

神经系统序列的生成和重塑

Generation and reshaping of sequences in neural systems

Mikhail I. Rabinovich · Ramón Huerta ·

Pablo Varona · Valentin S. Afraimovich

Received: 22 August 2006

Accepted: 18 October 2006

Published online: 29 November 2006

© Springer-Verlag 2006

(translate by Songjian)

摘要：信息序列的生成及其重组或重塑是神经科学和自治智能系统理论（theory of autonomous intelligent systems）研究的热点之一。尽管感觉神经系统（sensory neural systems）、运动神经系统（motor neural systems）和认知神经系统（cognitive neural systems）的顺序活动是多种多样的，但从动力学的角度来看，它们有许多相似之处。在这篇综述中，我们讨论了在神经层次的不同级别上序列生成和重塑的思想，模型和数学图像，即感觉网络动力学在运动程序生成中的作用（海洋软体动物 *Clione* 的狩猎游泳），嗅觉动态编码，以及顺序学习和决策。对这些现象的分析是基于无赢者竞争原则（winnerless competition principle）。所考虑的模式可以作为设计生物启发的自主智能系统的基础。

1 引言

刺激或信息依赖序列生成（information-dependent sequence generation）是大多数动物和自主智能系统行为的一个关键方面（Lashley, 1960; Dominey, 2005; Hikosaka 等人, 1999; Tianji, 2001; Yamauchi 和 Beer, 1994; Worgotter 和 Porr, 2005; Sun 和 Giles, 2001）。神经序列的起源是什么？序列行为是如何被输入的信息调节的？

理解神经序列处理的传统范式是用吸引子进行计算（Hopfield, 1982; Waugh 等人 1990; Hertz 等人 1991; Dobioli 等人, 2000）。这意味着将给定的输入（即一个吸引子的吸引盆内部的初始状态）转换为固定的所需输出。然而，即使在一个平稳的情况（stationary situation）下，一个连续的行为也是短暂的，因此需要新的方法来描述这种神经活动。

许多实验结果允许我们假设，即使在认知水平上，典型的顺序行为也是不同行为者或认知状态之间竞争的结果。最近，我们引入了一种基于无赢者竞争（winnerless competition, WLC）原理和瞬态但稳定的异质序列（stable heteroclinic sequences, SHSs）的新的具有生物启发的序列处理概念（Afraimovich 等人, 2004a,b; Rabinovich 等人, 2006b）。根据

WLC 原理，顺序行为是神经网络或具有 WLC 的认知状态机的内在顺序动态被内部或外部世界的输入信息调制或重组的结果。

依赖刺激的 WLC 是一种通用的原理，它可以用于感觉、中枢和运动神经系统的不同层次，也可以用于刺激依赖人工智能系统的新范式。WLC 可参与控制运动活动、感觉编码或认知功能(如决策)的复杂时空模式的生成。竞争的起源可能因系统复杂性的不同而不同。对于中小型的神经系统，如中枢模式发生器(central pattern generators, CPGs)、无脊椎动物感觉系统 (invertebrate sensory systems) 或皮层的分部，竞争是网络中抑制性中间神经元活动的结果(Rabinovich 等人, 2006b; Jefferys 等人, 1996; Vida 等人, 2006; Nusbaum 和 Beenhakken, 2002)。在整个大脑中，竞争性的互动可能是试图获取处理资源的结果(Fox 等人, 2005)。大脑中的竞争过程的概念在文献中有很好的描述。最相关的是对专注于任务的注意力和负责刺激独立思考的过程之间的行为竞争的观察(Clark 和 Fairburn, 1997; Giambra 1995; Teasdale 等人, 1995)。在这篇综述中，我们讨论了竞争的抑制机制 (inhibitory mechanisms) 和种群机制 (population mechanisms)。基于广义的 Lotka–Volterra 方程，为这两种起源的依赖刺激的竞争现象建立了一套合适的数学模型。

这些模型描述了任意数量的竞争认知状态 (competitive cognitive states) 或不同性质的代理的合作动态 (cooperative dynamics)。没有获胜者的竞争会产生健壮 (稳定) 的、可再生的瞬态或循环行为，其数学图像是一个稳定的异宿序列 (heteroclinic sequence)，它可以是封闭的、开放的和有限的。异宿序列由鞍状不动点组成，鞍状不动点之间由一维不稳定的分离点连接。传入的信息信号 (即刺激) 能够通过更改代理连接或打开/关闭某些代理来重塑序列。因此，WLC 网络的动态对传入消息变得敏感，同时对噪声保持稳定。这是解决鲁棒性和敏感性之间的根本矛盾的一种方法。

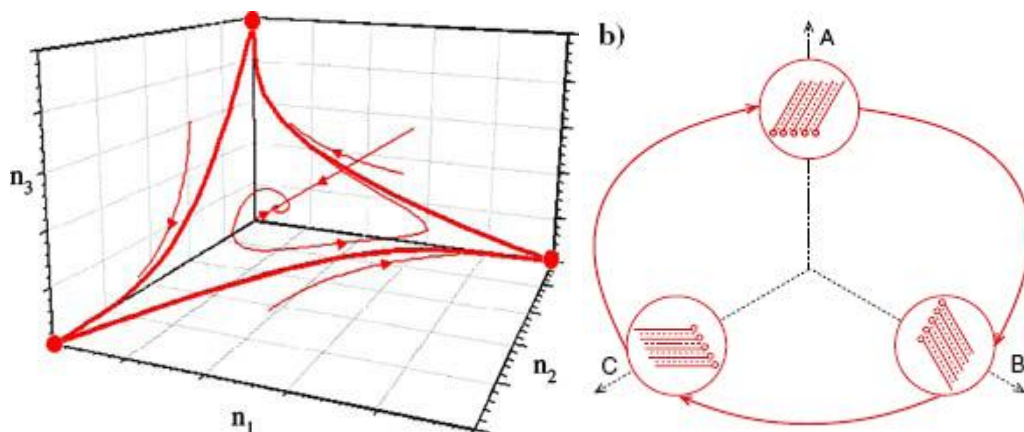


图 1:(a)三维情况下自主 WLC 动力学的相位图。(b)不同方向对流滚的顺序切换。A-C: 对流模式的振幅, 平行对流翻转反复切换方向, 每一次约 120° 。

在一类摄动系统中, 异宿序列具有鲁棒性, 在特定的异宿链中保持序列的不变性。尽管 SHSs 可能是鲁棒的, 但在实践中它们并不是那么重要。这是因为异宿轨迹需要一个无穷大的时间才能到达不变集(例如, 一个鞍点或一个鞍循环(周期))。我们的兴趣在于系统动力学接近健壮或略微被破坏(即不完善的异宿序列)。我们将相应的图像命名为结构稳定的异宿通道(stable heteroclinic channel, SHC)。但是, 在我们了解异宿通道中的实际节奏, 混沌或瞬时顺序行为之前, 我们必须从完美的异宿行为开始。

最简单的异宿序列是一种有节奏的序列。该序列在相空间中由一个异宿环表示(图 1a)。在许多具有一定对称性的动力系统中发现了异宿环。一个漂亮的实验例子是绕垂直轴旋转的水平流体层中的对流。存在一系列与 Kupper-Lortz 不稳定性相关的控制参数, 其中平行对流翻转反复切换方向, 每一次约 120° (图 1b)。这样的三种模式的顺序切换可以用以下三种模式模型来描述:

$$\begin{aligned}\dot{a}_1 &= a_1[1 - (a_1 + \rho_{12}a_2 + \rho_{13}a_3)] \\ \dot{a}_2 &= a_2[1 - (a_2 + \rho_{21}a_1 + \rho_{23}a_3)] \\ \dot{a}_3 &= a_3[1 - (a_3 + \rho_{31}a_1 + \rho_{32}a_2)]\end{aligned}$$

其中 a_i 是对流模型 $a_i = |c_i|^2$ 的强度, 我们假设速度场的垂直分量在小振幅 $u_x = f(z) \sum_{j=1}^3 c_j(t) \exp\{i\vec{k}_j \cdot \vec{r}\}$ 的范围内, 其中 z 为位置向量(position vector) \vec{r} 在垂直方向上的分量, \vec{k}_j 为波向量(wave vector)(Busse 和 Heikes 1980; Rabinovich 等人, 2000)。

系数 ρ_{ij} 是非对称的, 例如 $\rho_{12} = \rho_{23} = \rho_{31} = \rho_+ > 1$, $\rho_{21} = \rho_{32} = \rho_{13} = \rho_- < 1$, 保证了所讨论的动力系统的竞争行为。这种行为的数学图像是相空间 $a_1(t)$ 、 $a_2(t)$ 和 $a_3(t)$ 的异宿轮廓(图 1a)。

异宿环与间歇行为(intermittent behavior)有关, 在每个鞍点附近有很长一段时间(不同的模式), 然后沿着分离轴快速过渡(从一种模式跳到另一种模式)。鲁棒异宿环组织了广泛的物理和生物系统中动力学。关于这一主题的数学结果的综述可以在 Krupa(1997)中找到。

许多类型的干扰或外力(刺激)都能破坏一个完美的 SHS。然而, 正如我们将在下面看到的, 在非常现实的情况下, 存在一种稳定的顺序行为, 它保持了完美异宿序列的关键特征。特别是在下面讨论的情况中, 从一种状态(模式)切换到另一种状态(模式)的顺序是不变的, 不依赖于

扰动。从这个意义上说，就是异宿通道，不完善的异宿序列邻近的数学图像，是一个结构稳定的动力学对象(附录 1)。

下面我们将集中讨论这些思想、结果和可能的应用。只是简单地考虑数学工具。

2 刺激依赖性的 Clione 游泳

神经序列动力学存在于感觉运动转换的许多阶段。在感觉编码水平上研究顺序动力学是理解从感觉刺激到运动执行的转换的重要的第一步。小型无脊椎动物特别适合这项研究，因为它们的神经系统更简单，更直接。在简单的神经网络中发现的现象可以为更复杂的网络的功能提供重要的见解。作为一个显著的例子，这里我们描述了海洋软体动物 *Clione limacina* 的重力感知神经网络的双重作用，因为它在两种不同的行为环境中依赖刺激的竞争动力学。

2.1 Clione 感觉系统：重力感知器官的双重作用

Clione 是一种盲目的浮游动物，必须保持连续的运动活动，才能在水中保持其优选的抬头方向。它的运动活动是由翅膀的 CPG 和尾巴的运动神经元控制的，这些神经元利用来自它的重力感知器官 Statocyst 的信号(Panchin 等人, 1995)。这是一个小球体，其中的平衡石(statolith)，一个石头状的结构，根据重力场移动。平衡石通过施加压力来刺激存在于球体内壁的神经感受器。当这些感受器受到刺激时，它们会形成一个神经网络，向负责翅膀搏动和尾巴定位的神经系统发送信号。

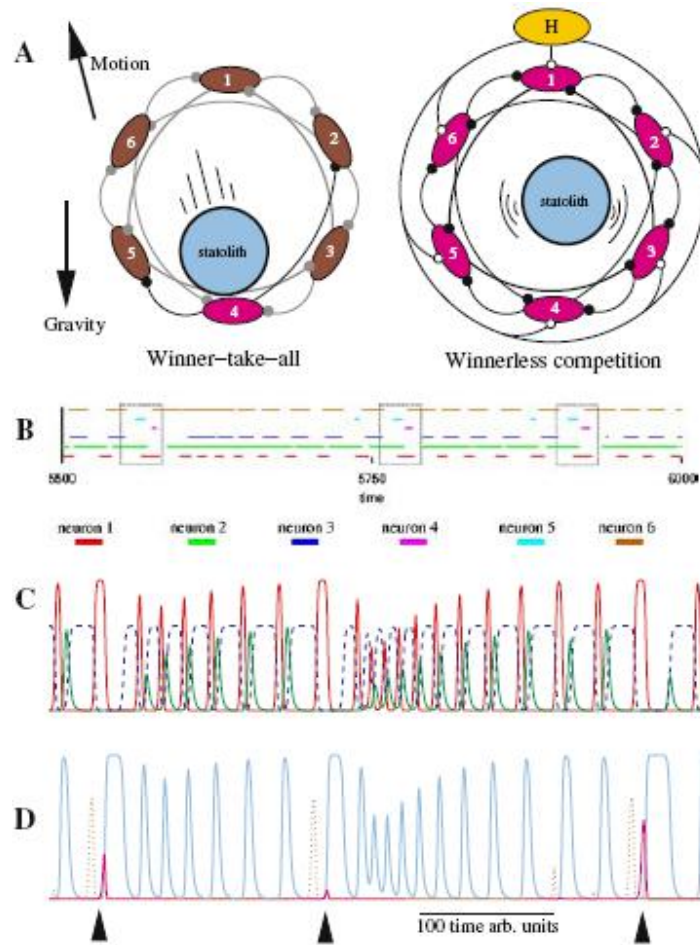


图 2: (网络版中的颜色):a.单一 **statocyst** 的双重作用, **statocyst** 是软体动物 *Clione* 的重力感觉器官。正常游泳时,一个石头状的结构,即平衡石,会撞击对这种刺激作出反应的机械感受器神经元。在 *Clione* 的狩猎行为中, **statocyst** 受体从大脑狩猎神经元(H)获得额外的兴奋,并在其中产生 WLC。b.在一个六受体网络的模型中,由 **statocyst** 在狩猎模式下的活动所显示的混沌顺序切换。这个面板显示了每个神经元活动的时间间隔 ($a_i > 0.03$)。每个神经元都用不同的颜色表示。点状矩形:在每个网络中,在给定的时间间隔内,所有六个神经元都处于活动状态的单元之间的激活序列锁。c,d.六种 **statocyst** 受体网络的不规则切换。T 种族代表每个神经元的瞬时利率飙升 a_i (神经元 1、2、3 所示 panel c,神经元 4、5、6 所示)。请注意,一个神经元沉默了一段时间后,其活动重新出现相同的序列相对于其他人(箭头和框面板 b)

正常游泳时,只有平衡石激活的 **statocyst** 受体神经元活动(图 2a);由于网络中的抑制连接,这导致了一种赢者通吃的动态模式。(赢者通吃的动力学本质上与引言中讨论的基于吸引子的计算思想相同。)然而,当 *Clione* 寻找食物时,一个大脑狩猎神经元激活了 **statocyst** 的每个神经元。这种兴奋在所有 **statocyst** 神经元之间触发一个 WLC,其特征是其激活的不规则切换。这些信号与运动活动高度相关,体外记录表明,它们参与了动物用来扫描直接空间直到找到猎物的复杂搜索运动的产

生(Levi 等人, 2004,2005)。值得注意的是, 相同的感觉网络在不同的行为环境中会有不同类型的动态。

2.2 不规则狩猎游泳的动力成因

已经建立了一个具有突触抑制的六受体神经网络模型来描述 statocyst (Varona 等人, 2002b) (图 2)。该模型采用 Lotka-Volterra 型动力学描述每个 statocyst 受体神经元的放电速率:

$$\frac{da_i(t)}{dt} = a_i(t) \left(\sigma(\vec{H}, \vec{S}) - \sum_{j=1}^N \rho_{ij} a_j(t) + H_i(t) \right) + S_i(t) \quad (1)$$

其中 $a_i(t) \geq 0$ 是 statocyst 神经元的瞬时尖峰发放速度, $H_i(t)$ 代表大脑狩猎中间神经元到神经元 i 的兴奋性刺激, $S_i(t)$ 是压迫受体上的平衡石的行为, ρ_{ij} 是非对称 statocyst 网络连接矩阵。当没有来自狩猎神经元的刺激时, $H_i=0$, 或平衡石 $S_i=0$, 则 $\sigma(\vec{H}, \vec{S}) = -1$, 并且所有神经元都是静息的。当狩猎神经元活跃时, $H_i \neq 0$, 并且/或或者平衡石正在压迫其中一个受体, $S_i \neq 0$, $\sigma(\vec{H}, \vec{S}) = +1$ 。正常游泳时 $H_i=0$, 与 statocyst 接受来自平衡石的刺激的神经元具有较高的尖峰发放率。

在狩猎 $H_i \neq 0$ 时, 我们假设狩猎神经元的作用大于平衡石的作用, 则 $S_i \approx 0$ 。一组可能的值的非对称连接矩阵 ρ (保证 WLC 动力学) 和来自大脑狩猎神经元的刺激 \vec{H} 是:

$$\rho = \begin{pmatrix} 1. & 0. & 5. & 0. & 0. & 1.5 \\ 1.5 & 1. & 0. & 2. & 0. & 0. \\ 0. & 1.5 & 1. & 0. & 5. & 0. \\ 0. & 0. & 1.5 & 1. & 0. & 2. \\ 5. & 0. & 0. & 1.5 & 1. & 0. \\ 0. & 2. & 0. & 0. & 1.5 & 1. \end{pmatrix} \quad \vec{H} = \begin{pmatrix} 0.730 \\ 0.123 \\ 0.301 \\ 0.203 \\ 0.458 \\ 0.903 \end{pmatrix}$$

$\rho_{n, n-1}$, ($n=2, \dots, 6$) 中的值太小会使 statocyst 网络产生准周期的序列, 这将在状态空间中由圆环上的不闭合绕组表示, 这是两个极限环的直接产生, 一个在异宿三角形 $1 \rightarrow 3 \rightarrow 5$ 的附近, 另一个在三角形 $2 \rightarrow 4 \rightarrow 6$ 的附近, 特点是不相称的频率。

由于竞争的结果, 受体表现出高度不规则, 实际上是混乱的交换活动。这种行为模式下的 statocyst 模型的混沌动力学的相空间图像是一个奇异的吸引子((1)的相空间中的异宿环变得不稳定)。对于 6 个受体, 我们已经证明所观察到的动态混沌具有两个正的 Lyapunov 指数特征 (Varona 等人, 2002b)。这种混沌的起源可以解释为两个频率不相称的

振荡相互作用的结果。这种相互作用破坏了环面，并在其附近出现了一个奇怪的吸引子。

图 2 中的图 b 显示了受体的不稳定开关活性。一个不同寻常的现象在这个图中，可以看到，它还指出在图 c 和 d。 ，但对于在特定时间范围内活跃的那些神经元，在 statocyst 受体之间切换的激活顺序始终是相同的。图 2 中的虚线矩形和箭头指出了这一事实。尽管切换动态（switching dynamics）的时机高度不规律，但在囊肿受体神经元之间的激活序列锁定（sequence lock）仍然出现，并且该特征可用于运动协调。

在本例中，WLC 是由对所有 statocyst 受体的持续刺激触发的($H_i=c_i$ ，更多的细节请参考 Varona 等人，2002b)。因此，刺激具有较低的信息含量（information content），而 statocyst 受体网络可以利用这一活动产生具有正 Kolmogorov-Sinai 熵的信息丰富的信号。这个熵等于动态运动中编码的新信息的值。因此，statocyst 感觉网络是多功能的，可以生成一个复杂的时空模式，即使在没有重力的情况下(如在狩猎时)，也可以用于运动协调(Venaille 等人，2005)。

Clione 的 statocyst 网络代表了一个例子，其中 WLC 是在感觉网络级别生成的，以产生复杂的运动行为。该多功能网络的原理可应用于简单机器人搜索系统的设计。在下一节中，我们将说明在经典的感觉环境中，顺序动力学是如何有效地表示和分类刺激的。

3 嗅觉系统的顺序动力学

3.1 蝗虫实验的经验

在本节中，我们将重点分析嗅觉网络中的序列生成和处理。在脊椎动物和昆虫中，气味分子激活一系列气味受体类型，并引发特定嗅小体（glomeruli）的活动模式。在过去的 10 年里，一些重要的实验结果揭示了时空序列瞬态动力学在嗅觉系统神经元计算中的关键作用。气味分子的识别和分类信息被编码为一系列动态活动模式。

气味会引起电活动的快速振荡，这种振荡可以用局部场电位(local field potential, LFP)和慢脉冲(~100ms)来测量，这是嗅觉处理第一阶段内在动力的结果：昆虫的触角叶(antennal lobe, AL)和脊椎动物的嗅球(olfactory bulb, OB)。Friedrich 和 Laurent 以斑马鱼（zebra-fish）为模型，表明在对特定气味作出反应的初始阶段，活跃的僧帽细胞（mitral cells）的空间分布发生了变化，而且整个模式可以提供有关气味特征的信息(Friedrich 和 Laurent，2002)。与此同时，僧帽细胞的相锁（phase-lock）相于 LFP 并传递有关气味类别的信息。高分辨率活动成

像和计算机建模的结果表明，这些计算依赖于局部间神经元形成的抑制反馈回路(Bazhenov 等人，2001)。Mazor 和 Laurent(2005)的作者分析了AL 中约 100 个投射神经元(projection neurons, PNs)的放电模式。他们发现这些神经元表现出气味特异性的动态反应，最佳的刺激分离发生在气味表征的短暂阶段。

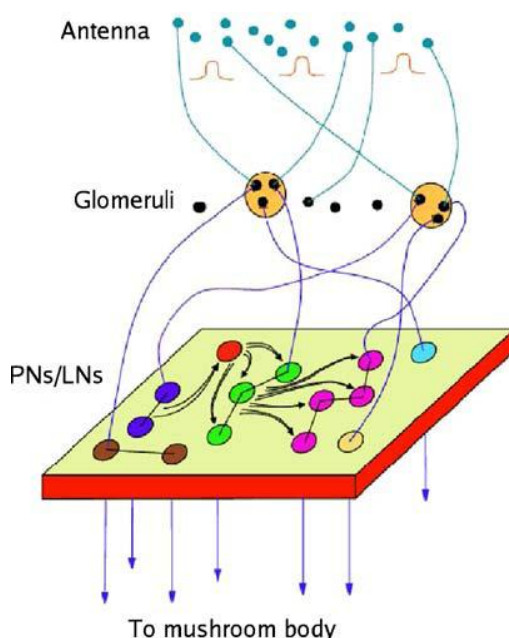


图 3:(网络版彩色)天线瓣结构(AL)。AL 是一个兴奋性 PNs 和抑制性局部神经元(LN)相互连接的网络。以蝗虫为例，蝗虫有 830 个 PNs，约 300 个 LNs。vpn 之间通过局域网相互连接，从 vpn 到 LNs 之间只有单向连接。PNs 和 LNs 都接收来自肾小球的信号。蘑菇体是嗅觉信号的下一个处理阶段。

图 3 总结了 AL 的体系结构。一般来说，单分子气味会引起大的 AL 神经元群的反应。在同一个嗅小体中，气味诱发的活动与突触后神经元的比较显示，二阶神经元表现出比传入神经元更复杂的时空模式(Wilson 等人，2004)。这表明气味表征是传入的身份信息与 AL 的内在动态相互作用的结果。

特定的气味可以用 PN 速率活动的空间状态中的轨迹来表示。最近对不同气味和脉搏持续时间 0.3 到 10s (Mazor 和 Laurent，2005)的人群的研究结果表明，这些轨迹是连续的：首先有一个持续 1-2s 的瞬态部分；第二，有一个不动点，轨迹至少在其附近保持 8s；最后，另一个持续几秒钟的瞬态部分对应于动态系统向稳定基线的移动。

昆虫和脊椎动物的气味信息编码都依赖于对特定气味短脉冲的高阶神经元(蝗虫的凯尼恩细胞 (Kenyon cells))。这说明了动态，即投射

神经元的放电模式的短暂的、连续的方面确实支持气味辨别。Kenyon 细胞通常以罕见的脉冲事件对气味作出反应，在投射神经元活动的瞬态开启和关闭阶段有选择性地作出反应，但当达到最高的稳态放电率时则没有这种反应(Mazor 和 Laurent, 2005)。

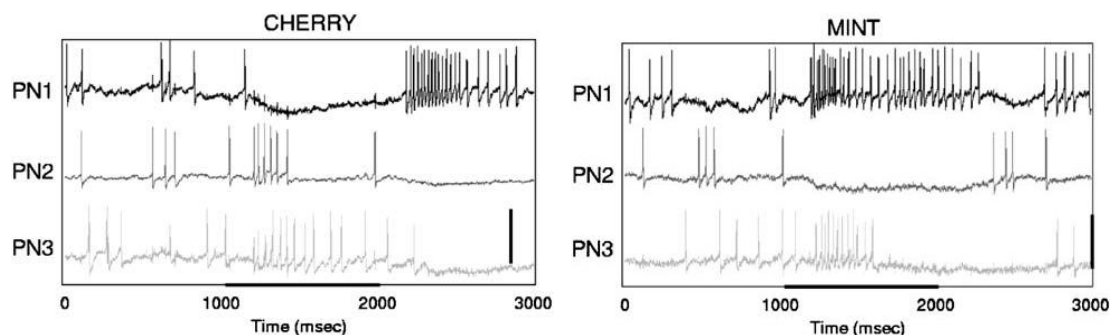


图 4:蝗虫触角叶中三个同时采样的 PNs 在呈现两种不同气味时所产生的 T 型分布。横杠:Rabinovich 等人 2001 年提出刺激时的时间间隔。

图 4 为两种不同气味诱发的蝗虫体中三种不同投射神经元同时记录的活动情况。尽管在刺激开始之前(噪声作用的结果), 每个气味都能唤起特定的时空活动模式, 这种模式是由这些神经元和网络中的其他神经元相互作用产生的(Laurent 等人, 2001)。作为 AL 动力学建模的基础, 我们使用了嗅觉处理网络的这些观察到的特征(Rabinovich 等人, 2001)。

考虑到实验数据的结果和有关嗅觉的解剖学和生理学的知识, 我们假设这种嗅觉网络使用 WLC 策略形成连续的时空模式。实验表明神经编码的以下特性: 输入(感官)信息(1)的表示使用两种特征 (identity) (或“空间”)和时间, (2)敏感地依赖于刺激, (3)基于瞬态动力学的 AL(图 5), (4)是可再生的, (5)对噪声具有很好的鲁棒性。

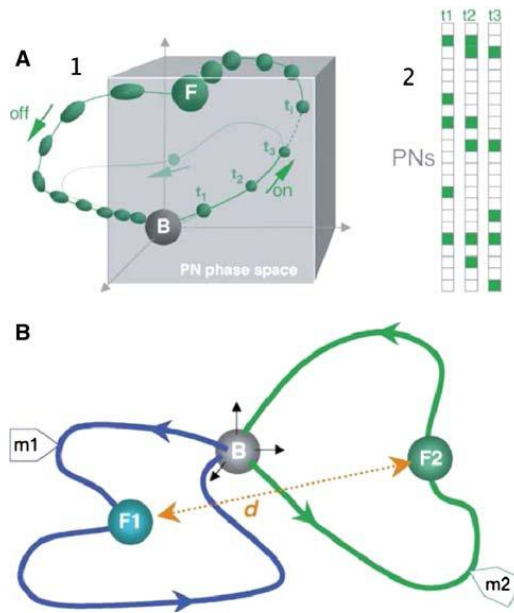


图 5: (在线版本中的颜色)气味引起的 PN 动态(由 Mazor 和 Laurent 2005 修改)。a1 空间中气味的理想轨迹。b 基线;F 不动点, 乘以一个振荡周期。在 on 瞬态期间, 同步是最高的, 并且在一个 10 到 20 ms 的周期内出现最多的峰值。因此, 活动从一个振荡周期“跳跃”到下一个振荡周期, 同时响应的 PNs 的特征也在进化(见 a2)。a2 在 a1 中演变的 PN 活动潜在轨迹。广场:响应 pn。两种不同气味的理想轨迹。气味轨迹在它们的固定点(F1 and F2)不同, 但在瞬态响应阶段(例如 m1 和 m2)最大距离不同。

事实上, 实验表明(a)系统代表了瞬态信息轨迹, 而不是未受刺激的系统的吸引子(常规或奇怪的), 和(b)动力系统, 具有这些特点应该强烈耗散, 所以即使是短暂的轨迹迅速“忘记”系统的初始状态时, 刺激被激活。

因此, 正如最近的实验表明(Laurent 等人, 2001; Mazor 和 Laurent, 2005; Galan 等人, 2004), 昆虫通过不同的吸引子在某些状态空间中表现出不同的气味。然而, 真正的完成识别发生在系统到达不动点之前, 即, 分类是基于稳定的瞬态轨迹。这提供了动物嗅觉系统至少有两个优点: (1)没有必要等到系统涉及到附近的吸引子(快速识别)和(2)对应不同气味的瞬态轨迹之间的距离可以达到比吸引子之间的距离大得多(简单的判别)。

3.2 稳定的异宿序列

为了建立竞争网络的动态模型, 我们考虑到 PNs 通过相应的抑制局部神经元(local neurons, LNs)进行竞争。因此, 该网络以沿着异宿序列移动的确定性轨迹的形式产生了特征(identity)-时间(时空)编码, 这些轨迹由系统状态空间中连接鞍点的一维不稳定分离环组成(图 6)。

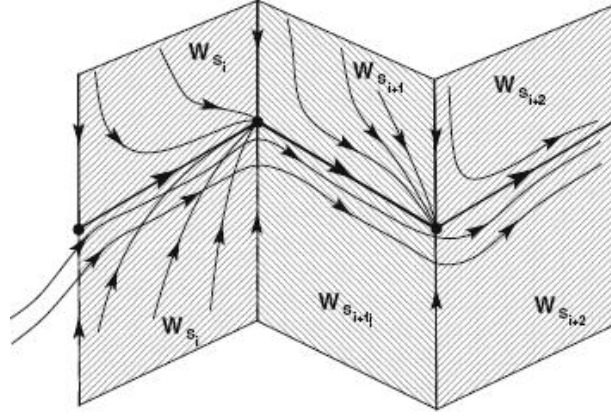


图 6: 具有 WLC 的神经电路中稳定的开放异斜序列。W_{S_i} 是第 i 个鞍点(重点)的稳定流形。在 SHS 附近的轨迹表示具有不同计时的序列。开关之间的时间间隔与成正比 $T \sim |\ln \eta| / \lambda_u$, 其中 λ_u 正的李雅普诺夫指数, 描述鞍点的一维不稳定的分界线(石头和福尔摩斯 1990)。修改自 Afraimovich 等人(2004a)。

鞍态 (saddle states) 对应于神经元或神经元群的特定活动, 而分离态 (separatrices) 对应于从一种状态到另一种状态的连续切换, 这种切换可以建立一个极限环、奇异吸引子(见前一节)或在连续的瞬态活动之后通过一个稳定的不动点结束。我们可以为 WLC 网络的连通性制定必须满足的必要条件, 以便该网络沿着 SHS 显示可复制的顺序动态。如前所述, 我们的分析基于发放率模型:

$$\frac{da_i(t)}{dt} = a_i(t) \left[\sigma_i(\bar{S}^i) - \sum_j^{N^i} \rho_{ij}(\bar{S}^i) a_j(t) \right] + \eta_i(t) \quad (2)$$

其中 $\eta_i(t)$ 是一个外部的高斯噪声。在这个模型中, 假定刺激 \bar{S}^i 仅在子网 N^i 中影响矩阵 ρ_{ij} 和增量 σ_i 。每个增量 σ_i 控制从静息状态的 $a_i(t) = 0$ 开始的初始时间常数的指数增长。在没有噪声的情况下, 系统(2)具有平衡点 $A_i = (0, 0, \dots, \sigma_i, \dots, 0)$ 。为了保证 SHS, 包括鞍点 $A_{i1}, A_{i2}, \dots, A_{in}$ 以及它们所处的异宿轨道, 属于系统(2)的相空间, 必须满足以下不等式(详见 (Afraimovich 等人, 2004a):

$$\frac{\sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}} < \rho_{i_{k-1}i_k} < \frac{\sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}} + 1 \quad (3)$$

$$\frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} - 1 < \rho_{i_{k+1}i_k} < \frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} \quad (4)$$

在具有随机突触连接的现实模型中, 很难满足不等式(3)-(4)。是否有可能在具有随机兴奋性和抑制性连接的复杂网络中发现可重复的瞬时顺序行为, 如 SHS? 为了回答这个问题, 我们在这里讨论 Huerta 和

Rabinovich(2004)中详细描述的一个建模示例。利用 Wilson-Cowan 形式论, 我们发现在控制参数空间中, 抑制性和兴奋性突触稍失平衡的区域, 更容易发现周期性的连续活动(极限环)。然而, 在远离平衡激励和抑制的参数空间区域更容易发现可重复的瞬态动力学。在模型框架中:

$$\mu \frac{dx_i(t)}{dt} = \Theta \left(\sum_{j=1}^{N_E} w_{ij}^{EE} x_j(t) - \sum_{j=1}^{N_I} w_{ij}^{EI} y_j(t) + S_i^E \right) - x_i(t) \quad (5)$$

$$\mu \frac{dy_i(t)}{dt} = \Theta \left(\sum_{j=1}^{N_E} w_{ij}^{IE} x_j(t) - \sum_{j=1}^{N_I} w_{ij}^{II} y_j(t) + S_i^I \right) - y_i(t) \quad (6)$$

其中 $x_i(t)$ 和 $y_i(t)$ 代表在兴奋和抑制性神经元群的集群 i 中的活跃神经元的部分, N_E 和 N_I 分别表示兴奋和抑制性的集群数量, 下标 E 和 I 是用来表示与兴奋或抑制性相关的神经元数量, 并且外部输入 $S_{E,I}$ 表示在时间为零时被应用于总神经元群的一小部分的瞬时“刺激 (kicks)”。增益函数是 $\Theta(z) = [\tanh((z-b)/\sigma) + 1]/2$, 其中阈值 $b=0.1$ 低于单个连接的兴奋和抑制性突触强度。通过选择 $\sigma=0.01$ 可以使集群有非常尖锐的兴奋性阈值。产生相似结果的值范围很广。时间范围设置为和 Wilson 和 Cowan (1973) 一样, $\mu=10$ ms。连通性矩阵 w_{ij}^{XY} 有来自伯努利过程的项(Huerta 和

Rabinovich, 2004)。该问题的主要控制参数是种群与种群之间的连接概率。图 7 显示了外部输入结束时系统所演示的顺序动态的典型示例。

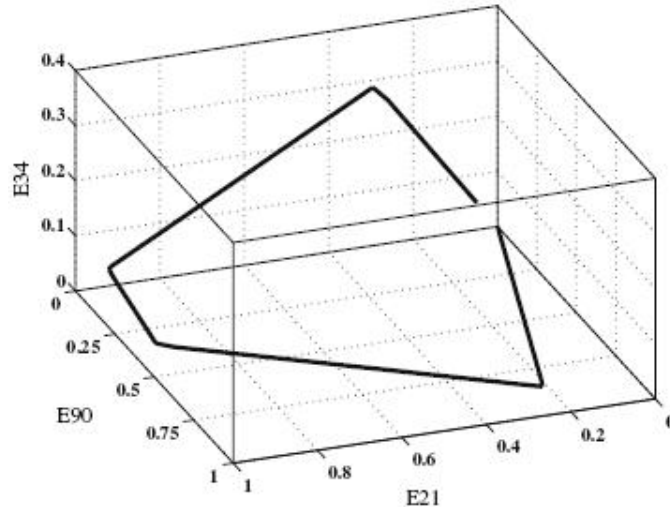


图 7: 具有不平衡随机连接的激子-抑制网络产生的五步可重复序列(由 Huerta 和 Rabinovich 2004 修正)

4 序列校正、学习和决策

我们已经讨论过，神经系统的连续活动可以出现在感觉运动转化的许多(如果不是全部)阶段。序列动力学有几个有利的内置功能，以实现任务，如学习，预测，错误纠正，和决策。在这一节中，我们回顾了一些重要的理论例子，关于顺序计算的这些任务，是符合现有的解剖和生理数据。第 4.1 节在小脑网络的背景下回顾这些问题。第 4.2 节描述了学习序列的几种范例。最后，第 4.3 节描述了一个新的顺序决策(DM)框架。

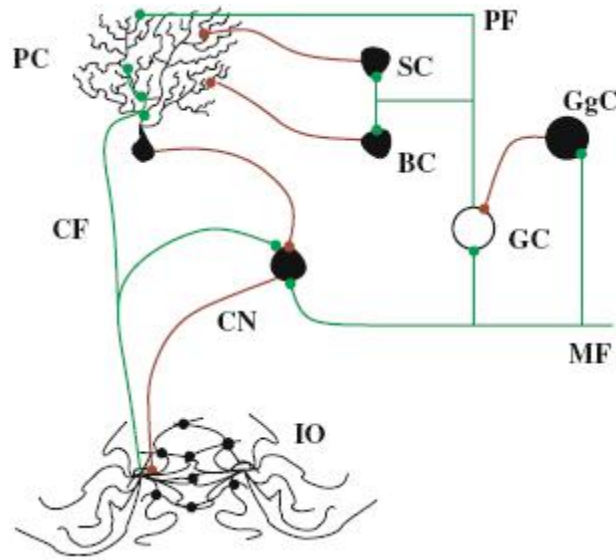


图 8：哺乳动物的小脑回路由许多抑制连接(红色/黑色的痕迹)组成。MF 苔藓纤维、CF 攀缘纤维、PF 平行纤维、IO 下橄榄(该人群的电气连接用黑点表示);(CN 小脑核，GC 颗粒细胞，BC 篮细胞，GgC 高尔基细胞，SC 星状细胞，PC 浦肯野细胞)。

4.1 小脑的时空顺序活动

小脑的传统观点认为它与运动技能的习得有关，特别是在运动控制方面起主导作用(Llinas 和 Welsh, 1993; Glickstein, 1993; Ramnani, 2006)。小脑由多个明显独立的模块组成，每个模块都是一个封闭的解剖回路的组成部分，负责发送和接收大脑皮层特定区域的投射。小脑皮层有明显的规则和简单的细胞组织，这使它成为一个很好的理论研究模型系统。小脑皮层分为三层(图 8)：分子层 (molecular layer)、浦肯野细胞层 (Purkinje cell layer) 和颗粒细胞层 (granule cell layer)。小脑皮层的主要输入是苔状纤维 (mossy fibers) 和攀爬纤维 (climbing fibers)。苔状纤维携带多种形式的感觉和背景信息 (contextual information)。它们在被称为“嗅小体”的结构中形成特化的兴奋性突触，嗅小体由无数颗粒细胞的树突构成。颗粒细胞轴突形成平行纤维，在分子层横向运行，与浦肯野细胞形成兴奋性突触。每一个浦肯野细胞接收

数千个突触。这些突触被认为是运动学习过程中获取信息的主要存储场所。浦肯野神经元产生小脑皮层的唯一输出。这种输出通过抑制性突触被小脑深部核接收。每一个浦肯野细胞接受来自下橄榄体(inferior olive, IO)的一个神经纤维输入,但这个输入非常强大,因为它涉及几百个突触接触。攀爬纤维被认为在小脑中起着“指导”学习的作用。苔状纤维和颗粒细胞激活高尔基细胞(Golgi cell),对颗粒细胞活性进行抑制反馈控制。星状细胞(Stellate cells)和篮状细胞(Basket cells)被平行纤维(parallel fibers)激活,从而对浦肯野细胞产生前馈抑制作用(Voogd 和 Glickstein, 1998)。

许多小脑回路是复杂的递归网络。大量的抑制性神经元和小脑网络的结构(de Zeeuw 等人, 1998)支持了编码和协调顺序活动的广义 WLC 机制。

一个广泛讨论的假设是 IO 的具体回路,小脑皮层(cerebellar cortex),和深小脑核(deep cerebellar)称为“慢循环(slow loop)”(图 8)可以作为动态工作记忆(dynamical working memory)或神经时钟(neuronal clock)(周期时间 $\approx 100\text{ms}$),这将使它容易连接行为时间尺度(Kistler 和 Zeeuw, 2002; Melamed 等人, 2004)。

从这个角度看,小脑回路有一个组织顺序活动的有利特征:一个内在时钟的存在,它可以为事件计时,并在不同的时间尺度上比较和协调它们。IO 被认为是一个系统,通过神经元固有的振荡特性和它们的电连接特性来控制 and 协调不同的节律(Llinas 和 Welsh 1993; de Zeeuw 等人, 1998)。它还涉及到运动学习(Ito, 1982)和作为误差信号发生器(generator of error signals)比较预期和实现的运动任务(Oscarsson, 1980)。实验记录表明,IO 细胞是电耦合的,显示阈下振荡和尖峰活动。在具有广泛电耦合的系统环境中,阈下振荡对于顺序信息处理具有相关作用。在这样的系统中,尖峰活动可以通过网络传播,此外,超极化膜电位的微小差异也可以在相邻细胞间传播。IO 动力学已经使用大规模网络模型进行了研究(Varona 等人, 2002a)。阈下振荡和通过缝隙连接传播的尖峰活动都有助于产生有组织的连续活动的连贯和协调的时空模式。这些模式产生于准同步亚阈值振荡中的小相位位移。脉冲的出现引起新的相移和快速传播的波,从而形成激活序列,从而形成准同步(quasisynchronized)(周期锁定(period locked))阈下活动的模式。在这个网络中,由于广泛的电连接,亚阈值振荡保持了高度的同步,从而产生了协调特性(Coordination properties)。在有刺激存在的情况下,不同的节律可以在神经元的峰值活动中被编码,而这些神经元的峰值活动仍然受到阈下频率的限制(图 9)。在这种情况下,大脑皮层的攀爬纤

维到浦肯野细胞可以携带运动信号，这些信号以阈下振荡的节奏跳动，并通过 IO 刺激活动的精确定时的波前在局部传播。在这个系统中，还可以组织来自不同来源的时空模式的背景相关的协调。从不同输入频率的通约性来看，这两种函数都可以为下一处理级别的运动节律提供一种方便的表示，这种表示足以用于比较任务，还可以生成纠错信号。

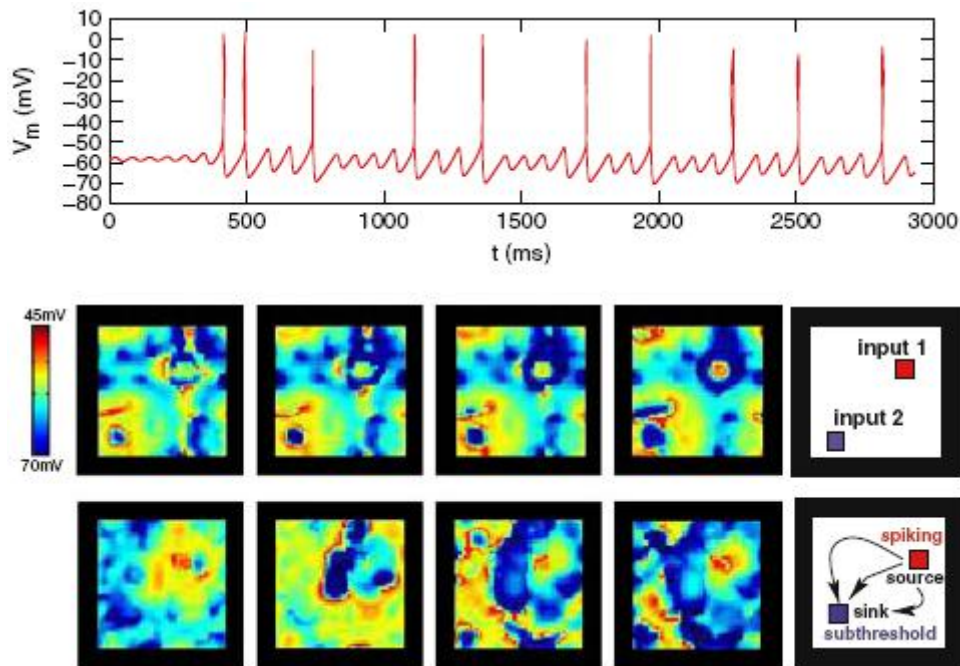


图 9：(彩色网络版)IO 网络模型中刺激诱发的协调节律时空模式。上图:单个霍奇金-赫胥黎 IO 模型神经元的特征行为，具有阈下振荡和尖峰活动。当有多个刺激存在时，几个不同频率的结构可以在 IO 网络的峰值频率的相应表示中同时存在(中间面板)。不适应刺激以电流注入的形式引入到网络的不同簇中。(右侧面板显示输入集群的位置)这些电流注射在神经元中诱导不同的峰值频率。(这些面板中的颜色代表不同的电流注入，因此在输入集群中也有不同的峰值频率)。中间图:两个不同输入簇的 50×50 个神经网络的活动的。序列从左到右依次展开。具有相同颜色的区域具有同步行为。颜色条表示膜电位。红色:尖峰神经元(- 45 mV 在模型中高于触发阈值);深蓝色:超极化活动。下面板:当一组模型神经元被设置为具有高的尖峰活动率，而另一组被设置为阈下振荡状态时观察到的下沉源现象。右面板:大致位置的来源(集群与高度兴奋神经元)和汇(集群与低兴奋神经元)。尖峰波前从源到汇簇(由 V arona 等人 2002a 修改)。

当存在两个特定的簇时，IO 模型网络中出现了一个显著的现象，一个簇的尖峰活动率高于平均种群，另一个簇的尖峰活动率完全为零(阈下振荡神经元)。在这种情况下，在具有高尖峰活动的簇中产生的波前以固有的亚阈值振荡传播到簇中(图 9，下图)。如果下橄榄神经元的兴奋性受到刺激(特别是抑制性连接)的调节，这种源库现象可以用来将特征的时空模式从网络的一个地方传输到另一个地方。将波前

(wavefronts) 从一个区域移动到另一个区域的能力，可能是具有保留拓扑连接的系统的一个重要特征，例如在小脑回路中发现的那些连接。

小脑运动控制的一个重要问题是：小脑如何在不同的时间尺度下协调节奏？小脑抑制环路中神经节律的异宿同步 (Heteroclinic synchronization) 或协调 (Rabinovich 等人, 2006a) 可以解决这个问题，特别是通过 SHC 活动的瞬时协调 (transient coordination)。该机制还可以参与对误差纠正任务的预期动作和实现动作的神经表示进行比较，因为这些表示可以在不同的时间尺度中进行编码。

小脑回路为开发运动控制的定时和预测模型提供了灵感 (Barto 等人, 1999; van der Smagt, 2000)。机器人控制架构的灵感来自小脑的生物学 (Collins 和 Wyeth, 1999)。在许多这样的模型中，假设通过一个学习的内部模型，“机器人小脑”能够克服固有的感觉潜伏期，协调快速、准确的动作，而不需要复杂的算法。像本文所提出的这种动态方法可以极大地促进这种努力。

4.2 序列的学习

神经系统的神经网络如何学习有意义的序列？序列学习和记忆，就像序列生成一样，需要系统的时间不对称性。这种不对称可能是网络连接的特定属性的结果，特别是连接的不对称。它也可能是单个神经元和突触的动态特征的时间不对称的结果，或者两者都是。序列学习的具体动力机制依赖于神经系统需要学习的序列的时间尺度。快速序列的学习需要神经波 (neural waves) 的峰值或相位的精确同步。对于较慢的序列，例如自主重复行为，最好是学习相关的行为事件，这些事件通常发生在几百毫秒或更慢的时间尺度上，以及它们之间的切换 (转换)。基于 WLC 的动态网络能够参与这样的学习。

有必要再次明确指出，竞争是一种维持最高功能水平和各种瞬时神经元状态的机制，这些状态对神经系统的效率和稳定性至关重要。从单个神经元 (离子通道竞争、突触竞争) 和小型神经网络 (如 CPGs) (Selverston 等人, 2000)，到大脑的各个部分 (如基底节区和海马体之间为了记忆的竞争 (Poldrack 和 Packard, 2003))，大自然在所有层次的神经元动力学中都使用它。在最高水平上，它可以是大脑模式或认知状态之间的竞争，其动态表现为顺序 DM 和顺序学习等认知功能。

行为、功能神经影像学和神经心理学研究为序列学习和记忆的多种形式的存在提供了趋同证据 (Bischoff-Grethe 等人, 2004; Bapi 等人, 2005; Willingham 等人, 2002; Doyon 等人, 2002; Worgotter 和 Porr, 2005)。特别是几个大脑结构，即海马体、前额叶皮层、运动皮层和其

他区域负责学习行为顺序和时序。这些结构的合作程度，包括小脑在运动学习中的主导作用，仍是一个有待研究的课题(Hazeltine 和 Ivry, 2002)。

人工记忆领域的先驱 James a . Anderson 在 1995 年写道：“人类的大多数记忆都是联想性的。也就是说，一个事件链接到另一个事件，因此第一个事件的表示将产生链接的事件。”我们认为这是一个真实的陈述，我们相信它也适用于顺序学习和记忆。事实上，顺序学习和记忆是一个状态或模式关联的问题，前一种和后一种模式(状态)之间的关联。它是如何用数学表示的?我们在 3.2 节中详细讨论的 SHS 很自然地与这个问题相匹配：相邻的鞍点对应于相关的顺序状态，而连接它们的一维不稳定分隔线是一个关联子。

这里我们提出一个认知或行为序列学习和记忆的动态模型。该现象学模型基于竞争认知状态动力学和局部学习规则。原则上，认知状态动力学可以描述大脑的不同部分，如小脑(见上图)或海马体(Leibold 和 Kempter, 2006; Seliger 等人, 2003) 或这些部分的合作。

我们关注于当目标达到时结束的非周期瞬态序列。在这里，我们证明了存在着允许一个人将认知状态机制 (cognitive state machine) 驱动到一个指定的依赖刺激序列的局部规则。所考虑的系统可以由具有自适应系统的多维动力系统来充分描述。我们讨论的模型是基于不同认知模式之间的竞争，与我们讨论的模型(2)相似，在(2)中的可塑性参数 ρ_{ij} ，这取决于模式 a_i 的活动，是解决序列学习和记忆问题的有效方法之一。我们证明了存在着允许一个人将认知状态机制驱动到刺激指定序列的局部规则。与传统的自联想 (auto-associative) 或异联想学习规则 (hetero-associative learning rules) 相比(Wang 2000; Lawrence 等人, 2005)，我们对于 ρ_{ij} 的局部规则是基于在序列中第 i_k 以及随后的第 i_{k+1} 的状态的信息。局部学习规则使序列学习灵活、快速。

4.2.1 模型准备

我们假设认知状态机制是一个多维动态系统，在相空间中有一个 SHS。要记住的序列中的每一个事件都对应一个鞍平衡点。从一个事件或下一个事件开始，相当于连接两个不同鞍点的异宿轨迹。和以前一样，让我们考虑一下这个系统

$$\dot{a}_i = a_i \left[1 - \left(a_i + \sum_{i \neq j}^N \rho_{ij} a_j \right) \right] + \eta_i(t) \quad (7)$$

其中系数 ρ_{ij} 是由下式决定的：

$$\dot{\rho}_{ij} = \varepsilon_j \rho_{ij} (\alpha_{ij}(I) a_j - \rho_{ij}), i \neq j \quad (8)$$

$$\dot{\varepsilon}_j = \gamma (\tanh((a_j - 1 + c_1)/c_2 + 1)(5 - \varepsilon_j)) - \varepsilon_j \quad (9)$$

$a_i(t)$ 表示一个认知状态(它可以是大脑模式或竞争控制器,可以参考(Fox等人, 2005)的例子), ρ_{ij} 定义了从状态 i 到状态 j 的竞争连接的强度, 它在学习过程中接受变化, η_i 是外部噪音, N 是可获得的认知状态的数量。在(8)中, $\alpha_{ij}(I) > 0$, 它表示依赖于刺激的并且包含训练信号(training signal), $\varepsilon_j > 0$, 它决定学习的顺序, $c_1 = c_2 = 0.1$ 和 $\gamma = 0.5$ 是吸引子的参数, 被选择用于引导 ρ_{ij} 的目标方向。我们利用系统(8)-(9)获得系统(7)中的 ρ_{ij} 这些值, 将生成一个 SHS, 其中包含耗散鞍点 $S_{jk} = (0, \dots, 1, \dots, 0)$, 第 j_k 个坐标为 1, 其中 $k = 1, \dots, N_0 \leq N$, 异宿轨道相连接。我们对序列 $\{j_k\} = J$ 作为信号来学习系统(8)-(9), 我们用它来确定 ρ_{ij} 的参数值。

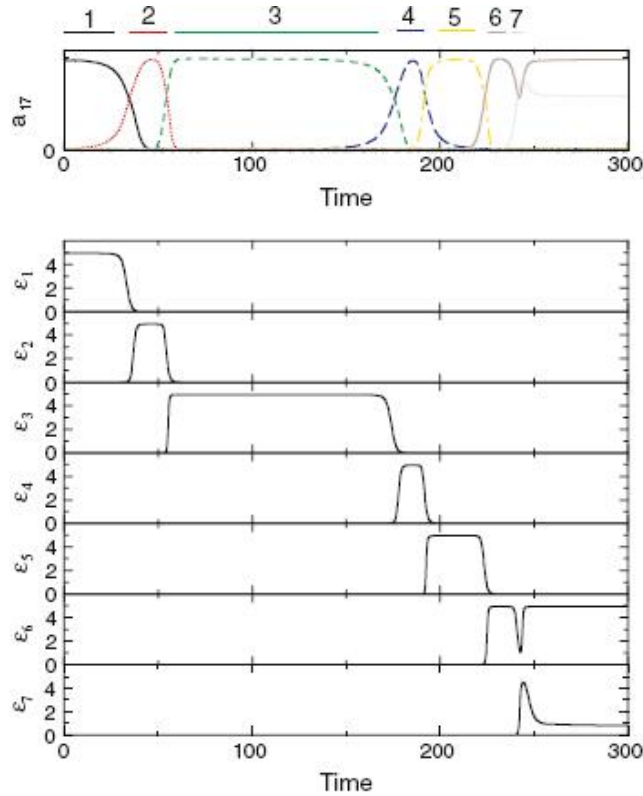


图 10: (在线版本中的颜色)为 $N = 7$ 时动态学习过程的示例。为了简单起见, 我们想教系统这个序列的顺序, 在这种情况下是 $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 4 \rightarrow 5 \rightarrow 6 \rightarrow 7$ 。上面的面板说明了系统(7)的每个变量在通过每个鞍座时的演化。下面的面板(1(t)到 7(t))显示了序列学习过程的时间尺度。学习的时间尺度的参数值是 $c_1 = c_2 = 0.1$ 和 $\gamma = 0.5$ 。的吗? 变量在开启和关闭学习过程中是非常有效的。

认知状态机制学习和记忆一个特定的序列，这个序列由感觉运动输入或之前的认知经验决定。这个序列由一个 SHS $J=\{j_k\}$ 组成，它由鞍点 $S(j_k)$ 与系统在鞍点 $S(j_k)$ 附近的异宿轨道和时间间隔连接而成。训练信号参数由 α_{ij} 给出， α_{ij} 在参数空间的区域中选择，该区域存在具有正确序列的稳定的异宿轨道（附录 2）。

如附录 2 中所述，在学习参数 α_{ij} 的空间中存在一个区域，使得适当的系数 $\rho_{ij1}(t_1), \dots, \rho_{ijN_0}(t_{N_0})$ 可以作为系统(8)-(9)的解，而且在满足对应不等式的时间 t_1, \dots, t_{N_0} 处满足合适的初始条件。

ε_j 的 ODE 充当一个信号量（semaphore），以确定必须学习序列的哪个部分，当系统离开鞍点 $S(j_k)$ 时，相应的 ε_j 值减少，而下一个 ε 迅速增加(见 10)。

图 10 给出了系统学习序列演化的一个例子。学习规则由(8)控制，而(9)决定何时应用这些规则的时间范围。时间序列的一个例子如图 10 所示。每次系统离开鞍点时，下一个就会被激活，而前一个就会足够快地把它的值减到 0。这样就保证了序列的正确顺序。

4.2.2 容量

已知 1-D 序列具有最高的编码能力(Rodriguez 和 Huerta, 2004)。SHSs 是 1-D 序列，然后将其置于最优编码状态。在有 N 种状态的竞争认知状态机制(competitive cognitive state machine, CSM)中可以学习并存储多少个序列，以便可以通过激活 SHS 中的特定提示模式（或多个模式）即在 SHS 中的鞍点来触发其重播？在 Rabinovich 等人(2001)中，我们估计封闭 SHS 的容量为 $e(N-1)N!$ 。如果刺激被改变，在新的 SHS 附近的另一个瞬态轨迹也会出现。CSM 的容量表示不同项目的数量，因此 CSM 可以通过其活动对这些项目进行编码。如果我们满足一个 SHS 的条件，那么我们可以通过减少它们的长度 M，改变它们的状态顺序，来建立另一个 SHS。因此，所有 $N \times M$ 状态的组合都可以大大提高 SHS 的编码能力。

4.3 连续（顺序）决策

动物的生活过程是由一系列的选择组成的，它们一次只能做一个选择。同时，顺序决策也是自主智能系统的主要目标之一。显然，智能顺序决策行为必须对噪声保持稳定，同时必须对新环境的信息敏感，以便随时准备进行快速决策。这些需求从根本上是矛盾的，并且传统的模型对于顺序活动中的决策制定是无用的。然而，动态顺序行为的决策可以基于广义 WLC 原理。递归神经回路的 WLC 动态是由环境信息控制的，

因此，能够在不同的学习技能和基因决定的技能之间做出选择。在此，我们提出了一种适用于分析序列决策的新模型。

决策系统包括以下子系统：(1)制定目标，(2)创建一个决策函数，(3)控制 CSM 的参数，和(4)负责生成的时空模式的认知状态控制的行为根据传入的信息(I)和 DM 规则。在这里，我们关注一个动态模型的 CSM 及其参数，由决策函数和有关世界的信息控制，即项目(3)及(4)。

连续 DM 的自然数学图像是一个稳定的异宿序列。在不确定条件下，由 DM 函数选择连接相邻鞍点的序列中的不稳定流形。假设 CSM 研究的目标是延长活跃动物的寿命。由于生命过程可以被编码为一系列事件(Abbott 和 Tsay, 2000)，即在我们的例子中，我们有理由把认知状态机制停止活动之前所做的决定称为“生命的长度”。

4.3.1 模型

考虑到 DM 函数是通过算法定义的(见下文)，我们将模型(Rabinovich 等人, 2006b)以 ODE 的两种系统的形式表示出来。第一个是认知状态 a_i 的竞争动力学方程组：

$$\dot{a}_i = a_i \left[\sigma_i(I, t) - \left(a_i + \sum_{j \neq i}^N \rho_{ij} a_j \right) \right] + \eta_i(t) \quad (10)$$

$$\tau \dot{\sigma}_i = - \frac{\partial U_i(\sigma_i, I)}{\partial \sigma_i} \quad (11)$$

第二个系统是一个控制参数 $\sigma(t, I)$ 的梯度系统。势函数 $U_i(I, \sigma_i)$ 的最小值为 m_k ：

$$\bar{\sigma}_i(I) = \sigma_i^0 + A_i^s(I), \quad s \in \{1, \dots, m_k\} \quad (12)$$

初始值 $\sigma_i(t_0)$ 不会记住先前的历史记录，它由 DM 规则决定，它只选择一个最小的盆地。我们假设特征时间 τ 太小，以至于 σ_i 的动力学可以被忽略，并且仅存在稳定的平衡点值 $\bar{\sigma}_i(I)$ 。因此，我们可能认为刺激 I 的作用方式是，在选择 t_k ($k = 1, 2, \dots$) 的瞬间，参数 $\bar{\sigma}_i$ 不是独一无二的，可能会从(12)获得几个值。时刻 t_k 被定义为系统到达系统(10)不动点附近的时刻，并且可能性的数量 m_k 和 $\bar{\sigma}_i$ 的值都依赖 I 。选择系统 (choice system) (10) 的瞬间之中是在时刻 t_k 根据从(12)选择的 $\bar{\sigma}_i$ 的值来进化。

我们已经提到过，认知状态 $a_i(t)$ 的瞬态动态数学图像是一个 SHS，其步骤由 DM 规则选择。在做出决定之后会发生什么？见 Afraimovich

等人(2004)，其中没有噪音而且 $\sigma_i = \bar{\sigma}_i$ ，系统(10)具有非平凡的平衡点 $S_i = (0, \dots, 0, \bar{\sigma}_i, 0, 0)$ 。在 S_i 中的线性系统的特征值是 $\lambda_{ji} = \bar{\sigma}_j - \rho_{ji} \bar{\sigma}_i, j=1, \dots, N, j \neq i$ 。根据 λ_{ji} 的值我们可以找到以下可能性：

1.如果所有 $\lambda_{ji} < 0$ ， S_i 是一个稳定的不动点，然后我们说系统达到其生命的终结。

2.如果至少存在两个 j 值，即存在 j_1 和 j_2 ，使得 $\lambda_{j_1 i} > 0$ 和 $\lambda_{j_2 i} > 0$ ，然后我们称之 S_i 为“恐慌状态（panic state）”。此时的系统有无限多的选择(对于这种情况下的异宿轨道，参见 Ashwin 和 Borresen(2005))。

3.如果仅仅存在一个值 $j=j_0$ 使得 $\lambda_{j_0 i} > 0$ 且其他值都是负的，则鞍点 S_i 有一维不稳定流形。为了简单起见，我们只考虑耗散型鞍点。耗散型鞍点满足以下假设。令 $\lambda_i^- = \max\{\max_{j \neq j_0} \{\lambda_{ji}\}, -\bar{\sigma}_i\}$ 。则 $v_i = -\lambda_i^- \lambda_{j_0 i}$ ，它被称为鞍点值(Afraimovich 和 Hsu, 2003)。如果 $v_i > 1$ 则鞍点是耗散的，在这种情况下，我们称 S_i 为“瞬态（transient state）”，然后生命继续。

假设系统(10)的初始条件被放置在 a_{i1} 轴的附近，并且假设存在一个整数 $m_I > 0$ 使得向量的可能值为 $\sigma = (\bar{\sigma}_1, \dots, \bar{\sigma}_N)$ ： $\bar{\sigma}^1, \dots, \bar{\sigma}^m$ 。在它们当中做出决定之前，系统会根据内在刺激消除以下情况。(a)对于每个值 $s \in \{1, \dots, m_I\}$ ，对应的点 S_i 是一个稳定的不动点。(b)对于每个值 $s \in \{1, \dots, m_I\}$ ，点 S_i 是恐慌状态。我们假设这种情况是罕见的，因为它是不可复制的，不能作为一个新的技能学习的系统。(c)对于 S_i 是一个具有1-D不稳定流形的鞍点，存在值 $s \in \{1, \dots, m_I\}$ ，其中，但每个鞍都是非耗散的，即，鞍值 $v \leq 1$ 。情况(c)会被消除，因为它会导致顺序行为的不稳定性，而动态不能重现，因此，就像情况(b)一样，不能作为记忆技能来学习。

现在我们假设至少存在一个值 $s \in \{1, \dots, m_I\}$ ，即 $s=s'$ ，使得对应点 $S_i^{s'}$ 是瞬态。如果这样的值是唯一的，我们选择 $\bar{\sigma} = \bar{\sigma}^{s'}$ ，将其代入(10)中，并允许系统演进。由于初始点靠近 a_{i1} 轴，对应轨迹上的点会到达 $S_i^{s'}$ 的一个小邻域，因为 $S_i^{s'}$ 是耗散的，它将循着异宿轨道的连接到 $S_i^{s'}$ ，并且在平面上 $\cap_{k \neq i_0, j_0} \{a_k = 0\}$ 上 $S_{j_0} = (0, \dots, 0, \bar{\sigma}_{j_0}^{s'}, 0, \dots, 0)$ (Afraimovich 等人, 2004a)。

4.3.2 决策函数

DM 显然取决于目标。让我们把注意力集中在上述目标上，这些目标是用动物经常使用的两种极端生存策略(Gigerenzer 和 Todd, 2000)制定的。例如，这可以是风险规避 (risk-aversion) DM(稳定性需求)或高风险 (high-risk) DM(到达下一个决策点的最短时间)。

高风险 DM。每一个鞍点 $S_i^{s(q)}$ 只有一个正增量 $\lambda_{j_0 i} = \bar{\sigma}_{j_0} - \rho_{j_0 i} \bar{\sigma}_i$ ， $j_0 = j_0(q)$ ， $q=1, \dots, p$ 。我们选择 q_0 的方式是：

$$0 < \lambda_{j_0(q)i} < \lambda_{j_0(q_0)i}, \quad q \neq q_0 \quad (13)$$

换句话说，我们选择的最大增量对应于从鞍点 S_i 最快的运动，因此，最短的时间到达下一个 SHSs 中的鞍点。

高风险 DM。另一种做出选择的方法是基于稳定性。对于每一个 $q=1, \dots, p$ ，相应的鞍点值 v_i^q 是定义良好的。我们选择 q_0 的方式是：

$$1 < v_i^q < v_i^{q_0}, \quad q \neq q_0 \quad (14)$$

做出决定后，系统替换(10)中相应的 $\bar{\sigma} = \bar{\sigma}^{s(q_0)}$ 的值，并且系统开始演化，直到轨道上的点(接近于异宿的那个轨道)来到一个鞍点(0, ..., 0, $\bar{\sigma}_{j_0(q_0)}$, ..., 0, ..., 0)附近。如果将此点固定为下一步骤的初始点，考虑到多个向量 $\bar{\sigma}$ 的 m_2 数量和它们的值，我们用 i_2 定义 $j_0(q_0)$ 。如果鞍点 S_{i_2} 是瞬态状态，则再次重复该过程。

4.3.3 方法和参数值

模型参数地选择如同 Afraimovich 等人(2004)中的一样，其中 $\bar{\sigma}_i^0$ 是从[5, 10]中根据均匀分布随机取的。不失一般性，我们设置了序列顺序从 0 到 N 的连接矩阵，以便 $\rho_{i-1i} = \bar{\sigma}_{i-1}^0 / \bar{\sigma}_i^0 + 0.51$ ， $i=2, \dots, N$ ， $\rho_{i+1i} = \bar{\sigma}_{i+1}^0 / \bar{\sigma}_i^0 + 0.5$ ， $i=2, \dots, N-1$ ，并且 $\rho_{ij} = \rho_{j-1j} + (\bar{\sigma}_i^0 - \bar{\sigma}_{j-1}^0) / \bar{\sigma}_j^0 + 2$ ， $i \notin \{j-1, j, j+1\}$ 。最后，对于每个 A_i^s 根据均匀分布从[-4, 9]范围内随机选取。然后，可能的决策 A^s 是统计上独立的。

系统(10)采用龙格-库塔方法对附加噪声进行整理综合(Miguel 和 Toral, 2001)。当轨迹到达鞍点 S_i , 在半径为 0.1 的球内, 应用 DM 函数。我们假设在瞬间 t_k 处的选择数是 $m_k=M$ 。

4.3.4 建模结果

我们利用两个对立的 DM 规则计算 $a_i(t,t_k)$ 的演化, 例如高风险决策 (high-risk) 和风险规避决策 (risk-aversion)。每一种 DM 都会产生不同的典型行为。少量的噪音就会引起各种各样的行为。噪声添加到系统永远不会高于 $\langle \eta(t)\eta(t') \rangle = 10^{-2} \delta(t-t')$ 。

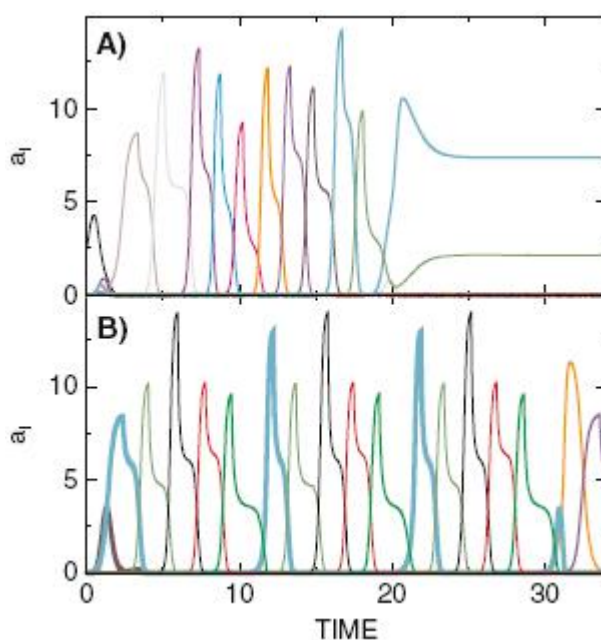


图 11: (网络版中的颜色) $N = 20, M = 5$ 系统的高危 DM 动态。最常见的 DM 行为。b 在具有重复环境和小不确定性的系统中发现的重复决策的例子。不同的音调代表不同的 a_i 。

我们计算了不同复杂程度认知状态的生命长度 L 的中位数和可能的选择数。首先, 我们分析高风险 DM 函数(图 12)。如图 11 所示, 系统可以选择在短时间内结束序列, 也可以在序列中徘徊, 直到到达最后一个稳定的不动点 S_N 。当系统足够大时, 对于给定数目的选择 M , 系统经历一个相变 (phase transition) 过程。对于 $N=10$, 不存在系统可能会徘徊的相变, 它总是达到一个稳定的不动点。同样有趣的是, 相变点并不强烈地依赖于选择的数量和认知状态的数量。这些模拟是在每个 N 和 M 运行 10000 次时获得的。当选择的数量足够大时, 高风险的策略会持续更长的时间。

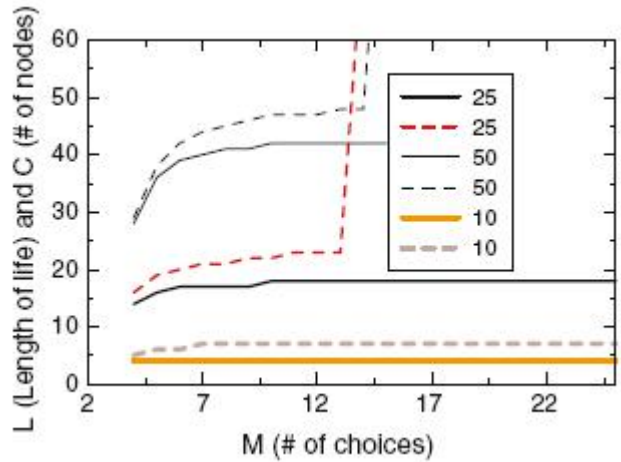


图 12: (网络版的颜色)CSM 的生命长度中位数 L(虚线)和参与序列的节点数中位数(实线)与选择数 M 的中位数, 认知状态数 $N = 10, 25, 50$ 。

风险规避 DM 规则产生的结果与高速 (high-speed) DM 完全不同。首先, 系统行为不依赖于可用选择的数量 M, 其次, 序列的长度呈指数衰减。事实上, 系统中状态 N 的数目越多, 到序列的距离下降得越快。

DM 是认知状态机制的一个非常多样化的功能, 在不同的情况下可能需要不同的建模方法。在这里, 我们引入了一类模型来描述刺激相关的顺序行为的不确定性, 作为一个多变量的参数来控制负责行为的时空模式的生成。我们已经证明, 高风险的决策更有效地延长了序列的寿命。尽管考虑了一个简单的策略, 这个结果还是得到了最近的物理实验的支持。特别是, 猕猴总是选择风险更大的选择(Mccoy 和 Platt, 2005), 而好的投资者不会被情绪牵着走, 会避免风险规避策略(Shiv 等人, 2005)。该模型在硬件上易于实现, 可用于人工智能系统。

5 结束语

我们可以在以下的结束语中简要概括本文的主要观点:

1. 在整个感觉运动转换过程中, 从非常早期的感觉编码到涉及运动行为的最后指令, 都存在神经活动的连续瞬态动力学。因此, 序列活动在神经层次的所有级别生成、转换、重塑、协调和执行。瞬态序列神经活动的数学图像是一个稳定的异宿序列或一个稳定的异宿通道。考虑到许多实验结果, 本文讨论了一种描述观测现象的数学形式。这种形式主义是基于 WLC 原则, 它可以提供可复制的和自适应的顺序活动。

2. 尽管当代的动态认知方法研究了早期控制论时代的大脑认知功能(Ashby, 1960), 但即使是 10 年前, 也缺乏动态的认知活动方法, 如

顺序学习和顺序 DM。然而，在过去几年中，情况发生了变化。在这篇综述中，我们讨论了一类新的模型，它将稳定的连续活动的动态描述与选择时刻的算法规则结合起来。这类模型可以推广，将确定性步骤的动态描述与不确定性条件下步骤的统计描述统一起来。

3.连续动力学是参与高认知任务，比如学习，预测，误差修正，DM，存在的瞬态序列计算尤其相关的一般理论不仅对动物的理解和描述认知功能，而且对新范式的人工智能系统的设计。

参考文献

- References Abbott A, Tsay A (2000) Sequence analysis and optimal matching methods in sociology: review and prospect. *Sociol Methods Res* 29:3-33
- Afraimovich V, Hsu S-B (2003) *Lectures on Chaotic Dynamical Systems*. AMS/IP Studies in Advanced Mathematics. American Mathematical Society, Somerville, MA
- Afraimovich V, Zhigulin V, Rabinovich M (2004a) On the origin of reproducible sequential activity in neural circuits. *Chaos* 14:1123-1129
- Afraimovich VS, Rabinovich MI, Varona P (2004b) Heteroclinic contours in neural ensembles and the winnerless competition principle. *Int J Bifurcat Chaos* 14:1195-1208
- Anderson J (1995) *An introduction to neural networks*. MIT Press, Cambridge, MA
- Ashby WR (1960) *Design for a Brain*, 2nd edn. Wiley, New York
- Ashwin P, Borresen J (2005) Discrete computation using a perturbed heteroclinic network. *Phys Lett A* 347:208-214
- api R, Pammi VC, Miyapuram K, Ahmed (2005) Investigation of sequence processing: a cognitive and computational neuroscience perspective. *Curr Sci* 89:1690-1698
- Barto AG, Flagg AH, Sitkoff N (1999) A cerebellar model of timing and prediction in the control of reaching. *Neural Comput* 11:565-594
- Bazhenov M, Stopfer M, Rabinovich M, Huerta R, Abarbanel H, Sejnowski T, Laurent G (2001) Model of transient oscillatory synchronization in the locust antennal lobe. *Neuron* 30:307-309
- Bischoff-Grethe A, Goedert KM, Willingham DT, Grafton ST (2004) Neural substrates of response-based sequence learning using fmri. *J Cogn Neurosci* 16(1):127-138
- Busse F, Heikes K (1980) Convection in a rotating layer: a simple case of turbulence. *Science* 208:173-175
- Clark D, Fairburn C (eds) (1997) *Science and Practice of Cognitive Behavioral Therapy*. Oxford University Press, Oxford
- Collins D, Wyeth G (1999) Cerebellar control of a line following robot. In: *Proceedings of the Australian conference on robotics and automation (ACRA 99)* pp74-79
- de Zeeuw CI, Simpson JJ, Hoogenraad CC, Galjart N, Koekkoek SKE, Ruigrok TJH (1998) Microcircuitry and function of the inferior olive. *Trends Neurosci*

21:391-400

- Doboli S, Minai AA, Best P (2000) Latent attractors: a model for context-dependent place representations in the hippocampus. *Neural Comput* 12:1009-1043
- Dominey PF (2005) From sensorimotor sequence to grammatical construction: evidence from simulation and neurophysiology. *Adapt Behav* 13(4):347-361
- Doyon J, Song A, Karni A, Lalonde F, Adams M, Ungerleider L (2002) Experience-dependent changes in cerebellar contributions to motor sequence learning. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:1017-1022
- Fox M, Snyder A, Vincent J, Corbetta M, Essen DCV, Raichle M (2005) The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks. *Proc Natl Acad Sci USA* 102(27):9673-9678
- Friedrich R, Laurent G (2002) Dynamic optimization of odor representations by slow temporal patterning of mitral cell activity. *Science* 291:889-894
- Galan RF, Sachse S, Galizia CG, Herz A VM (2004) Odor-driven attractor dynamics in the antennal lobe allow for simple and rapid olfactory pattern classification. *Neural Comput* 16:999-1012
- Giambra L (1995) A laboratory method for investigating influences on switching attention to task-unrelated imagery and thought. *Conscious Cogn* 4:1-21
- Gigerenzer G, Todd PM (2000) *Simple Heuristics That Make Us Smart*. Oxford University Press, Oxford
- Glickstein M (1993) Motor skills but not cognitive tasks. *Trends Neurosci* 16:450-451
- Hazeltine E, Ivry R (2002) Can we teach the cerebellum new tricks? *Science* 296:1979-1980
- Hertz J, Palmer R, Krogh A (1991) *Introduction to the theory of neural computation*. Addison-Wesley, Redwood City, CA
- Hikosaka Nakahara H, Rand MK, Sakai K, Lu X, Nakamura K, Miyachi S, Doya K (1999) Parallel neural networks for learning sequential procedures. *Trends Neurosci* 22:464-471
- Hopfield JJ (1982) Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. *Proc Natl Acad Sci USA* 79:2554-2558
- Huerta R, Rabinovich MI (2004) Reproducible sequence generation in random neural ensembles. *Phys Rev Lett* 93:238104
- Ito M (1982) Cerebellar control of the vestibulo-ocular reflex around the flocculus hypothesis. *Annu Rev Neurosci* 5:275-296
- Jefferys J, Traub R, Whittington M (1996) Neuronal networks for induced 40 hz rhythms. *Trends Neurosci* 19:202-208
- Kistler WM, de Zeeuw CI (2002) Dynamical working memory and timed responses: the role of reverberating loops in the olivo-cerebellar system. *Neural Comput* 14:2597-2626
- Krupa M (1997) Robust heteroclinic cycles. *J Nonlin Sci* 7:129-176
- Lashley K (1960) The problem of serial order in behavior. In: Beach F A, Hebb D O, Morgan C T, Nissen H W (eds) *The Neuropsychology of Lashley*. McGraw-Hill, New York, pp 506-521
- Laurent G, Stopfer M, Friedrich RW, Rabinovich MI, Abarbanel HDI (2001) Odor

encoding as an active, dynamical process: experiments, computation, and theory. *Annu Rev Neurosci* 24:263-297

Nusbaum MP, Beenhakken MP (2002) A small-system approach to motor pattern generation. *Nature* 417:343-350

Oscarsson O (1980) Functional organization of olivary projection to cerebellar anterior lobe. In: Courville J, de Montigny C, Lamarre Y (eds) *The inferior olivary nucleus*. Raven, New York, pp 279-289

Panchin Y, Arshavsky Y, Deliagina T, Popova L, Orlovsky G (1995) Control of locomotion in marine mollusk *clione limacina*. IX. Neuronal mechanisms of spatial orientation. *J Neurophysiol* 73:1924-1937

Poldrack A, Packard MG (2003) Competition among multiple memory systems: converging evidence from animal and human brain studies. *Neuropsychologia* 41:245-251

Rabinovich M, Ezersky A, Weidman P (2000) *The dynamics of patterns*. World Scientific, Singapore

Rabinovich M, Huerta R, Varona P (2006a) Heteroclinic synchronization: ultra-subharmonic locking. *Phys Rev Lett* 96:0141001

Rabinovich M, Varona P, Selverston A, Abarbanel H (2006b) Dynamical principles in neuroscience. *Rev Modern Phys* 78(4):1213

Rabinovich M, Volkovskii A, Lecanda P, Huerta R, Abarbanel HDI, Laurent G (2001) Dynamical encoding by networks of competing neuron groups: winnerless competition. *Phys Rev Lett* 87:06U149 U151

Ramnani N (2006) The primate cortico-cerebellar system: anatomy and function. *Nat Rev Neurosci* 7:511-522

Rodriguez F, Huerta R (2004) Analysis of perfect mappings of the stimuli through neural temporal sequences. *Neural Netw* 17:963-973

Seliger P, Tsimring LS, Rabinovich MI (2003) Dynamics-based sequential memory: Winnerless competition of patterns. *Phys Rev E* 67:011905

Selverston A, Rabinovich M, Abarbanel H, Elson R, Szucs A, Pinto R, Huerta R, Varona P (2000) Reliable circuits from irregular neurons: a dynamical approach to understanding central pattern generators. *J Physiol (Paris)* 94:357-374

Shiv B, Loewenstein G, Bechara A, Damasio H, Damasio A (2005) Investment behavior and the negative side of emotion. *Psychol Sci* 16:435-439

Stone E, Holmes P (1990) Random perturbations of heteroclinic attractors. *SIAM J Appl Math* 50:726-743

Sun R, Giles CL (2001) Sequence learning: from recognition and prediction to sequential decision making. *IEEE Intell Syst* 16:67-70

Tanji J (2001) Sequential organization of multiple movements: involvement of cortical motor areas. *Annu Rev Neurosci* 24(1):631-651

Teasdale J, Dritschel B, Taylor M, Proctor L, Lloyd C, Nimmo-Smith I, Baddeley A (1995) Stimulus-independent thought depends on central executive resources. *Mem Cognit* 23(5):551-559

van der Smagt P (2000) Benchmarking cerebellar control. *Robot Auton Syst* 32:237-251

Varona P, Aguirre C, Torres JJ, Rabinovich MI, Abarbanel HDI (2002a)

Spatiotemporal patterns of network activity in the inferior olive. *Neurocomputing* 44:685-690

Varona P, Rabinovich MI, Selverston AI, Arshavsky YI (2002b) Winnerless competition between sensory neurons generates chaos: a possible mechanism for molluscan hunting behavior. *Chaos* 12:672-677

Venaille A, Varona P, Rabinovich MI (2005) Synchronization and coordination of sequences in two neural ensembles. *PhysRev E* 71:061909

Vida I, Bartos M, Jonas P (2006) Shunting inhibition improves robustness of gamma oscillations in hippocampal interneuron networks by homogenizing firing rates. *Neuron* 49:89-99

Voogd J, Glickstein M (1998) The anatomy of the cerebellum. *Trends Neurosci* 21(9):370-375

Wang L (2000) Heteroassociations of spatio temporal sequences with the bidirectional associative memory. *IEEE Trans Neural Netw* 11:1503-1505

Waugh F, Marcus C, Westervelt R (1990) Fixed-point attractors in analog neural computation. *Phys Rev Lett* 64:1986-1989

Willingham DB, Salidis J, Gabrieli JD (2002) Direct comparison of neural systems mediating conscious and unconscious skill learning. *J Neurophysiol* 88:2451-2460

Wilson HR, Cowan JD (1973) A mathematical theory of the functional dynamics of cortical and thalamic nervous tissue. *Kybernetik* 13:55-80

Wilson R, Turner G, Laurent G (2004) Transformation of olfactory representations in the drosophila antennal lobe. *Science* 303:366-370

Worgotter F, Porr B (2005) Temporal sequence learning, prediction, and control: a review of different models and their relation to biological mechanisms. *Neural Comput* 17(2):245-319

Yamauchi BM, Beer RD (1994) Sequential behavior and learning in evolved dynamical neural networks. *AdaptBehav* 2(3): 219-246