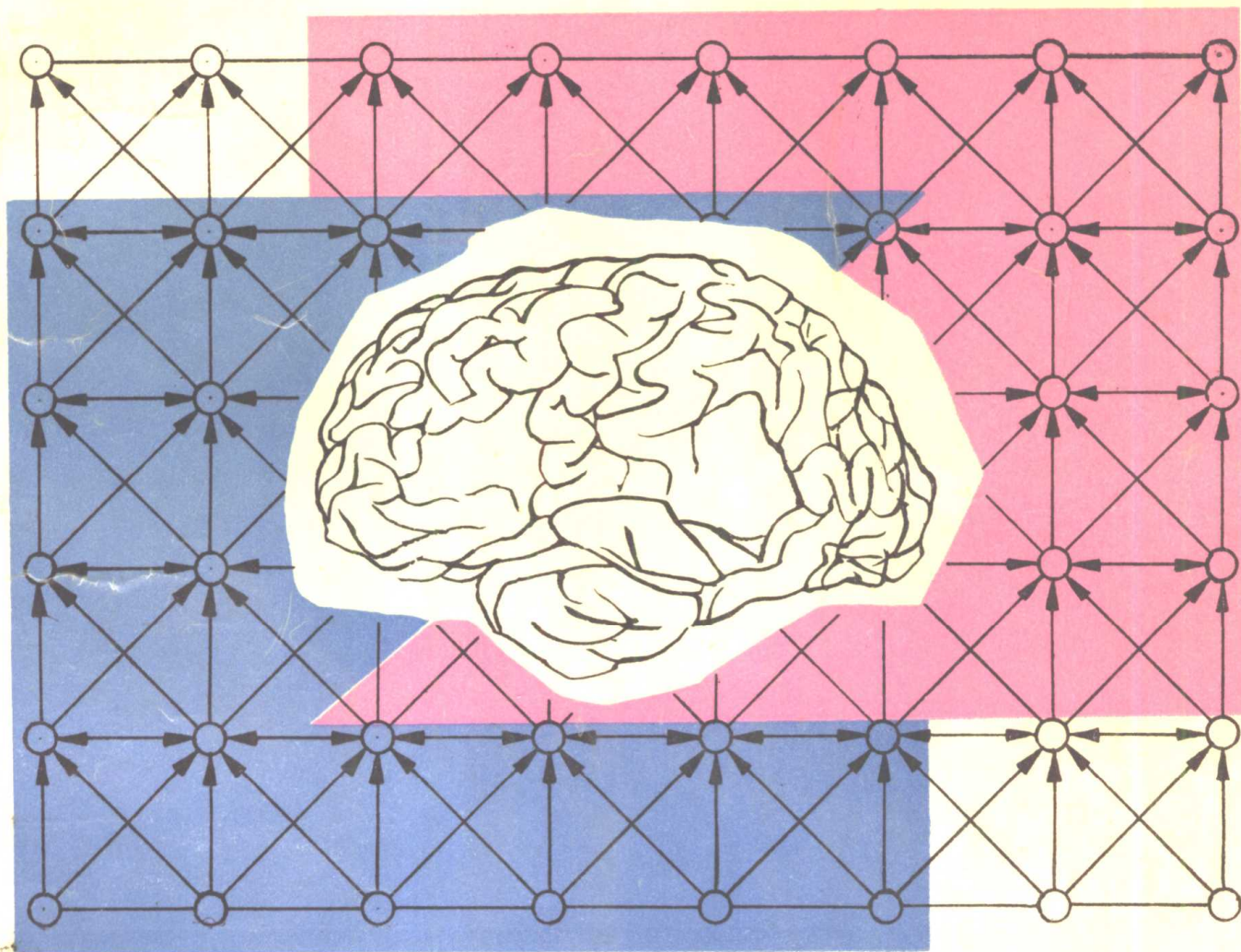


神经网络及其应用

中国科学技术大学
生物医学工程跨系委员会 编



中国科学技术大学出版社

神经网络及其应用

中国
811.21/7k
版社

神经网络及其应用

中国科学技术大学生物医学工程跨系委员会 编

中国科学技术大学出版社

1992·合肥

内 容 简 介

目前神经网络的研究正在迅速发展。神经网络是人们对神经系统不断加深理解的基础上,对神经网络的原理、模型和应用进行研究的一门边缘学科。

本书以论文选编的形式收集了以下四方面的文章:神经网络的生理学和心理学基础;神经网络的模型;神经网络计算机和神经网络的应用。书中内容新颖,取材广泛,系统地阐述了神经网络及其应用的主要方面。这对正在我国蓬勃兴起的神经网络研究工作将会产生推动作用。

本书可作为从事这门学科研究和应用的计算机科学、人工智能、生物医学工程、自动控制、图象处理、语音识别、神经科学、生理学、心理学、认知科学、乃至数理科学等方面的研究人员参考。也可供高等学校对此学科有兴趣的高年级本科生和研究生参考。对于从事科技管理和情报工作的人员以及对发展高技术产品的企业决策人员也有参考意义。

神经网络及其应用

中国科学技术大学生物医学工程跨系委员会 编

*

中国科学技术大学出版社出版

(安徽省合肥市金寨路 96 号,邮政编码:230026)

中国科学技术大学印刷厂印刷

安徽省新华书店发行

*

开本:787×1092/16 印张:17.25 字数:424 千

1992 年 2 月第 1 版 1992 年 2 月第 1 次印刷

印数:1—1500 册

ISBN 7-312-00308-7/TP·35

[皖]第 08 号 定价:9.80 元

前 言

生命科学与工程科学的相互交叉、相互渗透、相互促进是现代科学技术发展的一个显著特征。当前神经网络的蓬勃发展正体现了科学发展的这一特征和趋势。

神经网络与神经工程学是在人们不断加深理解神经系统的基础上,对神经网络的原理、模型和应用进行研究的一门边缘学科。作为对人类智能研究的重要组成部分,它已成为神经科学、脑科学、心理学、认知科学、计算机科学乃至数理科学等共同关心的“焦点”。

这门学科的主要目的在于把从事于不同领域的科学家们组织起来,共同探索一种利用学科的交叉知识来研究脑信息处理的新方法,开创一条研制新型计算机——神经计算机的新途径。

从 50 年代到 80 年代,神经网络的发展经历了兴起、低潮和复兴三个阶段。当前,全球性的神经网络、神经工程和神经计算机的研究热潮方兴未艾。但人们对神经网络和神经网络计算机的未来发展前景却众说不一。编者认为在 90 年代直至称之为生命科学世纪的 21 世纪,神经网络和神经网络计算机将在整个科学技术领域和社会生活的各个方面显示出越来越重要的地位。

中国科学技术大学是一所多学科理工科大学。许多系的研究室和实验室均开展了神经网络及其应用方面的研究工作。为了加强学术交流,增进相互了解,中国科学技术大学生物医学工程跨系委员会、计算机科学技术系、生物系、无线电电子学系、近代物理系、电子技术基础部和安徽省生物医学工程学会等七个单位于 1989 年联合举办了为期两个半月的《神经网络和神经工程》系列学术讲座。本文集主要是根据当时讲座的报告内容加以整理、补充编写而成。

本书共选编了 14 篇文章,大体上可分为四大部分:第一部分为神经网络的生理学和心理学基础(第一、二、三篇);第二部分为神经网络模型(第四、五、六篇);第三部分为神经计算机(第七、八、九篇);第四部分为神经网络的应用(第十、十一、十二、十三、十四篇)。

我们期望这本书的出版将有助于我国神经网络及神经网络计算机的发展,并对我国正在蓬勃发展的神经网络的研究工作产生推动作用。

感谢中国科学技术大学余翔林、卞祖和同志对本书出版的大力支持。

限于作者的水平,书中难免会有不少缺点、错误,希望读者批评指正。

编 者

1990 年 4 月

目 录

第一部分 神经网络的生理学 and 心理学基础	1
神经元、神经网络和脑(寿天德).....	1
既平行又分级的视觉信息处理的中枢神经机制(寿天德)	13
视觉信息加工中的认知神经心理学基础(张达人)	27
第二部分 神经网络模型	54
神经元与神经网络模型(张作生)	54
感觉信息处理和侧抑制网络(张作生 顾凡及)	83
双向联想存储器(冯焕清 周荷琴 巢洪斌)	102
第三部分 神经计算机.....	121
神经网络及其学习算法(陈国良).....	121
神经网络的非线性动力学及统计力学(汪秉宏).....	158
神经计算机(姚新 陈国良)	186
第四部分 神经网络的应用.....	206
人工神经网络在语音识别中的应用(王仁华).....	206
神经网络在视觉信息处理中的应用(王煦法).....	221
结合论在人工智能和认知科学中的应用及其展望(王煦法).....	234
BP 网络及其应用(冯焕清 巢洪斌)	245
神经网络在自动控制中的应用(王煦法 张作生 巢洪斌)	259

■

第一部分 神经网络的生理学和心理学基础

神经元、神经网络和脑

寿天德

(中国科学技术大学生物系 视觉研究实验室)

摘 要

神经元是神经系统内接收或产生、传递和处理信息的基本单元。神经元的兴奋和抑制由分级电位和动作电位两种形式表达。突触是神经元间信息传递的部位,神经元通过整合作用对其突触传入作空间上和时间上的总和。在脑内,许多神经元胞体聚成球形或层状并相互作用,且通过轴突又连接成各种各样的复杂的神经网络和神经通路,执行着复杂、多重的信息处理和调控功能。兴奋和抑制是神经元相互作用的主要方式。各种抑制作用在脑的信息处理中具有特殊的作用。大脑的感觉和运动皮层的基本功能结构单位都是垂直于皮层表面的各种不同的功能柱。

神经网络和神经工程或神经计算机的研究是当前多学科交叉、共同研究的高科技前沿领域。研究的中心问题是集中在对智能的认识和对智能的模拟和应用,而要认识智能,就首先要对神经系统特别是对脑进行研究。本文对神经元、神经网络和脑的结构与功能作简略的描述,以便于从事研究神经网络、神经计算机和神经工程的数理科学家、工程师、计算机和信息科学家们,对神经科学和脑科学有一个概念性的理解。

一、神 经 元

神经系统由神经元(neuron or neurone)和神经胶质细胞(neuroglial cell)两大类细胞所组成。神经元是神经系统内直接从事信息的接收或产生信息、传递和处理信息工作的神经细胞。它们是研究神经网络的人们最感兴趣的,因为正是这些数以百亿计的神经元组成了各种神经

网络和脑,并完成了脑的基本功能。神经胶质细胞及其突起充满神经元间的大部分空间,既可起绝缘作用,又为神经元提供一种结构上的框架,并协助调节细胞间隙中离子和其它物质的水平。它们在神经系统的营养、再生、发育、化学物质的摄取、分泌和转运等方面起重要作用。神经胶质细胞是维持神经系统正常功能所必不可少的,许多神经疾病的产生与它们直接有关。但这不是本文的主题,故我们在此仅着重介绍神经元的结构与功能。

典型的神经元由细胞体(soma 或 cell body)、树突(dendrite)和轴突(axon)所组成。我们通常所说的神经即神经干,是由成千上万根轴突(又称神经纤维)所组成。单个神经元可以有許多树突,但一般轴突只有一根主干,虽则轴突本身常常分出若干或许多侧枝(见图 1 所示)。

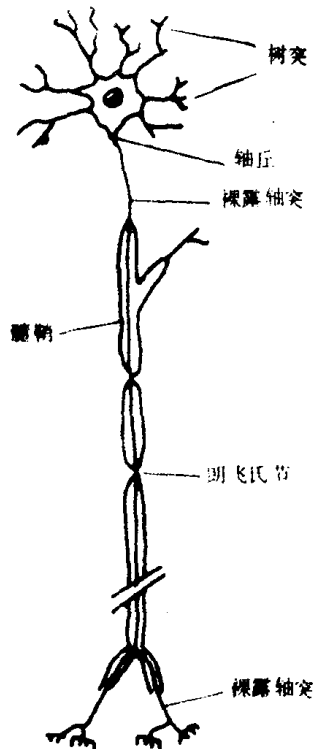


图 1 一个典型的神经元示意图(图中轴突为分节的髓鞘所包裹,故此神经元为有髓鞘神经元。另有一些神经元轴突无髓鞘,传导冲动速度比有髓鞘神经元慢得多)。轴丘为冲动发生得最早的部位。轴突还分叉为分枝。

神经组织是机体各种组织中细胞形态分化类型种类最多的组织。有的神经元的轴突可以长达 1 米以上,有的神经元则没有轴突;另一些神经元可能既没有轴突又没有树突,只有一些小足(processes)。神经元是神经系统中接收或产生信息、传递和处理信息的最基本单元。

静息时神经元的细胞膜内外存在一个内负外正的电位差,称为静息电位。正常的静息电位约 -70mV ,我们称为这是细胞膜处于极化状态(polarization)。

神经元的兴奋和抑制可表现为两种基本形式的电位:分级电位(模量)和动作电位(数字量)。分级电位(graded potential)在感觉感受器和神经元树突中产生,它们通常持续地呈现于整个兴奋或抑制时间内。兴奋时,膜电位从静息电位向正偏移,即产生去极化(depolarization),抑制时,膜电位从静息电位向负偏移,即产生超极化(hyperpolarization)。由此可

见,在给定时刻,神经元总是处于下列三种状态之一:静息、兴奋和抑制。神经元的去极化和超极化程度分别反映了细胞的兴奋和抑制的大小(见图 2A)。

动作电位(action potential)又称冲动(impulse)或峰电位(spike),它是由于神经元兴奋程度超过某个限度,也就是膜去极化超过了膜电位的阈电位(大约比静息电位高 15mV 左右)时,神经元膜电位值就会突然产生一个快速、爆发式的升高,由去极化变为反极化(胞内电位比胞外高),随即又突然下降,降形成一个持续时间约为 1ms 的峰电位,这就是动作电位。它具有全或无性质:阈下刺激不能引起动作电位,阈上刺激,无论多大,只能产生幅度相等的动作电位,强刺激引起强的兴奋,产生的动作电位的频率(即单位时间内发放的动作电位个数)就高;阈上的弱刺激引起的弱兴奋,产生的动作电位频率就低(见图 2B)。动作电位具有传导性质,在实验条件下动作电位可以沿轴突双向传导,但在机体内它只能从胞体向轴突末梢单向传导,因为神经元与神经元之间的信息传递要经过突触(synapse)结构,突触传递是单向性的。

必须指出,并不是所有神经元受到强刺激后都能产生动作电位。各种感觉感受器细胞、视

网膜水平细胞、双极细胞等,对刺激的反应只是膜电位的涨落(去极化或超极化),也即只表现为分级电位的变化。这类细胞对太强的刺激的反应幅度是趋向饱和的。但是神经系统中的大部分神经元都是兼有分级电位和动作电位的。

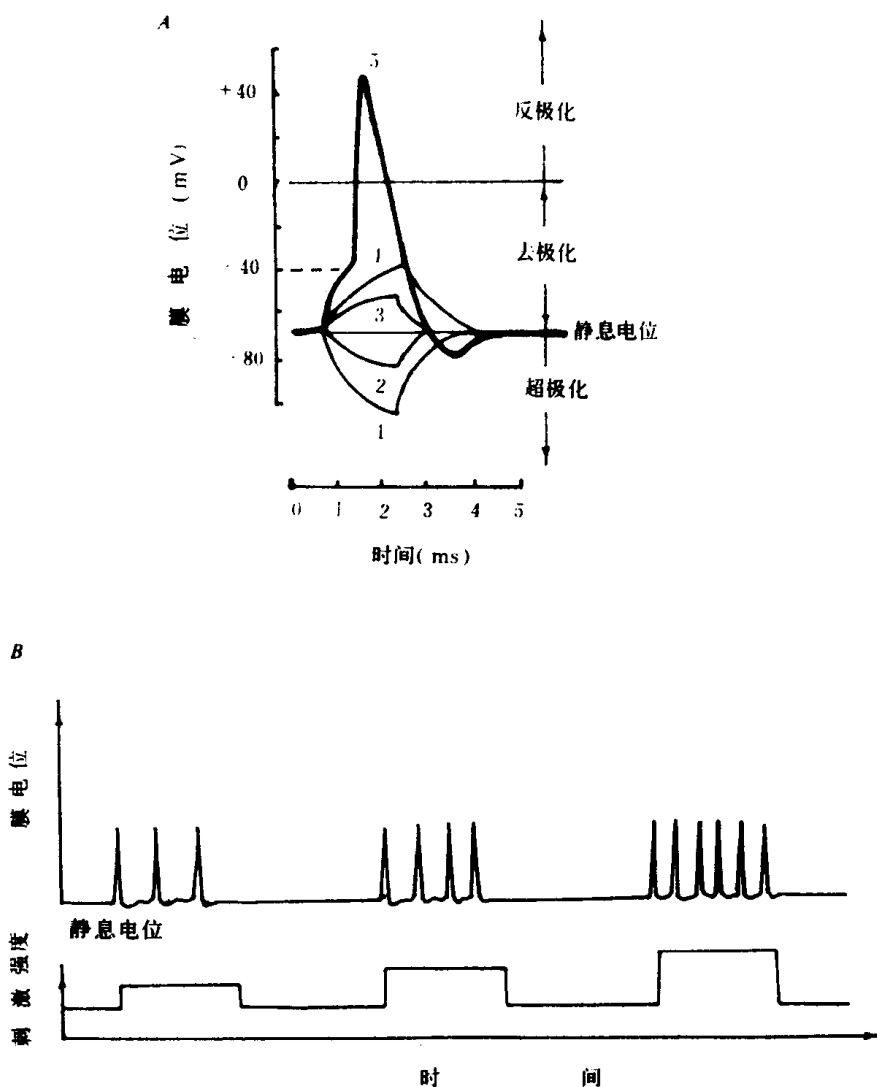


图 2 神经元的分级电位和动作电位

- A. 神经元的几种状态:静息电位(-70mV)、超极化(1, 2)、去极化(3, 4)、动作电位(5, 粗实线)。水平虚线为阈电位;
B. 刺激强度大小与产生动作电位的发放频率的关系。

跨膜的静息电位是由神经元膜内外离子浓度差和膜本身对不同离子的通透性不同所致。由于细胞膜中的选择性的离子通道(ion channel)仅允许某些离子跨膜,所以膜对各种离子的通透性就不同。静息时,神经元胞膜对 K^+ 的通透性最高,对 Cl^- 次之,对 Na^+ 的通透性最低。

在分级电位产生的时候,膜的离子通透性发生变化,若变化引起 Na^+ 通道开启,则产生去极化电位(因为大多数情况下, K^+ 浓度在胞内高,而 Na^+ 和 Cl^- 浓度在胞外高, Na^+ 通道的开启使胞外高浓度的 Na^+ 顺浓度梯度运动进入胞内);若是引起 K^+ 通道更大地开放,则由于胞内大量 K^+ 运动涌出胞内而产生超极化电位(在静息时 K^+ 通道已经部分地开启,所以产生内负外正

的静息电位)。

有的离子通道的开启取决于跨膜电压(称为电压依赖性通道)。动作电位的产生,就是当膜去极化(即 Na^+ 通道开放)到一定程度,即膜电位达到阈电位时,膜对 Na^+ 的通透性发生雪崩式的大幅度增大,使足够多的 Na^+ 离子进入细胞,将膜电位从阈电位(约 -55mV)移至 $+50\text{mV}$ 左右。但这种快速的 Na^+ 通透性增加仅持续约 1ms ,紧接着 K^+ 通道开启得比静息时更大,时间更长,从而使 K^+ 离开细胞,胞内电荷又变得更负,膜电位便很快回到静息电位值(-70mV),见图 3 所示。所有这些发生在 $1-2\text{ms}$ 内,之后不久轴突便能产生一个新的动作电位。由此可见,一个神经元产生动作电位发放的瞬间频率最多不可能超过 1000 次/秒。

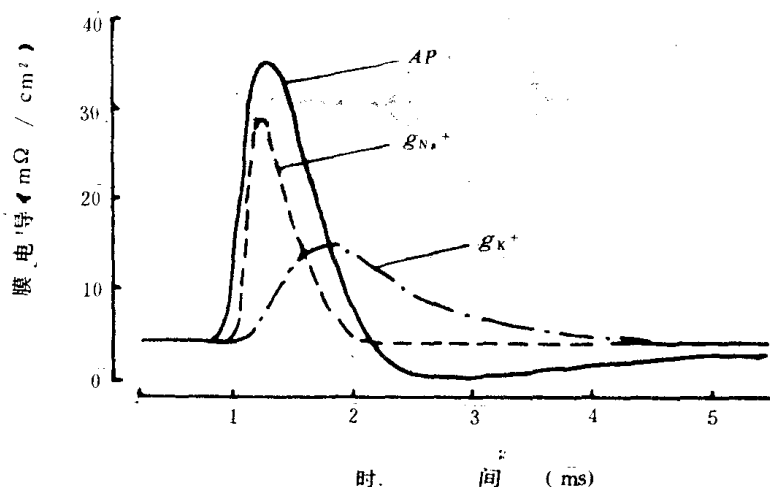


图 3 Na^+ 通道和 K^+ 通道开闭与动作电位的关系

图中用 Na^+ 电导 g 表示 Na^+ 通道的开放大小; K^+ 电导 g_{K^+} 表示 K^+ 通道开放的程度。 AP 为动作电位。显然, Na^+ 通道的开放引起了动作电位上升相, K^+ 通道的开放产生动作电位的下降相。

由于动作电位产生过程中,神经元有一个进 Na^+ 出 K^+ 的过程,故长时间发放时就会产生胞内 Na^+ 积存, K^+ 缺乏的结果。神经元膜内有一种 Na^+-K^+ 泵的机制,把 Na^+ 泵出细胞(逆浓度梯度)同时又泵回 K^+ (也是逆浓度梯度),以恢复跨膜的浓度梯度。 Na^+-K^+ 泵的运转速度不快,因为产生一个动作电位期间,跨膜的离子相对于神经元内外的离子数目而言数量甚微,要明显改变浓度梯度将需要成千个动作电位的发放。 Na^+-K^+ 泵的运转需要消耗能量,由机体内的生物能源 ATP (腺苷三磷酸)供给。

应该指出,在某些神经元已发现其动作电位的产生不是由于 Na^+ 的进入而是由 Ca^{2+} 而产生的。

二、突触和神经网络

两个神经元间进行信息传递的部位称为突触。突触是组成神经网络的神经元间功能接触的部位。按突触传递信息的机制性质分类,可分为两大类:大多数突触是化学突触,少数是电突触。化学突触的突触前细胞膜释放神经递质(neurotransmitters)——神经化学活性物质,这些神经递质扩散越过约 $200-300\text{\AA}$ 宽的突触间隙(synaptic cleft),与突触后细胞上的特异性受体(receptor)蛋白相互结合并发生作用。这些受体的激活就能改变突触后膜的离子通透性,从而

使得突触后细胞膜产生去极化或超极化,甚至继而引起动作电位的产生,这样就把突触前信息传递给突触后细胞。由于化学突触要经过电—化学—电过程,故每经一个化学突触,信息传递便要迟滞大约 0.5ms 时间,称作突触延搁。

另一类突触是电突触,在该处突触前后细胞的膜紧密地靠拢在一起(约距 20 Å),形成缝隙连接(gap junction)。相对地非选择性离子通道在缝隙连接处从一个细胞伸展到另一个细胞,从而使离子和小分子较自由地在两细胞间双向通过。这样,一个细胞的电位变化迅速而无畸变地通过这些连接传递至邻近细胞,几乎没有延搁。

根据突触超微结构特性和产生的突触后电位(postsynaptic potential)的性质不同,化学突触还可分为两种类型:Ⅰ型是兴奋性突触,通常是轴突—树突连接型,间隙较宽,内有一层在电子显微镜下的电致密层,突触前后两面是不对称的,突触前膜内的突触小泡(synaptic vesicle,一般认为是存贮神经递质的结构)呈球形。Ⅰ型突触释放兴奋性递质,例如乙酰胆碱和酸性氨基酸 L-谷氨酸等是典型的兴奋性递质。Ⅰ型突触产生的是兴奋性突触后电位(EPSP, excitatory postsynaptic potential),即引起突触后膜电位去极化。Ⅱ型是抑制性突触,通常是轴突—胞体型连接。间隙较小,没有或只有少数电致密质。突触前后也是不对称的,其突触小泡长而偏平。突触释放抑制性递质,例如 γ -氨基丁酸(GABA)和甘氨酸是典型的抑制性递质。Ⅱ型突触产生的是抑制性突触后电位(IPSP, inhibitory postsynaptic potential),导致突触后膜电位超极化。

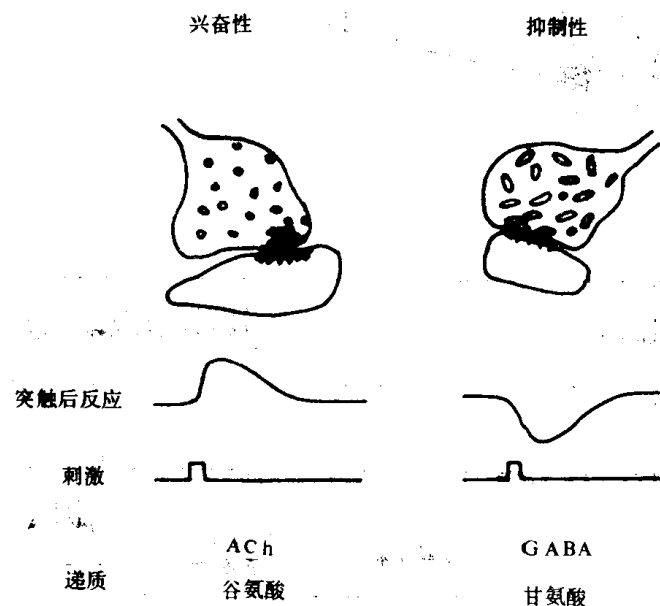


图 4 兴奋性和抑制性化学突触
ACh 为乙酰胆碱, GABA 为 γ -氨基丁酸。

现已知道,一个神经元可以释放二种或二种以上的神经递质或神经调质(neuromodulator)。神经调质是另一类神经活性物质,它们以不同方式作用于突触后细胞,以激活细胞内酶系统和通过生化机制影响突触后细胞的功能。神经调质能改变神经元功能的各个方面,其作用时间较长。它们可能既不直接影响膜电位也不影响膜通透性。

按神经元间在突触联接的部位不同,突触又可分为:轴—树型、轴—体(细胞体)型、轴—轴型和树—树型等多种形式,这些多种多样的连接方式和不同的化学递质机制,为神经系统特别是脑在处理复杂的、多重的神经信息提供了最好的活动舞台。

单个神经元可以从别的细胞接受多达成千个突触的输入。这些输入到达神经元的部位在树突、胞体和轴突分布各不相同,所以对该神经元影响的权重也不相同(以轴突起始点,即靠近胞体处的轴丘处影响最大)。另外各输入抵达神经元的先后时间也是不等的,因此对单个神经元输入的神经信息在时间和空间上呈现一种复杂多变的形式。神经元对输入信息具有空间总和(spatial summation)和时间总和(temporal summation)的性质,它每时每刻把位于细胞不同部位的突触输入(兴奋性或抑制性的)进行加工处理,从而决定其输出的强弱,这个过程称为整合作用(integration)。正是通过整合作用,亿万个神经元在神经系统内夜以继日地处理着无数的信息,执行着脑的功能。图5为一个简化了的例子。细胞C接受神经元A的兴奋性输入(+),又接受神经元B的抑制性输入(-),当细胞A和B以不同时间—空间模式兴奋时,在细胞C所记录到的膜电位变化(本例中整合结果,细胞C的膜电位低于阈电位,故只是一种阈下的膜电位的涨落)。

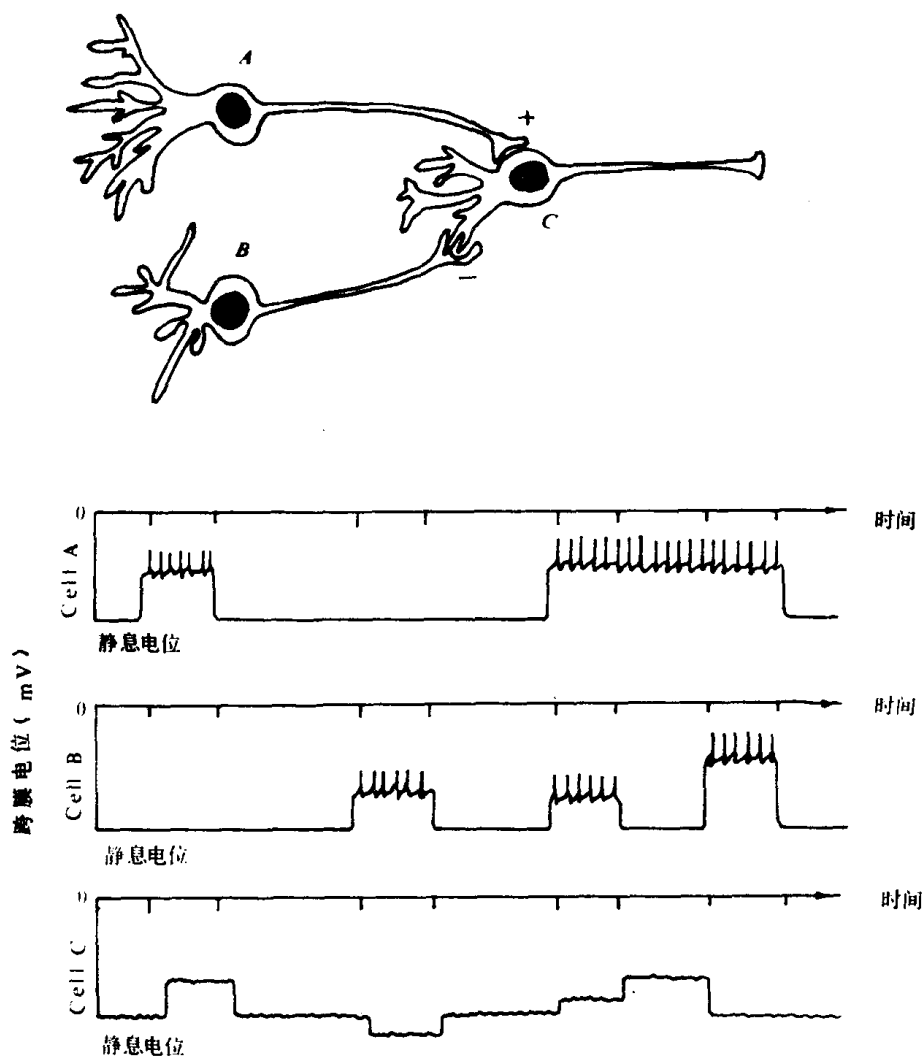


图5 神经元的整合处理
细胞A在细胞C形成兴奋性突触(+);细胞B在细胞C形成抑制性突触(-)。
三条电记录分别为细胞A,B和C胞体内记录的电位随时间的变化。

在脑内,神经元细胞体一般聚集为分立的细胞群,称为核团(nucleus)。在某些脑区域如丘脑外膝体、小脑和大脑皮质,神经元的胞体排列成为核层。在某些层次主要由突起组成的层称

为网状层(也称分子层或神经层),这些片层是神经元突触间相互作用的部位。正是这样,在核团内(有的通过核层)众多的神经元以各种连接方式组成了复杂的神经网络,行使复杂的信息处理功能。在核团或核层之间,神经元的长轴突又相互地进行着信息的交流和相互作用。

神经网络中神经元间的连接方式或最常见的是会聚、辐散和反馈(即环状)。单个神经元可以接受几个到几千个别的细胞的突触输入,形成会聚。一个神经元也可给许多别的细胞发出轴突分枝,形成辐散。某一个神经元的输出,可经过一些其它细胞组成的回路,又返回输入到自身,形成各种形式的反馈回路,而这些反馈往往又是抑制性的突触联接,使得脑对感觉和控制功能更为精确可靠。

三、 脑

脑由许多核团或核层所组成。现已知道,脑内具有相同或相关功能的神经元往往在核团或核层内聚集在一块,它们以很短的轴突甚至只用小足相互连接,由于它们占有空间更小,传递信息更快,所以也就更为经济而有效。这些核团或核层常常按一定顺序连接起来,称为神经通路(neuronal pathways)。以视通路为例,视网膜由三层(六种)细胞构成。第一层细胞是由光感受器,即视杆和视锥细胞(人的一只眼睛约 1.25 亿个)。两眼的视网膜神经节细胞作为输出端把网膜神经加工后的信息,经由它们的轴突组成的视神经、视交叉和视束,输入到两个花生样的细胞团——外膝体(lateral geniculate body)。外膝体也是分层的,人、猴分为六层,猫分为三层。外膝体神经元对输入的信息作进一步处理后,再将纤维投射到大脑皮层视 1 区(又称初级视皮层或纹状皮层,primary visual cortex or striate cortex)。视皮层也是分层结构。在视皮层内经过几个突触连接,在层与层之间的传递中信息又得到进一步的整合,然后视信息又送到几十个相邻的更高的视区去(详见后文:“既平行又分级的视觉信息处理的中枢神经机制”)。在视觉通路中,不同性质的视信息,如形状、颜色、立体视觉、运动视觉信息都是按照侧重不同的、相对分离的通路进行信息处理的。

脑内信息处理的方式有许多种类,其中兴奋和抑制的相互作用是其主要方式。抑制作用的方式主要是突触后抑制,即神经元经抑制性突触,在突触后神经元产生抑制性突触后电位(IPSP),即超极化的突触后电位,使第二级神经元抑制。除开突触后抑制外,还有突触前抑制。

突触前抑制发生在轴突—轴突性突触上,一个抑制性轴突末梢(1)向另一个兴奋性轴突末梢(2)释放抑制性递质,因此当冲动抵达末梢(2)时,其向突触后神经元(3)所释放的兴奋性递质数量就大为减少,使神经元(3)上产生的兴奋性突触后电位(EPSP)变小,如图 6A 所示。突触前抑制,可选择性地使会聚到一个细胞来的某个特异性通路中断而不影响别的输入通路,所以比较专一。

突触后抑制的种类很多,现举例如下。

1)前馈抑制——图 6B 所示,神经元(1)经抑制性中间神经元(2)释放抑制性递质,使神经元(3)突触后膜产生抑制性突触后电位。例如在脊髓内,由肌梭感受器来的 I₁ 输入纤维一方面兴奋支配屈肌的 α 运动神经元,使屈肌收缩;同时 I₁ 输入到另一抑制性中间神经元,使之释放抑制性递质而使支配伸肌的 α 运动神经元产生抑制性突触后电位,从而使伸肌产生抑制(舒张)以保证屈的动作得以协调地实现。

2)返回抑制——图 6C 所示,这是一种典型的反馈通路,也是经由一个中间的抑制性神经

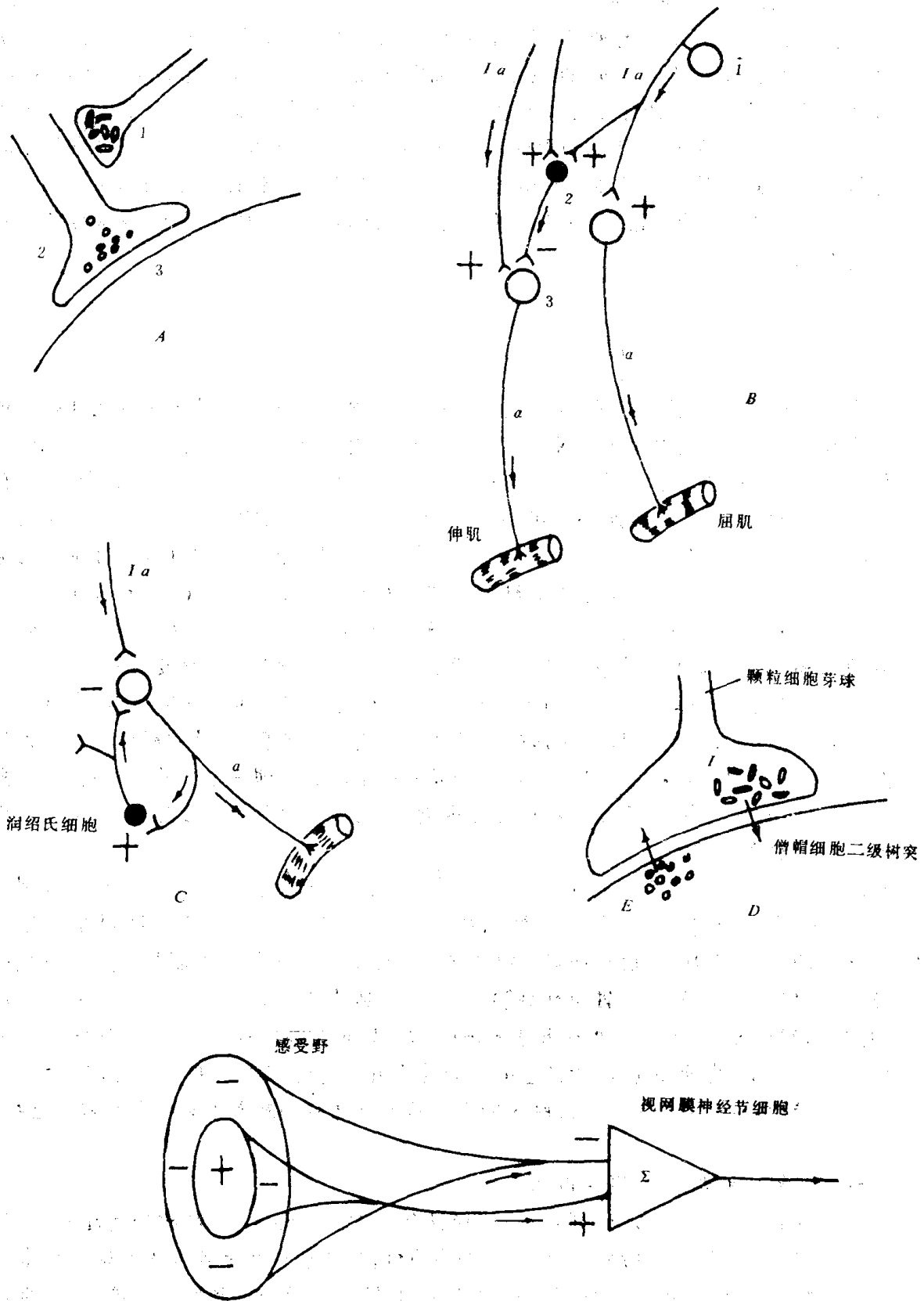


图6 各种类型的抑制作用
A. 突触前抑制; B. 前馈抑制; C. 返回抑制; D. 交互抑制; E. 侧抑制。

元释放递质给突触前兴奋性神经元本身所产生的抑制作用。例如,脊髓前角的 α 运动神经元的侧枝又兴奋闰绍氏细胞(Renshaw's cell),使之释放抑制性递质,又返回来抑制 α 运动神经元本身。这样就使 α 运动神经元的兴奋性更加稳定。

3)交互抑制——在树突-树突突触间,也存在某些抑制作用,如图6D所示,嗅球内颗粒细胞芽球与僧帽细胞二级树突间存在双向的突触,僧帽细胞兴奋就可引起颗粒细胞芽球向僧帽细胞本身释放抑制性递质,使自身超极化。这条抑制通路很短,可使抑制作用十分有效。

4)侧抑制——相邻神经元之间能彼此相互抑制的现象称为侧抑制。当刺激某一神经元时若同时刺激它周围的神经元,则周围神经元的兴奋就会对中心神经元产生抑制作用。侧抑制概念是诺贝尔奖获得者Hartline提出的,现已证明是神经系统内的一种普遍的现象。例如,在视觉感受野(visual receptive field,指视系统内任何一个神经元在视网膜上都占有的一个区域,该区域受到光刺激时此神经元就产生反应)研究中,当用小光点单独刺激视网膜神经节细胞的感受野中心区时,得到神经元的最大反应;如用另一小光点同时刺激感受野周边区域时,则得到的反应大为减弱。现已知道神经节细胞的感受野是同心圆拮抗式的(图6E),其抑制性外周区就是一种侧抑制回路的范例。Hartline关于鲎眼侧抑制网络的研究(详见本书后面张作生文)更是著名的例子。侧抑制在视觉系统中有突出图形的边框,提高反差的作用;在听觉系统中提高了对声频率分辨的功能。

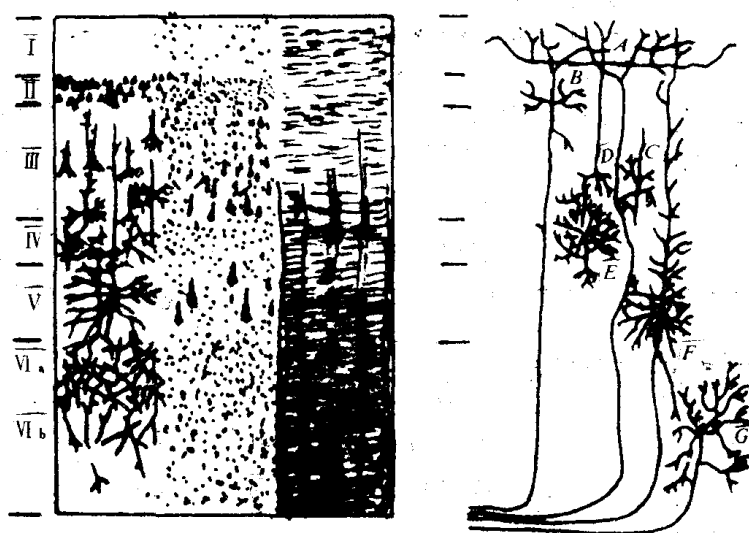


图7 人大脑皮层的组织结构

左: I 为分子层; II 为外颗粒层; III 为外锥体细胞层; IV 为内颗粒层; V 为内锥体细胞层; VI 为梭形细胞层。右: 不同层细胞的代表类型, A. Cajal 氏水平细胞; B. 小锥体细胞; C. 中等和大锥体细胞; D. Martinotti 氏细胞; E. 星形细胞; F. 大锥体细胞; G. 梭形细胞。

大脑皮层(或皮质)是感觉分析和综合的最高级部位,也是控制运动的主要部位。大脑皮层是大脑两半球最外表的一层灰质(指神经元胞体所在处,白质为神经纤维所在处),厚约2—5cm。人大脑皮层内约有140亿个神经元,其类型也很多,均属多极神经元。其间有复杂的联系,但它们是分层次的高度有序的结构。在垂直切面上大脑皮质可分为六层(见图7):(1)分子层,有少量神经元和较多的神经胶质细胞及横行的神经纤维;(2)外颗粒层,有大量小锥体细胞和少数颗粒细胞;(3)外锥体细胞层,以中等和大锥体细胞为主;(4)内颗粒层,主要是小星状细胞;(5)内锥体细胞层,大锥体细胞是此层的主要细胞类型,在运动皮层还有巨锥体细胞;(6)

梭形细胞层。大脑皮层的不同区虽然具有相似的六层结构,但不同区域各层的相应厚度并不相同,其中所含神经元的形状和大小也不完全一致。1905年 Brodmann 根据神经元成分和结构特征,将整个大脑皮层分成 52 个区(见图 8),按数字排列。这种分区作为外科的区域标志仍然有用,但从生理学角度看,大多数区的机能并不专一。一种机能可包含几个区域甚至几十个区(如视觉机能,见后面文章)。

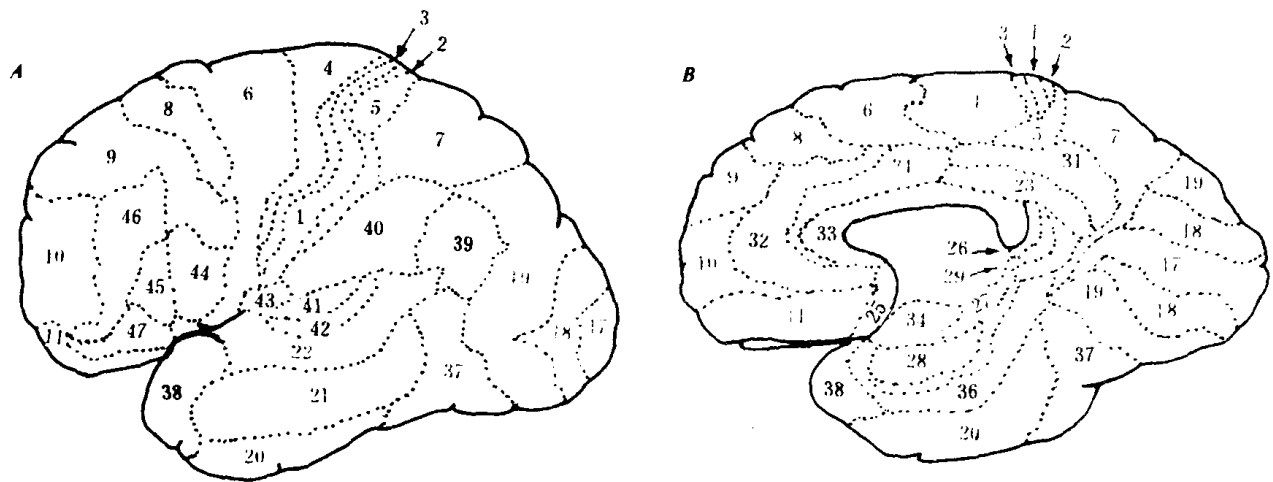


图 8 人类大脑皮层分区(Brodman 氏分区)图
A. 大脑半球外侧观; B. 内侧观。

从机能上还可将皮层区分为:(1)感觉皮层(包括视区、听区、躯体感觉区等);(2)联络皮层,包括额叶、顶叶、颞叶的大部;(3)运动皮层(见图 9 示)。此三类皮层的主要区别是第四层和第五层相对厚度不一样。第四层是丘脑特异性投射纤维终止的主要部位,第五层是下行运动通路的起始部位。

正如图 9 所示,感觉皮层的第四层比运动皮层的厚,因为感觉皮层有较多的传入纤维终止,而运动皮层的第五层比感觉皮层的厚,因起源于运动皮层的下行运动纤维较多。联络皮质的感觉和运动机能处于前二者之间,它既有调节运动功能,也接受一定的感觉传入。

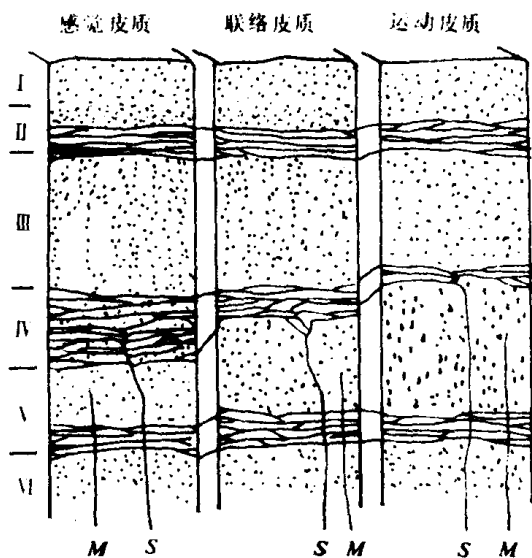


图 9 不同的皮层区内部分层对比图
S 表示感觉传入; M 表示运动传出。

Mountcastle 在躯体感觉皮层, Hubel 和 Wiesel 在视皮层的研究表明,皮层细胞的纵向柱状排列构成了皮层的最基本单位,称为功能柱(functional column)或柱状构造(columnar organization)。图 10 为躯体感觉和视觉方位柱、左右眼优势柱的示意图。关节感觉(J)、皮肤压力感觉(P)、毛感受器(H)传入分别终止在不同的功能柱内,此三类功能柱很有规律地重复排列在皮层表面。在视皮层表面的水平方向上,具有相同的最优方位的视皮层细胞所在的柱状结构之间,神经元的最优方位在水平方向顺时针或逆时针变化,大致上是以 $10^\circ/50\mu$ 的变化率连续变化的。这些具有相同最优方位的功能柱还连成片状薄

层(slabs),故如要包括 180° 全方位的这些薄板层总厚度应是 0.9mm 左右。这样一套薄板结构称为方位柱(orientation column)。如图 10B。另一方面,主要接受左眼和右眼的神经元,在视皮层内也是形成了柱状分布,并以十分有序的规律交替重复出现,称作眼优势柱(ocular dominance column)(图 10B)。现已知道,丘脑的特异性传入纤维终止在柱内第四层的神经丛中,而丘脑的非特异性传入纤维则弥散地到达 1—3mm 范围内的柱状构造。传入冲动通过第四层和第二层细胞在柱内垂直扩布,传出冲动由第三和第五层细胞的轴突离开皮层,柱内各层细胞之间的相互联系是传入—传出信息处理的环路,第三层细胞的水平纤维则有抑制相邻细胞柱的作用。

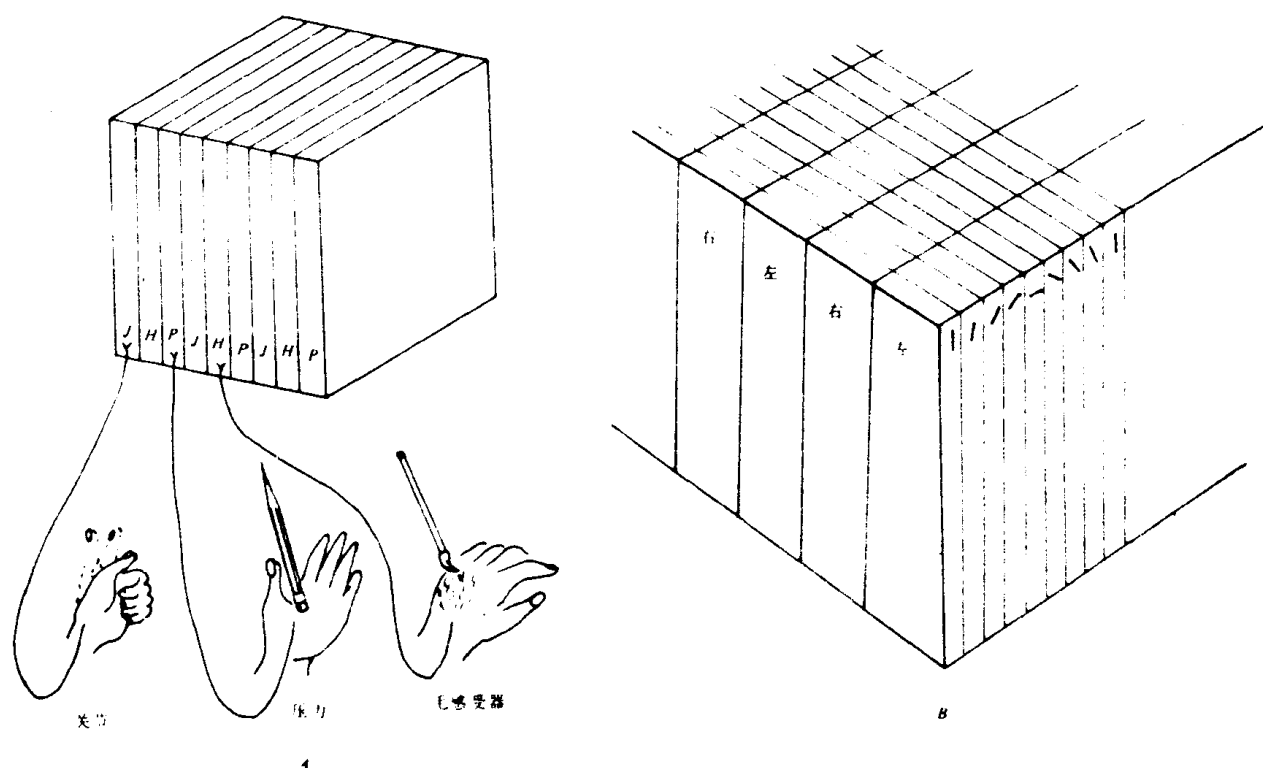


图 10 皮层功能的柱状结构

A. 体感区的关节感、压力感和毛感受器输入的有序排列; B. 视皮层(17区)的方位功能柱和眼优势柱分布示意。注意,本图中所示的皮层表面以及各功能柱都是直线,而实际上在脑内这些线条都是曲线,这毕竟是生物学而不是建筑学啊!

控制运动的皮层表面范围相当大,甚至包括某些感觉区在内都有一定运动机能;但是其中有一些区域,与躯体运动有比较密切的关系,这些区域阈值低,定位明确,损毁后有显著的运动不足或障碍。

在大脑皮层运动区的垂直切面上,可见该区的细胞和皮层感觉区相似,呈纵向垂直于皮层表面的柱状排列,组成了运动皮层的基本单位。运动区的这种结构单位称为运动柱(motor column)。运动柱内相邻的锥体细胞常投射到不同的运动神经元群,而投射到同一运动神经元群的细胞却可来自不同的运动柱。控制某一肌肉的皮层细胞不是紧密地聚集在一起的。但是同一个运动柱的细胞却与同一个关节的运动有关,也就是说一个运动柱作用于同一个关节的肌肉群,提示运动皮层代表的是某些运动而不是某一肌肉。有人证明,一块肌肉受许多运动柱支

配。

运动区的细胞接收多方面的感觉传入,来自皮肤、肌肉和关节的冲动经丘脑到达皮层,提供了调节运动所需的感覺信息;运动柱内细胞之间的回路使不同层次的神经元产生广泛的相互作用,最后经过整合作用后由锥体细胞和非锥体细胞下行经锥体系和锥体外系,支配脊髓的运动神经元,引起肌肉的运动。

参 考 文 献

- [1] Kuffler S W, Nicholls J G, Martin A R. *From Neuron To Brain*, (2nd ed.) Sunderland, Mass. U. S. A: Sinauer Associates Inc. Publishers, 1984
- [2] [美]约翰·道林著,吴森鑫、杨雄里译. 视网膜. 上海:上海医科大学出版社, 1989
- [3] 王伯扬. 神经电生理学, 北京:人民教育出版社. 1982
- [4] Hubel D H. *Eye, Brain, and Vision*. New York: Scientific American Library, 1988
- [5] Levine M W, Shefner J M. *Fundamentals of Sensation and Perception*. London: Addison-Wesley Publishing Company, 1981