

脑的复杂性和神经动力学

Complexity of the Brain and Neural Dynamics

郭爱克

(中国科学院生物物理研究所, 研究员 北京 100101)

陆惠民

(中国科学院生物物理研究所, 高级工程师 北京 100101)

大脑是如何工作的? 它是怎样做到迅速而可靠地了解充满未知事件的变化着的世界的呢? 这是当代最具有挑战性的科学问题之一。由于记录动物大脑神经活动的光学记录技术以及多探头测量大脑神经元产生的脑磁场等技术的进步, 使我们可以通过实验观察而不仅是推测脑内神经元群体活动的动力学模式。另一方面, 非线性科学的思潮深入到神经科学, 出现了模式生成、协同现象等处理大脑神经元群体活动的理论概念以及相应的模拟脑行为的数字与计算机手段。这些新技术与新思想的出现使得我们有可能研究脑的复杂性和神经动力学问题。如果现代神经科学的研究从本世纪 50 年代算起, 那么已经经历了 40 余年的发展。细胞生物学、分子生物学与神经科学的相互渗透和交融已使对脑所进行的分析在细胞和分子水平上达到前所未有的水平, 但是大脑是由数量极其巨大的神经元 ($\sim 10^{11}$ 数量级) 广泛连接 ($\sim 10^{15}$ 数量级的突触联系) 的多层次的非线性复杂系统, 因此不大可能期望仅仅用细胞层次甚至分子层次的知识就可以解释脑的高级功能。根据最近的研究结果, 脑的高级功能可能是涉及整个脑皮层大量神经元相互作用的整体动力学行为。这种协同现象完全不同于其构造单元(神经元)的个别行为。因此为了揭示大脑的工作原理, 开展脑的复杂性和神经动力学研究已经提到了非常迫切和重要的位置。

由于视觉对于人类和许多动物来讲是大脑最重要的感觉信息来源, 也是藉以认识大脑如何工作的“窗口”, 我们首先来看一下当前视觉信息加工研究中大家关注的一个问题。

一、视觉属性的整合问题

视觉系统处理复杂的视觉景物信息具有分布式的特点, 神经生理学、解剖学和心理学的研究发

现, 当人眼观看一幅复杂的视觉景物时, 视觉目标的不同属性(例如: 运动、视差、颜色、质地和亮度边缘等)被分离出来, 然后在脑中沿着三条独立的通路传递到脑皮层的不同部分进行分析。但最终人眼看到的是一个完整的视觉世界, 显然视觉系统具有综合多种视觉属性的能力。那么在脑皮层中对这些并行的几乎同时到达的信息是怎样进行综合的呢? 这就提出了视觉属性的整合问题。最近, 阿·卡·恩格尔(A.K. Engel)等认为: 解决整合问题(The binding problem)似乎是理解脑皮层中枢功能的关键。例如视觉景物中各种物体不同视觉属性的组合可能是图形—背景分辨和视野中场景分割的先决条件。

1. 巴洛(Barlow)的整合模型

整合问题的研究早就引起了神经科学家的兴趣, 著名的神经生理学家巴洛基于“单个神经元教义”的模型提出: 在大脑皮层的中枢存在着一种“主教细胞”(Cardinal cells), 由视觉的初级处理得到的多种信息最终汇集到这种神经元的感受野进行空间整合。其实实验证据是在猴子的脑皮层已发现了专司识别脸形的细胞。但是这种整合方式要求输入信息的位置必须精确定位, 而实际上目标在视野中的位置是任意的, 这就要求在不同位置上有许多“主教细胞”。况且在一个视野中可能有多个目标, 每个目标又有多种视觉属性, 如果靠“主教细胞”进行整合, 所需的“主教细胞”的数量就太巨大了。有人称之为出现了组合爆炸问题(Combinatorial explosion)。此外虽然发现了专司识别脸形的细胞, 但其选择性也不够明显, 称不上巴洛所想象的“主教细胞”。同时, 对视觉世界中其它许多综合模式进行选择反应的神经元迄今尚未发现。

2. 赫布(Hebb)的改进模型

另一位神经生物学家赫布提出的模型可以认为是巴洛模型的替代物。赫布认为视觉属性的整合

表达形式在视觉信息处理的初级阶段就已经形成：一个视觉目标是由一个神经元集群来表达的，这些神经元对感兴趣的一个视觉目标的不同属性进行检测，使它们的平均脉冲发放率同时提高而结合成一个集团，以此与其它神经元区分开。其遇到的主要困难是赫布模型依赖于这样一个假设，即在大脑皮层的一个特定区域内，在某一时刻只能有一个神经元集群被激活，其它神经元都受到抑制。可是自然景观常常是多个物体同时呈现在一个复杂的背景之中，所以对自然景观的处理将需要几个神经元集群的同时存在，这就给赫布模型提出了一个难题，因此此模型不能区分那些被不同的视觉目标同时激活的细胞是属于哪一个神经元集群的。

3. 马尔伯格(Malsburg)的模型

为了解决赫布模型的上述难题，马尔伯格等在提出的整合模型中增加了一个时间变量。他们提出，同一细胞集群中的神经元不仅平均脉冲发放率高于不兴奋的神经元，而且它们之间的脉冲发放是同步的，不同的细胞集群之间脉冲的发放没有同步关系。由于对脉冲的发放使用了时间编码的假设概念，使大脑皮层中能够同时存在多个兴奋的细胞集群，因而解决了巴洛和赫布模型的难题，也为视觉特征的整合提供了比较合理的可能机制。

最近格雷(Gray)与辛格(Singer)和埃克霍恩(Eckhorn)等先后报导在猫视皮层发现了刺激诱导的振荡波及同步现象，支持了马尔伯格等人的假设，引起了国际神经科学界的注视。他们的实验数据表明，由视觉刺激诱导的40Hz振荡电波，在脑皮层的17区和18区边界以及中颞区都存在，这些振荡波的特点是与视觉输入存在时间有相关性：对于空间上分离的两组神经元，如果视觉输入来自同一视觉目标，其振荡发放是同步的；当输入不属于同一目标时，两组神经元虽然仍有振荡波发放，但不同步。这种振荡电波的频率、幅度随时间而迅速变化，振荡反应的模式也不是一成不变的固有的形式。振荡的同步是一种瞬态行为：在同一视觉目标刺激诱导下，空间上分离的相关神经元的振荡波，从不同步到建立起精确的同步关系只需一个到几个振荡周期，即几十毫秒时间，随后同步又很快解除。振荡波幅度与频率的多变性反映了视觉特征在脑中的处理过程是一种涉及大量神经元的相互作用的复杂神经动力学行为。

4. 视网膜—视皮层动力学

不久前，霍·奥格门(H. Ogmen)提出的视网膜—视皮层动力学的神经理论对传统的视觉理论表示了不同的看法。他认为，事实证明：视网膜上记录到的信号是高度瞬变的、模糊的和畸变的，因而视网膜不是成像器件而可能只是一个自适应滤波器，视觉系统得到的自然界真实的清晰图象是通过视

网膜与视皮层之间动态的前馈和反馈过程在脑皮层形成的。他同时认为，脑皮层上同步的振荡波可能是这种反馈过程的副产品，在视觉信息整合中不起主导作用。他的论点进一步说明了视觉信息整合问题的复杂性以及进行神经动力学研究对于理解视觉感知机制的重要性。他的观点对传统的视觉信息加工模式提出了新的挑战。

二、大脑中的混沌——复杂系统的动力学过程

几年前神经科学界一个引人注目的发现就是脑电图可以描述为混沌。在60年代，自发脑电图的记录一直被认为是噪声，神经科学家曾错误地在这些“噪声”中寻找信号，现在知道这些“噪声”本身就是真正的信号。美国生理学家皮·拉普(P. Rapp)发现，脑电波的混沌程度可以与大脑活动水平对应起来，当一个人由放松状态进入思考状态，脑电波的混沌程度就增加。在试验时他让被试者从700起每隔7个数字倒着往回数。他认为使用7这个数字是很重要的，因为如换成10、5和2，就几乎可以自动进行，而不必去思考算术问题。徐京华最近指出，脑电图所表现的脑的功能活动是一个不稳定的混沌态，但是我们可以用复杂度来刻画其混沌吸引子，根据它们的复杂程度把不同的吸引子分开。弗里曼(Freeman)在他的著名的兔子嗅球的电生理实验中，从引出的电信号中同样发现了混沌，嗅球是大脑对气味首先作出反应的部分，他辨别出该系统可产生三种混沌的神经活动。例如：当兔子没有嗅到什么气味时，这些神经细胞产生出一种低幅、混沌的类似噪声的信号；当兔子对气味作出反应时，神经元以一种剧烈的活动作出反应，这种冲动仍然是混沌的，但它有一种特殊的空间模式：嗅球的某些部分比另一部分更活跃；当兔子再被给予同样的气味时，同样的模式又出现。由此可推测，低幅混沌的类似噪声的信号可能等价于一种“我不知道”的状态，这种混沌的兴奋能使几百万神经细胞处于一种活性“值班”状态，以便可在瞬间转入工作状态，对刺激作出反应。可以设想，如果神经元的“值班”状态变成了长期静息的不活动状态，那么它们就是死了。相反，如果混沌的“值班”退化成了一种几百万神经元一齐起反应的、有规则的、周期性的模式，其结果就是意识的短暂障碍，就象癫痫病人的轻度发作一样。所以动物与人类要保持健康，要适应周围环境的变化，大脑就需要混沌，如果大脑陷入了一种周期性的、单调乏味的动态，那么就根本不能迅速而可靠地适应变化着的环境。非线性复杂系统的特点之一正是其对刺激信号的高度应变能力。它可以在刺激信号发生的瞬间引发大系统爆发性的

响应,而刺激过后又能迅速返回原状态。

在发现大脑混沌现象的同时,又发现健康心脏的跳动也是混沌的,因此许多科学家提出,要理解大脑等生理系统,就必须理解混沌数学。混沌理论似乎对理解复杂的大脑提供了希望。这个理论的基本见解是:本质上非常简单和有组织的系统可能产生出复杂的行为。例如,如果人的大脑中几百亿神经元产生电混沌,那么也许意味着大脑的电路是以未曾想到的方式沿着较为简单的路线组织起来的。这是非线性系统动力学的研究结果给脑的研究者的启发。由于大脑的复杂性,曾使研究大脑的高级功能感到难以着手,但是由 80 年代掀起的元胞自动机(Cellular automation)的研究结果,使人们相信自然界许多复杂的结构和过程也许可归结为大量基本单元的简单相互作用,由元胞自动机的计算机模拟可以产生不少复杂的图案,有的图案象某种海洋贝壳上的复杂花纹,有的犹如复杂的雪花结晶,还有的很象动物毛皮上色素的沉积花纹。另一个类似的例子是由计算机对一个简单变量的平方加上一个常数通过反复迭代可以产生非常复杂而绚丽无比的曼德勃罗(Mandelbrot)集与朱莉娅(Julia)集的图案。非线性系统动力学行为的研究,为定量分析复杂的脑功能模式提供了解决问题的新思路与方法。

三、脑的复杂性与计算神经科学的研究方法

大脑对信息的加工既是并行的,又是分层次的,例如,关于视觉信息加工,弗里曼提出可以分为初级视觉(指外围加工)和中级视觉(指感知加工)两个阶段,它们工作在不同的层次上。初级视觉属于微观层次,神经元之间突触联系较清楚,神经元的活动相对独立,因而在细胞水平上的运作规则是比较清楚的,可以明确表达的;而在中级视觉阶段(例如视觉属性的整合属于中级视觉),神经元之间有成千上万个突触联系,联系的形式也更为复杂,因而难以用传统的微电极记录单个神经元的响应特性的方法来了解与解释其间的信息加工。

大脑又是一个典型的非线性系统,非线性的产生首先是由于神经元之间的信息传递存在耦合的延迟以及神经元存在阈值作用与饱和性质,因而其静态输入—输出特性是非线性的。由神经元的相互作用可以组成神经元集群这种功能集团,它们之间的耦合也具有非线性特点,例如脑皮层上的振荡波及同步现象就是非线性系统的动力学行为,振荡子的耦合方式、耦合产生的时间延迟的长短、耦合的 S 曲线的陡度都对非线性动力学行为产生重大影响。

大脑作为一个非线性系统,它所表现出来的行为不是组成大脑的神经元的个体行为的简单迭加,而是一种个体表现不出来的行为,因此脑的行为不能通过线性的思维方式将它们分解为单个神经元的行为,然后再由这些单元的行为进行简单的迭加来解释。但是纵观过去几十年,神经生理学确实渗透了一种线性的思维方式,例如巴洛就提出:“思维是由神经元产生的,神经元的活动就是思维。”根据他的“单个神经元教义”,认为要理解神经系统是怎样工作的,主要应着眼于理解组成此系统的各种单个细胞的功能。在这种思想的影响下,在解释大脑的信息加工机理时提出了许多功能细胞的概念,例如上面提到的“主教细胞”或称作外祖母细胞,以及指令细胞;赫布和威斯尔(Wiesel)有关视皮层的简单、复杂和超复杂细胞的概念等。进入 80 年代以来,非线性科学的思潮开始深入到神经科学,并带给这个领域以新思维,现时的理论研究也明示了从单个神经元特性来直观地推断网络宏观行为功能意义的不可能。因此当今神经科学的发展已经到了历史的转折处,其标志之一是整体性地研究复杂性,这也是现代科学发展阶段的特点,传统的化整为零、静止孤立的研究方式已经不能反映现实世界的真实面貌,在研究脑的高级功能时更显出其局限性。

近年来以研究脑的工作原理为宗旨的计算神经科学方法已经为神经科学界广泛认可。它将神经科学实验、应用数学理论建模和计算机模拟三方面研究结合起来,它的目标在于阐明神经计算的基本原理,理解神经结构如何达到其效应,探索神经结构完成何种功能,揭示由神经系统的状态所实现的表达的实质。计算神经科学的研究路线已成为 90 年代神经科学研究的一个重要趋势,它的特点是从宏观和系统的角度研究神经系统的信息处理过程,以便揭示出由大量神经元组成的功能系统——脑的工作原理,这样才能真正解释和揭示脑的高级功能。事实上对于一些大规模神经元网络简化脑模型的研究已使我们对脑的功能得到了许多真知灼见。越来越强大的计算装置的出现,使我们能够对脑功能进行更近似的模拟研究。模型与模拟研究与脑的神经生物学研究是相互促进的。模型研究可以对脑的功能结构与信息处理作出预测,而这些预测单凭直觉是办不到的。它们可以指导脑的生物学研究,而反过来,关于脑的生物学研究知识又可用于修正模型,使它们与生物的真实更趋一致。所以在生物物理学基础上,应用计算神经科学研究方法,来建立大脑神经活动的动力学描述,就是一项必不可少的紧迫的神经科学基础理论研究任务。

(责任编辑 蔡德诚)