

秀丽线虫神经网络的分析

王思恢 2016210271 王威晓 2016210273 陈昊 2016210260

摘要：对于生物神经网络的研究一直以来是一个热点，由多个神经元构成的神经网络承载了生物体完成信息传递、信息处理等一些列复杂的功能。其核心在于理解神经元之间的连接特点及结构和信息的传递方式。鉴于其他生物神经网络比较复杂，选取神经网络较为简单、数据集完备的秀丽隐杆线虫作为研究对象。以此建立合理的演化模型帮助我们更好地理解生物的神经网络。

关键词：秀丽隐杆线虫 神经网络 社区发现 模型拟合

GitHub: <https://github.com/SocialNetwork2019/The-study-of-the-neural-Network-of-the-worm>

1. 引言

随着人工智能的发展,人们越来越关注于借助仿生学来推进人工智能的研究课题。简单地来讲,就是对人脑神经网络进行抽象,建立某种简单的模型,以达到信息处理的功能。但是由于人所含神经元数目众多、神经网络复杂,仅人类大脑中就约含 850 亿个神经元和 100 兆个神经连接。因此,直接研究人类的神经网络对我们来说是一个难以实现的挑战。于是我们选择研究秀丽隐杆线虫的神经网络,以建立一个简单的模型来理解我们大脑的工作机制。之所以选择秀丽隐杆线虫的神经网络来研究,主要基于以下两点原因:一是秀丽隐杆线虫的大脑神经网络较为简单,仅有 302 个神经元和 7000 个神经连接;二是在基本的细胞水平上,人类大脑和秀丽隐杆线虫的大脑信号的发送和接收方式惊人地相似,尽管二者之间的数量差异如此的巨大。此外,为了更好地分析动态的神经网络,抽象出器神经网络的主要功能分区,我们还构建了一些数学模型,帮助理解神经网络的工作机制。

2. 相关工作

2.1 秀丽线虫概述

秀丽线虫是一种重要的模式生物,常被应用于分子生物学、发育生物学以及神经网络科学等众多领域。而在秀丽隐杆线虫的研究中,对于秀丽隐杆线虫神经网络的研究已经成为一个非常重要的方向。与人类的神经网络相比,秀丽隐杆线虫的神经网络显得比较简单,雌雄同体的秀丽线虫的神经网络仅含 302 个神经元和 7000 多个神经连接。尽管结构简单,但秀丽线虫仍能完成觅食、运动、交配等生命活动。此外,秀丽线虫还有身体透明、易于观察、繁殖周期短等生物学的特征,这些特征使得它被赋予了模式生物的身份。

2.2 秀丽线虫神经网络结构

秀丽线虫的神经网络是线虫感知外部刺激信息,之后产生一系列诸如运动、肌肉收缩之类的行为动作,秀丽线虫的这些表现一定意义上体现了生物的智能行为。通常产生这些动作行为是由各个所承载的不同功能的神经元协同完成,基于神经元的功能和结构特性,将秀丽线虫的神经元主要分为以下三类:中间神经元、感知神经元、运动神经元。秀丽线虫产生这些智能行为的基本过程大致为:首先,秀丽线虫通过其感知神经元感知到来自外部一定强度的刺激并产生一定的信号信息,之后将这些信号传递到中间神经元,中间神经元对信息进行处理,最后由运动神经元通过对肌肉的控制产生一定的响应。总体表现为,秀丽线虫在外界的刺激下做出了反应。

学者 Lav R. Varshney、Beth L. Chen 等人发表了一篇关于秀丽隐杆线虫神经网络结构特性的论文。在论文中作者建立了一个易于理解的秀丽隐杆线虫的神经网络图。基于这个神经网络图,他们对秀丽隐杆线虫的神经网络做了一系列细致的分析,包括计算网络的统计和拓扑属性例如度分布、突触多重性和小世界网络等属性,这有利于我们理解网络信号传播。特别地,他们识别了可能在信息处理过程中起核心作用的神经元以及可以作为网络功能模块的网络图。在实践过程中,我们根据集群系数和平均路径长度等依据,将秀丽隐杆线虫的神经网络划分为较小的网络(亦可称为功能模块),并以此作为一个研究方面进行了研究。

2.3 秀丽隐杆线虫神经元的活动模型

在秀丽隐杆线虫的神经网络中,神经元的数目和种类以及各个神经元之间的连接关系不是一成不变的,其中一定存在着神经元的更新、消亡、重连等过程。从文献中我们了解到秀丽隐杆线虫的神经网络有小世界等一般网络的属性。我们依据生物细胞生命周期的一般规律,使用线性系统相关理论,探索一般的刺激对秀丽隐杆线虫神经网络中神经元活动和结构的影响,包括神经元细胞的更新速度、以及神经元之间的重连关系。由于这一部分我们没有找到合适的、可用的数据集,所以整个模型的建立都是依据与我们对生物的一般共性的合理假设,对于研究秀丽隐杆线虫神经网络的动态模型具有一定的参考意义。

2.4 神经元之间连接的方向性和强弱性

由于化学突触的突触前和突触后末端之间存在结构差异,所传递的化学信号只能由突触前神经元沿轴突传给突触后神经元。由于只有突触前膜才能释放递质,因而具有严格的方向性,不可逆向传递。此外,神经元之间的连接并不完全相同,对于一些比较核心的神经元,由于它承载的功能比较重要,表现为与其他神经元具有强连接性。相对应地,会存在弱连接性,在研究中,该特性用边的权值加以体现。基于以上的两个特点,我们对于网络的分析都主要以加权有向图为基础。

3. 方法

3.1 问题的定义

我们的工作主要包含两个部分:第一部分,我们运用社会网络的相关知识对于秀丽线虫的神经网络进行分析,得到秀丽线虫神经网络的结构特性,并分析其可能的现实意义;第二部分,我们针对秀丽线虫神经网络中各节点的度分布的特点,提出了神经元的重连与修剪模型,期望由此模拟、复现出神经网络的发生过程。

3.2 数据集的引用

我们引用了 http://opsahl.co.uk/tnet/datasets/celegans_n306.txt 的线虫神经网络结构数据作为我们的数据集。该数据集以有向加权图的形式给出了线虫的神经网络结构。其文件由若干行组成,每一行表述了一个突触的结构,其格式如下:

In Out Weight

其中 In 表示发出突触的神经元节点的标号, Out 表示接收突触的神经元节点的标号, Weight 表示两个神经元之间突触连接的强度。

3.3 模型与算法

3.3.1 神经重连模型的提出

在生物体中,血管等生物组织具有自相似的分型结构,而分型结构与幂律分布之间存在着紧密的联系。有研究者关注人脑的分形结构,亦有研究者指出人脑具有多达十一维的高维几何结构。在这样的研究背景下,我们自然预期秀丽线虫的神经网络可能具有分型结构,其节点的度分布可能服从幂律分布。

与我们预期不同的是,秀丽线虫的神经网络的节点度分布并不服从幂律分布,其度分布曲线与典型的正态分布或泊松分布亦有较为显著的差异。通过初步的数据处理,我们提出假设,认为在秀丽线虫的神经网络中,对于度的数值较高的节点,其度分布大致服从幂律分布,而对于度的数值较低的节点,其度分布不服从幂律分布。事实上,对于度的数值较低的节点,随着度的增加,节点的数目呈增加的趋势。

我们知道,度分布服从幂律分布的网络往往同时具有两个特点,其一是网络具有开放性,即不断有新的节点加入到网络中来;其二是优先连接特性,即度大的节点具有更高的连边概率的“马太效应”。

对于多数生物而言,经典的观点认为脑细胞在出生时已经是后有丝分裂的(post-mitotic),即脑细胞基本上不会再进行有丝分裂,其数目也不会增长。虽然这种经典的观点正在受到新的研究发现的挑战,但我们可以确信,在多数生物的生命周期中,脑细胞的增殖规模是很小的。这样,就使得神经网络不具有开放性。

另一方面,神经网络具有很强的可塑性(neuro-plasticity),神经元之间的连接会被经验强化。在人类等高等动物的发育过程中,神经网络中的突触会经历“修剪”(pruning)的过程,该过程一般发生在青春期,且遵循用进废退(Use it or lose it)的准则。

基于对神经系统的上述了解,我们提出如下假设:

1. 神经网络不具有开放性,相反地,神经网络中的节点数目有随时间减少的趋势。因此,

神经网络的节点度分布不符合幂律分布。

2. 神经网络具有很强的重新连接的能力, 其重连过程中体现出的“用进废退”的现象可以用“马太效应”来解释, 即神经元拥有的突触连接越多, 该神经元越容易在重连过程中与其它神经元建立连接。

3. 神经网络中的修剪过程遵从用进废退即“Use it or lost it”的准则, 因而拥有突触较少的神经元将有较大的概率被逐渐移出神经网络。

从直觉上分析, “马太效应”使得度较大的神经元节点数目服从幂律分布, 而神经网络规模的有限性以及神经网络中的修剪过程则限制了度较小的神经元节点的数量, 使其不再服从幂律分布。从另一个角度看, “用进废退”的另一面就是“物尽其用”, 即线虫的神经网络规模已经如此之小, 任何留存于神经网络中的神经元几乎必然具有某种功能, 这也使得度很小的神经元节点数目较少, 使得在度较小的神经元节点中, 神经元节点数目随着度的增长有增加的趋势。

3.3.2 相关算法:

• K-Core Decomposition:

1. 问题分析

神经元的度可以反映出神经元的重要程度。一般来讲, 和其他神经元连接越紧密的细胞, 在生物系统中越重要。因此, 将神经元之间连接情况视为无向图、分析其度是有意义的。通过寻找度较大的神经元, 我们可以找到连接程度较紧密、即重要性较强的神经元, 这对今后的研究是有意义的。同时我们需要将视为有向图和无向图的结果对比, 寻找重要的神经元。

2. 算法介绍

为研究找出神经元中度较为高的点, 我们需要采用 k-core decomposition 将神经元中度较为低的点去掉。为实现此, 我们需要重新定义我们用到的度。

在有向图中, 我们分为入度和出度进行研究。入度和出度定义为该神经元连向其他神经元的个数、其他神经元连接到该神经元的个数。在有向图中我们不考虑加权问题, 这是因为我们认为连接细胞的个数比连接强度更能体现神经元在传递或接收之一的特定系统中的重要性。

而对于无向图, 我们则对边的连接强度进行加权, 这是因为, 假设 i 连向 j 有一条通道, 且 j 连向 i 也有一条通道, 这样若不加权, 无法准确反映 i 和 j 之间的连接。

k-core decomposition 算法的目的, 是将图中某些点去掉, 使得去掉这些点后的图中, 所有点的度均不小于 k 。

3. k-core decomposition 算法流程

对于有向图而言算法很简单

- (1) 去掉所有度小于 k 的点
- (2) 将剩余点重连得到新图, 剩余点即为核心部分

对于无向图而言, 算法流程如下

- (1) 扫描第 i 个结点, 若其度不小于 k 则保留, 否则将该点标记删除, 同时所有与之相连的点更新度
- (2) 若 i 未到最后一个结点, 扫描第 $i+1$ 个结点, 否则扫描第 1 个结点。若被扫描结点已标记删除, 则扫描下一个结点。当结点未被删除时, 重复 (1) 工作
- (3) 重复步骤 (2), 直至从结点 1 扫描至最后一个结点的过程中都不出现删除操作。此时保留下的结点即为目标结点

4. 算法收敛性

显然算法最差的情况是执行 n^2 次 (n 为结点总数), 因此算法收敛性较好。

•神经重连算法:

初始化: 我们假定未受到经验塑造的神经网络中的神经元是随机连接的, 因而在初始化过程中, 我们建立一个随机连边的图 G , 其节点数目为 $N + \Delta N$, 连边概率为 p 。

突触发生: 神经网络以一定的速率 α 产生新的突触连接。在产生新突触连接的过程中, 根据“马太效应”, 度为 d 的神经元节点产生新突触连接的相对概率为 $(1 + d)^{m_1}$, 其中 m_1 为正数。

突触重连: 神经网络以一定的速率 β 进行突触重连。在突触重连的过程中, 我们选择三个相异的神经元节点 A、B、C, 其中 A、B 之间本来不存在连接关系, B、C 之间本来存在连接关系。在重连过程中, 我们在 A、B 之间建立新的连接, 而将 B、C 之间的连接去除。根据“马太效应”的准则, 我们以 $(1 + d(A))^{m_2}$ 、 $(1 + d(B))^{m_2}$ 的相对概率选择节点 A、B, 而以 $(1 + d(C))^{-m_3}$ 的相对概率选择节点 C。其中 $d(A), d(B), d(C)$ 分别表示节点 A、B、C 的度, m_2, m_3 均为正数。

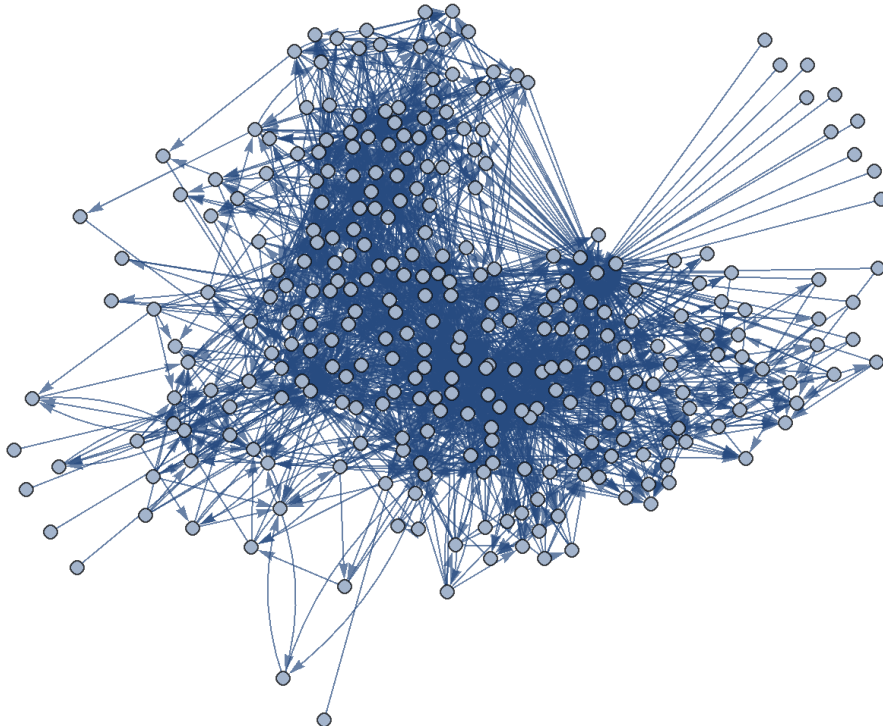
神经元修剪: 神经网络以一定的速率 γ 进行神经元的修剪。根据“用进废退”的准则, 度越小的节点被修剪掉的概率越大。在算法实现中, 我们假定节点被修剪掉的相对概率为 $(1 + d)^{-m_4}$, 其中 d 为节点的度, m_4 为正数。

4. 实验与结果

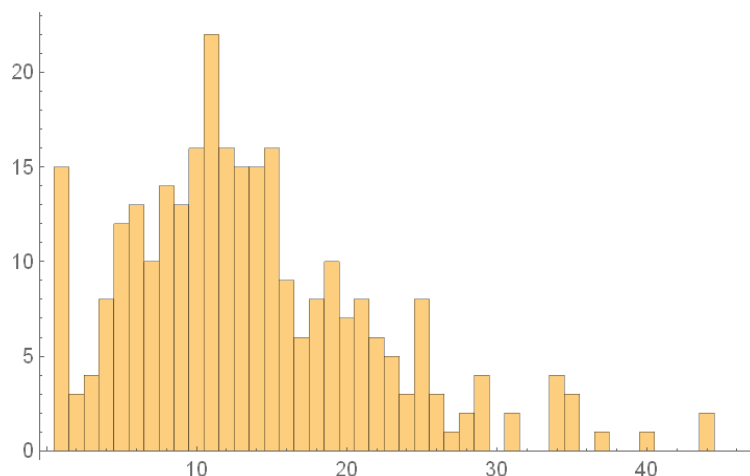
4.1 神经网络的基本性质以及度的分布

通过读取数据集文件, 我们统计出线虫的神经网络中共有 306 个节点, 2345 个连边关系。即对于图 $G(V, E)$, $|V| = 306, |E| = 2345$ 。

根据数据集文件中提供的邻接矩阵可以绘制出线虫的神经网络 $G(V, E)$ 的连边关系示意图, 如下图所示:

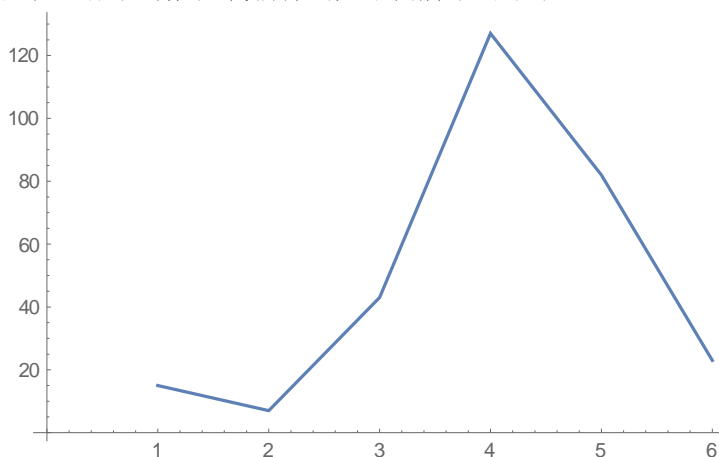


如果将线虫的神经网络 $G(V, E)$ 视为无向图并统计各节点的度分布，则可以得到各节点度的直方图分布，如下图所示：



从度的直方图中可以看出，线虫的神经网络 $G(V, E)$ 的度的分布并不符合幂律分布，也与典型的正态分布或泊松分布有一定的差距。

如果将 $G(V, E)$ 视为无向图，并且分别统计度的数目落在 $[2^{k-1}, 2^k]$ 区间中的节点数目，相当于将上图的 x 轴坐标取对数，我们得到如下图所示的结果：



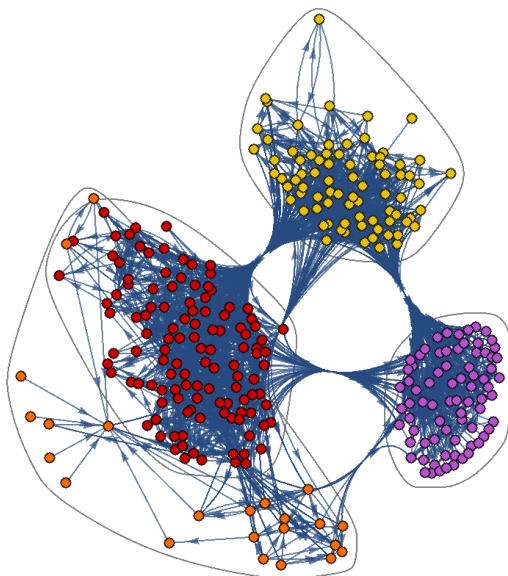
由上图知，对于度 $d \geq 8$ 的节点而言，其数目大致服从幂律分布，而对于度 $d < 8$ 的节点而言，其数目不服从幂律分布。当 x 轴取对数坐标时，度分布曲线大致呈倒“V”型。

将 $G(V, E)$ 视为无向图时，运用 Modularity Maximization 的社群探测算法，我们可以将线虫的神经网络节点分为 4 类，如下图所示：



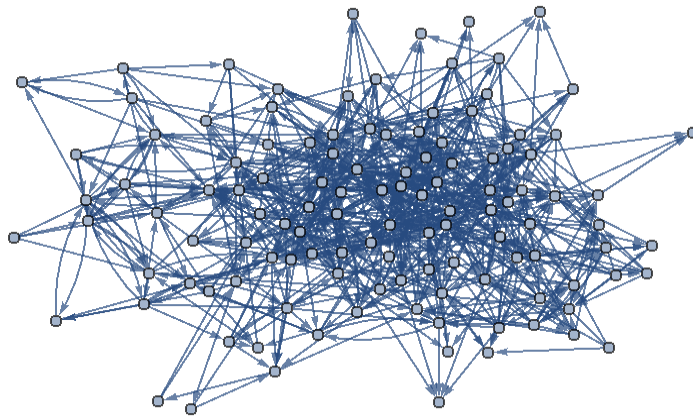
如上图所示，线虫的神经元网络被分为红色、黄色、紫色、橙色组成的四部分子网络。红色、黄色、紫色、橙色的连接线分别代表各子网络内部的突触连接，而蓝色的连接线代表各子网络之间的突触连接。

通过下图我们可以更加清楚地看出各子网络的神经元节点规模以及各子网络之间连接的密切程度：

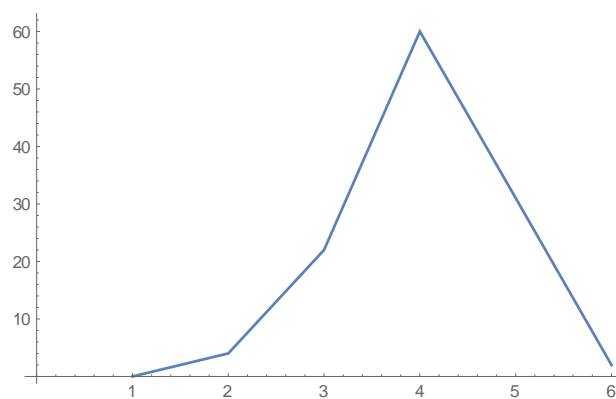


4.2 各子网络的网络结构与度的分布。

红色节点构成的子网络结构如下图所示：



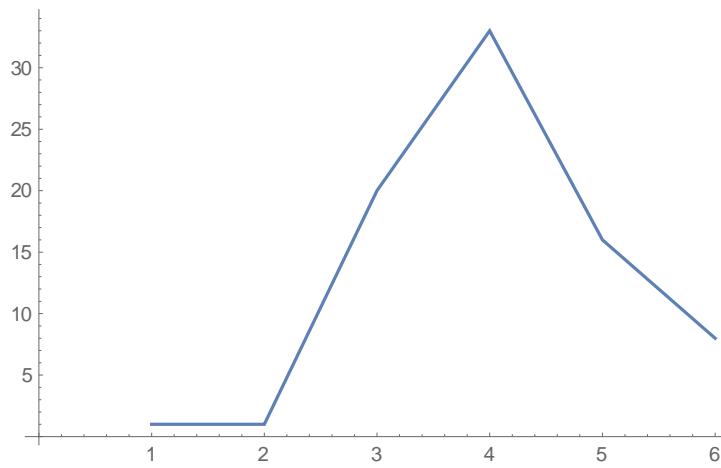
x 轴取对数坐标时，红色子网络的节点度分布为：



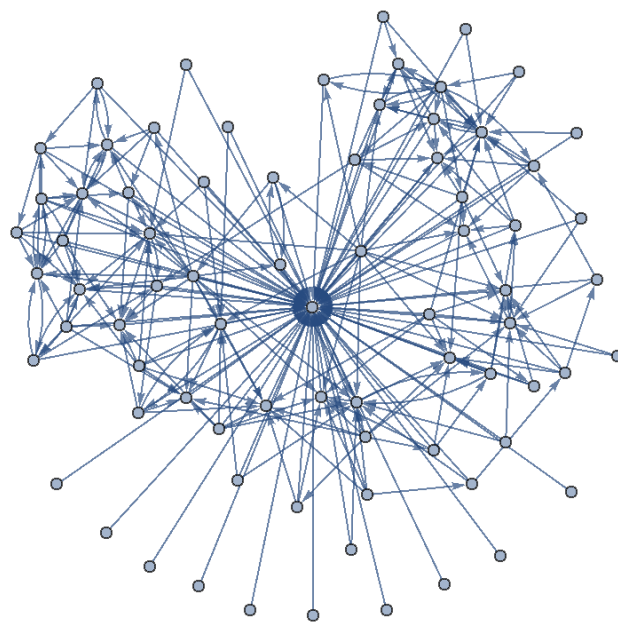
黄色子网络的网络结构如下图所示：



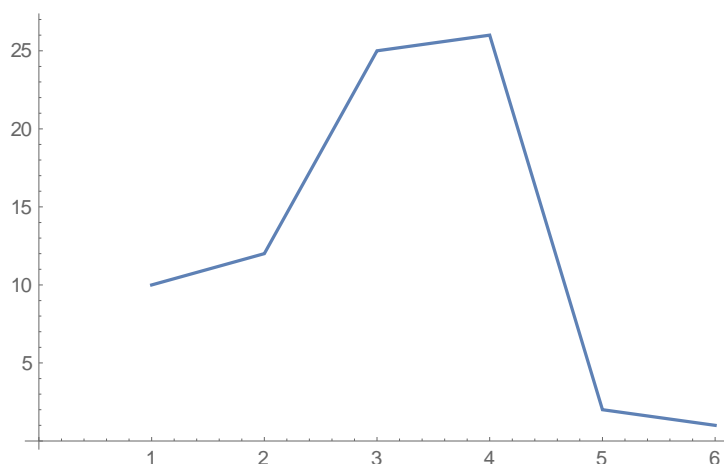
x 轴取对数坐标时，黄色子网络中节点的度分布如下图所示：



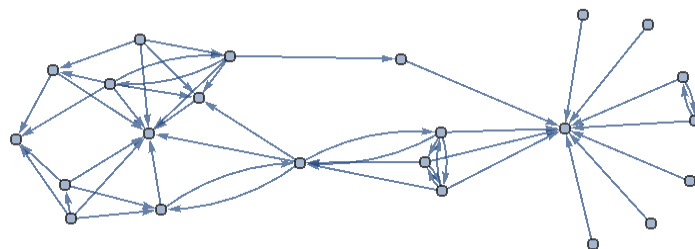
紫色子网络的网络结构如下图所示：



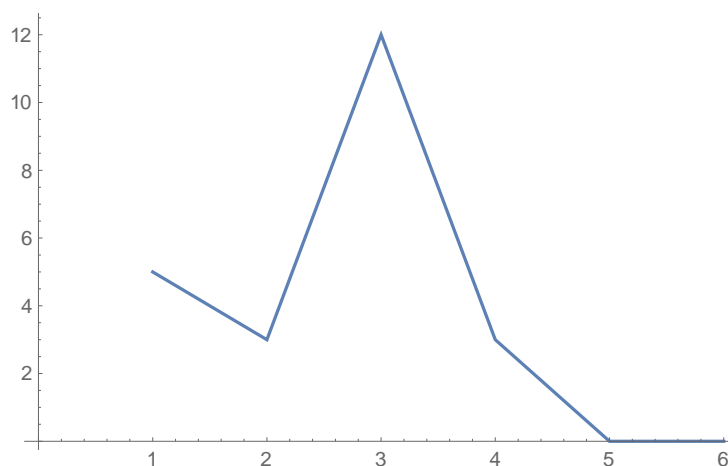
x 轴取对数坐标时，紫色网络节点度的分布如下图所示：



橙色子网络的网络结构如下图所示：



x 轴取对数坐标时，橙色网络节点度的分布如下图所示：



综合分析各个子网络的网络结构与度分布的情况，我们可以得到如下结论：

对于红色、黄色子网络而言，节点度分布在 x 轴取对数坐标时，均大致呈现出倒“V”型。各个子网络中度 $d \geq 8$ 的节点均大致服从幂律分布，而度 $d < 8$ 的节点的分布情况略有差异。

紫色子网络的节点度分布与红色、黄色子网络的节点度分布有一定的差异，但也具有类似的趋势。橙色子网络的节点度分布较为特殊，其中度较小的末梢神经元数目较多。但由于橙色子网络的规模较小，其特殊性没有影响整体网络的度分布特性。

将整体的神经网络分成四部分子网络，去除子网络之间的突触，得到的各个子网络的度分布与整体网络的度分布大致相似，这说明子网络与整体网络有着某种类似的组织结构，各个子神经网络在发育并形成突触的过程中可能遵循着某种相似的原理。

另一方面，各个子神经网络的拓扑结构并不相同。总体而言，红色网络与黄色网络的拓

扑结构较为相似,其网络核心连边密集呈网状,分布着度较大的节点,而网络边缘连边呈角形或折线形,分布着度较小的节点。我们注意到,在红色网络与黄色网络中,即使是位于边缘的度较小的节点,其度也往往在 $2 \sim 4$ 以上,很少出现度为 1 的节点,这说明红色网络与黄色网络中的多数神经元节点都可以算得上是神经中枢,出现在网络核心区的中高级神经中枢的度分布符合幂律分布,而出现在网络边缘区的中低级神经中枢的数目较少。由此可以看出,红色网络与黄色网络很可能包含了线虫的大部分中间神经元,可类比于高等动物的中枢神经系统。

与红色、黄色网络有所不同,在紫色网络中,显著存在一个度最大的节点向四周放射性地引出突触。在该核心节点周围,环绕着一系列度在 4 左右的低级神经中枢。紫色网络中存在着相当数量的度为 1 的神经元节点,我们可以把它们视为末梢神经元。

橙色神经网络的规模很小,其中存在一个核心节点和若干度在 4 左右的低级神经中枢节点。与紫色网络不同的是,在橙色网络中,与核心节点相关联的节点数目并不太多。

总体而言,与红色、黄色网络相比,紫色、橙色网络的结构具有一定的共性,它们都具有一个核心节点、若干低级神经中枢节点以及一系列末梢神经元节点。紫色网络与橙色网络有所不同的是,在紫色网络中,核心节点放射性地引出突触,与网络中多数低级神经中枢节点和末梢神经元节点建立了直接连接,而在橙色网络中,核心节点并未与大多数节点建立直接联系,而是一方面放射状连接了末梢神经元节点,一方面与其它低级神经中枢节点大致构成了环形网络。

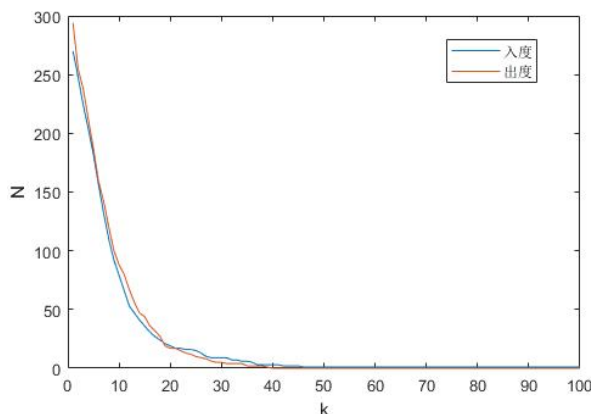
通过上述分析我们可以看出,由 Modularity Maximization 方法探测出的线虫神经网络中的子网络可能对应着现实世界中真实存在的线虫神经系统的分化、分工。从度分布、网络拓扑结构的角度分析,红色、黄色子网络可能对应着线虫神经网络中的中间神经元,发挥着类似于神经中枢的作用,而紫色、橙色子网络可能对应着线虫神经网络中的传入、传出神经元。结合现实意义判断,我们认为紫色、橙色子网络可能分别对应着线虫神经网络中的运动神经元和感觉神经元。从常识判断,运动神经元遍布全身,由高级中枢统一支配,紫色网络节点规模大,几乎各个节点都与核心节点具有连边关系的特性比较符合运动神经元网络的特点;而感觉神经元的分布可能比较分散,其功能可以分化为嗅觉、味觉、视觉等等,分别受到不同的神经中枢的调控,橙色网络节点规模小,各节点不受核心节点的统一支配的特性比较符合感觉神经元网络的特点。

综上所述,我们推断,红色、黄色子网络代表了线虫的中间神经元网络,紫色子网络代表了线虫的运动神经元网络,而橙色子网络则代表了线虫的感觉神经元网络。

神经网络的社群挖掘

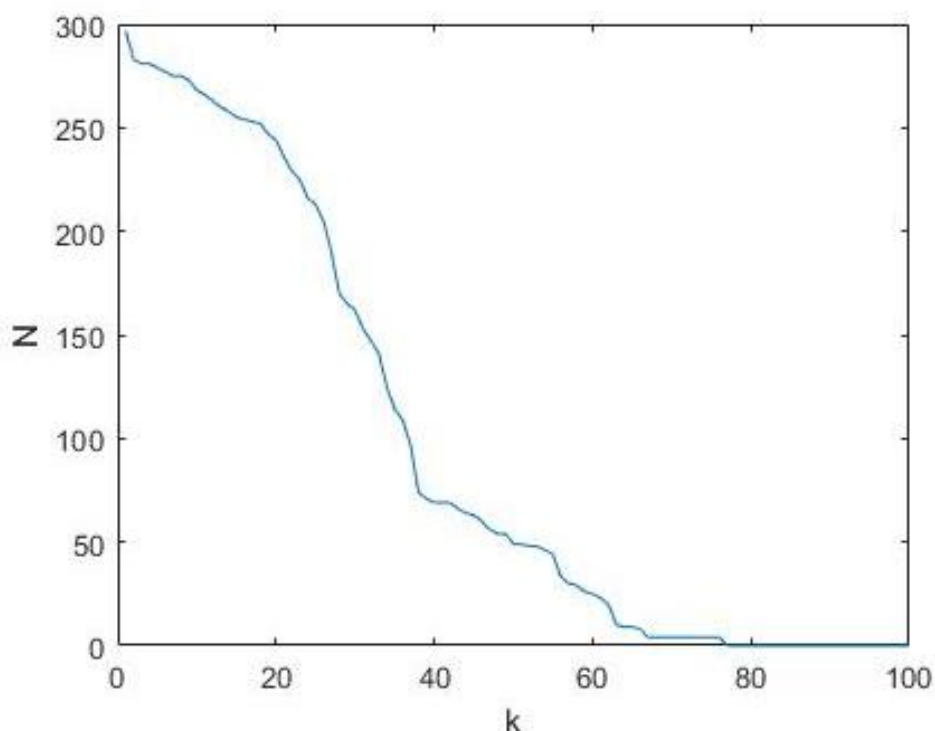
4.3 k-core 分解的结果

首先我们采用 k-core 分解算法,将图视为有向图提取关键神经元,剩余结点数目随 k 变化如图所示



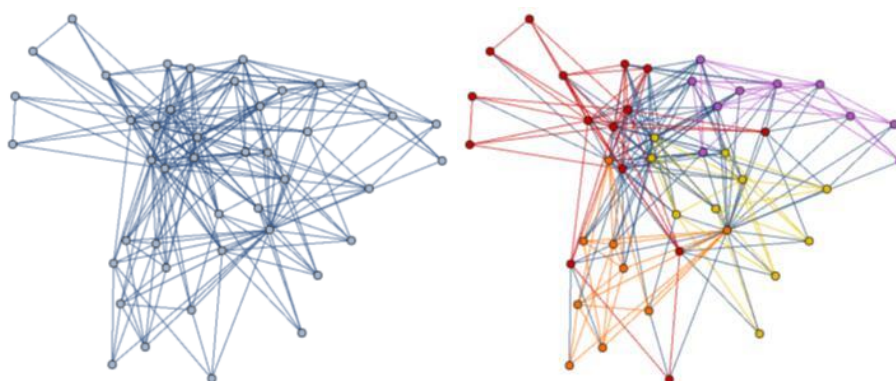
图中我们可以看出，随着 k 的变化，无论以入度为标准还是出度为标准，余下的神经节点变化规律较为相似，且连接度普遍集中在 10 以下，并不能很好的发现核心结点。

因此，我们进而将神经元之间的连接视为无向图进行处理。结果如下图所示



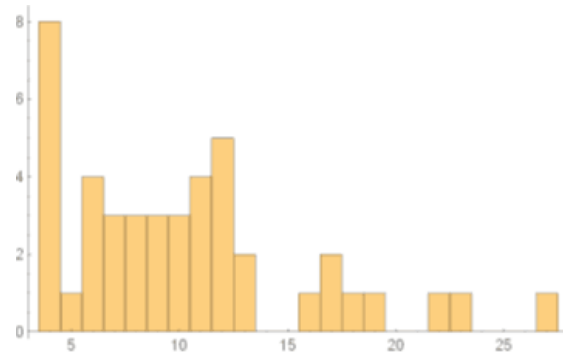
从图中，我们可以看出，当 k 取值较小时，余下结点的变化速度较快，这说明连接度较小的结点较多，且这些度较低的结点比较均匀的分布在核心周围。而当 k 达到 40 后，结点数目下降开始减慢，这说明神经元中多数的结点已经被去掉，此时余下的结点中大部分度均比较大，可以认为是比较重要的核心结点。

我们取 $k=55$ 时的情况进一步分析。 $K=55$ 时，余下的结点数目为 44。余下结点之间的连接情况及聚类结果的示意图画出如图所示。



由聚类结果的示意图可以看出，余下结点为原神经网络的骨架，且仍旧可以被分为明显不同的 4 类，这说明按照 k -core 算法去掉一部分神经元后，余下神经元组成的网络仍旧是完备的。余下神经结点之间联系普遍很紧密，印证了余下网络是核心网络。

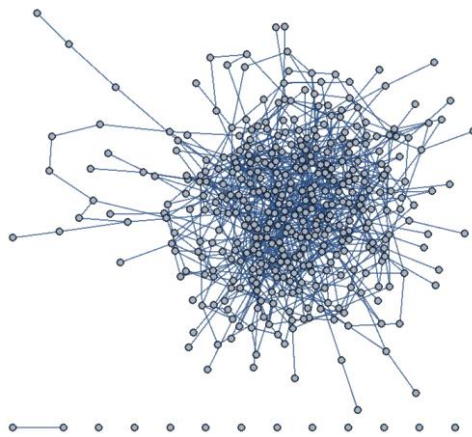
余下结点的度分布示意图如下



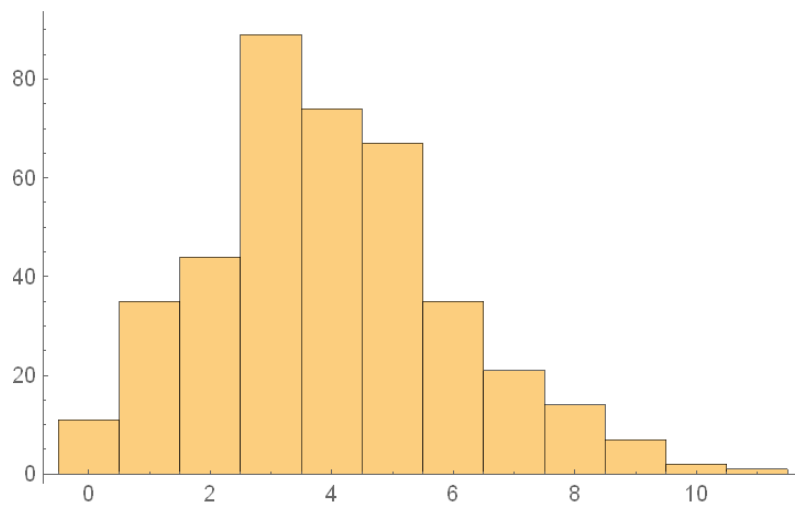
4.4 由随机连边网络进行神经重连的仿真结果分析

首先，在网络初始化阶段，我们认为初始神经网络中的神经元数目应多于成熟的神经网络中的神经元数目。在初始阶段，由于神经网络还没有受到经验的塑造，我们假设各个神经元节点之间的连接是随机而稀疏的。我们用随机连边网络来刻画初始的神经网络。

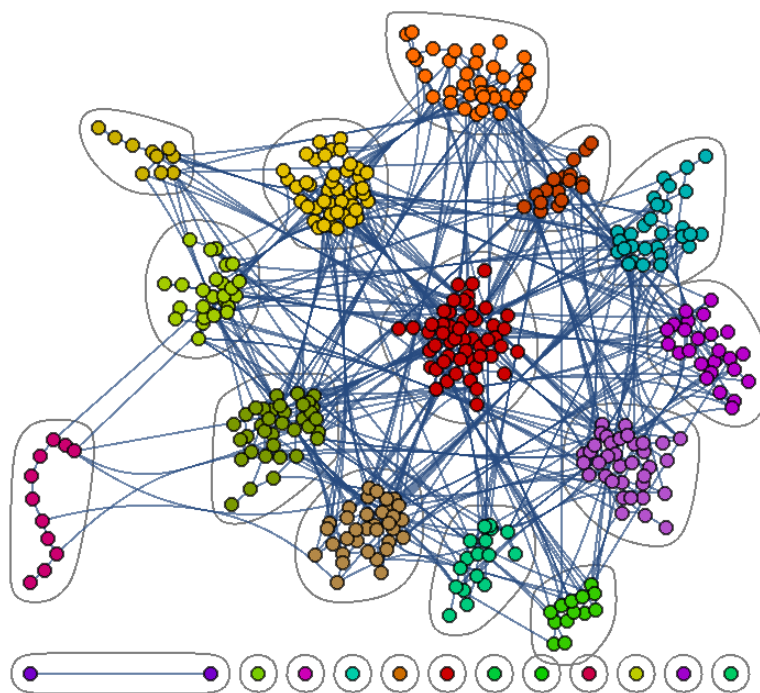
取初始神经网络中的节点数 $|V| = 400$ ，连边概率 $p = 0.01$ ，我们得到随机连边网络如下图所示：



与典型的随机连边网络相同，该网络的度分布服从泊松分布：



运用社群挖掘算法，我们得到如下结果：



从图中我们可以看出，当神经网络中的节点规模较大时，在随机性的作用下，不同节点的度出现了较大的差异。度较大的节点容易形成聚类中心，与度较小的节点一起构成子网络。作为模拟未经经验塑造的神经网络的稀疏连接的随机连边网络，我们发现，该网络在初态时已经形成了许多潜在的功能中心。如果把每个子网络视为一个超节点，则超节点之间大致可以构成一个完全图。

以下我们模拟在发育和经验的作用下，突触的产生、重连与神经元的修剪过程。

我们取迭代次数 $n = 1000$ ，并且设定突触的产生和重连发生在每个迭代步骤中。我们设定每经过 10 次迭代，有一个神经元被修剪掉。

在突触发生过程中，我们以 $(1 + d)^2$ 的相对概率选择产生新突触的神经元节点，其中 d 为神经元节点的度。

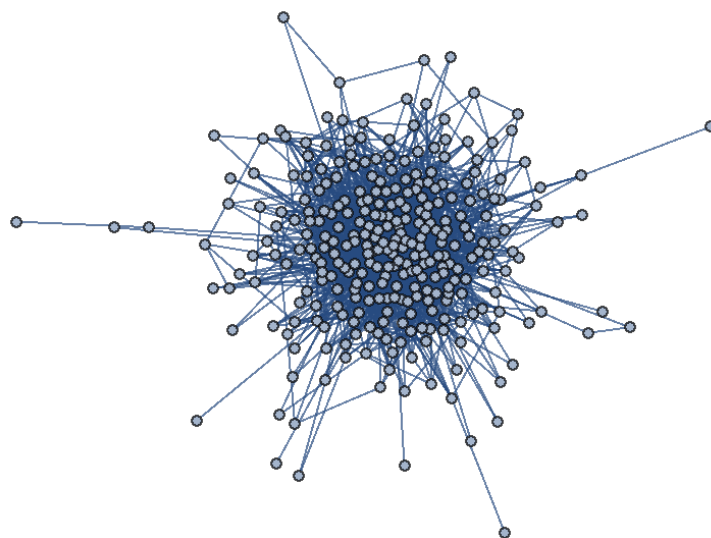
在突触的重连过程中，我们以 $(1 + d)^2$ 的相对概率选择在两个神经元 A、B 之间产生新突触，然后我们以 $(1 + d)^{-1}$ 的相对概率选择神经元 C 并切断 B、C 之间的突触连接。

在神经元的修剪过程中，我们以 $(1 + d)^{-2}$ 的相对概率选择被修剪掉的神经元。

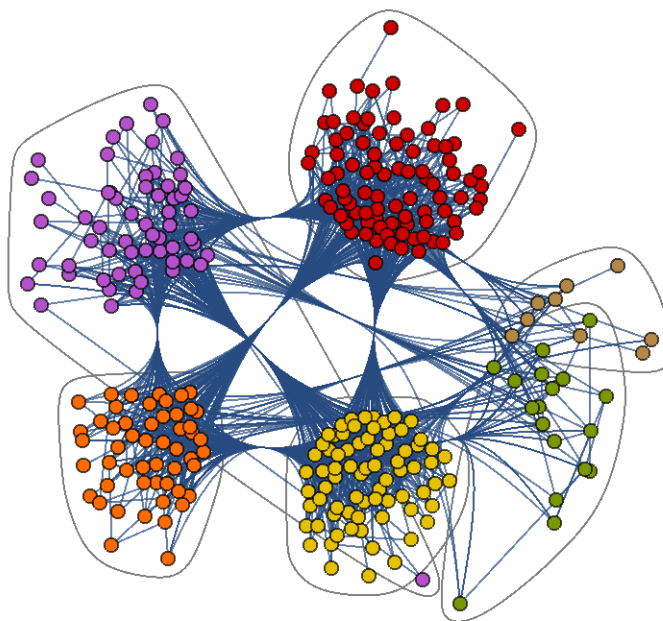
通过上述过程，我们模拟了神经系统中用进废退的突触发生、重连、修剪机制。

通过 1000 步的仿真迭代，我们得到了一个节点数 $|V| = 300$ 的网络，该网络的规模与线虫的神经网络大致相等。

该网络的结构示意图如下图所示：



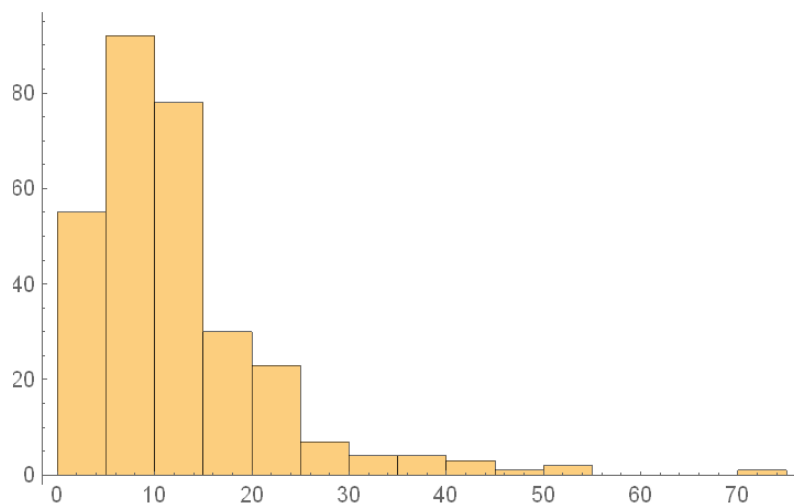
运用社群挖掘算法，我们发现该网络可以分为大约 6 个子网络：



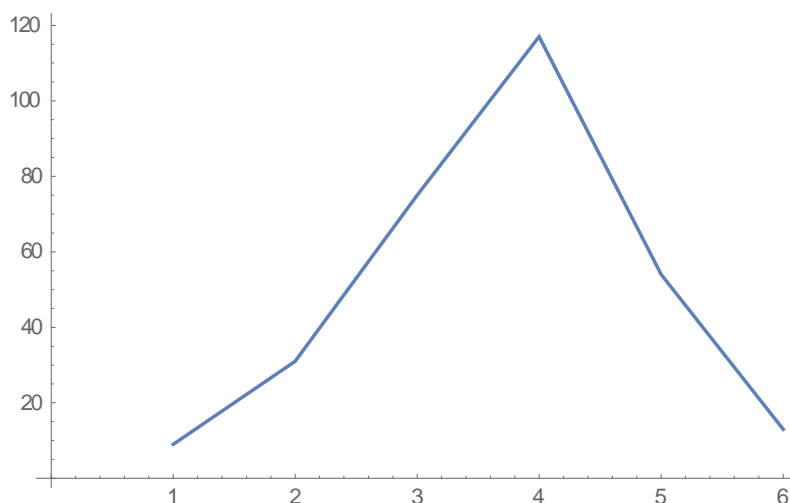
也就是说，初始的数目众多的神经功能单元在演化中会逐渐整合，形成较少的神经子网络。在仿真中，我们从随机连边网络出发，得到的最终网络中包含 6 个神经子网络，这与线虫神经网络中具有 4 个神经子网络的现象具有一定的相似性。

接下来，我们研究仿真迭代得到的网络的度分布特性。

其各节点度分布的直方图如下图所示：



可以看出，该网络的节点度分布与实际线虫神经网络的节点度分布情况仍然存在着一定的差异，但另一方面，如果 x 轴取对数坐标，则我们可以得到如下度分布曲线：

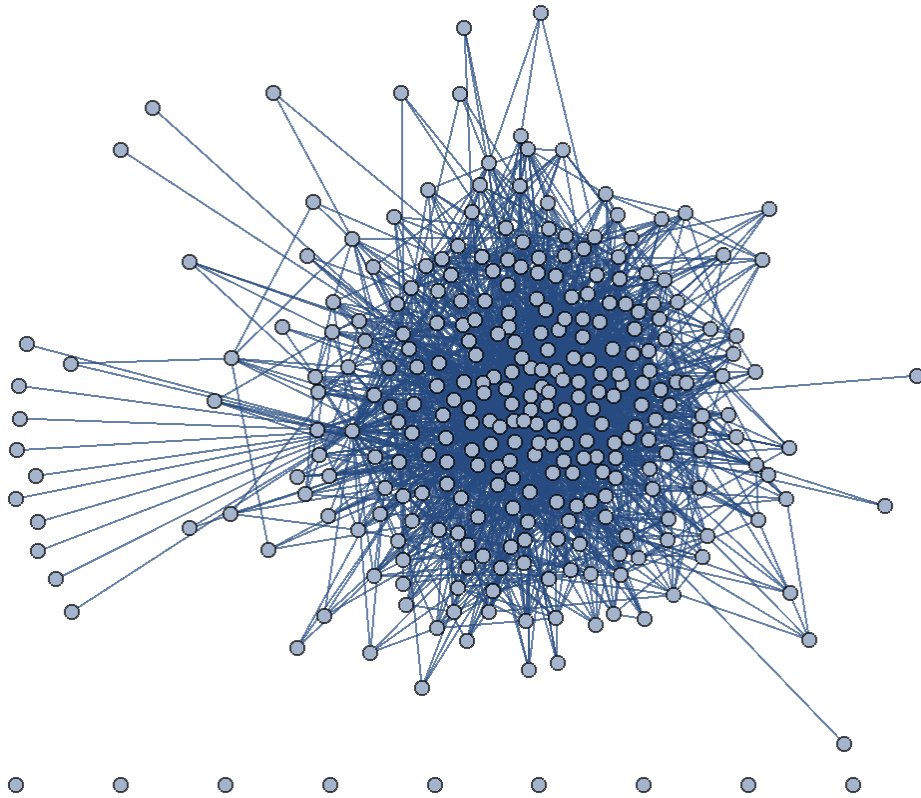


从该曲线可以看出，在我们模拟生成的神经网络中，度较大的节点的度分布基本符合幂律分布，而度较小的节点的度分布则不符合幂律分布，在 x 轴取对数坐标时，度分布曲线大致呈现倒“V”型，与实际线虫神经网络的节点度分布曲线相一致。这一实验结果在一定程度上印证了我们的假设，即突触发生与突触重连过程中的“马太效应”以及“Use it or lose it”的神经元修剪过程可能在塑造神经系统的网络结构的过程中发挥着重要的作用。

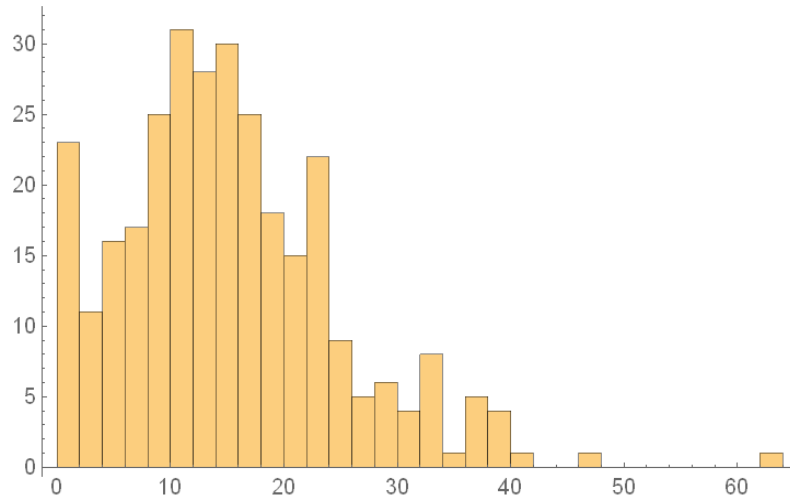
由线虫神经网络进行神经重连的仿真结果分析

我们想到的另一个问题是，现有的线虫神经网络在我们假定的突触发生、重连和神经元修剪的演化机制下，是否具有某种演化稳定性。为研究这个问题，我们从线虫的神经网络出发进行仿真模拟。

我们取迭代次数为 2600 次，并且假定成熟的神经系统中几乎不再有突触发生和神经元修剪过程。这样，我们在算法实现中，仅保留突触重连过程，则可以得到仿真结果如下：

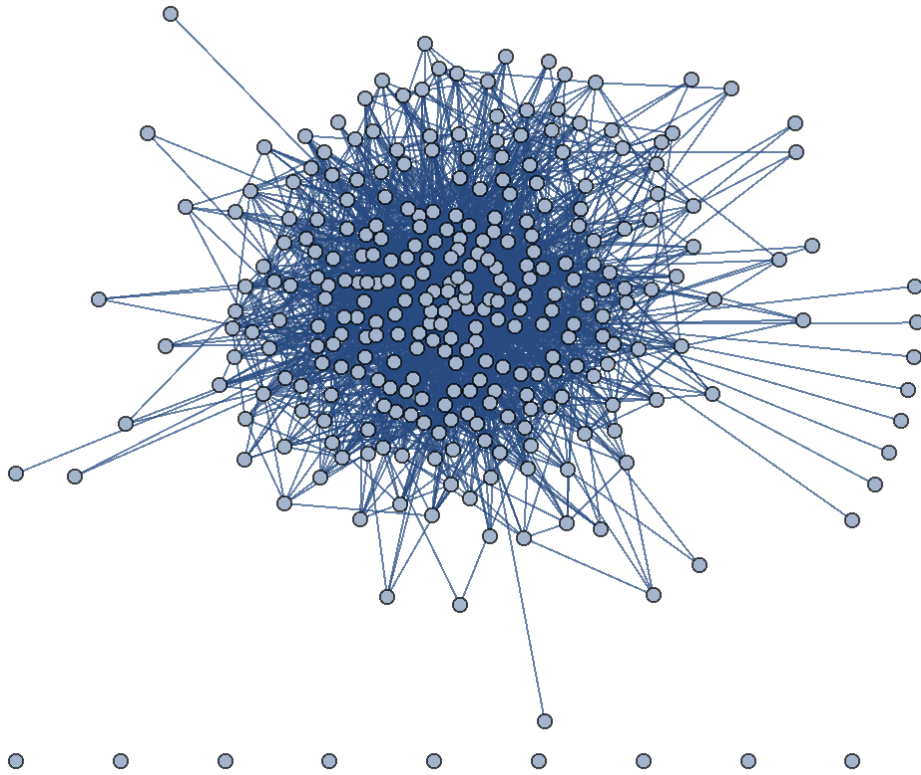


迭代得到的网络的节点度分布直方图如下图所示：

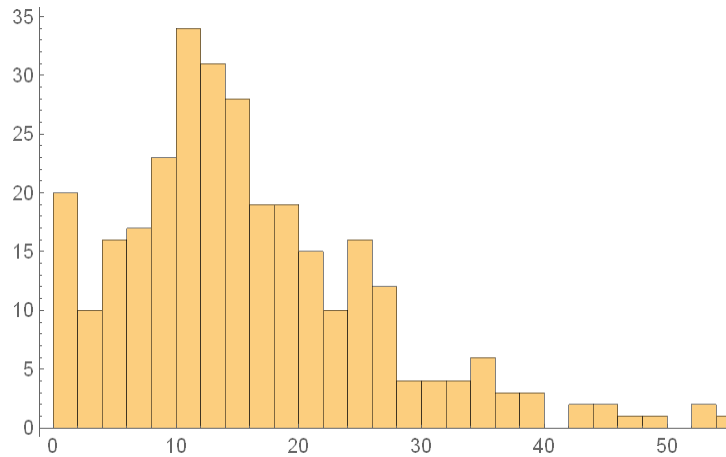


我们可以看出，经过突触重连的演化之后，神经网络的节点度分布情况变化不大，这说明线虫的神经网络在我们假定的突触重连机制之下具有一定的演化稳定性。

如果我们同时引入突触发生与突触重连机制，令每 13 次迭代发生一次突触发生过程，则得到的仿真结果如下图所示：



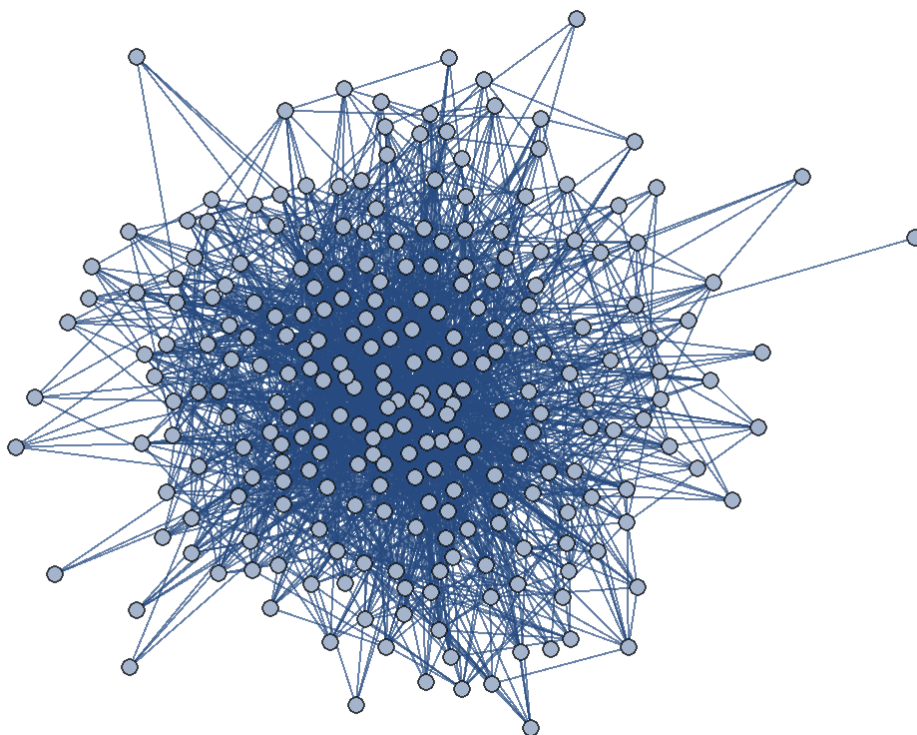
各节点的度分布的直方图如下图所示：



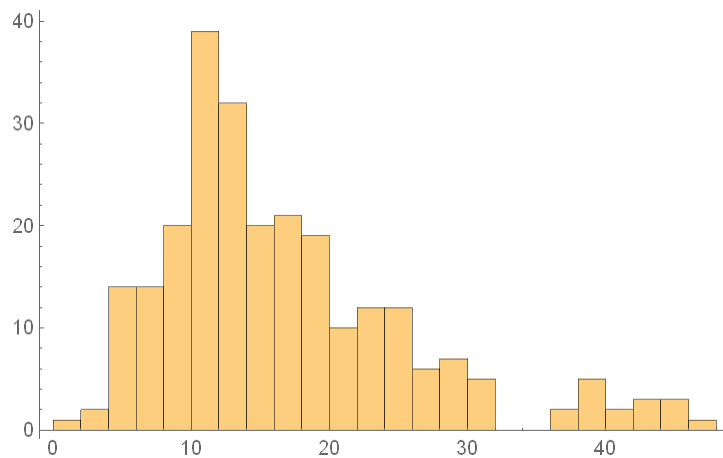
此时得到的度分布直方图与线虫原本的神经网络中的节点的度分布的直方图仍有较强的相似性。由此可见，神经网络在突触发生和突触重连两个过程的共同作用下，仍然保持着一定的演化稳定性。

由于在现实世界中，神经系统的衰老是不可避免的，因而我们引入神经元的修剪、凋亡过程。在以上参数设定的基础上，我们分别假定神经元凋亡的发生频率为每 50 次迭代/次、每 20 次迭代/次、每 10 次迭代/次，我们得到如下结果。

神经元凋亡的发生频率为每 50 次迭代/次时，得到的神经网络如下图所示：

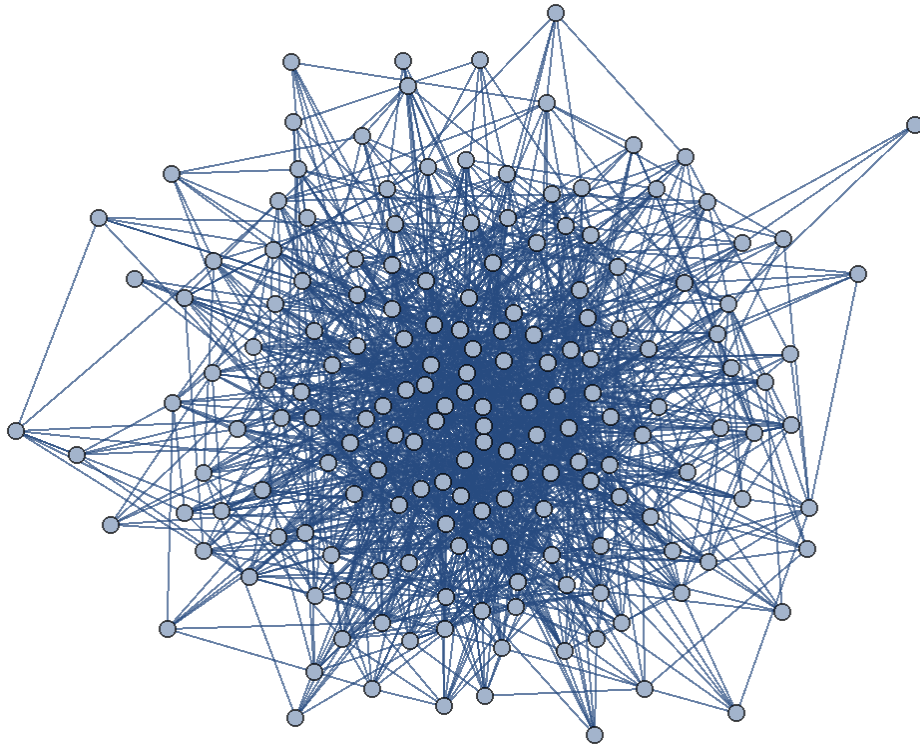


其节点度分布的直方图如下图所示：

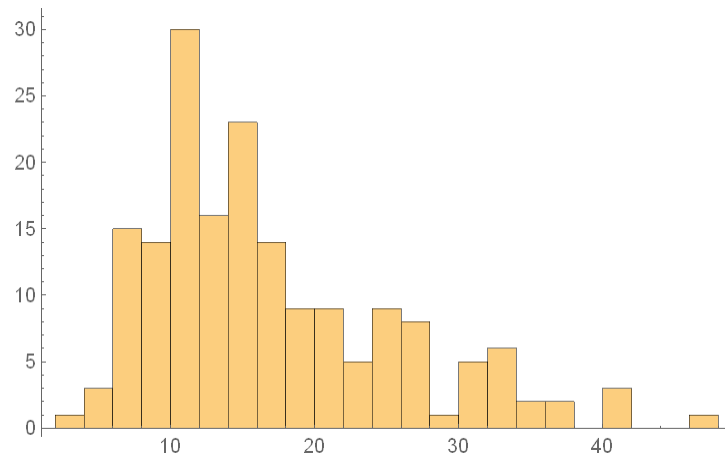


我们可以直观地看出，演化的结果是度较小的末梢神经元出现大量损失。联想到人的衰老过程中伴随着运动、感官、知觉功能的衰退，我们认为这一仿真结果具有一定的现实意义。

神经元凋亡的发生频率为每 20 次迭代/次时，得到的神经网络如下图所示：

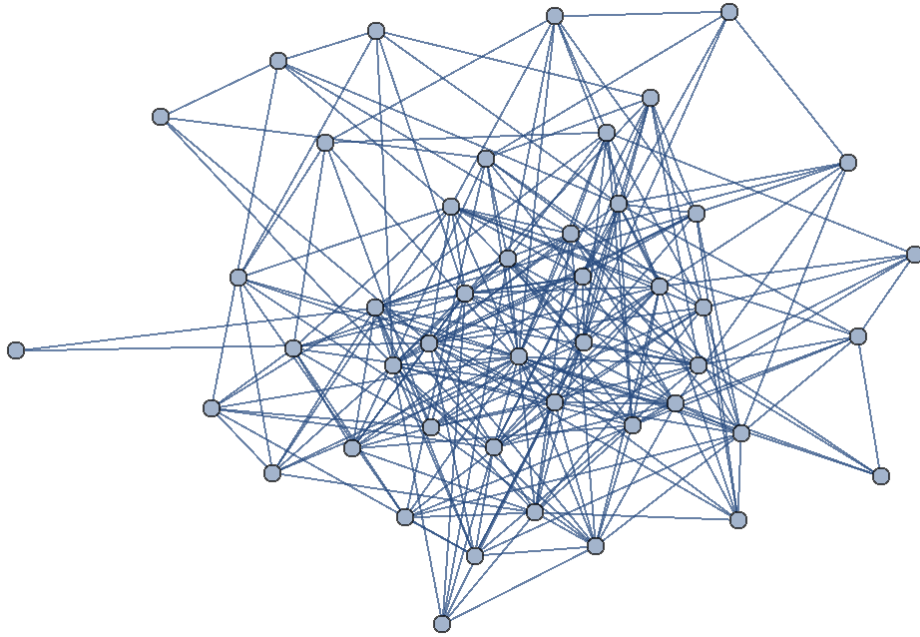


其节点度分布的直方图如下图所示：

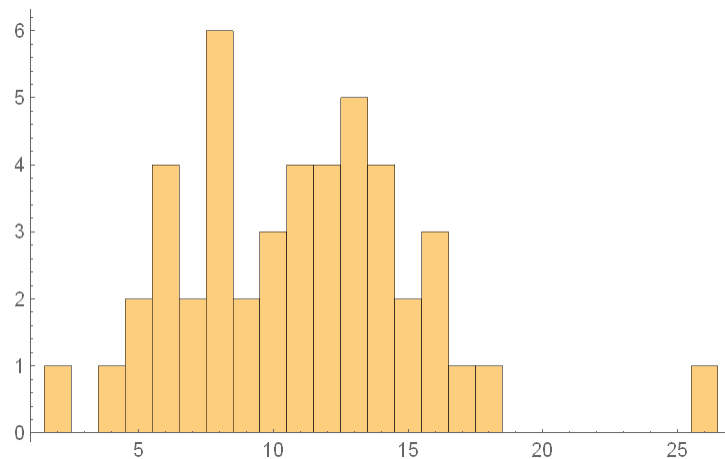


可见，神经元凋亡的频率上升到每 20 次迭代/次时，得到的结果与之前的结果比较相似，都是度较大的节点仍然大致符合幂律分布，而度较小的节点发生了很大的损失。当然，我们也可以认为在神经元凋亡的压力下，节点度分布有退化为泊松分布的压力。

当神经元的凋亡频率为每 10 次迭代/次时，我们得到的仿真结果如下：



各节点的度分布直方图如下图所示：



此时度分布的特性与原线虫神经网络中节点的度分布特性已经出现了较大的差别，这说明当神经元大量凋亡之后，原有神经网络的结构发生了改变。

当神经元的凋亡频率为每 10 次迭代/次时，经过 2600 次迭代，我们得到一个规模为 $|V| = 46$ 的神经网络。从规模上看，该网络可以类比于 K-Core decomposition 的结果。然而在 K-Core decomposition 得到的规模为 $|V'| = 44$ 的神经网络中，随着节点度的增加，节点数目大致呈现阶梯式下降的趋势，这与经过凋亡后得到的神经网络的度分布特性并不相同。这说明经过神经元的凋亡之后，核心神经网络的结构完整性已经遭到了破坏。

5. 结论

在本文中，我们指出了神经网络与随机连边网络以及交通网络、社交网络的网络结构存在差异。与度分布服从幂律分布的网络不同，神经网络中度数较大的节点数目大致服从幂律分布，而度较小的节点数目不服从幂律分布。我们指出其原因在于神经网络不具有开放性，相反地，神经网络的节点规模有缩小的趋势。

我们知道,如果允许大量新生节点加入网络,而网络节点间的产生新连接的概率服从“马太效应”,则随机网络终将演化为幂律分布式的网络。我们认为,神经网络可能是随机网络在节点数目受限甚至减少的约束条件下根据“马太效应”进行重连而得到的演化结果。

我们首先分析网络的度分布,并使用 k-core 分解算法,减少结点数目,分析神经网络的核心,并对 k=55 情况进行具体分析。我们发现对于神经网络中 k 核大于 55 的结点,结点仍旧可以被分为四大类,且连接状紧密。这初步证明,我们认为神经网络是结点数目受限减少这种假设是有道理的。

之后我们构建模型,模拟重现了神经系统从发育到成熟再到衰老消亡的过程。在发育过程中,小规模的功能模块逐渐实现整合,节点度分布从泊松分布向对数倒“V”型分布转化。在成熟期,我们验证了线虫神经系统的网络结构对于突触发生与突触重连机制具有一定的演化稳定性,这恰恰说明我们提出的突触发生与突触重连机制有着一定的现实意义。

在神经系统的衰老、凋亡过程中,我们观察到了度分布直方图形状的变化,这表明神经系统的结构完整性会受到神经元凋亡过程的破坏。

参考文献

- 【1】 Jiangying Yue *Analysis of elegans worm neural network*
- 【2】 申蛟隆 秀丽线虫感知神经网络的电路实现研究(硕士学位论文)
- 【3】 赵晴, 蒋湉湉 秀丽隐杆线虫研究综述(南京农业大学生命科学院)
- 【4】 Lav R.Varshney,Beth L.Chen etc. *Structural Properties of the Caenorhabditis elegans Neuronal Network*