大脑的瞬态,复杂体和选择性

神经元瞬态的连续表达与动态相关性有关,同时如本文所示,还与动态不稳 定性有关。动态不稳定性是神经系统典型的复杂形式,从以下两个角度来看,这 对于适应性大脑功能可能至关重要。第一个是从神经元选择和自组织系统的角度 来看的:如果选择性机制支持适应性神经元反应的出现,那么动态不稳定性本身 必然是适应性的。这是因为动态不稳定性是选择所依据的多样性的来源,因此会 受到选择推动的影响。简而言之,通过选择出现的次序取决于表征大脑动力学多 样性的不稳定性。此外,信息理论提供了第二个视角。

关键词:神经元瞬态;复杂体;功能整合;神经密码选择;自组织

1、引言

本文回顾了复杂体的概念以及它与神经系统中的瞬态和动态不稳定性之间 的关系。在第2节中,它将神经元瞬态与非线性动力学概念(例如间歇性,迭代 性和动态不稳定性)相关联。本节介绍了不同类型的复杂体(I型和II型)之间 的区别,这在考虑与大脑中可能起作用的选择性机制相关的复杂体和多样性时很 有用。在考虑了复杂体的起源之后,第3节讨论了异步或非线性耦合的作用。模 拟种群之间的连接强度受到控制,以引起以下方面的变化: (i)耦合的性质和 (ii)随后动力学的复杂体。这使得可以表征同步和异步耦合对复杂体的相对贡 献。简而言之,我们将证明复杂体和非线性耦合是并行的,这是稀疏连通性的前 提。第4节介绍了复杂体对自组织(Kelso 1995)和选择性整合突触连接(Edelman 1993)的重要性。在本节中,我们建议使用高阶的选择性机制,来说明大脑为何 表达复杂的动力学。

2、动态视角

(a) 复杂体

在本节中,我们考虑与瞬态产生的动态复杂体相关的瞬态。复杂体本身就是 一个复杂的领域,具有许多定义和观点(Horgan1995)。通常,复杂体是指系统 行为中既不是有序的,不可预测的,也不是混沌的或随机的,而是介于两者之间 的某种事物,它反映了一种固有的不稳定的底层次序。对于复杂体,有两种不同 的方法:一种是从信息论中衍生出来的,另一种是来自非线性系统中确定性混沌 领域的。前一种方法是基于对系统熵的某种度量(例如 Morgera1985),并且可 能与算法复杂度有关(以生成观察到的时间序列所需的算法的最小长度来表示)。 最近,已经提出了基于熵的复杂体度量,该度量试图捕获不同神经元系统之间的 集成与它们信息保存之间的平衡。功能隔离要求每个区域的内在活动和对输入的 响应都不同。另一方面,功能集成要求隔离的区域能够以促进一致集成的方式相 互影响。有人提出,在保持区域特定动态和全局连贯性之间,这种辩证法的解决 是复杂体的标志(Tononi等, 1994; Friston等, 1995)。Tononi等人发现了一 种基于随机过程理论和信息论的复杂体度量方法。(1994)。

在本文中,我们关注复杂体的第二种方法,即明确基于非线性动态系统的方法。在这一类中,还有另一种二分法,可以区分混沌系统的维度复杂体和与自组织和模式形成系统相关的动态不稳定性(Kelso1995)。维度复杂度是一种度量(相关维度),它根据系统演化的平均局部行为(特别是轨迹的指数散度)反映了混乱的程度。维度复杂度与Lyapunov指数密切相关,并由此与Kolmogrov熵(Tsonis 1992)密切相关。但是,这并不是人们在考虑生物学或自组织系统时通常感兴趣的那种复杂体。关键性的复杂体是我们可以直观地理解,即不同的瞬态动力学的连续表达,其中立体类型的时间模式被连续创建和破坏,然后再次出现。在大脑的背景下,这只是细胞群相互作用时神经元瞬态的表达。种群可能以一种同步的方式相互作用(例如单位之间的锁相(例如Gray&Singer1989)或种群之间的相互作用(例如Sporns等人1989)),从而形成了时空活动模式,其中包括许多(不是全部)系统的组件。通常,随之而来的相干状态是不稳定的,自我限制的和短暂的。或者,复杂体可能是由不连贯的异步耦合引起的,这种耦合在不同群体中产生非常不同的瞬态。

总而言之,(动态分类的)复杂度可以分为维数复杂度和动态不稳定性。前者是一种混乱的度量,而后者则直接表征了使系统变得复杂的原因。从现在开始,我们将使用复杂体,动态不稳定性和亚稳定性(Kelso 1995)作为同义词。为了便于讨论,我们将区分两种不同类型的动态不稳定性(I型和 II 型复杂体),并使用论文1(Friston,本期)中描述的神经元模拟对它们进行说明。为此,我们需要引入吸引子的概念。考虑 Friston 方程(1),并假设我们知道所有相关的状态变量 x。

$$\partial x(t) / \partial t = f(x, C) \tag{1}$$

随着时间的流逝,这些变量将改变。如果我们将这些变量相互绘制(在状态 空间中),它们将随着系统的发展而追踪路径或轨迹。吸引子只是该轨迹在其上 运动的表面或"歧管"。显然,嵌入了吸引子歧管的状态空间的尺寸等于所考虑 的变量的数量(歧管的尺寸实际上是上述的尺寸复杂体)。歧管的形状将决定相 关动力学的性质。控制参数(方程式(1)中的C)将决定歧管的形状。要看到 这一点,可以想象由向量 x 的坐标定义的轨迹是一个流过状态空间的点。每个点 的方向由"流场"确定,其中流向由公式(1)指定。流场仅由控制参数 C 确定。 该流场又构成吸引子歧管的形状。动态不稳定性表明该歧管本身是不稳定的。I 型和 II 型复杂体之间的区别在于,这种不稳定性是由流道中的明显变化引起的,还是由控制参数的变化来介导的。



图1 (a) 洛伦兹吸引子, (b) 第一个状态变量的"流动"动力学。

(b) 第一类复杂体

这种形式的动态不稳定性可以比作简单的非线性系统中的"间歇性"(Tsonis 1992)或"惯性"。这些现象反映了当轨迹从歧管的一部分移至另一部分时吸引 子歧管的明显变化。这里的基本思想是,轨迹被困在某些局部子流形中,从而导 致与吸引子表面的那部分相关的独特动力学。不可避免地,一段时间后,轨迹将 逃逸到另一个子流形以表达新的类似瞬态的行为。尽管全局流形实际上从未改 变,但这种徘徊或"流动"的行为仍会引起动态不稳定。换句话说,由于轨迹的 巡回特性卡在局部子流形中,因此流形中存在明显的变化。因为吸引子永远不会 改变,所以底层控制参数(例如连接强度)同样不变,这就是定义I型复杂体的 原因(即由于支持巡回轨迹的复杂吸引子流形而引起的动态不稳定)。洛伦兹吸 引子中描述对流的时空模式可能是这种行为的最简单例证。这个著名的例子(图 1a)有两个侧翼,可以在一段时间内捕获轨迹,然后逃逸到另一侧翼。如果一个 绘制三个状态变量之一作为时间的函数,则可以清楚地看到在吸引子歧管的两部 分之间的这种巡回游荡(图 1b)。可以使用神经元模拟来构建更引人注目的示 例。

(i) 使用短期可塑性的描述

让我们假设所研究的系统是单个种群,如 Friston 中所模拟的那样。在这里, 我们知道所有状态变量,并且由于没有传输延迟要考虑,因此可以将控制动力学 的整个方程组视为公式(1)的示例。这些模拟细胞群中的爆发将用于说明 I 型 复杂体。自发性爆发行为是间歇性的,其中间歇性活动部分由突触后脱敏介导, 由活动性爆发引起。皮层内突触表现出多种形式的促进和抑制。这种短期可塑性 的最主要形式之一是抑制,它会在一些动作电位上发展并随着时间常数在 200-600ms 范围内衰减(有关此问题的讨论,请参见 Abbot 等人(1997 年))。 该现象被并入模拟中,在 Friston 的附录 B 中进行了描述,通过将亚群 j 的放电 概率调制为 σ_1 {-40- E_j },其中 E_j 是通过跨膜电位 V_j 和 $\partial E_j / \partial t = (V_j - E_j) / \tau$ 得到 的。

就模拟的局部场电势(LFP)而言,在3s的时间段内,可在2s内看到间歇 性爆发的典型结果。这种间歇性使动力学变得复杂,并且由于控制参数(时间常 数和连接强度)恒定,因此具有I型复杂体。经过一段时间的爆发后,轨迹落在 歧管的另一部分,而去极化的痕迹又恢复到足以允许另一次自发活动的程度。在 下一个示例中,我们将介绍一个与时间有关的新控制参数。尽管产生了类似的间 歇性,但机制却非常不同。

(c) Ⅱ 类复杂体

这种复杂体通过改变底层控制参数来实际改变吸引子歧管,从而引入动态不稳定性。关于单个神经元群体,控制变量明显是由神经调节性上升神经递质系统的传入介导的某种弥散性神经调节作用。在 Munk 等人的实验中(1996),通过刺激中脑网状结构激活了上升的神经递质系统。这导致了在 γ 范围内的振荡活动的促进,并增强了猫的视觉皮层中神经元突波序列的刺激特异性同步。为此,我们引入了一个新的,随时间变化的控制变量 M(t),表示神经调节输入,其变化范围是 0 到 1。此控制参数只是削弱了开放式快速兴奋性通道的关闭。通过控制AMPA 通道关闭的一阶动力学的时间常数,将 τ_{AMPA} 替换为 τ_{AMPA} /(1-M(t)),在仿真方程引入这种效应。在图 2b 中,可以看到这种促进性调节作用引起的间歇性爆发。在该示例中, M(t)以大约 2Hz 周期性地变化(虚线)。

在这种情况下, M(t)是一个控制变量, 它会改变吸引子歧管的形状并改变动 力学。但是这里有一个重要的发现。如果 M(t)来自另一个模拟种群, 那么从第一 个种群的角度来看, 应将其视为控制变量, 还是将两个种群同时考虑作为状态变 量?显然, 忽略时间延迟, 在后一种情况下, M(t)将是状态变量, 两个种群的集 体控制变量将是不变的。这是一个至关重要的观察, 因为它表明 I 型和 II 型复杂 体之间的区别仅是一个透视问题。换句话说, 从一个系统的角度来看, 可能是 II 型复杂体,当一个人"后退"并考虑其中嵌入了第一个系统的更大系统时,可能 会变成I型复杂体。然而,这种区别是至关重要的,如下所示,特别是如果人们 认为不可能在像在大脑这样的开放系统中足够"落后"的情况下获得I型视角。 这里的要点是,神经元活动可以被视作状态变量或控制变量,具体取决于它们是 所检查的神经元群体的内在还是外在。



图 2 不同种类的迭代动力学或动态不稳定性。(a)单种群的模拟 LFP,表现为短期抑制(突触后反应减敏),其建模方法与主要测试中所述相同。这里的特征是由于某些固有状态变量的动力学(即 I 型复杂体)的动态导致的间歇性发放活动,在此模拟中,AMPA 自激连接强度为 0.44。(b)类似的间歇动力学,但在这种情况下是由外部调制输入模拟突触后电导的经典神经调节作用而产生的(有关详细信息,请参见正文)。正弦调制 M(t)的周期为 512ms,在 0.6 到 1 之间变化。此输入的时程由虚线表示。对于 AMPA 样突触,自激连接强度为 0.18;对于 NMDA 样突触,自激连接强度为 0.022。



图 3 模拟种群中动态不稳定性的另一个示例。在该示例中,自激连接强度被用作动态 控制变量以在随后的 LFP 中引起 II 型复杂体。(a)通过在图 1 中的 Lorenz 吸引子的(规 范化)状态变量中加上 0.44 而获得随时间变化的自我激励。(b)由此所得的动力学。可以 看出,当自激变得太大时,会出现类似于去极化的障碍,并且动力学会脱离振荡状态,只有 在动态连接强度充分下降时才会重新出现。

(d) 吸引子内的吸引子: I型还是 II 型?

作为控制变量如何动态化的最后一个例子,我们考虑如果从上面的模拟中获 取一些控制变量(例如,自激连接强度)并将其设为动态变化,而不是通过另一 个种群(例如,上面的 M(t))输出或状态变量,会发生什么情况?每个种群都有 自己的小吸引子。具有控制变量的吸引子的模型本身就是较小的吸引子的状态变 量,自然而然地导致了在时空尺度不同的吸引子内多次吸引和反复嵌入吸引子的 概念。该模型似乎与大脑有关,并且能够产生很大的复杂体。图3通过将单个模 拟种群的 AMPA 自激连接作为洛伦兹吸引子的状态变量来说明此示例(图1)。 后者的动力学可以被认为是在翻译机制的水平上对一些合理的低维动态系统进 行建模,这与维持固有的兴奋性连接的突触前和突触后基础结构有关。取决于是 否将随后的塑性连接强度(图 3a)视为动态控制变量或新的状态变量,人们可 以将这种合成动力学(图 3b)视为Ⅱ型或Ⅰ型复合体。请牢记该示例,因为在 讨论神经元选择和复杂体的重要性时,我们将在下面再次讨论。

(e) 动态控制变量和复杂体

微观层面的复杂体I型和II型复杂体之间的区别取决于基础控制变量是否不 变。在这里,我们将随时间变化的控制变量称为动态控制变量。II 型复杂度是由 动态控制变量产生的。但是,可以将动态控制变量视为较大系统中的状态变量(即 使上级系统的动态可能未知)。I型和II 型复杂体之间的区别本质上是一个视角 问题。换句话说,它取决于我们认为系统的边界,该变量是否是外部控制变量, 以及变量是否是系统固有变量并作为状态变量输入。从自组织系统及其经验特性 的角度来看,由于随机噪声引起的扰动在动态不稳定性中起着至关重要的作用 (Kelso 1995)。在当前框架中,这些随机扰动可被视为外部影响,从而使动力 学中随后的转变成为II 型复杂体的一个例子。当我们(i)考虑介观描述级别, 并且(ii)根据II 型复杂体考虑选择时,引入动态控制变量概念的原因将变得显 而易见。

如果我们将任何单个种群的外部输入视为动态控制变量,则种群之间相互作 用产生的复杂体可以视为 II 类复杂体。这正确吗?更详细地考虑在第二节的模 拟中如何对电压依赖性 NMDA 突触相互作用进行建模。它们基于与电压相关的 通道响应其他群体的突触前输入而打开的概率乘以突触后跨膜电位的 S 形函数 (见附录 B, Friston)的概率。这个术语有两种解释。首先,我们可以将其解释 为由外部输入(传统观点)介导的电压依赖性效应,或者等效地,它是由外部输 入调制或控制的自励连接。后一种解释源于以下事实:对于任何固定的传入输入, 兴奋性通道打开的数量是去极化的增加的单调函数。专注于这种解释的原因是, 这是一个更笼统的概念的具体示例,即始终可以将来自远端种群的输入视为动态 控制参数,这些参数通过相关种群固有的动态性来表达其效果。这个概念可以推 广到所有输入,包括驱动和调制。从简单的分析角度来看,这种观点显然是正确 的,因为外部输入(即使是类似于 AMPA 或驾驶的输入)将通过趋于阈下突触 后去极化的趋势而导致对内在突触前输入的敏感性增加。

(ii) 介观水平的复杂体

迄今为止,我们已经从微观层面直接根据状态和控制变量研究了复杂体。在神经元之间的输入输出关系方面,I型和II型复杂体之间的区别如何在介观水平上转化?在介观层面上,将大脑强制划分为耦合的输入状态和输出动力学系统的集合,这自然要求具有II型视角。在此,外部输入作为动态控制变量输入。简而言之,我们将建议II型复杂体可以表示为Volterra内核中的动态变化,该动态

变化表征了神经元的交互作用,或者更直观地说,是群体内部和群体之间有效连接的动态变化。再次考虑 Friston 的方程式(2),我们只选择与少量单位 x_i 的活动有关的那些函数

$$x_i(t) = f(x(t-u), C) \tag{2}$$

我们可以将右侧的活动 x 分为来自有问题的单位 xi 的活动和来自外部的 xe:

$$x_{i}(t) = f(x_{i}(t-u), x_{e}(t-u), C)$$
(3)

这是另一种形式,即外部输入与控制内在动力学的控制参数 C 分组在一起。

$$C^* = f_C(x_e(t-u), C)$$
(4)

其中 fc 是向量函数(即返回向量)。如果我们假装外部输入 $x_e(t-u)$ 是恒定的,那么就可以根据状态变量和确定 Volterra 内核的控制参数 $f_c(x_e, C)$ 进行简单的

(Volterra 级数)表征。这是构成大脑的整个单位或总体集合的较小版本。换句话说,等式(4)具有与等式(2)完全相同的形式。

现在考虑到外部输入随时间的变化,我们可以将单位或总体 X_i的子集视为 具有时变 Volterra 内核的输入状态-输出系统的集合。换句话说,C*指定活动相 关的 Volterra 内核。将方程式(2)改写为方程式(4)的含义非常微妙,但很重 要。在等式(2)中,控制参数 C 是固定的,代表了 Volterra 内核,该内核应用 于整个大脑的活动,以给出一个群体所表征的响应。这些控制参数"支撑着"这些 群体固有的动力学的固定的偶然结构,例如,包括所有固有的连通性,短期的塑 料城市,便利等。方程(4)表明,该子系统可以如果允许时变控制参数 C*,则 也视为隔离系统。这些动态控制参数是外部输入的函数,将导致 II 型复杂体。 简而言之,外部传入的所有神经元活动都可以解释为动态控制参数,通过以某种 方式改变其吸引子集会影响收件群体体。

回想一下,Volterra内核是有效连通性的同义词,这意味着所考虑的单位或 总体固有的有效连通性是时间相关的,或更具体地说是活动相关的。II 型视角允 许内核或连接性因活动而发生变化,这是由于其他种群的传入引起的。也许最简 单的例子是通过三分之一的活动来调节两个群体之间的有效联系。这种效应被认 为是一种机制,用于注意力调节高阶感觉区域对来自较低区域的输入的敏感度

(有关神经影像的经验示例,请参见 Buchel & Friston (1997))。简而言之,如 果我们只占大脑的一小部分,并试图根据 Volterra 内核(即有效连通性)来表征 其各个组件之间的所有交互,我们可能会惊讶地发现,由于某种原因,这些内核 本身天生不稳定。这将反映出一个事实,即我们忽略了大脑其他部位的外部输入 的影响(例如,顶叶传入对 V_2 和 V_5 之间的连接强度的调节)。这种观点的价值 在于: (i)在复杂体的产生过程中,突出了有效连通性中依赖活动的变化的核 心作用; (ii) 在这种外部输入未知, 或者虽然已知但负责的传入人的特定子集 未知的情况下, 提出了一种表征外部输入影响的方法。这将在其他地方进行。

(f)复杂体和瞬态

以上说明可以用两种等效的方式来考虑大脑动力学。首先,它们来自一个单一的,极其复杂的,具有全局吸引子流形的动力学系统,该吸引子流形随时间推移是稳定的,但支持迭代轨迹;其次,它是一个由小型,松散耦合的系统组成的集合,其中每个较小的系统都有一个动态的由于其他系统的外部影响而改变了吸引管。唯一的区别是,个体是集体考虑所有群体,还是集中于一个群体之中(不论规模大小)的单一群体。动态控制变量的存在必须在每个群体中引起一定程度的Ⅱ型复杂体。假定任何复杂的动力学都可以采用Ⅱ型观点,那么复杂体的产生将归因于外部控制变量中的动力学现象。显然存在三种可能性: (i)从属系统的动力学(例如,蛋白质合成,轴突运输和翻译机制的缓慢动力学); (ii) 来自上级系统的外部输入的影响(例如,来自其他群体的神经调节输入);或(iii)与系统内不同时间尺度上的动力学耦合(例如,与活动有关的可塑性,例如长期压抑)。在介观尺度上,可以将来自其他神经元群体的输入视为动态控制参数,将其作为确定当时表达的 Volterra 核形式的变量输入。

这里的一个关键概念是皮层可以被认为是可分离的神经元群体的集合。每个 种群通过在其自身的吸引子流形上描绘出一条轨迹来实现其动力。其他种群的影 响会改变吸引子流形和相关的动力学。这就提出了一个重要的问题,许多研究人 员已经解决了这个问题:是用单个动力学系统(即全局吸引子)还是可分离系统 的集合(即较小的吸引子的集合)来最好地描述大脑动力学?在Friston(1997, p164)中,我们解决了这个问题,并得出结论,可以通过将大脑动力学表示为全 局吸引子来调和这两种观点,其中"这个单个吸引子具有特殊的复杂体,可以模 拟其流形出现的成分吸引子的集合。随时间变化"。这只是类型 I 的复杂体。从 任何一个神经元种群的角度来看,不断变化的吸引子流将引起一系列的瞬态动力 学,每个瞬态动力学都有自己独特的和重复的时空组织。通常,"瞬态"描述了系 统在动态系统稳定下来并接近吸引子时在初始阶段发生的行为。在此,由于潜在 吸引子的连续变化,神经系统被认为永久处于"初始时期"。这些变化可以根据其 他群体的动态控制参数(Ⅱ型)的影响来解释(例如,由调制相互作用引起的连 接强度的变化),也可以归因于巡回动力学,其中轨迹从全局吸引子歧管的一部 分向另一个(类型I)。这种行为是神经元瞬态的本质,并且使大脑具有典型的 特殊复杂体。这种复杂体不是强制性的,仅在某些条件下才会出现。在弗里斯顿 等人提出的分析目的。(1997)表明,只有当群体之间的解剖学联系稀疏时,它

才会出现。在接下来的内容中,我们将重新讨论这个问题,但现在我们要问外部 耦合(线性或非线性)的性质是否是起源复杂体的重要因素。

3,耦合和复杂体

(a) 稀疏连通性原则

显然,神经元相互作用的许多方面可以使神经元动力学变得复杂。在本节中, 我们考虑当模拟神经元群体之间的联系逐渐增加时会发生什么。根据模拟和电生 理学,可以对外在连通性增加的影响做出一些预测:在非常低的连通性水平下, 每个神经元种群都会表达自己的动力,而不受相邻单位的影响。随着连接性的增 加,动力学应类似于真实大脑中复杂,间歇的动力学。随着外部联系的进一步增 加,动态不稳定性消失了,每个群体都被锁定在一个单一,连贯的活动模式中(参 见 Friston 等人, 1995)。在 Friston (1997)中,我们直接解决了模拟中外部连 接性增加的影响,以确认这些预测。最初,动态是从稳定的不连贯转变为稳定的 连贯机制,在稳定的连贯性中,每个群体都通过动态不稳定的机制(自身固有的 不稳定状态和稳定的连贯性时期)来保留自己独特且相对稳定的行为,最后发展 成稳定的连贯性。具有锁相和完全夹带的作用。动态不稳定性的中间机制是令人 感兴趣的主题,因为在这种机制下,瞬变具有多样性,对适应性神经元反应具有 重要意义(请参阅第4节)。

在本节中,我们将基于 Friston(本期论文第1页)中描述的模型,使用更全面的分析来重新研究复杂体与稀疏连通性之间的关系,并研究驱动(类似于AMP4的)连接,调制(NMDA)类)连接以及这两种类型之间的相互作用。此外,我们将研究同步和异步耦合的复杂体与相对贡献之间的关系。这里的想法是,异步,非线性的交互将取代最能真实描述大脑动态的高复杂度状态。为此,必须定义和衡量复杂体,尤其是动态不稳定性。

(b) 衡量动态不稳定的方法

在这里,我们描述了一种简单的动态不稳定性度量(Friston,1997年),它 是根据所测神经元过程的频谱密度 g(w,t)的不稳定性或熵来构架的。如果亚稳定 的特征是短暂的稳定周期或不同瞬态的反复表达,则时间序列的频率组成或频谱 密度应随时间变化。但是,如果动力学稳定,则相应的光谱密度将不会发生变化。 不管稳定性是由独立的内在动力的表达(即无连通性)还是由完全的夹带和连贯 性(即紧密的连通性)产生的。因此,光谱密度的变化性或稳定性可用于测量亚 稳定性。

一个过程的熵反映了它的可预测性或从观察过程中可以得到的信息量。具有 高熵的度量是不可预测的,因此在已知时会提供大量信息。例如,丢硬币比丢骰 子提供的信息少。前者只有两个结果(一个信息位),而后者有六个结果(即 log2 (6)位)。动态不稳定性只是其吸引子流形不可预测的系统的特征。因此,通 过与该歧管相关的光谱密度的熵来提供动态不稳定性的量度。在这里,光谱密度 被用作特定歧管的"特征",该歧管对它们自己的实际轨迹相对不敏感。本文使用 的度量是基于对潜在过程进行时频分析的简单度量(最早在 Friston (1997)中进 行了描述)。然而,它不是次优的,因为它仅近似于一个人实际上要测量的东西。 理想情况下,动态不稳定性的量度应反映出复杂体的原因,从而将复杂体的原因 降低为动态控制变量的可变性。对该可变性的量度将是对吸引子歧管中的变化的 直接量度,同时对在任何时间存在的轨迹完全不敏感。实际上,这种度量是从描 述动力学的估计 Volterra 内核的熵中获得的。这是当前工作的主题。

 $H = H\{g(w,t)\}\tag{5}$

其中 H{.}返回熵。有关如何计算 g(w, t)的说明,请参见 Friston。根据高 斯假设(Jones 1979),

 $H = \log((2\pi e)^{m} \det\{Cov\{g(w,t)\}\})/2$ (6)

det{.}表示矩阵的行列式, m 是考虑的频率数。这个简单的表达式提供了以下用于评估作为外部连接性函数的亚稳定性的度量。

(c) 非线性耦合和复杂体

为了查看动态不稳定性与同步和异步耦合的相对作用之间的关系,我们使用 了 Friston 附录 B 中描述的神经元模型。在这些模拟中,我们在几个模拟群体之 间改变了 NMDA 类和 AMPA 类外部连接。通过这种方式,我们能够在任何一个 种群中引发动态不稳定,并检验其与相关种群之间耦合的性质。模拟包括四个总 体,其中固有的自激连接强度固定为从 0.12 到 0.16 范围内的均匀分布采样的随 机值。使用参数 ε 改变外部激励连接,以使所有 NMDA 或 AMPA 连接的连接强 度均为 $1/(1+\exp(-\varepsilon))$ 。这使我们能够探索在非常低或稀疏的水平(从 0 到 0.2)下增加外部连接的影响。该模型的结构很简单,由四个序列链接的种群组 成。在向前的方向上,连接都是驱动的或类似于 AMPA 的。向后的连接都是调 制性的或类似 NMDA 的。这个生物学上合理的组织(Crick & Koch 1998)使我 们能够在同一体系结构的背景下操纵驱动和调节连接。对于每对类似于 AMPA 和 NMDA 的连接强度,我们模拟了 4s 周期内的动力学。对每个群体的活动进行 时间频率分析(如 Friston 所述),得出 g_i (w,t)(i=1, ...4)。使用回归分析, 根据等式(6)计算了第三种群的亚稳定性H,并计算了由关联种群(2和4)的 同步和异步贡献预测的 g_3 (w, t) 的方差比例。Friston (本期论文第1期) 中的 描述扩展为对多个输入进行建模。分析结果如图 4 和 5 所示,连接强度参数为 ε 。

图 4 显示了复杂体如何随外部连接而变化。与以前的结果一致(Friston 1997),动态不稳定性仅在有限的连接强度范围内(即当它们稀疏时)才是明显 的。图 4a 以图像格式显示了与 AMPA 和 NMDA 类外部连接有关的复杂体(白 色区域对应于高度的动态不稳定性)。驱动和模块化连接之间的交互并不简单, 即增加 AMPA 连接强度的效果取决于 NMDA 连接级别,反之亦然。实际上,在 这些仿真中似乎有一个最佳的平衡来获得最大的复杂度,在这些仿真中,驱动连 接比调制连接稍微稀疏。在图 4b 中显示了在最大复杂度条件下在所有四个总体 上平均的动力学,考虑到我们仅使用了四个松耦合振荡器,动力学非常复杂。



图 4 耦合神经元群体中的动态不稳定性。(a)动态不稳定性,它是由光谱密度变化的 熵(从 8 到 96Hz)表示的,是外部 AMPA 类和 NMDA 类连接强度的函数。正文中描述了 该系统的体系结构。要观察的关键是,当类似 AMPA 和 NMDA 的连接都非常低时,亚稳态 动力学仅限于稀疏连接。对于两种连接类型中最复杂的配对,(b)中显示了四个模拟总体 的平均 LFP。外部连通性以蠕动表示,其中连接强度为1/(1+exp(-*ε*))。

图 5 显示了在固定级别的类似 AMPA 的连接(0.1)下,复杂度与同步和异 步耦合程度之间的关系。图 5a 显示了复杂体,对应于图 4a 中的一行。图 5b 显 示了这种复杂体基础的耦合的本质,表示为在所有频率上 g₃(*w*,*t*)的方差的比例, 这是由连通总体的同步和异步效应解释的。这些结果显示出相当重要的东西。也 就是说,当动力学复杂或亚稳态时,异步耦合占主导。随着复杂体开始下降,随 着连接性的提高,异步耦合的程度也下降了。随着复杂度变得非常低,同步交互 将大量增加,并超过异步耦合。这种现象很重要,因为真实的大脑显示出动态不 稳定性,再次说明了非线性相互作用的重要性。换句话说,功能整合不仅仅是一 个简单的问题,它说明了在整个大脑中同步同步相互作用的问题,而是在每个群 体固有的动力保持与这些群体之间的相互影响之间的微妙平衡。这种平衡促进了 由异步交互作用引起和保持的动态不稳定性(有关融合讨论,请参见 Freeman & Barrie (1994)和 Erb& Aertsen (1992))。



图 5 异步耦合与 (a) 动态不稳定性之间的关系。对于固定为 0.1 的 AMPA 类外部连接, 类似 NMDA 的连接强度从1/(1+exp(-4.4)) 更改为1/(1+exp(-1.4))。(b)在四个模拟 种群中的第三个种群中,频率调制的方差比例由第二个种群和第四个种群的同步(虚线)和 异步(实线)耦合解释,显示在下部面板中。这里要指出的是,异步耦合在亚稳性高的域中 取代,而同步耦合则在动力学变得更加连贯和复杂体降低时出现。

总之,当模拟的神经元群体之间的连接稀疏时,可能会发生复杂的亚稳态动 力学。此类复杂体的特征是一系列瞬态,这些瞬态掩盖了每个神经元群体不断变 化的吸引子流形,以及由此而来的潜在动力学频谱密度的不稳定性。这种复杂体 的特征是总体之间存在异步或非线性耦合。关于类型I和类型II复杂体之间的区 别,可以将上述模拟的动力学视为同时考虑所有四个总体的类型I复杂体的反映, 或作为动态控制变量对应的类型II复杂体的示例。当这些输入导致总体之间的 异步耦合时,复杂度可能会很高。

在此基础上,并根据上述模拟,可以推断出神经元动力学既不是由单独的吸 引子组成的集合,也不是由简单的低维吸引子来建模的,而是与随后发生的吸引 子表面一致许多单独的吸引子松散地耦合在一起或彼此掩埋。该歧管具有特殊的 复杂体,其上的轨迹显示复杂的动力学,具有反复出现的现象和瞬态的破坏。与 当前关于自组织系统的大多数思想保持一致,这种动态形式的丰富形式在临界点 或相变附近的参数空间范围内非常丰富(例如 Kauffman 1992;Kelso 1995)。这 项工作表明,对于大脑而言,这些关键区域涉及稀疏,外部连接和异步交互。在 考虑为什么这种复杂体可能很重要之前,与一些经验研究有关的动态不稳定性需 要优先考虑。

(d)关于动态不稳定的经验观点

上面已经根据瞬态表达中神经元时间序列中表达的不同频率的调制来表征 动态不稳定性。人们经常注意到,"伽马节律可以在短暂的脉冲中发生,并在频 率上有相当大的抖动"(Jefferys 等, 1996),这已被用作解释检测同步困难的理 由。另一种观点是,当然,正是这种瞬态和抖动才是应该测量的本质。同步交互 中的动态变化确实为研究提供了重点,在事件相关研究中最为突出。这些要么与 单个时间序列有关(例如事件相关的去同步(Pfurtscheller&Aranibar1979)), 要么与两个或多个时间序列有关(例如动态相干性),参见 Mayer-Kress 等(1991) 和 Fuchs 等(1992)。引人注目是, Pfurtscheller&Aranibar (1979)这是关于自 律运动的频谱密度变化的。

(i) 与事件有关的例子

在神经元时间序列中动态调节频率的大多数经验证据来自事件相关工作。例 如,Tallon-Baudry等(1996,1997)用脑电图(EEG)记录呈现视觉刺激后,在 γ带中出现了同步的短暂发作。他们发现早期的刺激锁定同步与刺激类型无关, 与后来在280ms左右出现且未锁定到刺激发作的40Hz的后期成分相反。相对于 非相干刺激,后者对相干(虚或实)刺激更强。参见Steriade等。(1996年)的 描述频率和时间相干性变化与上升的激活系统的刺激有关,自然地在睡眠的不同 阶段。在比伽玛范围更低的频率下可以找到类似的示例。例如,Vanni等(1997) 证明对象检测过程中α节奏的调制,其中非对象的呈现比对象具有更高的系统瞬 时α活动水平。演示后约 400 毫秒出现这种差异。

(ii) 动态相关和非线性耦合

在本期中,我们介绍了动态相关性(例如 Vaadia 等,1995),作为神经元 瞬态的等效观点。由于瞬态的连续表达与复杂度之间存在固有的关系,因此复杂 度(即动态不稳定性)与动态相关之间存在同样直接的关系。考虑两个归一化的 神经元时间序列 $x_i(t)$ 和 $x_j(t)$ 。在时间 t,滞后 u 上的互相关函数 $\rho_{ij}(u,t)$ 由其互谱 密度的逆傅立叶变换 IFT{.}给出

 $\rho_{ii}(u,t) = IFT\{\sqrt{g_i(w,t)g_i(w,t)} \times \exp(j[\phi(w,t) - \phi_i(w,t)])\}$ (7)

其中 *f_i(w,t*) 表示特定频率和时间的相位。该表达式表示互相关的动态变化 可以由频谱密度的变化(即一个或两个时间序列的动态不稳定性)或它们之间的 相位关系的瞬时变化引起。Desmedt & Tomberg(1994)证明了选择性注意期间 前额叶和顶叶脑电图记录之间的瞬时锁相。在 Friston 等人的文章中,对动态相 关和瞬态锁相之间的关系进行了更全面的讨论。(1997)。

该等式(等式(7))意味着动态不稳定性必然导致动态相关。MacLeod& Laurent(1996)提供了一个动态相关的完美示例。在这种情况下,在嗅觉刺激之 后,动态相关性被表达为嗅觉系统中神经元装配的瞬时同步(特别是在投射神经 元的动力学和局部场电位之间)。在研究复杂部分发作期间颅内脑电图记录的研 究中,已利用了有关非线性耦合的最新研究成果(Schiff等,1996)。LeVan Quyen 等人(1998年)表明,在发作间期,非线性耦合很小或不存在,而在其他癫痫 发作的关键时期发展出短暂的非线性相互依赖性。尽管此示例来自病理学,但它 是真实大脑系统中异步耦合的罕见实证示例之一。

4、为什么复杂体很重要?

在第2和3节中,提出了在表征大脑动力学时异步耦合和神经元瞬态的重要性。我们的动机是假定大脑应该很复杂或证明动态不稳定。考虑这个问题时,有两个主要主题出现。第一个涉及大脑中的选择主义和自我组织,第二个涉及大脑功能的信息论方法。

(a) 动态不稳定和二阶选择

大脑动力学复杂体最令人信服的原因之一是基于种群动力学和选择主义,无 论是在进化时期还是在躯体时间尺度上(Edelman1993)。选择主义与复杂体(即 多样性)之间的接触点可能是理解大脑适应性和自组织能力的机械基础的最有前 途的领域之一。 这个想法很简单。鉴于可以对任何神经元系统的复杂体采取 II 型观点,因 此必须有支持它的动态控制变量。如果这些动态控制变量要进行合并(取决于所 表达的动态),那么就存在选择和自我组织的机制。此外,不管偶然因素如何影 响这种整合,当且仅当控制变量的动力学产生足够的多样性来支持选择时,这些 动力学才会在选择压力下盛行。简而言之,仅需根据合并的动态来确定要进行合 并的动态控制变量,以解释(i)如何选择特定的时空活动模式,以及(ii)动态 不稳定性本身被选为紧急选择的必要条件。这里与进化选择的类比是显而易见 的。瞬态动力学对应于表型,动态控制变量对应于基础基因型。时间上的动态不 稳定性对应于总体上的表型多样性,动态控制变量的合并本身对应于选择。动态 不稳定性的出现与选择性状的二阶选择相对应。这个主题是进化综合的一部分, 当时"由于选择力而分析了多样性的适应性方面"(Mayr 1982)。现在,我们将 以一种不太抽象的方式对此进行回顾。

显然,为了使大脑介导适应性感觉运动整合,对任何环境情况的神经元反应 库都应足够多样化,以允许选择最适应性反应。当有价值的事情发生时,就突触 效力的巩固而言,这种选择可能是最容易看到的。价值依存的选择(Fristonetal。 1994)与任何其他形式的选择没有什么不同,并且必然取决于选择作用的多样性: 在这种情况下,活动的时空模式或神经元瞬态以及隐含的联系他们。换句话说, 多样性或动态不稳定性是选择自适应函数积分的必要条件。在某种程度上,这种 选择是由活动相关的控制参数(II型视角)的合并来介导的,那么它取决于活动 模式本身的多样性。作为动态不稳定的自然结果。然后有一个简单的解释,说明 为什么大脑应该表达复杂的动力学,而该动力学取决于选择(Kauffman 1992)。 如果需要具有亚稳态来促进神经元选择,那么根据定义,该亚稳态具有适应性价 值。因此,将在进化和神经元水平上对其进行选择。这种机制是选择的二阶方面, 与选择什么无关,但与选择可能发生的约束有关。在进化的时间尺度上很容易看 到系统复杂体发展的趋势,但是在神经元的时间尺度上观察相似的现象也许更有 趣。在缺乏对某些全新情况的预先选择的神经元反应的情况下,唯一的适应性策 略是促进(选择性)机制,从而导致适应性反应,即探索替代性反应的多样性(即 一个人可以一无所有,继续做同样的事情或尝试不同的事情,直到某些事情起作 用为止。这自然会导致动态不稳定。与唤醒相关的去同步化的一种奇异观点 (Munketal 1996)是,它在某种程度上可能是增强选择性的电生理相关性。

(b) 一种说明性模拟

使用采用上述模拟之一的简单示例,可以使这些要点更清楚。考虑图 3 所示的 II 型复杂体的例子。在这种情况下,模拟了一个单一的种群,其中使用 Lorenz 吸引子为兴奋性 AMPA 类连通性分配了自己的动力学。假设每 600 毫秒对该群

体进行一次常规爆发具有一定的适应性值,并且反映在"唤醒"的减少上,这是由 不断上升的调制神经递质系统的传入输入指示的。该输入的效果可以通过以下方 式来介导(i)选择适当的动态,以及(ii)选择选择性。首先,让我们区分基本 的连接强度(通常是任何控制变量)C和实际的动态控制参数C*,其中包括一 些动态项D(t)(例如,在先前的模拟中从洛伦兹吸引子的那些项),其中

$$C^*(t) = C(t) + D(t) \times A(t)$$
(8)

显然,在高唤醒状态下,动态连接强度会发生很大变化,从而在所得活动中 产生相当程度的复杂体。通常,当唤醒度较低时,C*(t)不会发生太大变化,并 且归因于此动态控制变量的 II 型复杂度将降至最低。在高唤醒的条件下,所表 达的动力学将是多样的,探索各种模式,并增加表达和选择自适应模式的可能性。 公式(8)对选择进行建模以实现选择性(二阶选择)。此处将 Arousal 输入为 动态控制参数动态的控制参数(因此具有这种效果的二阶性质)。用 D(t)建模的 动力可以来自三个可能的来源:(i)来自其他神经元系统的调制输入(例如经 典神经调制);(ii)来自与相关控制变量相关的从属动力系统(例如蛋白质合 成和细胞基础设施的缓慢变化);或(iii)可以从系统本身的动力学中"借用"(例 如,与活动有关的可塑性)。这些中的每一个都会在所选活动模式的级别上产生 II 型复杂体或多样性。



图 6 选择和适应"景观"。(a) 在 4096 个迭代试验的基础上,根据单个神经元群体 中自激 AMPA 和 NMDA 样连接强度的函数计算出的"适应景观"。这里的适应度定义为1-A(t), 其中 A(t)是 1 个激发。1-A(t)=exp(-abs(I-600)/64)。I 是突发之间的时间间隔(以毫秒 为单位)。当突发间隔为 600ms 时,适应度为1(或唤醒度为0)。(b)上述景观的顶部 视角。叠加使用正文中所述的选择性合并方案在模拟过程中采取的轨迹。发放间隔的演变在 (c) 中示出,并且最终选择的动力学在(d) 中在放电概率方面示出。

C*(t)本身的选择性合并可以通过多种方式建模,也许最简单的方法是

$$\partial C(t) / \partial t = -\partial A(t) / \partial t \times (C^*(t) - C(t))$$
(9)

潜在的连接强度与实际(有效)值成正比,与不断减少的唤醒力成比例。换句话说,当发生有价值的事情而减少唤醒时,会巩固当时存在的短期突触增强或抑制。 等式(9)的形式与 Friston 等人使用的完全相同。(1994 年)来模拟突触效力的 价值依赖性巩固,并由此与强化学习的时差模型密切相关(Sutton&Barto 1990)

在这里,我们将说明一个更有效的合并模型,该模型取决于动态阈值门,对 于此短期变化的合并,唤醒或其补充"值"(在这种情况下,值为1-A(t))必须超 过发生突触功效。假设扩张 π(t) 是由递升的神经递质系统(即 A π(t))介导的一 种允许效应,

$$\partial C(t) / \partial t = \pi(t) \times (C^*(t) - C(t))$$

$$\partial \eta(t) / \partial t = \pi(t) \times (A(t) - \eta(t))$$

$$\pi(t) = \dagger \{\eta(t) - A(t)\}$$
(10)

[†]*f*{.}是一些阈值函数;在以下示例中,对于 x>0,[†]*f*{.}=tanh(*x*×16),否则[†]*f*{.}=0。通过这些方程,将揭示一个非常简单的机制。每当唤醒低于阈值时,基础连接强度就会更改以接近现有的动态值。巧合的是,阈值已接近低唤醒的新水平。该方程式系统可确保逐渐减少唤醒。相对于"适合"景观的梯度上升概念,可以更直观地了解这种选择性合并的工作方式。再次考虑选择每 600ms 左右动态发放的问题。对于给定的群体,AMPA 类和 NMDA 类兴奋性连接强度的每种组合都会有一个平均的突发间隔,范围从几毫秒到很长的间隔(可能长达600 毫秒)。每对都将与价值或适应性的补充相关。根据两个动态控制变量绘制1-A(t)会创建一个景观,在该景观中,峰值代表控制参数和相关突发活动的最自适应值。图 6a 的上图显示了图 3 中使用的包括短期抑郁症的单个群体的情况。在这种情况下,唤醒 A(t)被计算为实际和期望交互之间的绝对差的指数函数,突发间隔。

由某些整合或增强信号介导的选择性整合是自适应动力学出现的重要组成部分。有大量证据表明单胺能(多巴胺 DA,去甲肾上腺素 NE 和 5-羟色胺 5HT)和胆碱能(ACh)神经传递可促进巩固或维持短期可塑性后突触强度的长期变化

(McGaugh 1992)。最有力的三个证据是(i)突触功效的经验依赖性变化,(ii) 行为可塑性和(iii)实验性诱导的长期增强作用的调节。一个神经发育的例子是 ACh 在促进依赖于经验的纹状皮质连接组织中的作用。猫眼主导性转移的诱导 及其在单眼剥夺后的恢复取决于 NE 和/或 ACh 神经传递的完整性(Bear & Singer1986)。涉及乙酰胆碱参与可塑性调节的其他证据来自于学习的电生理相 关性(Metherate & Weinberger1989)。参见 Friston 等人(1994)进行全面讨论。

5、结论

本文提出的主要论点可以总结如下。

(i)复杂体是神经元动力学和瞬态的表示,从动力学的角度来看,意味着 不断变化的吸引子流形。

(ii)当巡回轨迹探索全局吸引子的不同区域(I类复杂体)时,吸引子歧 管中的变化可能很明显,也可能是由于动态控制变量的外在影响而引起的。区别 取决于是将系统视为一个整体还是侧重于一个组件。

(iii)将大脑视为松散耦合的吸引子的集合,可以使人将对任何神经元群体的外部输入视为动态控制变量,从而引起 II 型复杂体。

(iv) 在关于输入输出耦合系统方面, Volterra 公式取代了具有动态 Volterra 内核的控制变量。Volterra 内核体现了种群动态的内在因果结构,以及有效连接 方面外部输入如何进入。因此,动态 Volterra 内核对应于动态或与活动和时间相 关的有效连接,这是复杂体产生的基石。

(v)复杂体最为突出的制度涉及稀疏的外部联系和群体之间的异步或非线性耦合。可以通过神经元模拟来启发性地证明这一点。

(vi)可以通过吸引二阶选择来突出大脑复杂动力学的理论重要性。如果适应性瞬变的选择取决于某种主要的选择机制,那么多样性或复杂体就必定是适应性的,并且将受到神经元(例如唤醒的相关性)或进化时间尺度上的选择压力的影响。必然的结果是,与活动和时间相关的连接,稀疏的连接和非线性耦合(作为复杂体的成因中涉及的结构特征)本身将承受选择压力。

(vii)动力学和选择性视角的结合认为,表型多样性是由复杂体和神经元瞬态随时间的多样化表达所维持的。这些"表型"群体是由代表该基因型的控制参数引起的。随着时间的推移,遗传变异是由控制参数中的动态机制介导的,这些参数本身可确保通过Ⅱ型复杂体产生表型变异。

(viii)该框架导致直观的观点,即主要选择机制在动态控制变量(即,更改 Volterra内核)或等效于活动和时间相关的有效连接级别上起作用。连接强度可塑性变化的巩固是理论神经科学的既定主题。

复杂体,自组织系统和神经元选择之间的关系是一个有趣的领域,在神经元 瞬态的背景下,将在其他地方更彻底地处理这些关系。在 Friston(本期论文 3, 第 3 期)中,我们关注神经元瞬态以及在早期视觉处理中如何从感觉层中提取信 息。

6、参考文献

[1] Abbott, L. F., Varela, J. A., Sen, K. & Nelson, S. B. 1997 Synaptic depression and cortical gain control. Science 275, 220-223.

[2] Bear, M. F. & Singer, W. 1986 Modulation of visual cortical plasticity by acetylcholine and noradrenaline. Nature 320, 172-176.

[3] Buchel, C. & Friston, K. J. 1997 Modulation of connectivity in visual pathways by attention: cortical interactions evaluated with structural equation modelling and fMRI. Cerebr. Cortex 7, 768-778.

[4] Crick, F. & Koch, C. 1998 Constraints on cortical and thalamic projections: the no-strong-loops hypothesis. Nature 391, 245–250.

[5] Desmedt, J. E. & Tomberg, C. 1994 Transient phase-locking of 40 Hz electrical oscillations in prefrontal and parietal human cortex reflects the process of conscious somatic perception. Neurosci. Lett. 168, 126-129.

[6] Edelman, G. M. 1993 Neural Darwinism: selection and reentrant signalling in higher brain function. Neuron 10, 115-125.

[7] Erb, M. & Aertsen, A. 1992 Dynamics of activity in biology- oriented neural network models: stability analysis at low firing rates. In Information processing in the cortex. Experiments and theory (ed. A. Aertsen & V Braitenberg), pp. 201-223. Berlin: Springer.

[8] Freeman, W. & Barrie, J. 1994 Chaotic oscillations and the genesis of meaning in cerebral cortex. In Temporal coding in the brain (ed. G. Buzsaki, R. Llinas, W. Singer, A. Berthoz & T. Christen), pp. 13-18. Berlin: Springer.

[9] Friston, K. J. 1997 Transients metastability and neuronal dynamics. Neuroimage 5, 164-171.

[10] Friston, K. J., Tononi, G., Reeke, G. H., Sporns, O. & Edelman, G. E. 1994Value-dependent selection in the brain: simulation in synthetic neural model. Neuroscience 39, 229—243.

[11] Friston, K. J., Tononi, G., Sporns, O. & Edelman, G. M. 1995 Characterising the complexity of neuronal interactions. Hum. Brain Mapp. 3, 302-314.

[12] Friston, K. J., Stephan, K.-M. & Frackowiak, R. S. J. 1997 Transient phase-locking and dynamic correlations: are theythe same thing? Hum. Brain Mapp. 5, 48-57.

[13] Fuchs, A., Kelso, J. A. S. & Haken, H. 1992 Phase transitions in the human brain: spatial mode dynamics. Int. J. Bifurcation Chaos 2, 917-939.

[14] Gray, C. M. & Singer, W. 1989 Stimulus specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. Proc. Natl Acad. Sci. USA 86, 1698-1702.

[15] Horgan, J. 1995 From complexity to perplexity. Sci. Am. June, 74-79.

[16] Jefferys, J. G. R., Traub, R. D. & Whittington, M. A. 1996 Neuronal networks for induced '40 Hz' rhythms. Trends Neurosci. 19, 202-208.

[17] Jones, D. S. 1979 Elementary information theory. Oxford, UK: Clarendon Press.

[18] Kauffman, S. A. 1992 The sciences of complexity and 'origins of order'. In The principles of organization in organisms (ed. J. E. Mittenthal & A. B. Baskin), pp. 303-320. NewYjrk: Addison- Wesley..

[19] Kelso, J. A. S. 1995 Dynamic patterns: the self-organisation of brain and behaviour. Cambridge, MA: MIT Press.

[20] Le Van Quyen, M., Adam, C., Baulac, M., Martinerie, J. & Varela, F. J. 1998 Nonlinear interdependencies of EEG signals in human intracranially recorded temporal lobe seizures. Brain Res. 4, 24-40.

[21] McGaugh, J. 1992 Neuromodulatory systems and the regulation of memory storage. In Neuropsychology of memory (ed. L. Squire & N. Butters), pp. 386-401. New Y)rk: Guilford Press.

[22] MacLeod, K. & Laurent, G. 1996 Distinct mechanisms for synchronization and temporal patterning of odor-encoding neural assemblies. Science 274, 976—979.

[23] Mayer-Kress, G., Barczys, C. & Freeman, W. 1991 Attractor reconstruction from event-related multi-electrode EEG-data. In Mathematical approaches to brain functioning diagnostics (ed. I. Dvorak & A. V Holden), pp. 315-336. New Y)rk: Manchester University Press.

[24] Mayr, E. 1982 The growth of biological thought. Cambridge, MA: Harvard University Press.

[25] Metherate, R. & Weinberger, N. M. 1989 Acetylcholine produces stimulus-specific receptive field alterations in cat auditory system. Brain Res. 480, 372-377.

[26] Morgera, S. D. 1985 Information theoretic covariance complexity and its relation to pattern recognition. IEEE Trans. Systems, Man & Cybern. SMC-15 5, 608-619.

[27] Munk, M. H. J., Roelfsema, P R., Konig, P., Engel, A. K. & Singer, W. 1996 Role of reticular activation in the modulation of intra-cortical synchronization. Science 272, 271–277.

[28] Pfurtscheller, G. & Aranibar, A. 1979 Evaluation of event- related desynchronisation(ERB) preceding and following voluntary self-paced movement. Electroenceph.Clin.

[29] Neurophhysiol. 46,138-146.

[30] Schiff, S. J., So, P, Chang, T., Burke, R. E. & Sauer, T. 1996 Detecting dynamical interdependence and generalized synchrony though mutual prediction in a neuronal ensemble. Phys. Rev. E 54, 6708—6724.

[31] Sporns, O., Gally, J. A., Reeke, G. N. & Edelman, G. M. 1989 Re-entrant signalling among simulated neuronal groups leads to coherence in their oscillatory activity Proc. Natl Acad. Sci. USA 86, 7265—7269.

[32] Steriade, M., Amzica, F. & Contreras, D. 1996 Synchronization of fast (3 0—40Hz) spontaneous cortical rhythms during brain activation. J. Neurosci. 16, 392—417.

[33] Sutton, R. S. & Barto, A. G. 1990 Time derivative models of Pavlovian reinforcement.In Learning and computational neuroscience: foundations of adaptive networks (ed. M. Gabriel & J. Moore), pp. 497—538, Cambridge, MA: MIT Press.

[34] Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C. & Pernier, J. 1996 Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in humans. J. Neurosci. 16, 4240—4249.

[35] Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C. & Pernier, J. 1997 Oscillatory g-band(30—70Hz) activity induced by a visual search task in humans. J. Neurosci. 17, 722—734.

[36] Tononi, G., Sporns, O. & Edelman, G. M. 1994 A measure for brain complexity: relating functional segregation and integration in the nervous system. Proc. Natl Acad. Sci. USA 91, 5033—5037.

[37] Tsonis, A. A. 1992 Chaos: from theory to applications. New Work Plenum Press.

[38] Vaadia, E., Haalman, I., Abeles, M., Bergman, H., Prut, Y, Slovin, H. & Aertsen, A.1995 Dynamics of neuronal interactions in monkey cortex in relation to behavioural events.Nature 373, 515-518.

[39] Vanni, S., Revonuso, A. & Hari, R. 1997 Modulation of the parieto-occipital rhythm during object detection. J. Neurosci. 17, 7141–7147.