

文章编号:1000-2367(2021)06-0055-09

DOI:10.16366/j.cnki.1000-2367.2021.06.008

专栏:脑网络

【特约主持人】 弭元元:国家优秀青年科学基金和北京市科技新星获得者

【主持人按语】 近年来,神经科学研究飞速发展,出现了两个新的趋势:一是走向精细化、量化和系统化,先进的大数据分析手段和数学建模开始更多地和实验观测相结合,以便更深刻、更完整地阐明大脑功能的工作原理;二是走向和人工智能的结合,受脑启发的类脑智能研究已成为人工智能领域的一个核心组成部分。目前,世界各国的脑科学计划正如火如荼地展开,关于神经系统精细结构和细致活动的海量数据正通过新技术的使用而不断涌现,这些海量数据为我们从计算上解析神经信息加工的基本原理提供了前所未有的机遇。同时,受脑启发的深度学习网络获得巨大成功也提示我们,神经信息处理的计算模型可以在人工智能中取得非常好的应用。《运动目标预测跟踪的神经计算机制》一文回顾了大脑在处理高速运动信号所采用的通过运动预测以弥补时间延迟的策略,以及大脑在网络层面实现这一策略的神经计算机制,并展望了其在人工智能领域的应用潜力。

在网络动力学与其拓扑结构相关性方面,在几种动力学系统中都发现了可能与脑功能相关的奇异态(Chimera State)。《非局域不对称耦合相振子系统中的移动奇异态》即是此方向的一篇研究论文,作者着重研究了相振子系统中不对称耦合程度对奇异态状态参数的影响。

运动目标预测跟踪的神经计算机制

弭元元^a, 谭碧蓝^{a,b}, 王彬又^a

(重庆大学 a.医学院;b.生物工程学院,重庆 400044)

摘 要: 迄今为止,人们对神经系统如何提取外部输入中静态信息的机制已经有所了解,但对其处理动态信息的机制却知之甚少。在处理运动信息时,神经系统面临的一个根本性挑战是克服神经信号在大脑内传输的时间延迟。这种延迟是显著的,同时又是不可避免的,它是层次化的神经信号通路和模块化的脑功能分区在传递、交流信息时必然产生的结果。如果这些时间延迟得不到补偿,神经系统对快速运动物体的空间位置的感知就会滞后于物体的真实位置,从而不能实时处理运动信息。大量实验表明大脑补偿延迟的策略是对运动物体将要到达的空间位置做出预测,回顾已有的数理模型,主要是具有负反馈效应的连续吸引子神经网络模型,及其实现运动预测的神经计算机制,并对相关神经网络模型在类脑计算中的应用前景进行了展望。

关键词: 预测跟踪;连续吸引子神经网络;负反馈;类脑计算

中图分类号: O415

文献标志码: A

收稿日期: 2021-07-28; **修回日期:** 2021-09-06.

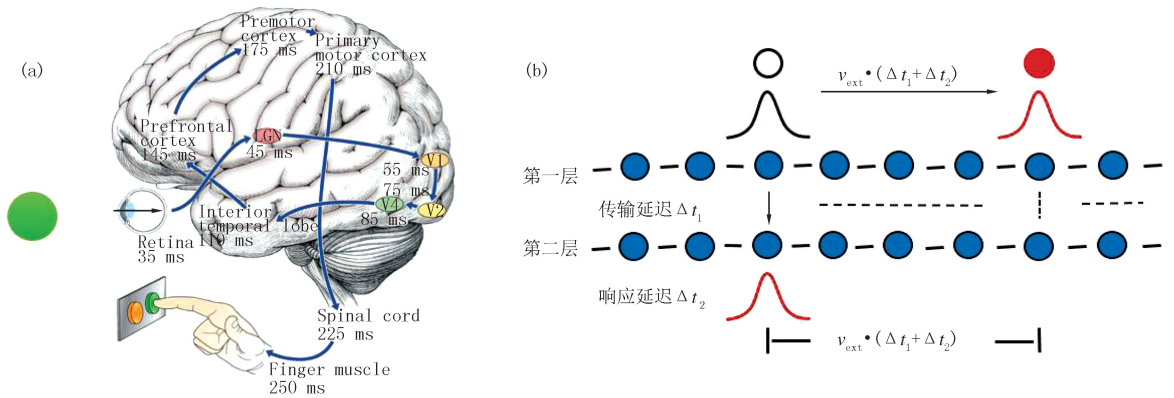
基金项目: 国家自然科学基金(31771146;11734004);北京市科技新星项目(Z181100006218118);中央高校经费(2020CDJQY-A073).

作者简介: 弭元元(1986-),女,山东济南人,重庆大学教授,博士生导师,研究方向为计算神经科学。谭碧蓝(1997-),女,广西南宁人,重庆大学硕士研究生,研究方向为计算神经科学。王彬又(1997-),女,四川成都人,重庆大学科研助理,研究方向为计算神经科学。

通信作者: 弭元元, E-mail: miyuanyuan0102@cqu.edu.cn.

大脑的高级认知功能,如感知、运动、学习与记忆等,都是由海量神经元所构成的复杂神经网络来实现的.网络中的神经元接收外部输入信息,通过突触连接相互作用,在记忆、注意、情感等因素调控下,使得网络状态发生改变,进而实现了对信息的编码、存储、整合等操作.破解神经系统的信息处理机制,不仅是阐明大脑高级认知功能的基础,也是发展人工智能的重要思想源泉.

在研究脑的计算功能时一个被人们经常忽视的重要现象是:神经信号在脑内传递时存在着显著的延迟.如图 1(a)所示,从视觉感知到运动执行的过程中,即视觉信号从视网膜依次到外侧膝状体(Lateral Geniculate Body, LGN)、视觉皮层(Visual Cortex)、前额叶皮层(Prefrontal Cortex)、运动皮层(Motor Cortex),再到动作的执行,大约有 250 ms 的时间延迟^[1-5].另一方面,时间延迟是神经系统层次化、模块化处理信息不可避免的结果,其在大脑中是广泛存在的.当神经信号在 2 层神经元之间传输时,由于神经元对输入存在反应耗时(神经元膜电位的时间常数约为 10 ms)^[4],下游神经元的反应总是滞后的(见图 1(b));同样,时间延迟也广泛存在于信号在脑区之间的长距离传递中.延迟对大脑处理静态信息没有影响,但对高速运动信息却影响极大.例如:在网球运动中,假定网球的运动速度为 50 m/s,视觉信号从视网膜传到初级视觉皮层过程有 60 ms 的时间延迟,便可导致大脑对高速运动的网球产生 3 m 的空间位置感知误差.大脑必须有机制补偿这个延迟,否则将无法实时、准确地处理运动信息,同时也将极大地破坏视觉感知和运动控制.



(a) 神经信号在传递过程中存在着显著的时间延迟,视觉信号依次从视网膜传递到外侧膝状体、视觉皮层、前额叶皮层、运动皮层,再到动作的执行,大约有250 ms的时间延长(引自文献[1-5]). (b) 神经信号在2层网络中的传递延迟.考虑物体的移动速度为 v_{ext} ,其依次激发运动轨迹上Layer I中的神经元;假设信号在相邻2层网络之间传递的时间延迟为 Δt_1 ,下游Layer II中神经元对输入信号的反应延迟为 Δt_2 .如果没有延迟补偿,Layer II神经元感知到的物体位置将落后于其在Layer I的位置 $v_{ext} \cdot (\Delta t_1 + \Delta t_2)$ (引自文献[6]).

图1 神经信号传输的时间延迟的显著性和普遍性

Fig.1 The transmission delay of neural signal is significant and ubiquitous

时间延迟是神经计算的一个显著特点.在漫长的生物进化过程中,大脑一方面利用时间延迟来实现时间编码(Temporal Coding)和一些高级认知功能,如在语音识别和音乐欣赏时,神经系统可以通过延迟来整合输入在时间域上的信息^[7],但另一方面又需发展相应的补偿机制来处理运动信息.

大脑是如何补偿神经信号的传递延迟呢?一种最简单有效的策略是对运动物体的空间轨迹做出提前预测.大量的心理物理和神经电生理实验表明大脑的确使用了这种策略.例如,在经典的闪光滞后(Flash Lag Effect)心理物理实验中^[8],被试者感知到连续运动光点的位置超前于闪光位置,尽管两者发生在同一时刻的同一位置.这是因为对连续运动,神经系统可以根据运动光点的历史轨迹预测其将要到达的位置;而闪光属于突发事件,不能被预测^[9],从而导致了人对 2 个刺激的感知不同.在大鼠头转动的电生理实验中,研究发现大鼠脑的边缘系统(Limbic System)中头朝向神经元(Head-direction neuron)所编码的头位置可以准确地预测大鼠头 15~25 ms 恒定时间后将要到达的位置^[10-14].

在神经系统通过预测跟踪以弥补时间延迟的计算机研究方面,人们主要根据可以利用的线索(Cue)提出了 2 种不同的延迟补偿策略.一种适用于自主(Self-originated)运动,如快速眼动(Saccade).在这类运动中,因为运动指令(Motor Command)是大脑内部发出的,其备份(Efferent Copy)可以作为线索在运动命令

执行前利用内在模型(Internal Model)预测运动将要带来的结果^[15-17].另一种适用于有外部视觉信号输入的情况.在这种条件下,神经系统可以根据物体运动的历史轨迹估计其速度值,然后根据速度大小动态地选择传输路径,将视觉信号直接传到在延迟时间内运动物体将要到达的下游皮层位置^[18],从而避免感知误差,该方法也叫动态路径选择(Dynamical Routing)^[18-19].这 2 种策略目前还只停留在概念上,其能否在大脑内实现,以及如何实现依然不清楚.另外,这两种策略在各自可行的条件下可以很好的工作,但是它们不能补偿大脑内所有的时间延迟现象,如大脑皮层功能区之间广泛存在的信号传递滞后(此时没有运动指令备份也没有视觉信号).本文将主要探讨后者,神经系统通过其内在动力学特性来实现预测跟踪的计算机制.

针对大鼠头朝向的预测行为^[10-14],计算神经科学家开展了一些尝试性的建模工作.这些工作主要采用了连续吸引子网络(Continuous Attractor Neural Networks, CANN)来刻画神经系统跟踪头部转动的轨迹^[20-25].ZHANG 提出一个有影响力的计算模型^[20].该模型在连续吸引子神经网络中引入了神经元之间反对称连接,很好地描述了部分实验现象:在进行空间导航时,大鼠内在头朝向的神经编码不仅可以平滑地跟踪其真实的头朝向位置,而且神经元群活动的高斯形状可以维持不变,与电生理数据吻合;当网络中非对称连接强度设置为头旋转的加速度时,系统可以粗略实现预测现象.VAN DER MEER 等扩展了 ZHANG 的模型^[24],假定模型中不对称连接强度(即头旋转的角速度)可以缓慢地自适应调节,修改后的模型有运动超前预测的功能.几位研究者在连续吸引子神经网络模型的基础上考虑了负反馈效应.研究发现:当负反馈效应强度足够大时,网络状态的可移动性增强,可以产生自发的行波(Traveling Wave)^[26];在此参数条件下,如果网络接收到外部运动输入,就可以产生预测跟踪行为^[6].

综上,时间延迟是神经系统处理信息时不可避免的客观存在.本文将对神经系统通过提前预测以补偿时间延迟的神经计算机制进行深入细致的探讨,同时对其相关的神经网络模型在类脑计算中的应用前景进行展望.期望本文可以加深对运动信息处理机制的了解,同时也对大脑其他功能在面临时间延迟时的工作机理有对应的启示作用.

1 具有负反馈效应的连续吸引子神经网络模型

1.1 连续吸引子神经网络模型

20 世纪 70 年代,几位计算神经科学的先驱 WILSON, COWAN, AMARI 就从纯理论的角度提出了连续吸引子神经网络模型,并研究其数学性质^[27-28](如图 2(a)所示).近年来,越来越多的直接实验证据证明了连续吸引子神经网络的生物学合理性^[29-31].例如,用成像方法在果蝇大脑中观察到了头朝向神经元在空间上如理论模型所设置的一般沿着一个环分布(如图 2(b)所示),并且在果蝇头转动的情况下,神经元群活动跟着一起平滑转动.

连续吸引子神经网络是简单化、抽象化了的神经信息存储与表达的网络模型.它已成功地解释了神经系统编码连续变量的机制,例如对头朝向^[19]、物体空间位置^[32]、视觉朝向^[33]、以及运动方向^[34]等的编码,并与实验结果相吻合.实现连续吸引子神经网络的数学模型有多个.这里将采用 WU 等人提出的模型为例来介绍^[35-39].该模型的优点是在数学上有精确解,可以对其动力学做细致的理论分析,从而精确化,量化,系统化地阐明神经系统的信息处理原理.其数学方程如下(以一维连续吸引子神经网络为例进行介绍)

$$\tau \frac{\partial U(x, t)}{\partial t} = -U(x, t) + \rho \int_{x'} J(x, x') r(x', t) dx' + I_{\text{ext}}(x, t), \quad (1)$$

$$r(x, t) = \frac{[U(x, t)]_+^2}{1 + k\rho \int [U(x', t)]_+^2 dx'}, \quad (2)$$

其中, $U(x, t)$ 代表在参数空间位点 x 上的神经元在时刻 t 的突触输入电流, $r(x, t)$ 是对应的神经元发放频率, τ 是神经元突触电流的时间常数,一般为 2~10 ms.该模型没有考虑抑制性神经元,而是将其作用效果包含在除法归一化作用中(即方程(2)), k 决定了全局抑制性强度.这一点与其他连续吸引子神经网络模型所采用的墨西哥草帽(Mexican-hat)连接方式不同,但在生物学更合理,可以通过树突上的分流抑制(shunting inhibition)来实现. $J(x, x') \sim \exp[-(x - x')^2 / 2a^2]$ 是偏好 x 和 x' 的神经元之间的兴奋性突触连接强度,

是 $(x - x')$ 的函数,具有空间平移不变性.以上方程中神经网络的稳定解具有高斯函数形式,通常被称为波包(bump),和实验记录的神经元群活动一致,具体的数学形式如下

$$\tilde{U}(x, z) = U_0 \exp\left[-\frac{(x - z)^2}{4a^2}\right], \bar{r}(x, z) = r_0 \exp\left[-\frac{(x - z)^2}{2a^2}\right], \quad (3)$$

其中,波包的顶点位置 z 是一个自由变量,可以取任意数值.这表示网络具有一簇连续的稳定解,即连续吸引子(如图2(a)所示).

WU等人发展了一套投影算法(Projection Method)来精确解析上述连续吸引子神经网络模型的动力学行为(如图2(c)所示)^[37-39],即构造了一套本征函数(本征运动模式).每个本征函数都代表了有意义的网络状态变化模式.例如,前4个本征函数分别表示:波包高度变化,波包位置平移,波包宽度变化,波包沿着一边倾斜;而且其对应的本征值则反映了该运动模式在连续吸引子神经网络动力学中的贡献.连续吸引子神经网络中第2本征函数,即波包平移,其本征值为0;其他本征函数的本征值都小于0.这便是连续吸引子神经网络随遇平衡的数学体现.也就是说,连续吸引子神经网络中一系列连续的稳定状态所组成的连续子空间可以被形象地理解为网络能量函数空间中的极小值波谷;网络状态在这个能量波谷中随遇平衡^[36],使得网络状态能够被外部输入很容易地驱动.正是由于这个显著特性,连续吸引子神经网络成功地描述了神经系统平滑跟踪运动物体/变量的行为,如头朝向神经元(Head Direction Neuron)构成的一维连续吸引子神经网络跟踪头转动的现象等.在头朝向编码中,大脑内的头朝向神经元通过互馈连接构成了一个一维的连续吸引子神经网络^[19].网络的神经元群活动实时形成一个高斯波包,波包的顶点位置即编码了头的朝向;当动物头转动时,网络的波包由于随遇平衡可以跟着转动,从而在大脑内实时保留了头的朝向信息,维持空间方位感(无意识下的脑计算).

但是,仅仅采用普通的连续吸引子神经网络不足以解释实验观测到的预测跟踪行为.相反,由于神经元对输入反应以及神经突触相互作用过程都需要时间,连续吸引子神经网络对运动输入的跟踪总是滞后的.这表明要实现预测跟踪功能,连续吸引子神经网络还需引入额外的神经机制.

1.2 具有负反馈效应的连续吸引子神经网络模型及其动力学特性

多位研究者在连续吸引子神经网络基础上考虑用负反馈效应实现预测跟踪行为.例如,突触短时程衰减效应(Short-term Depression, STD, 突触短时程可塑性的一种)^[40-42],发放率自适应效应(Spike Frequency Adaptation, SFA)^[6,43]以及来自其他脑区的负反馈效应等^[44].突触短时程可塑性和发放率自适应现象在感觉皮层、边缘系统、海马等脑区是普遍存在的^[42,45-47].其中,突触短时程可塑性是指突触强度随突触前神经元发放而衰减的现象,其时程在0.1~10 s范围内;发放率自适应效应是指神经元不能维持连续高频发放,并会在0.1~10 s的时间内降低到一个新的稳定值;它的产生机制有多种,其中比较常见的一种是神经元的连续发放会提升胞内的钙离子浓度,使得钾离子外流加强,进而超极化神经元膜电位,降低神经元活动水平.它们的区别在于:1)时程不同;2)作用对象不同.前者是突触,而后者是神经元.两者的协同作用可以为大脑补偿时间延迟的策略提供多种选择.

本文将用发放率自适应效应所提供的负反馈效应为例来介绍预测跟踪行为,其动力学方程为

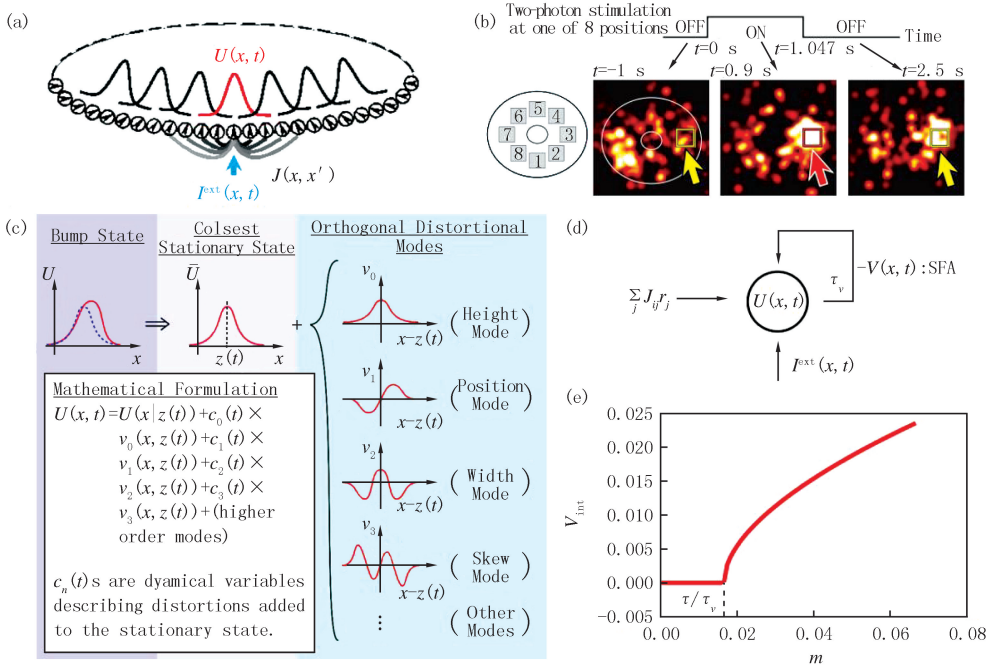
$$\tau \frac{dU(x, t)}{dt} = -U(x, t) + \rho \int_{x'} J(x, x') r(x', t) dx' - V(x, t) + I_{\text{ext}}(x, t), \quad (4)$$

$$\tau_v \frac{dV(x, t)}{dt} = -V(x, t) + mU(x, t). \quad (5)$$

其中, $V(x, t)$ 是在位于 x 处神经元在时刻 t 的发放率自适应的电流, τ_v 为其时间常数,且 $\tau_v \gg \tau$,甚至可达到秒的量级.参数 m 决定了负反馈电流的强度.通过(5)式可以得出 $V(x, t)$ 是神经元突触输入在时间 τ_v 内的整合,即 $V(x, t) = m \int_{-\infty}^t \exp[-(t-t')^2/\tau_v] U(x, t') dt'/\tau_v$. $V(x, t)$ 随后反馈给神经元并抑制其响应(如图2(d)所示).

当没有加入神经元发放频率适应性或者很弱时,并且 $I_{\text{ext}}(x, t) = 0$,在 $0 < k < k_c$ (这里, $k_c = \rho J_0^2 (1 + \tau/\tau_v) / [8\sqrt{2\pi}a(1+m)^4]$)范围内,连续吸引子神经网络可以维持一系列的稳定的波包状态: $\tilde{U}(x, t) =$

$$U_0 \exp[-(x - z)^2 / (4a^2)], \tilde{r}(x, t) = r_0 \exp[-(x - z)^2 / (2a^2)], \tilde{V}(x, t) = V_0 \exp[-(x - z)^2 / (4a^2)].$$



(a) 编码一维连续变量(例如头朝向、物体运动方向等)的一维连续吸引子网络模型。网络具有一系列波包形状的稳态,神经元之间的连接具有空间平移不变性(引自文献[38])。(b) 果蝇大脑中头朝向神经元的分布图。上:双光子光遗传刺激的时间分配。下:3个样本帧(用高斯滤波器平滑)。黄色矩形带箭头,表示刺激消失;红色矩形带箭头,表示刺激出现(引自文献[31])。(c) 连续吸引子网络状态主要受如下几个特征模式的影响,即系统高斯形状波包在其高度、位置、宽度、偏度等几个特征模式上的扭曲变形(引自文献[38])。(d) 具有神经元发放率自适应效应的连续吸引子神经网络模型示意图。(引自文献[6])。(e) 具有神经元发放率自适应效应的连续吸引子神经网络中行波状态的移动速度随着负反馈效应强度的变化关系(引自文献[6])。

图2 连续吸引子神经网络模型

Fig.2 The model of Continuous Attractor Neural Network(CANN)

当发放率自适应效应调制的负反馈效应强度足够大时,连续吸引子神经网络可以产生自发行波(Spontaneous Traveling Wave),即不需要外界驱动,神经活动可以在网络中按照一定速度自由传播.这种现象直觉上很容易理解.假设最初在网络上某一位置产生了一个波包,由于发放率自适应效应的性质.这些发放最强烈的神经元将会接收到最强烈的抑制作用.最终它们的活动会被抑制掉.加上周围受发放率自适应效应抑制作用较小的神经元的竞争,波包最终移动到周围的神经元上.在新的波包位置,发放率自适应效应又开始抑制神经元活动.就这样,波包持续地在网络中移动形成行波.行波移动的速度越大,网络的移动性就越大.

连续吸引子神经网络可维持的行波解及其存在条件可被数学解析.为了简化分析,假定网络活动状态仍为高斯形式

$$\tilde{U}(x, t) = U_0 \exp\left\{-\frac{[x - z(t)]^2}{4a^2}\right\}, \tilde{V}(x, t) = V_0 \exp\left\{-\frac{[x - z(t) + d]^2}{4a^2}\right\}, \quad (6)$$

其中, d 是一个常数,表示 $\tilde{U}(x, t)$ 与 $\tilde{V}(x, t)$ 在空间位置上的距离.将(6)式代入到(4)~(5)式中,并将其投影到连续吸引子神经网络前 2 个本征函数中,可得到行波的内在移动速度(如图 2(e)所示)

$$v_{\text{int}} = \frac{2a}{\tau_v} \left(\frac{m\tau_v}{\tau} - \left(\frac{m\tau_v}{\tau} \right)^{\frac{1}{2}} \right)^{\frac{1}{2}}, d = 2a \left(1 - \left(\frac{\tau}{m\tau_v} \right)^{\frac{1}{2}} \right)^{\frac{1}{2}}. \quad (7)$$

以及连续吸引子神经网络可维持行波解的参数条件: $m > \tau / \tau_v$.因此,连续吸引子神经网络中行波的内在移动速度主要是由负反馈电流(即发放率自适应效应)的强度 m 来决定的,负反馈效应越大,网络的内在移动性越强.

自发行波在实验中已被广泛发现^[24],但其是否具有计算功能亦或具有何种计算功能一直以来并不清楚.由于自发行波的产生与负反馈强度有关,而后者可以协助网络执行预测跟踪功能,因此,自发行波的产生应该与网络执行预测跟踪任务相关.

2 预测跟踪运动目标的神经计算机制

2.1 超前和滞后跟踪行为

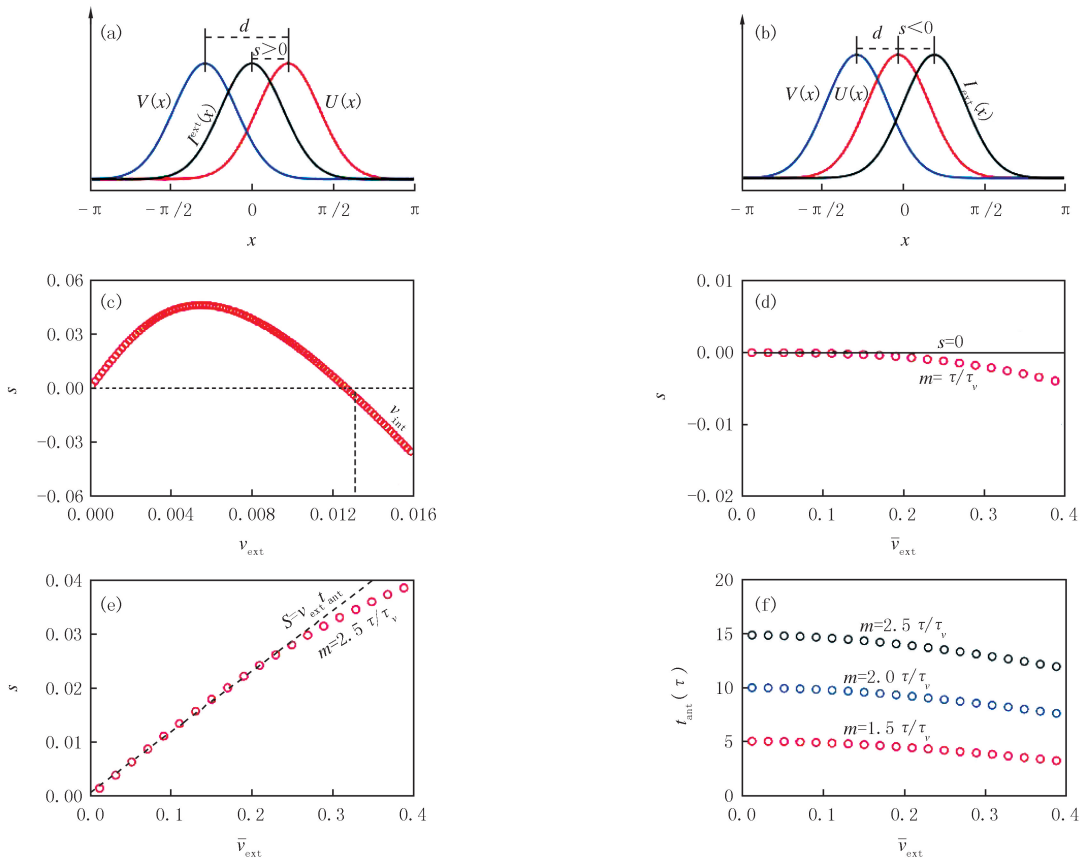
在连续吸引子神经网络维持行波解的参数范围内,给网络施加一个移动的外界刺激.不失一般性,把外界刺激设定为 $I_{ext}(x,t) = \alpha \exp\{-[x - z_0(t)]^2/(4a^2)\}$,其中,外界刺激的强度为 α ,移动速度为 $v_{ext} = dz_0(t)/dt$.网络的动力学行为是 2 种不同移动速度竞争的结果:1) 网络中自发行波的内在移动速度(v_{int}), 2) 外部运动输入的驱动速度(v_{ext}).它们之间的相互作用决定了连续吸引子神经网络的跟踪性能:超前($s > 0$)和滞后($s < 0$),其中, s 为 $U(x,t)$ 与 $I_{ext}(x,t)$ 在空间位置上的距离.

采用投影算法,MI 等人理论求解得到连续吸引子神经网络跟踪行为发生突变的边界条件,具体如下.

◇超前跟踪行为:当 $v_{int} > v_{ext}$ 时, $s > 0$,网络活动状态的波包领先于外界刺激(如图 3(a,c)所示);

◇滞后跟踪行为:当 $v_{int} < v_{ext}$ 时, $s < 0$,网络活动状态的波包滞后于外界刺激(如图 3(b,c)所示).

因此,连续吸引子神经网络的网络活动状态超前或滞后于外界移动刺激主要取决于外界刺激输入的驱动速度和网络内在移动速度的相对大小.在实际计算仿真模拟中也证实了这一点,如图 3(c)所示.



(a) 网络实现预测跟踪的示意图; (b) 网络滞后跟踪的示意图; (c) 网络在不同外界刺激条件下的跟踪效果. 当 $v_{int} > v_{ext}$, 网络实现预测跟踪, 反之则为滞后跟踪. (d) 当 $m = \tau/\tau_v$ 时, 网络实现完美跟踪, 即在较大速度范围内, $s \approx 0$. (e) 当 $m = \tau/\tau_v$ 时, 网络实现完美预测跟踪, 即在较大速度范围内, s 随 v_{ext} 线性增加. (f) 网络提前预测的时间随发放率自适应效应的振幅增大而增大.

图3 预测跟踪运动目标的神经计算机制(引自文献[6])

Fig.3 Neural mechanisms for anticipative tracking (Cited from Reference[6])

2.2 完美跟踪和完美超前跟踪行为

实验数据显示^[47-49]:在很大的速度范围内,大鼠在 Postsubiculum 脑区的内在神经表达可以准确无时差地跟踪运动大鼠的瞬时头朝向,即滞后时间为 0,称之为完美跟踪(Perfect Tracking);在 Anterior Thalamus 脑区的内在神经表达可以预测运动老鼠的头朝向在未来恒定时间(约 20 ms)后的位置,即提前预测时间固定,称之为完美超前跟踪。

具有发放率自适应效应的连续吸引子网络具有如上神经计算特性,具体如下。

完美跟踪:当 $m \approx \tau/\tau_v$ 时,即网络刚好具备可移动性的边界上,网络在一定速度范围内提前预测的空间位置趋近于 0($s \approx 0$),即具有完美跟踪的能力,如图 3(d)所示。

完美预测跟踪:当 $m > \tau/\tau_v$ 时,即网络具有行波状态时,网络在一定速度范围内提前预测的空间距离随外界刺激的移动速度呈线性增加,超前预测的时间为 $t_{\text{ext}} = s/v_{\text{ext}} \approx [U_0\tau_v(m - \tau/\tau_v)]/\alpha$,接近一个常数,如图 3(e,f)所示。

3 结论与展望

大脑是目前已知的宇宙中唯一实现了通用智能的信息加工载体,是大自然亿万年进化的产物,其通过不断地演化、试错、竞争、淘汰等方式,逐步获得了高效的信息加工的网络模型和算法。这些知识通过遗传保留下来,使得生物体能够生存于大自然,并且可以适应不断变化的环境。因此,从大脑中寻找和归纳出这些优化的计算模型,是人工智能的发展一种有效的途径。

运动目标跟踪是很多人工智能任务的基本环节,有着广泛的应用场景,比如在视频分析时,很多任务需要对给定的目标进行跨帧的持续性跟踪。在不需要考虑时间提前量的情况下,当前机器学习算法已经较好地解决了简单背景下低速运动目标的跟踪问题。但一旦涉及处理高速运动目标,如在自动驾驶时对周围高速车辆的位置的实时判断,由于信号传输延迟、计算耗时等因素的影响,需要对运动目标在将来的位置进行提前预测,这样才能完成各种交互任务,如对高速并线车的回避。目前,人工智能领域还没有解决好这个预测问题,现有技术大都依靠提高信号的采样频率或算法速度来尽量缩短延迟的时间,没有从根本上解决预测跟踪的难题。

另一方面,大脑在处理高速运动信号时也面临着相同的技术挑战。大脑采用了预测的方法来补偿这个延迟,这一点已经得到了大量神经生物学和心理物理实验的证实。前面介绍中,已详细阐述了具有负反馈效应的连续吸引子神经网络模型可再现实验现象。另一方面,连续吸引子神经网络模型和负反馈效应(突触短时程可塑性、发放率自适应效应,等)都在大脑内广泛存在,极可能是大脑做预测跟踪的一般性计算模型,比如可以实现对运动物体的空间位置的预测跟踪。对比传统机器学习算法,神经系统的预测跟踪模型具有诸多优点,例如,预测的时间长度几乎是恒定的,对物体速度和噪声都不敏感,具有鲁棒性。

具有负反馈效应的连续吸引子神经网络模型具有被硬件实现的潜力。清华大学施路平教授团队研发的天机芯片基于 CMOS 技术,已经实现了连续吸引子神经网络的跟踪行为,但由于当时技术限制,还没有实现预测功能^[50]。在最近工作中^[51-52],ZHENG 等人结合具有突触短时程衰减效应的自旋器件和连续吸引子神经网络模型,实现了预测跟踪行为,为预测跟踪的神经网络模型的硬件化实现提供了可能。

作者贡献:弭元元、谭碧蓝和王彬又为共同第一作者。

参 考 文 献

- [1] MAUNSELL J H, GIBSON J R. Visual response latencies in striate cortex of the macaque monkey[J]. *Journal of Neurophysiology*, 1992, 68(4): 1332-1344.
- [2] RAIGUEL S E, LAGAE L, GULYáS B, et al. Response latencies of visual cells in macaque areas V1, V2 and V5[J]. *Brain Research*, 1989, 493(1): 155-159.
- [3] NOWAK L G, MUNK M H, GIRARD P, et al. Visual latencies in areas V1 and V2 of the macaque monkey[J]. *Visual Neuroscience*, 1995, 12(2): 371-384.

- [4] SCHMOLESKY M T, WANG Y, HANES D P, et al. Signal timing across the macaque visual system[J]. *Journal of Neurophysiology*, 1998, 79(6): 3272-3278.
- [5] THORPE S, FIZE D, MARLOT C. Speed of processing in the human visual system[J]. *Nature*, 1996, 381(6582): 520-522.
- [6] MI Y Y, FUNG C, WONG K, et al. Spike frequency adaptation implements anticipative tracking in continuous attractor neural networks[J]. *Advances in neural information processing systems*, 2014(3): 505-513.
- [7] KOCH C, RAPP M, SEGEV I. A brief history of time(Constants)[J]. *Cerebral Cortex*, 1996, 6(2): 93-101.
- [8] NIJHAWAN R. Motion extrapolation in catching[J]. *Nature*, 1994, 370(6487): 256-257.
- [9] NIJHAWAN R. Visual prediction: psychophysics and neurophysiology of compensation for time delays[J]. *The Behavioral and Brain Sciences*, 2008, 31(2): 179-198.
- [10] BLAIR H T, SHARP P E. Anticipatory head direction signals in anterior thalamus: evidence for a thalamocortical circuit that integrates angular head motion to compute head direction[J]. *The Journal of Neuroscience*, 1995, 15(9): 6260-6270.
- [11] TAUBE J S, MULLER R U. Comparisons of head direction cell activity in the postsubiculum and anterior thalamus of freely moving rats[J]. *Hippocampus*, 1998, 8(2): 87-108.
- [12] TAUBE, JEFFREY S. The head direction signal: Origins and sensory-motor integration[J]. *Annual Review of Neuroscience*, 2007, 30(1): 181-207.
- [13] BASSETT J P, ZUGARO M B, MUIR G M, et al. Passive movements of the head do not abolish anticipatory firing properties of head direction cells[J]. *Journal of Neurophysiology*, 2005, 93(3): 1304-1316.
- [14] BLAIR H T, CHO J, SHARP P E. Role of the lateral mammillary nucleus in the rat head direction circuit: A combined single unit recording and lesion study[J]. *Neuron*, 1998, 21(6): 1387-1397.
- [15] CRAPSE T B, SOMMER M A. Corollary discharge across the animal kingdom[J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2008, 9(8): 587-600.
- [16] DUHAMEL J R, COLBY C L, GOLDBERG M E. The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements[J]. *Science*, 1992, 255(5040): 90-92.
- [17] SHADMEHR R, SMITH M A, KRAKAUER J W. Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control[J]. *Annual Review of Neuroscience*, 2010, 33(1): 89-108.
- [18] NIJHAWAN R, WU S. Compensating time delays with neural predictions: Are predictions sensory or motor[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society A*, 2009, 367: 1063-1078.
- [19] OLSHAUSEN B A, ANDERSON C H, VAN ESSEN D C. A neurobiological model of visual attention and invariant pattern recognition based on routing of information[J]. *The Journal of Neuroscience*, 1993, 13(11): 4700-4719.
- [20] ZHANG K. Representation of spatial orientation by the intrinsic dynamics of the head-direction cell ensemble: a theory[J]. *The Journal of Neuroscience*, 1996, 16(6): 2112-2126.
- [21] GOODRIDGE J P, TOURETZKY D S. Modeling attractor deformation in the rodent head-direction system[J]. *Journal of Neurophysiology*, 2000, 83(6): 3402-3410.
- [22] STRINGER S M, TRAPPENBERG T P, ROLLS E T, et al. Self-organizing continuous attractor networks and path integration: one-dimensional models of head direction cells[J]. *Network: Computation in Neural Systems*, 2002, 13(2): 217-242.
- [23] XIE X, HAHNLOSER R H, SEUNG H S. Double-ring model of the head-direction system[J]. *Physical Review E*, 2002, 66: 41902-41910.
- [24] VAN DER MEER M A A, KNIERIM J J, YOGANARASIMHA D, et al. Anticipation in the rodent head direction system can be explained by an interaction of head movements and vestibular firing properties[J]. *Journal of Neurophysiology*, 2007, 98(4): 1883-1897.
- [25] SONG P C, WANG X J. Angular path integration by moving "Hill of Activity": A spiking neuron model without recurrent excitation of the head-direction system[J]. *The Journal of Neuroscience*, 2005, 25(4): 1002-1014.
- [26] SATO T K, NAUHAUS I, CARANDINI M. Traveling waves in visual cortex[J]. *Neuron*, 2012, 75(2): 218-229.
- [27] AMARI S I. Dynamics of pattern formation in lateral-inhibition type neural fields[J]. *Biological Cybernetics*, 1977, 27(2): 77-87.
- [28] SAMSONOVICH A V. Continuous attractor network[EB/OL]. [2021-05-06]. http://scholarpedia.org/article/Continuous_attractor_network.
- [29] PONCE-ALVAREZ A, THIELE A, ALBRIGHT T D, et al. Stimulus-dependent variability and noise correlations in cortical MT neurons[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(32): 13162-13167.
- [30] WIMMER K, NYKAMP D Q, CONSTANTINIDIS C, et al. Bump attractor dynamics in prefrontal cortex explains behavioral precision in spatial working memory[J]. *Nature Neuroscience*, 2014, 17(3): 431-439.
- [31] KIM S S, ROUAULT H, DRUCKMANN S, et al. Ring attractor dynamics in the *Drosophila* central brain[J]. *Science*, 2017, 356(6340): 849-853.
- [32] SAMSONOVICH A V, MCNAUGHTON B L. Path integration and cognitive mapping in a continuous attractor neural network model[J]. *The Journal of Neuroscience*, 1997, 17(15): 5900-5920.
- [33] BEN-YISHAI R, BAR-OR R L, SOMPOLINSKY H. Theory of orientation tuning in visual cortex[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(12): 7521-7526.

- my of Sciences of the United States of America,1995,92(9):3844-3848.
- [34] GEORGOPOULOS A P,TAIRA M,LUKASHIN A.Cognitive neurophysiology of the motor cortex[J].Science,1993,260(5104):47-52.
- [35] WU S,AMARI S I,NAKAHARA H.Population coding and decoding in a neural field;a computational study[J].Neural computation,2002,14(5):999-1026.
- [36] WU S,AMARI S I.Computing with continuous attractors:stability and online aspects[J].Neural Computation,2005,17(10):2215-2239.
- [37] WU S,HAMAGUCHI K,AMARI S I.Dynamics and computation of continuous attractors[J].Neural Computation,2008,20(4):994-1025.
- [38] FUNG C,WONG K,WU S.A moving bump in a continuous manifold;a omprehensive study of the tracking dynamics of continuous attractor neural networks[J].Neural Computation,2010,22(3):752-792.
- [39] MARKRAM H,TSODYKS M.Redistribution of synaptic efficacy between neocortical pyramidal neurons[J].Nature,1996,382(6594):807-810.
- [40] TSODYKS M,WU S.Short-term synaptic plasticity[EB/OL].[2021-05-06].http://scholarpedia.org/article/Short-term_synaptic_plasticity.
- [41] TSODYKS M,PAWELZIK K,MARKRAM H.Neural networks with dynamic synapses[J].Neural Computation,1998,10(4):821-835.
- [42] KILPATRICK Z P,BRESSLOFF P C.Effects of synaptic depression and adaptation on spatiotemporal dynamics of an excitatory neuronal network[J].Physica D,2010,239(9):547-560.
- [43] ZHANG W H,WU S.Neural information processing with feedback modulations[J].Neural Computation,2012,24(7):1695-1721.
- [44] GUTKIN B,ZELDENRUST F.Spike Frequency Adaptation[EB/OL].[2021-05-06].http://scholarpedia.org/article/Spike_frequency_adaptation.
- [45] HASSELMO M E.Models of hippocampus[EB/OL].[2021-05-06].http://scholarpedia.org/article/Models_of_hippocampus.
- [46] BRODY D L,YUE D T.Release-independent short-term synaptic depression in cultured hippocampal neurons[J].The Journal of Neuroscience,2000,20(7):2480-2494.
- [47] BLAIR H T,SHARP P E.Anticipatory head direction signals in anterior thalamus:evidence for a thalamocortical circuit that integrates angular head motion to compute head direction[J].The Journal of Neuroscience,1995,15(9):6260-6270.
- [48] TAUBE J S,MULLER R U.Comparisons of head direction cell activity in the postsubiculum and anterior thalamus of freely moving rats [J].Hippocampus,1998,8(2):87-108.
- [49] BASSETT J P,ZUGARO M B,MUIR G M,et al.Passive movements of the head do not abolish anticipatory firing properties of head direction cells[J].Journal of Neurophysiology,2005,93:1304-1316.
- [50] PEI J,DENG L,SONG S,et al.Towards artificial general intelligence with hybrid Tianjic chip architecture[J].Nature,2019,572(7767):106-111.
- [51] ZHENG Q,ZHU X R,MI Y Y,et al.Recurrent neural networks made of magnetic tunnel junctions[J].AIP Advances,2020,10(2):025116.
- [52] ZHENG Q,MI Y Y,ZHU X R,et al.Anticipative Tracking with the Short-Term Synaptic Plasticity of Spintronic Devices[J].Physical Review Applied,2020,14(4):044060.

Neural Mechanisms for Anticipative Tracking of Moving Objects

Mi Yuanyuan^a, Tan Bilan^{a,b}, Wang Binyou^a

(a. School of Medicine; b. School of Bioengineering, Chongqing University, Chongqing 400044, China)

Abstract: Up to now, we know more about how neural systems process static information, the equally important issue of how neural systems process motion information has remained much less understood. A big challenge in processing motion information is to compensate for time delays which are pervasive in neural systems. These delays are significant and also inevitable, which are the consequence of neural signals transmitting over layers of neurons and between cortical regions. If these delays are not compensated properly, our perception of a fast moving object will lag behind its true position in the external world significantly, impairing our vision and motor control. A large volume of experimental study has revealed that the brain compensates time delays by predicting the future position of a moving object. Recently, a computational model which exploits continuous attractor neural networks, a generic model for neural information representation, and negative feedback, a phenomenon widely existing in neuronal and synaptic activities, was proposed. This model achieves a constant anticipative time as observed in the experiments successfully. In this paper, we review the neural mechanisms for implementing anticipative tracking of objects, and discuss the potential applications of these neural models for brain-inspired computing.

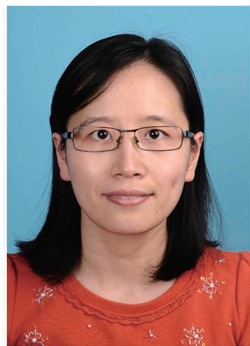
Keywords: anticipative tracking; continuous attractor neural network; negative feedback; brain-inspired computing

本期专家介绍



韩士杰,河南大学特聘教授,博士,博士生导师.中国科学院二级研究员,中科院大学特聘教授,中国生态学会长期生态研究专业委员、China Flux Net 委员会委员.中科院“百人计划(A)”入选者,国家首批“百千万人才工程”入选者.长期从事界面生态学、全球变化及其与森林生态学交叉科学研究工作,建立“森林界面生态学”学科,在国内率先开展森林生态系统碳通量定位研究.主持“十三五”国家重点研发计划(全球变化应对专项)项目、国家重大基础研究计划(973 计划)项目、国家科技基础性工作专项重点项目和 4 项国家自然科学基金重点项目.发表 SCI 论文 200 余篇,荣获国家科技进步二等奖、国际气象组织 MUMM 奖、中科院优秀百人计划团队、国务院政府特殊津贴、科技部全国野外科技工作突出贡献者、首批中国生态系统研究网络科技贡献奖、朱李月华奖等.担任 *Journal of Forest Research*,《生态学报》和《植物生态学报》等多个学术期刊编委.

王晓春,东北林业大学教授,博士,博士生导师.教育部新世纪优秀人才计划入选者,森林生态系统可持续经营教育部重点实验室(东北林业大学)副主任,教育部长江学者创新团队骨干,黑龙江省“头雁行动计划”森林生态与保护创新研究团队骨干.担任《应用生态学报》编委.长期从事树木生长对全球气候变化的响应与适应研究,主持国家自然科学基金面上项目 5 项,国家重点研发计划子课题等其他项目 10 余项,发表论文 120 余篇,其中 SCI 收录论文 50 余篇,获黑龙江省科技进步二等奖 1 项.



弭元元,重庆大学医学院神经智能研究中心教授,物理学博士,博士生导师.获得国家自然科学基金优秀青年科学基金和北京市科技新星项目的支持.目前担任 *Frontiers in Computational Neuroscience* 的 Reviewer Editor、中国自动化学会《生物控制论与生物医学工程专业委员会》委员、中国神经科学学会《计算神经科学及神经工程委员会》委员.2012 年毕业于北京师范大学,获得理论物理专业的博士学位,并先后在以色列 Weizmann Institute of Science 和美国 Columbia University 做博士后研究.研究方向为计算神经科学,主要专注于脑在网络层面上处理动态信息的一般性原理,并发展相关的类脑智能计算模型.近年来,以第一或通讯(含共同)作者在 *Neuron*, *Progress in Neurobiology*, *PNAS* 等神经科学刊物, *NeurIPS*, *Neural Networks* 等人工智能刊物, *Phys Rev E*, *Europhys Lett* 等物理领域刊物上发表论文 20 余篇.合作指导的课题获得首届全国大学生类脑计算创新应用大赛暨国际邀请赛总决赛一等奖.