>[24]</sup>。同时, 由于神经信息的编码形式不止频率编码和时间编码两类, 还存在能量编码、集群编码等其他编码机制。与此相关的神经信息如何在神经元系统中传递, 也值得进一步探索。

### 参 考 文 献

- 1 Shadlen M N, Newsome W T. Noise, neural codes and cortical organization. *Current Opinion in Neurobiology*, 1994, 4(4): 569~579
- 2 Hopfield J J. Pattern recognition computation using action potential timing for stimulus representation. *Nature*, 1995, 376(6535): 33~36
- 3 Abeles M. *Corticonics: neural circuits of the cerebral cortex*. Cambridge, New York: Cambridge University Press, 1991
- 4 Aertsen A, Diesmann M, Gewaltig M O. Propagation of synchronous spiking activity in feedforward neural networks. *Journal of Physiology-Paris*, 1996, 89(3~4): 243~247
- 5 Diesmann M, Gewaltig M O. Stable propagation of synchronous spiking in cortical neural networks. *Nature*, 1999, 402(6761): 529~533
- 6 Gewaltig M O, Diesmann M, Aertsen A. Propagation of cortical synfireactivity: survival probability in single trials and stability in the mean. *Neural Networks*, 2001, 14(6): 657~673
- 7 Litvak V, Sompolinsky H, Segev I, et al. On the transmission of rate code in long feed-forward networks with excitatory-inhibitory balance. *Journal of Neuroscience*, 2003, 23(7): 3006~3015
- 8 Goedeke S, Diesmann M. The mechanism of synchronization in feed-forward neuronal networks. *New Journal of Physics*, 2008, 10(1): 015007
- 9 Kumar A, Rotter S, Aertsen A. Spiking activity propagation in neuronal networks: reconciling different perspectives on neural coding. *Nature Reviews Neuroscience*, 2010, 11(9): 615~627
- 10 Reyes A D. Synchrony-dependent propagation of firing rate in iteratively constructed networks in vitro. *Nature Neuroscience*, 2003, 6(6): 593~599
- 11 Wang S, Wang W, Liu F. Propagation of firing rate in a feed-forward neuronal network. *Physical Review Letters*, 2006, 96(1): 018103
- 12 刘赵凡, 孙晓娟, 李慧妍. 噪声诱使模块化神经元网络产生随机多共振现象. *动力学与控制学报*, 2019, 17(2): 191~196 (Liu Z F, Sun X J, Li H Y. Stochastic-multi-resonance induced by noise in a neuronal network of subnetworks. *Journal of Dynamics and Control*, 2019, 17(2): 191~196 (in Chinese))
- 13 Kandel E R, Schwartz J H, Jessell T M. *Principles of neural science*. Amsterdam: Elsevier, 1991
- 14 Wang Q, Perc M, Duan Z, et al. Synchronization transitions on scale-free neuronal networks due to finite information transmission delays. *Physical Review E*, 2009, 80(2): 026206
- 15 Wang Q, Perc M, Duan Z, et al. Delay-induced multiple stochastic resonances on scale-free neuronal networks. *Chaos*, 2009, 19(2): 023112
- 16 Wang Q, Gong Y, Li H. Effects of channel noise on synchronization transitions in Newman-Watts neuronal network with time delays. *Nonlinear Dynamics*, 2015, 81(4): 1689~1697
- 17 Jiao X, Wang R. Synchronous firing and its control in neuronal population with time delay. In: *Advances in Cognitive Neurodynamics ICCN 2007*. Berlin: Springer Netherlands, 2008
- 18 Sun W, Wang R, Wang W, et al. Analyzing inner and

- outer synchronization between two coupled discrete-time networks with time delays. *Cognitive Neurodynamics*, 2010, 4(3):225~231
- 19 Sun W, Wang R, Wang W, et al. Outtersynchronization of coupled discrete-time networks with time delay. In: Advances in Cognitive Neurodynamics (II). Berlin: Springer Netherlands, 2011
- 20 Sun X J, Matjaz P, Juergen K. Effects of partial time delays on phase synchronization in Watts-Strogatz small-world neuronal networks. *Chaos*, 2017, 27(5):053113
- 21 Sun X J, Liu Z F. Combined effects of time delay and noise on the ability of neuronal network to detect the subthresholdsignal. *Nonlinear Dynamics*, 2018, 92: 1707 ~ 1717
- 22 Sun X J, Xue T S. Effects of time delay on burst synchronization transition of neuronal networks. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2018, 28(12):1850143
- 23 Hansel D, Mato G, Meunier C. Phase dynamics for weakly coupled Hodgkin-Huxley neurons. *Europhysics Letters (EPL)*, 1993, 23(5):367~372
- 24 杨师华, 刘深泉, 詹飞彪, 等. 基于STDP学习规则的视网膜神经回路的特性. 动力学与控制学报, 2019, 17(2):127~135 (Yang S H, Liu S Q, Zhan F B, et al. Characteristics of retinal neural circuit based on STDP learning rule. *Journal of Dynamics and Control*, 2019, 17(2):127~135 (in Chinese))

## ANALYSIS OF FIRING RATE PROPAGATION IN THE FEEDFORWARD NEURONAL NETWORK<sup>\*</sup>

Si Hao<sup>1</sup> Zhao Xintong<sup>2</sup> Sun Xiaojuan<sup>1†</sup>

(1. School of Science, Beijing University of Posts and Telecommunications, Beijing 100876, China)

(2. Institute of Information Photonics and Optical Communications, Beijing University of Posts and Telecommunications, Beijing 100876, China)

**Abstract** In this paper, a feedforward neuronal network based on Hodgkin-Huxley neuronal model is constructed and propagation of the mean firing rate in such a feedforward neuronal network is studied. The obtained results illustrate that proper interlayer connection probability and input noise intensity could promote the efficiency of synchronization in the feedforward neuronal network, which hence enhances the performance of stable propagation of the firing rate. Moreover, by introducing and modifying the synaptic time delay, we find that proper time delay could significantly promote the full synchronization in the neuronal coupled systems and information propagation in the studied feedforward neuronal networks.

**Key words** feedforward neuronal network, firing rate, synchronization, noise, time delay

Received 30 August 2019, Revised 22 November 2019.

\* The project supported by the National Natural Science Foundation of China(11772069)

† Corresponding author E-mail: sunxiaojuan@bupt.edu.cn