

竞争性神经元的网络动态编码： Winnerless competition(WLC)

在研究昆虫和鱼类中的嗅觉处理之后，我们研究了神经网络，该网络的相空间动态由鞍形区域（固定点或极限环）之间的异斜度连接附近的轨道表示。这些网络将输入信息编码为沿着异质轨道所连接的轨迹。如果网络中有 N 个神经元，则容量约为 $e^{(N-1)!}$ ，即比大多数传统网络结构的容量大得多。我们显示了一个由 FitzHugh-Nagumo 尖峰神经元组成的小型 WLC 网络，可以有效地将输入信息转换为时空输出信息。

关于环境的信息通常由动物感觉神经系统中的神经元编码为一系列尖峰序列[1]。同时，越来越多的证据[2-6]表明，在某些系统中，信息的表示可以通过特征和时间编码来实现：每种刺激的特征是特定神经元上特定的且可再现的放电序列[7]。为了建立这种编码的合理的动力学理论，我们必须首先了解这些感觉网络的动力学原理，并预测这种刺激表示对于进一步处理上具有的优势。

我们探索了一类动态系统，这里称之为竞争性网络或 Winnerless competition (WLC) 网络。它们以确定性轨迹的形式沿着连接系统状态空间中的鞍形固定点或鞍形极限循环的异斜轨道运动，产生特征时间编码或时空编码。这些鞍形状态对应于特定神经元或神经元组的活动，连接这些状态的分离线对应于从一种状态到另一种状态的顺序切换。

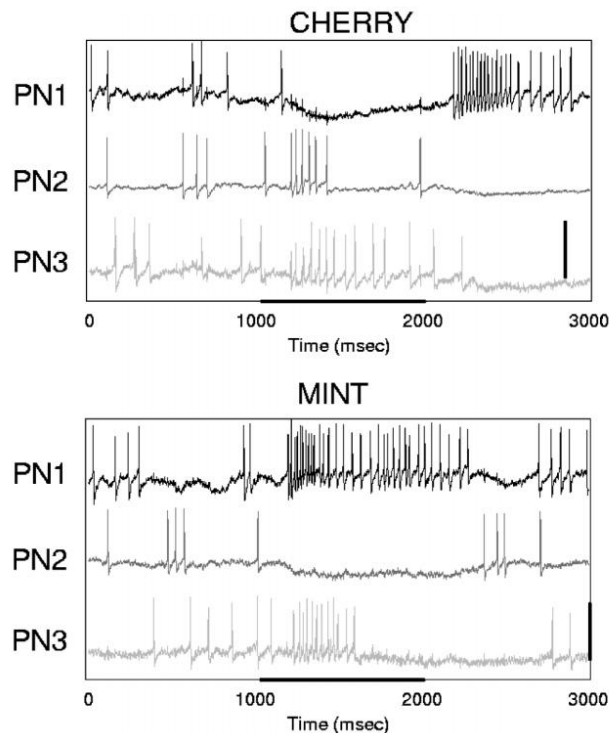


图 1 呈现两种不同气味时，在蝗虫触角内同时采样三个 PN 所产生的时间模式。水平条指示刺激出现的时间间隔（有关详细信息，请参见[8]）。

我们使用嗅觉处理网络[2]的观察到的特征作为我们使用竞争性网络计算研究的指南。图 1 显示了同时记录的蝗虫触角(AL)中三种不同的投射神经元(PNs)的活动，这些活动是由两种不同的气味引起的：尽管在刺激发作之前（噪声作用的结果）PN 活动类似，但每种气味都会引起这些神经元与网络中其他神经元之间相互作用产生的特定时空活动模式[2,8]。

利用这些实验数据和有关 AL 的解剖学和生理学的知识，我们假设这种嗅觉网络可以使用 WLC 策略来形成存储和识别模式。以我们的思想为基础的实验表明了神经编码的以下特征：输入（感官）信息的表示（i）使用特征（或“空间”）和时间编码，（ii）取决于某种刺激，（iii）具有确定性和可重现性，并且（iv）具有强大的抗噪能力。这些观察结果表明：（a）具有这些特征的动力系统应具有很强的耗散性，以便在开启刺激时轨道迅速“忘记”系统状态；（b）该系统通过瞬态轨迹表示信息，而不是未受刺激的系统的吸引子。该系统不能具有多重稳定性，因为噪声可能将系统驱动到不正确的“表示”。我们的竞争系统具有以上理想的特性。

我们以动态变量 $y_i(t) = [y_i^1(t), y_i^2(t), \dots, y_i^m(t)]$; $i = 1, 2, \dots, N$ 的 N 个神经元的网络实例为例来说明我们的想法； $y_i^1(t)$ 是神经元膜电位。我们考虑

$$\frac{d y_i(t)}{dt} = F[y_i(t)] - \sum_{j=1}^N G_{ij}(S) \cdot [y_j^1(t), y_i^1(t)] + \tilde{S}_i(t) \quad (1)$$

其中 $F(y_i)$ 是描述单个神经元动力学的非线性函数。 $G_{ij}(S) \cdot [\dots]$ 是一个非线性算符，描述了第 j 个神经元对第 i 个神经元的抑制作用。 $S(t) = \{S_i(t)\}$ 与 $\tilde{S}(t)$ 代表网络刺激的向量。

从实验[2]中，我们推断出刺激以两种主要方式起作用：（i）通过(1)中的添加项 $\tilde{S}(t)$ 刺激神经元的子集；（ii）它通过(1)的 $G_{ij}(S)$ 修改了神经元之间的有效隐性连接。例如，在昆虫触角叶中，这种修饰是由于连接不同 PNs 的抑制性中间神经元的激活而发生的。这些神经元的内在动力学由许多对应于离子通道和细胞内过程的变量控制。但是，不需要这样的详细说明来说明“使用分离编码”的原理。我们只需要捕获神经元组的“发放”或“未发放”状态。因此，我们将模型简化为点火速率 $a_i(t) > 0$ 的神经活动方程式：

$$\frac{d a_i(t)}{dt} = a_i(t) \left[\sigma_i(S) - \left(a_i + \sum_{j \neq i}^N \rho_{ij}(S) a_j(t) \right) \right] + \tilde{S}_i(t) \quad (2)$$

我们在这里使用非线性抑制算子 $G_{ij}(S) \cdot [a_i, a_j] = \rho_{ij}(S) a_i a_j$ ，其中 $\rho_{ij}(S)$ 是神经元 j 抑制 i 的强度。在无刺激情况下 $\sigma_i(\tilde{S}) = -1$ ，神经元 i 有刺激时 $\sigma_i(\tilde{S}) = +1$ 。当 $\sigma_i = -1$ 时，静止状态 $a_i = 0$ 是稳定的。当施加刺激并且 $\sigma_i = +1$ 时，系统从该静止状态移至一系列异斜轨迹。这种不稳定性会触发系统采取快速行动，提供抗噪声的鲁棒性，并允许响应独立于刺激开始时的状态。我们忽略了突触连接的动态过程，因为我们没有考虑尖峰动态。对于神经元的“平均”描述，突触可被视为“非线性触发器”。（等式（2）是 Lotka-Volterra 方程。）在[9-11]中详细分析了 $N=3$ 和 $S = \tilde{S} = 0$ 的情况。

首先，我们忽略（2）中的附加感官输入。这可以告诉我们网络如何运行，并可以估计其编码能力。有关输入的信息仅存在于耦合 $\rho_{ij}(S)$ 中。如果特定刺激的联系是对称的 $\rho_{ij} = \rho_{ji}$ 并且 $\rho_{i \neq j} = \rho, \rho_{ii} = 1$ ，则动力学非常简单。对于弱耦合 $\rho < 1$ ，系统具有全局吸引子：稳定点 $a_i = 1/(1 + \rho(N-1))$ 。如果 $\rho > 1$ ，则系统是多稳态的：根据初始条件，一个神经元活跃，而另一个神经元静止。当抑制连接不对称时，具有 N 个竞争神经元的系统具有不同的闭合异质轨道，该轨道由鞍点和连接它们的一维分离线组成。此类异质轨道是相空间中的全局吸引子，并且存在于 $\rho_{ij}(S)$ 的各种状态中。这意味着，如果改变了刺激，则在异斜轨道附近的另一个轨道将成为该刺激的整体吸引子。 C ，表示网络的容量，即网络可以通过其活动对不同项目进行编码的数量。一个封闭的异宿轨道需要 $N \geq 3$ 。封闭的异宿轨道上的每个鞍形固定点都必须具有一个正本征值。另一个 $N-1$ 为负，因此所有其他方向都吸引到鞍座上。当 $\rho_{ij} > 1, \rho_{ji} < 1, \rho_{ii} = 1$ 时，固定点 i 到固定点 j 的序列必须存在。雅可比矩阵唯一的正特征值是 $J = 1 - \rho_{ji}$ 。

C 可以通过以下估算。如果具有满足一个异质轨道存在的条件，则可以通过置换 a_i 和矩阵 ρ_{ij} 从中构建另一种情况。有 $N!$ 个指标的排列。其中一些会生成相同的异质轨道：比如（1、2、3、4、5）或（2、3、4、5、1）是等价的。对于给定的排列，有 $N-1$ 个排列循环等效。涉及所有 N 个神经元的异斜轨道数为 $(N-1)!$ 。还有更多的异斜轨道。它们与 $N-1, N-2, \dots$ 维子空间相关联，可以通过从允许的轨道中一次消除一个鞍点来进行选择。这些总数就是容量 C ，

$$C = \sum_{k=3}^N \binom{N}{k} (k-1)! = N! \sum_{k=3}^N \frac{1}{k(N-k)!} \quad (3)$$

当我们将尖峰的 FitzHugh-Nagumo (FN) [13]模型神经元与我们总体框架的抑制性相互作用联系起来时，就可以说明 WLC 网络的丰富行为。我们研究的网络由以下方程 ($1 \leq i \leq 9$) 描述：

$$\begin{aligned}
\tau_1 \frac{dx_i(t)}{dt} &= f[x_i(t)] - y_i(t) - z_i(t)[x_i(t) - v] + 0.35 + S_i \\
\frac{dy_i(t)}{dt} &= x_i(t) - by_i(t) + a \\
\tau_2 \frac{dz_i(t)}{dt} &= \sum_j g_{ji} G[x_j(t)] - z_i(t)
\end{aligned} \tag{4}$$

在这里，我们使用抑制性的动力学模型： $z_i(t)$ 是通过一阶动力学建模的突触电流。变量 $x_i(t)$ 表示膜电位， $y_i(t)$ 是恢复变量， $f(x) = x - x^3/3$ 是内部 FN 非线性方程。刺激被视为一个常数。我们使用阶跃函数 $G(x) = 0, x \leq 0, G(x) = 1, x > 0$ 作为突触连接。 S_i 表示刺激，而 g_{ji} 是突触抑制的强度：如果第 j 个神经元抑制了第 i 个神经元，则 $g_{ji}=2$ ；否则为 0。其他参数 $a = 0.7, b = 0.8, \tau_1 = 0.08, \tau_2 = 3.1, v = -1.5$ 。

我们的数值模拟表明，网络响应不同的刺激会产生不同的时空模式。图 2 展示了两种不同刺激下的活动。在刺激开始 ($t=0$) 之前，系统处于静止状态 $x_i = -1.2, y_i = -0.62, z_i = 0$ 。可以看到，两种模式之间有很大的不同。

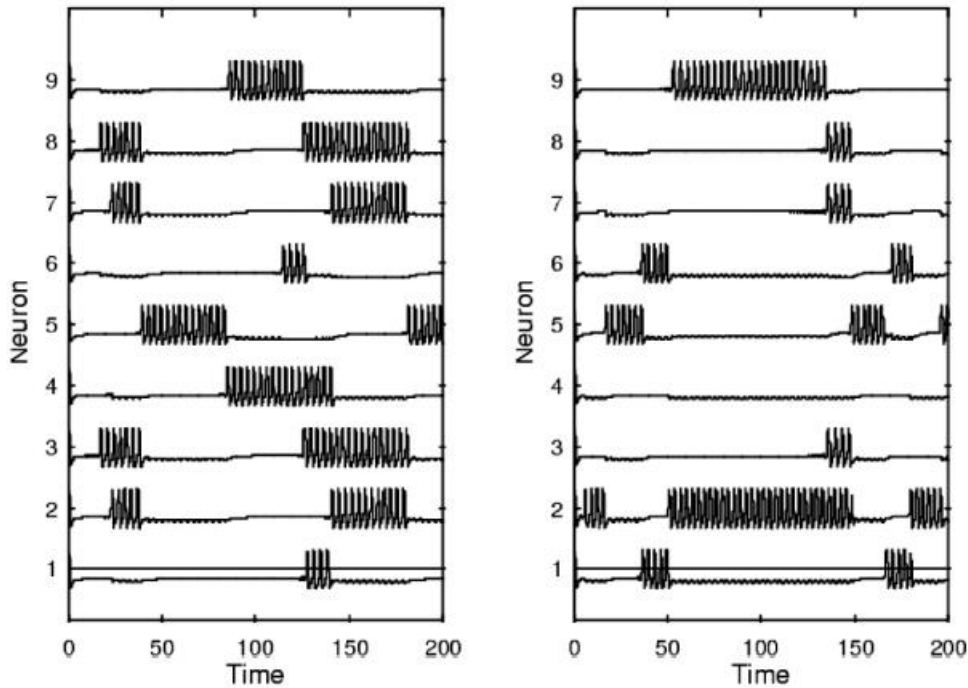


图 2 由具有抑制连接的九个 FitzHugh-Nagumo 神经网络生成的时空模式。我们使用了外部刺激： $S_1=0.1, S_2=0.15, S_3=0, S_4=0, S_5=0.15, S_6=0.1, S_7=0, S_8=0, S_9=0, t_2=3.1$ （左）和 $S_1=0.01, S_2=0.03, S_3=0.05, S_4=0.04, S_5=0.06, S_6=0.02, S_7=0.03, S_8=0.05, S_9=0.04, t_2=4.1$ （右）。系数 $g_{15}, g_{52}, g_{21}, g_{24}, g_{45}, g_{52}, g_{65}, g_{26}, g_{36}, g_{53}, g_{74}, g_{57}, g_{84}, g_{58}, g_{86}, g_{89}$ 和 g_{95} 等于 2，对应的另一个 g_{ji} 等于 0。我们绘制了 $x_i(t)$ 与时间的关系。

为了表明网络如何作为一个处理设备，我们测试了网络从输入到输出的信息传输能力，以及是否需要时间编码才能使此通信有效。我们首先指定如何表

示输入和输出信息，因此必须定义输入和输出编码空间。在我们的九个神经元模型（3）中，每个元素都可以接收兴奋性输入 S_i 。输入信号只有两种：每个元素只有被激励和无两种状态。因此，我们可以将净输入表示为九位二进制 $d=d_1, \dots, d_9$ ：如果 $S_i>0$ ，则 $d_i=1$ 。如果 $S_i=0$ ，则 $d_i=0$ 。每个元素 $x_i(t)$ 的输出也被认为是二进制的。在任何时候，九个元素的输出可以表示为一个九位数的二进制数 $b=b_1, \dots, b_9$ ，如果 $x_i>0$ ，则 $b_i=1$ ，如果 $x_i\leq 0$ ，则 $b_i=0$ 。时间 KL 上与时间有关的输出表示为长度为 L 的 K 个二进制数序列： $Q_k^L = \{b^1, b^2, \dots, b^L\}, k = 1, 2, \dots, K$ 。

为了研究刺激表示的鲁棒性和可再现性，我们生成了 D 个随机输入信号 d^1, \dots, d^D ，然后对于每个输入 d^i ，使用不同的网络初始条件，评估了等式（3）的输出。这些初始条件是从状态空间的半径为 r，中心为零的球体内部随机选择的。对应于所有输入 d^1, \dots, d^D 和所有初始条件，总共记录了 K 个不同的输出序列 $Q_k^L, k = 1, 2, \dots, K$ 。针对两个不同的初始条件半径进行了计算，以检验抗噪声的可靠性。为了说明信息传递对输出序列长度 L 的依赖性，即时间在输出编码中的作用，我们确定了输入序列和输出序列之间的平均交互信息 I(L)

$$I(L) = \sum_{i=1}^D \sum_{k=1}^K P(d^i, Q_k^L) \log \left\{ \frac{P(d^i, Q_k^L)}{P(d^i)P(Q_k^L)} \right\} \quad (5)$$

其中 $P(d^i, Q_k^L)$ 是输入和输出的联合概率分布， $P(d^i)$ 是输入的分布， $P(Q_k^L)$ 是输出序列的概率。我们从均匀分布中得出： $P(d^i) = 1/D$ 。I(L)提出了一个问题：平均而言，在所有输入和所有输出上，通过观察输出序列 Q_k^L 可以学习到多少有关输入序列的信息？I(L)是输出序列长度 L 与初始条件的不同半径 r 的函数，如图 3 所示。在这些计算中，当 $L \geq 4$ 时， $D=10$ 时，可以看到 I(L)达到其最大允许值，即输入的熵。从这些结果中，我们可以看到，对于大于 3 的输出序列，可以在输出（连接 FN 模型的簇的异宿轨道）中找到有关输入（感官刺激）的完整信息。

我们研究了一类神经网络模型，其依赖刺激的动力学再现了在昆虫嗅觉系统中观察到的丰富的时空特征[2,7]。这种表示的原理依赖于这样的事实，即特定的轨迹在状态空间中充当全局吸引轨迹。此行为与实验数据相对应，表明通过神经元亚组的顺序激活和去激活，活动遍及昆虫嗅觉处理网络的各个部分。网络中的这种“激活路径”是全局吸引轨迹，它在异斜轨道附近的刺激作用下出现。因此，刺激可以被视为一种信息信号，以特定于刺激的方式重组全局吸引子，迫使系统沿着连接不稳定的“鞍态”的瞬态但确定性的路径在状态空间中演化。刺激停止后，每个活动神经元将恢复其基线活动，受内在属性，基础连接强度和噪声控制。这些简化模型的属性也可以从具有不对称抑制连接相同优势的更现实的网络中获得。我们推测，具有稀疏，随机连接的大型网络将有效地表现出相同的刺激依赖的顺序激活和失活的神经元亚组[8]。WLC 编码对强制刺激非常敏感。这是因

为一组特定的鞍点或循环的异质性链接始终是唯一的。激活网络的高度重叠的子集的两个类似的刺激可能会在处理的下一步变得容易分离和识别，因为小的初始差异会随时间放大。这在鱼嗅球中得到了实验验证[14]。我们的中心思想并不取决于刺激的性质，因此，它可能适用于嗅觉处理系统以外的脑电路。这也许是某些实验观察的基础，例如在猴子皮层中看到的准静止状态之间的翻转[15]。除了这些研究的生物学观察之外，WLC 网络还具有强大的容量以及抗噪声的鲁棒性，因此为计算提供了一个有吸引力的模型。

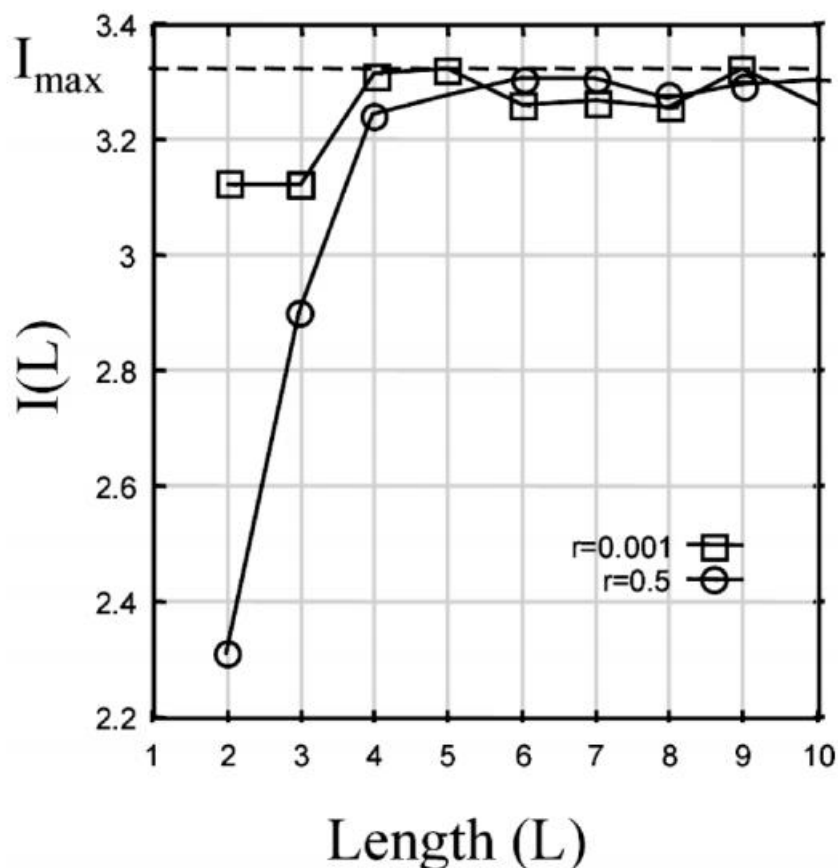


图3 平均交互信息 $I(L)$ 与输出序列长度 L 和噪声半径 r 的关系。

参考文献

- [1] F. Rieke et al., Spikes: Exploring the Neural Code (MIT Press, Cambridge, MA, 1997).
- [2] G. Laurent, M. Stopfer, R. W. Friedrich, M. Rabinovich, A. Volkovskii, and H. D. I. Abarbanel, *Annu. Rev. Neurosci.* 24, 263 (2001).
- [3] A. J. Hudspeth and N. K. LeGhethis, *Curr. Opin. Neurobiol.* 10, 631 (2000).
- [4] G. Buzsaki and J. J. Chrobak, *Curr. Opin. Neurobiol.* 5, 504 (1995).
- [5] W. Singer and C. M. Gray, *Annu. Rev. Neurosci.* 18, 555 (1995).
- [6] P. Dayan and L. F. Abbott, <http://play.ccs.brandeis.edu/abbott/book/TOC.html>

- [7] M. Wehr and G. Laurent, *Nature (London)* 384, 162 (1996).
- [8] M. Bazhenov, M. Stopfer, M. Rabinovich, H. D. I. Abarbanel, T. Sejnowski, and G. Laurent, *Neuron* 30, 569 (2001).
- [9] R. M. May and W. I. Leonard, *SIAM J. Appl. Math.* 29, 243 (1975).
- [10] S. Grossberg, *J. Theor. Biol.* 73, 101 (1978).
- [11] T. Fukai and S. Tanaka, *Neural Comput.* 9, 77 (1977).
- [12] V. Afraimovich and M. I. Rabinovich (to be published).
- [13] R. FitzHugh, *Biophys. J.* 1, 445 (1961); J. Nagumo, S. Arimoto, and S. Yoshizawa, *Proc. IRL* 50, 2061 (1960).
- [14] R. W. Friedrich and G. Laurent, *Science* 291, 889 (2001).
- [15] M. Abeles, H. Bergman, I. Gat, E. Seidelman, N. Tishby, and E. Vaadia, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92, 8616 (1995).