

基底神经节与大脑皮层模块化电路中的信息处理

Information Processing in Modular Circuits Linking Basal Ganglia and Cerebral Cortex

James C. Houk

(Song Jian, translate)

近年来,对基底神经节的解剖组织、在这些结构中发生的信号处理以及它们与分子机制和认知功能的许多关系的认识有了显著的扩展。各种发现都指向了基底神经节在环境的背景分析中的一种意想不到的作用,以及在规划和执行智能行为时对这些信息的适应性使用中的一种作用。这本书是关于这些新兴概念的。作为一个介绍性的章节,我在这里提供了一个概述,强调了一些更突出的发现,我概述了一个简单的概念模型来解释它们。让我先简单地回顾一下基本解剖学,因为它为其他研究结果的解释提供了有用的基础。

一、信息流解剖图

实际上,整个大脑皮层投射到基底神经节,然后输出又返回到大脑皮层的额叶区域,或者在某些情况下直接传到中脑和后脑的运动系统。在这篇综述中,我关注的是回到额叶皮质的路径。信息流的基本规划如图 1.1 所示。该图基于一个关键性审查,其中确定了几个并联电路,每个电路的基本设计如图 1.1 所示(Alexander 等人,1986 年)。大脑皮质的不同区域集中在纹状体区域,通过苍白球和丘脑,投射回额叶皮质区域,从而促进纹状体输入。从纹状体经外侧苍白球和下丘脑到苍白球的直接途径也较少,从丘脑到纹状体的路径较短,该路径绕过大脑皮层。图 1.1 中的细箭头主要表示兴奋性连接,而实心箭头则表示抑制。

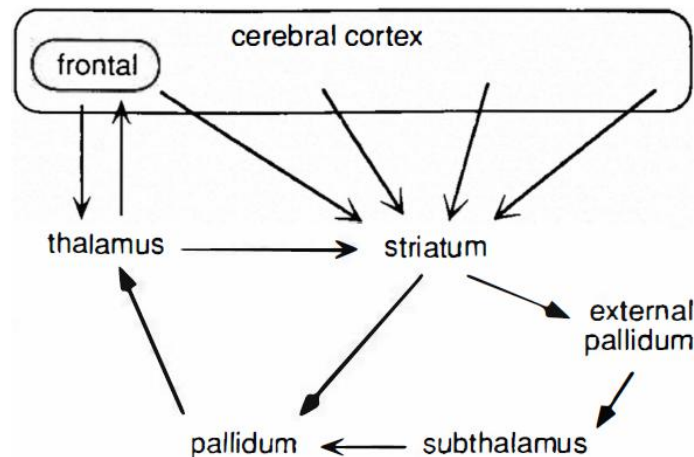


图 1.1 大脑皮层与基底神经节若干部分之间的信息流图。

正如本书第 4 章至第 7 章所述,这些路径中令人印象深刻的解剖特异性,并在其他地方进行了回顾(Goldman Rakic, 1984; Graybiel, 1991),这使得 Houk 和 Wise (1993) 进一步发展。我们假设 Alexander 等人(1986)确定的每个隔离电路依次由一个大的模块阵列组成,每个模块按照图 1.1 所示的同一平面图进行组织(Wise 和 Houk, 1994)。这一假设与一般的观察结果很吻合,即额叶皮质的每个区域都包含一个单位群,这些单位群的反应性质在某种一般意义上彼此相似,而这些单位间的反应的一个或多个参数特征不同(见 Goldman Rakic, 1991 年和第 7 章)。参数差异可能是由于模块输入的细微变化造成的,这些模块具有相同的结构和基本上相同的信息处理能力。Houk 和 Wise (1993) 根据下一节讨论的纹状体多棘神经元的细胞特性提出了一个关于单个皮质基底神经节神经元模块的一般处理功能的假设。

二、纹状体多棘神经元模式识别的潜能

基底神经节的输入阶段是纹状体，纹状体的主要神经元称为多棘神经元，因为它们的长树突上的突触棘密度很大，如第3章和第4章所述（另见 Wilson, 1990）。每一个多棘神经元从大约 10000 个不同的传入纤维接收输入，这是仅次于小脑皮层浦肯野细胞的一个显著的收敛程度。这种类型的细胞结构类似于感知器中使用的网络结构，这是几十年前理论家广泛研究的模式识别网络（Rosenblatt, 1962; Albus, 1971; Minsky 和 Papert, 1969, 但见 1987 年）。感知器需要将不同类型的信息大量汇聚到单个单元上，类似于纹状体多棘神经元的皮质输入的汇聚。此外，感知器需要一个特殊的输入，它按照本书第4章和第10章到第13章讨论的内容调整收敛输入的突触权重。这种调节机制训练各个单元识别特定的输入模式。第4、10和12章总结了越来越多的证据，证明多巴胺纤维为纹状体的多棘神经元提供了增强输入，训练它们识别大脑皮层输入的模式（另见 Ljungberg 等人, 1989 年; Wickens, 1990 年）。最后，感知器在单元的响应特性中利用了一个突变的激活阈值，形成了模式识别的一条清晰的决策线。多棘神经元由于其膜的高度非线性离子特性，在“向上”和“向下”状态之间也有突变的阈值（见 Wilson, 1990 和第3章）。这三个特征：不同输入、专门训练信号和双状态行为，表明多棘神经元可能特别适合模式识别任务。

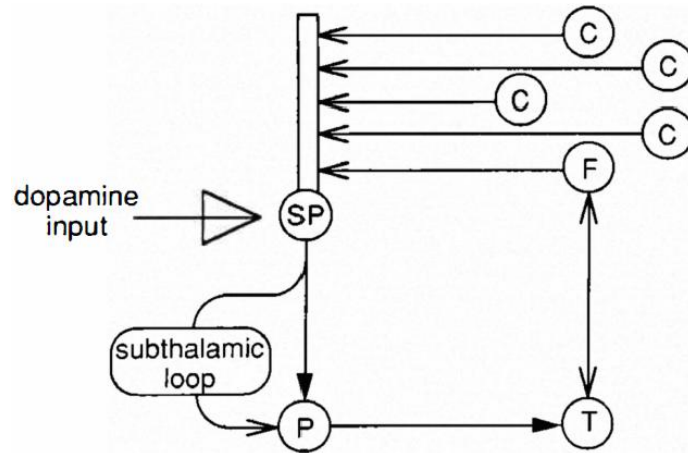


图 1.2 皮质基底神经节模块示意图。细箭头表示净激发；实心黑色箭头表示直接的 SP 到 P 投射和 P 到 T 投射表示净抑制；三角形箭头表示多巴胺输入表示神经调节。C，大脑皮质神经元；F，额叶皮质神经元；SP，纹状体多棘神经元；P，苍白球的神经元；T，丘脑神经元。

图 1.2 的上半部分将这些特征合并到由 Houk 和 Wise (1993) 定义的皮质基底神经节信息处理模块的示意图中。图中显示了来自大脑皮层不同区域的 5 个 (10000 个) 皮质神经元 (C 和 F) 对多棘神经元 (SP) 的会聚性兴奋输入；F 是来自额叶皮层的神经元。假设更多扩散的多巴胺输入作为训练信号，加强 C 和 F 输入的突触权重，以指导模式识别过程。由于强化指导学习，最终学习的模式应该反映出行为意义重大的背景环境，如第 10 章到第 13 章所讨论的。稍后，当多棘神经元暴露在相同或类似的背景模式下时，产生的激发将导致神经元向上状态的转换，然后激发一系列动作电位，然后返回其向下状态。在第 2 章中，Schultz 和同事描述了多棘神经元的突发放电与动物在执行行为任务时面临的各种情境的关系。假设由一个多棘神经元产生的突发表示检测到一个具有行为意义的背景环境，那么图 1.2 中电路的其余部分就可以用于优化计算，并将其存储在工作内存中，以用于规划后续的行为，如下一节中所讨论的。

三、皮质丘脑环路和工作记忆

单一单位研究显示,额叶皮质神经元的持续放电模式似乎代表了行为显著刺激或事件的短暂工作记忆 (Goldman Rakic, 1991)。在第 7 章中, Goldman Rakic 描述了这些信号如何提供由刺激特征或内部状态组成的背景环境信息的分布式表示,这些信息需要在短时间内保存,以便用于控制持续的行为。动作完成后,不再需要这些信息,额叶神经元的持续放电也相应停止。

Houk 和 Wise (1993) 提出了一种机制,皮质基底神经节神经元模块可以用来检测这些背景环境并将它们记录在工作记忆中。如图 1.3 中的实线轨迹所示,已知棘突神经元的迸发会暂停苍白球神经元的持续抑制输出 (Chevalier 和 Deniau, 1990)。由于这些神经元的抑制性反弹特性,对丘脑神经元抑制性输入的暂停预计将引发短暂的丘脑放电迸发 (Wang 等人, 1991)。我们假设反跳脉冲随后会在图 1.2 所示的相互皮质丘脑回路中启动正反馈。这可以调节工作记忆的持续释放。持续活动是丘脑和皮质神经元的一种属性 (Fuster 和 Alexander, 1973; Goldman Rakic 和 Friedman, 1991)。

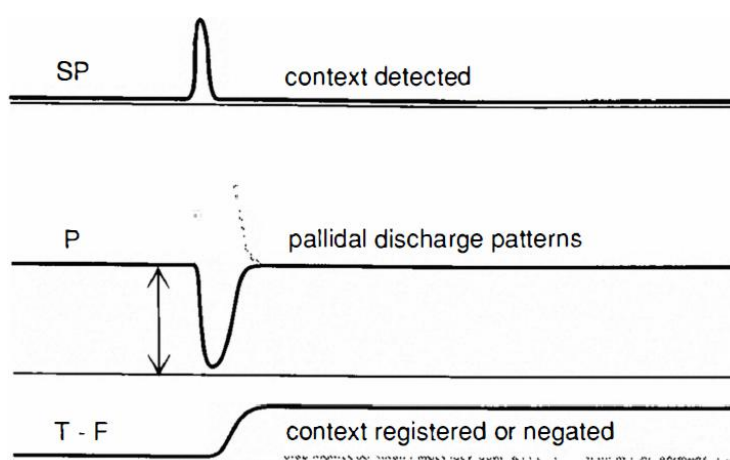


图 1.3 基底神经节信号与丘脑和额叶皮质神经元 (T-F) 持续放电的假设关系。实线轨迹显示了图 1.2 中由直接途径介导的反应,点画痕迹显示了通过视丘下侧环介导的反应。SP, 多棘神经元放电; P, 苍白球神经元放电。

图 1.3 中的实线轨迹阐明了这些神经信号之间的拟议关系。棘突神经元放电 (轨迹 SP) 的迸发,意味着检测到一个行为上的重要背景,产生一个苍白球神经元放电 (轨迹 P) 的停顿,通过去抑制在丘脑和额叶皮质神经元 (轨迹 T-F) 之间相互连接的持续正反馈。所建议的机制可以被认为是将一个多棘的神经元检测到的背景环境注册到工作记忆中,这样这些信息可以在以后的行为控制中使用。图 1.3 中的点刻画痕迹表明,通过下丘脑侧环 (见图 1.2) 专门定向的传输可能如何取消先前注册的背景信息。直接抑制和兴奋性侧环通路的同时活动可以控制在本书第 17 章讨论的竞争选择过程。

四、在行为控制中使用注册背景信息

额叶皮层的工作记忆如何被用来控制行为? Houk 和 Wise (1993、1994) 考虑了使用这些信息的三种解剖途径。一种是通过广泛的皮质通路,如第 7 章所述,通过许多途径,通向初级运动皮层。这些连接可能是在连接小脑、红核和运动皮层的循环网络中启动活动的有效方式;该网络中的正反馈被认为是产生控制肢体运动的运动命令的主要驱动力 (Houk 等人, 1993)。第二个主要的输出途径是通过脑桥到小脑。这种途径可能有助于对小脑进行程序控制 (Bertier 等人, 1993)。第三种途径是通过皮质纹状体输入到不同的基底神经节神经元模块,这可能允许检测第一个模块中的一个背景信息,从而有助于检测另一个模块中的后续背景环境。这种递归过程可能是生成复杂属性的一种非常强大的机制,这些属性可能在高级行

动计划中使用 (Houk 和 Wise, 1994)。

在这一介绍性章节中,我对基底神经节电路的显著解剖和生理学进行了概述,并试图将这些发现整合到一个简单的概念模型中,即在皮质基底神经节模块中执行的基本信息处理操作。在基底神经节的输入阶段,纹状体中的多棘神经元接收来自大脑皮层广泛区域的多种会聚信号。这些多棘的神经元被假定为模式分类器,它们在中多巴胺纤维输入的训练影响下学习识别皮质输入中的活动模式,这意味着行为显著的环境的出现。当这种情况被检测到时,由此产生的棘状神经元放电被认为可以抑制丘脑皮质环,从而启动额叶皮质神经元群的持续活动。通过这种方式,检测到的背景环境将被注册为工作记忆,因此这些信息将可用于随后的运动行为规划和控制。

参考文献

- Albus, J. S. (1971) A theory of cerebellar function. *Math. Biosci.* 10:25-61.
- Alexander, G. E., DeLong, M. R., and Strick, P. L. (1986) Parallel organization of functionally segregated circuits linking basal ganglia and cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 9:357-381.
- Berthier, N. E., Singh, S. P., Barto, A. G., and Houk, J. C. (1993) Distributed representation of limb motor programs in arrays of adjustable pattern generators. *J. Cogni. Neurosci.* 5:56-78.
- Chevalier, G., and Deniau, J. M. (1990) Disinhibition as a basic process in the expression of striatal functions. *Trends Neurosci.* 13:277-280.
- Fuster, J. M., and Alexander, G. E. (1973) Firing changes in cells of the nucleus medialis dorsalis associated with delayed response behavior. *Brain Res.* 61:79-91.
- Goldman-Rakic, P. S. (1984) Modular organization of prefrontal cortex. *Trends Neurosci.* 7:419-429.
- Goldman-Rakic, P. S. (1991) Prefrontal cortical dysfunction in schizophrenia: The relevance of working memory. In B. J. Carroll, and J. E. Barrett (eds.), *Psychopathology and the Brain*. New York: Raven Press, pp. 1-23.
- Goldman-Rakic, P. S., and Friedman, H. R. (1991) The circuitry of working memory revealed by anatomy and metabolic imaging. In H. S. Levin, H. M. Eisenberg, and A. L. Benton (eds.), *Frontal Lobe Function and Dysfunction*. New York: Oxford University Press, pp. 72-91.
- Graybiel, A. M. (1991) Basal ganglia-input, neural activity, and relation to the cortex. *Cur. Opin. Neurobiol.* 1:644-651.
- Houk, J. c., and Wise, S. P. (1993) Outline for a theory of motor behavior: Involving cooperative actions of the cerebellum, basal ganglia, and cerebral cortex. In P. Rudomin, M. A. Arbib, and F. Cervantes-Perez (eds.), *From Neural Networks to Artificial Intelligence Heidelberg: Springer-Verlag*, pp. 452-470.
- Houk, J. c., and Wise, S. P. (1994) Distributed modular architectures linking basal ganglia, cerebellum and cerebral cortex: Their role in planning and controlling action. *Cerebral Cortex*, in press.
- Houk, J. c., Keifer, J., and Barto, A. G. (1993) Distributed motor commands in the limb premotor network. *Trends Neurosci.* 16:27-33.
- Ljungberg, T., Apicella, P., and Schultz, W. (1989) Responses of monkey dopamine neurons to external stimuli: Changes with learning. In G. Bernardi, M. B. Carpenter, G. Di Chiara, M. Morelli, and P. Stanzione (eds.), *The Basal Ganglia III*. New York: Plenum Press, pp. 487-494.
- Minsky, M. L., and Papert, S. A. (1987) *Perceptrons*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Rosenblatt, F. (1962) *Principles of Neurodynamics*. New York: Spartan Books.
- Wang, X.-J., Rinzel, J., and Rogawski, M. A. (1991) A model of the T-type calcium current and the low-threshold spike in thalamic neurons. *J. Neurophysiol.* 66:839-850.
- Wickens, J. (1990) Striatal dopamine in motor activation and reward-mediated learning: Steps towards a unifying model. *J. Neural Transm.* 80:9-31.
- Wilson, C. J. (1990) Basal ganglia. In G. M. Shepherd (ed.), *The Synaptic Organization of the Brain*. New York: Oxford University Press, pp. 279-316.
- Wise, S. P., and Houk, J. C. (1994) Modular neuronal architecture for planning and controlling behavior. *Bioi. Commun. Dan. R. Acad. Sci. Lett.* (in press)