

4-16-2019

New Clock-Driven Algorithm Based on Separation of Synaptic Conductance Computation

Zhijie Wang

College of Information Science and Technology, Donghua University, Shanghai 201620, China;

Peng Xia

College of Information Science and Technology, Donghua University, Shanghai 201620, China;

Han Fang

College of Information Science and Technology, Donghua University, Shanghai 201620, China;

Xiaochun Gu

College of Information Science and Technology, Donghua University, Shanghai 201620, China;

Follow this and additional works at: <https://dc-china-simulation.researchcommons.org/journal>



Part of the Artificial Intelligence and Robotics Commons, Computer Engineering Commons, Numerical Analysis and Scientific Computing Commons, Operations Research, Systems Engineering and Industrial Engineering Commons, and the Systems Science Commons

This Paper is brought to you for free and open access by Journal of System Simulation. It has been accepted for inclusion in Journal of System Simulation by an authorized editor of Journal of System Simulation.

New Clock-Driven Algorithm Based on Separation of Synaptic Conductance Computation

Abstract

Abstract: In order to reduce the computing time when simulating the biologic neural network, an efficient clock-driven algorithm based on the separation of synaptic conductance computation is presented. *It is found that the calculation of the synaptic state variables can be separated into two independent parts: one called conductance coefficient related with the pre-synaptic neuron, and the other called synaptic current. By introducing the data structure of the virtual synapse cluster to storing sequences of synaptic conductance coefficient, the former part can be calculated independently according to the spiking states of pre-synaptic neuron at each time step. When calculating the currents of all the synapses related with this pre-synaptic neuron, it is only need to calculate synaptic current by accessing the conductance coefficient from the virtual synapse cluster.* Thus, the repetition of the calculation of the synaptic conductance coefficient is reduced. Simulation results validate the algorithm proposed in this paper.

Keywords

clock-driven algorithm, synaptic conductance, synaptic current, neural network

Recommended Citation

Wang Zhijie, Peng Xia, Han Fang, Gu Xiaochun. New Clock-Driven Algorithm Based on Separation of Synaptic Conductance Computation[J]. Journal of System Simulation, 2019, 31(1): 1-7.

基于突触电导计算分离的一种新的时钟同步算法

王直杰, 彭霞, 韩芳, 顾晓春

(东华大学 信息科学与技术学院, 上海 201620)

摘要: 为降低生物神经网络仿真时间, 提出一种基于突触电导计算分离的有效时钟同步算法。发现突触的仿真计算可分解为突触电导系数和突触电流两个独立计算部分; 进一步引入“虚拟突触簇”数据结构存储突触电导系数序列, 在每个仿真步根据突触前神经元放电状况单独计算突触电导系数并以循环数组结构保存, 在计算以该神经元为突触前神经元的所有突触的突触电流时, 只需从该数据结构中获取电导系数, 从而大大减少了突触电导系数的重复计算。仿真结果表明了该算法的有效性。

关键词: 时钟同步算法; 突触电导; 突触电流; 神经网络

中图分类号: TP391.9 文献标识码: A 文章编号: 1004-731X (2019) 01-0001-07

DOI: 10.16182/j.issn1004731x.joss.17-0213

New Clock-Driven Algorithm Based on Separation of Synaptic Conductance Computation

Wang Zhijie, Peng Xia, Han Fang, Gu Xiaochun

(College of Information Science and Technology, Donghua University, Shanghai 201620, China)

Abstract: In order to reduce the computing time when simulating the biologic neural network, an efficient clock-driven algorithm based on the separation of synaptic conductance computation is presented. *It is found that the calculation of the synaptic state variables can be separated into two independent parts: one called conductance coefficient related with the pre-synaptic neuron, and the other called synaptic current. By introducing the data structure of the virtual synapse cluster to storing sequences of synaptic conductance coefficient, the former part can be calculated independently according to the spiking states of pre-synaptic neuron at each time step. When calculating the currents of all the synapses related with this pre-synaptic neuron, it is only need to calculate synaptic current by accessing the conductance coefficient from the virtual synapse cluster.* Thus, the repetition of the calculation of the synaptic conductance coefficient is reduced. Simulation results validate the algorithm proposed in this paper.

Keywords: clock-driven algorithm; synaptic conductance; synaptic current; neural network

引言

生物神经网络由神经元及其神经元之间的突触连接组成, 各神经元之间通过各类突触来传递神经信号。为了模拟和研究生物神经网络, 全球各类

计算神经科学研究项目试图通过建立各种数学模型, 通过计算机工具在各种仿真平台上对神经系统进行模拟和研究^[1-2], 从真实神经元和突触的离子动力学过程, 神经元和突触的简化计算模型、脑部各区域神经网络模型乃至整个大脑神经网络模型等各个方面探索大脑信息处理的机理本质和能力, 如 NEURON^[3-4]、GENESIS^[5]、NEST^[6]、蓝色大脑项目^[7]等。

对生物神经网络系统的模拟算法主要有两类:



收稿日期: 2017-05-09 修回日期: 2017-09-25;
基金项目: 国家自然科学基金面上项目(11572084);
作者简介: 王直杰(1969-), 男, 浙江, 博士, 教授, 研究方向为神经动力学与类脑计算; 彭霞(1982-), 女, 湖南, 博士生, 工程师, 研究方向为神经动力学与类脑计算。

<http://www.china-simulation.com>

基于时钟同步的算法(相对于本文新提出的时钟同步算法而言,下文称此类算法为传统时钟同步算法)^[1]和基于事件的异步算法^[1,8]。这两类算法各有其优缺点。传统时钟同步算法可应用于任何复杂的神经元和突触模型,适用性比较广,而基于事件异步算法只是在出现放电(spike)事件时计算整个网络动态特性,虽然计算量相对较小,但是这种算法局限于某些不太复杂的神经元和突触模型,并且算法性能与事件序列的数据结构设计有很大的关联性^[9],因此,当研究突触及神经元的复杂动态特性及复杂的信息处理机制时,譬如在任何突触上的两个放电时刻之间,随机出现网络外部输入或网络出现内在随机动态噪声等情况时^[10],一般采用传统时钟同步算法,该类算法适用于任何复杂模型,可随时将各种外部动态特征精确地加入到网络中,因此在生物神经网络模拟中可行性和适用性较强。

然而,当神经网络的神经元及突触规模达到一定数量时,如若对一个包含 N (如 10^4)个神经元的全连接生物神经网络,采用传统时钟同步算法进行仿真,在每一时间步内,包含 N (如 10^4)次神经元膜电位计算和约 N^2 (如 10^8)次突触电流计算,有时为了更好地模拟生物神经网络动态特征可能采用复杂的突触计算模型,这意味着,每一时间步的每一次突触电流计算涉及到大量的复杂表达式及计算模式的计算,整个模拟的计算量尤其是突触计算量是相当惊人的,在单处理器架构下传统时钟同步算法面临着极大的瓶颈问题,即运算时间过长。因此,降低这一算法的计算量,尤其是降低突触计算的计算量特别重要。

本文通过分析突触电导的计算过程,提出了突触电导计算分离方法,设计了“虚拟突触簇”循环数组数据结构和基于突触电导计算分离时钟同步算法,该算法的突触计算量随神经元数量线性增长,而不是平方增长,通过仿真实验结果表明,随着网络规模的增大,跟传统时钟同步算法相比,该算法有效地减少了计算量,提高了基于时钟同步算法在大规模生物神经网络模拟仿真的整体性能和

实用价值。

1 生物神经网络计算模型

实际的生物神经网络结构多种多样,也具有各种层次的神经元模型和突触模型。本文以全连接网络结构、Integrate-and-fire (IAF)神经元模型^[11]及电导型突触模型为例,阐述本文提出的基于突触特性的时钟同步算法(需要指出的是本文提出的算法适用于任何网络结构、神经元模型和突触模型)。基于 IAF 神经元模型的全连接神经网络可用动态方程(1)表示:

$$\tau \frac{dV_i(t)}{dt} = -(V_i(t) - V_L) + R \left(\sum_{j=1}^N I_{ij}^{syn}(t) + I^{ext} \right) \quad (1)$$

式中: $V_i(t)$ 是 t 时刻神经元 i 的膜电位; τ 为膜时间常数; V_L 为漏电流; R 为膜电阻; N 为神经元个数; $I_{ij}^{syn}(t)$ 是 t 时刻神经元 i 收到来自于神经元 j 的突触电流; I^{ext} 是神经元 i 收到的外部注入电流。当 V_i 到达阈值电位时,神经元 i 放出电脉冲(动作电位),膜电位恢复到静息电位 V_{reser} 。

通过欧拉 Euler 数值计算方法对公式(1)进行差分计算,设步长为 $h=\Delta t$,则神经元在时间步 $t+1$ 的膜电位 $V_i(t+1)$ 可由式(2)来计算。

$$V_i(t+1) = V_i(t) + \frac{h}{\tau} \left(-V_i(t) + V_L + R \left(\sum_{j=1}^N I_{ij}^{syn}(t) + I^{ext} \right) \right) \quad (2)$$

电导型突触模型的突触电流 $I_{ij}^{syn}(t)$ ($i \neq j$)可表示为:

$$s_{ij}(t+1) = s_{ij}(t) + (\alpha F(V_j)(1 - s_{ij}(t)) - \beta s_{ij}(t))\Delta t \quad (3)$$

$$I_{ij}^{syn}(t) = g_{ij}s_{ij}(t)(V_i - E_{syn}) \quad (4)$$

式中: $s_{ij}(t)$ 是从神经元 j 到神经元 i 的突触的离子通道门在 t 时刻的开度; α 是门的增强因子; β 是门的衰减因子; g_{ij} 表示从神经元 j 到神经元 i 连接突触的最大电导(突触的权重); $I_{ij}^{syn}(t)$ 是 t 时刻从神经元 j 到 i 的突触电流; V_j 是神经元 j 的膜电位,当神经元 j 放电产生动作电位经过突触时延 d_{ij} 到

达该突触时, $F(V_j)=1$, 否则 $F(V_j)=0$; V_i 为神经元 i 的膜电位; E_{syn} 是突触反转电位。

传统时钟同步算法是在每一时钟步, 针对每一个神经元进行计算, 主要包括两部分: 第一部分对每一神经元的每一条突触进行输入突触电流计算(式(3)和(4)), 并累加获得该神经元的总的突触输入电流; 第二部分对该神经元进行膜电位计算(式(2))。随着时钟步的推进, 实现对整个网络的仿真。

结合公式(2)~(4)可以看出, 对于 N 个神经元组成的全连接网络, 在每一时间步, 要计算 N 次神经元的膜电位和 $N \times (N-1)$ 次突触电流, 整个网络的绝大多数的计算都耗费在突触电流的计算上, 如何减少突触电流的计算量是减少整个网络计算量的关键问题。本文将从计算的角度来分析突触动力学特性, 从而提出减少突触电流计算量的新方法。

2 基于突触动力学特性的电导计算分离方法

从动态方程(3)和(4)可以看出, 连接两神经元的突触电流计算主要有两部分: 一部分是突触离子通道门开度 s_{ij} 的计算; 另一部分是突触后神经元 i 的输入电流 I_{ij}^{syn} 计算。对于以神经元 j 为突触前神经元的所有突触来说, 突触离子通道门开度 $s_{ij}(i=1,2,\dots,N)$ 的计算方式完全相同, 只不过由于实际突触时延 d_{ij} 不同, 其值 $s_{ij}(i=1,2,\dots,N)$ 在计算时序上有所不同。因此无需在每条以神经元 j 为突触前神经元的实际突触计算过程中重复计算, 而只需根据突触前神经元 j 的膜电位判断 j 是否放电, 从而根据公式(3), 计算一条这样的突触离子通道门开度, 将这个门的开度的历史信息(门的开度的时间序列)保存起来, 其它以 j 为突触前神经元的实际突触离子通道门开度只需根据不同突触的信号传递延迟(d_{ij})去该序列的相应位置去获取即可。突触后神经元 i 的输入电流 I_{ij}^{syn} 和神经元 i 的膜电位有关(式(4)), 因此需要逐条突触(即对所有的 i 需逐个计算)去计算, 但需指出的是, 式(4)的计算量并不大。因此, 依据以上的思想, 突触的计算量

将大大减少。本文依据该思想设计了一种基于突触计算特性的电导计算分离的时钟同步算法。

3 基于突触电导计算分离的时钟同步算法

基于突触电导计算分离的思想, 首先设计了一个“虚拟突触簇”的数据结构, 然后设计了基于此数据结构的新的时钟同步算法及串行程序框架, 相对于传统时钟同步算法进行了新算法的理论分析。

3.1 “虚拟突触簇”数据结构

本文针对每一个神经元 j 设置一条虚拟突触, 虚拟突触上的信号传递是零延迟, 最大电导是 1, 其离子通道门开度 s_j 被称为该虚拟突触的电导系数, 且不同时刻该电导系数的计算与神经元 j 是否放电的状态有关, 与实际突触的延迟和电导无关, 因此, 在每一时间步, 神经元 j 的虚拟突触的电导系数值可根据神经元 j 在该时间步的放电状态, 结合上一时间步的电导系数值, 通过公式(3)计算获得。随着时钟推进, 神经元 j 的虚拟突触在不同时刻的离子通道门开度将形成一条电导系数序列 $s_j(t), t = \Delta t, 2\Delta t, \dots$, 因此, 对于 N 个神经元的全连接网络, 建立了一种包含有 N 条电导系数序列的名为“虚拟突触簇”的数据结构, 每条序列对应相应神经元 $j(j=1,2,\dots,N)$ 的虚拟突触在不同时刻离子门开度。

对于网络中每条从 j 到 i 的实际突触, 记为突触 ij , 本文称之为神经元 j 的传出突触(神经元 i 的传入突触)。因此, 计算所有神经元在 t 时刻的突触电流 $I_{ij}^{syn}(t)$, (其中 $i, j=1,2,\dots,N$) 就是计算所有神经元的传入突触电流。这条实际的突触 ij 在 t 时刻的电导系数值是神经元 j 的虚拟突触在 $t-d_{ij}$ (为说明简单起见, 设 d_{ij} 为步长 h 的整数倍)时刻的电导系数值, 因此, 当需要计算任何神经元 i 在 t 时刻的传入突触电流时, 根据公式(3)、(4), 每条实际突触 ij (存在突触延迟 d_{ij})在 t 时刻的实际突触电流计算包括两部分: 第一部分是神经元 j 的虚拟突触在 $t-d_{ij}$ 时刻的电导系数 $s_j(t-d_{ij})$ (注: 虚拟突触的

最大电导为 1, 系数是 $s_j(t-d_{ij})$, 该值可直接从 j 的虚拟突触数据结构中获取; 第二部分是神经元 i 在 t 时刻的膜电位、实际突触 ij 的最大电导 g_{ij} 以及虚拟突触电导的乘积, 即: $s_j(t-d_{ij}) \times g_{ij}(V_i - E_{syn})$ 。因此, 对每条实际突触只需用获取的电导系数进行第二部分计算, 大大减少了突触计算量。

为了方便准确获取突触前神经元任一时刻的电导系数, 因数组具有定点存储的优点, 本文采用数组的数据结构来存储“虚拟突触簇”的电导系数序列。随着生物模拟时钟推进, 电导序列将不断增长, 整个网络的电导序列簇消耗的内存资源会随之增长, 当网络规模达到一定程度及仿真步数增大到一定程度时, 巨大的内存消耗会影响该算法的性能。本文通过分析突触计算特性提出了一种双循环的突触电导存储与检索的思想, 并基于此思想设计了循环数组的数据结构有效地解决了以上问题。

对于任一时刻 t 的任一实际突触 ij 的电流计算, 只需获取 $t-d_{ij}$ 时刻的虚拟突触的电导系数, 设网络中所有实际突触的最大延迟为 $D_{maxdelay}$ (为说明简单起见, 设 $D_{maxdelay}$ 为步长 h 的整数倍), 那么 $t-D_{maxdelay}$ 时刻以前的电导系数值在该实际突触的电流计算中都不会被用到, 因此, 对于每一个神经元, 只需存储最大延迟长度的电导序列值。随着模拟时钟的推进, 比 $D_{maxdelay}$ 时间更早的电导系数值将过时, 可以用最新时刻计算的电导系数值替代, 因此, 本文针对这一特点, 设计了长度为 $D_{maxdelay}$ 的循环数组的数据结构用于循环存储“虚拟突触簇”的电导系数序列, 如图 1 所示。

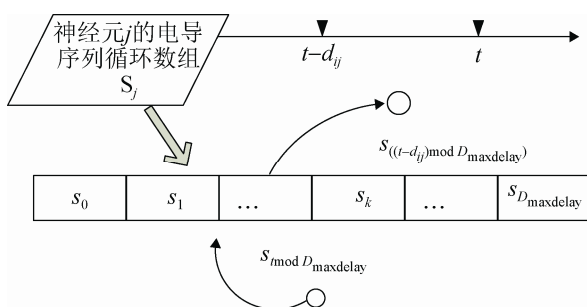


图 1 神经元 j 虚拟突触电导系数序列数据结构

Fig. 1 The data structure of the sequence of conductance coefficient of the virtual synapse of neuron j

3.2 基于突触电导计算分离时钟同步算法

在 t 时间步, 根据神经元的放电状况按公式(3)计算神经元虚拟突触的离子门开度(电导系数), 并将其存储到长度为 $D_{maxdelay}$ 的循环数组中的 $t \bmod D_{maxdelay}$ 位置。当计算 t' 时刻从神经元 j 到 i 的突触电流时, 可以通过直接取 j 数组的 $(t'-d_{ij}) \bmod D_{maxdelay}$ 位置的电导系数值。

基于突触电导计算分离的时钟同步算法仿真内核程序流程如下:

$t=0$;

while $t < t_{total}$

for 每个神经元 i

1) 计算每条以 i 为突触后神经元的突触 ij 的电流: 从 j 的循环数组 S_j 中位置 $(t-d_{ij}) \bmod D_{maxdelay}$ 获取突触 ij 的电导系数 $s_j(t-d_{ij})$, 通过公式(4)计算突触 ij 的突触电流 $I_{ij}^{syn}(t)$;

2) 计算神经元 i 的所有传入突触电流 $\sum_{j=1}^N I_{ij}^{syn}(t)$;

3) 根据公式(2)计算神经元 i 在 t 时刻的膜电位 $V_i(t)$;

4) if $(V_i(t) > V_{th})$, 重置神经元 i 的膜电位: $V_i(t) = 0$; 令 $F(V_i) = 1$, 根据公式(3)计算神经元 i 的虚拟突触在 t 时刻的电导系数 $s_i(t)$ 并存储到 i 的循环数组 S_i 中;

Else: 令 $F(V_i) = 0$, 根据公式(3)计算神经元 i 的虚拟突触在 t 时刻的电导系数 $s_i(t)$ 并存储到 i 的循环数组 S_i 中;

end if

end for 完成 t 时刻所有神经元及突触状态计算

5) $t=t+\Delta t$;

end of while

end.

基于突触电导计算分离时钟同步算法的设计框架如图 2 所示。

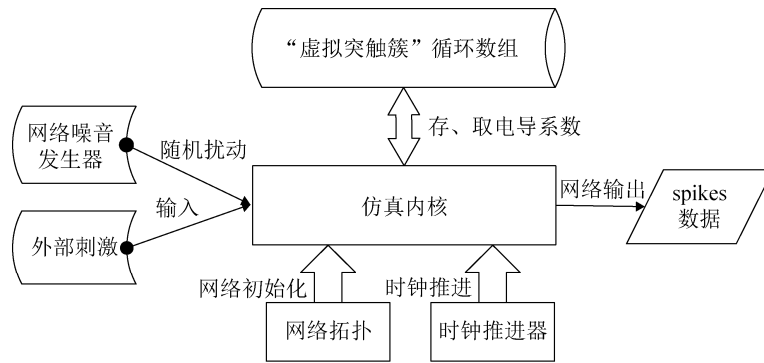


图 2 基于突触电导计算分离的时钟同步算法设计框架

Fig. 2 The framework of the clock-driven algorithm based on separation of synaptic conductance computation

(1) 初始化网络拓扑, 初始化“虚拟突触簇”循环数组数据即初始化 $t=0$ 时刻各神经元电导系数序列;

(2) 生物时钟推进, 仿真内核程序实现生物神经网络仿真模拟; 并根据外部刺激或随机产生的网络噪声对电导系数序列值进行调整;

(3) 输出网络中各神经元产生 spikes 序列数据。

3.3 新算法计算性能理论分析

基于突触特性的电导计算分离时钟同步算法相对于传统时钟同步算法主要从以下两个方面进行了算法计算性能的提高: (1) 电导系数计算次数减少: 传统时钟同步算法中突触电流计算包括突触前神经元电导系数计算和突触后神经元突触电流计算, 每一时间步电导系数计算是突触数量级次, 时间复杂度为 $O(N^2)$; 引入“虚拟突触簇”循环数组的数据结构后, 在每个时间步, 电导系数的计算从突触电流计算中分离出来, 单独在计算神经元膜电位时进行虚拟突触电导系数的计算并存入“虚拟突触簇”, 所以, 新算法只需计算神经元数量级次电导系数, 电导系数计算时间复杂度为 $O(N)$, 在计算突触后神经元突触电流时无需再计算电导系数, 直接根据实际突触延迟时间从“虚拟突触簇”中获取电导系数即可。因此电导系数计算次数得到大量减少。(2) 电导系数计算过程简化: 传统时钟同步算法需要存储所有神经元的放电序列, 任一突触在 $t-d_{ij}$ 时刻的电导系数计算需要搜索该突触前神经元的放电序列来逐一计算此时的电导系数, 这

是需要耗费较多时间的检索及计算过程; 引入“虚拟突触簇”循环数组的数据结构后, 由于虚拟突触是零延时, 不需要存储与检索神经元的放电序列, 只需根据上一时间步的电导系数及当前时间步神经元的放电状态来计算当前时间步的电导系数值并定点存储, 无需搜索神经元某一段时间的放电序列等复杂过程, 简化了电导系数的计算过程。

4 模拟与性能分析

在单机上对基于突触电导计算分离的时钟同步算法进行了生物神经网络的模拟试验, 试验测试软件平台为 Windows XP, Visual Studio 2005, C++ 语言, 机器主机频率 4.2 GHz, 内存 8 G。生物神经网络采用包含兴奋性、抑制性两类 IAF 神经元及电导突触模型的 60% 连接度的网络。该算法在不同网络规模下模拟 1 s 生物时间的运行时间见图 3。

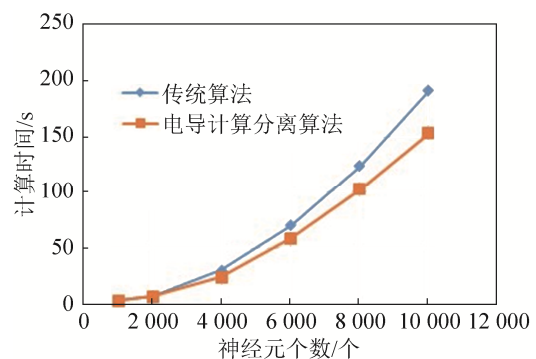


图 3 不同网络规模下的传统算法和基于电导计算分离的新算法仿真结果

Fig. 3 The simulation results of the traditional algorithm and the new algorithm based on separation of synaptic conductance computation, with different neural network scales

从图 3 可以看出,随着网络规模的扩大,基于突触特性的电导计算分离时钟同步算法提高了传统时钟同步算法的性能,具体表现为:当全连接网络规模即神经元个数大于 6 000 时,仿真 1 s 生物时间的计算时间较传统算法明显减少,新算法性能的优越性随着网络规模增大而越加明显。其原因主要来自两个方面:(1) 每一时钟步,传统算法中电导系数计算时间复杂度为 $O(N^2)$,而新算法其计算时间复杂度为 $O(N)$,电导系数计算次数明显减少;(2) 因新算法的电导系数计算采用在计算神经元膜电位时就直接根据其放电状态来计算电导系数并定点存取,无需搜索放电序列等复杂过程,简化了电导系数的计算过程,从而进一步体现了新算法计算性能优越性。

由于每一时间步的计算包括突触计算(电导系数计算和电流计算)和神经元状态计算,本文算法只对突触计算的电导系数计算进行了优化,所以从上图还可看出,随着网络规模的扩大,如 $N=10^4$ 时,基于突触电导计算分离算法较传统算法的计算性能并没有以 N^2 倍增长。当网络规模小,神经元数量少,突触数量也不大,突触计算中电导系数计算虽然简化,对整个算法的性能改善不太明显,但随着网络规模的扩大,基于突触电导计算分离算法的优势越来越大。

本文采用的是简化的电导系数计算模型,若采用稍微复杂一些的离子门开度模型^[12],如对式(3)中的 $F(V_j)$ 采用复杂的渐进计算过程,突触模型的计算量将增大,每一时间步的突触的计算量加大,通过两种时钟同步算法模拟实验表明(见图 4),基于突触电导计算分离时钟同步算法的计算量的增大并不太大,但对于传统算法,随着网络规模扩大,计算量的增大很明显,因此突触计算模型越复杂,本文提出的基于突触电导计算分离时钟同步算法的优越性越明显。

此外,在大规模生物神经网络模拟中,基于电导计算分离时钟同步算法相对传统时钟同步算法,不仅减少了突触电流的计算量,缩短了模拟时间,

而且其存储开销并没有增加(因为本文算法不需存储每条突触的电导系数)。由于分离后的电导的计算仅和突触前神经元有关,因此本文算法的另一重要的潜在优势是其降低了神经元之间突触电流计算的耦合度,从而有利于算法的并行实现,这将在今后的工作中作进一步的研究。

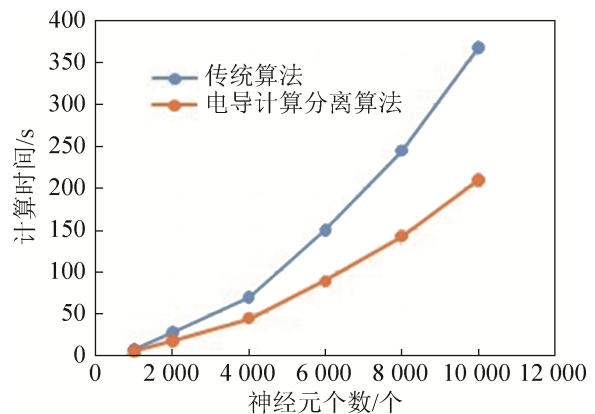


图 4 两算法仿真带复杂 $F(V_j)$ 的神经网络的实验结果
Fig. 4 The experimental results of the two algorithms for simulation of neural networks with complex $F(V_j)$

5 结论

本文基于突触的计算特性提出了一种高效的生物神经网络时钟同步算法。模拟实验及性能分析表明,与传统时钟同步算法相比,该算法在大规模生物神经网络模拟过程中,减少了突触计算量,缩短了模拟时间,提高了基于时钟同步的仿真算法在生物神经网络模拟仿真中的整体性能和实用价值。

参考文献:

- [1] Brette R. Simulation of Networks of Spiking Neurons: A Review of Tools and Strategies[J]. *ComputNeurosci* (S1877-1173), 2007, 23(3): 349-398.
- [2] Miłkowski M. Explanatory completeness and idealization in large brain simulations: a mechanistic perspective[J]. *Synthese* (S0039-7857), 2016, 193(5): 1457-1478.
- [3] Carnevale N T, Hines M L. The NEURON book [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2006.
- [4] Kim D, Paré D, Nair S S. Mechanisms contributing to the induction and storage of Pavlovian fear memories in the lateral amygdala[J]. *Learning & Memory* (S1072-0502), 2013, 20(8): 421-430.

(下转第 15 页)