

默认模式网络与任务正网络之间 相互拮抗的神经动力学分析*

程现军, 王毅泓, 王如彬

(华东理工大学 认知神经动力学研究所, 上海 200237)

摘要: 任务正激活与任务负激活的工作机制是认知功能实现的基本要素,这一拮抗关系的失衡或者受损可能会引发一系列严重的退行性神经疾病,然而到目前为止,尚不清楚这种拮抗现象的神经机制.该文基于默认模式网络与任务正网络在突触层面上相互抑制的假设,并结合多种刺激条件下的工作记忆模型,进行了计算机数值模拟.研究结果表明:1) 任务正网络与任务负网络之间在神经活动上呈现出拮抗关系;2) 伴随着工作记忆刺激方向数目的增加,任务负网络神经活动的衰减程度会随之增大;3) 当工作记忆相关的脑区其神经活动增加时,任务负网络的神经活动减少;4) 并且随着工作记忆任务难度的增加,任务负网络的神经活动会迅速衰减.这些计算结果都与神经科学实验数据是匹配的.由于任务负激活是默认模式网络的主要特征,因此默认模式网络与任务正网络在突触层面上的相互抑制是这两种不同性质网络之间形成拮抗关系的根本原因.

关键词: 任务正激活; 任务负激活; 默认模式网络; 工作记忆; 拮抗关系

中图分类号: O29; O39 **文献标志码:** A **DOI:** 10.21656/1000-0887.390027

引 言

神经成像技术以及功能磁共振成像 fMRI 的使用,使得人们可以从全局的角度研究大脑的活动.而这些研究的重点通常都把关注点聚焦在那些随着任务的执行而神经活动出现增加的那些脑区^[1-4].但是有许多的脑区,它们的神经激活程度在任务态条件下不升反降,而这些脑区处于静息态时,其神经活动又会大幅增加.神经科学家把这种具有内在的、固有的神经活动模式的一系列脑区所组成的网络称之为默认模式网络^[3,5-7].

实验数据表明,任务态下大脑所消耗的能量只比静息态高 5% 左右^[6].静息态下的最大能量消耗来自于默认模式网络,而默认模式网络在静息态下消耗的能量几乎占大脑能耗的 95% 以上^[5].

正是默认模式网络的这些特有的表现,使得科学家们的研究兴趣聚焦在静息态脑网络的研究方面.利用静息态下的神经活动数据,人们发现,大脑在静息态时的血氧水平依赖对比信号的频率在 0.1 Hz 以下^[3].人们利用各种手段从静息态网络中分离出一系列子网络,包括:背侧注意网络、听觉网络、默认模式网络、视觉网络、体感运动网络等.属于同一个静息态子网络

* 收稿日期: 2018-01-22; 修订日期: 2018-04-13

基金项目: 国家自然科学基金(11232005;11472104)

作者简介: 程现军(1991—),男,硕士生(E-mail: chxjmain@163.com);

王如彬(1951—),男,教授,博士生导师(通讯作者. E-mail: rbwang@163.com).

的各个脑区,其血氧水平依赖对比信号表现出高度的相关性^[8].被划分到同一子网络的各个脑区在执行某一与该子网络有关的认知功能时,这个网络中各个脑区的神经活动之间同样表现出很强的相关性^[9].

大脑的网络结构由两类互相拮抗的网络组成:第一类网络是任务负激活网络,即默认模式网络,其在静息态时激活,在任务态时失活;第二类网络是任务正网络,其在任务态时激活而在静息态时失活.各个静息态网络内部及网络之间在不同认知状态和静息态下的正常连接模式的维持被认为是实现正常认知功能必要的神经基础^[9-10].

在静息态网络的研究中,一个重要的方面是对存在拮抗作用的网络进行研究.而其中的许多研究都集中在对这一拮抗关系的实验方面,例如研究不同认知状态下这一拮抗关系的具体表现^[11-12],不同年龄或者发育阶段下大脑的拮抗关系^[13-14],以及这一拮抗关系与各种疾病的因果联系^[15-16],此外还有智力与这一拮抗关系的研究^[17-18].但是,对于这一拮抗关系的形成原因并不清楚,有研究认为额顶控制网络参与了这一拮抗关系的调控^[19];也有研究认为显著网络参与了这一拮抗关系的调控^[20];还有研究认为脑岛在这一拮抗关系的形成中起着重要作用^[21].但是,很少有文献从神经微环路机制上来解释这一现象的形成原因,尤其是神经动力学方面.

对于默认模式网络与背侧注意网络的拮抗关系,有人认为其网络环路方面的原因是默认模式网络与背侧注意网络之间存在互相抑制的作用^[22].以上实验证据证明,任务正网络与任务负网络的活动模式是相反的.为了进一步明确大脑中的任务正网络和任务负网络是如何互相作用的,并综合默认模式网络的种种表现和有关功能,本文提出了一个新的神经模型.这个模型对包括所有静息态网络之间的拮抗关系提供了一个假说.而工作记忆网络的神经活动与默认模式网络的神经活动之间也存在拮抗关系^[23-24],并且工作记忆是人类智力的重要组成部分.在工作记忆任务中,腹内侧前额叶皮层(MFC)是负激活程度最高的区域,而背外侧前额叶皮层(DLPFC)是激活程度最高的区域^[23].神经元的发放活动是血氧水平依赖对比信号的重要来源,血氧水平依赖对比信号与神经元的发放活动之间具有很强的相关性^[25].为此,本文构建了一个工作记忆网络与默认模式网络相互耦合的神经模型.仿真实验结果表明,所提出的理论计算模型可以解释默认模式网络与工作记忆网络之间在静息态和任务态条件下的拮抗关系,从而在理论上给出了这两种不同性质网络之间拮抗关系的定量证明.

1 任务正网络与任务负网络耦合模型结构

为了证明任务正网络与任务负网络在神经活动上的拮抗关系,本文提出了一个计算框架.下面简要叙述该计算框架的工作原理.

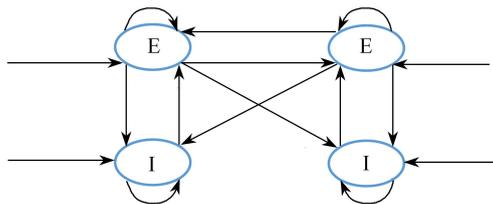


图 1 模型的结构图

Fig. 1 The structure of the model

该模型在结构上分为两个部分,即任务正网络与任务负网络.其中每一个网络各自包含一个兴奋性神经元群(E)和一个抑制性神经元群(I).这些神经元群之间的连接关系以及神经元群内部的连接如图1所示.

其中任务正网络的兴奋性神经元对刺激具有选择性,任务正网络的抑制性神经元和任务负激活网络的神经元对刺激没有选择性.这里有两种投射方式,一种是任务正网络的兴奋性神经元长距离投射到任务负网络的兴奋性神经元和它的抑制性神经元中,并且这类投射偏重于任务负网络的抑制性神经元.同时,另一类投射路径是任务负网络的兴奋性神经元长距离投射到任务正网络的兴奋性神经元以及它的抑制性神经元中,并且偏向于任务正网络的抑制性神经元.网络的所有神经元都接受来自其他脑区的噪声.外部刺激只可能作用于任务正网络的兴奋性神经元.在大脑执行外在任务时,任务正网络的兴奋性神经元接受外部刺激,从而使得任务正网络的一部分兴奋性神经元的神经活动显著增强.这一显著增强的兴奋性神经信号传递到任务负网络,由于在任务正网络到任务负网络的投射中,兴奋性神经元对抑制性神经元的投射占据主导地位.因此,任务正网络的神经活动增强,而任务负网络的神经活动减弱.在大脑处于静息态时,任务正网络的兴奋性神经元没有受到外部刺激,那么任务负网络的神经活动就处于不受抑制的状态.此时,任务负网络的神经元对刺激没有选择性,且其内部属性决定了静息态时任务负网络的神经活动很活跃.由于在任务负网络到任务正网络的投射中,兴奋性神经元对抑制性神经元的投射也占据主导地位.此时,任务负网络的兴奋性活动对任务正网络的活动产生了强烈的抑制作用,使得任务正网络的神经活动减少.

2 模型的数学方程

对于工作记忆模型,使用的是 Compte 等^[26]提出的模型.该模型中兴奋性神经元对刺激方向具有选择性.每个兴奋性神经元都有一个偏好方向.偏好方向的范围在 $0^\circ \sim 360^\circ$ 间,工作记忆网络中兴奋性神经元的偏好方向是任务正网络中兴奋性神经元的编号的函数,第 i 个兴奋性神经元的偏好方向为 $(360i/4096)^\circ$,任务正网络中包含 4096 个兴奋性神经元和 1024 个抑制性神经元.模型中所有的神经元都是用整合发放模型来模拟的.阈值以下的膜电位方程为

$$C_m \frac{dV(t)}{dt} = -g_L(V(t) - V_L) - I_{syn}, \quad (1)$$

其中, C_m 是膜电容, g_L 是漏电导, V_L 是静息电位, $V(t)$ 是膜电位, I_{syn} 是流入神经元的总的突触电流.当神经元的膜电位达到或者超过阈值电位 V_{thr} 时,神经元产生一个动作电位,然后神经元的膜电位立即重置到 V_{reset} ,并保持该电位一小段时间,即不应期 τ_{ref} .在不应期内,神经元不能产生动作电位.

突触电流由 AMPA 受体、NMDA 受体、GABA 受体来介导.来自任务正网络外部的自发神经活动被模拟成与任务无关的背景噪声 I_{noise} ,输入到任务正网络的兴奋性神经元的刺激阵列所形成的刺激电流为 I_{ext} ,每个神经元接收到的总突触电流为

$$I_{syn}(t) = I_{AMPA} + I_{NMDA} + I_{GABA} + I_{noise} + I_{ext}. \quad (2)$$

上式各电流的表达式为

$$I_{i,AMPA} = (V_i - V_E) \sum_j g_{ji,AMPA} S_{j,AMPA}, \quad (3)$$

$$I_{i,NMDA} = (V_i - V_E) \sum_j \frac{g_{ji,NMDA} S_{j,NMDA}}{1 + C_{Mg^{2+}} \exp(-0.062V_i/3.57)}, \quad (4)$$

$$I_{i,GABA} = (V_i - V_I) \sum_j g_{ji,GABA} S_{j,GABA}, \quad (5)$$

$$I_{i,noise} = (V_i - V_E) \sum_j g_{noise,AMPA} S_{noise,AMPA}, \quad (6)$$

$$I_{ext}(\theta) = \sum_{\alpha=1}^n \frac{I_0}{\sqrt{2\pi}\sigma_s} \exp\left[-\frac{(\theta - \theta_{in,\alpha})^2}{\sigma_s}\right], \quad (7)$$

其中, V_E 和 V_I 分别是兴奋性神经元和抑制性神经元的突触翻转电位; g_{AMPA} 为 AMPA 受体突触电导, g_{NMDA} 为 NMDA 受体突触电导, g_{GABA} 为 GABA 受体突触电导, $g_{noise,AMPA}$ 为外部噪声下 AMPA 受体突触电导; S 为对应的突触门控变量; θ 是神经元的偏好方向, $\theta_{in,\alpha}$ 是由 n 个方向刺激构成的刺激阵列中第 α 个刺激的刺激方向; $C_{Mg^{2+}}$ 表示镁离子的浓度; I_0 是峰值电流, 它是一个常数, σ_s 也是常数. 对于由 AMPA 受体和 GABA 受体介导的突触的门控变量, 其动力学方程为

$$\frac{dS_{j,AMPA}}{dt} = -\frac{S_{j,AMPA}}{\tau_{AMPA}} + \sum_k \delta(t - t_k), \quad \frac{dS_{j,GABA}}{dt} = -\frac{S_{j,GABA}}{\tau_{GABA}} + \sum_k \delta(t - t_k), \quad (8)$$

对于由 NMDA 受体介导的突触的门控变量, 其动力学方程为

$$\begin{cases} \frac{dx_{NMDA,rise}}{dt} = -\frac{x_{NMDA,rise}}{\tau_{NMDA,rise}} + \sum_k \delta(t - t_k), \\ \frac{dS_{NMDA,decay}}{dt} = -\frac{S_{NMDA,decay}}{\tau_{NMDA,decay}} + \beta_s x_{NMDA,rise} (1 - S_{NMDA,decay}), \end{cases} \quad (9)$$

$\delta(t - t_k)$ 是一个阶跃函数, 求和符号代表对突触前神经元 j 在 t_k 时刻发放的动作电位进行求和. τ_{AMPA} , τ_{GABA} , $\tau_{NMDA,rise}$, $\tau_{NMDA,decay}$ 为各突触门控变量的时间常数. 网络背景噪声的突触门控变量由 AMPA 受体介导. 网络的每个神经元都接收不相关的 Poisson (泊松) 放电序列, 这个序列用于模拟网络接受到的来自其他脑区的噪声, 该放电序列的频率为 1 kHz.

任务正网络的神经元之间的连接是全连接. 具体而言, 任务正网络的第 i 个兴奋性神经元与第 j 号神经元的突触连接的最大电导 g_{ij} , 需要乘以权重系数 $W(\theta_i - \theta_j)$, 其中 θ_i 和 θ_j 分别是第 i 号和第 j 号神经元的偏好方向. 该权重系数的表达式为

$$W(\theta_i - \theta_j) = J^- + (J^+ - J^-) \exp\left[-\frac{(\theta_i - \theta_j)^2}{2\sigma}\right], \quad (10)$$

并且满足下式:

$$\frac{1}{360} \int_0^{360} W(\theta_i - \theta_j) d\theta_j = 1. \quad (11)$$

任务正网络和任务负网络之间和网络内部的兴奋性神经元的突触受体为 NMDA.

3 仿真实验设计

为了将本文的模型与经典的工作记忆网络模型进行比较, 仿真了两种情况: 第一种情况是经典的工作记忆网络结构, 它没有与默认模式网络进行耦合, 设为模型结构 1; 第二种情况是工作记忆网络与默认模式网络互相耦合, 设为模型结构 2. 用模型 1 和模型 2, 分别执行一组仿真任务. 在每组仿真任务中, 让工作记忆网络分别记忆 1 个方向、2 个方向、3 个方向、4 个方向、5 个方向的目标刺激. 在记忆 1 个项目时, 刺激方向为 180° . 在记忆 2 个项目时, 使用了 2 个方向刺激, 刺激方向分别为 120° , 240° . 在记忆 3 个项目时, 使用了 3 个方向的刺激, 刺激方

向分别为 $90^\circ, 180^\circ, 270^\circ$. 在记忆 4 个项目时, 使用了 4 个方向刺激, 刺激方向为 $72^\circ, 144^\circ, 216^\circ, 288^\circ$. 在记忆 5 个项目时, 使用了 5 个方向刺激, 刺激方向为 $60^\circ, 120^\circ, 180^\circ, 240^\circ, 300^\circ$. 这些刺激都是在 $750 \sim 1\,000$ ms 施加给工作记忆网络的兴奋性神经元的. 模型 1 和模型 2 执行工作记忆任务的时间区间是第 $750 \sim 9\,000$ ms. J_0 为 0.4 nA.

4 仿真结果与分析

在相同的参数设置条件下, 分别计算了模型 1 和模型 2 的工作记忆网络中的各个兴奋性神经元在工作记忆仿真任务中发放 spike 的个数, 用图 2 表示.

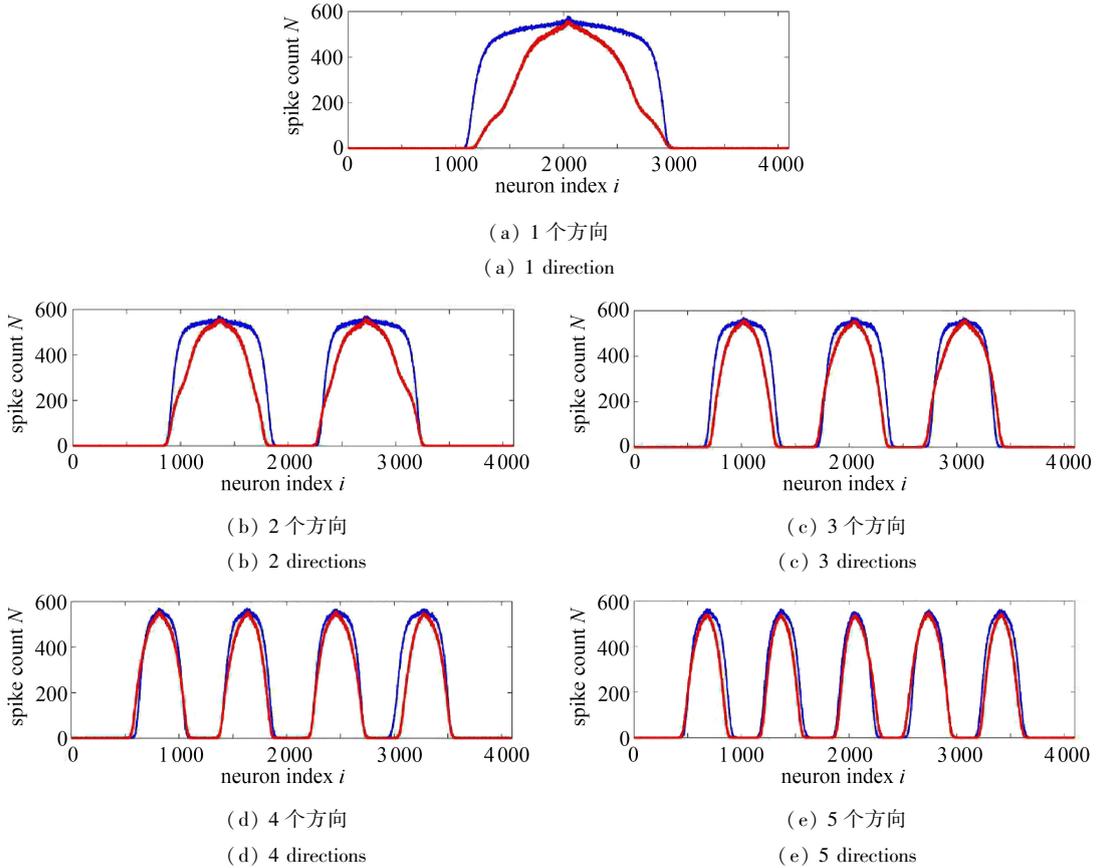
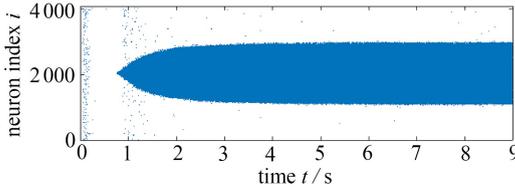


图 2 模型 1 和模型 2 中工作记忆网络的各个兴奋性神经元发放 spike 的个数

Fig. 2 The spike counts of excitatory neurons in the working memory networks in model 1 and model 2

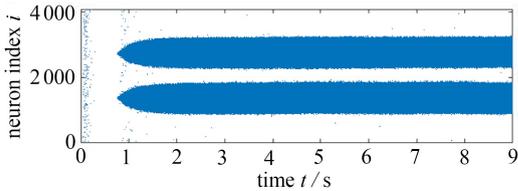
图 2 的蓝线和红线分别表示模型 1 和模型 2 的情况. 图 2(a)~2(e) 分别表示 1 个、2 个、3 个、4 个、5 个方向时的记忆. 横轴是神经元的编号, 纵轴是神经元在仿真过程中发放 spike 数量. 可以看到, 记忆 1 个方向、2 个方向、3 个方向、4 个方向、5 个方向时, 模型的 spike 数量曲线分别形成了 1 个、2 个、3 个、4 个、5 个峰值. 而这些峰值所对应的神经元的偏好方向就是网络中所输入的工作记忆刺激的方向. 可以发现, 当对较少数量的方向做记忆时, 例如记忆 1 个、2 个、3 个方向时, 模型 1 的 spike 曲线(蓝线)比模型 2 的 spike 曲线(红线)“平坦”. 例如, 当刺激方向为 180° (图 2(a)) 时, 无论是模型 1 还是模型 2, 响应最大的都是第 2 048 号神经元. 模型 1 中, 第 2 048 号神经元的发放数量和它相邻的神经元的发放数量之间是非常接近的. 而模型 2 中第 2 048 号邻近的神经元的发放数量, 却显著小于 2 048 号神经元. 还可以从图 2(a) 观

察到,模型 2 中第 2 048 号神经元两侧的神经元对方向角为 180° 的刺激响应随着偏好方向与刺激方向之间差异的增大而迅速减少,这表明模型 2 对于刺激的区分度更大.当刺激方向角为 120° 和 240° 的两个刺激(图 2(b))以及刺激方向角为 90° , 180° 和 270° 的 3 个刺激(图 2(c))时,同样可以看到类似的情况,并且随着刺激方向数的增加,模型 1 与模型 2 对刺激和偏好方向的差距缩小.当刺激方向角为 72° , 144° , 216° , 288° 的 4 个刺激(图 2(d))时,模型 1 与模型 2 之间的差距进一步缩小.当刺激方向角为 60° , 120° , 180° , 240° , 300° 的 5 个刺激(图 2(e))时,模型 1 与模型 2 之间的差距几乎消失了.从图 2 中可以看出,两个模型的差距随着需要记忆的刺激数目的增加而减少.由此可以推断出,默认模式网络对工作记忆的影响随着需要记忆的刺激数目的增加而减弱.



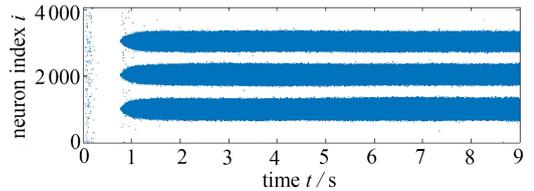
(a) 1 个方向

(a) 1 direction



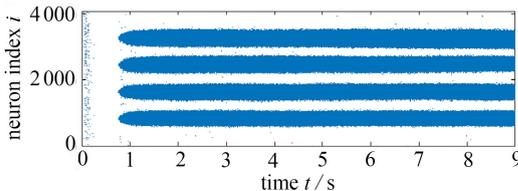
(b) 2 个方向

(b) 2 directions



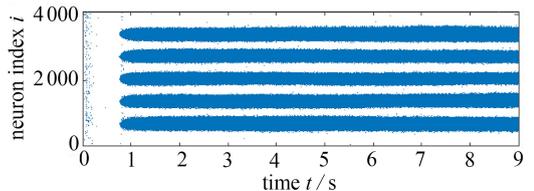
(c) 3 个方向

(c) 3 directions



(d) 4 个方向

(d) 4 directions

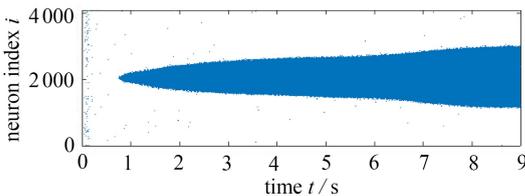


(e) 5 个方向

(e) 5 directions

图 3 模型 1 在各种刺激条件下工作记忆网络的兴奋性神经元发放时刻

Fig. 3 The raster plots of excitatory neurons in the working memory network in model 1 under different stimulus conditions



(a) 1 个方向

(a) 1 direction

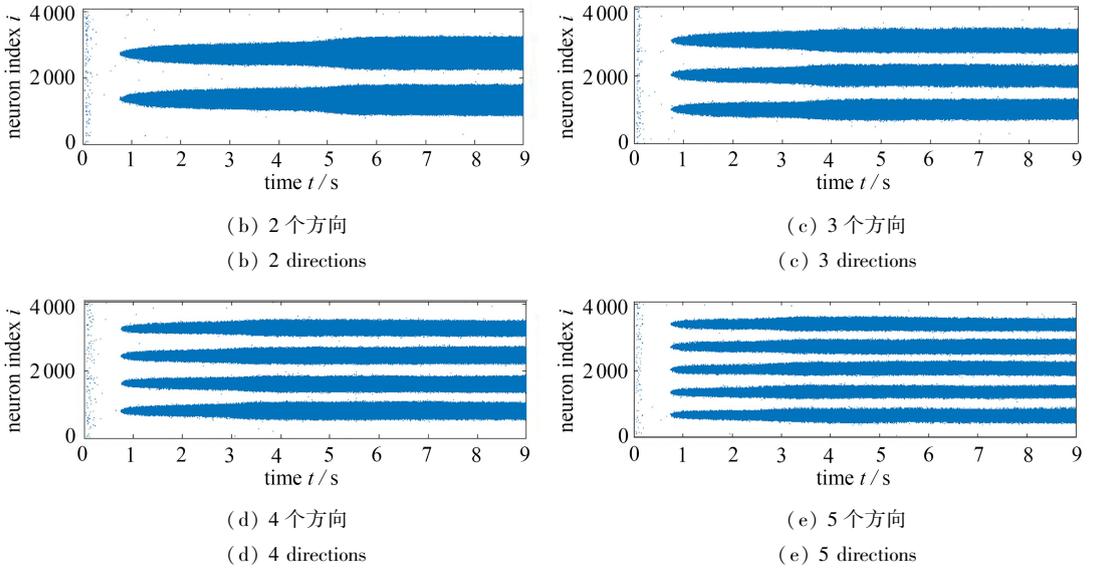
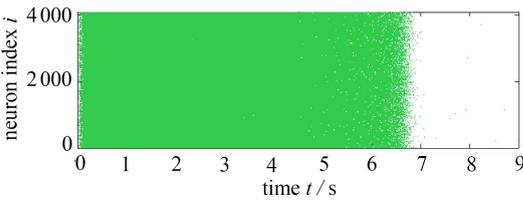
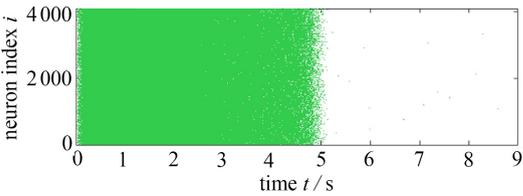


图 4 模型 2 在各种刺激条件下工作记忆网络的兴奋性神经元发放时刻

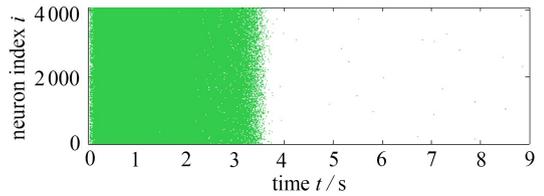
Fig. 4 The raster plots of excitatory neurons in the working memory network in model 2 under different stimulus conditions



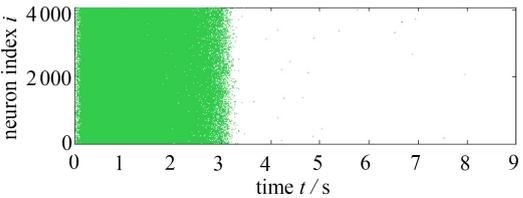
(a) 1 个方向
(a) 1 direction



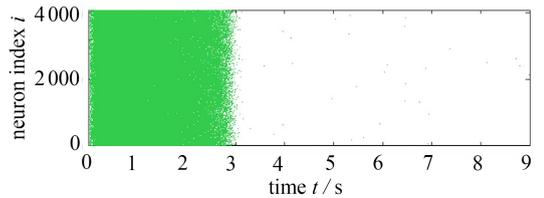
(b) 2 个方向
(b) 2 directions



(c) 3 个方向
(c) 3 directions



(d) 4 个方向
(d) 4 directions

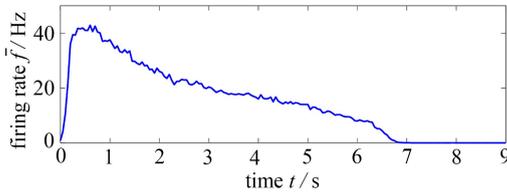


(e) 5 个方向
(e) 5 directions

图 5 模型 2 在各种刺激条件下默认模式网络的发放时刻

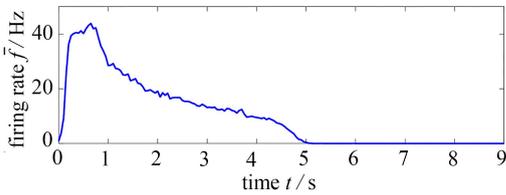
Fig. 5 The raster plots of excitatory neurons in the default mode network in model 2 under different stimulus conditions

图 3 和图 4 分别是模型 1 和模型 2 在各种刺激条件下工作记忆网络的兴奋性神经元发放时刻图。图 3 和图 4 中的图(a)~(e)分别表示模型记忆 1 个方向、2 个方向、3 个方向、4 个方向、5 个方向时的情况。刺激会引发工作记忆网络的兴奋性神经元的强烈发放,刺激阵列中如果是一个刺激,则这些强烈发放的神经元将组成一个神经元集团。这样一个神经元集团的发放在发放时刻图中表现为一个“肿块”,称为一个 bump,这个神经元集团的神经元通过发放率来编码该刺激方向。刺激阵列中如果是两个刺激,则这些强烈发放的神经元会组成两个神经元集团,这两个神经元集团的神经元分别编码了一个刺激方向。此时,工作记忆网络会对所输入的两个刺激方向进行编码。类似地,当刺激阵列中包含 5 个方向的刺激时,会形成 5 个神经元集团,这 5 个神经元集团分别编码了一个刺激方向,此时工作记忆网络的兴奋性神经元总共编码了 5 个刺激方向。当成功执行工作记忆任务时,这些 bump 不会出现重叠,并且,这个 bump 是对称的。图 3 和图 4 两个图的 5 个子图都表明工作记忆网络成功对输入刺激阵列的方向进行了记忆。对比两组图可以发现,在同一种刺激条件下,模型 2 的“肿块”比模型 1 的更“尖”,表明编码同样的刺激,模型 2 比模型 1 所需要的发放更少,从而所需要的能量更少。



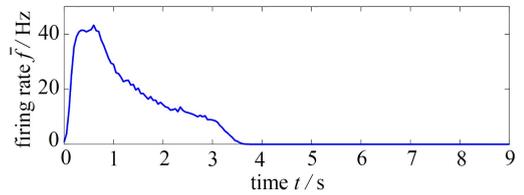
(a) 1 个方向

(a) 1 direction



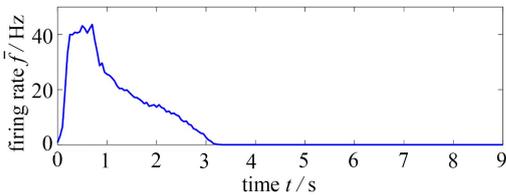
(b) 2 个方向

(b) 2 directions



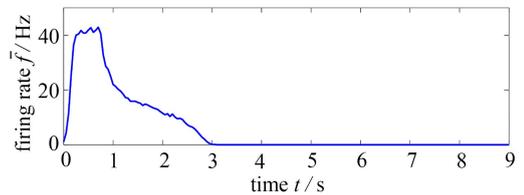
(c) 3 个方向

(c) 3 directions



(d) 4 个方向

(d) 4 directions



(e) 5 个方向

(e) 5 directions

图 6 模型 2 在各种刺激条件下整个过程中默认模式网络的兴奋性神经元的平均发放率曲线

Fig. 6 The average firing rates of excitatory neurons in the default mode network in model 2

图 5 和图 6 分别是模型 2 在各种刺激条件下默认模式网络的兴奋性神经元的发放时刻和它的平均发放率曲线。图 5 和图 6 的图(a)~(e)分别表示模型 2 记忆了 1 个方向、2 个方向、3 个方向、4 个方向、5 个方向时的情况。从图 5 和图 6 可以看出,相比于图 3,在刺激尚未施加时,默认模式网络的神经元由于没有对刺激的选择性,并且受到来自工作记忆网络的抑制作用比

较弱,因而发放活动比较强烈;而由于工作记忆网络对刺激具有选择性,并且受到来自默认模式网络的抑制作用比较强,因而工作记忆网络几乎没有发放活动。在刺激施加了以后,工作记忆网络的活动增强,对默认模式网络的抑制作用也随之增强。

同时,从图 5 和图 6 还可以看出,不同的刺激条件下默认模式网络的神经活动的被抑制情况是不同的。在刺激方向角为 180° 的 1 个刺激(图 6(a))时,默认模式网络的发放率降低到 0 的时刻大约在第 6.8 s;在刺激方向角为 120° 和 240° 的 2 个刺激(图 6(b))时,默认模式网络的发放率降低到 0 的时刻大约在第 5 s;在刺激时方向角为 90° , 180° 和 270° 的 3 个刺激(图 6(c))时,默认模式网络的发放率降低到 0 的时刻大约在第 3.5 s;在刺激方向为 72° , 144° , 216° , 288° (图 6(d))时,默认模式网络的发放率降低到 0 的时刻大约在第 3.1 s;刺激方向为 60° , 120° , 180° , 240° , 300° (图 6(e))时,默认模式网络的发放率降低到 0 的时刻大约在第 3 s。可以推断出在工作记忆任务中,默认模式网络的神经活动的受抑制程度跟工作记忆需要记忆的项目个数有关。随着工作记忆任务项目的增多,默认模式网络神经活动的受抑制程度增大。但是随着需要记忆的项目数量的增多,默认模式网络的神经活动的受抑制程度并不是随着记忆项目数量的增加而线性增加,而是表现出先快后慢的特点。

5 讨 论

默认模式网络的主要功能几乎都是内隐性的,而其他的功能性网络则是外显性的,例如背侧注意网络、工作记忆网络等^[27]。从支配我们大脑活动的两大根本性力量——兴奋性的神经活动和抑制性的神经活动中,不难想象我们的脑网络也许可以分为两大阵营,那就是任务正网络与任务负网络。越来越多神经科学方面的研究证实了这两大阵营的存在。我们的大脑中存在各种各样的具有选择性的神经元,包括视觉皮层^[28]、听觉皮层^[29]、嗅觉皮层^[30]、体感运动皮层^[31]、海马^[32]等。有些神经元具有单一选择性,有些神经元具有混合选择性。那些对刺激具有选择性的神经元往往参与了对外部刺激的编码。许多与心理有关的疾病表现出默认模式网络功能的失调,表明默认模式网络在心理活动中起到至关重要的作用。而默认模式网络所涉及的心理活动在很多时候是与外界刺激无直接关系的。因此,默认模式网络可能参与了内部心理活动的编码。同时,默认模式网络在静息态条件下所消耗的能量占据人脑能量消耗的绝大部分,这样就可以假设默认模式网络中有相当比例的神经元对刺激是没有选择性的,并且同时它跟其他任务正网络在神经活动上是互相抑制的。默认模式网络负责重要的心理活动,任务正网络负责直接对外部刺激进行编码和发生响应。

6 结 论

为了探索默认模式网络与任务正网络之间拮抗关系的形成机制,基于默认模式网络与任务正网络在突触层面上相互抑制的基本假设,提出了一种默认模式网络和任务正网络互相耦合的神经模型。为了验证这一模型,本文利用默认模式网络的兴奋性神经元不具有刺激选择性以及任务正网络具有刺激选择性的特点,以工作记忆网络作为任务正网络进行了计算机模拟。仿真结果显示:在静息态条件下,默认模式网络的神经活动很强,而工作记忆网络的神经活动很弱,在任务态时则相反。这表明本文提出的神经网络模型可以解释默认模式网络与工作记忆网络之间的拮抗关系。仿真结果证明了默认模式网络与工作记忆网络是相互抑制的假设是科学的。此外,本文的研究结果还发现默认模式网络与工作记忆网络活动的一些规律:1) 默认模式网络对工作记忆的影响随着工作记忆刺激方向数目的增多而逐渐减弱;2) 在工作记忆任

务中,默认模式神经网络活动的受抑制程度与工作记忆过程中需要记忆的项目数目的多少紧密相关。也就是说,默认模式神经网络活动的受抑制程度并不是随着记忆项目数量的增加而线性增加,而是随着记忆项目数量的增加,表现出先快后慢的特点。

今后,我们会将其他多种功能性任务正网络分别代入模型中,如果都能得到类似的仿真结果,那么就可以证明默认模式网络和其他任务正网络的互相抑制作用是形成它们之间拮抗关系的基本原因。

参考文献(References):

- [1] BUCKNER R L, ANDREWS-HANNA J R, SCHACTER D L. The Brain's default network[J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2008, **1124**(1): 1-38.
- [2] FOX M D, CORBETTA M, SNYDER A Z, et al. Spontaneous neuronal activity distinguishes human dorsal and ventral attention systems[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, **103**(26): 10046-10051.
- [3] GREICIUS M D, KRASNOW B, REISS A L, et al. Functional connectivity in the resting brain: a network analysis of the default mode hypothesis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, **100**(1): 253-258.
- [4] ANDREWSHANNA J R, SMALLWOOD J, SPRENG R N. The default network and self-generated thought: component processes, dynamic control, and clinical relevance[J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2014, **1316**(1): 29-52.
- [5] FOX M D, RAICHLE M E. Spontaneous fluctuations in brain activity observed with functional magnetic resonance imaging[J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2007, **8**(9): 700-711.
- [6] MONTO S, PALVA S, VOIPIO J, et al. Very slow EEG fluctuations predict the dynamics of stimulus detection and oscillation amplitudes in humans[J]. *Journal of Neuroscience*, 2008, **28**(33): 8268-8272.
- [7] PARHIZI B, DALIRI M R, BEHROOZI M. Decoding the different states of visual attention using functional and effective connectivity features in fMRI data[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2018, **12**(2): 157-170.
- [8] MANTINI D, PERRUCCI M G, DEL G C, et al. Electrophysiological signatures of resting state networks in the human brain[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **104**(32): 13170-13175.
- [9] MAYHEW S D, BAGSHAW A P. Dynamic spatiotemporal variability of alpha-BOLD relationships during the resting-state and task-evoked responses[J]. *Neuroimage*, 2017, **155**: 120-137.
- [10] FOX M D, SNYDER A Z, VINCENT J L, et al. The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, **102**(27): 9673-9678.
- [11] HASENKAMP W, WILSONMENDENHALL C D, DUNCAN E, et al. Mind wandering and attention during focused meditation: a fine-grained temporal analysis of fluctuating cognitive states [J]. *Neuroimage*, 2012, **59**(1): 750-760.
- [12] DIXON M L, ANDREWSHANNA J R, SPRENG R N, et al. Interactions between the default network and dorsal attention network vary across default subsystems, time, and cognitive states[J]. *Neuroimage*, 2016, **147**: 632-649.
- [13] CHAI X J, OFEN N, GABRIELI J D E, et al. Selective development of anticorrelated networks

- in the intrinsic functional organization of the human brain[J]. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2014, **26**(3): 501-513.
- [14] SPRENG R N, STEVENS W D, VIVIANO J D, et al. Attenuated anticorrelation between the default and dorsal attention networks with aging: evidence from task and rest[J]. *Neurobiology of Aging*, 2016, **45**: 149-160.
- [15] BROYD S J, DEMANUELE C, DEBENER S, et al. Default-mode brain dysfunction in mental disorders: a systematic review[J]. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 2009, **33**(3): 279-296.
- [16] DENNIS E L, THOMPSON P M. Functional brain connectivity using fMRI in aging and Alzheimer's disease[J]. *Neuropsychology Review*, 2014, **24**(1): 49-62.
- [17] HEARNE L J, MATTINGLEY J B, COCCHI L. Functional brain networks related to individual differences in human intelligence at rest[J]. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 32328.
- [18] FERGUSON M A, ANDERSON J S, SPRENG R N. Fluid and flexible minds; intelligence reflects synchrony in the brain's intrinsic network architecture[J]. *Network Neuroscience*, 2017, **1**(2): 192-207.
- [19] GAO W, LIN W. Frontal parietal control network regulates the anti-correlated default and dorsal attention networks[J]. *Human Brain Mapping*, 2012, **33**(1): 192-202.
- [20] GOULDEN N, KHUSNULINA A, DAVIS N J, et al. The salience network is responsible for switching between the default mode network and the central executive network: replication from DCM[J]. *Neuroimage*, 2014, **99**: 180-190.
- [21] SRIDHARAN D, LEVITIN D J, MENON V. A critical role for the right fronto-insular cortex in switching between central-executive and default-mode networks[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, **105**(34): 12569-12574.
- [22] ANDERSON J S, FERGUSON M A, LOPEZLARSON M, et al. Connectivity gradients between the default mode and attention control networks[J]. *Brain Connectivity*, 2011, **1**(2): 147-157.
- [23] HAMPSON M, DRIESEN N, ROTH J K, et al. Functional connectivity between task-positive and task-negative brain areas and its relation to working memory performance[J]. *Magnetic Resonance Imaging*, 2010, **28**(8): 1051-1057.
- [24] BLUHM R L, CLARK C R, MCFARLANE A C, et al. Default network connectivity during a working memory task[J]. *Human Brain Mapping*, 2011, **32**(7): 1029-1035.
- [25] SOKOLOFF L. The physiological and biochemical bases of functional brain imaging[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2008, **2**(1): 1-5.
- [26] COMPTE A, BRUNEL N, GOLDMANRAKIC P S, et al. Synaptic mechanisms and network dynamics underlying spatial working memory in a cortical network model[J]. *Cerebral Cortex*, 2000, **10**(9): 910-923.
- [27] RAICHELLE M E. The brain's default mode network[J]. *Annual Review of Neuroscience*, 2015, **38**: 433-447.
- [28] KIM S Y, LIM W. Dynamical responses to external stimuli for both cases of excitatory and inhibitory synchronization in a complex neuronal network[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, **11**(5): 395-413.
- [29] ZENG L L, LIAO Y, ZHOU Z, et al. Default network connectivity decodes brain states with simulated microgravity[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2016, **10**(2): 113-120.
- [30] BERNARDING C, STRAUSS D J, HANNEMANN R, et al. Neurodynamic evaluation of hearing

- aid features using EEG correlates of listening effort[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, **11**(3): 203-215.
- [31] QIU X W, GONG H Q, ZHANG P M, et al. The oscillation-like activity in bullfrog ON-OFF retinal ganglion cell[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2016, **10**(6): 481-493.
- [32] BROUWER G J, ARNEDEO V, OFFEN S, et al. Normalization in human somatosensory cortex [J]. *Journal of Neurophysiology*, 2015, **114**(5): 2588-2599.

Neurodynamic Analysis of Mutual Antagonism Between Default Mode Networks and Task-Positive Networks

CHENG Xianjun, WANG Yihong, WANG Rubin

(*Institute for Cognitive Neurodynamics, East China University of Science and Technology, Shanghai 200237, P.R.China*)

Abstract: The working mechanism of task-positive activation and task-negative activation is the fundamental element of cognitive function. The imbalance or impairment of this antagonism may induce a series of severe degenerative neurological diseases. However, the neural mechanism of this antagonism is unclear. Based on the mutual synaptic inhibitory assumption for the default mode network and the task-positive network, the numerical simulation of a working memory model was performed under multiple stimuli conditions. The results show that: 1) neural activities of task-positive and task-negative networks appear to antagonize each other; 2) the neural activity decay of the task-negative network will intensify as the count of stimulus directions of working memory increases; 3) the activity of the task-negative network will drop when the neural activity of the brain area related to working memory increases; 4) as the difficulty of working memory rises, the neural activity of the task-negative network will quickly decrease. These computational results match well with the experimental data. Since task-negative activation is the primary property of the default mode network, the mutual synaptic inhibition of default mode and task-positive networks makes the fundamental reason why the antagonism is generated between these 2 networks.

Key words: task activation; task deactivation; default mode network; working memory; antagonistic relationship

Foundation item: The National Natural Science Foundation of China(11232005;11472104)

引用本文/Cite this paper:

程现军, 王毅泓, 王如彬. 默认模式网络与任务正网络之间相互拮抗的神经动力学分析[J]. 应用数学和力学, 2019, **40**(2): 127-138.

CHENG Xianjun, WANG Yihong, WANG Rubin. Neurodynamic analysis of mutual antagonism between default mode networks and task-positive networks[J]. *Applied Mathematics and Mechanics*, 2019, **40**(2): 127-138.