

Juuso Pajasmaa

**Hermopiikkien ajasta riippuva plastisiteetti
oppimissääntönä piikittävissä neuroverkoissa**

Tietotekniikan kandidaatintutkielma

23. joulukuuta 2020

Jyväskylän yliopisto

Informaatioteknologian tiedekunta

Tekijä: Juuso Pajasmaa

Yhteystiedot: juuso.p.pajasmaa@student.jyu.fi

Ohjaaja: Tytti Saksa

Työn nimi: Hermopiikkien ajasta riippuva plastisiteetti oppimissääntönä piikittävissä neuroverkoissa

Title in English: Spike-Timing Dependent Plasticity as a Learning Rule in Spiking Neural Networks

Työ: Kandidaatintutkielma

Opintosuunta: Tietotekniikka

Sivumäärä: 24+0

Tiivistelmä: Neuronit ja niiden väliset synapsit kuvataan aivoissa tapahtuvan tietojenkäsittelyn ja laskennan peruspilareina. Tutkielmassa tutkitaan, mitä on biologisten prosessien kautta muodostuva hermopiikkien ajasta riippuva plastisiteetti (engl. *Spike-Timing Dependent Plasticity*, STDP). STDP:tä on käytetty oppimissääntönä erilaisissa piikittävissä neuroverkoissa (engl. *Spiking Neural Network*, SNN). Tutkielmassa myös perehdytään useaan erilaiseen STDP-oppimissääntöön ja vertaillaan muutamia niistä saatuja tuloksia MNIST-kuvantunnistustehtävässä.

Avainsanat: STDP, neuroverkot, SNN, piikkijono

Abstract: Neurons and the synapses between them are thought to be basic building blocks of information processing and computing in the brain. This thesis examines what is the Spike-Timing Dependent Plasticity (STDP) formed through biological processes. STDP has been used as a learning rule in different kinds of Spiking Neural Networks (SNN). The thesis takes a look on several different STDP learning rules and compares some of those results in an image recognition task using the MNIST-database.

Keywords: STDP, neural networks, SNN, Spike Train

Kuviot

- Kuvio 1. Piikittävän neuroverkon arkkitehtuuri. Neuroverkko koostuu syötetasosta ja prosessointitasosta, joka perustuu WTA-kynnysfunktioon missä herkistävät (Exc) neuronit ovat yhdistetty ehkäiseviin (Inh) neuroneihin. Tästä prosessoinnista muodostuu lateraalista inhibitiota (Guo ym. 2020). 7
- Kuvio 2. Yksinkertaisessa STDP-mallissa (punainen), kestoherkistyminen tapahtuu vain jos postsynaptinen piikki on tietyn aikaikkunan sisällä jälkeen presynaptisen piikin. Monimutkaisempaan STDP-malliin (sininen) on yhdistetty EPSP:t (Nessler ym. 2013). 11
- Kuvio 3. Plastisiteetti lokaalien muuttujien kautta: jokainen piikki osallistuu synapsijälkeen $x(t)$. Jäljen päivitys tapahtuu joko kiinteällä arvolla (yllä) tai kiinteään arvoon (alla) (Morrison, Diesmann ja Gerstner 2008). 12

Taulukot

- Taulukko 1. Tuloksia MNIST-kuvantunnistustehtävässä 14

Sisällys

1	JOHDANTO	1
2	STDP BIOLOGISENA PROSESSINA	2
	2.1 Hermosolut ja synapsit	2
	2.2 Hermopiikkien ajasta riippuva plastisiteetti	3
3	PIIKITTÄVÄ NEUROVERKKO	6
	3.1 Toimintaperiaate	6
	3.2 Rakenne	7
4	STDP-OPPIMISSÄÄNNÖN MALLINNUS SNN:SSÄ	9
	4.1 STDP-oppimissäännön mallinnus	9
	4.1.1 Yksinkertainen STDP-oppimissääntö	10
	4.1.2 Monimutkaisemmat STDP-oppimissäännöt	11
	4.2 Tuloksia MNIST-testissä	14
5	YHTEENVETO	16
	LÄHTEET	17

1 Johdanto

Tutkielmassa perehdytään hermopiikkien ajasta riippuvan plastisiteetin (engl. *Spike-Timing Dependent Plasticity*, STDP) erilaisiin toteutuksiin piikittävässä neuroverkoissa (engl. *Spiking Neural Network*, SNN). Tutkielma alkaa biologisella osuudella hermosoluista, synapseista ja STDP:sta, josta siirrytään kohti laskennallisia toteutuksia STDP-oppimissäännöstä piikittävässä neuroverkoissa. Lopussa esitetään STDP-oppimissäännöllä saavutettuja tuloksia kuvantunnistustehtävässä. Tutkielman tarkoitus on muodostaa yhteys biologisen taustan ja laskennallisten toteutusten välille. Tutkielmassa käytetään selkeyssyistä termiä hermosolu, kun tarkoitetaan biologisessa systeemissä toimivaa biologista hermosolua ja termiä neuroni, kun kyseessä on informaatiotieteissä käytetty keinotekoinen neuroni.

Hermopiikkien ajasta riippuvaa plastisiteettia käytetään oppimissääntönä piikittävässä neuroverkoissa ja se mallintaa synapsien muokkautumista. STDP on vakiintunut fysiologinen mekanismi synapsien toiminnan sääntöselvityyn (Caporale ja Dan 2008). STDP on yksi suosituimmista ohjaamattomista oppimissäännöistä biologiaan pohjaavissa neuroverkoissa (Ferré, Mamalet ja Thorpe 2018).

Keinotekoisissa neuroverkoissa (engl. *Artificial Neural Network*, ANN) neuronit kuvataan yksittäisinä liukulukuarvoina huolimatta siitä, että biologiset hermosolut käyttävät hermopiikkejä laskentaan ja informaation siirtämiseen. Pyrittäessä biologisesti uskottavampiin komponentteihin ja toiminnallisuuksiin, on piikittävä neuroverkko parempi valinta kuin keinotekoinen neuroverkko. Piikittävät neuroverkot ovat laajassa käytössä neurotieteissä, kun rakennetaan biologisesti mahdollisia malleja. Piikkeihin perustuvat toteutukset olisivat erityisen hyviä sellaisissa laitteissa, joissa tarvitaan vähäistä sähkönkulutusta ja systeemin mahdollisuutta mukautua ympäristöön (Diehl ja Cook 2015).

Tutkielman luvussa 2 käsitellään biologisia hermosoluja ja synapseja sekä hermopiikkien ajasta riippuvaa plastisiteettia biologisena prosessina. Seuraavaksi luvussa 3 perehdytään piikittävien neuroverkkojen perusteisiin. Luvussa 4 käsitellään erilaisten STDP-oppimissääntöjen mallinnusta, toteutusta ja tuloksia. Lopuksi luvussa 5 tehdään yhteenveto tutkielman oleellisista päätelmistä.

2 STDP biologisena prosessina

Tässä luvussa tutkitaan biologisella näkökulmalla hermosoluja, synaptisia yhteyksiä, synapsin kestoherkistymistä ja -ehkäistymistä ja hermopiikkien ajasta riippuvaa plastisiteettia. Näiden biologisten prosessien ymmärtäminen on oleellista myöhemmin käsiteltävän mallinnuksen näkökulmasta. Luvussa myös käsitellään sitä, kuinka nisäkkäiden hermoverkoissa tapahtuvaa toimintaa voidaan ajatella piikkien kautta määritettävänä tapahtumina.

2.1 Hermosolut ja synapsit

Hermosolu on solu, joka kommunikoi muiden hermosolujen kanssa synapsien kautta. Synapsi on hermosolujen väli, jossa tämä informaation vaihdos tapahtuu (Kalat 2015). Hermosolu kuljettaa tietoa sähköisesti ja kemiallisesti. Yksinkertaisimmat hermosolujen synapsit ovat sähköisiä, muodostuen proteiineista, jotka muodostavat jonon kanavia, jotka yhdistävät kaksi hermosolua toimien yksinkertaisena vastuksena (Sterling ja Laughlin 2015). Nämä ovat sellaisia hermosoluja ja synapseja, joita neuronit ja keinotekoiset neuroverkot yleensä mallintavat.

Hermosolulla on viejähaarakkeita eli aksoneja, ja tuojahaarakkeita eli dendriittejä (Kalat 2015). Allosteerisen säätelyn kautta hermosolussa avautuu ionikanava, joka muodostaa sähköimpulssin, jolla informaatio voidaan kuljettaa eteenpäin (Sterling ja Laughlin 2015). Allosteerinen säätely voidaan ajatella yksinkertaistettuna tässä takaisinkytkentänä. Viejä- ja tuojahaarakkeissa kulkee sähköisiä impulsseja. Hermosolu, joka lähettää informaatiota, on presynaptinen hermosolu ja synapsin toisella puolella vastaanottava hermosolu on postsynaptinen hermosolu (Kalat 2015). Aksoni siis vie informaatiota presynaptisesta hermosolusta toisen postsynaptisen hermosolun dendriitin kautta. Synapseihin kulkeutuvat impulssit voivat olla herkistäviä eli eksitoivia tai toimintaa ehkäiseviä eli inhiboivia (Feldman 2012). Eksitoiva impulssi nostaa ja inhiboiva impulssi laskee jännitettä. Kun hermosolu on normaalitilassa lepotilassa, siihen tulevat impulssit voivat eksitoida tai inhiboida jännitettä, mutta vasta kun aktivaatiopotentiaali ylittyy niin hermosolu aktivoituu, eli neuronit aktivoituu kaikki tai ei mitään periaatteella (Kalat 2015). Aktivaatiopotentiaalia kutsutaan myös piikiksi.

Yhteistä hermosoluille ja neuroneille ja täten tutkielmalle oleellista on se, että neuronit saavat informaatiota ja siirtävät sitä muihin neuroneihin (Kalat 2015).

2.2 Hermopiikkien ajasta riippuva plastisiteetti

Synapsien plastisiteetti on ollut puheenaihe jo 1950-luvulta asti, jolloin neuropsykologi Donald Hebb esitti kuuluisan lauseensa ”ne neuronit, jotka kytkeytyvät yhteen, lähettävät impulssin yhdessä”. Hebbin (1949) esittämä hermosolujen aktivoitumissääntö on yksinkertaistettuna se, että mitä useammin tietyt hermosolut aktivoituvat ja niiden väliset synapsit yhteyksineen vahvistuvat, sitä todennäköisemmin ne aktivoituvat myös seuraavalla kerralla aktivoitujen samat yhteydet (Hebb 1949).

Hermopiikkien ajasta riippuva plastisiteetti (engl. *Spike-Timing Dependent Plasticity*, STDP), on biologinen prosessi, jota tapahtuu hermosolupiireissä. STDP:hen liittyviä solumekanismeja on alettu ymmärtää paremmin (Dan ja M.-m. Poo 2004). STDP-säännön mukaista toimintaa on löydetty yli kahdestakymmenestä erityyppisistä synapseista hyönteisistä nisäkäihin, aivojuviosta aivokuoreen (Feldman 2012; Caporale ja Dan 2008). STDP on yksi monista tekijöistä, jotka säätelevät hermosoluverkkojen plastisiteettia (Feldman 2012). Plastisiteetti tarkoittaa hermoverkkojen kykyä muuttua kasvun tai uudelleenjärjestymisen kautta. Synapsien vahvuus muovautuu riippuen piikkien ajallisesta järjestyksestä. Kun presynaptinen piikki tapahtuu ennen postsynaptista piikkiä, synapsiin muodostuu pitkäaikaisempaa potentiaatiota (engl. *Long Term Potentiation*, LTP) eli kestoherkistymistä tai pitkäaikaisempaa toiminnan ehkäistymistä eli kestoehkäistymistä (engl. *Long Term Depression*, LTD) (Dan ja M.-M. Poo 2006; Bi ja Poo 1998). Useat tutkimukset ovat vahvasti vakiinnuttaneet sen, että korreloiva piikkien aktiviteetti aiheuttaa kestoherkistymistä tai kestoehkäistymistä ja tätä tapahtumaa kutsutaan STDP:ksi (Bi ja Wang 2002).

Kestoherkistyminen eksitoi seuraavia synapsiin tulevia piikkejä muodostaen uutta potentiaatiota. Tällaisesta postsynaptisesta potentiaalista käytetään usein lyhennettä EPSP eli herkitävä postsynaptinen potentiaali (engl. *excitatory postsynaptic potential*). Vastaavasti kestoehkäistyminen inhiboi seuraavia synapsiin tulevia piikkejä muodostaen uutta toiminnan ehkäistymistä. Vastaava lyhenne tälle on IPSP eli ehkäisevä postsynaptinen potentiaali (engl. *inhi-*

bitory postsynaptic potential). Mainittu pitkäaikaisuus on suhteessa piikkien ja synapsien informaationvaihtoon, joka liikkuu kymmenien millisekuntien luokassa. Yleisesti STDP:n aikaikkuna on rajattu 10–100 millisekunnin luokkaan (Feldman 2012), jonka sisällä vaihtelevia arvoja on todettu eri tutkimuksien välillä. Esimerkiksi Bi ja Poo (1998) selvittivät STDP:llä olevan myös tarkat ajalliset ikkunat kestoherkistymiselle (20 millisekuntia), kestoehkäistymiselle (20 millisekuntia) ja vaihtumisajan kestoherkistymis- ja kestoehkäistymisikkunoiden välillä olevan noin 5 millisekuntia.

Aiemmin ajateltiin tämänkaltaisen STDP-oppimissäännön olevan universaali ydinsääntö assosiaatioihin perustuvalla plastisiteetille. Nykyisin tiedetään piikkien ajanhetken lisäksi se, että plastisiteettiin vaikuttavat monet muutkin tekijät, kuten piikkien impulssitiheys ja dendriittien depolarisaatio (Feldman 2012). Depolarisaatio on lepotilassa olevan hermosolun tapahtuma, jossa hermosolun lepojännite pienenee aina yhdessä kohdassa kerrallaan. Plastisiteettiin ja synapsien muutoksiin vaikuttavat myös eri neuromodulaattorit, kuten dopamiini ja serotoniini, jotka voivat muuttaa sekä synapsien muutosten voimakkuutta että niiden suuntaa eli sitä, tapahtuuko eksitoiva vai inhiboiva muutos (Caporale ja Dan 2008). Muun muassa tämä kaikki vaikuttaa STDP-säännön erilaisiin muotoihin ja eri yhteyksissä on painotettu eri asioiden tärkeyttä.

STDP:n muodostuminen kestoherkistymisen ja -ehkäistymisen kautta on epälineaarista ja ajallisesti epäsymmetristä (Bi ja Wang 2002). Tämä epäsymmetrisyys muodostuu, koska kestoherkistyminen on voimakkampaa kuin kestoehkäistyminen ja kestoherkistyminen kumoaa kestoehkäistymisen vaikutuksen synapsissa, kun kestoherkistyminen tapahtuu ennen kestoehkäistymistä (Bi ja Wang 2002). Näin muodostuu epäsymmetrinen tilanne, eli jokaisella ajanhetkellä on keskimäärin enemmän kestoherkistyneitä synapseja kuin kestoehkäistyneitä synapseja. Tämä epäsymmetrisyys STDP:n suhteen on havaittu nisäkkäiden ja siten myös ihmisten hermostoissa (Caporale ja Dan 2008). Todisteet STDP:stä ovat ihmisen korteksissa tosin epäsuoria (Feldman 2012). Kuitenkin esimerkiksi ihmisen motoriikasta on löydetty STDP:n mukaista toimintaa (Wolters ym. 2003). Joillain aivoalueilla tilanne saattaa olla toisinpäin. Lu ym. (2007) löysivät ajan suhteen epäsymmetristä STDP:tä, eksitoivista synapseista neokorteksissa, jossa kestoehkäistyneitä synapseja oli enemmän tietyillä GABA-energisillä hermosoluilla. GABA on inhiboiva neuromodulaattori. Kuitenkin nykyisen tiedon

mukaan ensiksi mainitun mukainen epäsymmetrisyys on yleisempää. Monissa tietoteknisissä toteutuksissa käsitellään tällä tavoin epäsymmetrisiä neuroverkkoja tai pelkästään kestoherkistymisen ja potentiaation kautta muodostettuja neuroverkkoja.

3 Piikittävä neuroverkko

Tässä luvussa perehdytään piikittäviin neuroverkkoihin. Ensimmäisessä aliluvussa selvitetään, mikä on piikittävä neuroverkko ja sen toimintaperiaate. Seuraavassa aliluvussa esitetään piikittävien neuroverkkojen yleinen rakenne ja sille ominaiset funktiot.

3.1 Toimintaperiaate

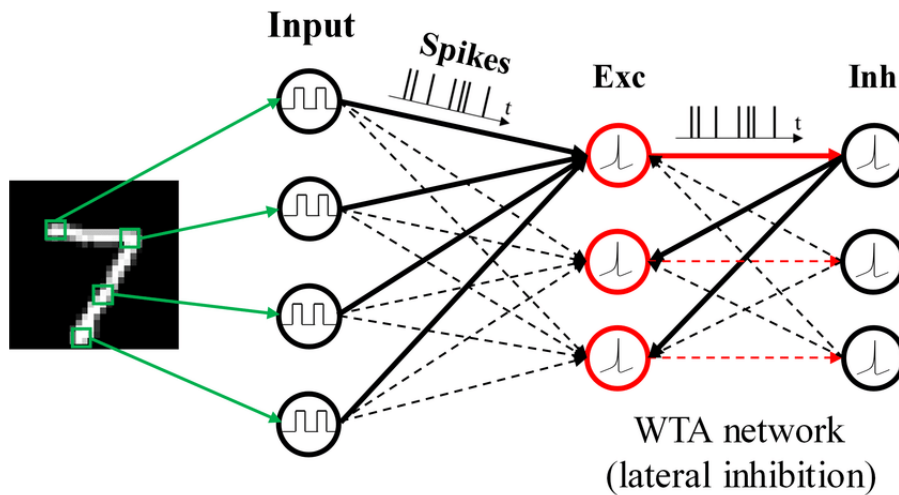
Piikittävä neuroverkko (engl. *Spiking Neural Network*, SNN), jota on kutsuttu kolmannen sukupolven aivoinspiroiduksi neuroverkoksi, on biologisesti mahdollinen neuroverkko (Maass 1997). SNN:t ottavat neuronien ja synapsien tilan lisäksi huomioon ajan. Oleellista on se, että neuronit kuljettavat informaatiota vain silloin kun aktivaatiopotentiaali ylittyy, jolloin piikki muodostuu. Neuronipiikin jännitettä kuvataan usein differentiaaliyhtälöillä (Hazan ym. 2018). Piikeistä muodostuva tapahtumakeskeinen laskenta on perustavanlaatuinen tekijä piikittävissä neuroverkoissa, mikä mahdollistaa harvan ja epätasaisen syötteen, josta seuraa pieni viive ja vähäinen sähkönkulutus (Lee, Panda ym. 2018).

SNN rakentuu kerroksista piikittäviä neuroneita, joihin syötetään piikkijonoja ja nämä kuljettavat informaatiota piikkien muodossa synapsien läpi (Lee, Panda ym. 2018). Piikkijono on jono tallennettuja aikoja, joihin neuroni ylittää aktivaatiopotentiaalin. Piikkijonoja voidaan muodostaa elektrofysiologisen datan pohjalta ja erilaisin matemaattisin menetelmin joko biologiseen dataan tai opetettavaan tehtävään liittyen. Tällainen tehtävä voisi olla esimerkiksi kuvantunnistus, jolloin kuvan pikselien arvoista muodostetaan piikkijono, kuten muun muassa (Nessler ym. 2013; Lee, Srinivasan ym. 2018). Piikkijonoja esitetään formaalisti Diracin deltafunktioiden summina (Tavanaei ym. 2019; Lee, Srinivasan ym. 2018). Erilaisia koodikirjastoja on tehty elektrofysiologisesta datasta piikkijonojen muodostamista varten, muun muassa Rossant ym. (2011) esittivät yleisen koodikirjaston, joka mahdollistaa käyttäjien määrittää ja sovittaa mielivaltaisen määrän neuroneita elektrofysiologisiin mittauksiin.

Huomattavaa on se, että nämä mallit ovat yksinkertaistettuja, keskittyen vain muutamaankin yksittäisseikkaan biologisissa neuroneissa. Kuitenkin ne kuvaavat paljon paremmin hermosolujen biologisesti uskottavia tulosteita kuin keinotekoiset neuroverkot (Maass 1997).

3.2 Rakenne

Maass (1995, 1997) esitti yksinkertaisen matemaattisen mallin piikittävälle neuroverkolle. SNN koostuu äärellisestä suunnatusta verkosta (V, E) , jossa V :n alkioit ovat piikittävät neuronit v ja E :n alkioit ovat synapsit e . Olkoon osajoukko syöteneuroneille $V_s \subseteq V$ ja ulostulo neuroneille $V_u \subseteq V$. Tällöin jokaiselle ulostuloneuronille $v_u \in V - V_s$ on olemassa kynnsfunktio. Jokaisella synapsilla $e \in E$ on vastefunktio ja painofunktio. Kynns- ja vastefunktioista kerrotaan edellä tarkemmin ja painofunktio on jokin funktio, joka muuttaa synapsien painoja, näin ollen voidaan STDP-oppimissääntöä käyttää painofunktiona.



Kuvio 1. Piikittävän neuroverkon arkkitehtuuri. Neuroverkko koostuu syötetasosta ja prosessointitasosta, joka perustuu WTA-kynnsfunktioon missä herkistävät (Exc) neuronit ovat yhdistetty ehkäiseviin (Inh) neuroneihin. Tästä prosessoinnista muodostuu lateraalista inhibitiota (Guo ym. 2020).

Kynnsfunktioita on useita erilaisia, tässä tutkielmassa käsitellään lyhyesti voittaja-vie-kaiken (engl. *winner-take-all*, WTA)-kynnsfunktioita. WTA:ssa nimensä mukaisesti se neuroni, joka aktivoituu ensimmäisenä, päivittää synaptisia painoja ja inhiboi muita lähellä olevia neuroneita (Kheradpisheh ym. 2018). Näin tärkeät ja toistuvat ominaisuudet tulevat opituiksi (Kheradpisheh ym. 2018; Gupta ja Long 2009). WTA on tutkituin kynnsfunktio piikittävien neuroverkkojen kanssa (Nessler ym. 2013) ja WTA on todettu biologisesti uskottavaksi lokaaliksi säännöksi neuronien aktivaatiolle (Gupta ja Long 2009). WTA:ta on käytetty

kynnysfunktiona monissa eri tutkimuksissa muun muassa (Nessler ym. 2013; Masquelier ja Thorpe 2007; Diehl ja Cook 2015; Kheradpisheh ym. 2018; Pfeiffer ym. 2010; Gupta ja Long 2009, 2007; Ferré, Mamalet ja Thorpe 2018). WTA aiheuttaa lateraalista inhibitiota. Lateraalinen inhibitio tarkoittaa sitä, että herkistynyt neuroni inhiboi lähellä olevia neuroneita vähentäen niiden aktivaatiota. Kuviossa 1 on esitetty yksinkertainen piikittävän neuroverkon arkkitehtuuri MNIST-kuvantunnistustehtävän ratkaisemiseen (Guo ym. 2020).

Yleisimmät vastefunktiot ovat erilaisia integroi-ja-syty (engl. *Integrate-and-Fire*, IF)-muotoisia vastefunktioita. Useissa piikittävien neuroverkkojen toteutuksissa käytetään IF-vastefunktion tapaista LIF-mallia (Diehl ja Cook 2015; Lee, Panda ym. 2018; Bellec ym. 2019; Hazan ym. 2018; Lee, Srinivasan ym. 2018; Gupta ja Long 2009, 2007; Ferré, Mamalet ja Thorpe 2018). Vuotava integroi-ja-syty-malli (engl. *Leaky Integrate-and-Fire*, LIF) on biologisesti uskottava vastefunktio SNN:lle. LIF simuloi piikittävän postsynaptisen neuronin dynamiikkaa, johon syötöneuronit lähettävät piikkejä. LIF-neuroni integroi syötteen virran aiheuttaen aktivaatiopotentiaalin kasvun, joka vuotaa pois eksponentiaalisesti ajan kuluessa. Ulostulopiikki (engl. *output spike*) muodostuu, jos potentiaali ylittää muuttuvan kynnyksen. Tällöin neuronin tila palautetaan ennalleen ja kynnystä kasvatetaan (Lee, Srinivasan ym. 2018; Tavanaei ym. 2019; Hazan ym. 2018).

4 STDP-oppimissäännön mallinnus SNN:ssä

Tässä luvussa käydään aluksi läpi kuinka STDP-oppimissääntöä mallinnetaan piikittävisissä neuroverkoissa. Piikittävän neuroverkon tarkka arkkitehtuuri ei ole oleellinen tämän luvun kannalta. STDP on ohjaamatonta oppimista, joka on sellaista oppimista, jossa ei anneta luokittelutietoja mallille. Jaetaan ohjaamattomat STDP-oppimissäännöt tässä yksinkertaiseen STDP-sääntöön ja monimutkaisempiin STDP-sääntöihin. Lopuksi vertaillaan erilaisia STDP-oppimissäännön toteutuksien tuloksia MNIST-kuvantunnistustehtävässä.

4.1 STDP-oppimissäännön mallinnus

Yleisesti tunnustettu STDP on synapsien muokkaamisen suhteen kaksisuuntaista ja järjestyksiin riippuvaista, mikä mahdollistaa synaptisen herkistymisen tasaisesti (Feldman 2012; Dan ja M.-m. Poo 2004). Usein synapsipainot normalisoidaan, jotta vältyttäisiin synaptisen herkistymisen loputtomalta kasvamiselta (Ferré, Mamalet ja Thorpe 2018). Järjestyksiin riippuvaisuus piikkien suhteen mahdollistaa erilaisien piikkijonojen oppimisen ja näin ollen erilaisien kausaliiteettien ohjelmoinnin liittyen systeemin ulkoisiin tapahtumiin (Dan ja M.-m. Poo 2004). Lisäksi STDP:lle on ominaista kapea ajallinen ikkuna oppimiseen, joka mahdollistaa systeemille mahdollisuuden valita syötteet (Dan ja M.-m. Poo 2004). Näin STDP:llä opetulla neuroverkolla on ajallista dynamiikkaa.

Synapsit vaihtavat synaptisia painoja w riippuen aikojen erotuksesta $t_{post} - t_{pre}$, jossa t_{post} riippuu postsynaptisesta neuronista ja t_{pre} riippuu presynaptisesta neuronista (Nessler, Pfeiffer ja Maass 2009). Tämä on keskeinen ydin STDP-oppimissäännöille, joista on monia eri variaatioita. Biologisesti on todettu 4:1 suhde herkistävien ja ehkäisevien synapsien välille (Diehl ja Cook 2015). Tästä johtuen monissa yksinkertaisemmissa malleissa käytetään eri määriä herkistäviä ja ehkäiseviä synapseja. Epäsymmetrisyys eksitoivien ja inhiboivien yhteyksien välillä on myös vaikuttanut siihen, että huomioidaan vain erotuksesta $t_{post} - t_{pre}$ jäävät positiiviset arvot neuroverkkojen neuroneille (Maass 2000). Yleisesti STDP:n on todettu keskittävät suuria synaptisia painotuksia neuroneille, jotka systemaattisesti aktivoituvat ajoissa, kun neuronille on toistuvasti annettu samankaltaisia syötteitä (Masquelier ja Thor-

pe 2007). Joissain toteutuksissa käytetään opetussignaalia (engl. *teaching signal*), joka on vakioarvo, auttamaan neuroverkkoa oppimaan nopeammin. Opetussignaalin käyttö ei ole biologisesti kovin realistista, joskin tietyissä tapauksissa se on tehokas keino nopeuttaa oppimista (Diehl ja Cook 2015).

4.1.1 Yksinkertainen STDP-oppimissääntö

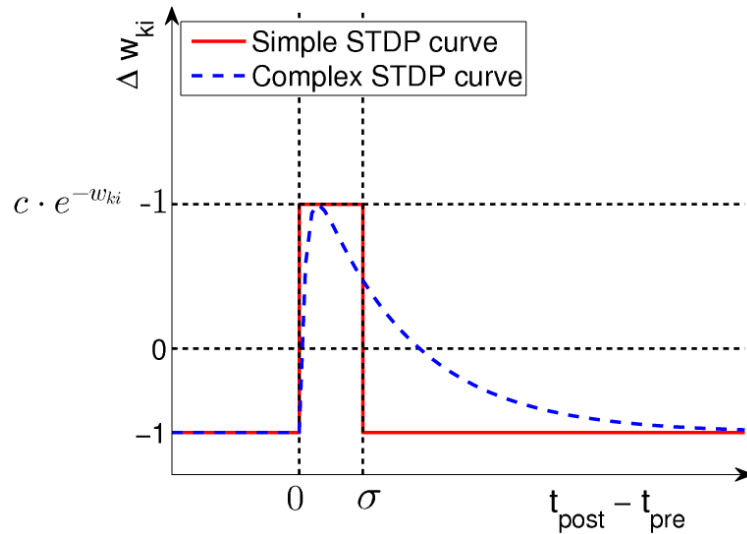
Yksinkertaisessa STDP-oppimissäännössä, otetaan huomioon vain piikkien järjestys eli erotuksen $t_{post} - t_{pre}$ etumerkki. Yksinkertaisuudesta huolimatta kaavaa on käytetty tuloksettaasti visuaalisissa tunnistustehtävissä (Masquelier ja Thorpe 2007; Kheradpisheh ym. 2018; Ferré, Mamalet ja Thorpe 2018). Yksinkertaisia STDP-oppimissääntöjä kutsutaan usein Hebbin oppimissäännöiksi, etenkin silloin kun oppimissäännössä otetaan huomioon vain kestoherkistyminen ja heikennetään ei-korreloivia syötteitä (Gupta ja Long 2009; Feldman 2012). Yksinkertainen STDP-oppimissääntö vaatii useita hermopiikkejä saavuttaakseen tuloksia.

Mainittu yksinkertainen STDP-oppimissääntö on muotoa

$$\begin{cases} \Delta w_{ij} = a^+ w_{ij}(1 - w_{ij}), & \text{jos } t_j - t_i \leq 0 \\ \Delta w_{ij} = a^- w_{ij}(1 - w_{ij}), & \text{jos } t_j - t_i > 0, \end{cases} \quad (4.1)$$

jossa i, j ovat post- ja presynaptiset neuronit ja t_i, t_j ovat vastaavien piikkien ajat, Δw_{ij} on synaptisen painon muuttujan muutos ja a^+ ja a^- ovat kaksi parametria määrittämään muutoksen määrää (Masquelier ja Thorpe 2007). Huomattavaa tälle yksinkertaiselle säännölle on se, ettei painon muutos riipu tarkasta $t_i - t_j$ arvosta, vaan pelkästään tämän vähennyslaskun etumerkistä. Tällöin vain piikkien järjestys merkitsee, ei niiden tarkat ajat.

Nessler ym. (2013) muodostivat STDP-oppimissäännön Hebbin oppimissääntönä, jossa piikkijonot muodostettiin todennäköisyyksiin perustuen. Heidän mallissaan jokainen piikki kuvattiin itsenäisenä otoksena diskreetistä todennäköisyysjakaumasta. Kuviossa 2 esitetyssä yksinkertaisessa STDP-mallissa (punainen käyrä) pitkäaikainen potentiaatio tapahtuu vain, jos postsynaptinen piikki on tietyn aikaikkunan sisällä presynaptisen piikin jälkeen (Nessler ym. 2013). Eli malli antaa yhtä ison painoarvon, tapahtui postsynaptinen piikki aivan heti presynaptisen piikin jälkeen, juuri ennen aikaikkunan loppumista tai sillä välillä.



Kuvio 2. Yksinkertaisessa STDP-mallissa (punainen), kestoherkistyminen tapahtuu vain jos postsynaptinen piikki on tietyn aikaikkunan sisällä jälkeen presynaptisen piikin. Monimutkaisempaan STDP-malliin (sininen) on yhdistetty EPSP:t (Nessler ym. 2013).

4.1.2 Monimutkaisemmat STDP-oppimissäännöt

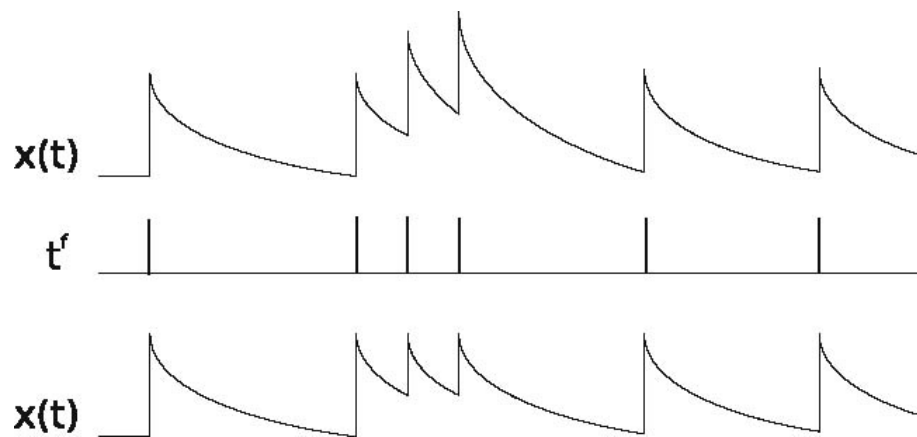
Monimutkaisemmissa STDP-oppimissäännöissä otetaan huomioon tarkat aikojen erotukset ja ne vaikuttavat siihen, kuinka voimakkaasti kestoherkistetään tai -ehkäistään. Tämän lisäksi eri toteutuksissa on otettu huomioon muun muassa lateraalinen inhibitio, homeostaattinen plastisiteetti tai kolmikkosääntö (engl. *triplet rule*) (Diehl ja Cook 2015; Morrison, Diesmann ja Gerstner 2008). Homeostaasi tarkoittaa systeemin sisällä vallitsevaa tasapainotilaa, jossa neuroverkko pyrkii takaisin alkuperäiseen tilaan, joko vuotamalla painoarvoja tai nostamalla niitä. Habenschuss, Bill ja Nessler (2012) käyttivät homeostaattista plastisiteettia WTA:n kanssa piikittävässä neuroverkossa. Kolmikkosäännössä synapsin painoarvoon vaikuttaa kolme eri piikkiä, joko kaksi kestoherkistävää ja yksi kestoehkäisevä tai yksi kestoherkistävä ja kaksi kestoehkäisevää synapsia (Morrison, Diesmann ja Gerstner 2008).

Tarkkojen aikojen erotuksen huomioon ottavan STDP-oppimissäännön kaava on seuraavanlainen

$$\Delta w = \begin{cases} Ae^{-\frac{-(t_{pre}-t_{post})}{\tau}}, & t_{pre} - t_{post} \leq 0, \quad A > 0 \\ Be^{-\frac{-(t_{pre}-t_{post})}{\tau}}, & t_{pre} - t_{post} > 0, \quad B < 0, \end{cases} \quad (4.2)$$

jossa Δw on synaptisen painon muutos, A ja B ovat vakioparametrejä oppimisasteelle, t_{pre}, t_{post} ovat pre- ja postsynaptiset neuronit ja τ on aikaikkunavakio, esimerkiksi 15 millisekuntia (Tavanaei ym. 2019). Yhtälöparin ensimmäinen yhtälö kuvaa kestoherkistymistä ja toinen yhtälö kestoehkäistymistä (Tavanaei ym. 2019). Data, josta oppimissääntö (4.2) on alunperin muodostettu, on peräisin (Dan ja M.-M. Poo 2006) tutkimuksesta.

Monet biologisesti mahdolliset mallit eivät usein skaalaudu isoille toimiville systeemeille (Diehl ja Cook 2015). Laskemisen nopeuttamiseksi voidaan laskea painoarvojen dynamiikka käyttämällä synaptisia jälkiä (engl. *traces*) (Morrison, Diesmann ja Gerstner 2008). Synaptinen jälki tarkoittaa sitä, että synaptisen painoarvon lisäksi jokainen synapsi pitää tallessa presynaptisen jäljen arvoa, joka mallintaa viimeaikaista presynaptista piikkihistoriaa. Synaptista jälkeä kasvatetaan yhdellä joka kerta, kun presynaptinen piikki tulee synapsiin, muulloin jälki heikkenee eksponentiaalisesti (Diehl ja Cook 2015).



Kuvio 3. Plastisiteetti lokaalien muuttujien kautta: jokainen piikki osallistuu synapsijälkeen $x(t)$. Jäljen päivitys tapahtuu joko kiinteällä arvolla (yllä) tai kiinteään arvoon (alla) (Morrison, Diesmann ja Gerstner 2008).

Kuviossa 3 on näytetty kaksi erilaista tapaa synaptisten jälkien käyttöön. Kummassakin on olemassa jokin kiinteä arvo, jolla tai jota kohti synapsin jälkeä päivitetään. Kuviossa t^f esittää piikkiä tietyllä hetkellä ja $x(t)$ mallintaa painofunktiota ajan hetkellä t . Ylemmässä käyrässä kiinteä arvo lisätään jälkeen, alemmassa käyrässä lisäys loppuu kun kiinteä arvo on saavutettu. Näin alemmassa käyrässä jäljen x arvo riippuu ainoastaan viimeisimmän piikin ajasta (Morrison, Diesmann ja Gerstner 2008).

Diehl ja Cook (2015) toteuttivat synaptisen jäljen vastaavalla tavalla kuin kuvion 3 alempi käyrä. Kun postsynaptinen piikki saapuu synapsiin, synaptisen painoarvon muutos Δw lasketaan presynaptisen jäljen perusteella

$$\Delta w = \eta (x_{pre} - x_{tar})(w_{max} - w)^\mu, \quad (4.3)$$

jossa η on oppimistahti, w synapsin on painoarvo, w_{max} synapsin on maksimipainoarvo, μ päättää uuden arvon riippuvuuden vanhasta painoarvosta, x_{pre} on presynaptinen painoarvo ja x_{tar} on presynaptisen jäljen kohdearvo tällä postsynaptisen piikin hetkellä. Mitä korkeampi on kohdearvo, sitä alemman arvon saa synaptinen paino. Tämä varmistaa, että presynaptiset neuronit, jotka harvoin aktivoivat postsynaptisen neuronin eristäytyvät (Diehl ja Cook 2015). Tässä laskettiin painon muutos Δw presynaptisen jäljen perusteella. Presynaptista jälkeä voidaan käyttää myös yhdessä postsynaptisen jäljen kanssa (Diehl ja Cook 2015).

Ekspontiaaalinen STDP-oppimissääntö käyttää eksponentiaalista painoarvojen riippuvuutta laskemaan painoarvojen muutosta (Diehl ja Cook 2015; Nessler ym. 2013; Querlioz ym. 2013)

$$\Delta w = \eta_{post} (x_{pre} e^{(\beta w)} - x_{tar} e^{-\beta(w_{max} - w)}), \quad (4.4)$$

jossa η_{post} on postsynaptisen synapsin oppimistahti ja β määrittää, kuinka vahvasti oppimissääntö on painoriippuvainen. Ekspontiaalisella STDP-oppimissäännöllä pyritään ottamaan huomioon kestoherkistymisen ja kestoehkäistymisen eksponentiaaalinen painoriippuvuus tai jompi kumpi näistä (Nessler ym. 2013). Tarkoituksena on huomioida eksponentiaaalinen etäisyysääntö synapsien yhteyksien vahvuudelle, joka löydettiin makakiapinoiden aivokuoren alueilta (Markov ym. 2011).

STDP-oppimissäännön voi myös toteuttaa biologisesta datasta muodostettuja malleja simuloimalla, kuten kuvion 2 monimutkainen STDP-käyrä, joka muistuttaa kokeellisesti löydettyjä STDP-käyriä (Nessler ym. 2013). Tässä tutkimuksessa käytettiin osana toteutusta yllä olevan tapaista eksponentiaalista STDP-oppimissääntöä. Nessler ym. (2013) tutkimuksessa LTP-ikkuna heikkenee ajan kuluessa. Tulos saatiin käyttämällä biologisesti todellisten alfa-motohermosolujen muotoisia EPSP:tä (Nessler ym. 2013). Alfamotohermosolut ovat tiettyjä lihassoluihin yhdistyneitä liikehermosoluja. Vastaavaa toteutustapaa on käytetty myös muissa tutkimuksissa (Nessler, Pfeiffer ja Maass 2009; Pecevski ja Maass 2016).

4.2 Tuloksia MNIST-testissä

MNIST (LeCun ym. 1998) on suorituskykytesti kuvantunnistuksessa neuroverkoille, jota on laajasti käytetty erilaisissa tutkimuksissa. MNIST on tietoaaineisto, joka sisältää 60 000 kuvan opetusjoukon ja 10 000 kuvan testausjoukon käsinkirjoitettuja kuvia numeroista 0-9 (LeCun ym. 1998). Huomattavaa on, että MNIST:llä on helppo saada hyvä luokittelutarkkuus, jos käytetään suuria määriä opetettavia neuroneita (Ferré, Mamalet ja Thorpe 2018).

Taulukossa 1 esiteltävissä tutkimuksissa (Kheradpisheh ym. 2018; Diehl ja Cook 2015; Lee, Srinivasan ym. 2018) STDP on oppimissääntönä. Tarkempi käytetty piikittävien neuroverkkojen arkkitehtuuri ei ole tässä tarpeen, tosin on huomattava, että neuroverkon arkkitehtuuri vaikuttaa merkittävästi sillä saataviin tuloksiin. Neuroverkon on tarkoitus oppia tunnistamaan kuvista numerot 0-9 ja taulukon 1 tarkkuus kuvaa tätä. Parhaimmillaan keinoneuroverkoilla on saavutettu 99.84 %:n tarkkuus MNIST-testissä reilulla 1,5 miljoonalla opetettavalla parametrilla (Byerly, Kalganova ja Dear 2020).

Arkkitehtuuri	Oppimissääntö	Tarkkuus (%)	Opetettavat parametrit
SDNN ¹	Yksinkertainen STDP	98,4	76500
Kaksikerroksinen SNN ²	Eksponentiaalinen STDP	95,0	5017600
SpiCNN ³	Eksponentiaalinen STDP	91,1	25488

Taulukko 1. Tuloksia MNIST-kvantunnistustehtävässä

Kheradpisheh ym. (2018) toteutuksessa oli käytössä syvä piikittävä neuroverkko (engl. *Spi-king Deep Neural Network*, SDNN). SDNN:llä oli useampi kerros, joista jokainen opetettiin käyttäen yksinkertaista 4.1 STDP-oppimissääntöä. Huomattavaa on, että piikkijonot on muodostettu biologisesti epäuskottavasti. Kerroksittainen arkkitehtuuri mahdollisti vähäisten opetettavien piikkien käytön, jolloin piikkejä noin 600 kuvaa kohti kaikilla kerroksilla (Kheradpisheh ym. 2018). Tämä mahdollisti vastaavasti vähäisemmän opetettavien parametrien määrän. Kuitenkin syvä, kerroksittainen rakenne piikittävällä neuroverkolla auttoi saavuttamaan korkean 98,4 %:n tarkkuuden MNIST-testissä.

1. (Kheradpisheh ym. 2018)
2. (Diehl ja Cook 2015)
3. (Lee, Srinivasan ym. 2018)

Diehl ja Cook (2015) tuloksissa mielenkiintoista on biologisesti uskottava toteutus, jolla saavutettiin 95 %:n tarkkuus MNIST-testissä. Kaksikerroksisessa piikittävässä neuroverkossa oli syöte- ja prosessointikerros ja oppimiseen käytettiin eksponentiaalista STDP-oppimissääntöä. Kynnys- ja vastefunktiona käytettiin WTA:ta ja LIF:a. Arkkitehtuuri muistuttaa kuvion 1 esimerkkiarkkitehtuuria, mutta tässä kaksikerroksisessa SNN:ssä jokainen syöte oli Poisson-jakauman mukainen piikkijono. Toteutuksessa oli käytössä paljon opetettavia parametreja, minkä on näytetty helpottavan MNIST-testiä. Toisaalta, kuten Diehl ja Cook (2015) mainitsevat, heidän toteutuksellaan on mahdollista käyttää isoja määriä neuroneita ja parametreja, mikä on yleensä ongelma piikittävän neuroverkon STDP-toteutuksissa.

Lee, Srinivasan ym. (2018) käyttivät syvää piikittävää konvoluutioneuroverkkoa (engl. *Spiking Convolutional Neural Network*, SpiCNN), jolla saavutettiin 91.1 % tarkkuus MNIST-testissä. Toteutuksen tuloksen arvoa nosti opettavien parametrien pieni määrä ja biologisesti uskottavat ratkaisut neuroverkon arkkitehtuurissa. Oppimissääntönä oli eksponentiaalinen STDP-sääntö ja neuronien vastefunktiona LIF. Syötteet olivat Poisson-jakauman mukaisia piikkijonoja.

STDP-oppimissäännön hyödyllisyydestä MNIST:in kaltaisissa luokittelu- ja tunnistustehtävissä on selkeää näyttöä. Tuloksia vertaillessa on tärkeää pitää mielessä erilaisten neuroverkkojen arkkitehtuurien erilaisuuden sekä erilaisten kynnys-, vaste- ja oppimisfunktioiden vaikutus ja piikkijonojen muodostamismalli. Vahvuutena STDP-oppimissäännölle voidaan nähdä tehokas toiminta erilaisissa piikittävissä neuroverkoissa, tapahtumakeskeisyys, riippumattomuus yhdestä tietyistä versiosta ja tietyistä muista funktioista ja biologinen uskottavuus. Heikkoutena STDP-oppimissäännölle voidaan nähdä mahdolliset skaalautuvuusongelmat ja tästä aiheutuva hidas opetus.

5 Yhteenveto

Tutkielman alussa käsiteltiin biologisesta näkökulmasta hermosoluja, synapseja ja STDP-oppimissääntöä. Sen jälkeen perehdyttiin kuinka STDP-oppimissääntö on toteutettu piikittävissä neuroverkoissa. Tutkielmassa todettiin, että STDP-oppimissäännöllä on vahva biologinen perusta. Tutkielmassa pyrittiin muodostamaan selkeä yhteys biologisen taustan ja laskennallisen toteutuksen välille. Näillä laskennallisilla toteutuksilla on yksinkertaistuksista huolimatta saavutettu biologisesti uskottavia toteutuksia.

Neuronien laskentaa voidaan yksinkertaisesti mallintaa piikkien ja piikkijonojen kautta. Tällaisessa tapahtumakeskeisessä laskennassa voidaan käyttää erimuotoisia STDP-oppimissääntöjä. Yksinkertaisessa STDP-säännössä otettiin huomioon biologisesti uskottava epäsymmetrisyys kestoherkistymisen ja -ehkäistymisen välille. Monimutkaisemmilla STDP-säännöillä päästiin biologisesti entistä uskottavampiin toteutuksiin, ottaen huomioon muun muassa tarkat piikkien väliset ajat, useammat piikit, tiettyjen hermosolujen muotoiset EPSP:t ja eksponentiaalinen etäisyysääntö. Ratkaisuna STDP:n yleisesti heikkoon skaalautuvuuskykyyn esitettiin synapsijälkien käyttöä, mikä nopeuttaa laskentaa. STDP:n vahvuuksia ovat tehokas toiminta erilaisissa piikittävissä neuroverkoissa, tapahtumakeskeisyys ja biologinen uskottavuus.

Piikkeihin perustuvilla toteutuksilla etuja ovat vähäinen sähkönkulutus, tapahtumakeskeisyys ja hyvä oppimiskyky pienellä määrällä neuroneita. Viimeaikoina tutkimus erilaisista STDP-oppimissäännön toteutuksista piikittävissä neuroverkoissa on kiihtynyt, kuten tutkimus keinoneuroverkoilla. Monia alunperin keinoneuroverkoille tehtyjä neuroverkkojen suorituskykytestejä, kuten MNIST, on rakennettu erilaisilla piikkeihin perustuvilla toteutuksilla hyvillä tuloksilla. Kuten tutkielmassa todettiin, STDP-oppimissäännöllä toteutulla piikittävällä neuroverkolla on päästy lähes samaan tarkkuuteen kuin parhaimmassa keinoneuroverkkototeutuksessa MNIST:ssä, mutta piikittävillä neuroverkoilla on MNIST-testissä vielä parannettavaa.

Lähteet

- Bellec, Guillaume, Franz Scherr, Elias Hajek, Darjan Salaj, Robert Legenstein ja Wolfgang Maass. 2019. “Biologically inspired alternatives to backpropagation through time for learning in recurrent neural nets”. *arXiv preprint arXiv:1901.09049*.
- Bi, Guo-qiang, ja Mu-ming Poo. 1998. “Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons: dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type”. *Journal of neuroscience* 18 (24): 10464–10472.
- Bi, Guo-Qiang, ja Huai-Xing Wang. 2002. “Temporal asymmetry in spike timing-dependent synaptic plasticity”. *Physiology & behavior* 77 (4-5): 551–555.
- Byerly, Adam, Tatiana Kalganova ja Ian Dear. 2020. “A branching and merging convolutional network with homogeneous filter capsules”. *arXiv preprint arXiv:2001.09136*.
- Caporale, Natalia, ja Yang Dan. 2008. “Spike timing–dependent plasticity: a Hebbian learning rule”. *Annu. Rev. Neurosci.* 31:25–46.
- Dan, Yang, ja Mu-ming Poo. 2004. “Spike timing-dependent plasticity of neural circuits”. *Neuron* 44 (1): 23–30.
- Dan, Yang, ja Mu-Ming Poo. 2006. “Spike timing-dependent plasticity: from synapse to perception”. *Physiological reviews* 86 (3): 1033–1048.
- Diehl, Peter U, ja Matthew Cook. 2015. “Unsupervised learning of digit recognition using spike-timing-dependent plasticity”. *Frontiers in computational neuroscience* 9:99.
- Feldman, Daniel E. 2012. “The spike-timing dependence of plasticity”. *Neuron* 75 (4): 556–571.
- Ferré, Paul, Franck Mamalet ja Simon J Thorpe. 2018. “Unsupervised feature learning with winner-takes-all based stdp”. *Frontiers in computational neuroscience* 12:24.
- Guo, Wenzhe, Hasan Erdem Yantır, Mohammed E Fouda, Ahmed M Eltawil ja Khaled Nabil Salama. 2020. “Towards efficient neuromorphic hardware: unsupervised adaptive neuron pruning”. *Electronics* 9 (7): 1059.

- Gupta, Ankur, ja Lyle N Long. 2007. "Character recognition using spiking neural networks". Teoksessa *2007 International Joint Conference on Neural Networks*, 53–58. IEEE.
- . 2009. "Hebbian learning with winner take all for spiking neural networks". Teoksessa *2009 International Joint Conference on Neural Networks*, 1054–1060. IEEE.
- Habenschuss, Stefan, Johannes Bill ja Bernhard Nessler. 2012. "Homeostatic plasticity in Bayesian spiking networks as Expectation Maximization with posterior constraints". *Advances in neural information processing systems* 25:773–781.
- Hazan, Hananel, Daniel J Saunders, Hassaan Khan, Devdhar Patel, Darpan T Sanghavi, Hava T Siegelmann ja Robert Kozma. 2018. "Bindsnet: A machine learning-oriented spiking neural networks library in python". *Frontiers in neuroinformatics* 12:89.
- Hebb, Donald Olding. 1949. *The organization of behavior: a neuropsychological theory*. J. Wiley; Chapman & Hall.
- Kalat, James W. 2015. *Biological psychology*. Nelson Education.
- Kheradpisheh, Saeed Reza, Mohammad Ganjtabesh, Simon J Thorpe ja Timothée Masquelier. 2018. "STDP-based spiking deep convolutional neural networks for object recognition". *Neural Networks* 99:56–67.
- LeCun, Yann, Léon Bottou, Yoshua Bengio ja Patrick Haffner. 1998. "Gradient-based learning applied to document recognition". *Proceedings of the IEEE* 86 (11): 2278–2324.
- Lee, Chankyu, Priyadarshini Panda, Gopalakrishnan Srinivasan ja Kaushik Roy. 2018. "Training deep spiking convolutional neural networks with stdp-based unsupervised pre-training followed by supervised fine-tuning". *Frontiers in neuroscience* 12:435.
- Lee, Chankyu, Gopalakrishnan Srinivasan, Priyadarshini Panda ja Kaushik Roy. 2018. "Deep spiking convolutional neural network trained with unsupervised spike-timing-dependent plasticity". *IEEE Transactions on Cognitive and Developmental Systems* 11 (3): 384–394.
- Lu, Jiang-teng, Cheng-yu Li, Jian-Ping Zhao, Mu-ming Poo ja Xiao-hui Zhang. 2007. "Spike-timing-dependent plasticity of neocortical excitatory synapses on inhibitory interneurons depends on target cell type". *Journal of Neuroscience* 27 (36): 9711–9720.

- Maass, Wolfgang. 1995. “On the computational complexity of networks of spiking neurons”. Teoksessa *Advances in Neural Information Processing Systems*, 7:183–190. MIT Press (Cambridge).
- . 1997. “Networks of spiking neurons: the third generation of neural network models”. *Neural networks* 10 (9): 1659–1671.
- . 2000. “On the computational power of winner-take-all”. *Neural computation* 12 (11): 2519–2535.
- Markov, NT, P Misery, A Falchier, C Lamy, J Vezoli, R Quilodran, MA Gariel, P Giroud, M Ercsey-Ravasz, LJ Pilaz ym. 2011. “Weight consistency specifies regularities of macaque cortical networks”. *Cerebral cortex* 21 (6): 1254–1272.
- Masquelier, Timothée, ja Simon J Thorpe. 2007. “Unsupervised learning of visual features through spike timing dependent plasticity”. *PLoS Comput Biol* 3 (2): e31.
- Morrison, Abigail, Markus Diesmann ja Wulfram Gerstner. 2008. “Phenomenological models of synaptic plasticity based on spike timing”. *Biological cybernetics* 98 (6): 459–478.
- Nessler, Bernhard, Michael Pfeiffer, Lars Buesing ja Wolfgang Maass. 2013. “Bayesian computation emerges in generic cortical microcircuits through spike-timing-dependent plasticity”. *PLoS Comput Biol* 9 (4): e1003037.
- Nessler, Bernhard, Michael Pfeiffer ja Wolfgang Maass. 2009. “STDP enables spiking neurons to detect hidden causes of their inputs”. Teoksessa *Advances in neural information processing systems*, 1357–1365.
- Pecevski, Dejan, ja Wolfgang Maass. 2016. “Learning probabilistic inference through spike-timing-dependent plasticity”. *neuro* 3 (2).
- Pfeiffer, Michael, Bernhard Nessler, Rodney J Douglas ja Wolfgang Maass. 2010. “Reward-modulated hebbian learning of decision making”. *Neural computation* 22 (6): 1399–1444.
- Querlioz, Damien, Olivier Bichler, Philippe Dollfus ja Christian Gamrat. 2013. “Immunity to device variations in a spiking neural network with memristive nanodevices”. *IEEE Transactions on Nanotechnology* 12 (3): 288–295.

Rossant, Cyrille, Dan FM Goodman, Bertrand Fontaine, Jonathan Platkiewicz, Anna K Magnusson ja Romain Brette. 2011. “Fitting neuron models to spike trains”. *Frontiers in neuroscience* 5:9.

Sterling, Peter, ja Simon Laughlin. 2015. *Principles of neural design*. MIT Press.

Tavanaei, Amirhossein, Masoud Ghodrati, Saeed Reza Kheradpisheh, Timothée Masquelier ja Anthony Maida. 2019. “Deep learning in spiking neural networks”. *Neural Networks* 111:47–63.

Wolters, Alexander, Friedhelm Sandbrink, Antje Schlottmann, Erwin Kunesch, Katja Stefan, Leonardo G Cohen, Reiner Benecke ja Joseph Classen. 2003. “A temporally asymmetric Hebbian rule governing plasticity in the human motor cortex”. *Journal of neurophysiology* 89 (5): 2339–2345.