

记忆分析模型及其 神经系统机理与应用

刘汉辉 著

记忆分析模型及其神经网络机理与应用

刘汉辉 著

 天津大学出版社
TIANJIN UNIVERSITY PRESS

内容提要

本书基于神经网络结构,首次给出非线性的记忆分析模型,具体讨论了记忆痕迹由海马临时链接向皮层长时记忆的转移机理,并演绎出神经网络结构的总体演化趋势。本书应用此分析模型并结合神经调控机制,论述了记忆的关联发展以及人的认知结构的发展模式。本书观念新颖、方法独到,澄清了多项模糊认识,明确指出了改进学习方法和优化个人知识发展的途径。

图书在版编目(CIP)数据

记忆分析模型及其神经系统机理与应用 / 刘汉辉著
--天津:天津大学出版社,2015.6
ISBN 978-7-5618-5350-4

I. ①记… II. ①刘… III. ①记忆-研究 IV.
①B842.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 151556 号

出版发行	天津大学出版社
地 址	天津市卫津路 92 号天津大学内(邮编:300072)
电 话	发行部:022-27403647
网 址	publish.tju.edu.cn
印 刷	北京京华虎彩印刷有限公司
经 销	全国各地新华书店
开 本	185mm × 260mm
印 张	11.75
字 数	293 千
版 次	2015 年 7 月第 1 版
印 次	2015 年 7 月第 1 次
定 价	55.00 元

凡购本书,如有缺页、倒页、脱页等质量问题,烦请向我社发行部门联系调换

版权所有 侵权必究

序

人类在几乎已经洞悉我们所处的世界,大到我们的地球甚至宇宙之奥秘,小至原子、质子、中子的真谛的同时,人类正在逐渐地揭开我们人类自身心理认知的神秘面纱。心理学、脑科学的研究成果和发现不断涌现,心理学正日益走近和踏入我们的生活,正在与其他科学,如工程学、管理学等,日益交互、融合,将会对工程技术和科学产生深远的影响。

然而,就目前心理学和脑科学的发展而言,其研究成果以及对现象的解释、解决问题的方法与人们的需求相比还显得不够。心理学需要从多角度、多层次研究和思考。本书采用现代系统科学的观点和方法,从物质的大脑出发,立足微观机理,思考系统整体,提出了基于神经系统工作机理和记忆分析模型。本书作者刘汉辉教授在北京航空航天大学获得工学硕士学位,在英国伦敦大学获得博士学位,长期从事民航安全理论、飞行理论和航空人为因素教学和研究工作。在多年从事飞行安全、飞行员差错和行为的研究中,对心理和认知产生了独特的认识和见解,并陆续成章付梓。本书是系列著作的第三部,是系统科学和心理学结合的产物。

工程技术的发展,特别是实验技术和测试仪器的发展,将促进心理学和神经科学的发展;反过来,心理学的进步和繁荣也将极大地反哺工程技术,飞速发展的工程心理学和人因学(human factor)就是一个心理和认知与工程结合和融合的很好的范例。感谢刘教授为人因学的发展再填新技。

孙瑞山

二〇一五年四月

目 录

第一章 绪论	(1)
第二章 记忆痕迹基本方程	(5)
一、神经通道及其强度	(5)
二、基本假设	(8)
三、基本方程	(11)
第三章 新建记忆痕迹	(17)
一、皮层记忆痕迹新建机制	(17)
二、海马记忆痕迹	(22)
三、记忆痕迹向皮层的转移	(23)
四、学习方法讨论	(36)
第四章 记忆痕迹之间的相互作用	(45)
一、干扰	(45)
二、激励	(46)
三、记忆痕迹相互作用机理	(47)
四、两通道之间的相互作用	(49)
五、动态影响	(52)
六、干扰现象讨论	(54)
第五章 神经通道的关联性	(59)
一、相互作用两通道系统的演化	(59)
二、同一事物对应神经通道的聚集性	(69)
三、关联神经通道群	(70)
四、频次效应	(72)
第六章 调控机制	(74)
一、调控神经递质	(75)
二、调控体系	(77)
三、调控神经机制	(77)
四、调控过程分析	(81)
第七章 认知体系	(103)
一、日常认知	(103)
二、科学认知	(106)
三、观念	(109)

四、需求	(110)
五、认知体系的循环发展	(111)
六、活动	(112)
七、语言(符号)	(113)
八、社会意识影响	(115)
九、学习动力	(117)
十、思维	(120)
十一、教育	(124)
十二、哲学	(126)
第八章 认知的关联发展	(128)
一、认知关联	(128)
二、关联发展	(134)
三、认知优化	(136)
第九章 认知投射自动化	(138)
一、经典条件反射	(138)
二、工具性条件反射	(140)
三、感知学习投射	(142)
四、自动投射的强化	(143)
第十章 个人认知发展和系统策略	(149)
一、个人认知发展	(149)
二、系统策略	(156)
参考文献	(176)
跋	(177)

第一章 绪论

利用数学工具进行定量分析是现代科学的典型特征。正是这一特征赋予了现代科学严谨性、确定性和预测性,数学表达的定量分析功能大大促进了技术应用,使得现代科学技术快速发展,推动现代社会取得了巨大进步。然而,与力学、物理学等现代经典科学相比,认知、心理乃至整个生命科学,由于其研究对象是基于自组织过程的复杂进化系统,系统庞大,结构复杂,状态多变,难以定量描述,因而这类科学目前仍然处于依靠实验、观察,以定性分析为主的状态。基于具体实验的定性分析客观具体,但缺乏准确性与概括性,不能反映事物的全貌,不能准确把握事物的内在规律性,不能预测事物的发展;并且这类复杂系统维度众多、高度动态,随着观测资料的累积,会导致头绪纷繁,使问题变得极其复杂。事实上,许多研究者对这种埋头于细节、“瞎子摸象”的局面已经深感不满。有人就明确地说:现代心理学还处在拉瓦锡之前“化学”、伽利略之前“物理学”的状态,尚称不上真正的现代科学。目前仅依靠实验的研究模式必须改变,应当“立足微观,研究总体”,“从下至上”与“从上到下”相结合,只有创造出新的研究范式,认知、心理等生命科学才有望被纳入真正的现代科学轨道。

诚然,生命系统通常都是自组织的进化系统,由于进化系统的高度复杂性,总体状态的动力学描述确有困难。究其原因,主要是由于生命系统,特别是高级生物的复杂层次结构。世界上的新事物都是由已有事物按特定的联系组合产生的;组合事物又成为已有事物,再组合产生更高层次的新事物;如此反复,就产生了今天见到的世间万物。现代系统科学认为,新事物具有新的由特定内在联系决定的特性,组成要素自身并不反映这些特有的联系,因而新事物的性质以组成要素为基础,但又不能由组成要素完全说明。事物组成要素之间的特定内在联系才是事物的本质;而且系统内在联系还会为组成要素设定条件,从而影响组成要素的性质;组成要素的表现反过来又会影响系统整体。如此循环往复,使得所有现实系统都处在永恒的变动之中。生命系统层次众多、结构交织,而且往往包含多种数量巨大群体的自组织,这种变动性尤为显著。经“优胜劣汰,适者生存”这一进化法则的持续选择,生命系统会朝着适应环境的方向不断进化。进化将造就越来越协同的统一整体,系统低层次的行为将越来越配合高层次的功能。这是必然的,高层次功能是生存所需,如果低层次行为与之相悖,功能就不能实现,生存能力就会降低,生命系统就会被淘汰。所以,就现在生存的生命系统而言,高层次的任何变动通常都会有低层次变化的逐级配合。层次众多,组成要素数量巨大,如果不区分层次,生命系统的任何功能行为将会表现为维度几乎无穷的动力学问题。这当然是无法操作的。

其实,工程科学处理的问题也常常是非常复杂的,系统处在几乎无限的联系之中。工程建模首先要做的就是将要研究的系统与其他系统区分开来,用“状态变量”来描述系统的

内部状态,外部影响则用“控制变量”表达。这一简化称为“隔离”。复杂的系统会有许多内部和外部因素要考虑,为了使数学分析不致过于繁杂,常常只考虑特定条件下的主要因素,忽略许多次要因素;也就是“抓主要矛盾”,即“抽象”简化。系统往往还是高度动态的,描述各种影响的系数通常都会是时间的函数,为了简化,还会“冻结”某些参数,即将那些变化相对缓慢的参数设定为常数^[1]。正是这些简化使得工程问题的定量分析得以实现。

生命系统尽管更加庞大、复杂和动态,但这并不排除对于局部环节,某个相对稳定的具体属性在特定约束条件下采用冻结、隔离与抽象等常用简化手段,建立起数学模型,定量描述其规律性。不同简化程度的“神经元模型”就是很好的范例^[2]。这种定量描述与实验观测事实、定性分析相结合,有可能相互促进,大大推进认识深化;有助于逐渐弄清系统总体的内在规律性,促进这类复杂系统科学的发展。

当然,由于问题的高度复杂性,想一蹴而就建立起生命系统学说如同工程科学那样的精确定量分析,在目前条件下还是不现实的。作为起步,模型将包含许多简化,顶多只能算得上“一级近似”,而且许多微观过程尚不清楚,模型中的参数尚没有具体数值,所以分析常常只能指出宏观变化的趋势。不过,这种“系统动力学分析”已在许多领域应用,分析所得宏观趋势可指出微观研究的方向,微观研究的结果可检验宏观趋势并积累宏观方程需要的具体数据。两者结合,即是当今学术界正大力倡导的“bottom up”和“top down”相结合,也就是东方的整体思想与西方的还原思想相结合。正如许多明智的学者所指出,此种结合乃是当今科学,特别是复杂系统科学发展的必由之路。

具体到人的大脑,粗略划分也有神经系统(包括中枢与周边两个子系统)、神经细胞、突触、分子和离子生化过程,直至基因表达等许多层次。高等脊椎动物仅中枢神经系统就有 10^{11} 神经元、 10^{14} 突触;至于分子、离子数量更是无法计数,而且特性各异、联系交织。中枢神经系统的任何认知、心理活动都会有许多神经元和突触参与,各低层次都会有相应的变化与之相对应。这样的过程,如果不区分层次根本就无法描述。

好在神经系统存在明显的系统界面。有关神经系统近一个世纪的研究发现都汇聚到一个基本事实上,那就是心理、认知主要是神经信号经突触在神经元之间传递所“涌现”的系统特性。组成神经系统的神经元靠突触联系成为一个整体,突触联系是神经系统特有的内在本质联系,正是这种本质联系赋予了神经系统表现出来的特性。低层次的对应变化通常都会反映在突触效能的变化上,低层次的影响要通过突触联系才会反映到神经系统层面来。所以,完全可以将突触联系作为界面,把神经系统层次与低层次“隔离”开来。尽管“不区分层次”,试图从底层的分子、离子和细胞活动直接说明高层次的心理、认知以及生理过程仍然是当前学界的主流,但也有许多研究者早已看到了“突触”这个关键界面,只不过由于缺乏整体思维未能将这一界面带来的简化充分利用起来。我们的记忆研究以突触界面隔离简化为前提,集中关注由突触联系所构建神经系统的总体规律性,而将突触界面以下众多层次的纷繁影响包含在反映突触效能的设定系数中。正是这一简化,使得仿照工程科学的方法构建记忆的分析模型成为可能。

记忆是心理在时间上的延续。一切认知、心理和活动都以记忆为基础,“不记则思不

起”。正如谢切诺夫所指出的,“记忆是智慧发展的奠基石”(《谢切诺夫选集》,人民卫生出版社,1957年版)。由于其极端重要性,人类自古以来就十分重视对记忆的研究。然而,以往对记忆的研究着眼于现象、不区分层次,将内在机理不同的多个过程混为一谈,导致了极其困难的局面。时至今日,尽管积累了大量的观察资料,特别是近几十年对突触 LTP(Long-Term Potentiation,长时程增强)和 LTD(Long-Term Depression,长时程减弱)的研究,更是被普遍认为揭示了记忆的微观基础;但在宏观层面上,记忆是怎样储存和提取的却至今没有一个明确的说法。

纵观当今记忆研究的主要问题,存在以下两种偏向。第一,重视微观细节,忽视总体联系。国内外现有关于记忆的绝大多数研究都聚焦于细胞、突触、生化过程乃至基因层次的具体细节,这些研究积累了大量微观层次的观测,为总体研究奠定了基础,无疑是必要的且意义重大的。但低层次研究展现的是所研究层次的本质联系和规律性。虽然由进化过程产生的协同性,使得这些低层次的表现与神经系统行为存在某种相关性,但这些局部研究不能反映神经系统层次的特有内在联系和规律性,因而不能充分说明像记忆这样的神经系统的宏观属性。第二,计算机定式思维。现代数字计算技术取得了巨大成功,生命科学领域的研究者也都熟悉计算机编程。这就导致了思维的倾向性,或者说思维定式,即使是认知科学研究者也逃不脱这种定式的影响。仿计算机模式的“工作记忆”理论,尽管并没有得到充分的神经系统机理支持,却得到了广泛认可,特别是人机工程学领域研究者的普遍采用,使其很快在全世界盛行起来,与这种定式思维倾向不无关系。诚然,任何过程都可以编成二进制码的程序,但程序并不等同于该物理过程。比如,流体流过机翼,可以编成计算流体动力学程序进行各种计算;但编码并非就是流场,流动过程与二进制码的运算过程相互映射,本质上完全不是一回事。应当看到,用计算机对神经系统的工作进行模拟研究取得了不少积极成果,产生了一些新的洞察,不失为一种很好的辅助研究手段。然而,好的模拟编程是基于已知神经系统机理和正确设定的;这个过程不能反过来,不能把计算机工作方式硬套到神经系统。比如记忆,计算机是把数据存储在某个地址,这种方式需要复杂编码的流进流出;神经系统却不可能这样做,因为神经信号传输的特点是“全有全无”,极其简单,根本就没有编码,所以神经系统的信息储存必定用的是与计算机完全不同的方式。不幸的是,受计算机思维定式影响,许多人至今还在苦苦求索特定记忆的特定编码和储存地。正是由于这些偏向的干扰,时至今日记忆研究虽然弄清了许多微观机理,例如关于突触的长时程可塑性,LTP 和 LTD 的机理也已经大体明白,但其与记忆表现的关系却说法零乱,认识模糊,以致记忆理论停滞不前。

神经网络结构理论提出“神经网络结构存储说”^[3],将记忆痕迹与记忆表现分离开来。记忆痕迹遵从 Hebb 律,取决于信号通过后突触的长时程效应(LTP 和 LTD),相对简单,这就使得简化的数学描述成为可能。记忆表现受外部环境、内部状态等诸多因素影响,高度动态;记忆痕迹则相对稳定,是动态过程的载体,是记忆的基础。

普遍认定的基本事实是:神经细胞经突触联系构建成神经网络;受到外界刺激,例如看到某物体,会在神经网络上激起相对应的特定神经元激发时空花样,激发由感觉端开始,沿

着一组通道向反应端传递,引起觉知、感受和反应;激发传递经历的通道会因 Hebb 学习而加强,修改神经网络结构,方便类似模式的激发再次沿着这些通道传递;以后再遇到同样刺激,例如再次看到该物体,或者内部发动使得激发沿着这些通道传递,会再现那个与特定刺激对应的激发时空花样,类似的觉知、感受和反应也就再现,例如物体再认或回忆。这就是记忆。所以,记忆不是一个局部问题,而是神经系统的整体属性,记忆不是以编码的方式存储在某个地址,而是存储在神经网络结构之中;特定事物的记忆对应于一组特定的网络通道。所以,记忆既是网络结构定位的,又依通道而具有分布性。记忆的表现无须信息码调来调去,而是取决于神经通道的活动,就像水沿河道流动一样,完全是物质自身的自然运动。

基于上述思想,后续章节将首先给出记忆痕迹的分析模型,说明记忆的建立和转移过程,并系统解释观察到的各种记忆表现;继而讨论记忆痕迹之间的相互作用和记忆的调控,引申出记忆的总体发展规律性,并将其应用到学习、教育、社会认知、身心保健等多个领域。由于数学模型的特有优越性,所得结果是令人鼓舞的,能统一说明所有观察事实,大大扩展了对记忆乃至各种心理现象的认识。更为有趣的是,在明确记忆的宏观规律后,对一些表现复杂、至今仍然纠缠不清的微观机理也有了新的洞察,使许多疑难问题变得明朗起来。例如关于 5-羟色胺的分泌量,人们一直以为入睡后会增加,但最近的观察结果却相反,同去甲肾上腺素一样,也是下降的;又如对内生大麻素的工作机制文献也都说不清楚。在通过系统分析找到记忆相互作用的规律后,这些问题都有了明确的说法。本书提出了一个全新的完整的记忆理论,从微观到宏观澄清了许多模糊概念,彻底改变了关于记忆的传统看法,为认知科学乃至神经、心理等科学的发展开辟了崭新的途径。这一全新尝试充分展现了东方的整体论思维在今后科学研究,特别是复杂系统研究中的重要意义。

“宏观有序,微观随机”是生命现象的普遍情况,神经系统亦不例外,遍布大脑的随机活动对系统的有序活动有着决定性的影响。神经网络结构理论将记忆模型建立在随机背景之上,提出背景电位概念^[3],充分考虑微观随机活动的影响,突破将随机活动视为有害噪声,在弄清宏观有序活动的规律后再来附带考虑随机因素影响的传统思维定式,进一步突出脑的整体性是神经网络结构理论的又一亮点。

第二章 记忆痕迹基本方程

何谓痕迹？比如汽车刹车在道面上留下轮胎橡胶印迹，这个印迹的任何一小块都是刹车留下的，通常也都称为痕迹。然而，这种局部印迹每次刹车都差不多，并不能反映特定刹车的整体情况，只有整个印迹才与特定刹车过程相对应。所以严格讲，刹车痕迹应当指的是整个印迹。记忆痕迹与之类似，特定事物的识记会给细胞、突触、分子、基因等多个层次带来变化。这些微观的局部变化都与该特定事物的识记相关，泛泛而言也都可称为记忆痕迹；但这些变化并不与特定事物的记忆存在“一一对应”关系，其他事物的识记同样可引起这些变化。严格意义上的记忆痕迹应当与所记事物有“一对一”的映射关系。识记一个事物会引起一组并行且相互交织、相互关联的神经通道高频激发，经 Hebb 学习产生同步捆绑，形成对应该事物的特定神经通道集合。正是这个特定通道集合构成重现识记激发时空花样的载体，与该事物存在“一对一”的映射关系，因而这整个通道集合才是真正的记忆痕迹。以下“痕迹”一词指的就是这种整体痕迹。澄清这一点十分重要，它使得记忆研究聚焦于神经系统层次的神经通道变化，摆脱了多层次变化带来的复杂性，从而使得记忆的整体规律呈现。

一、神经通道及其强度

人们常常用“神经通道”这个概念泛指神经信息传输通道，但具体到什么是神经通道却存在模糊。习惯于人工布线，凭直觉似乎“神经通道”既然是神经元通过突触联系构成的神经信号传递途径，就应当清晰可见。然而，显示的实际神经网络片断却呈现出纷乱的状态，一个神经元对自身、对其他神经元，既有兴奋性输出，又有通过中间细胞的抑制性作用，无法看出神经信号的具体传递途径。神经网络结构理论的一个重要突破是明确指出神经通道是在弥散网络基础上在各个神经元相互作用的过程中“自组织”起来的群体结构。弥散网络既有兴奋性又有抑制性相互作用，决定神经元的背景电位；群体结构则以同步激发链的方式传递神经信号。

在此有必要简要回顾神经网络结构理论的一些基本观点（详细论证参看文献[3]）。

(1) 传递神经信号的工作通道是在弥散网络的基础上建立起来的。新生婴儿的神经网络呈弥散联系状态，突触联系快速生长，但联系却是杂乱无序的，每个神经元都随机地接收众多兴奋和抑制输入，没有明确的神经网络结构，因而也就没有明确的认知。在以后的成长过程中，在与环境的交互中，在外界刺激的激励下，逐渐形成有序的神经网络结构，产生对应特定刺激的神经信号传递通道，并在重复作用的过程中由低层次向高层次逐渐定型。也就是说，神经通道是在弥散网络的基础上发展起来的。在成长过程中，突触联系一度生

长很快、数量极多,通道的建立和整理通常都是一个突触裁减过程。进化选择的这一模式具有极大的优越性,赋予了生命体记忆快速、构建灵活的能力。前面讲到,记忆的保持靠记忆痕迹,记忆痕迹本质上是由突触联系差异性形成的神经网络结构,而突触联系的可塑性基于 Hebb 学习。Hebb 学习需要邻近性,亦即只有突触前神经元的轴突与突触后神经元的树突或胞体足够邻近,Hebb 学习才能发生。同一外界刺激引起的并行激发在脑内往往会相距很远,难以满足 Hebb 学习的前提条件。弥散网络在这里起了决定性作用,事先准备好了一个神经细胞之间联系四通八达的格局,使得激活时能借助 Hebb 学习快速建立起通向脑内任何区域的神经通道,留下记忆痕迹。

(2)神经通道是自组织起来的同步激发链。同步激发链的理想情况如图 2.1 所示。链环 A 的神经元同步激发,引起链环 B 的神经元同步激发,继而链环 C,等等。“同步激发链”概念意味着神经信号传递是神经元的群体行为。单个神经脉冲带来的膜电位变化很小,不足以将接收信号神经元的膜电位推高到激发阈值;只有在一定时间窗口内多个神经元同步输入,才能使突触后神经元产生工作激发。即使是最简单的神经系统,神经通道也有 30 个神经元以上。同步激发链是自组织起来的,是 Hebb 学习的结果。试想,最初接受刺激时链环 A 中 a_1 、 a_2 ...神经细胞同步激发,若因自发随机活动链环 B 中有 b_1 、 b_2 ...神经元也在同步激发,于是按 Hebb 律, a_1 、 a_2 ...和 b_1 、 b_2 ...之间就建立起初始联系。在以后的重复过程中不断加强和修改,于是逐渐定型为神经通道。值得注意的是,自组织形成的神经通道与人工布线截然不同,具有“宏观有序,微观随机”的特征,不会是整齐划一的。只有在工作时才会表现出同步激发的有序性,直接看网络则是一片杂乱。特别在初建阶段,更是取决于弥散网络的随机活动。以后在与环境的相互作用过程中,由活动驱动,网络会逐渐优化和定型并显得更加有序;但人与人之间仍然会有很大差异,甚至大脑的左右分工都会有很大的不同。

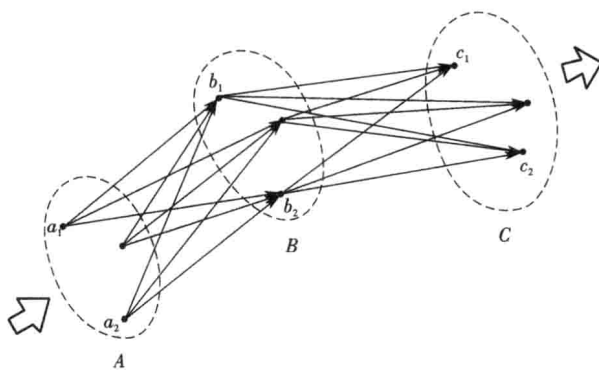


图 2.1 同步激发链示意图

(3)背景电位具有决定性影响。弥散网络产生的零散输入既有兴奋性的,也有抑制性的,虽然还不足以引起神经元激发,但却会使神经元的膜电位升高到某一阈值水平,形成脑区内神经元的背景电位。背景电位的高低反映脑区的总体活跃水平。神经网络结构理论的重要成果是证明了:只有背景电位达到一定水平,才能产生通过脑区的同步激发链高频

工作激发;有三个平衡点对应三种高频脑电波,且对应 α 和 γ 波的平衡点是稳定的,而对应 β 波的平衡点是不稳定的,会有很大且灵活的变动性;背景电位越高, α 和 γ 波的频率也越高;背景电位若低于这个阈值水平,则只有一个稳定平衡点,脑区内所有神经通道只能传输低频波(θ 和 δ 波)。只有高频工作波(α 、 β 、 γ)才具有通道特定性,才能传递工作信息。因而,可通过调节背景电位来调控大脑的工作。事实上,脑内的多种调控机制采用的正是这种策略,使工作脑区的背景电位升高,并同时使不工作脑区的背景电位降低,这就自然突出了工作脑区,使之尽量不受干扰。背景电位与工作激发之间的这种关联性,也就是有序神经活动与随机背景之间的相互依存和相互作用,是一个统一过程的两个侧面。由这一关联性不但可系统说明大脑工作选择和调控的各种纷繁表现,而且是影响记忆的决定性因素。现已明确,高频波通过时突触产生 LTP(长时程增强),低频波通过时突触产生 LTD(长时程减弱)。大脑经综合调控使工作通道通过高频波,不工作通道通过低频波;结果自然是工作通道增强,不工作通道减弱。有增有减,从而保证了工作通道的可用资源,突出了当前工作,增强了对变化环境的适应能力。

(4)通道效应。高频激发的工作通道除对相关信道的链节点产生直接的兴奋输入外,还会通过弥散联系对周围背景产生影响。工作激发产生的兴奋输入可使紧邻通道的周围区域背景电位升高;同时又会通过中间抑制细胞将抑制作用传播开去,使距离通道较远的周边区域背景电位降低,直至更远影响消失。早已观察到,视皮层神经元的感受野呈“中心-on”模式,其实这是一种普遍模式,反映神经通道向下游传递信息时的基本作用方式。它是在弥散背景上自组织有序信道这一基本方式的自然结果,是通道对背景的反作用。这一模式对突出工作激发、压制干扰有重要意义,是许多隐性过程的重要机制。这种效应在工作通道周围产生,但由于高层次节点可覆盖很广,故经“top down”途径,其作用可扩展到广大脑区。所以,神经通道在工作时,对邻近或相联系通道有激励作用,使之更易于激发;而对周围则产生抑制,使通过其间的神经通道更不易激起,这种抑制还有可能传播到很远的脑区。

按照神经网络结构理论的上述基本思想,传递信息的神经通道应当是**建立在弥散网络联系背景上,以同步激发链方式传递神经信息的神经元群体有序结构**。

横向而言,参与同步激发链的神经元可以有多个;纵向而言,神经通道具有延伸性,会以时而分支、时而汇聚的形式将神经信号传播到脑内神经系统的各个角落。

有必要再一次强调,神经通道是关于神经网络的一个整体概念,从局部、片段网络是根本看不出来的。神经通道与弥散网络交织,只有高频波通过时才会以同步激发链的形式表现出来;而且通道的有序活动与弥散背景的随机活动之间存在复杂的相互作用。这与人工布线有着本质区别。以人工布线定式来思考神经网络,将无法理解神经活动的多变性、灵活性和模糊性。

在明确神经通道概念后,不难明确神经通道强度。现已查明,神经元主要靠突触传递信息。突触前神经元在神经脉冲经轴突传来时会释放神经递质,递质与突触后神经元树突或胞体上的受体相结合,打开离子通道,使正离子涌入突触后神经元,推升其膜电位,该神

神经元接过接力棒,使信息传递下去。很显然,参与同步激发链同步激发的神经元越多,参与的神经元轴突分支越多,或者参与的突触越大,神经通道强度也越大。然而,神经元数量、轴突分支数量和突触大小,归结起来无非是“同步”(在给定的时间窗口内)打开的离子通道的多少。所以,简而言之,神经通道强度取决于神经通道在以同步激发链方式传递神经信息时,参与同步打开的正离子通道总数。在给定的时间窗口内同步打开的正离子通道越多,神经通道就越强。

二、基本假设

关于神经通道强度可合理地提出以下两条假设。

1. 在每一次工作激发中,神经通道强度增量与神经通道强度成正比

现已公认,脑内神经元之间的突触联系遵从 Hebb 律:两个神经元同步激发,其间的突触联系会加强。其自 20 世纪中叶加拿大学者 Hebb 以假设形式提出以来,得到了大量实验事实证明。综合大量研究总结出其基本情况:高频工作激发波(α 、 β 、 γ)产生 LTP(长时程增强),低频波(θ 、 δ)产生 LTD(长时程减弱)。近年来更进一步揭示了其生化层次的内在机理。

神经信息的传递主要靠一种叫谷氨酸(glutamate)的神经递质。当突触前神经元的神经脉冲到达突触时释放谷氨酸递质;谷氨酸与突触后神经元上的 AMPA 受体(α -amino-3-hydroxy-5-methyl-4-isoxazole propionic acid receptor)相结合,打开离子通道使 Na^+ 流入突触后神经元,对增加突触后神经元膜电位做出贡献。在信息主要靠 AMPA 受体传递的同时,还有另一类谷氨酸受体 NMDAR 发挥着重要作用。NMDAR(N-methyl-D-aspartate type of ionotropic glutamate receptor)是一种分子同时事件发生探测器,其离子通道平时被 Mg^+ 堵住,因而不能发挥作用;但当突触前神经元释放谷氨酸递质,同时又发生突触后神经元去极化(depotentiation)时 Mg^+ 离开,不但允许 Na^+ 涌入,还会有 Ca^{2+} 流入突触后神经元。 Ca^{2+} 的流入将作为第二信使在突触后神经元内引起一系列反应,这些反应的结果取决于 Ca^{2+} 浓度。高频工作波(α 、 β 、 γ)通过时,突触后神经元产生强的去极化, Ca^{2+} 流入多,浓度高,将通过增强 AMPA 受体功能或增加其数量等方式使突触增强,产生 LTP;低频波(δ)通过时则相反,由于输入同步性差,突触后神经元去极化程度低,产生 LTD; θ 波的情况可能介于上述两者之间,视情况可产生 LTP,也可产生 LTD,量都很小。当然,生化机制是高度复杂的,还有其他机制参与调控 LTP 和 LTD,但上述机制已公认是最主要的。

由上述可见,神经联系的可塑性取决于 NMDAR 的数量。在使用中,神经通道的增长是一个多途径过程,一方面已有突触增大、联系增强,另一方面突触数量增多。在青少年期的生长过程中就观察到轴突、树突增长和树突上棘状突起的明显增多,这表明新的突触联系生成。成年以后生长过程会逐渐减弱,但基本模式不会改变。经 NMDAR 流入的 Ca^{2+} ,其作用扩散范围有限,因而其效应具有明显的输入地点特定性。新的突触相距甚远,仍然具

有同样的可塑性,表明征用了新的 NMDAR;即使是同一突触,过大的增长也不能排除边远处新 NMDAR 通道的建立。从上述机制可以合理推断,NMDA 的 Na^+ 通道中可同时通过 Ca^{2+} 的通道占到一定比例;在谷氨酸离子通道中 NMDA 通道占一定比例;在所有离子通道中谷氨酸通道也占一定比例。这就是说, Ca^{2+} 通道在同步打开离子通道总数中占一定比例。亦即神经通道链环同步打开离子通道越多,神经通道越强,高频工作波通过时 Ca^{2+} 流入突触后神经元的数量越多,新增离子通道也越多,神经通道增强量越大。离子通道增加数与原有神经通道离子通道总数成比例。也就是说,每一次工作,神经通道强度增量与通道原有强度成正比例。另外,还有研究表明, Ca^{2+} 流入突触后神经元后会改变 AMPA 受体的功能,或者通过增加 AMPA 受体的数量,或者改善单离子通道的导电率。一种缺少 GluR2 子单元的 AMPA 受体,不但能增加导电率,还允许 Ca^{2+} 穿过,这种 Ca^{2+} 信号又会引起新的 Ca^{2+} 不能穿过的 AMPA 受体插入,使突触传递信息能力增强。虽尚无明确数据,但可以合理推测这种变异 AMPAR 会在总数中占一定比例。于是可以认为这一机制也使通道强度增量随通道强度增强而增大。

上述推断有实验佐证。1973 年 Bliss 和 Lomo 首次提出 LTP 概念,并发表了以后被视为经典的实验结果。实验中,Bliss 和 Lomo 记录了活体兔子海马齿状回 (dentate gyrus) 中的突触响应,刺激的是来自内嗅皮层 (entorhinal cortex) 的 perforant 输入通道,使用植入动物体内的细胞外刺激和记录电极。在记录基线突触传递后,多次用同样的短暂高频 (100 Hz 强直刺激) 激励,观测到明显的 LTP,结果如图 2.2 所示。每次强直刺激后都观察到通道对平常突触刺激的响应增强。由于是细胞外记录,故记录的是响应输入神经脉冲的兴奋性突触后电位变化 (Excitatory Postsynaptic Potential, EPSP) 反映神经元群体行为,这与神经通道的群体性质是一致的。很显然,群体 EPSP 反映神经通道的强度。从图 2.2 可以推算出每次强刺激后强度的平均值,并由此算出每次刺激引起的强度增量,结果示于图 2.3。第 4 次刺激记录延续时间较长,1 小时后强度呈减弱趋势,这涉及另外的机制,故估算第 4 次刺激后强度平均值只考虑了 1 小时以内的数据。图 2.2 中的基准线 (纵坐标 100%) 对应通道强度为“0”。由于通道的初建情况更为复杂,有更多有利的动态条件,刺激引起的增量;若着眼于给定初值后神经通道强度的变化,则这种初建情况也可暂不考虑,于是图 2.3 中只有三个增量值。由图 2.3 可清楚看出,强度增量与强度成正比例关系 (见图中虚线)。当然,情况多变,影响因素众多,不排除强度增量具有非线性变化;然而上述理论推测和实验事实表明,强度增量与强度之间的正比例关系至少可以作为实际通道强度变化的“一级近似”描述。

值得注意的是,神经网络结构理论不局限于两个神经元之间的局部突触联系,而是着眼于总体,将 Hebb 律推广到整个神经通道,考虑同步激发链的全部链环。对应同一事物的神经通道不但具有延伸性,而且会有分支,实际上是一个时聚时散的通道群。事物、行为对应通道应当具有协同性,否则不会有协同的表现。对应通道群表现的协同性经历着逐渐完善的发展过程。由于神经科学长期以来一直聚焦于微观细节,对于这种整体协同性的研究还很不深入;但从进化角度看,这种协同性是必需的;观察也表明,朝着更加协同的方向发

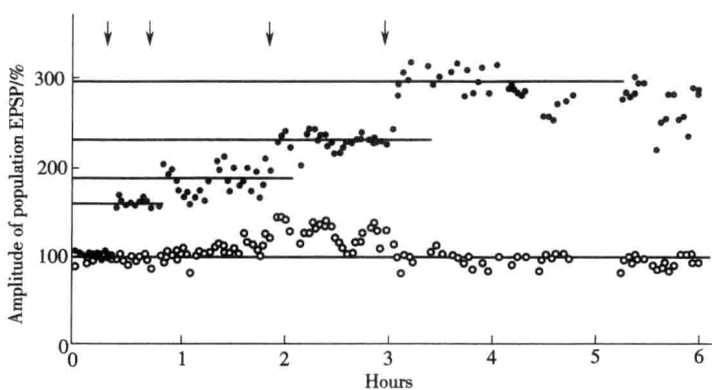


图 2.2 Bliss 和 Lomo 首次发表的 LTP 实验结果

箭头表示高频突触刺激给予时刻；实心圆点表示强直刺激的路径；空心圆圈表示未接受强直刺激的通道；小横杠对应一段时间的数据缺失（此时观测数据的 Bliss 睡着了，这在当时实验条件下是常有的事）

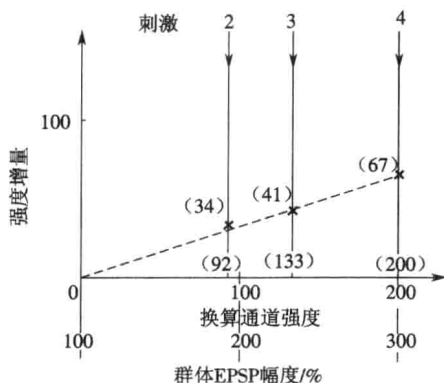


图 2.3 Bliss 和 Lomo 实验中强度增量与强度的关系

展的确是普遍现象。设想，对应某个动作反应的感觉信息汇聚节点，若某一通道太弱，信号来得慢，不能在给定时间窗口到达，导致动作不协调，这会引引起注意并激起强化机制，使其加强；如果通道太强，信号在大量其他信息未到之前先到达，汇聚节点神经元尚未充分去极化，相应子通道自然会产生 LTD，使通道减弱下来。神经网络随时随地都在进行这种协同调节，使得活动中的协同性越来越好。因此，尽管通道强度分析着眼于某个链环同步打开离子通道总数和突触联系的 LTP 和 LTD，然而分析的结果却适用于事物对应的整个通道群。也就是说，总体平均而言，在工作激发中神经通道增强意味着通道相关各段、各分支都会产生与原有强度成正比例的增量。若通道强度指的是每一同步激发链环打开离子通道的多少，通道增强过程也就是各段、各分支通道上相关链环打开的离子通道数成比例增多。可见，通道强度变化是通道的总体特性。只有这种总体变化才对应记忆的变化，才能将微观 LTP 和 LTD 与宏观学习、记忆联系起来，展现出它们的作用。

显然，神经通道强度在每一次激发后的增强量还与激发强度、递质构成等诸多条件有

关,这些都可以考虑在比例系数之中。而且随着通道增强,通道联系有可能改变,带来更多的非线性,这些在现模型中暂不考虑。

2. 神经通道工作激发频次与通道强度成正比例

工作激发指的是神经通道以 α 、 β 、 γ 频率传递工作信息的高频激发。在通常状态下,即使没有特别的持续注意努力和强化,脑内也有应对日常事务的显性工作激发,还有更多的隐性高频激发。特别是当人处于松弛状态时,神经系统自发活动活跃,思想自由放飞。清醒时,这类活动有时会进入注意回路,产生自由联想,更多的是没有意识到的隐性活动;做梦时,这类自发活动有的会通过海马留下记忆痕迹,更多的则是不经过海马的局部回路震荡,没有记忆。取决于脑内背景电位水平(即总体活跃水平),这类激发有时多、有时少。神经通道工作激发频次指的是给定神经通道参与这类日常工作高频激发在单位时间内的平均次数,可以是一段时间内的统计平均值。

通常状态下,每个脑区、每条神经通道都没有受到特别的调制,背景电位处于相对均衡的状态,通道激起的可能性显然取决于自身强度。在面对同样的输入的情况下,强通道节点会有更多可打开离子通道供选用,细胞的输入必多,膜电位上升快,抢占先机激发。脑内盛行“强者为王”,先激发通道会借助“通道效应”对后来者产生抑制,因而通道越强激发的机会也就越多。经验亦表明,越是经常使用的神经通道越容易激发。有人称这种现象为“frequency gamble”,轮盘赌中指针此前指向某个数字的次数越多,对这个数字下注的人也就越多。这是导致人墨守成规、产生习惯性偏见的重要原因。使用的次数多,神经通道自然就强;强的神经通道会成为神经活动的“吸引子”,使得思维回到这些固有的强通道上来,因而再次激发的概率自然增大。

当然,激发可能性与通道强度之间不一定就是线性关系,这里假设激发频次与通道强度成正比例,只能看作是“一级近似”。在强化、调制或极强通道等异常情况下,涉及更为复杂的机制,将另行专题讨论。

三、基本方程

设神经通道强度为 u ,按第一条假设每一次高频工作激发产生与此强度成正比例的强度增量;激发次数越多,增量越大。因而,单位时间内通道强度的增量正比于高频工作激发频次 f 与通道强度 u 的乘积。这里频次 f 指的是人在通常状态下,单位时间内大脑或显或隐活动产生高频激发(α 、 β 、 γ)的次数。此外,神经通道会消退,这包括新陈代谢引起的自然消退;大脑其他部分工作,或直接或通过注意等调控产生的抑制作用,使得通道通过低频慢波(ϑ 、 δ)而产生 LTD 效应。显然,消退是同步激发链中有一部分离子通道消失或不再打开,可合理假设单位时间内消退的离子通道数与离子通道总数成正比例,即与通道强度成比例。于是可得到如下微分方程:

$$\frac{du}{dt} = f\xi_u u - \eta u \quad (2.1)$$