

基于核聚类的嗅觉神经网络对气味模式的识别

诸震宇 王如彬[†]

(华东理工大学 认知神经动力学研究所, 上海 200237)

摘要 嗅觉系统是生物感觉神经系统中非常重要的组成部分.当嗅觉感受器接收到气味刺激时,其将化学信号转换为电信号并传递给嗅球,嗅球对信息进行整合与编码,继而将其传递到大脑嗅皮层,最终产生嗅觉.对于嗅觉神经网络的建模以及嗅觉信息处理的研究有助于理解嗅觉系统是如何有效区分不同种类与浓度的气味.本文在由僧帽细胞、颗粒细胞以及球旁细胞所构成的传统嗅球模型基础上,引入了嗅皮层来构建完整的嗅觉网络模型,并考虑了抑制性突触可塑性在网络接受刺激时的学习作用.其仿真结果表明抑制性突触可塑性可以平衡嗅皮层中兴奋性和抑制性的突触电流,从而使得嗅皮层对于气味刺激表现为特定的发放模式.嗅皮层对于不同种类的气味刺激表现为不同的发放模式,而对于同一种类不同浓度的气味刺激表现为相似的发放模式与不同程度的发放强度.同时提出了基于核方法的层次聚类 and 模糊聚类算法来实现对不同种类纯气味的识别和对混合气味中各种气味成分的识别.

关键词 嗅觉系统, 气味识别, 突触可塑性, 核聚类算法

DOI: 10.6052/1672-6553-2020-006

引言

在目前神经科学中对嗅觉的研究领域内,存在着各种各样的计算模型尝试着去探究嗅觉形成过程中的一系列气味信息处理的潜在机制,但由于不同嗅觉层次间所发生的信息交互与转换的复杂性^[1],该机制目前仍未广泛知晓^[2,3].嗅觉系统长期以来被认为是一个研究记忆形成、目标识别和模式完善的模型系统,其主要包含三个层次:嗅上皮(气味刺激进入嗅觉系统的地方),嗅球(第一次进行信息转换的地方),以及嗅皮层(整合并存储与气味认知相关的信息)^[4].其中,嗅球内部的侧抑制(即僧帽细胞与抑制性的颗粒细胞、球旁细胞之间的相互连接所引起的抑制作用)被认为是形成气味的相应神经表达的最重要的机制,其通过稀疏化并同步化僧帽细胞的发放模式来对气味刺激形成相应的分类簇^[5-8].但目前大部分嗅觉模型往往仅局限于去嗅觉处理层次中低水平的单个成分^[9-13],例如嗅上皮中的嗅觉感受器,嗅球以及其子部分(嗅小球)的神经反应.然而对于解决气味的模式识别任务,嗅球与嗅皮层之间的耦合作用是至关重要的,因此在模型中引入嗅皮层是十分有必要的.此

外,目前大多数现有的模型往往对嗅觉系统的成分进行了抽象的描述,并不具有生物学基础或具体的细节,因缺少相关的系统成分而导致了嗅觉系统不完整的局面.

本文为了探究嗅觉神经系统对气味模式的识别作用,在传统嗅球模型的基础上建立了一个符合生物学基础的完整的嗅觉神经系统模型,其包含由僧帽细胞、颗粒细胞、球旁细胞所构成的嗅球以及由锥体细胞、前馈细胞、反馈细胞所构成的嗅皮层^[3,9,14,15],且其中的神经元数量规模均按解剖学依据^[4,16]进行了等比例缩放.此外,也有研究表明时间依赖可塑性对于气味表达的形成有着与侧抑制相似的去相关作用^[17],且神经元间的突触连接也会受环境刺激的变化而发生变化^[18-21],因此本文也引入了抑制性时间依赖可塑性^[22]去探究其对于嗅觉网络的突触电流的平衡作用以及对气味刺激的学习作用.除此之外,本文的目标是通过建立该完整的嗅觉系统模型去实现对不同种类气味刺激的识别而不受气味浓度变化的影响.传统的方法往往是通过计算不同神经元的神经活动间的相关性去衡量嗅觉系统对气味刺激的识别能力^[23,24],而这类方法仅可以去判断气味刺激两两之间是否

相似,而无法去很好地将多种不同的气味划分为不同的种类.而本文基于神经元 spike 序列的核函数提出了不同气味刺激诱导下的网络发放模式的相似度和距离,并基于该距离度量通过层次聚类去识别各种不同纯气味且对其种类进行划分,以及通过模糊聚类去识别混合气味中气味成分的占比情况.该模型可以为今后研究更高层次的嗅觉网络水平提供理论基础,并有助于建立更为完善的功能性嗅觉神经系统模型来探究嗅觉形成的潜在机制和神经编码原理.

1 计算模型

(1) 网络连接结构

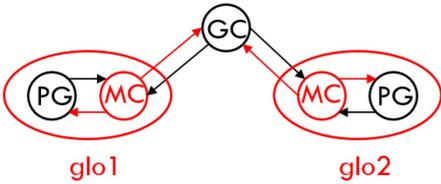


图1 嗅球内网络连接

Fig.1 Network connection inside olfactory bulb

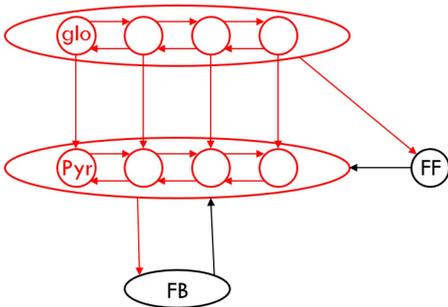


图2 嗅球内网络连接

Fig.2 Network connection between the olfactory bulb and olfactory cortex

在模型中包含嗅球层和嗅皮层,其中嗅球层包含僧帽细胞(MC),球旁细胞(PG)以及颗粒细胞(GC),嗅皮层中包含锥体细胞(Pyr),前馈神经元(FF)以及反馈神经元(FB)^[3,9,14,15].嗅球层内的连接如图1所示.在同一嗅小球(glo)内部,僧帽细胞与球旁细胞之间有着相互连接作用,僧帽细胞通过兴奋球旁细胞来形成对同一嗅小球内僧帽细胞的抑制作用,即循环抑制作用;在不同嗅小球之间,僧帽细胞与颗粒细胞层中的颗粒细胞也有着相互连接作用,僧帽细胞通过兴奋颗粒细胞来形成对周围嗅小球内僧帽细胞的抑制作用,即侧抑制作用.嗅球层与嗅皮层间的连接如图2所示.当嗅小球内的僧帽细胞接收到气味刺激时,其通过与嗅皮层中相应神经元集群的锥体细胞以及前馈神经元的兴奋

性突触连接来激活嗅皮层.在嗅皮层内部,兴奋性作用包含了各个神经元集群的锥体细胞之间的相互作用以及锥体细胞对反馈神经元的兴奋性突触连接;而嗅皮层中抑制性作用包含了前馈神经元以及反馈神经元对锥体细胞的抑制性突触连接.模型中的神经元连接都是基于神经生物学的解剖学基础所建立的,且各类神经元的数量都是按照哺乳动物解剖学上的实验数据^[4,16]进行等比例缩放来设定的,本文中具体网络规模参数如下表1所示.

表1 神经网络规模参数表

Table 1 Neural network scale parameters

glo	MC	PG	GC	Pyr	FF	FB
10	100	4000	10000	4000	400	600

注:glo—嗅小球 d,MC—僧帽细胞,PG—球旁细胞,GC—颗粒细胞, Pyr—锥体细胞,FF—前馈细胞,FB—反馈细胞.

Note: glo—olfactory glomeruli—MC, mitral cells—PG, periglomerular cells—GC—granule cells; Pyr—pyramidal cells; FF—feedforward cells; FB—feedback cells.

(2) 神经元模型

对于僧帽细胞 MC 模型,其膜电位的电流平衡方程如下:

$$C_m \frac{dV_m}{dt} = -(I_{Na} + I_{NaP} + I_{Ka} + I_{Kfast} + I_{Ks} + I_L + I_{syn} + I_{input}) \quad (1)$$

其中, C_m 表示膜电容.这里离子电流的符号如下: I_{Na} ,快速瞬时钠电流; I_{NaP} ,持续钠电流; I_{Kfast} ,延迟整流钾电流; I_{Ka} ,快速失活瞬时钾电流; I_{Ks} ,慢速失活瞬时钾电流; I_L ,漏电流; I_{syn} ,突触电流; I_{input} ,气味刺激输入电流.对每个电流的动力学方程和参数值都来自于参考文献[25].

对于球旁细胞 PG 模型,其膜电位的电流平衡方程如下:

$$C_m \frac{dV_m}{dt} = -(I_{Na} + I_{Ka} + I_{Kfast} + I_L + I_{syn} + I_{input}) \quad (2)$$

其中, C_m 表示膜电容.这里离子电流的符号如下: I_{Na} ,快速瞬时钠电流; I_{Kfast} ,延迟整流钾电流; I_{Ka} ,快速失活瞬时钾电流; I_L ,漏电流; I_{syn} ,突触电流; I_{input} ,气味刺激输入电流.对每个电流的动力学方程和参数值都来自于参考文献[26].

颗粒细胞 GC 模型来自于 QIF (quadratic integrate and fire) 模型.关于膜电位的电流平衡方程如下:

$$\tau_m \frac{dV_m}{dt} = \frac{(V_m - V_T)^2}{2 \Delta_T} - \frac{I_T}{g_L} + \frac{I_{syn}}{g_L} \quad (3)$$

其中, τ_m 表示细胞膜的时间常数,动力学方程和参

数值都来自于参考文献[27].

嗅皮层中的锥体细胞,前馈神经元以及反馈神经元来自于 LIF(integrate and fire)模型,关于膜电位的电流平衡方程如下:

$$\tau_m \frac{dV_m}{dt} = (V_{rest} - V_m) + \frac{I_{syn}}{g_L} \quad (4)$$

其中, τ_m 表示细胞膜的时间常数,动力学方程和参数值都来自于参考文献[28].

(3) 突触模型以及突触可塑性

突触模型如下方程所示:

$$I_{syn} = g_i^E (V^E - V_i) + g_i^I (V^I - V_i) \quad (5)$$

$$\tau_E \frac{dg_i^E}{dt} = -g_i^E, \tau_I \frac{dg_i^I}{dt} = -g_i^I \quad (6)$$

其中, V_i 表示突触后神经元膜电位; τ_E, τ_I 表示兴奋性、抑制性时间常数; g_i^E, g_i^I 表示兴奋性、抑制性突触电导, V^E, V^I 表示兴奋性、抑制性反转电位. 当突触后神经元 i 接收到突触前神经元 j 的 spike 时, 突触后神经元的突触电导 g_{ij} 会根据突触前神经元的类型(兴奋型或抑制型)产生相应的变化, 如下所示.

$$g_i^E \rightarrow g_i^E + \Delta g_{ij}^E, g_i^I \rightarrow g_i^I + \Delta g_{ij}^I \quad (7)$$

$$\Delta g_{ij} = g W_{ij}$$

由于大脑皮层的兴奋性与抑制性平衡是维持正常脑功能的前提^[29,30], 其失衡会诱发癫痫、帕金森、抑郁症等多种神经疾病^[31,32], 有研究表明抑制性的 spike 时间依赖可塑性(istdp)在兴奋性与抑制性平衡中扮演关键角色, 其可以根据突触前后神经的 spike 发放时间来调节抑制性突触的连接权重, 从而对网络中的每个神经元建立起一种兴奋性电流和抑制性电流的平衡^[22]. 由此, 我们在本文中对于皮层中的抑制性连接引入了 istdp, 即突触权重 W_{ij} 的变化服从抑制性的 spike 时间依赖可塑性, 其中 istdp 的动力学方程如下:

$$\tau_{istdp} \frac{dx}{dt} = -x \quad (8)$$

$x_j \rightarrow x_j + 1, W_{ij} = W_{ij} + \eta(x_i - \alpha)$, 若突触前神经元 j 发放 spike.

$x_i \rightarrow x_i + 1, W_{ij} = W_{ij} + \eta x_j$, 若突触后神经元 i 发放 spike.

其中 x 表示突触后神经元的突触踪迹, 其会随着时间指数衰减, τ_{istdp} 表示 istdp 的时间常数, η 表示学习率, α 表示衰减因子. 而对于其他的突触连接, 突

触权重 W_{ij} 设置为常数值, 即由单个突触前神经元的 spike 引发的突触后神经元电导变化值 Δg_{ij} 为常数值.

2 气味刺激输入

在嗅觉系统中, 当嗅觉感受器接收到气味分子的刺激, 将其化学信号转换为电信号并传递给嗅球中的僧帽细胞, 然后嗅球再对气味信息进行整合与编码, 继而将处理后的信号传递到大脑嗅皮层, 最终产生嗅觉. 一般地, 气味刺激由如下方程来进行仿真^[12,28]:

$$I_{input} = c * s * abs(\sin(\pi t)) \quad (9)$$

其中, c 表示气味的浓度, $s = (s_1, s_2, \dots, s_n)$, s_i 表示各个嗅小球对气味的敏感度(即气味选择性)并服从于正态分布, 且呼吸周期为 1s. 在此基础上, 考虑到气味刺激的饱和特性(即气味浓度达到一定阈值, 嗅球对气味的反应程度不会继续加强), 在本文中采用如下的方程对气味刺激输入进行仿真:

$$I_{input} = \left(\frac{1}{1+e^{-c}} - \frac{1}{2} \right) * s * abs(\sin(\pi t)) \quad (10)$$

3 发放模式的距离与相似度量

由于本文的目的是为了探究嗅觉系统对于不同种类以及不同浓度的气味的识别作用, 即识别嗅觉网络在不同气味刺激下的发放模式, 传统的方式往往通过计算神经元膜电位的相关性等来判别气味刺激的异同^[23,24], 而本文提出了基于神经元 spike 序列的核函数来量化皮层网络在不同气味刺激下发放模式的相似度, 并在此基础上通过聚类算法来识别不同的气味刺激. 关于神经元 spike 序列的核函数如下所示:

$$K(s_i, s_j) = \langle \varphi(s_i), \varphi(s_j) \rangle = \sum_{m=1}^{N_i} \sum_{n=1}^{N_j} e^{-\frac{|t_m - t_n|}{\tau}} \quad (11)$$

其中, s_i 和 s_j 分别表示神经元 i 和神经元 j 的 spike 发放时间序列, $K(s_i, s_j)$ 表示关于这两个 spike 发放时间序列的核函数, $\varphi(s_i)$ 和 $\varphi(s_j)$ 分别表示 s_i 和 s_j 在高维空间上的表现形式, N_i 和 N_j 分别表示神经元 i 和神经元 j 的 spike 发放次数, t_m 和 t_n 分别表示神经元 i 和神经元 j 的某次 spike 的具体发放时刻. 因此, 进而可以由核函数诱导出两个神经元 spike 序列的相似度和距离, 如下所示:

$$d_{ij}^2 = \|\varphi(s_i) - \varphi(s_j)\|^2 = \langle \varphi(s_i) - \varphi(s_j), \varphi(s_i) - \varphi(s_j) \rangle = K(s_i, s_i) + K(s_j, s_j) - 2K(s_i, s_j) \quad (12)$$

$$S_{ij} = \frac{\langle \varphi(s_i), \varphi(s_j) \rangle}{\|\varphi(s_i)\| \|\varphi(s_j)\|} = \frac{K(s_i, s_j)}{\sqrt{KK}}$$

若基于核函数得到的两个神经元 spike 序列的相似度越大,则表明这两个神经元所受到的外界刺激越为相近,反之则越为相异.而距离的度量则正好与相似度的度量结果相反.

4 结果与讨论

(1)抑制性 spike 时间依赖可塑性 (istdp) 在嗅觉系统中的学习作用

嗅觉系统与学习记忆密切相关,而突触可塑性在其中起着至关重要的作用.对于突触可塑性的研究有助于理解嗅觉系统在气味刺激下的发放模式的变化.在本文中对模型施加了 3000ms 的持续气味刺激,其中在 0-1000ms 期间 istdp 的学习率为 0,即在此期间嗅皮层网络不应用抑制性突触可塑性,而在 1000-3000ms 期间,嗅皮层网络以 0.01 的学习率对气味刺激进行了学习.图 3 表示嗅皮层内锥体细胞 Pyr 的 spike 发放记录,图 4 表示第 3200 号神经元的兴奋性突触电流(蓝色)和抑制性突触电流(绿色)随时间的变化曲线.在 0-1000ms 期间内整个嗅皮层网络中的所有神经元在外界刺激和相互的兴奋作用下被完全激活,且保持着极高的发放频率,此时神经元的兴奋性突触电流远高于抑制性突触电流,嗅皮层网络达到了兴奋性与抑制性失衡的状态.在大约 1000-1300ms 期间内,随着抑制性突触可塑性的不断学习过程,神经元的抑制性突触电流迅速上升,但仍低于兴奋性突触电流,此时皮层仍表现为高频发放的状态.而在 1300-2000ms 期间,在抑制性突触可塑性对神经元间突触连接强度的调节下,神经元的兴奋性与抑制性突触电流几乎已经达到了平衡的状态,此时,皮层网络由所有神经元都高频发放的状态转变为只有部分神经元低频发放的状态,即网络已对该气味刺激呈现出其特定的发放模式.且在下一个呼吸周期(2000-3000ms)内,网络仍能够保持与前一个呼吸周期中平衡状态下(1300-2000ms)的相似的发放模式.这表明在持续的外界刺激下,istdp 可以通过调节神经元间的突触连接强度从而平衡网络中的兴奋性与抑制性电流,

使得网络可以表现并保持特定的发放模式.

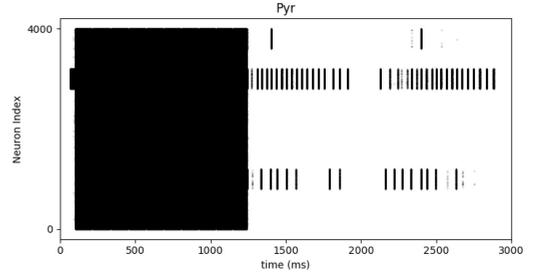


图 3 嗅皮层内锥体细胞的 spike 发放记录

Fig.3 Spike firing record from pyramidal cells in the olfactory cortex

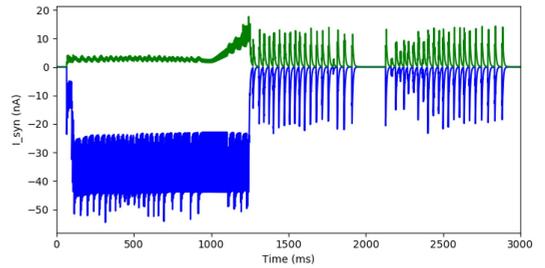


图 4 锥体细胞的兴奋性与抑制性突触电流变化曲线

Fig.4 Excitatory and inhibitory synaptic current change curves in the pyramidal cell

此外考虑到连续的不同的气味刺激对网络发放模式的影响,分别在 0-1000ms, 1500-2500ms, 3000-4000ms, 4500-5500ms 间施加气味 A, 气味 B. 气味 A, 气味 B 的刺激,并始终保持 0.01 的抑制性突触可塑性学习率.嗅皮层内锥体细胞 Pyr 的 spike 发放记录如图 5 所示,锥体细胞的兴奋性与抑制性突触电流变化曲线如图 6 所示.可以观察到在初始阶段约 0-300ms 内,兴奋性突触电流远大于抑制性电流,但在 istdp 的调节下抑制性突触电流持续上升,使得网络中的兴奋性与抑制性逐渐达到平衡.而在 300-1000ms 内,嗅皮层网络在气味 A 的刺激下已经达到平衡的状态,且表现为其特定的发放模式.在 1500-2500ms 期间不同的气味 B 刺激后,嗅皮层网络又转变为一种极不相似的发放模式.而在 3000-4000ms 时,网络仍能保持与 300-1000ms 时相似的发放模式,且 4500-5000ms 时网络也依然能保持与 1500-2500ms 时相似的发放模式.这表明,虽然抑制性突触可塑性的作用虽然贯穿于整个刺激过程,但网络并不会因为在受到不同刺激的干扰下而对原有的外界刺激学习为不同的发放模式,即嗅皮层不会在不断学习不同的气味刺激之后,对同一种气味刺激表达为不相似的发放模式,而是可以对每一种不同的气味刺激学习为其特有的一种发放模式.

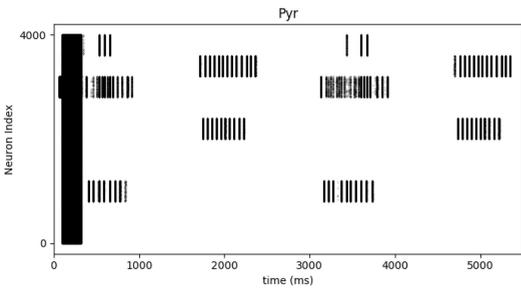


图 5 嗅皮层内锥体细胞的 spike 发放记录

Fig.5 Spike firing record from pyramidal cells in the olfactory cortex

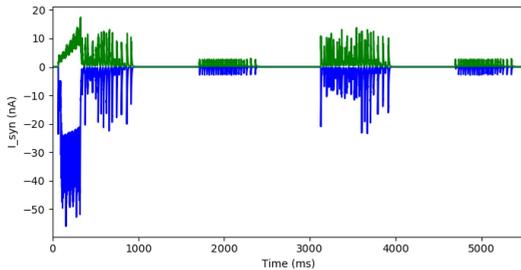


图 6 锥体细胞的兴奋性与抑制性突触电流变化曲线

Fig.6 Excitatory and inhibitory synaptic current change curves of the pyramidal cell

(2) 嗅觉系统对不同种类气味的识别

从直观的角度来看,嗅皮层对于同一种类的气味刺激会表现为相似的发放模式,具体表现为共同神经元的 spike 发放,而对于不同种类的气味刺激会表现出不同的发放模式,具体表现为不同神经元的 spike 发放.然而对于该嗅觉模型来说,需要通过某种度量方式来衡量该模型对不同种类气味的识别能力.本文提出了基于神经元 spike 序列的核函数来量化皮层网络在不同气味刺激下发放模式的相似度,并在此基础上进行了层次聚类分析.

对于构建的嗅觉神经网络,一共仿真了 10 种不同种类的气味,对于每种气味各仿真了 10 个不同大小浓度的气味刺激,即共仿真了 10×10 个气味刺激.图 7 和图 8 分别表示在 100 个气味刺激下嗅皮层发放模式的相似度和标准化距离,其中每 10 格表示同一种类但浓度不同的气味刺激,如第 0-9 号表示同一种类但不同浓度的气味刺激,而第 1 号和第 10 号则表示不同种类的气味刺激.从图 7 可以观察到,对于相同种类的气味刺激,即使它们的浓度并不相同,但基于核函数得到的相似度度量,嗅皮层在这些气味刺激下表现出来的发放模式都有着较高的相似度,而对于不同种类的气味刺激,嗅皮层发放模式之间的相似度则明显低于同一种类气味刺激下的相似度.而图 8 中基于核函数得到的发放模式间的距离度量结果则正好相反.由此表

明对于不同种类的气味刺激,嗅皮层发放模式间较低的相似度使得嗅觉系统更加容易区分与识别其不同的气味种类.

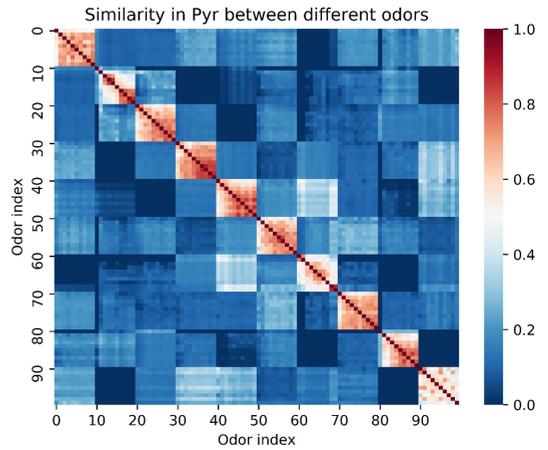


图 7 不同气味刺激下嗅皮层发放模式的相似度

Fig.7 Similarity of olfactory cortex firing pattern under different odor stimulation

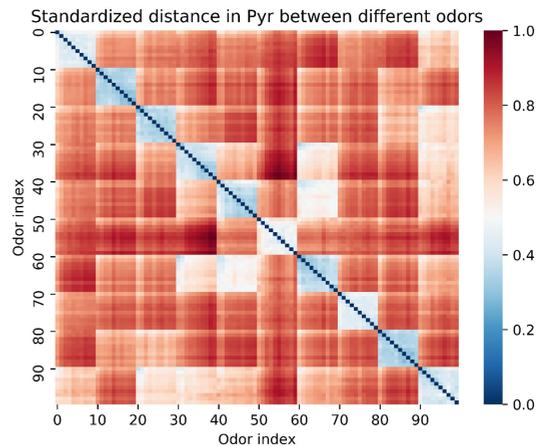


图 8 不同气味刺激下嗅皮层发放模式的标准化距离

Fig.8 Standardized distance of the olfactory cortex firing pattern under different odor stimulation

在此基础上,基于核函数得到的不同发放模式间的距离,对嗅皮层在不同气味刺激下的发放模式进行层次聚类.聚类结果如图 9 所示,其中不同颜色的簇表示聚类后同一种类气味刺激下的皮层发放模式.可以观察到,通过基于核函数的层次聚类得到的气味分类结果与实际的气味刺激分类情况完全一致,例如原本为同一种类气味的第 0-9 号刺激在层次聚类结果中也被划分在同一个簇中.这表明该模型可以基于核函数的聚类方法对不同种类的气味进行有效的识别.该方法相对于传统的计算膜电位间相关性方法的优势在于其不考虑各个神经元具体的膜电位变化,而仅利用神经元的 spike 发放时间来进行简化计算且能达到较好的识别效果.

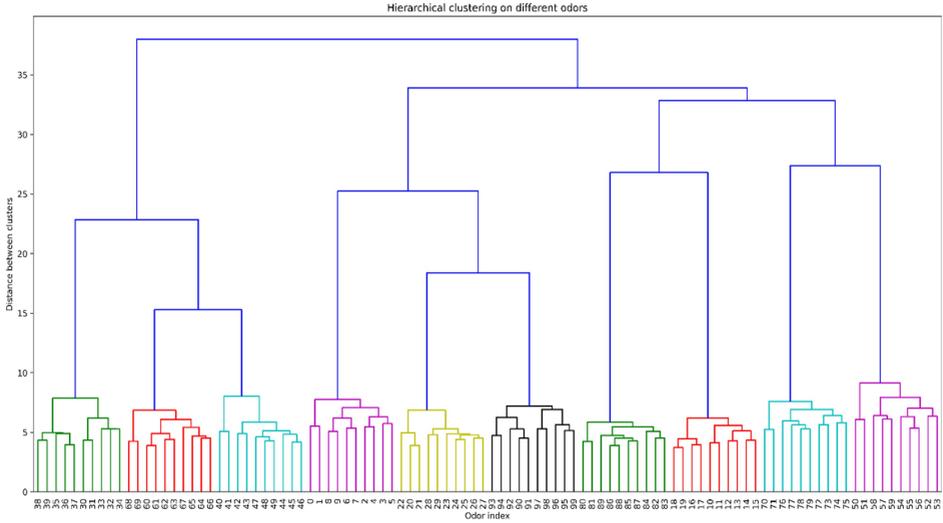


图9 基于核函数对不同气味刺激下皮层发放模式的层次聚类

Fig.9 Hierarchical clustering of cortical firing pattern under odor stimulation based on kernel function

(3) 嗅觉系统对同一种类不同浓度气味的识别

嗅觉感受神经元接受到的气味信息是混合的,即包含气味的种类信息和浓度信息,嗅觉系统可以在识别出气味种类的同时仍能分辨出气味浓度的高低.由此,本文还探究了在持续的气味刺激下嗅皮层神经元的 spike 发放次数与气味浓度之间的关系.图 10 表示嗅皮层神经元的 spike 发放次数随着气味浓度变化而变化的趋势.一共仿真了 10 种不同种类的气味,气味的浓度分别为 0.02, 0.04, ..., 0.98, 1 共 50 个值,图中的每一个点都是在相应浓度下对 10 种气味刺激下皮层神经元 spike 发放次数作平均后得到的计算结果.从图中可以观察到,当气味浓度很低时,气味刺激引起的皮层神经元的 spike 数量很低,这表明即使在气味浓度很低的情况下嗅觉系统仍可以感知到气味的刺激并作出相应的微弱反应.而在浓度低于 0.2 时,随着浓度的逐渐升高,spike 的发放次数陡然提升,此时较低的气味浓度就已经可以引起嗅皮层较为活跃的反应,这表明嗅觉系统对较低浓度的气味刺激就可以表现出较强的放电活动.而在浓度大于 0.2 时,随着气味浓度的逐渐上升,嗅皮层神经元的 spike 数量并没有显著的上升,而是趋于一个饱和态势,即表明当气味的浓度达到一定程度后,其浓度的增加并不会引起更为强烈的皮层放电活动.以上结果表明在气味浓度较低的情况下,嗅觉系统可以对其浓度进行有效的识别,而当气味浓度很高时,嗅觉系统对其浓度的识别则较为模糊.

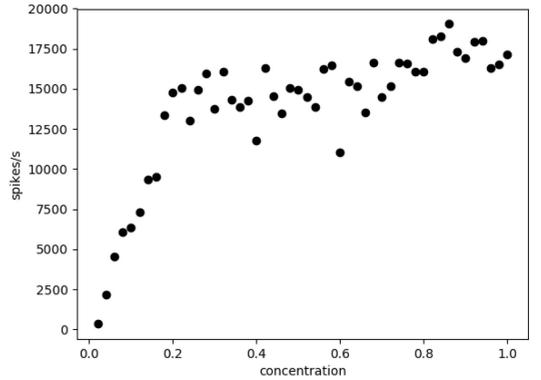


图 10 嗅皮层神经元的 spike 发放次数与气味浓度间的关系

Fig.10 Relation between odor concentration with spike firing counts in the olfactory cortical neuron

(4) 嗅觉系统对混合气味的识别

本文还探究了该嗅觉模型在混合气味刺激下对气味的识别能力.在此前对皮层发放模式间距离定义的基础上,本文利用基于核函数的模糊聚类来识别混合气味中各气味成分的相应浓度.模糊聚类算法具体如下:

$$J = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^k w_{ij}^m d_{ij}^2 \quad (13)$$

$$s.t. \forall i, \sum_{j=1}^k w_{ij} = 1$$

其中, d_{ij} 表示第 i 个气味刺激下皮层发放模式与第 j 种气味的聚类中心之间的距离, n 表示仿真的气味刺激的数量, k 表示模糊聚类中簇的数量即气味种类的数量, w_{ij} 表示第 i 个气味刺激属于第 j 种气味的隶属度,即第 i 个气味刺激属于第 j 种气味的概率, m 表示模糊系数.

本文共仿真了 2 种气味(气味 A 和气味 B)以

及 21 个气味刺激(气味 A 在混合气味中的占比分别为 0,0.05,0.10, ..., 0.95,1).图 11 和 12 分别表示在这 21 个混合气味刺激下皮层发放模式的层次聚类 and 模糊聚类结果.图 13 表示混合气味刺激下皮层发放模式之间的相似度.

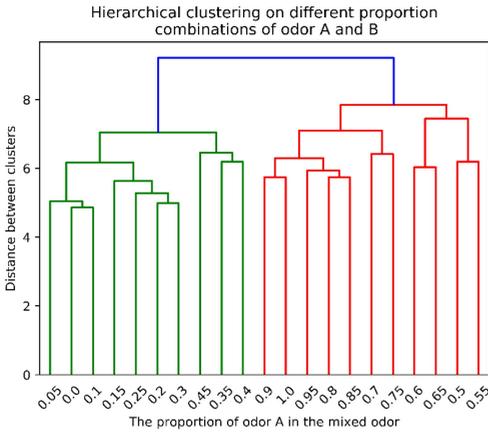


图 11 混合气味刺激下皮层发放模式的层次聚类
Fig.11 Hierarchical clustering of cortical firing pattern under stimulation of mixed odor

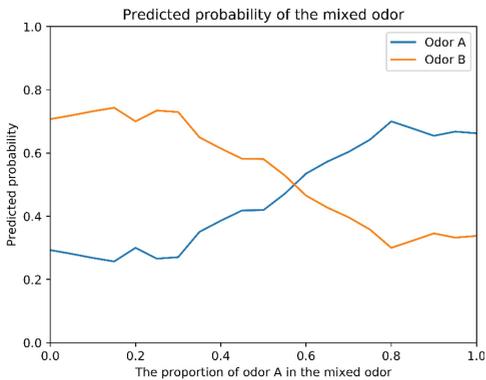


图 12 混合气味刺激下皮层发放模式的模糊聚类
Fig.12 Fuzzy clustering of cortical firing pattern under stimulation of mixed odor

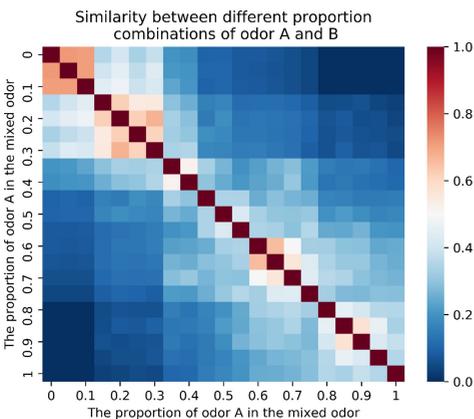


图 13 混合气味刺激下嗅皮层发放模式的相似度
Fig.13 Similarity of olfactory cortex firing pattern under stimulation of mixed odor

从图 11 的层次聚类结果中可以观察到:对于气味 A 占比小于 0.5 的混合气味刺激都被分到了同一类,而气味 A 占比不小于 0.5 的混合气味刺激都被分到了另一类,但这并不能有效地识别混合气味中气味 A 和 B 的混合比例.而从图 12 中的模糊聚类结果中可以观察到:除了气味 A 或 B 在混合气味刺激中占比很小的情况,通过模糊聚类预测得到的混合气味中气味 A 的占比与其实际的占比几乎一致.而图 13 表明随着混合气味中气味 A 占比的变化,皮层网络的发放模式也随之进行缓慢的变化,混合比例越接近时,相应的皮层发放模式相似度也越高.以上结果表明了该嗅觉模型可以通过基于核函数的模糊聚类来有效地识别混合气味中的气味成分,且从纯气味 A 的刺激转变为纯气味 B 的刺激的过程中,嗅皮层的发放模式也随之进行逐渐的转变,而非从气味 A 的发放模式直接转变为气味 B 的发放模式.

5 总结

嗅觉系统是生物感觉神经系统的重要组成部分,可以形成嗅觉感受成功识别各种不同的气味.由嗅觉感受器感受气味刺激,将化学信号转换为电信号传递给嗅球,嗅球内多种神经元相互作用形成相应的时空编码,经过处理后的嗅信息最终被传入嗅皮层,形成不同的嗅觉感受^[2,3].

对于完整嗅觉神经网络的建模以及嗅觉信息处理的研究有助于理解嗅觉系统是如何有效区分不同种类与浓度的气味.由此本文在传统的由僧帽细胞、颗粒细胞以及球旁细胞构成的嗅球模型的基础上^[3,9,14,15]引入了嗅皮层来构建完整的嗅觉网络模型,并在嗅皮层水平探究了抑制性突触可塑性在气味刺激过程中的学习作用对皮层网络发放模式的影响.此外,本文还提出了基于神经元 spike 序列的核函数,并通过核层次聚类与核模糊聚类分别识别不同种类的纯气味与混合气味中的不同气味成分.具体结论如下:

(1) 在持续的外界气味刺激下,抑制性突触可塑性可以通过调节皮层神经元间的抑制性突触连接强度从而平衡嗅皮层网络中的兴奋性与抑制性电流,从而使得整个嗅皮层网络达到一个稳定平衡的状态,并对相应刺激表现出特定的发放模式.且嗅皮层在不断学习不同的气味刺激之后,对于同一种气味刺激仍能表达为相似的一种发放模式,而不会因学习了其他气味而使其发放模式受到影响.这

表明了抑制性突触可塑性不仅可以维持嗅皮层的兴奋性与抑制性平衡,还可以促使嗅皮层对各种不同的气味刺激进行有效的学习。

(2)嗅皮层对于不同种类的气味刺激表现为相似度较低的发放模式,而对于同一种类不同浓度的气味刺激则表现为相似度较高的发放模式,这有助于嗅觉系统对不同气味种类的识别。此外,该嗅觉模型基于神经元 spike 序列的核函数的层次聚类可以有效识别不同种类的气味,且该方法相较于传统的计算膜电位相关性方法有着更低的计算复杂度。

(3)嗅觉系统可以在识别气味种类的同时识别气味的浓度。当气味浓度很低时,嗅皮层神经元的 spike 发放次数很少,嗅皮层表现为微弱的放电活动,而随着气味浓度逐渐上升时,嗅皮层神经元的 spike 发放次数迅速上升,当气味浓度达到一定程度后,嗅皮层神经元的 spike 发放次数又开始趋于饱和。由此在较低浓度的气味刺激(嗅皮层的放电活动达到饱和之前)下,嗅觉系统可以对其浓度进行有效的识别。

(4)现实生活中的气味刺激往往都是由混合气味所组成的,因此本文还基于神经元 spike 序列的核函数的模糊聚类来探究该嗅觉网络模型对于混合气味中不同气味成分的识别。结果表明混合气味中混合比例越接近时,相应的嗅皮层发放模式相似度也越高,即嗅皮层的发放模式会随着气味刺激的转变而发生缓慢的相应转变,这与实验结果^[33]相吻合,且基于核函数的模糊聚类可以有效地识别混合气味中气味成分的占比情况。

参 考 文 献

- Déli E, Tozzi A, Peters J F. Relationships between short and fast brain timescales. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, 11(6): 539~552
- Schoppa N E, Urban N N. Dendritic processing within olfactory bulb circuits. *Trends in Neurosciences*, 2003, 26(9): 501~506
- Shin N, Ryota H, Fumiaki I. Neuronal organization of olfactory bulb circuits. *Frontiers in Neural Circuits*, 2014, 8: 98
- Kaplan B A, Anders L. A spiking neural network model of self-organized pattern recognition in the early mammalian olfactory system. *Frontiers in Neural Circuits*, 2014, 8(5): 5
- Yu Y, Mctavish T S, Hines M L, et al. Sparse distributed representation of odors in a large-scale olfactory bulb circuit. *Plos Computational Biology*, 2013, 9(3): e1003014
- Veronica E, Urban N N. Dynamic connectivity in the mitral cell-granule cell microcircuit. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2006, 17(4): 424~432
- Willhite D C, Nguyen K T, Masurkar A V, et al. Viral tracing identifies distributed columnar organization in the olfactory bulb. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103(33): 12592~12597
- Tan J, Savigner A, Ma M, et al. Odor information processing by the olfactory bulb analyzed in gene-targeted mice. *Neuron*, 2010, 65(6): 912~926
- Linster C, Cleland T A. Glomerular microcircuits in the olfactory bulb. *Neural Networks*, 2009, 22(8): 1169~1173
- Hopfield J J. Odor space and olfactory processing: Collective algorithms and neural implementation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1999, 96(22): 12506~12511
- Li G, Cleland T A. A two-layer biophysical model of cholinergic neuromodulation in olfactory bulb. *Journal of Neuroscience*, 2013, 33(7): 3037~3058
- Davide P, Eugenio M, Santiago M, et al. Understanding odor information segregation in the olfactory bulb by means of mitral and tufted cells. *Plos One*, 2014, 9(10): e109716
- Davison A P, Feng J, Brown D. Dendrodendritic inhibition and simulated odor responses in a detailed olfactory bulb network model. *Journal of Neurophysiology*, 2003, 90(3): 1921~1935
- Rubin D B. Dynamical mechanisms of odor processing in olfactory bulb mitral cells. *Journal of Neurophysiology*, 2006, 96(2): 555~568
- Cleland T A, Sethupathy P. Non-topographical contrast enhancement in the olfactory bulb. *Bmc Neuroscience*, 2006, 7(1): 7
- Aditya G, Bhalla U S, Andreas S. Bulbar microcircuit model predicts connectivity and roles of interneurons in odor coding. *Plos One*, 2015, 10(5): e0098045
- Linster C, Cleland T A. Decorrelation of odor representations via spike timing dependent plasticity. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 2010, 4(157): 157
- Peters J F, Tozzi A, Ramanna S, et al. The human brain from above: an increase in complexity from environmental stimuli to abstractions. *Cognitive Neurodynamics*, 2017
- Wei H, Bu Y, Dai D. A decision-making model based on a spiking neural circuit and synaptic plasticity. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, 11(5): 415~431
- 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
- Ravishankar R A. An oscillatory neural network model that

- demonstrates the benefits of multisensory learning. *Cognitive Neurodynamics*, 2018, 12:481~499
- 22 Vogels T P, Sprekeler H, Zenke F, et al. Inhibitory plasticity balances excitation and inhibition in sensory pathways and memory networks. *Science*, 2011, 334 (6062): 1569~1573
- 23 Kasap B, Schmuker M. Improving odor classification through self-organized lateral inhibition in a spiking olfaction-inspired network. In: International IEEE/EMBS Conference on Neural Engineering. IEEE, 2013
- 24 Nowotny T, Huerta R, Abarbanel H D I, et al. Self-organization in the olfactory system; one shot odor recognition in insects. *Biological Cybernetics*, 2005, 93(6):436~446
- 25 Bathellier B, Lagier S, Faure P, et al. Circuit properties generating gamma oscillations in a network model of the olfactory bulb. *Journal of Neurophysiology*, 2006, 95(4): 2678~2691
- 26 Carey R M, Sherwood W E, Shipley M T, et al. Role of intraglomerular circuits in shaping temporally structured responses to naturalistic inhalation-driven sensory input to the olfactory bulb. *Journal of Neurophysiology*, 2015, 113(9):3112~3129
- 27 François D, Courtiol E, Buonviso N, et al. Competing mechanisms of gamma and beta oscillations in the olfactory bulb based on multimodal inhibition of mitral cells over a respiratory cycle. *Eneuro*, 2015, 2(6):18
- 28 De Almeida L, Idiart M, Linster C. A model of cholinergic modulation in olfactory bulb and piriform cortex. *Journal of Neurophysiology*, 2013, 109(5):1360~1377
- 29 Tozzi A, Peters J F. From abstract topology to real thermodynamic brain activity. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, 11(3):283~292
- 30 Kim S Y, Lim W. Dynamical responses to external stimuli for both cases of excitatory and inhibitory synchronization in a complex neuronal network. *Cognitive neurodynamics*, 2017, 11(5):395~413
- 31 Yi G S, Wang J, Deng B, et al. Complexity of resting-state EEG activity in the patients with early-stage Parkinson's disease. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, 11(2):147~160
- 32 Deng B, Cai L, Li S, et al. Multivariate multi-scale weighted permutation entropy analysis of EEG complexity for Alzheimer's disease. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, 11(3):217~231
- 33 Khan A, Thattai M, Bhalla U. Odor representations in the rat olfactory bulb change smoothly with morphing stimuli. *Neuron*, 2008, 57(4):571~585

ODOR PATTERN RECOGNITION OF THE OLFACTORY NEURAL NETWORK BASED ON KERNEL CLUSTERING

Zhu Zhenyu Wang Rubin[†]

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

Abstract Olfactory system is an important component in biological sensory nervous system. When olfactory receptor receives odor stimulation, it will transfer chemical signal into electrical signal, and deliver to the olfactory bulb, where integrates and codes the olfactory information, further to the cerebral olfactory cortex to generate olfaction. Establishment of olfactory neural network for the research of olfactory information processing is helpful to understand how olfactory system effectively differentiates odors with different types and concentrations. Based on the traditional olfactory bulb model composed of mitral cells, granule cells and periglomerular cells, olfactory cortex was introduced to establish a complete olfactory neural network model. Meanwhile, inhibitory synaptic plasticity was considered when network was receiving stimulation. The results of simulation indicated that inhibitory synaptic plasticity could balance excitatory and inhibitory synaptic current in the olfactory cortex with specific firing patterns under odor stimulation. Olfactory cortex shows different firing patterns to different odor stimulations, and presents similar firing patterns and different firing strengths to the same type of odor at different concentrations. Meanwhile, based on hierarchical clustering and fuzzy clustering, recognition to pure odors and mixed odors is realized.

Key words olfactory nervous system, odor recognition, synaptic plasticity, kernel clustering