

脑复杂网络的刚度与阻尼特性分析¹⁾王 荣^{*,†} 刘浩俊^{*} 刘珈宁[†] 吴 莹^{†,2)}^{*}(西安科技大学理学院, 西安 710054)[†](西安交通大学航天航空学院, 西安 710049)

摘要 脑神经系统与机械振动系统表现出相似的振荡行为。机械系统的振荡与刚度和阻尼密切相关, 但脑神经系统是否具有刚度和阻尼特性尚不清楚。基于经典的 FitzHugh-Nagumo (FHN) 神经元模型, 建立了以通道打开概率为状态变量, 并具有非线性变刚度和变阻尼的神经元振动力学模型。首先, 通过分析单 FHN 神经元的动力学行为, 给出了负阻尼和弱刚度支持 FHN 神经元动作电位产生, 以及强阻尼诱发神经元不应期的动力学机制。其次, 建立了大尺度脑复杂网络振动力学模型, 分析了系统相对应的主刚度和主阻尼, 发现了静息态大脑左半球的刚度和阻尼低于右半球, 高级功能系统的刚度和阻尼低于低级功能系统。再次, 通过变化全局耦合强度参数, 给出了中等程度的刚度和阻尼支持静息态大脑功能性平衡的证据。最后, 基于 3 种认知任务和统计学因子分析, 发现了执行控制功能与静息态大脑较低的刚度和较高的阻尼有关。文章通过单个 FHN 神经元和脑复杂网络分析, 揭示了脑神经系统的刚度和阻尼特性。

关键词 神经动力学, 非线性动力学, 刚度, 阻尼, 脑复杂网络

中图分类号: TP183

文献标识码: A

DOI: 10.6052/0459-1879-24-176

CSTR: 32045.14.0459-1879-24-176

STIFFNESS AND DAMPING FEATURES OF BRAIN COMPLEX NETWORKS¹⁾Wang Rong^{*,†} Liu Haojun^{*} Liu Jianing[†] Wu Ying^{†,2)}^{*}(College of Science, Xi'an University of Science and Technology, Xi'an 710054, China)[†](School of Aerospace Engineering, Xi'an Jiaotong University, Xi'an 710049, China)

Abstract Brain neural systems and mechanical vibration systems share similar oscillatory behavior. In mechanical systems, oscillation depends on stiffness and damping, where stiffness reflects the amplitude of the system's response to external stimulation, and damping characterizes the decay of the system's state. Although responses and decay also occur in the neural system, it is unclear whether the brain exhibits similar features of stiffness and damping. Using the classical FitzHugh-Nagumo (FHN) neuron model, we proposed a mechanical model for the neuron that includes the state variable of the ion channels' opening probability, as well as nonlinear stiffness and damping. First, we analyzed the dynamic behavior of a single FHN neuron and revealed that negative damping and weak stiffness jointly support the generation of neuron action potentials, while strong damping induces the refractory period. Second, we constructed a mechanical model for the large-scale brain complex network wherein all model parameters were automatically identified via the Bayesian

2024-04-15 收稿, 2024-08-06 录用, 2024-08-07 网络版发表。

1) 国家自然科学基金资助项目 (12132012, 12272292)。

2) 通讯作者: 吴莹, 教授, 主要研究方向为非线性动力学、神经动力学。E-mail: wying36@xjtu.edu.cn

引用格式: 王荣, 刘浩俊, 刘珈宁, 吴莹. 脑复杂网络的刚度与阻尼特性分析. 力学学报, 2024, 56(10): 3002-3011

Wang Rong, Liu Haojun, Liu Jianing, Wu Ying. Stiffness and damping features of brain complex networks. *Chinese Journal of Theoretical and Applied Mechanics*, 2024, 56(10): 3002-3011

optimization. By analyzing the corresponding principal stiffness and damping of the system, we found that the left hemisphere of the resting brain has lower stiffness and damping compared to the right hemisphere, and that higher-order functional systems exhibit lower stiffness and damping than lower-order functional systems. Then, by varying the global coupling strength, we revealed that moderate stiffness and damping support the functional balance of the resting-state brain. Finally, through the combination of three cognitive tasks and statistical factor analysis, we found that executive control function is associated with lower stiffness and higher damping. These findings illuminate the mechanical properties of the brain neural system through the analysis of a single neuron and brain complex network.

Key words neurodynamics, nonlinear dynamics, stiffness, damping, brain complex network

引言

神经元是神经系统的基本功能单元. 神经元通过突触相互耦合, 组成复杂网络结构, 涌现出生物体的智能行为. 20 世纪 50 年代, Hodgkin 等^[1]建立了著名的 Hodgkin-Huxley (H-H) 神经元模型, 奠定了对神经网络进行理论分析的基础, 并基于此发现了周期放电、簇放电和混沌放电等丰富的放电模式^[2]. 为了认识神经放电的复杂机制, 人们逐渐使用非线性动力学理论与方法展开研究, 诞生了“神经动力学”这一新兴交叉学科^[3], 其已成为国际上非常活跃的前沿研究领域. 神经动力学基于非线性动力系统的原理和方法研究脑神经电生理、信息和认知行为的动力学机制及其调控, 是动力学与控制学科的基础性交叉学科分支^[4-5]. 事实上, 神经动力学和动力学与控制学科正在深度融通与发展. 一方面, 非线性动力学知识的应用, 揭示了大量的神经系统工作机制. Gu 等^[6-7]分析了多种神经元放电模式的分岔机制, Li 等^[8-9]给出了海马区胶质细胞调控癫痫放电的分岔机理, Liang 等^[10]证明了神经元尺度的临界动力学行为与大尺度模型的分岔点相对应, Yuan 等^[11]给出了工作记忆中默认模式网络和工作记忆网络的耦合协调机制. 另一方面, 神经动力学建模在类脑研究、智能系统的控制方面得到越来越多的发展. 刘深泉等构建了额叶视觉区网络模型, 具备多目标选择功能^[12], 以及基于前额皮质-基底神经节的强化学习模型, 可以执行任务决策^[13]; Lin 等^[14]受皮层下视觉通路和听觉通路的启发, 建立了优于深度学习的时空模式识别模型; Cai 等^[15-16]受到视觉注意机制以及突触可塑性机制的启发, 提升了尖峰神经网络 (SNN) 的性能. 因此, 神经动力学在自身快速发展的同时, 必将助力神经医学、人工智能和智能装备等

领域的发展.

陆启韶^[5]认为, 广义力学体系已经将机械力扩展到一般的相互作用, 运动的概念也从位形变化扩展到状态空间的状态演化, 因此神经动力学属于广义力学体系的范畴. 事实上, 神经系统与机械振动系统具有类似的动力学行为, 如周期振荡、拟周期振荡、混沌振荡和随机共振等, 在研究手段上也相互借鉴, 如嵌入维数分析、相平面分析和分岔分析等. 尤其是王如彬等^[17-19]应用拉格朗日方程, 建立了与 H-H 神经元模型等效的 W-Z 神经元能量模型. 然而, 刚度和阻尼是机械振动系统的典型特征, 从简单的弹簧振子系统到复杂的多自由度耦合系统, 系统的振荡行为本质上都受刚度和阻尼的调节. 刚度反映了系统受到激励以后状态发生改变的程度, 而阻尼刻画了状态衰减的程度. 当受到任务激励时, 神经系统的状态发生转迁, 而当激励撤去后, 系统状态会逐渐衰减, 直至恢复到初始状态 (如静息状态). 而且, 系统状态的变化在大脑中存在异质性, 例如工作记忆任务时, 右侧前额叶皮层的神经信号幅值大于左侧前额叶皮层^[20]; 高级皮层 (如默认模式网络) 的神经信号衰减慢于低级皮层 (如视觉皮层)^[21]. 因此, 神经系统和机械振动系统表现出相类似的状态变化行为. 但将刚度和阻尼理论应用于脑神经系统, 仍面临以下关键问题: (1) 神经系统是否也存在刚度和阻尼特性; (2) 如果存在, 刚度和阻尼特性能否解释神经系统的振荡行为; (3) 与机械振动系统相比, 神经系统能够产生异常复杂的动力学行为, 刚度和阻尼特性在神经科学领域中是否具有功能的意义; (4) 更重要的是, 神经系统的动力学行为还要进一步指导认知行为的发生, 刚度和阻尼能否解释人类认知能力形成的机制.

由于机械系统中的刚度和阻尼具有坚实的理论与实验基础 (如胡克定律), 并且基于刚度和阻尼的

机械系统控制理论和方法较为完备, 以上问题的阐明将为脑神经系统的动力学与控制研究提供新的视野.

1 神经元的刚度和阻尼特性

1.1 神经元放电的生理学过程

神经元细胞膜是一层磷脂双分子层, 能够阻挡带电离子 (如 Na^+ 和 K^+) 的自由运动. 静息态时, 细胞膜外 Na^+ 浓度远高于细胞膜内, 而细胞膜外 K^+ 浓度远低于细胞膜内. 由于带电离子无法任意通过细胞膜, 造成细胞膜内外电荷累积, 产生电势差, 即静息膜电位. 此时, 带电离子既受由浓度梯度差引起的化学梯度力, 又受到电场力的作用, 体现为电场力和化学梯度力的平衡. Hodgkin 等^[1] 基于此平衡, 确定了 Na^+/K^+ 的平衡电位. 当神经元受到外部激励, 离子通道打开, 在化学梯度力和电场力共同作用下, Na^+ 快速流入细胞膜, 引起神经元去极化, 膜电位上升, 产生动作电位. 与此同时, K^+ 流出细胞膜, 引起神经元复极化, 膜电位下降, 直至恢复成静息电位. 由于 Na^+ 通道具有静息、激活和失活 3 种状态, Na^+ 通道打开几毫秒就会失活, 阻止离子的进一步流动, 而且化学梯度力和电场力的消失也会阻止离子流动. 由此可见, 神经元动作电位产生过程中, 变化的电场力和化学梯度力调控离子通道的打开和关闭^[5].

1.2 神经元的力学模型

Hodgkin 等^[1] 构建的 H-H 神经元模型能够完整地描述各种离子通道的打开和关闭过程, 及其受到变化的电场力调控作用, 但 H-H 模型包括众多离子门控变量, 不利于动力学分析和大尺度神经网络建模. 通过将带电离子活动作为整体, Fitzhugh 等^[22-23] 于 1961 年提出了 H-H 模型的简化模型——FHN 模型

$$\left. \begin{aligned} \varepsilon \frac{dv}{dt} &= v - \frac{v^3}{3} - w + I_{\text{ext}} \\ \frac{dw}{dt} &= v + a - bw \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

式中, v 为神经元膜电位, w 为离子通道打开概率, ε 为膜时间常数, 参数 a 和 b 控制神经元的兴奋性, I_{ext} 为外界激励, 能够打开离子通道, 使神经元产生动作电位.

在方程 (1) 中, 令 $v = \dot{w} - a + bw$, 则可以消去变量 v , 得到以 w 为状态变量的方程

$$\varepsilon \ddot{w} + \varepsilon b \dot{w} = \dot{w} - a + bw - \frac{1}{3}(\dot{w} - a + bw)^3 - w + I_{\text{ext}}$$

进一步化解

$$\varepsilon \ddot{w} + \left(-1 + a^2 + \varepsilon b - 2abw - a\dot{w} + \right. \\ \left. bw\dot{w} + b^2w^2 + \frac{1}{3}\dot{w}^2 \right) \dot{w} + \left(1 - b + a^2b - ab^2w + \right. \\ \left. \frac{1}{3}b^3w^2 \right) w = \frac{1}{3}a^3 - a + I_{\text{ext}}$$

该式具有典型的振动方程形式, 即

$$\left. \begin{aligned} m\ddot{w} + c\dot{w} + kw &= \text{const.} \\ \text{const.} &= \frac{1}{3}a^3 - a + I_{\text{ext}} \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

式中, (1) w 较大时, 能够允许更多离子跨膜运输, 产生较大电流, 进而造成神经元膜电压发生较大改变, 产生动作电位, 记为广义位移; (2) $m = \varepsilon$ 为固有参数, 如神经元的膜时间常数, 与细胞膜的厚度和离子通道密度等有关, 刻画了神经元放电状态改变的快慢程度, 与力学系统中质量描述物体运动状态改变难易程度的物理概念一致, 记为广义质量; (3) $c = -1 + a^2 + \varepsilon b - 2abw - a\dot{w} + bw\dot{w} + b^2w^2 + \dot{w}^2/3$ 为广义非线性阻尼系数, 描述了受到阻尼作用, 离子通道关闭的现象; (4) $k = 1 - b + a^2b - ab^2w + b^3w^2/3$ 为广义非线性刚度系数, 描述了在给定激励下, 离子通道打开能引起的最大响应 (如电流). 由于 FHN 神经元模型是真实神经元的简化模型, 广义质量、刚度和阻尼均无量纲.

系统输出 (膜电压 v) 依赖于状态变量 w 及其变化率 $\dot{w}$

$$v = f(w, \dot{w}) = \dot{w} - a + bw \quad (3)$$

该式表明, FHN 模型中蕴含了神经活动中的基本力学过程. 当神经元受到外界激励时, 带电离子的跨膜运动会改变电场力和化学梯度力, 其反过来调节离子通道的打开速率 $\dot{w}$, 同时也会关闭一部分离子通道 (如 Na^+ 通道失活), 阻碍系统状态的变化. 由于电场力和化学梯度力复杂的耦合作用, 离子通道的打开和关闭并非平稳过程, 打开速率 $\dot{w} \neq 0$, 加速度 $\ddot{w} \neq 0$. 由此可见, 神经元动作电位的产生具有典型的力学过程, 进而可建立以离子通道打开概率为状态变量, 具有非线性变刚度和变阻尼的神经元力学模型 (图 1).

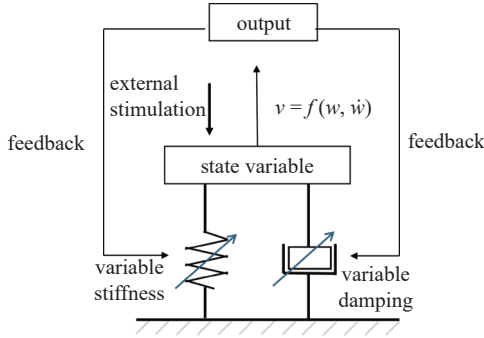


图 1 神经元的力学模型

Fig. 1 Mechanical model of the neuron

1.3 神经元放电的刚度和阻尼机制

神经元输出 (膜电位) 会对系统的刚度和阻尼产生反馈, 进而调节系统的动力学行为, 产生自发性振荡. 图 2 给出了 $\varepsilon = 0.08$, $I_{\text{ext}} = 0.1$, $a = 0.7$ 和 $b = 0.46$ 时, FHN 神经元在外界激励下的振荡以及刚度和阻尼的变化. 由于离子通道的打开概率及其变化速率共同决定了神经元的输出, 离子通道打开的速率最大时, 膜电位最大, 而离子通道打开概率最大时, 神经元放电结束, 进入不应期阶段. 之后, 离子通道逐渐关闭, 为下一次放电做好准备. 当神经元的膜电位由静息电位逐渐增加, 直至产生动作电位时, 系统出现负阻尼, 积蓄能量支持动作电位的产生; 同时系统

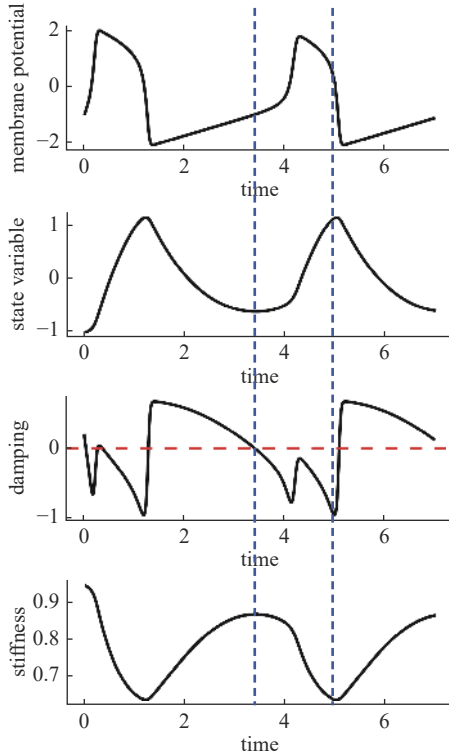


图 2 神经元放电时间历程与刚度和阻尼的变化

Fig. 2 Neuron firing time series and stiffness and damping

刚度降低, 神经元对外界激励的响应增加. 当动作电位结束时, 阻尼陡然增加, 由负变为正, 强阻尼使系统很难出现振荡, 对应不应期现象; 之后, 刚度逐渐增加, 阻尼逐渐减小, 系统对外界激励的响应逐渐恢复, 直至产生下一次动作电位. 该刚度/阻尼与膜电位的关系在神经元振荡的参数范围内具有普适性. 因此, 弱刚度和负阻尼是 FHN 神经元产生放电活动的力学机制, 而强阻尼是神经元产生不应期现象的机制.

2 脑复杂网络的刚度和阻尼特性

2.1 大尺度脑网络力学模型

为了进一步研究刚度和阻尼对大脑的重要意义, 接下来构建大尺度脑网络动力学模型. 假设脑区中神经元高度同步^[24], 脑区的动力学行为可以用 FHN 神经元模型描述. 采集 103 名健康参与者 (年龄 22~36 周岁, 女性 46 人) 的扩散张量成像 (DWI) 数据. 将连续性的大脑划分为 $N = 100$ 个离散脑区^[25], 提取脑区之间的白质纤维束 (见附录 I); 采用白质纤维束连接脑区, 并考虑线性扩散耦合和随机噪声激励^[26], 构建全脑尺度脑网络动力学模型

$$\left. \begin{aligned} \varepsilon \frac{dv_i}{dt} &= v_i - \frac{v_i^3}{3} - w_i + I_{\text{ext}} + g \sum_{j=1}^N s_{ij}(v_j - v_i) + \sigma \xi_i \\ \frac{dw_i}{dt} &= v_i + a - bw_i \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

式中, i 代表脑区编号, g 为全局耦合强度, s_{ij} 为脑区 i 和脑区 j 之间的白质纤维束强度, 并且 $s_{ii} = 0$ 和 $s_{ij} = s_{ji}$, ξ_i 为高斯白噪声, σ 为噪声强度.

上式对应的力学模型的矩阵形式为

$$\left. \begin{aligned} M\ddot{\mathbf{W}} + C\dot{\mathbf{W}} + K\mathbf{W} &= \text{const.} + \sigma\boldsymbol{\xi} \\ \mathbf{V} &= \dot{\mathbf{W}} - a + b\mathbf{W} \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

式中, 状态变量矩阵 $\mathbf{W} = \text{dig}(w_1, w_2, \dots, w_N)$, 输出矩阵 $\mathbf{V} = \text{dig}(v_1, v_2, \dots, v_N)$ 和质量矩阵 $\mathbf{M} = \text{dig}(\varepsilon, \varepsilon, \dots, \varepsilon)$ 均为对角矩阵, 阻尼矩阵 $\mathbf{C} = \text{dig}(c_1, c_2, \dots, c_N) + g\mathbf{H}$, 刚度矩阵 $\mathbf{K} = \text{dig}(k_1, k_2, \dots, k_N) + bg\mathbf{H}$, 其中 $\mathbf{H} = \begin{bmatrix} d_{11} & s_{12} & \cdots & s_{1N} \\ s_{21} & d_{22} & & \\ \vdots & & \ddots & \\ s_{N1} & & & d_{NN} \end{bmatrix}$ 为脑区之间的白质纤维束连接矩阵 (见图 3) 的 Laplace 矩阵, $d_{ii} = \sum_{j=1}^N s_{ij}$.

2.2 模型参数优化

为了准确描述静息态大脑的刚度和阻尼特性,

需要得到模型的最优参数组合. 本文对模型 (4) 中的参数 $\varepsilon, a, b, I_{\text{ext}}, \sigma$ 和 g 进行优化. 参数的优化范围为 $\varepsilon \in [0.02, 0.1]$, $a \in [0.2, 0.7]$, $b \in [0.44, 0.48]$, $I_{\text{ext}} \in [0, 1]$, $\sigma \in [0.001, 0.05]$ 和 $g \in [0, 1.5]$. 优化过程如下.

(1) 计算真实大脑功能连接矩阵. 基于参与者的功能磁共振 (fMRI) 数据, 提取每个脑区的神经信号 (见附录 A); 采用皮尔斯相关系数, 计算脑区 i 和 j

之间神经信号的相关性, 作为脑区之间的功能连接 FC_{ij}^{fMRI} , 构建真实功能连接矩阵 (图 3)

$$FC^{\text{fMRI}} = \begin{bmatrix} 1 & FC_{12}^{\text{fMRI}} & \dots & FC_{1N}^{\text{fMRI}} \\ FC_{21}^{\text{fMRI}} & 1 & & \\ \vdots & & \ddots & \\ FC_{N1}^{\text{fMRI}} & & & 1 \end{bmatrix} \quad (6)$$

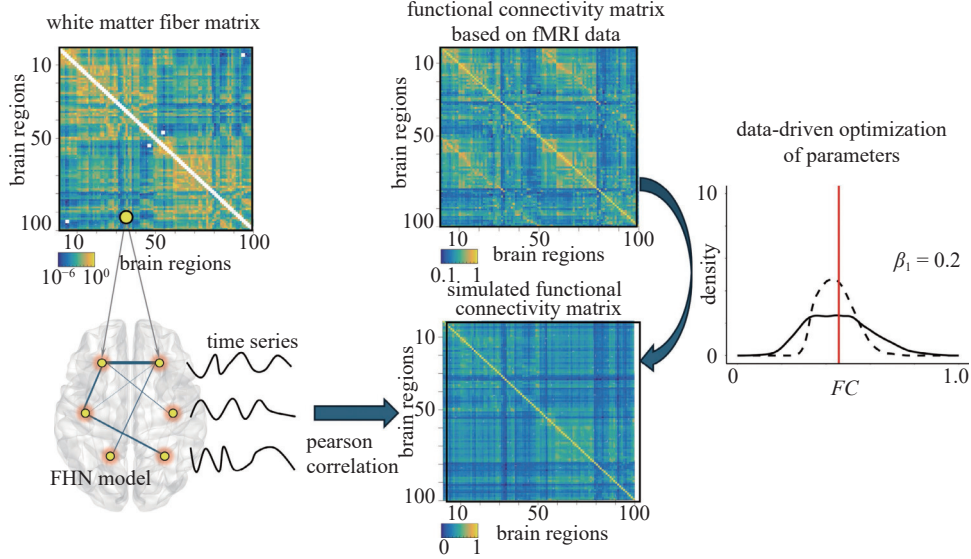


图 3 大尺度脑网络动力学模型构建及参数优化

Fig. 3 Large-scale brain network dynamics model construction and parameter optimization

(2) 计算模拟功能连接矩阵. 对于给定参数, 通过方程 (4) 模拟出每个脑区的神经信号 v , 计算模拟神经信号之间的皮尔斯相关系数, 构建模拟功能连接矩阵 (图 3)

$$FC^{\text{model}} = \begin{bmatrix} 1 & FC_{12}^{\text{model}} & \dots & FC_{1N}^{\text{model}} \\ FC_{21}^{\text{model}} & 1 & & \\ \vdots & & \ddots & \\ FC_{N1}^{\text{model}} & & & 1 \end{bmatrix} \quad (7)$$

(3) 模型参数优化. 采用贝叶斯优化算法优化方程 (4) 中的参数. 优化目标函数定义为

$$\text{cost} = [\beta_1 \cdot (1 - \text{corr}) + \beta_2 \cdot \text{dis}] + \sqrt{[\beta_1 \cdot (1 - \text{corr}) - \beta_2 \cdot \text{dis}]^2} \quad (8)$$

式中, corr 为真实功能连接 FC^{fMRI} 和模拟功能连接 FC^{model} 的相关性; dis 为 FC^{fMRI} 和 FC^{model} 的欧氏距离; 该函数同时考虑了功能连接的相关性 (由参数 β_1 控制) 和功能连接的距离 (由参数 β_2 控制, $\beta_1 + \beta_2 \equiv 1$) 对优化目标的贡献.

2.3 脑复杂网络的刚度和阻尼特性具有功能意义

为了研究脑复杂网络的刚度和阻尼特性在脑科学领域是否具有功能意义, 首先, 对 103 名参与者的白质纤维束连接矩阵进行平均 (附录 A), 得到组平均的白质纤维束连接矩阵; 其次, 对所有参与者的 fMRI 时间序列进行拼接, 得到长时间的脑区 fMRI 信号, 基于长时间的 fMRI 信号构建稳定的真实功能连接矩阵; 最后, 以组平均的白质纤维束连接矩阵构建全脑尺度网络动力学模型, 并以稳定功能连接矩阵为优化目标进行参数优化. 通过遍历优化目标函数中的参数 β_1 , 发现 $\beta_1 = 0.2$ 和 $\beta_2 = 0.8$ 时, 模拟和真实功能连接的分布最相似 (图 3). 同时, 通过 50 次模拟, 得到 50 组最优参数, 结果均为 50 组数值模拟的平均.

由式 (5) 可知, 广义刚度矩阵和阻尼矩阵都包括时变的对角矩阵和时不变的 Laplace 矩阵. 本文主要关注主刚度和主阻尼的特性 (即刚度矩阵和阻尼矩阵的时变对角线元素), 对 Laplace 矩阵的分析详见文献 [26]. 主刚度和主阻尼的变化形成了 $N \times \text{Time}$ 的时变矩阵

$$\mathbf{K}\mathbf{f}(t) = [k_1(t) + bgd_{11}, k_2(t) + bgd_{22}, \dots, k_N(t) + bgd_{NN}]^T$$

$$\mathbf{C}\mathbf{f}(t) = [c_1(t) + gd_{11}, c_2(t) + gd_{22}, \dots, c_N(t) + gd_{NN}]^T$$

对其进行奇异值分解 (SVD)

$$\mathbf{K}\mathbf{f} = \mathbf{U}_K \mathbf{\Lambda}_K \mathbf{V}_K^T, \quad \mathbf{C}\mathbf{f} = \mathbf{U}_C \mathbf{\Lambda}_C \mathbf{V}_C^T$$

其中, $\mathbf{\Lambda}$ 为特征向量, $\mathbf{U}$ 包含主刚度与主阻尼在脑区上分布的信息, $\mathbf{V}$ 包含时变的主刚度与主阻尼信息. 本文主要讨论 $\mathbf{\Lambda}$ 和 $\mathbf{U}$.

在 $\mathbf{U}_K$ 和 $\mathbf{V}_C$ 的第一阶特征向量中, 所有脑区的值都相等 (即均质模式), 其特征值体现了系统的主刚度和主阻尼. 对主刚度矩阵的特征向量 $\mathbf{U}_K$, 在第

二阶特征向量中, 大脑左半球具有负的特征向量值, 右半球具有正的特征向量值, 与主阻尼矩阵的第三阶特征向量模式保持一致 (图 4). 该模式与 Laplace 矩阵的第二阶特征向量高度一致^[26](图 5), 表明该模式依赖于脑区白质纤维束连接模式. 同时, 该模式表明大脑左半球比右半球具有更低的刚度与阻尼, 因此在某些情况下, 左半球比右半球更容易兴奋. 事实上, 当人们第一次在陌生的环境睡眠时, 往往会出现大脑左半球处于高度激活、警戒状态, 而右半球处于睡眠状态的生理现象, 即“第一晚效应”^[27]. 本文结果表明, 左右半球的刚度与阻尼差异是该现象的力学机制.

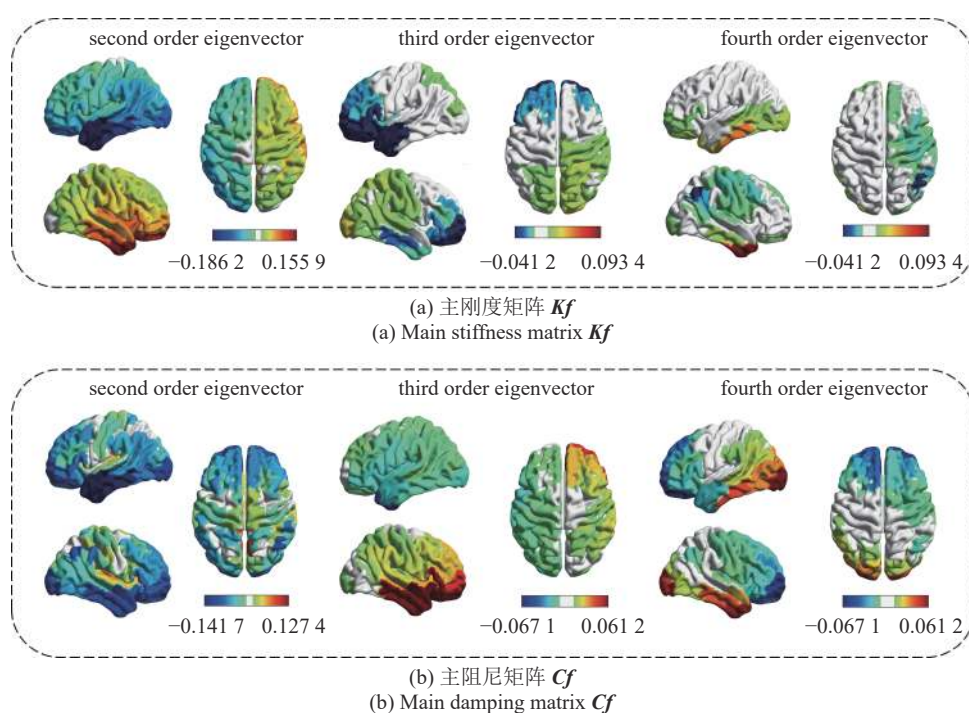


图 4 主刚度与主阻尼矩阵进行 SVD 分解后, $\mathbf{U}_K$ 和 $\mathbf{U}_C$ 的特征向量在脑区上的分布

Fig. 4 Distribution of eigenvectors of $\mathbf{U}_K$ and $\mathbf{U}_C$ over brain regions after SVD decomposition of the principal stiffness and damping matrices

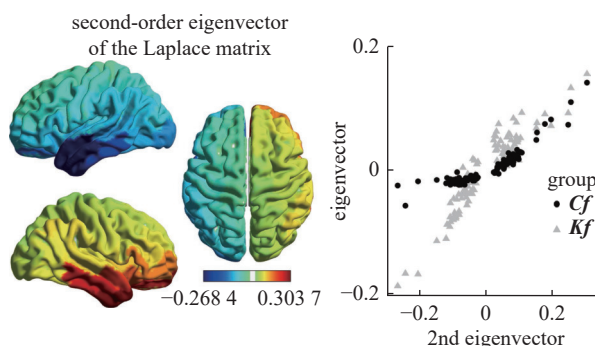


图 5 Laplace 矩阵的第二阶特征向量在脑区上的分布以及该向量与 $\mathbf{U}_K$ 中第二阶和 $\mathbf{U}_C$ 中第三阶特征向量的相关性 ($r_{Kf} = 0.936$, $r_{Cf} = 0.902$)

Fig. 5 Distribution of the second-order eigenvector of the Laplace matrix over brain regions and the correlation of this vector with the second-order eigenvector in $\mathbf{U}_K$ and the third-order eigenvector in $\mathbf{U}_C$ ($r_{Kf} = 0.936$, $r_{Cf} = 0.902$)

$\mathbf{U}_K$ 的第三阶特征向量与 $\mathbf{U}_C$ 的第四阶特征向量保持一致 (图 4), 并且该模式与大脑功能梯度成负相关 (图 6). 功能梯度给出了大脑皮层拓扑结构特征的变化以及对认知功能的约束^[28]. 梯度较高的脑区能够参与复杂的认知功能, 梯度较低的脑区往往参与简单的认知任务. 一般而言, 边缘系统、默认模式网络和执行控制系统能够积极地参与到与创造力、冥想和工作记忆等高级认知功能有关的过程, 因此具有较高的功能梯度, 而视觉和运动系统具有较低的功能梯度^[29](图 7). 刚度和阻尼与功能梯度的负相关表明负责高级认知功能的脑区, 刚度和阻尼较低, 而负责低级功能的脑区, 其刚度和阻尼较大. 事实上,

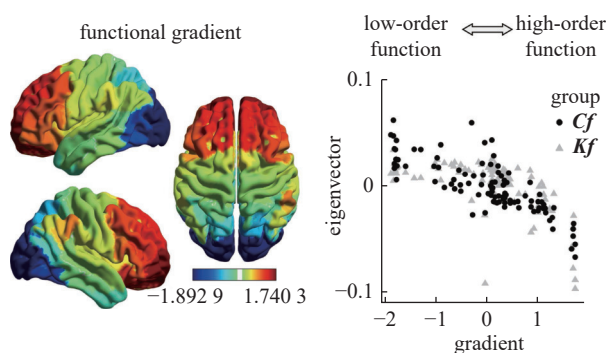


图 6 大脑功能梯度在脑区上的分布以及该梯度与 U_K 中第三阶和 U_C 中第四阶特征向量的相关性 ($r_{Kf} = -0.797$, $r_{Cf} = -0.543$)

Fig. 6 Distribution of the brain functional gradient over brain regions and the correlation of this gradient with third-order eigenvectors in U_K and fourth-order eigenvectors in U_C ($r_{Kf} = -0.797$, $r_{Cf} = -0.543$)

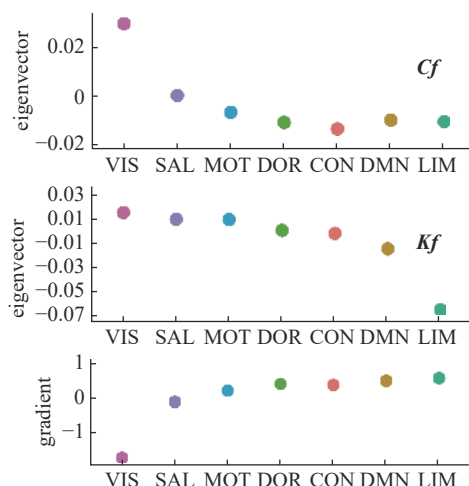


图 7 7 个功能系统的功能梯度, U_K 中第三阶和 U_C 中第四阶特征向量平均值. VIS: 视觉系统; SAL: 突显注意系统; DOR: 背侧注意系统; MOT: 运动系统; CON: 执行控制系统; DMN: 默认模式网络; LIM: 边缘系统

Fig. 7 Functional gradient of the seven functional systems, averaged third-order eigenvector in U_K and averaged fourth-order eigenvector in U_C . VIS: visual system; SAL: salient attention system; DOR: dorsal attention system; MOT: motor system; CON: executive control system; DMN: default mode network; LIM: limbic system

默认模式网络在静息态时高度激活^[30];而在任务态时,其往往作为网络中的中心(hub)区域,灵活地与其他功能区进行信息的整合.本文结果表明,弱刚度和弱阻尼可能决定了默认模式网络的这些功能特点.

2.4 脑复杂网络的刚度和阻尼特性与功能性平衡

在静息态时,主刚度和主阻尼矩阵的特征向量具有功能意义.接下来研究,当系统偏离静息态时,主刚度与主阻尼的变化规律.尤其是,静息态大脑维持了功能性的平衡,具有较高的功能灵活性^[31],系统的刚度与阻尼特性如何支持这种平衡尚不清楚.在

最优参数组合下,变化全局耦合强度 $g \in [0.5, 2]$, 计算不同耦合强度下的模拟功能连接矩阵与真实功能连接矩阵的 $cost$ (式(8)).同时,基于功能连接矩阵,计算刻画大脑功能性平衡的指标 H_B ^[31](附录 A), $H_B < 0$ 表明功能系统之间较为独立,支持了较高的局部信息处理; $H_B > 0$ 表明功能系统之间联系比较紧密,支持了较高的全局信息处理; $H_B \approx 0$ 表明了局部信息处理和全局信息处理的平衡,即功能性平衡.如图 8 所示,当 $cost$ 最小时,模拟功能连接网络与真实功能连接网络最相似,此时 $H_B \approx 0$, 并且真实功能连接网络的 $H_B = 0.048$, 也接近于 0. 因此, fMRI 数据分析和大尺度非线性动力学建模表明,静息态大脑处于功能性平衡状态^[31].与此同时,随着 H_B 的增加,主刚度和主阻尼矩阵的第一阶特征值增加,表明强刚度和强阻尼支持了较高的全局信息处理.尤其在 $H_B \approx 0$ 处,系统的主刚度和主阻尼处于中间位置,表明静息态大脑具有中等程度的刚度和阻尼,从而施加任务激励时,大脑能够灵活地增加或者减少刚度与阻尼,支持认知行为的产生.因此,中等程度的刚度和阻尼是大脑保持功能性平衡,具有较高的功能灵活性的力学机制.

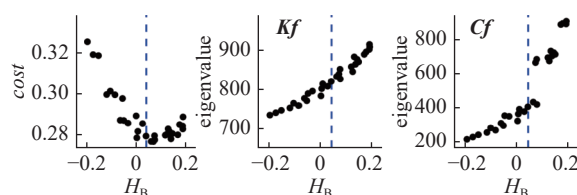


图 8 在最优参数组合下,变化系统的耦合强度时,优化目标函数 $cost$, 主刚度和主阻尼矩阵的第一阶特征值与功能性指标 H_B 的关系. 蓝色虚线代表真实数据对应的 H_B . 每个点为 50 组数值模拟的平均

Fig. 8 With the optimal parameter combination and varied coupling strength, the optimization objective function $cost$, first-order eigenvalues of the principal stiffness and principal damping matrices vs. the functional balance H_B . Blue dashed line represents the H_B from real fMRI data. Each dot represents the average across 50 sets of parameters

2.5 脑复杂网络的刚度和阻尼特性与执行认知功能

接下来研究主刚度和主阻尼与认知行为的关系. 103 名参与者进行了空间工作记忆容量任务(SCAP)、停止信号任务(SST)和任务切换任务(TST).这3种任务均体现了参与者的执行控制能力.基于3种任务的行为指标(附录 A),进行统计学因子分析,提取3种任务的公共因子(图 9),该因子体现了参与者的执行控制功能(EF).同时,基于每位参与者的白质纤维束连接矩阵和真实功能连接,建立参与者的大尺

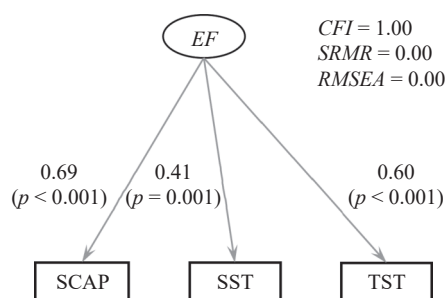


图 9 基于空间工作记忆容量任务 (spatial working memory capacity task, SCAP), 停止信号任务 (stop-signal task, SST) 和任务切换任务 (task-switching task, TST) 提取执行认知功能 (EF) 的因子分析模型。

模型拟合参数在右上角给出

Fig. 9 A factor analysis model for extracting executive cognitive function (EF) based on the spatial working memory capacity task (SCAP), the stop-signal task (SST), and the task-switching task (TST).

Model fitting parameters are given in the upper right corner

度脑网络动力学模型, 然后得到参与者的主刚度和主阻尼矩阵. 每位参与者的模型得到 50 组最优参数. 主刚度和主阻尼均为 50 次数值模拟的平均值.

已有文献表明, 执行控制任务激活执行控制网络和默认模式网络^[32]. 根据图 7 结果, 执行控制功能或与低刚度和低阻尼有关. 因此, 对公共因子与主刚度和主阻尼矩阵的第一阶特征值进行归一化, 然后建立多元线性回归模型: $EF = \beta_1 \times \text{年龄} + \beta_2 \times \text{性别} + \beta_3 \times \Lambda_C^1 / \Lambda_K^1$, 对主刚度和主阻尼与执行控制功能之间的关系进行统计分析. 图 10 结果表明, EF 与主刚度成极显著负相关 ($\beta_3 = -0.288, p = 9.7 \times 10^{-5}$), 和主阻尼成显著正相关 ($\beta_3 = 0.150, p = 0.045$), 表明低刚度和高阻尼对应了较好的执行控制功能. 因此, 低刚度和高阻尼决定了大脑在任务激励时产生较大的响应, 并且能够及时地进行任务控制.

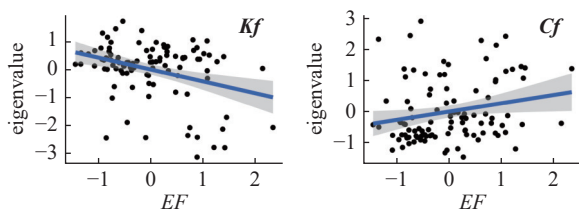


图 10 主刚度和主阻尼与执行认知功能的关系

Fig. 10 Principal stiffness and damping with executive cognitive function

3 结论

本文分析了脑复杂网络的刚度与阻尼特性. 首先, 通过构建 FHN 神经元的振动力学模型, 揭示了 FHN 神经元产生动作电位的负阻尼与弱刚度机理,

给出了神经元不应期现象的强阻尼机制. 其次, 构建了大尺度脑网络的力学模型, 基于真实数据对模型参数进行了优化, 发现了静息态大脑左半球的刚度和阻尼小于右半球, 以及高级功能系统的阻尼和刚度低于低级功能系统. 再次, 揭示了中等程度的刚度和阻尼支持静息态大脑功能性平衡的机制. 最后, 给出了弱刚度和高阻尼支持较好执行控制功能的直接证据. 由于刚度和阻尼具有坚实的理论基础, 本文将脑网络的刚度和阻尼特性与脑功能以及认知行为关联起来, 开辟了从刚度和阻尼角度研究脑神经系统的新方向, 并为基于变刚度和变阻尼的神经调控策略的发展提供了基础.

数据可用性声明

支撑本研究的科学数据已在中国科学院科学数据银行 (Science Data Bank) ScienceDB 平台公开发布, 访问地址为 <https://www.doi.org/10.57760/sciencedb.j00140.00021>.

参 考 文 献

- Hodgkin AL, Huxley AF. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *The Journal of Physiology*, 1952, 117(4): 500-544
- Izhikevich EM. Which model to use for cortical spiking neurons? *IEEE Transactions on Neural Networks*, 2004, 15(5): 1063-1070
- Freeman W. Neurodynamics: An Exploration in Mesoscopic Brain Dynamics. New York: Springer Science & Business Media, 2000: 1-398
- 韩芳, 王青云. 神经动力学研究进展和若干思考. 力学学报, 2022, 55(4): 805-813 (Han Fang, Wang Qingyun. Research advances and some thoughts on neurodynamics. *Chinese Journal of Theoretical and Applied Mechanics*, 2023, 55(4): 805-813 (in Chinese))
- 陆启韶. 神经动力学与力学. *动力学与控制学报*, 2020, 18(1): 6-10 (Lu Qishao. Neurodynamics and mechanics. *Journal of Dynamics and Control*, 2020, 18(1): 6-10 (in Chinese))
- Li YY, Gu HG, Jia B, et al. The nonlinear mechanism for the same responses of neuronal bursting to opposite self-feedback modulations of autapse. *Science China Technological Sciences*, 2021, 64(7): 1459-1471
- Ma KH, Gu HG, Zhao ZG. Fast-slow variable dissection with two slow variables: a case study on bifurcations underlying bursting for seizure and spreading depression. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2021, 31(6): 2150096
- Li JJ, Liu SB, Liu WM, et al. Suppression of firing activities in neuron and neurons of network induced by electromagnetic radiation. *Nonlinear Dynamics*, 2016, 83: 801-810
- Li JJ, Xie Y, Yu YG, et al. A neglected gabaergic astrocyte: Calcium dynamics and involvement in seizure activity. *Science China Technological Sciences*, 2017, 60: 1003-1010

- 10 Liang JH, Zhou TS, Zhou CS. Hopf bifurcation in mean field explains critical avalanches in excitation-inhibition balanced neuronal networks: A mechanism for multiscale variability. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 2020, 14: 580011
- 11 Yuan Y, Pan XC, Wang RB. Biophysical mechanism of the interaction between default mode network and working memory network. *Cognitive Neurodynamics*, 2021, 15(6): 1101-1124
- 12 叶伟杰, 刘深泉. 基于学习的多目标脑决策模型研究. *动力学与控制学报*, 2018, 16(1): 72-79 (Ye Weijie, Liu Shenquan. Research on Research on learning-based multiple choice decision-making model of brain. *Journal of Dynamics and Control*, 2018, 16(1): 72-79 (in Chinese))
- 13 Zhang XH, Liu L, Long GD, et al. Episodic memory governs choices: An RNN-based reinforcement learning model for decision-making task. *Neural Networks*, 2021, 134: 1-10
- 14 Lin XH, Zou XL, Ji ZL, et al. A brain-inspired computational model for spatio-temporal information processing. *Neural Networks*, 2021, 143: 74-87
- 15 Cai WQ, Sun HZ, Liu R, et al. A spatial-channel-temporal-fused attention for spiking neural networks. *IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems*, doi:10.48550/arXiv.2209.10837
- 16 Sun HZ, Cai WQ, Yang BX, et al. A synapse-threshold synergistic learning approach for spiking neural networks. *IEEE Transactions on Cognitive and Developmental Systems*, 2023, 16(2): 544-558
- 17 王如彬, 王毅泓, 徐旭颖等. 认知神经科学中蕴藏的力学思想与应用. *力学进展*, 2020, 50(1): 202012 (Wang Rubin, Wang Yihong, Xu Xuying, et al. Mechanical thoughts and applications in cognitive neuroscience. *Advances in Mechanics*, 2020, 50(1): 202012 (in Chinese))
- 18 Wang RB, Tsuda I, Zhang ZK. A new work mechanism on neuronal activity. *International Journal of Neural Systems*, 2015, 25(3): 1450037
- 19 Wang RB, Wang ZY, Zhu ZY. The essence of neuronal activity from the consistency of two different neuron models. *Nonlinear Dynamics*, 2018, 92: 973-982
- 20 桑林琼, 王莉, 乔梁等. 基于 fNIRS 的大脑前额叶皮层在不同脑力负荷下的激活模式研究. *陆军军医大学学报*, 2022, 44(3): 210-216 (Sang Linqiong, Wang Li, Qiao Liang, et al. Load-dependent activation of bilateral prefrontal cortex: an fNIRS study. *Journal of Army Medical University*, 2022, 44(3): 210-216 (in Chinese))
- 21 Li ST, Wang XJ. Hierarchical timescales in the neocortex: Mathematical mechanism and biological insights. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2022, 119(6): e2110274119
- 22 FitzHugh R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophysical Journal*, 1961, 1(6): 445-466
- 23 FitzHugh R. Mathematical models of threshold phenomena in the nerve membrane. *The Bulletin of Mathematical Biophysics*, 1955, 17: 257-278
- 24 Shine JM, Aburn MJ, Breakspear M, et al. The modulation of neural gain facilitates a transition between functional segregation and integration in the brain. *Elife*, 2018, 7: e31130
- 25 Schaefer A, Kong R, Gordon EM, et al. Local-global parcellation of the human cerebral cortex from intrinsic functional connectivity MRI. *Cerebral Cortex*, 2018, 28(9): 3095-3114
- 26 Wang R, Lin P, Liu MX, et al. Hierarchical connectome modes and critical state jointly maximize human brain functional diversity. *Physical Review Letters*, 2019, 123(3): 038301
- 27 Tamaki M, Ji WB, Watanabe T, et al. Night watch in one brain hemisphere during sleep associated with the first-night effect in humans. *Current Biology*, 2016, 26(9): 1190-1194
- 28 Bernhardt BC, Smallwood J, Keilholz S, et al. Gradients in brain organization. *NeuroImage*, 2022, 251: 118987
- 29 Margulies DS, Ghosh SS, Goulas A, et al. Situating the default-mode network along a principal gradient of macroscale cortical organization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113(44): 12574-12579
- 30 Greicius MD, Krasnow B, Reiss AL, et al. Functional connectivity in the resting brain: a network analysis of the default mode hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2003, 100(1): 253-258
- 31 Wang R, Liu MX, Cheng XH, et al. Segregation, integration, and balance of large-scale resting brain networks configure different cognitive abilities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2021, 118(23): e2022288118
- 32 Brown CA, Schmitt FA, Smith CD, et al. Distinct patterns of default mode and executive control network circuitry contribute to present and future executive function in older adults. *NeuroImage*, 2019, 195: 320-332

附录 A

(1) 数据来源: 核磁共振 (MRI) 数据和行为数据来自加州大学洛杉矶分校 (UCLA) 神经精神表型组学研究联盟 (<https://openneuro.org/datasets/ds000030/versions/1.0.0>). 本文选择了 103 名健康参与者 (年龄: 31.9 ± 9.07 , 女性: 46 人), 拥有完整的弥散加权成像 (DWI) 数据, 静息态 fMRI 数据和行为数据。

(2) MRI 数据采集参数: MRI 数据在 UCLA 的 3T 西门子 Trio 扫描仪上采集. 使用 T1 加权磁化准备超快速梯度回波序列 (MPRAGE), 参数为: 切片厚度为 1 mm, 176 个切片, $TR = 1.9$ s, $TE = 2.26$ ms, 矩阵为 256×256 , $FOV = 250$ mm. DWI 数据的参数为: 切片厚度为 2 mm, 64 个方向, $TR/TE = 9000/93$ ms, 翻转角为 90° , 矩阵为 96×96 , 轴向切片, $b = 1000$ s/mm².

(3) DWI 数据处理: 使用 MRtrix3 软件处理 DWI 数据. 基于概率流纤维束追踪 (iFOD2) 算法, 追踪白质纤维束. 对于每对脑区, 一个为种子区域, 另一个为目标区域. 在种子区域的每个体素, 使用蒙特卡罗定向采样的方法生成 5000 条流线. 当流线到达具有分数各向异性 (FA) 值低于 0.1 的体素时, 纤维束追踪终止. 进一步对纤维束进行过滤, 减少流线数量到 100 万, 同时保持具有最大概率的纤维束连接.

(4) fMRI 数据处理: 使用 FSL 和 AFNI 处理 fMRI 数据, 主要包括: 时间层校正、运动修正、图像分割、映射到 Montreal Neurological Institute (MNI) 标准空间、高斯核平滑 (半高全宽为 6 mm)、带通滤波 (0.01 ~ 0.1 Hz)、使用线性回归消除 6 个刚体运动校正参数以及来自白质和心室的信号. 全局信

号未去除, 保证大部分功能连接为正.

(5) 信号停止任务: 屏幕上显示一系列箭头指示向左还是向右, 参与者根据箭头的方向, 按左边还是右边按钮. 当参与者听到停止信号的声音“哔”时, 需要抑制住去按任何按钮. 记录正确响应的响应时间 (stop signal reaction time, SSRT), 刻画参与者的任务表现.

(6) 空间工作记忆容量任务: 屏幕上显示由 1, 3, 5 或 7 个黄色目标点组成的阵列. 经过一段时间延迟后, 要求参与者确定单个绿色点是否与之前显示的目标点之一位于同一位置. 分别记录对 1, 3, 5 或 7 个目标的反应时间 (RT), 用平均 RT 刻画参与者的任务表现.

(7) 任务切换任务: 屏幕上显示 4 个图像之一, 红色框/三角形、红色框/圆形、绿色框/三角形和绿色框/圆形. 要求参与者根据图像上方的提示, 对图像的颜色或者形状做出响应. 响应对象在形状和颜色之间需要进行切换, 或者在不同的实验中响应对象保持不变, 但线索发生了改变. 分别记录正确响应的反应时间 (RT), 使用平均 RT 刻画参与者的任务表现.

(8) 因子分析模型: 基于以上 3 种认知任务的行为指标, 构建因子分析模型, 提取公共因子. 使用 R 语言中的 lavaan 包构建模型. 模型评价参数包括比较拟合指数 $CFI > 0.95$ 、近似均方根误差 $RMSEA < 0.08$ 和标准化均方根残差 $SRMR < 0.08$. 本文中, $CFI = 1.00$, $SRMR = 0.00$ 和 $RMSEA = 0.00$, 表明模型拟合良好.

(9) 大脑功能梯度: 使用 Python 语言中的 GradientMaps 包计算大脑功能梯度. 基于稳定功能连接矩阵 $\mathbf{FC}^{\text{MRI}}$, 采用

皮尔森相关系数构建相似度矩阵, 然后使用扩散映射识别功能梯度. 本文使用主梯度, 即第一阶特征向量.

(10) 贝叶斯优化: 使用 Python 语言中的 bayes_opt 包进行贝叶斯优化. 参数搜索种子点设为 2, 优化次数设为 100. 每组参数优化 50 次.

(11) 数值模拟: 时间步长 0.01 ms, 模拟时间 800 ms, 去掉前 200 ms 的数据, 最终模拟的时间序列长度为 600 ms.

(12) 大脑功能性平衡: 对功能连接网络 $\mathbf{FC}$ 进行特征分解: $\mathbf{C} = \mathbf{U}\mathbf{\Lambda}\mathbf{U}^T$, 其中 $\mathbf{U}$ 为特征向量, $\mathbf{\Lambda}$ 为特征值, $\mathbf{U}^T$ 为特征向量的转置; 按照特征值从大到小的顺序, 对特征向量进行排序; 将负特征值设为 0. 在第一阶特征向量, 所有脑区具有相同的正特征向量值或负特征向量值. 在第二阶特征向量, 特征向量在脑区中具有负值和正值; 特征向量值为正的脑区划分为第一模块; 剩余脑区具有负的特征向量值, 划分为第二模块. 基于第三阶特征向量中脑区成分的正负, 将第二层中的每个模块进一步划分为两个子模块. 依次在更高阶的特征向量中进行进一步的模块划分; 直到每个模块仅包含一个脑区时, 划分过程停止. 在分层模块划分过程中, 得到功能连接网络每一层的模块数量 M_i ($i = 1, 2, \dots, N$) 以及每个模块的尺寸 m_i ($j = 1, 2, \dots, M_i$). 定义每一层中, 模块间的分离以及模块内的整合为

$$H_i = \frac{\Lambda_i^2 M_i (1 - p_i)}{N}$$

其中, $p_i = \sum_j |m_j - (N/M_i)|/N$ 为模块尺寸矫正因子. 全脑整合成分 $H_{\text{In}} = H_1/N$, 全脑分离成分 $H_{\text{Se}} = \sum_{i=2}^N (H_i/N)$, 脑功能性平衡 $H_{\text{B}} = H_{\text{In}} - H_{\text{Se}}$.