



评述

中国知名大学及研究院所专栏 复旦大学生命科学学院专辑

自然界信号的 $1/f$ 特征和感觉神经系统响应特性范博强[†], 何裕嘉[†], 于玉国^{*}

复旦大学生命科学学院和脑科学协同创新中心, 计算系统生物学中心, 上海 200438

[†] 同等贡献^{*} 联系人, E-mail: yuyuguo@fudan.edu.cn

收稿日期: 2016-01-17; 接受日期: 2016-02-19

国家自然科学基金(批准号: 31271170, 31571070)和国家高技术研究发展计划(批准号: 2015AA020508)资助

摘要 众多实验证据表明, 大脑感觉神经系统对自然信号的处理比对人工信号有着更高的效率, 这可以理解是自然进化的结果. 那么大脑神经系统究竟是“适应”了自然信号的哪种统计特性? 或者说神经元或神经网络信息处理的数学函数究竟对应什么样的自然信号特性, 使得其可以发挥最大的响应性能? 搞清楚这个问题对于理解大脑工作机制和发展类脑人工智能具有重要意义. 与此相应, 本课题组了解到自然界信号普遍存在着一种统计特性—— $1/f$ 特征, 即信号的功率谱能量密度 $P(f)$ 随频率 f 增加而依幂律下降, 其关系可以被描述为 $P(f) \sim 1/f^\beta$, ($\beta \sim 1$). 例如, 自然界的花草树木景色、海水的流速、心脏跳动、音乐、语言、大脑脑电信号等均呈现出 $1/f$ 特征. 虽然至今 $1/f$ 特征产生的物理机制仍然是个谜, 但很显然, 研究清楚大脑神经系统如何响应 $1/f$ 信号特征, 以及理解大脑脑电信号形成 $1/f$ 特征的神经过程, 对于理解大脑对自然界信号的神经信息处理和信号表征机制至关重要. 本文将回顾这一研究方向的相关实验和理论证据.

关键词 $1/f$ 噪声, 统计特性, 自然界信号, 视觉系统, 神经信息处理

理解感觉神经系统和神经元在信号处理中的功能机制是神经科学的核心内容之一. 根据达尔文的适应和自然选择的进化理论, 动物感知神经系统的功能函数应当适应于其所处自然环境的信号特性^[1,2]. 动物通过感知系统接收和处理来自于自然环境的信号, 充分理解其所处环境信息, 从而能及时避开天敌, 并能迅速获取食物, 这是人和动物通过进化适应所处环境的赖以生存的方式. 因为自然环境客观存在的光电磁、声、形态、运动等物理化学特性, 使得

处于其中的动物在长期进化过程中具备了视觉、听觉、味觉、嗅觉和触觉 5 种感觉神经系统. 这 5 种感觉系统加上决策意识就形成了动物的基本感知系统. 由于动物所处环境的局限性, 使得不同物种的 5 种感觉具有特定的敏感范围, 例如, 人的听觉频率范围在 20~20000 Hz, 比较敏感的区域大概是 100~10000 Hz, 对应的半波长大约是 1.7 cm~1.7 m, 这基本是人在自然环境中较常接触的物体尺度范围, 也是这个尺度范围的物体容易发出的声音频率. 人的视觉能观测

引用格式: 范博强, 何裕嘉, 于玉国. 自然界信号的 $1/f$ 特征和感觉神经系统响应特性. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 374–384

Fan B Q, He Y J, Yu Y G. $1/f$ characteristic in natural signals and sensory neural response properties. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 374–384, doi: 10.1360/N052016-00128

到波长范围为 380~780 nm 的电磁波, 这个极其狭窄范围的电磁波被称为可见光. 而人的视觉对这个范围的光波敏感可能和经过大气吸收和散射之后, 到达地球表面的太阳光谱主要就在这个波长范围密切相关, 当然也和人体所摄取的自然环境中的有机物分子所能吸收光子发生跃迁的能量范围也都在这个光波波长范围内有关. 复旦大学生命科学学院寿天德老师^[3]编著的教科书《视觉信息处理的脑机制》比较详细地介绍了视觉信息处理的脑机制方面的基本理论和近 40 年来所取得的进展. 书中指出视觉通路中的视网膜内存在着视锥和视杆细胞, 它们含有不同的视色素蛋白分子, 使其能够对不同波长的光刺激产生选择性反应. 视觉通路上存在的外膝体^[4]和数十个视觉皮层^[5]能够进一步对外部世界的亮度、形状、颜色、运动、深度信息等特征进行精细的抽提, 并在高级视皮层整合, 形成与外部世界相应的图像表征. 这些内容说明, 感觉神经系统对自然信号的一阶统计特性, 如可见光波波长、声音音频等信息已经进化出超精细的神经系统结构和功能函数与之对应.

然而近年来, 神经科学实验发现, 自然界信号的高阶统计特性也会影响神经信息处理的性能. 牛蛙听觉传入神经对自然声音的响应活动频率远超过其对人为噪声的响应活动频率^[6]. 果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 视觉 H1 区神经元可以对不同的速度信号做出反应, 在同样速度信号下, 其对自然环境中的运动物体的反应要比在人为的室内环境有更强的神经反应信号^[7]. 而应用类似于自然界信号统计特性的刺激可以比白噪声更好地重构出视觉和听觉皮层神经元的时空感受野函数^[8,9]. 这些实验指出同样的光波、声音强度或物体运动速度等信号, 在自然环境中和在人为的室内环境中相比, 其所诱发的神经活动有显著不同的强度范围. 这意味着自然界信号中的高阶统计特性(如信号的相关函数或功率谱密度等)对神经信息处理具有很重要的调制作用^[1,2].

事实上, 越来越多的理论和实验证据表明, 感觉神经系统对自然界信号的高阶统计特性普遍具有适应性^[10], 而且其响应函数的增益可能被特殊的神经环路调节, 使得神经系统对给定统计特性的输入信号的信息传输率达到最大化^[11], 即形成高效编码. 神经系统高效编码理论最早由 Horace Barlow^[12]提出,

他指出, 视觉早期通路信息处理原则上是被设计用来去除信号内在信息之间的关联度(冗余度去除(redundancy reduction)), 从而达到对信号每一个独立成分的有效编码. 其后, 神经系统对自然界信号的高效编码假说被以不同方式提出^[13~16]. Olshausen 和 Field^[17]在发表于 1996 年 *Nature* 的文章指出, 自然界信号的统计特性和视觉皮层神经系统的功能函数的特征之间具有密切的相关性. 他们对大量的自然界图像进行去除冗余度的稀疏编码, 过程中生成了一组基函数. 这组基函数和哺乳动物初级视皮层简单神经元感受野的空间结构具有惊人的相似性, 间接说明了早期感觉神经系统通路的神元结构和功能很可能就是依照能够对自然界信号的高阶统计特性进行最佳编码的原则来设计的^[1,2].

1 自然界信号中普遍存在的 1/f 统计特征

1.1 自然界时间相关信号的 1/f 统计特征

那么自然界信号究竟具有什么样的高阶统计特性呢? 这些高阶统计特征会不会存在一些共性? 事实上, 半个世纪以前, 人们就注意到, 自然界信号的二阶统计特性具有时间(或空间)上的长程相关性(即信息冗余度), 即时间(或空间)上分开的两个事件彼此存在一定的相关性. 数学上, 相关意味着可以从一个事件推测到另一个事件发生的可能性. 如果对自然界的时频信号如声音信号或光线强度随时间的变化做功率谱分析, 就会发现这些时频信号的功率谱 $P(f)$ 随频率 f 增加而依幂律下降, 其关系可以被描述为 $P(f) \sim 1/f^\beta$. 令人惊奇的是, 越来越多的实验发现, 自然界的时间相关信号功率谱的幂律 β 指数都在 1 附近. 例如, 海水的流速^[18]、心脏跳动^[19]、自然界的语音^[20]、动物发出的语言^[21]、人类演奏的美妙音乐^[21]、大脑脑电信号^[22,23]等均呈现出 1/f 特征(图 1). 而自然界的二维图像信号(如森林草木)的功率谱则呈现出 $1/f^2$ 特征^[24]. 在傅立叶频率空间中, 1/f 特征信号在等比例宽度的频带内具有相等的功率. 这意味着对于任意给定的频率范围(对数坐标内), 它的功率是不变的, 所以 1/f 特征又称为标度不变性(scale invariant)或无标度性(scale free), 也即在整个频谱范围内, 不存在任何主导性的特征频率. 例如, 在 40~60 Hz 的区间内, 1/f 特征信号具有和它在 4000~6000 Hz

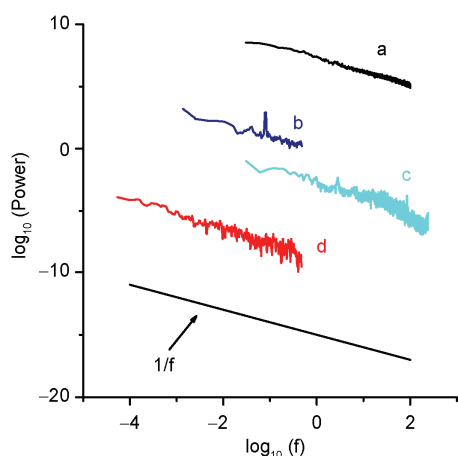


图1 自然界中普遍存在的 $1/f$ 特征

A: 自然场景中随时间变化的光强信号; B: 海洋波浪的速度; C: 音乐的声强; D: 心跳频率的变化. 本图从已发表的数据中分析生成^[18,20,21]

频带内相等的功率. 由于人类对声音的听觉与声波频率的比例有关, 因此在成比例的频率区间内人类听力所感受到的能量是一样的, 而与频率的绝对高低无关(在距离和持续时间相同的情形下, 40~60 Hz 与 4000~6000 Hz 对人类听觉来说没有差别). 如此在所有双倍的频率区间内人类听觉都感受到相同的能量, 因此在电声工程中具有 $1/f$ 特征的噪声经常被用作一种参考信号, 这样人类的听觉系统在所有的频率上所接收到的声音幅度都是近似相等的. 具有 $1/f$ 特征的噪声谱密度是随频率增加而呈 $1/f$ 衰减的, 因而经常称具有 $1/f$ 特征的信号为 $1/f$ 噪声. 与 $1/f$ 噪声对应的是具有 $1/f^0$ 特征的白噪声, 其特点是特征功率谱在全频域内的单位频域下都分布有相同的能量密度, 在线性空间内它也具有平坦的频谱. 换句话说, 一定频域内的白噪声在其中任意给定的带宽内都具有相等的功率. 例如在 40~60 Hz 频域内的白噪声具有和 4000~4020 Hz 频域内相同的功率. 需要注意的是, 具有无限长带宽的白噪声只是一个理论上的概念, 因为在任意频率上都存在相等的功率会导致最终的噪声总功率为无穷大. 在实际应用中的白噪声总是具有一定截止频率(或最高采样率)的噪声信号(即在截止频率以内谱密度函数是平坦的)^[25]. 理论上说, 白噪声在时域自相关统计特性上是任意两个事件都不存在相关性.

1.2 自然界图像信号的 $1/f$ 统计特征

与声音信号类似, 图像的频率是表征图像中灰度变化剧烈程度的指标, 是灰度在平面空间上的梯度. 设 F 是一个能量有限的信号, 则其傅立叶变换就表示傅立叶谱. 从纯粹的数学意义上看, 傅立叶变换是将一个函数转换为一系列周期函数来处理的, 这就好比一面棱镜, 将函数基于频率分解为不同的成分. 从物理效果看, 傅立叶变换是将图像从空间域转换到频率域, 即将图像的灰度分布函数变换为图像的频率分布函数. 众所周知, 傅立叶变换以前, 图像(未压缩的位图)是由在连续空间(现实空间)上的采样得到一系列点的集合, 习惯用一个二维矩阵表示空间上各点, 则图像可由 $z=F(x, y)$ 来表示. 那么实际上对图像进行二维傅立叶变换得到频谱图, 就是图像梯度的分布图. 在傅立叶频谱图上看到的明暗不一的亮点, 实际上就是图像上某一点与邻域点差异的强弱, 即梯度的大小, 也即该点的频率的大小. 一般来讲, 梯度大则该点的亮度强, 否则该点亮度弱. 这样通过观察傅立叶变换后的频谱图, 可以看到图像的能量分布, 如果频谱图中暗的点数更多, 那么实际图像是比较柔和的, 反之, 如果频谱图中亮的点数多, 那么实际图像一定是尖锐的, 边界分明且边界两边像素差异较大的. 对二维傅立叶频谱图沿着角度进行旋转平均就得到一维频谱, 如图 2 所示.

通过对人造城市环境与自然环境两种视觉刺激场景的 $1/f^\beta$ 特性的统计分析发现, 相比于自然环境, 城市具有更大的 β 值, 也可以反应出, 城市环境的图片具有更多低频的轮廓特征, 但缺少线条、纹理等高频成分的精细结构.

1.3 $1/f$ 噪声的发现和产生机制探讨

具有 $1/f$ 统计特征的信号也被称为 $1/f$ 噪声. $1/f$ 噪声最早在 1925 年 Johnson^[26]发表的“低频电路中的肖特基效应”的论文中被提出. 在检验热电子管放大器对频率依赖的白噪声实验中意外发现了一种与白噪声不同的噪声, 该信号的能量主要分布在低频, 其功率谱呈现 $1/f^\beta$ 分布, β 的常数为 0.5~1.5^[26]. 这一现象后来也在很多电子设备的噪声检验中发现. 人们发现, 在碳酸电阻中流过的电流也表现出具有同真空管电流同样功率谱密度的电流噪声. 相继, 在诸如风、光、地球的平均温度、宇宙射线的强度变化等各种自然现象, 以及交通事故、社会经济与股票系

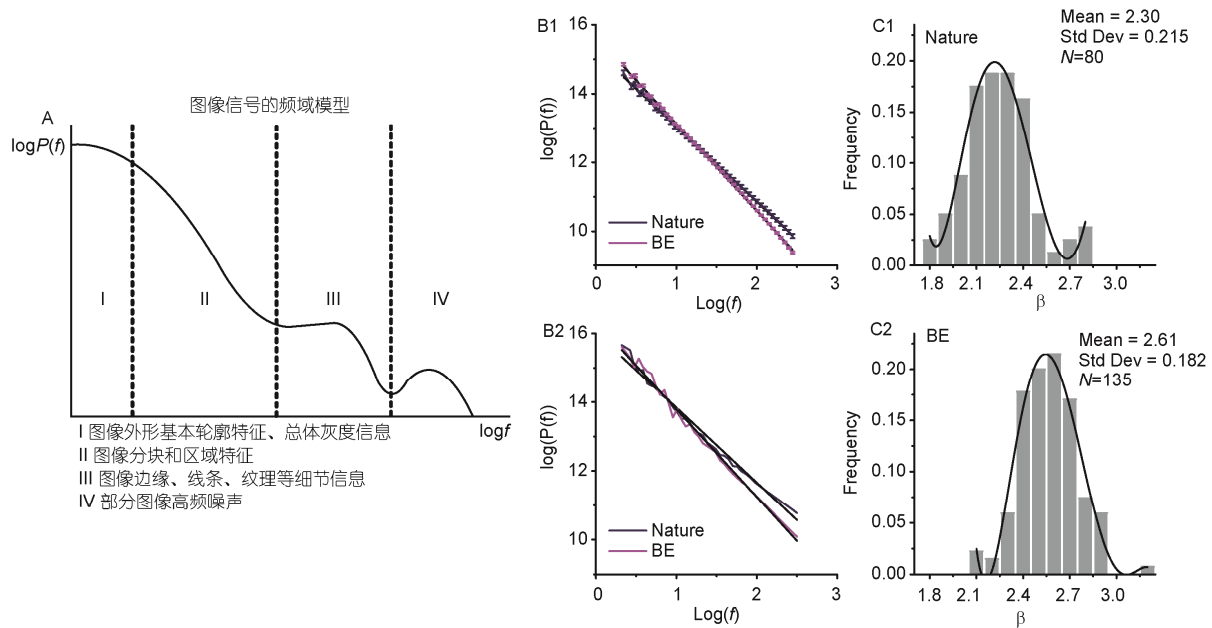


图2 图像信号频域模型与场景示例

A: 图像信号的频域模型, 不同的频率段成分揭示了图像一些特有的信息; B1: 80 幅自然环境的图片与 135 幅城市图片对数坐标系下的功率谱斜率值有显著的差异($P<0.001$, 基于 t 检验); B2: 后续实验中任取两个具有代表性的场景自然环境($\beta=2.24$)与城市环境($\beta=2.62$)的 $1/f^\beta$ 图像; C1: 自然场景下 β 值的分布情况(β 均值=2.30, SD=0.22); C2: 城市场景下 β 值的分布情况(β 均值=2.61, SD=0.18). 其中误差棒表示平均 SD

统中都观察到了“ $1/f$ 噪声”^[27]. $1/f$ 噪声的普遍性, 引起了这样的问题: $1/f$ 噪声究竟是某种共同的物理机制决定的, 还是存在大量的能够产生 $1/f$ 噪声的机制? 近 100 年来, 对 $1/f$ 噪声的研究层出不穷, 但始终没有一个完美的答案. 巴克(Bak)、汤超(Chao Tang)和文森菲尔德(Wiesenfeld)^[28]曾提出自组织临界理论来解释 $1/f$ 噪声的产生机制. 他们假设存在这样一种复杂的动力学系统, 这些系统能够自发演化到“自组织临界状态”, 达到这样的状态以后, 系统的时空动力学行为不再具有特征时间和特征空间尺度, 而表现出覆盖整个系统的满足幂定律分布的时空关联, 它包括 4 种现象, 如突变事件的规则性、分形、 $1/f$ 噪声、标度律^[28]. 然而其后大量的物理学实验和理论分析表明, 自组织临界未必能产生 $1/f$ 噪声^[29], 所以 $1/f$ 噪声的产生机制依然是个谜.

2 大脑感知系统对 $1/f$ 特征的响应和高效编码理论

2.1 感觉神经信息编码是否偏爱 $1/f$ 统计特征

物理学家的争议也表明了 $1/f$ 噪声背后产生机

制的复杂性. 但不管怎样, 自然界信号普遍存在的 $1/f$ 特征恰恰引起研究者的思考, 是否信号内在的长程相关性或 $1/f$ 特征正是自然进化过程中动物大脑感觉系统的结构和功能函数力图适应着去实现高效编码的驱动力?

为此, 2005 年卡耐基梅隆大学的于玉国(本文通讯作者)设计了 3 种单纯的信号, 即白噪声 $1/f^0$ 、 $1/f$ 噪声和 $1/f^2$ 布朗噪声, 以光栅运动视觉信号的形式呈现给视觉, 然后通过记录灵长类大脑初级视皮层的神经元的动作电位发放活动来检验初级视皮层神经元的感受野结构和编码效率^[30]. 结果表明, 初级视皮层的神经元对 $1/f$ 噪声输入信号呈现出最高的编码效率. 并且根据维纳核函数方法对应 $1/f$ 噪声重构出来的感受野函数在预测神经元反应上比另外两种信号重构出来的感受野函数表现出更高的准确率^[30]. 类似的结果由牛津大学听觉实验室在听觉系统神经元也重现出来^[31]. 这些实验结果至少说明 $1/f^\beta$ 信号在当 $\beta=1$ 时要比其他 β 值能够驱动皮层感觉神经元更高的编码效率. 也由此表明, 相比拥有 $1/f^0$ 或 $1/f^2$ 特征的人工信号, 具有 $1/f$ 特征的确使得自然信号具有可以诱发大脑感觉神经元更强的信号响应能力^[32]. 除

此外, 伯克利大学的 Felsen 等人^[33]也指出, 自然信号其他高阶次的统计特性比如相位也是影响着视觉神经元编码效率的关键因素。

2.2 感觉神经系统高效编码理论

$1/f$ 特征可能是神经系统高效编码的驱动因素。为了探究这一现象的本质, 需要确立自然环境信号 $1/f$ 特征和神经信息加工过程的精确定量关系。这为理解神经元的结构和功能特性提供一个理论框架, 这种关系有助于形成基于环境统计特性的新型神经元模型, 也有助于发展出更新研究神经系统的实验程序。

Barlow^[12]认为信息理论可以为信号统计特性和神经系统响应之间建立一个连接, 这一连接是通过编码有效性进行的。有效的信号系统能够更好地对输入信号反应, 包括降低噪音的影响和以更简单的方式呈现复杂的数据。因为所有信号并不都是一样, 可以想象认知系统会对出现频率高的信号进行更好地加工。因此感觉系统加工过程是基于环境的统计学特性。其中尽管自然界环境统计特性会影响神经信息加工过程已经成为共识, 但确立两者直接的精确定量关系仍然很困难。40 多年前, 在信息理论的推动下, Attneave^[34]认为视觉认知的目标是对输入信号的有效表征。Barlow^[35]的去除冗余假说认为在神经的环境中, 早期认知神经元的角色是对感觉输入的去相关。这种高效编码假说同样被其他很多研究者所阐述^[6,16,36]。

借助于强大的计算机分析工具, 高效编码的相关理论被后续更多的研究者所证。目前的统计模型已经可以在单个神经元和神经网络层次验证高效编码的假说。高效编码假说预言单个神经元需要使信息传输最大化。作为实验验证, Laughlin 等人^[37]发现苍蝇(*Muscidae*)视觉系统的大单级细胞的对比度响应特性接近最优的编码标准。Baddeley 等人^[38]发现, 当给予自然场景的视觉输入时, 猫(*Felinae*)和猴子(*Primates*)的初级视觉皮层神经元的瞬时发放率以指数方式分布, 其在平均发放率的约束下保持最优编码。这表明生物视觉系统更适于表征自然的图像。

对于神经系统来说, 高效编码的关键就是初级信号加工时的去相关, 即把自然的 $1/f$ 输入信号功率谱斜率 β 由 1 变为 0, 这是一个解码的过程。然后在更高级的核团, 去相关的信号重新整合。Srinivasan 等人^[39]利用苍蝇外周视觉系统中间神经元的感受野表现为中心

周边拮抗的特点, 测量了自然场景的自相关函数, 然后计算从周边光感受器获得的负抑制总和, 以来有效去除他们的相关。他们随后比较了计算所预测的抑制性周边区域值与对苍蝇复眼一阶神经元真实的精确测量值, 两者结果有着惊人的一致性, 这第一次提供了早期空间视觉加工去相关的定量性证据。

2.3 神经元对 $1/f$ 特征敏感的生物物理机制探讨

前面讨论了信息理论为自然界信号的统计特性和神经系统结构和功能搭建起高效编码的理论框架。但这一假说的具体神经机制目前仍然不清楚。复旦大学于玉国实验室 Fan 和 Yu^[40]希望通过研究经典 Hodgkin-Huxley 神经元模型对 $1/f$ 特征信号和白噪声的响应, 来寻找在单个细胞水平上神经元对长程相关统计特性敏感的生物物理机制。如图 3, 正常情况下, 分别向神经元输入不同强度 $1/f$ 噪声信号和 $1/f^0$ 白噪声信号刺激。首先能够观测到的是, 即使在噪声强度很高的情况下, 神经元的动作电位发放活动频率都很低, 而且增加很小。而受 $1/f$ 噪声信号刺激产生动作电位频率要远高于白噪声, 并且动作电位发放率会随着刺激强度的增大而显著增大。这表明单个神经元对类自然的 $1/f$ 长程相关信号反应更敏感。进而发现通过增加钠失活时间常数(τ_h)、钾激活时间常数(τ_n)和膜时间常数(τ_c)可以降低神经元对 $1/f$ 信号的敏感性, 而改变钠激活时间常数(τ_m)则不改变这种敏感性, 说明 τ_h , τ_n 和 τ_c 是神经元对 $1/f$ 信号更敏感的决定性因素, 其中后两者所占的影响权重更大。通过同时改变 τ_h , τ_n 和 τ_c 的值可以使得神经元对 $1/f$ 信号变的和白噪声输入一样不敏感。这些理论探讨表明神经元产生动作电位相关的离子通道蛋白质大分子活动的时间常数决定了神经元对 $1/f$ 信号的敏感性。这可能可以帮助理解皮层感觉神经元对自然界信号的高效编码机制。

除了在单个神经元水平, 在系统水平神经网络的突触连接和突触传递时间常数可能也会增强神经系统对 $1/f$ 信号的反应敏感性, 这些值得进一步研究。

3 大脑神经信号活动本身也具有 $1/f$ 特征

3.1 大脑神经系统脑电信号的 $1/f$ 特性

一方面, 生物体展现出对类自然信号的 $1/f$ 特征

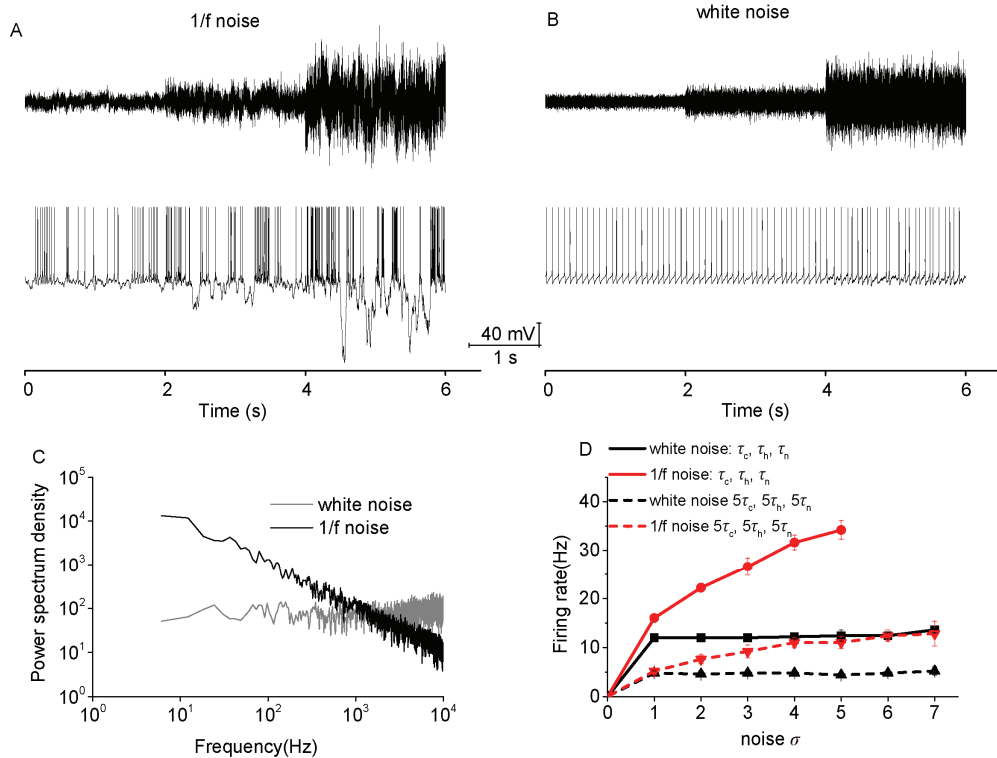


图 3 单个神经元对 1/f 信号反应更为敏感机制的计算模型研究

A 和 B: 1/f 噪声信号和白噪声信号输入以及对应的动作电位输出; C: 1/f 噪声和白噪声信号的功率谱密度分布; D: 在不同离子通道时间常数的情况下, 神经元动作电位频率和输入信号强度之间的关系曲线

的响应敏感特性和高效信息处理特性, 另一方面生物体本身的很多信号也具有 1/f 信号特征. 目前已经观测到大脑活动在很多时空尺度表现出 1/f 形的功率谱分布, 包括神经膜电位^[41,42], 局部场电位(local field potential, LFP)^[43], 侵入式脑电图(electrocorticography, ECoG)^[44~47], 非侵入式脑电图(electroencephalograph, EEG), 脑磁图(magnetoencephalography, MEG)^[48]和功能性核磁共振(functional magnetic resonance imaging, fMRI)^[43,49,50]. 此外, 也有报道神经递质释放^[51]和神经发放^[52]呈现出 1/f 分布, 不过这些尚有争议^[42,45,53]. 最后, 一些人类的行为如呼吸、血压、心跳、反应时, 命中率和力量等也呈现出 1/f 分布^[54~58]. 这种 1/f 分布暗示着尺度的不变性, 即在动力学特征中不存在支配性的时间尺度和频率. 因此, 大脑活动所呈现的这种 1/f 功率谱分布缺乏周期性, 这与传统对神经信号振幅的分析不同. 大脑的这种活动特性被称为神经的无标度活动.

同济大学城市设计学院和复旦大学生命科学学院合作研究小组曾设计实验采集健康被试者处于如

图 2 所收集的自然场景和城市场景中的脑电信号(EEG, 每一个电极记录一组关于电压的时间序列), 并分析其功率谱特征, 根据数据分析发现, 所有电极记录到的脑电功率谱密度均服从幂函数分布(图 4)^[59], 即符合 $1/f^\beta$ 统计特征. 而 $1/f^\beta$ 统计特征又揭示了时域中的长程相关性. 在脑电信号中两个时间事件具有更强的时间相关性就会导致一个更大的 β 值. 一个具有 $1/f^\beta$ 性质的功率谱中, 随着频率的增加功率会相应地下降, 这意味着, 没有特殊占主导的周期性振荡因素. 因此一个纯的 $1/f^\beta$ 的活动更像是一个无节奏的运动. 与此对应的是, 脑电信号还由于处于不同的行为状态而具备不同的节律特征, 如脑电波的 δ 波(0~3 Hz), θ 波(4~7 Hz), α 波(8~12 Hz), β 波(13~30 Hz)和 γ 波(30~100 Hz)等 5 个基本节律. 这些节律和大脑一些特殊的行为或功能状态密切相关. 如图 4 中可以看到人脑在闭眼清醒状态会出现明显的 α 波. 可以说大脑活动是由一系列节律活动与无节奏活动的组合. 近几十年来, 研究者将工作重心集中在对大脑振荡活动的分析, 却将无节奏活动视为一个纯噪声而丢

弃. 直到最近有许多证据表明大脑的无节奏活动并不单纯是噪声, 甚至可能与大脑功能有着紧密的关联^[60].

有趣的是, 在这项研究中发现, 相比于城市场景对应自然环境的脑电信号拥有一个更大的 β 值, 而这个更大的幂率指数 β 意味着一种更长的时间相关性, 表明在系统中过去的动态会对未来的动态产生更强烈更深远的影响, 即系统有更长程的记忆. 而一个小的幂率指数可能暗示工作任务的行为加强了, 这在一个用 ECoG(颅内脑电记录)来研究未知刺激的视觉检测任务中也得到验证. 因此, 这项实验发现在自然场景下记录的人脑 EEG 所演算得到的功率谱比城市场景拥有更大 β 值的结论定量揭示了人在前一种环境中更加放松并且拥有更强的脑功能连接. 但是, 人脑在最佳状态或最愉快情况时对应的 β 范围仍然需要设计更好的实验来确定并加以验证.

过去的几十年, 大脑活动包含的 $1/f$ 斜率现象通常被认为不重要, 对大脑活动更强调对波形振幅的分析. 而近些年来越来越多的证据表明 $1/f$ 现象在大脑的活动中起着至关重要的作用^[60]. 相关计算模型已经开始阐明周期性网络中, 无规律泊松发放的皮质锥体神经元如何形成大脑场电位的 $1/f$ 功率谱分布. 同时越来越多的实验阐明了在发育^[61,62]、睡眠^[63]和精神疾病发生^[64-67]过程中 $1/f$ 无标度大脑活动的变化. 这些通过非侵入式技术(EEG 和 MEG)获得的结果为理解大脑神经的活动提供了一个很好的窗口.

$1/f$ 现象既存在于神经系统中, 也存在于更广尺度的自然界中^[68]. 这些不同的系统存在相似 $1/f$ 分布的无标度动力学特性, 缺乏功能特异性. 因此, 以往

的神经分析忽略了这一现象特征. 然而需要指出的是功率谱分析只是一个二阶统计量, 相似的功率谱分布并不意味着更高阶次的统计特性也相似^[44]. 换句话说, 尽管很多不同的系统均含有 $1/f$ 功率谱特性, 但其内在更深入的动力学机制很可能是不同的. He 等人^[44]对清醒和睡眠的 ECoG 信号, 时长 4 个月的地震网络监测信号和股票市场约 80 年的道-琼斯指数进行更深入的分析. 结果发现, 这些信号的功率谱密度均表现为 $1/f$ 分布, 而通过对低频成分的相位以及高频成分的振幅等更高阶次的分析^[69]发现 3 种信号的相关特性是很不同的. 该研究表明, 尽管很多信号包含着相似的 $1/f$ 斜率特征, 但它们更深层次的性质特征存在很多不同. 因此, $1/f$ 形的无标度神经活动同样包含着丰富的特征信息.

3.2 无标度大脑活动的功能意义

对于大脑无标度活动的功能定位研究才刚开始, 但已经有越来越多的证据表明这种无标度活动同大脑功能活动密切相关.

首先, LFP 的不同频率(5~200 Hz)能量分布和神经细胞的发放率密切相关. 这一现象在人(*Homo sapiens*)和猕猴(*Macaca mulatta*)都有发现^[46,70]. Ray 和 Maunsell^[70]利用 LFP 场电位技术记录清醒猕猴初级视皮层(V1)LFP 场电位, 在相同的频率范围内同时测量大脑无标度活动和神经电信号的振幅. 当他们增加视觉刺激尺寸时, 神经元群体放电率和 γ 波功率谱密度均下降, 而 γ 波的振幅却增加了. 因此在这个实验中神经元发放率与相应神经元的无节律活动而不是 γ 波震荡相关. 群体细胞的发放率与相关波段

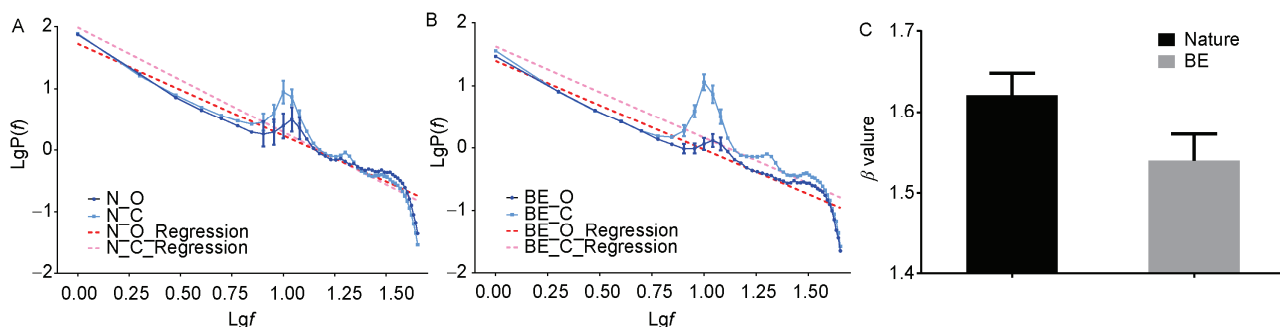


图4 自然场景与城市场景下 EEG 功率谱 $1/f$ 特征与统计图

A: 自然场景下人脑(枕叶电极记录数据)在睁闭眼时 EEG 功率谱在对数坐标系下呈现 $1/f$ 特征; B: 城市场景下人脑(枕叶电极记录数据)在睁闭眼时 EEG 功率谱在对数坐标系下呈现 $1/f$ 特征; C: 人在观察这两种不同场景时, EEG 对应 $1/f$ 特征中的 β 值存在显著的差异($P=0.033$, 基于配对 t 检验)

尤其是 γ 波(30~100 Hz)的能量相关, 同时在做其他不同任务时 θ 波、 α 波和 β 波频段能量也会与之相关, 这一信息并没有被神经活动振幅所掩盖. 相关的任务活动包括视觉刺激^[71]、手指活动^[45]、语言活动^[72]和观看视频^[73].

其次, 多项研究证明 $1/f$ 的斜率指数 β 可以被感觉刺激和任务绩效调节. 通过胞内记录记录猫 V1 区细胞的膜电位发现, 功率谱高频(75~200 Hz)成分的 β 斜率大小可以被视觉输入的时空相关特性调节^[42]. 对人脑的 ECoG 记录发现, 在不可预知视觉探测任务中, 皮层电位功率谱低频成分(<4 Hz)的 β 斜率出现了下降^[44]. β 值的下降反应了时间尺度自相关程度的减弱, 这种执行任务时的 ECoG 信号记录出现基于时间自相关 $1/f$ 斜率的下降, 反应了实时信息加工有效性的需求.

此外, 皮质电位和 fMRI 信号具有相关性^[74-77]. 同前面的实验结果类似, 在执行不可预知视觉探测任务时, fMRI 信号的 $1/f$ 斜率同静息态相比同样出现了下降^[78]. 有趣的是这种现象在大脑的激活区和非激活区均有发现. 这一结果最近被一项工作记忆的研究所扩展, 随着被试被要求认知的任务加重, $1/f$ 斜率值 β 减小得更多^[79]. 对全脑进行的 fMRI 信号测量进一步阐明了大脑默认网络, 显著性网络和视觉皮质中 β 值的可变性最大, 而皮质下核团和运动皮质 β 值的可变性最小^[62,78]. 有趣的是拥有更大可变 β 值的大脑核团同时也消耗更多的葡萄糖能量^[78], 这些结果提示了静息脑网络中 fMRI 信号自相关程度的变化, β 值随着新陈代谢的增加而增加.

最后, 正如前面已经提到, 大脑神经活动振幅的

波动程度同样表现出功率谱的 $1/f$ 特性^[80,81]. 最近的研究发现, EEG 和 MEG 信号振幅的标度指数同实验中任务输出的标度指数是相关的^[56,57]. 这些发现扩展了行为与大脑无标度活动的相关研究.

3.3 无标度大脑活动的形成机制

虽然目前关于无标度大脑活动的具体机制尚不清楚. 但相关的计算模型对大脑神经信号功率谱的 $1/f$ 斜率进行了大量研究. Dehghani 等人^[48]发现, 觉醒状态下非侵入式 EEG 信号在 0.1~10 Hz 的频段, 其 $1/f$ 斜率的范围为 1~2, 平均值为 1.33 ± 0.2 . MEG 信号的 $1/f$ 斜率平均值要更小, 为 1.06 ± 0.3 . 对于 fMRI 信号的研究则发现大脑灰质发放率小于 0.1 Hz 的核团中, fMRI 信号的 $1/f$ 斜率为 0.5~1, 平均值约为 0.8^[50,78]. 这些不同种类信号功率谱的 $1/f$ 斜率的差异可能意味着: (i) 信号产生源的生物物理特性的差异; (ii) 仪器探测技术本身对脑信号带来的滤波器效应. 这些差异背后反映的不同种类信号的信息处理和整合过程及其产生机制可能是未来的一个研究热点. 其实在信息理论的推动下, 早期 Attneave^[34]就认为视觉认知的目标是形成对输入信号的有效映像表征. 或许在大脑感觉通路的早期信息处理阶段, 是一个对外界信号的去相关高效编码阶段, 而在后期信息处理阶段主要是对所有提取到的特征进行捆绑和整合的阶段, 在这个高级认知阶段会形成对外部世界的映像, 也因此就具有了与外界世界相似的时间和空间上的长程相关特性^[22,82], 这需要将来更多的理论解析和实验研究来揭示大脑感知信息处理机制.

参考文献

- 1 Stansbury D E, Naselaris T, Gallant J L. Natural scene statistics account for the representation of scene categories in human visual cortex. *Neuron*, 2013, 79: 1025–1034
- 2 Simoncelli E P, Olshausen B A. Natural image statistics and neural representation. *Annu Rev Neurosci*, 2001, 24: 1193–1216
- 3 寿天德. 视觉信息处理的脑机制. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2010
- 4 Wang W, Shou T D. Pattern adaptation of relay cells in the lateral geniculate nucleus of binocular and monocular vision-deprived cats. *Sheng Li Xue Bao*, 2000, 52: 230–234
- 5 Shou T D. The functional roles of feedback projections in the visual system. *Neurosci Bull*, 2010, 26: 401–410
- 6 Rieke F, Bodnar D A, Bialek W. Naturalistic stimuli increase the rate and efficiency of information transmission by primary auditory afferents. *Proc Biol Sci*, 1995, 262: 259–265
- 7 Lewen G D, Bialek W, de Ruyter van Steveninck R R. Neural coding of naturalistic motion stimuli. *Network*, 2001, 12: 317–329
- 8 Theunissen F E, David S V, Singh N C, et al. Estimating spatio-temporal receptive fields of auditory and visual neurons from their responses to natural stimuli. *Network*, 2001, 12: 289–316

- 9 Vinje W E, Gallant J L. Natural stimulation of the nonclassical receptive field increases information transmission efficiency in v1. *J Neurosci*, 2002, 22: 2904–2915
- 10 Fairhall A L, Lewen G D, Bialek W, et al. Efficiency and ambiguity in an adaptive neural code. *Nature*, 2001, 412: 787–792
- 11 Wainwright M J. Visual adaptation as optimal information transmission. *Vision Res*, 1999, 39: 3960–3974
- 12 Barlow H B. The coding of sensory messages. *Curr Probl Anim Behav*, 1961, 13: 331–360
- 13 Laughlin S. A simple coding procedure enhances a neuron's information capacity. *Z Naturforsch C*, 1981, 36: 910–912
- 14 Field D J. Relations between the statistics of natural images and the response properties of cortical cells. *J Opt Soc Am A*, 1987, 4: 2379–2394
- 15 Atick J J. Could information-theory provide an ecological theory of sensory processing. *Network*, 1992, 3: 213–251
- 16 van Hateren J H. A theory of maximizing sensory information. *Biol Cybernet*, 1992, 68: 23–29
- 17 Olshausen B A, Field D J. Emergence of simple-cell receptive field properties by learning a sparse code for natural images. *Nature*, 1996, 381: 607–609
- 18 Taft B A, Hickey B M, Wunsch C, et al. Equatorial undercurrent and deeper flows in the central pacific. *Deep Sea Res Ocean Abst*, 1974, 21: 403–430
- 19 Musha T, Yamamoto M. 1/f fluctuations in biological systems. In: *Proceedings of the 19th Annual International Conference of the IEEE*, Chicago, 1997, 6: 2692–2697
- 20 De Coensel B, Botteldooren D, De Muer T. 1/f noise in rural and urban soundscapes. *Acta Acust United Ac*, 2003, 89: 287–295
- 21 Voss R F, Clarke J. “1/f noise” in music: music from 1/f noise. *J Acoust Soc Am*, 1978, 63: 258–263
- 22 Gilden D L, Thornton T, Mallon M W. 1/f noise in human cognition. *Science*, 1995, 267: 1837–1839
- 23 Novikov E, Novikov A, Shannahoff-Khalsa D, et al. Scale-similar activity in the brain. *Phys Rev E*, 1997, 56: R2387
- 24 Ruderman D L, Bialek W. Statistics of natural images: scaling in the woods. *Phys Rev Lett*, 1994, 73: 814
- 25 Marmarelis V. *Analysis of Physiological Systems: the White-Noise Approach*. Dordrecht: Springer Science & Business Media, 2012
- 26 Johnson J B. The schottky effect in low frequency circuits. *Phys Rev*, 1925, 71–85
- 27 Milotti E. 1/f noise: a pedagogical review. 2002, arXiv preprint physics/0204033
- 28 Bak P, Tang C, Wiesenfeld K. Self-organized criticality: an explanation of the 1/f noise. *Phys Rev Lett*, 1987, 59: 381
- 29 Nagel S R. Instabilities in a sandpile. *Rev Mod Phys*, 1992, 64: 321
- 30 Yu Y, Romero R, Lee T S. Preference of sensory neural coding for 1/f signals. *Phys Rev Lett*, 2005, 94: 108103
- 31 Garcia-Lazaro J, Ahmed B, Schnupp J. Tuning to natural stimulus dynamics in primary auditory cortex. *Curr Biol*, 2006, 16: 264–271
- 32 Simoncelli E P. Vision and the statistics of the visual environment. *Curr Opin Neurobiol*, 2003, 13: 144–149
- 33 Felsen G, Touryan J, Han F, et al. Cortical sensitivity to visual features in natural scenes. *PLoS Biol*, 2005, 3: e342
- 34 Attneave F. Some informational aspects of visual perception. *Psychol Rev*, 1954, 61: 183–193
- 35 Barlow H B. Possible principles underlying the transformation of sensory messages. *Sens Commun*, 1961, 13: 217–234
- 36 Field D J. What is the goal of sensory coding. *Neural Comput*, 1994, 6: 559–601
- 37 Laughlin S B, van Steveninck R R D, Anderson J C. The metabolic cost of neural information. *Nat Neurosci*, 1998, 1: 36–41
- 38 Baddeley R, Abbott L F, Booth M C A, et al. Responses of neurons in primary and inferior temporal visual cortices to natural scenes. *Proc Biol Sci*, 1997, 264: 1775–1783
- 39 Srinivasan M V, Laughlin S B, Dubs A. Predictive coding—a fresh view of inhibition in the retina. *Proc Biol Sci*, 1982, 216: 427–459
- 40 Fan B Q, Yu Y G. Computational investigation of biophysical mechanism of individual neurons to 1/f signal. *PLoS Comput Biol*, 2015, in press
- 41 Destexhe A, Rudolph M, Pare D. The high-conductance state of neocortical neurons *in vivo*. *Nat Rev Neurosci*, 2003, 4: 1019–1019
- 42 El Boustani S, Marre O, Behuret S, et al. Network-state modulation of power-law frequency-scaling in visual cortical neurons. *PLoS Comput Biol*, 2009, 5: e1000519
- 43 Milstein J, Mormann F, Fried I, et al. Neuronal shot noise and brownian 1/f² behavior in the local field potential. *PLoS One*, 2009, 4: e4338
- 44 He B J, Zempel J M, Snyder A Z, et al. The temporal structures and functional significance of scale-free brain activity. *Neuron*, 2010, 66: 353–369
- 45 Miller K J, Sorensen L B, Ojemann J G, et al. Power-law scaling in the brain surface electric potential. *PLoS Comput Biol*, 2009, 5: e1000609
- 46 Manning J R, Jacobs J, Fried I, et al. Broadband shifts in local field potential power spectra are correlated with single-neuron spiking in

- humans. *J Neurosci*, 2009, 29: 13613–13620
- 47 Freeman W J, Zhai J. Simulated power spectral density (PSD) of background electrocorticogram (ECoG). *Cogn Neurodyn*, 2009, 3: 97–103
 - 48 Dehghani N, Bedard C, Cash S S, et al. Comparative power spectral analysis of simultaneous electroencephalographic and magnetoencephalographic recordings in humans suggests non-resistive extracellular media. *J Comput Neurosci*, 2010, 29: 405–421
 - 49 Bullmore E T, Long C, Suckling J, et al. Colored noise and computational inference in neurophysiological (fMRI) time series analysis: resampling methods in time and wavelet domains. *Hum Brain Mapp*, 2001, 12: 61–78
 - 50 Ciuciu P, Varoquaux G, Abry P, et al. Scale-free and multifractal time dynamics of fMRI signals during rest and task. *Front Physiol*, 2012, 3: 186
 - 51 Lowen S B, Cash S S, Poo M, et al. Quantal neurotransmitter secretion rate exhibits fractal behavior. *J Neurosci*, 1997, 17: 5666–5677
 - 52 Lowen S B, Ozaki T, Kaplan E, et al. Fractal features of dark, maintained, and driven neural discharges in the cat visual system. *Methods*, 2001, 24: 377–394
 - 53 Bennett M R, Kearns J L. Statistics of transmitter release at nerve terminals. *Prog Neurobiol*, 2000, 60: 545–606
 - 54 Gilden D L. Cognitive emissions of 1/f noise. *Psychol Rev*, 2001, 108: 33–56
 - 55 Kello C T, Brown G D, Ferrer I C R, et al. Scaling laws in cognitive sciences. *Trends Cogn Sci*, 2010, 14: 223–232
 - 56 Smit D J, Linkenkaer-Hansen K, de Geus E J. Long-range temporal correlations in resting-state alpha oscillations predict human timing-error dynamics. *J Neurosci*, 2013, 33: 11212–11220
 - 57 Palva J M, Zhigalov A, Hirvonen J, et al. Neuronal long-range temporal correlations and avalanche dynamics are correlated with behavioral scaling laws. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 3585–3590
 - 58 Monto S, Palva S, Voipio J, et al. Very slow EEG fluctuations predict the dynamics of stimulus detection and oscillation amplitudes in humans. *J Neurosci*, 2008, 28: 8268–8272
 - 59 Chen Z, He Y J, Yu Y G. Enhanced functional connectivity properties of human brains in nature scenes. *Cogn Comput*, 2015, in press
 - 60 He B J. Scale-free brain activity: past, present, and future. *Trends Cogn Sci*, 2014, 18: 480–487
 - 61 Smit D J, de Geus E J, de Nieuwenhuijzen M E, et al. Scale-free modulation of resting-state neuronal oscillations reflects prolonged brain maturation in humans. *J Neurosci*, 2011, 31: 13128–13136
 - 62 Fransson P, Metsaranta M, Blennow M, et al. Early development of spatial patterns of power-law frequency scaling in fMRI resting-state and EEG data in the newborn brain. *Cerebral Cortex*, 2013, 23: 638–646
 - 63 Tagliazucchi E, von Wegner F, Morzelewski A, et al. Breakdown of long-range temporal dependence in default mode and attention networks during deep sleep. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 15419–15424
 - 64 Maxim V, Sendur L, Fadili J, et al. Fractional gaussian noise, functional mri and Alzheimer's disease. *NeuroImage*, 2005, 25: 141–158
 - 65 Tolkunov D, Rubin D, Mujica-Parodi L R. Power spectrum scale invariance quantifies limbic dysregulation in trait anxious adults using fMRI: adapting methods optimized for characterizing autonomic dysregulation to neural dynamic time series. *NeuroImage*, 2010, 50: 72–80
 - 66 Montez T, Poil S S, Jones B F, et al. Altered temporal correlations in parietal alpha and prefrontal theta oscillations in early-stage alzheimer disease. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 1614–1619
 - 67 Wei M B, Qin J L, Yan R, et al. Identifying major depressive disorder using hurst exponent of resting-state brain networks. *Psychiatry Res*, 2013, 214: 306–312
 - 68 Anderson P W. How nature works: the science of self-organized criticality. *Nature*, 1996, 383: 772–773
 - 69 Canolty R T, Edwards E, Dalal S S, et al. High gamma power is phase-locked to theta oscillations in human neocortex. *Science*, 2006, 313: 1626–1628
 - 70 Ray S, Maunsell J H. Different origins of gamma rhythm and high-gamma activity in macaque visual cortex. *PLoS Biol*, 2011, 9: e1000610
 - 71 Henrie J A, Shapley R. Lfp power spectra in v1 cortex: the graded effect of stimulus contrast. *J Neurophysiol*, 2005, 94: 479–490
 - 72 Bouchard K E, Mesgarani N, Johnson K, et al. Functional organization of human sensorimotor cortex for speech articulation. *Nature*, 2013, 495: 327–332
 - 73 Honey C J, Theisen T, Donner T H, et al. Slow cortical dynamics and the accumulation of information over long timescales. *Neuron*, 2012, 76: 423–434
 - 74 He B J, Raichle M E. The fMRI signal, slow cortical potential and consciousness. *Trends Cogn Sci*, 2009, 13: 302–309
 - 75 He B J, Snyder A Z, Zempel J M, et al. Electrophysiological correlates of the brain's intrinsic large-scale functional architecture. *Proc*

- Natl Acad Sci USA, 2008, 105: 16039–16044
- 76 Pan W J, Thompson G J, Magnuson M E, et al. Infraslow lfp correlates to resting-state fMRI bold signals. *NeuroImage*, 2013, 74: 288–297
- 77 Kahn I, Knoblich U, Desai M, et al. Optogenetic drive of neocortical pyramidal neurons generates fMRI signals that are correlated with spiking activity. *Brain Res*, 2013, 1511: 33–45
- 78 He B J. Scale-free properties of the functional magnetic resonance imaging signal during rest and task. *J Neurosci*, 2011, 31: 13786–13795
- 79 Clayton K, Frey B. Studies of mental “noise”. *Nonlinear Dynamics Psychol Life Sci*, 1997, 1: 173–180
- 80 Linkenkaer-Hansen K, Nikouline V V, Palva J M, et al. Long-range temporal correlations and scaling behavior in human brain oscillations. *J Neurosci*, 2001, 21: 1370–1377
- 81 Linkenkaer-Hansen K, Nikulin V V, Palva J M, et al. Stimulus-induced change in long-range temporal correlations and scaling behaviour of sensorimotor oscillations. *Eur J Neurosci*, 2004, 19: 203–211
- 82 Wagenmakers E J, Farrell S, Ratcliff R. Estimation and interpretation of 1/f α noise in human cognition. *Psychono Bull Rev*, 2004, 11: 579–615

1/f Characteristic in Natural Signals and Sensory Neural Response Properties

FAN BoQiang, HE YuJia & YU YuGuo

School of Life Science and the Collaborative Innovation Center for Brain Science, Center for Computational Systems Biology, Fudan University, Shanghai 200438, China

Abundant experimental evidence has shown that sensory neurons process natural signals more efficiently than artificial signals. Although this is understandable based on evolution, it remains unclear which types of intrinsic signal properties of natural signals are used by the brain to “adapt” and make processing efficient. What type of signal parameters stimulate neuronal or network functions to their maximal performance? The answer might be critical for understanding the operating principle of brains and important for the development of artificial intelligence. Correspondingly, it is well-known that the 1/f characteristic (or long-term correlation) is a common feature in the power spectra of natural signals. The power spectral density $P(f)$ of a natural signal (for example, the temporal luminance variation in natural scenes, velocity of ocean waves, loudness of natural sounds, variance of heart-rate, spontaneous neuronal activity, etc.) typically decreases in power as frequency increases, showing a mathematical relationship as $P(f) \sim 1/f^\beta$ (where $\beta \cong 1$). Although the physical mechanism of the generation process of the 1/f characteristic remains unclear, it is important to investigate how the nervous system produces a response to signals with 1/f characteristics and how the brain electronic activity formulates 1/f-type signals. This information may be fundamentally relevant to understanding the neural mechanism of information processing and signal representation. This paper will review the theoretical and experimental progress related to this issue.

1/f noise, statistical property, natural signal, visual system, neural information processing

doi: 10.1360/N052016-00128