



中国科学院研究生院教材

Textbooks of Graduate University of Chinese Academy of Sciences

# 神经信息学

——神经系统的理论和模型

■ 汪云九 等著

**Neuroinformatics:**

Theories and Models of Neural Systems



高等教育出版社

Higher Education Press



中国科学院研究生院教材

Textbooks of Graduate University of Chinese Academy of Sciences

# 神经信息学

——神经系统的理论和模型

■ 汪云九 等著

## Neuroinformatics:

Theories and Models of Neural Systems



高等教育出版社  
Higher Education Press

## 内容提要

本书把半个世纪以来有实验依据的神经系统(脑)中的主要理论和模型集中起来,给研究生们提供理论训练。这些理论和模型中有重要基础理论意义的,大都取材于诺贝尔奖获得者的工作(Hodgkin、Huxley、Hartline、Gabor、Bekesy、Eccles、Crick、Edelman、Sperry……),也包括对信息科学、工程应用有重大影响的假设、理论和算法(Hebb学习律、平行分布式理论框架……)。

本书共分三篇:第一篇包括固定结构的神经系统的理论模型,涵盖神经元模型、感受器的数学描述、节律产生和视觉信息加工等;第二篇是关于学习和记忆的理论模型,包括Hebb学习律、平行分布式理论框架、Hopfield模型以及短时程的突触修正规律,清晰讲述了神经系统的理论研究对人工智能、信息科学工程应用的意义;第三篇介绍神经科学和脑科学中当前的几个热点,包括神经编码、功能柱的结构和功能、脑的非线性和意识问题。

本书可作为神经科学、认知科学、心理学等专业的研究生教材,也可作为人工视觉、神经假肢、人工智能、信息科学专业研究人员的参考书。

## 图书在版编目(CIP)数据

神经信息学——神经系统的理论和模型 / 汪云九 等著.  
—北京:高等教育出版社,2006.6  
ISBN 7-04-019250-0

I. 神... II. 汪... III. ①神经系统—理论②神经系统—模型 IV. Q42

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 035439 号

---

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010 - 58581118
社 址	北京市西城区德外大街 4 号	免费咨询	800 - 810 - 0598
邮政编码	100011	网 址	<a href="http://www.hep.edu.cn">http://www.hep.edu.cn</a>
总 机	010 - 58581000		<a href="http://www.hep.com.cn">http://www.hep.com.cn</a>
经 销	北京蓝色畅想图书发行有限公司	网上订购	<a href="http://www.landaco.com">http://www.landaco.com</a>
印 刷	北京宝旺印务有限公司		<a href="http://www.landaco.com.cn">http://www.landaco.com.cn</a>
		畅想教育	<a href="http://www.widedu.com">http://www.widedu.com</a>
开 本	787 × 1092 1/16	版 次	2006 年 6 月第 1 版
印 张	35	印 次	2006 年 6 月第 1 次印刷
字 数	710 000	定 价	58.00 元

---

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 19250-00

## 中国科学院研究生院教材编审委员会

---

主 任：白春礼

顾 问：余翔林

副主任：马石庄(常务) 刘志鹏 韩兴国 苏 刚

委 员(以姓氏笔画为序)：

石耀霖 刘嘉麒 吴 向 张文芝 张增顺 李 佩

李伯聪 李家春 杨 乐 汪尔康 汪寿阳 徐至展

阎保平 黄 钧 黄荣辉 彭家贵 裴 钢 谭铁牛

## 生物学科编审组

---

主 编：裴 钢

副主编：姚启智

编 委(以姓氏笔画为序)：

王大成 王 崑 刘志恒 段恩奎 桂建芳 韩兴国 薛勇彪

## 总序

---

在中国科学院研究生院和高等教育出版社的共同努力下，凝聚着中国科学院新老科学家、研究生导师们多年心血和汗水的中国科学院研究生院教材面世了。这套教材的出版，将对丰富我院研究生教育资源、提高研究生教育质量、培养更多高素质的科技人才起到积极的推动作用。

作为科技国家队，中国科学院肩负着面向国家战略需求，面向世界科学前沿，为国家作出基础性、战略性和前瞻性的重大科技创新贡献和培养高级科技人才的使命。中国科学院研究生教育是我国高等教育的重要组成部分，在新的历史时期，中国科学院研究生教育不仅要为我院知识创新工程提供人力资源保障，还担负着落实科教兴国战略和人才强国战略，为创新型国家建设培养一大批高素质人才的重要使命。

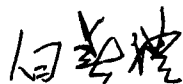
集成中国科学院的教学资源、科技资源和智力资源，中国科学院研究生院坚持教育与科研紧密结合的“两段式”培养模式，在突出科学教育和创新能力培养的同时，重视全面素质教育，倡导文理交融、理工结合，培养的研究生具有宽厚扎实的基础知识、敏锐的科学探索意识、活跃的思维和唯实、求真、协力、创新的良好素质。

研究生教材建设是研究生教育中重要的基础性工作。由一批活跃在科学前沿，同时又具有丰富教学经验的科学家编写的中国科

学院研究生院教材,适合在校研究生学习使用,也可作为高校教师和专业研究人员的参考书。这套研究生教材内容力求科学性、系统性、基础性和前沿性的统一,使学习者不仅能获得比较系统的科学基础知识,也能体会蕴于其中的科学精神、科学思想、科学方法,为进入科学研究的学术殿堂奠定良好的基础;优秀教材不但是体现教学内容和教学方法的知识载体、开展教学的基本条件和手段,也是深化教学改革、提高教育质量、促进科学教育与人文教育结合的重要保证。

“十年树木,百年树人”。我相信,经过若干年的努力,中国科学院研究生院一定能建设起多学科、多类型、多品种、多层次配套的研究生教材体系,为我国研究生教育百花园增添一枝新的奇葩,为我国高级科技人才的培养作出新的贡献。

中国科学院 常务副院长  
中国科学院研究生院 院长  
中国科学院 院士



二〇〇六年二月二十八日

## 序

---

20 世纪初,物理学中“相对论”和“量子论”的提出,标志着物理学进入成熟科学的行列。从 20 世纪中叶开始,神经科学逐渐进入科学研究的中心舞台。人们使用许多最新的技术手段来进行实验研究,也用各种理论观点,如信息观点、系统观点、数理观点……来解释和概括实验结果。在神经科学极为广阔的领域内,展开多种多样的研究工作。我国的神经科学研究也正在奋起直追。

为了发展我国的神经科学研究,需要培养具有实验能力和理论思维的研究人才。近年来,我国自己编写的和引进国外关于神经科学实验方面的教材已有若干册,但是关于神经科学理论方面的教材却至今一本也没有。本书的出版正顺应了这方面的客观需要,是一件值得高兴的事。

本教材有以下几方面特点。

首先,本书编者提出了讲授神经信息学的一个理论框架,把神经科学中具有重要意义的理论工作网罗其中,介绍清楚。如有基础理论意义的 H-H 方程、Hartline 侧抑制、Hubel & Wiesel 的感受野等,也具有重大应用价值的假说、理论、模型,如 Hebb 学习律、PDP 理论、Hopfield 模型等。在最后部分还对脑科学和神经科学中有重大意义但还没有搞清楚的重点问题,如神经编码问题、意识问题等做了概括介绍。

其次,本书编者长期从事神经科学的理论研究,所以本书的内容不仅包括国外科学家的研究成果,也包括他本人及他的研究生们的工作。

第三,本书编者是中国科技大学研究生院、中国科学院研究生院的兼职教授,授课时间长达 30 年左右,所以本书是他长期教学工作的积累。

第四,本书编者在介绍一个深奥的理论问题时,能深入浅出,旁征博引。如侧抑制网络一章,既介绍 Hartline 发现侧抑制现象的实验过程,又谈到 Bekesy 关于侧抑制在触觉中的研究工作、Mach 在视觉心理上的研究,还联系到这种现象在艺术创作上的应用以及在认识论上的意义等。

第五,本书编者在介绍某一理论问题前,先综述有关问题的生理和心理学基础知识,使得数理专业出身的人,可以直接进入问题,而不必从头去寻找原始材料。这些基

## II 序

础知识的总结也是他多年探索的积累而不是现成材料的搬抄。

如果要对此书提些意见,我希望下次再版时最好能加上一些练习作业,使研究生们可以获到一些实际的练习。

总之,本书的出版是我国在理论神经科学的教学方面的一个重要成果,将为培养神经科学高级人才和推动我国神经科学的发展做出贡献。

唐孝威

二〇〇五年十月



## 前 言

---

本教材以我在中国科学院研究生院开设的“神经信息学”课程讲义为基础编写的。这门课程的开设要追溯到 40 多年前的往事。1959 年,我从山东大学数学系毕业分配到中国科学院生物物理研究所工作。当年是建所后的第二年,一切都在筹措当中。20 世纪 60 年代的中国科学院执行一条好的政策,所谓“所系”挂钩,就是中国科学院内每一个研究所与中国科技大学各系之间在教学和研究方面对口协作交流。分配给我们所的任务是与中国科技大学生物物理系“挂钩”,其中一项任务就是针对高年级学生开设一些专业课。当时的所长贝时璋先生和系副主任沈淑敏先生安排我给学生们讲点课。1963 年开始,我开始给他们讲授“生物信息论”。内容包括信息论初步,放射生物学的信息问题,遗传信息,视觉信息等。文化大革命开始,课程就中止了。1964 年发生了一件我学术生涯中的大事,也是与本书的产生密切相关的事情。当时生物物理所仿生室的研究方向尚未确定,进行群众性的大讨论。我当时已看到 Hartline 的一些工作,感到在低等动物视觉系统中发现的侧抑制现象,能上升到理论角度进行研究,而且可解释视觉心理现象(Mach 带)和在艺术和绘图方面的意义,感到十分兴奋并产生强烈兴趣。于是我在仿生室研究方向的讨论会上提出以“视觉信息加工”作为研究方向,经大家讨论、所长贝时璋先生的认可和党委的同意,确定以“视觉信息加工”为研究方向。该室成立后,我在该实验室中一直担任数学模型组组长,直至退休。文化大革命后该研究方向仍沿用,后来演化为中国科学院开放研究实验室。2004 年以该实验室为主,联合其他两个实验室成立“脑与认知”国家重点实验室。1994 年我注意到分子生物学的创始人,诺贝尔奖获得者 F. Crick,转而研究脑科学中的意识问题,而且把视觉系统作为研究意识问题的突破口时,我感到由衷地高兴和鼓舞。

文化大革命结束后,研究生制度恢复。我应邀在中国科技大学研究生院(即中国科学院研究生院的前身)讲授“生物控制论”。每年或 40 学时,或 60 学时。在教学过程中,我感到“生物控制论”过于宽泛。1994 年我访问德国波洪鲁尔大学时,到过—个研究所,名为神经信息学,主要研究方向是图像识别、机器人视觉、汽车自动驾驶等

## II 前言

方面。与我所在的实验室的研究方向相近,搞得很有生气,经费来源也充足。我觉得不妨把这门课程改为“神经信息学”,以便更具体、更新颖和更切合我室的研究方向。于是从1994年起,我在中国科学院研究生院的课程名定为“神经信息学”,每学期40学时。

在长期的研究工作中,我深感神经科学理论化发展之迅速;在与年轻的研究生接触过程中,感到对他们介绍这方面知识和进行培训之重要。

“神经信息学”是一门新的课程,是从事神经科学、脑科学的研究生必须具备的知识,也是认知科学、人工智能、视觉仿生乃至哲学认识论专业的高级研究人员的参考书。时下国内大学尚未有这类课程,美国麻省理工大学本科生有一门类似课程,但从系统性,探讨问题的深度等方面远不及本教材。英国 Dayan 和 Abbott 2001 年出版的《Theoretical Neuroscience》也是这类教材,但该书把重点放在“学习和记忆”方面,更偏重于数理和算法层次,而对神经科学中一些经典工作,如 Hartline 的侧抑制网络却没有给予足够的重视。

“神经信息学”课程主要是面向实验工作者的,但需要他们具备一定的高等数学知识,帮助他们从实验数据和结果中发现一些规律性的东西,提高到理论模型层次去认识。当然数理出身的研究生如果对神经系统的建模和理论研究有兴趣,也可借助于本书对神经科学中的理论模型做一个全面的理解。为此,我们在每一章或每篇开头,都要简要介绍一下这一领域的生理学和心理学实验进展,作为进入理论研究的准备知识。因此,本书在某种程度上具有完备性。

神经系统的理论和模型经过半个多世纪的发展,积累的书籍、文献、资料已达汗牛充栋的地步。再加上神经系统的层次众多和领域丰富,小至微管、突触,大到意识精神,几乎包括人类活动的所有方面,所以,要想在一本教材中包含所有的成果是不现实和不可能的事。我们在“神经信息学”中把它分成三大篇,第一篇是决定性行为中神经信息和控制回路的理论模型,这些行为模式大都是与生俱来的,与学习过程无多大关系。我们也把视觉信息加工部分也列在其中,而且占据相当篇幅。因为初级视觉部分是动物出生后“固化”在神经系统中的。另外,一个很重要的原因是编者从事多年研究的领域是视觉的数学模型,而且,视觉研究是神经科学中发展最快、实验结果最多、理论化程度最高的,获诺贝尔奖最多的一个分支。第二篇是关于学习和记忆的理论模型。这是一个十分有趣味且意义重大的方面。20 世纪中 Hebb 提出突触可塑性的学习假说,得到越来越多的实验证明,各种学习算法和神经网络计算机, PDP 理论框架等都先后提出, Kandel 在海兔上的工作获 2000 年诺贝尔奖,但是高等动物的学习记忆机制尚未最终揭开,所以我们把这些内容集成本书的第二篇。第三篇列出四个在脑科学和神经科学发展中的重大而基础的理论问题。这几个问题可能在短期内无法解决,但已经引起高瞻远瞩的科学家们的关注,或集中了国际上各专业科学大师的探讨热潮。我们把它们放在最后一部分,加以简单评述和介绍,以供研

究生们或神经科学家们选择研究方向时参考,或作从事枯燥的专业研究后开阔视野之用。

这些内容比之整个神经信息学在国际上的发展来说,仅是一小部分,本教材只是集中在其中某些方面,在这些方面我取材的是国际上最好的工作,最新的成果。因此,本教材几乎包括了神经科学的基础理论研究中所有获得诺贝尔奖的工作,如 Hartline、Hubel、Wiesel、Bekesy、Sperry、Kandel、Crick 等,也包括了一些专业领域中的权威科学家,如 Minsky、Haken、Kuffler、Barlow、Hebb、Hopfield、McCulloch 等。引用的文献尽量采用 Nature、Science 或专业顶尖刊物上发表的论文。

限于篇幅和编者的熟悉程度,一些重要工作和理论模型未能纳入本教材,如 Arbib 的工作、Grossberg 的理论等,未免感到有些遗憾。有些内容我觉得很重要,但又不够熟悉,于是邀请我的朋友和同事来写。本书第十二章请复旦大学顾凡及教授写,第十五章的第五节请厦门大学周昌乐教授写,在此表示特别感谢。

在本教材成书之际,我必须向有关单位和人士给予衷心的感谢。首先中国科学院生物物理研究所给予我长期稳定的支持,特别是名誉所长贝时璋先生引领我进入科学道路,他的高瞻远瞩、学术上的开阔视野、研究中的严谨作风,都使我受益匪浅,可以说我是他的一个未入学的研究生。其次,感谢国家自然科学基金会给予我课题组的资助,我先后参加一项攀登计划,三项重大项目,两项重点项目和若干项自由选题项目,使得我有足够的经费和时间在这领域内长期潜心研究。第三,也要感谢我的生物学老师郑竺英先生,她虽是生物专业出身,但却有广博的知识和开阔的思路,特别是我刚迈入科学院,进入她领导的理论组,她在学术上给予我许多帮助。我与齐翔林共事合作长达三十年,在视觉建模过程中,申请经费、协助指导博士研究生中,她起了很大作用。第四,文化大革命后,我国执行改革开放政策,我们才有机会到国外研究所和大学进修、参观和访问,因而开阔了视野,增加了知识。在此,我要向友好、平等接待我的国际友人表示感谢。其中包括德国的 H. Haken 教授、G. Hauske 教授,已故的 Reichardt 教授, K. P. Hoffmann 教授、H. R. Dinse 教授、A. Aersten 教授等;日本已故的南云仁一教授,甘利俊一教授、塚田稔教授、铃木良次教授、松本修文教授、佐藤俊辅教授;意大利已故的 E. R. Caraniello 教授,美国的 M. A. Arbib 教授、W. J. Freeman 教授等。第五,没有我的二十多位硕士研究生和博士研究生的工作,本教材不可能有如此丰富、翔实的内容,本教材中的某些章节,直接引自他们的工作,他们是潘卓华、邢静、程子习、李峰、潘晓川、曾晓东、王志宏、倪睿、陈育志、朱舜山、杨建成、史超、陶霖密、周庆、王孟、钟明、任立刚、李速、张川,博士后杨谦。

感谢高等教育出版社启动的中国科学院研究生教材出版项目,该项目为本书的出版提供了必要的经费支持。高教社李冰祥博士,短短的一两次接触中,慧眼识珠,拍板决定把本教材放到高教出版社出版,这需要学术上的远见和勇气,在此表示钦佩和感谢。

#### IV 前言

本教材还未成书时,我就已年过六十五,必须从研究岗位上退下来,这时几位年轻同事给我很大帮助,我参加了我的忘年交周昌乐教授、唐世明研究员申请的课题,给我经费上的支持。何士刚教授提供给我宽敞的写作空间和便捷的上网条件,使得本教材的后期工作能顺利进行。最后,赵光华博士后、任立刚博士、张川博士、常乐研究生为本教材的草稿录入付出辛苦劳动。

汪云九  
二〇〇六年一月

# 郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

**反盗版举报电话：**(010) 58581897/58581896/58581879

**传 真：**(010) 82086060

**E - mail：**dd@hep.com.cn

**通信地址：**北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

**邮 编：**100011

**购书请拨打电话：**(010) 58581118

策划编辑	高 婷
责任编辑	薛 玥
封面设计	王凌波
责任绘图	朱 静
版式设计	范晓红
责任校对	王 雨
责任印制	陈伟光

# 目 录

---

引论	(1)
第一篇 固定结构的神经系统的理论模型	(7)
第一章 神经元的形态、生理特性及其数学描述	(9)
第一节 神经细胞的形态、生理特性	(9)
第二节 McCulloch & Pitts(MP)模型	(12)
第三节 Caianiello 模型	(16)
第四节 现代常用的模型	(18)
第五节 H-H 方程及广义 H-H 方程	(20)
第六节 R-H 模型及各种模型比较	(23)
第二章 感受器的特性及数学描述	(26)
第一节 动物的感觉	(26)
第二节 感受器的稳态特性	(28)
第三节 感受器的时间特性以及人的时间感	(33)
第三章 侧抑制神经网络	(42)
第一节 侧抑制现象的电生理学研究	(42)
第二节 侧抑制现象的心理学研究	(53)
第三节 侧抑制网络的理论研究和计算机模型	(60)
第四节 侧抑制网络的意义	(64)
第四章 竞争协作网络和神经场方程	(68)
第一节 问题提出	(68)
第二节 离散模型中的竞争过程	(70)
第三节 一维连续场中的竞争协作模型	(73)

## II 目 录

第四节	全模型与分层模型 .....	(78)
第五节	形成立体视觉的一种理论描述 .....	(79)
第六节	神经场方程的当前工作 .....	(82)
第五章	神经网络中的回响与细胞自动机 .....	(84)
第一节	问题提出及若干实例 .....	(84)
第二节	回响的数学模型及理论研究结果 .....	(86)
第三节	计算机模拟结果及其他模拟结果 .....	(89)
第四节	细胞自动机 .....	(95)
第六章	视觉信息加工 .....	(102)
第一节	视觉系统的解剖和生理 .....	(102)
第二节	感受野的性质 .....	(105)
第三节	感受野的早期模型 .....	(132)
第四节	感受野的 Gabor 函数模型 .....	(145)
第五节	感受野 Gabor 模型的意义 .....	(164)
第六节	感受野 Gabor 模型的应用 .....	(179)
第七节	一些视觉功能的数学描述 .....	(204)
第八节	视觉与行为 .....	(226)
第九节	视觉计算理论和正则化理论 .....	(237)
第十节	视觉仿生 .....	(263)
第七章	节律性活动的产生和调控 .....	(275)
第一节	一般性考虑和数学分析 .....	(275)
第二节	节律性活动的典型实例 .....	(280)
第三节	动物的步态及数学描述 .....	(285)
<b>第二篇</b>	<b>学习和记忆的理论模型</b> .....	<b>(293)</b>
第八章	学习和记忆的生理学及心理学研究 .....	(295)
第一节	学习和记忆的定义、意义及简史 .....	(295)
第二节	功能定位 .....	(298)
第三节	学习和记忆的分类及有关脑结构 .....	(300)
第四节	学习和记忆的细胞和分子基础 .....	(307)
第五节	突触修正理论 .....	(312)
第九章	关于学习和记忆的早期模型 .....	(313)
第一节	Caianiello 的记忆方程 .....	(313)
第二节	中野馨的联想机 .....	(314)

第三节	全息记忆模型 .....	(318)
第四节	Kohonen 的联想记忆及 D. Marr 关于新皮质、小脑和海马 的理论模型 .....	(323)
第十章	基于 Hebb 学习律的数学模型 .....	(328)
第一节	Hebb 学习律的一般数学描述和分类 .....	(328)
第二节	无监督学习 .....	(330)
第三节	有监督的学习 .....	(334)
第四节	学习算法小结 .....	(337)
第五节	脉冲时间依赖的突触可塑性及数学描述 .....	(338)
第十一章	平行分布式理论框架和 Hopfield 神经网络理论 .....	(341)
第一节	平行分布式理论框架的生理和心理基础 .....	(341)
第二节	平行分布式理论框架的内容 .....	(343)
第三节	PDP 框架下的一些具体算法 .....	(348)
第四节	内部表象问题 .....	(356)
第五节	PDP 理论的成功范例 .....	(359)
第六节	Hopfield 的神经网络计算机 .....	(368)
<b>第三篇</b>	<b>脑理论和模型中的热点和重点问题</b> .....	<b>(377)</b>
第十二章	神经动力学和脑的混沌理论 .....	(379)
第一节	引言 .....	(379)
第二节	神经脉冲序列的非线性动力学分析 .....	(381)
第三节	嗅觉感知的神经动力学 .....	(384)
第四节	脑电的复杂性分析 .....	(400)
第十三章	神经信息的编码和表象 .....	(416)
第一节	神经编码的种种假说 .....	(416)
第二节	信息论上的考虑和数学处理 .....	(426)
第三节	电生理研究中发现的 40 Hz 同步振荡 .....	(432)
第四节	时空动态编码 .....	(436)
第十四章	皮质功能柱的结构和功能 .....	(443)
第一节	皮质功能柱的定义和结构 .....	(443)
第二节	功能柱的理论模型 .....	(448)
第三节	功能柱的意义和作用 .....	(458)
第十五章	意识问题 .....	(461)
第一节	意识问题的再提出 .....	(461)



## IV 目 录

第二节	意识研究中的一些基本理论问题 .....	(463)
第三节	意识研究的理论框架 .....	(473)
第四节	意识的测定 .....	(481)
第五节	意识的量子理论 .....	(488)
第六节	视觉是研究意识问题的突破口 .....	(499)
 <b>中日文参考文献(按拼音排序)</b>		 (508)
<hr/>		
<b>英文参考文献</b>		(514)
<hr/>		