

神经动力学中的基于映射模型

摘要:

自从 Hodgkin 和 Huxley 的开创性工作以来, 生物神经元模型一直由跨膜电压变化和离子电导动力学组成。直至最近离散动力系统-也称作映射-开始作为有效的现象学神经元模型受到关注。本文的综述试图提供一个明确的生物神经元基本映射模型, 用于描述其动力学性质、强调它们之间相似性和差异性以及它们与连续时间模型的关系; 探索它们在网络中的行为, 并且检验它们在神经计算学中广泛应用的可能性。

目录

| | |
|--|----|
| 1、引言 | 3 |
| 1.1 神经科学中的建模 | 3 |
| 1.2. 基于映射模型与基于 ODE 模型..... | 8 |
| 2.基于映射的神经元模型 | 11 |
| 2.1. 二维的快慢、峰发放-簇发放模型..... | 11 |
| 2.1.1. Izhikevich 模型..... | 13 |
| 2.1.2. Rulkov 模型..... | 16 |
| 2.1.3.Courbage–Nekorkin–Vdovin(CNV)模型..... | 20 |
| 2.1.4. Chialvo 模型 | 23 |
| 2.2.一维的簇发放剂 | 24 |
| 2.3. Nagumo–Sato 和 Aihara 模型 | 26 |
| 2.4.netlet 模型..... | 29 |
| 3.孤立的基于映射的神经元模型动力学性质 | 30 |
| 3.1.簇发放和适应 | 31 |
| 3.2. 共振、震荡与积分器和共振器的选择 | 36 |
| 3.3.混沌 | 39 |
| 3.4.随机相关性和随机共振 | 46 |
| 4.基于映射的神经元模型的网络行为 | 49 |
| 4.1 基于映射神经元峰发放的同步 | 50 |
| 4.2.簇发放的同步 | 56 |
| 4.3.网络拓扑和动力学中的相互作用 | 66 |
| 5.使用基于映射神经元建模 | 75 |
| 5.1 模型与真实神经元的拟合 | 75 |
| 5.2.学习和行为的建模 | 78 |
| 5.3 建模认知过程 | 87 |
| 6.概要与结论 | 90 |
| 参考文献 | 92 |

1、引言

神经系统中最基本的元素-神经元是高度结构化并且非常复杂的细胞。它们的基本组成和进程已经持续研究一个多世纪了，尽管仍有很多重要的细节还有待商定，不过已经获得了足够的理解去建立与他们观察到的行为密切一致的数学模型。

与任何其他宏观物理系统一样，神经元的自然数学模型是由一组偏微分方程（PDEs）控制的、扩展到时间和空间上的实值性质(例如膜电压)场；不过计算、分析和理论因素可以使离散可视化。

- 空间离散化是计算神经科学中的一种常见方法。神经元被分割成有限数目的单元，同时 PDEs 能够转换为常微分方程组（ODEs），自 Hodgkin 和 Huxley 的开创性工作以来，基于常微分方程的生物神经元模型一直以他们为标准。
- 时间离散化把常微分方程转换为离散的动力系统或映射。状态的更新应该与有限的时间间隔同步，正是这种类型的离散化区分了本文所讨论的模型。
- 一旦时间和空间被离散化，值域的离散化就变得有意义，得到的模型是一个有限状态的**自动机**。

离散时间模型在复杂系统的物理学和人工神经网络领域中有着悠久的传统，但直至最近它才作为合理的生物神经元模型受到关注。本文所讨论的是基于映射的神经元模型，引言的剩余部分介绍了神经元建模的基本背景和一些对 ODEs 熟悉的人有帮助的内容。

1.1 神经科学中的建模

然而，详细的神经元模型的优点不能够过分夸大，投入的模型细节越多并不意味着我们能够得到更加准确的结果，这个方法的主要缺点有：

- 在数百个的模型单元中，我们不可能测量做到测量所有的参数，通常情况下参数是在特定实验条件下的特定神经元中获得的合理的值附近摸索设置或者从直接的证据中猜测的。
- 模型单元可能和真实系统一样难理解，由于真实神经元与模拟神经元成分一一对应，因此无法深入了解神经功能的一般原理。
- 不管怎样，在某些点处细节的层次一定会受到限制，细胞层次的模型可能还会转换为细胞器、基因表达和细胞外介质动力学这样的亚细胞或分子层次的模型，并且，还有可能需要模拟多个不同数量级的时间尺度的进程，因此很多简化的假设是不可避免的。
- 计算要求非常高

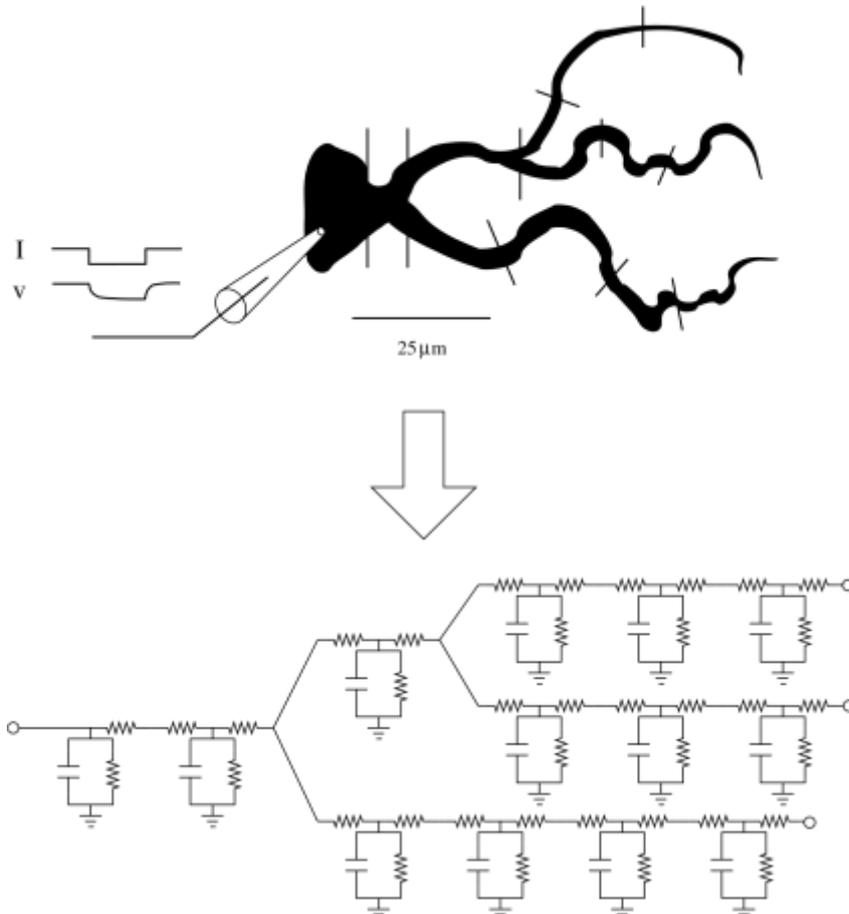


图.[1]. 建模一个神经元。测量其电学、化学和形态学性质。然后神经元被划分成小的单元，每个单元的测量或推断的特性被转换成标准的电导模型(在图中，只表示了最简单的被动特性)。或者，可以使用参数空间变化的电缆模型。灵感来自[18]。

由于以上原因，经常使用互补的方法：去掉不必要的细节，只保留神经元相关的功能，从而建立一个简单的模型。而最常被删除的特征之一就是神经元的几何特征，这就导致了神经元的电导模型只有一个或很少数量的单元。只有一个膜电压值和一个可能延迟的连接的拓扑结构作为一个无尺寸的系统取代神经元的空间结构。它可以反映突触的实际分布。单方程的形式是有值得研究的，因为它有利于理解本文讨论对象模型的起源。Hodgkin- Huxley 模型的方程为：

$$c_m \frac{dv}{dt} = -g_L(v - E_L) + \sum_j I_{m,j} + \sum_j I_{syn,j} \quad (1)$$

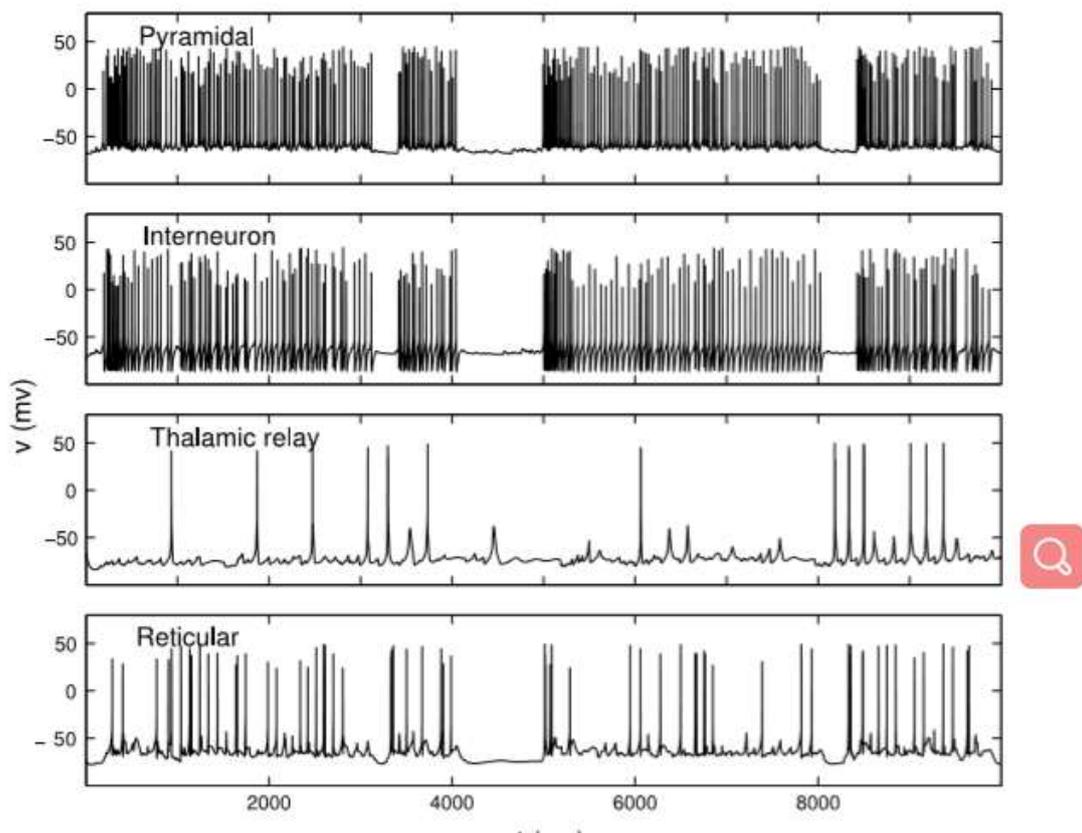
公式里 $v(t)$ 代表膜电压， c_m 代表膜电容， g_L 代表反转电位 E_L 的泄露电流的被动电导系数， $I_{m,j}$ 和 $I_{syn,j}$ 分别代表原有的膜电流和突触的电流，这些都是单位面积下的变量；这些电流满足以下的公式：

$$I_j = -g_{max,j} m_j^{M_j} h_j^{H_j} (v - E_{r,j}) \quad (2)$$

这里 $g_{max,j}$ 代表给定电流中最大的电导， m_j 和 h_j 是电流流动通道的激活和失活的

动态变量，常数指数 M_j 和 H_j 依赖调节激活和失活的子单位的数量， $E_{r,j}$ 表示形成电流的特定离子的反转电位，对于变量 m_j 和 h_j 的动力学方程来源于确定的或随机的带有转换率或概率的反应流程，这个反映流程在突触电流的情况下，依赖于电压、离子浓度和神经递质的浓度。

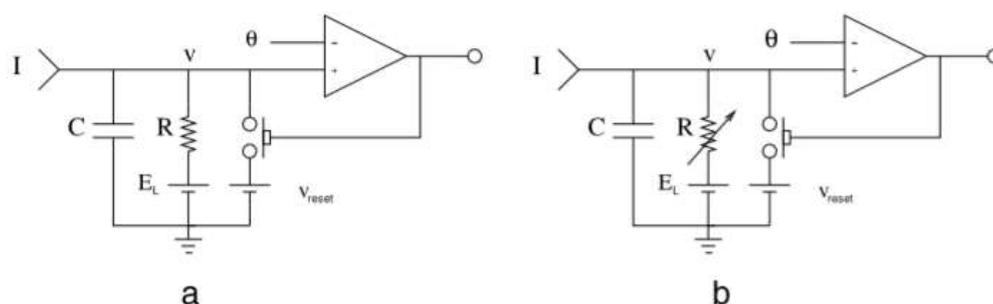
图 2 显示了在普通计算机上利用这些模型可以实现的效果，展示的是丘脑-皮质[19]相互作用的建模的网络中，225 个细胞中四个活动细胞十秒内的变化。这个模型有四个层次，每个层次都包含不容类型的神经元（丘脑神经元、网状神经元、锥体神经元和中间神经元）。每个神经元平均有 10 个变量，并连接 30 个其他神经元。仿真在集成时间为 0.01ms 的 2G Hz 计算机上运行了半小时，虽然这个模型看起来很简单，但它再现了睡眠-觉醒转换过程中典型的振荡节律并且在评估调制器和麻醉剂对丘脑-皮质系统[20]的影响方面是有一定作用。



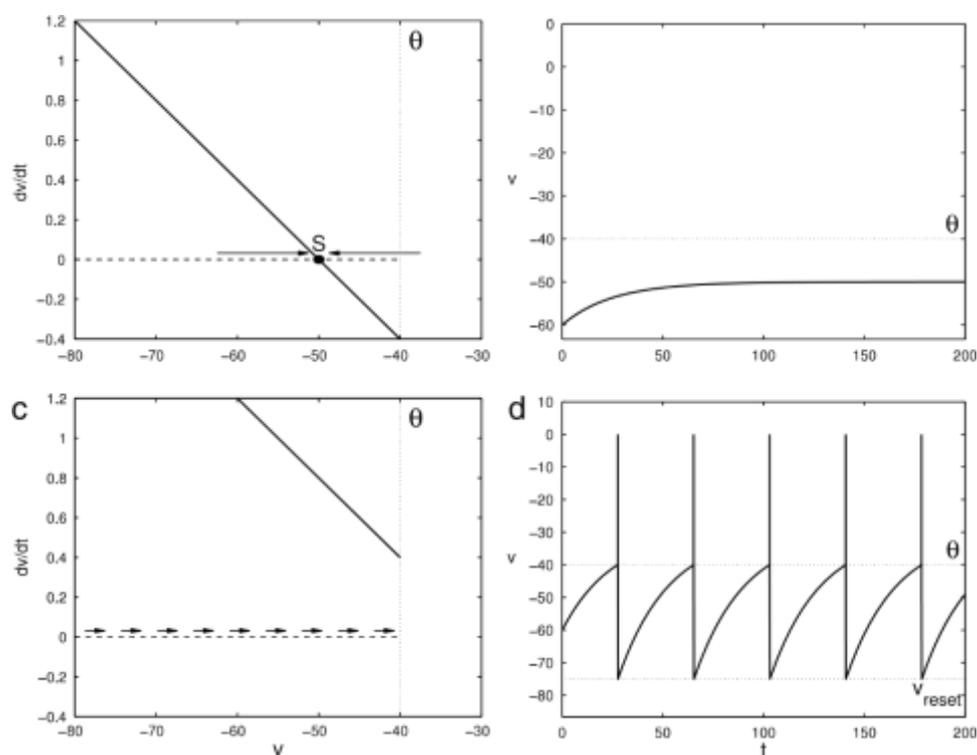
图[2] 四种不同的基于电导的单室模型(网状和丘脑中继细胞)或双室模型(神经元间和锥体细胞)的膜电压的时间演化，这是丘脑-皮质系统的 225 个神经元模型[19]的一部分。

但是对于很多目的来说这种程度的简化是不够的。在生成图[2]的网络中。要估计出大多数参数的准确值是非常困难的，因为即使是微小的变化也会使放电频率产生非常明显的变化。此外，模拟成千上万的神经元还需要一台超级计算机。模型的积分放电族还需要进一步简化，特别是图[2]中非常流行的泄露的积分放

电模型。这个模型仍然是基于电导的，但是它去除了除膜电压以外的所有变量。实际上，细胞膜的行为像一个电容一样，通过一个表示离子通道的电阻被动放电，同时也可以被外部电流充电（例如突触电流）。这个模型的神经科学意义在于它的阈值重置机制：如果电压达到阈值 θ ，电容则会瞬间放电至复位电位 v_{reset} ，神经元也称为峰发放。因此，在方程(1)的 Hodgkin-Huxley 模型中，动作电位至少需要三个动态变量来表示为一个峰发放。因为动作电位大多数情况下都被认为是一个固定的反映，因此这个是一个合理的简化。



图[3] (a)为泄漏的积分放电模型(LIF)，(b)为非线性泄漏的积分放电模型的等效电路。它们仅在放电电阻的线性或非线性的特性上有所不同。



图[4]. (a) 为方程 (3) LIF 模型的相位图， $v_{reset}=-75$ ， $E_L=-70$ ， $\theta=-40$ ， $R = 20$ ， $\tau = 25$ ， $I = 1$ 。S 为稳定点，箭头表示流向。神经元处于静息或休息状态；(b) 为(a)中系统电压的图形；(c) 为 $I = 2$ 时 (a) 中的相位图，神经元处于周期性峰发放状态；(d) 在图(c)中的系统电压轨迹在每次复位时，画一条垂线来标记一个峰发放。

根据前面的描述，LIF 模型的等效电路图如图[3](a)所示，。它的方程为:

$$\begin{aligned}\tau \dot{v}(t) &= -(v(t) - E_L) + RI; \\ v(t^+) &= v_{reset} \quad \text{if } v(t^-) = \theta\end{aligned}\quad (3)$$

这里 $\tau = RC$ 是方程 (1) 中的时间常数， E_L 称为泄露电流的反转电位，且是没有外部电流输入情况下神经元的电位。这个模型分析起来非常简单：在 $v = E_L + RI$ 点处有一个全局吸收的稳定平衡点，但是如果它大于 θ ($RI > \theta - E_L$)，由于临界的情况，这个点就会消失，并且系统会遵循周期的轨道：神经元的峰发放进行周期性变化。图[4]中为峰发放和静息状态下的相位图和轨迹线。尽管我们已经选择了特定的参量值，使 v 能够在以毫伏为单位的膜电压和以毫秒为单位的时间范围内，但是观察电压和时间单位是任意的。

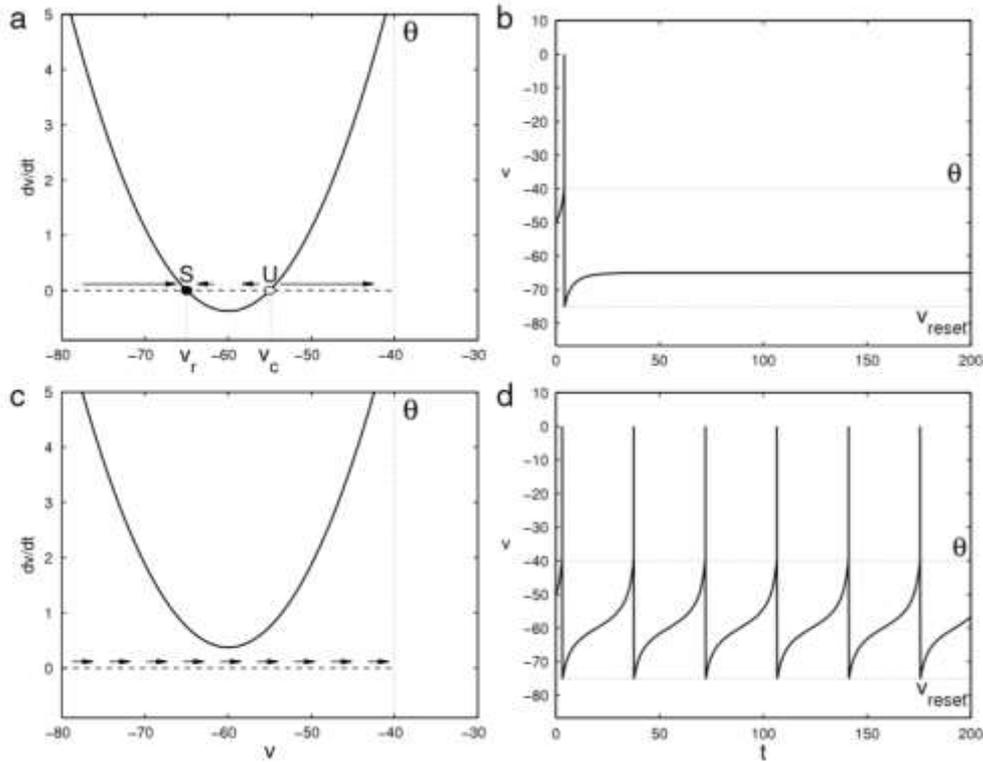
如图[3](b)所示，用非线性元件代替放电电阻，可以显著改善模型。例如：具有双曲线特性 $R(V)$ 的电阻器会产生一个二次积分放电模型的方程：

$$\begin{aligned}\tau \dot{v}(t) &= k(v(t) - v_r)(v(t) - v_c) + rI; \\ v(t^+) &= v_{reset} \quad \text{if } v(t^-) = \theta\end{aligned}\quad (3)$$

通过图 5(a)和(c)的相图可以很好地理解这两个方程中参数的含义。对于 $I=0$ 时，存在两个平衡点：稳定点 $v_r = v$ 和不稳定点 $v_c = v$ (假设 $v_r < v_c$ 且 $k>0$)。如果 v_{reset} 小于 v_c ，则所有的轨迹线都在 v_r (静息状态) 停止。然而我们注意到这种状态下神经元是兴奋的：如果初试电压大于 v_c (例如存在短暂的震荡)，神经元在静息之前会产生一个峰发放 (如图[5] (b))。另一方面，如果 I 增大到大于 $I_{sn} = k(v_c - v_r)^2 / 4r$ ，两个平衡点通过鞍节点的分叉消失，并且神经元进入周期性峰发放。

相对于线性模型对应的部分，非线性 LIF 模型的优点和鞍节点的分叉联系非常紧密，它使神经元从静息变为兴奋且反之亦然。这与 I 型[22]中基于电导模型发现的鞍节点是一样的。当外部电流 I 任意接近鞍节点值 I_{sn} 且频率成比例增长至 $\sqrt{I - I_{sn}}$ ，则神经元能够在任意低频处产生峰发放。这些是鞍节点分叉[23]的普遍的基本性质。当电压通过分叉水平时，它向峰发放临界点呈超指数增长 (比较图[5](d)或[7](d)中启动峰发放的上凸曲线与图[4](d)或[6](d)中向下凹曲线)。正确的模型的起始峰发放具有重要的意义：具有自适应阈值的 LIF 模型能够以 2ms 的精度再现真实皮层神经元在随机注入电流后产生 75%的峰发放，非线性 IF 模型特别是指数 IF 模型 (EIF) 能够是这一比例提升至 90%。

在单个神经元模型中，LIF 族模型具有高度的抽象性。一些参数并没和生物物理性质一致：它们再现了观察到的神经元行为，而忽略了大多数潜在的机制，由于这个原因，与机械和生物物理细节不同，它称作现象学。这篇综述中基于映射的神经元模型对象都属于现象学的范畴。



图[5]. (a) 为方程 (4) QIF 模型的相位图, $v_{reset}=-75$, $v_r = -65$, $v_c = -55$, $\theta = -40$, $\tau = 66$, $k = 1$, $r = 25$, $I = 0$ 。S 为稳定点, U 为不稳定点, 箭头表示流向, 神经元处于静止或休息状态。(b) 为(a)中系统电压的图形; (c) 为 $I=2$ 时 (a) 中的相位图, 神经元处于周期性峰发放状态; (d) 在图(c)中的系统电压轨迹在每次复位时, 画一条垂线来标记一个峰发放。

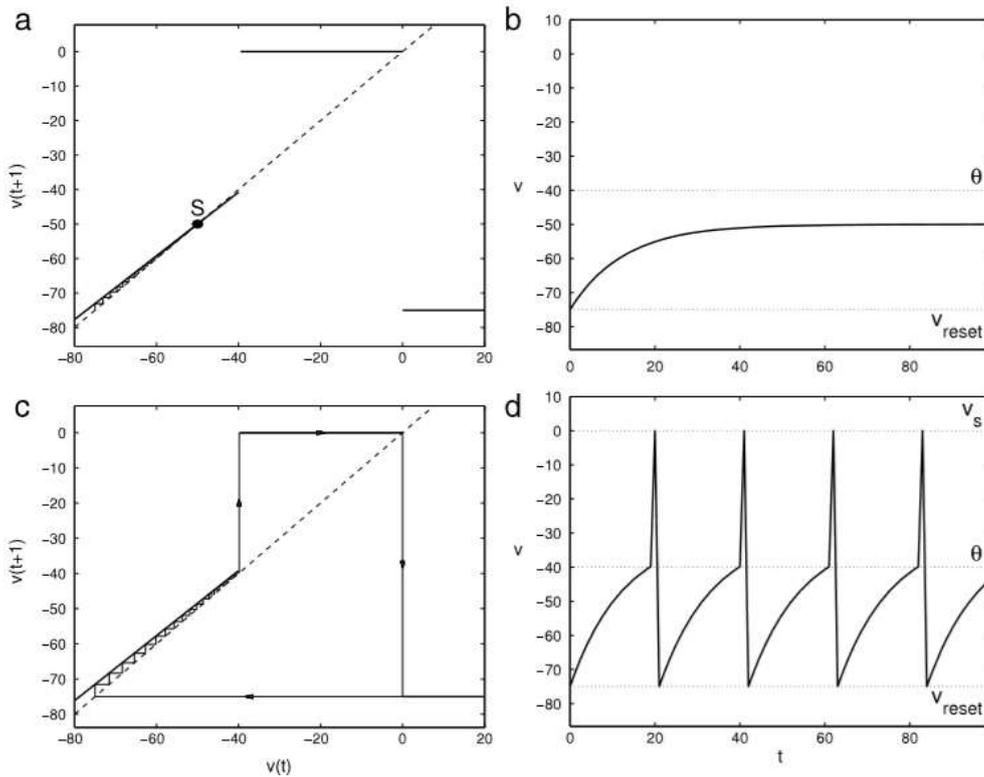
1.2. 基于映射模型与基于 ODE 模型

到目前为止我们已经介绍了利用常微分方程 (ODEs) 来描述神经元模型。正如在引言中已经提到的, 时间离散化在生物神经建模中是一个相对较新的发展。ODEs 被映射所取缔, 映射将系统的状态从一个时间梯度更新至下一个时间梯度。

我们可以将大多数基于映射的神经元模型的起源追溯到两个主要来源:

- 事件离散化, 动作电位是一种典型的或有或无的且比神经元其他过程短的多的事件, 是一个非常自然的离散来源。在某些模型中, 例如从经典的 McCulloch-Pitts[26]模型开始, 经过 Nagumo-Sato[27,28]模型和 Aihara[29]模型, 这些模型族只有在一定时间间隔内是否存在峰发放是唯一有用的信息; 在某些情况下[30,31], 映射可以利用峰发放起始处庞加莱截面从一个连续的时间[23]流直接推断出来; 最终积分放电模型的阈值-复位机制是一个离散化形式: 在峰发放期间的变量流可以忽略, 系统的状态从峰发放前跳到峰发放后。将这种跳跃合并到基于映射的公式中是非常简单的。

- 通过数值积分基于 ODEs 模型的离散化。就和任何非线性系统一样，除了在极少数情况下能够得到封闭形式的解，ODEs 必须要在不连续处进行数值积分以获得精准的轨迹。通常情况下结果映射的优点只考虑数值积分的精确度和收敛性。然而对于神经元模型，想要用尽可能大的时间间隔来模拟成千上万的神经网络，连同上述提到的由动作电位提供的离散化的自然驱动，使得建模者可以自行建立离散方程作为最理想的神经元模型。此外，基于映射的公式导致了几乎不可能从一个 ODE 的集成中产生的变体；混沌 Rulkov 模型(见第 2.1.2 节)就是一个很好的例子。



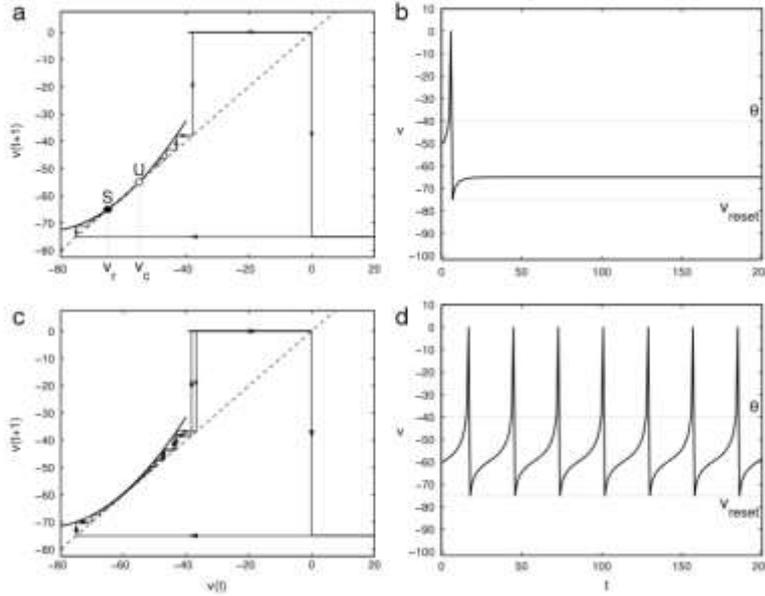
图[6]. (a) 方程 (5) 的基于映射的 LIF 模型的返回图，与图[4]有相同的参数；离散化间距 $\Delta t = 2$ ，峰发放 $v_s = 0$ ，S 为一个稳定点，图中叠加了(b)中轨道的前 100 个样本的蛛网，神经元处于静息或者休息状态；(b) 为图 (a) 中系统电压的轨迹；(c) 为 $I=2$ 的情况下图 (a) 的相位图，神经元处于周期性峰发放状态；(d) 为图 (c) 中系统的电压轨迹。

让我们仔细看看一些可以从最简单的基于 ODEs 的模型中得到的离散神经元映射。在 1.1 节中引入的 LIF 神经元有一个简单而精准的离散化，除了需要一个重置级别的变量来给一个准确的对应[32]的交叉阈值。离散化产生一个基于映射模型 $v(t + 1) = F[v(t)]$,

$$F(v) = \begin{cases} kv + (1 - k)(RI + E_L) & \text{if } v < \theta, \\ v_s & \text{if } \theta < v < v_s, \\ v_{\text{reset}} & \text{if } v \geq v_s. \end{cases} \quad (5)$$

方程 (3) 连续时间模型对应的参数为 $k = e^{-\frac{\Delta t}{\tau}}$ ， Δt 为离散化间距，对于连续

时间的一个小小的修改为这个离散的时间模型将峰发放表示为一个高电压值 v_s 并且峰发放持续了一个时间周期有限长的时间间隔。观察到映射 $F(v)$ 既包括亚阈值动力系统也包括不连续的峰发放生成过程；阈值和重置机制的无缝连接是基于映射模型的一个非常方便的特性。第一次返回映射[33,34]和在峰发放和静止状态下的轨道如图 6 所示，注意到图[6](d)中的峰发放现在是轨道的一部分，占据一个时间周期，时间轴表示离散时间间隔。否则，这种行为就无法与连续时间的行为区分开来。



图[7].方程 (6) 的基于映射的 QIF 模型的首次返回映射， $f(v) = v + k(v - v_r)(v - v_c)$, $\mu(v, I) = I$, $k = 0.02$, $I = 0$ ，其他的参量与图[5]中一样。S 为稳定点，U 为不稳定点。图中叠加了(b)中轨道的前 200 个样本的蛛网，神经元处于静息或者休息状态；(b) 为图 (a) 中系统电压的轨迹；(c) 为 $I = 1$ 的情况下图 (a) 的相位图，神经元处于周期性峰发放状态；(d) 为图 (c) 中系统的电压轨迹。

非线性 IF 模型除了交叉阈值四舍五入误差外，还允许精确的离散化，得到映射 $v(t + 1) = F[v(t)]$

$$F(v) = \begin{cases} f(v) + \mu(v, I) & \text{if } v < \theta, \\ v_s & \text{if } \theta < v < v_s, \\ v_{reset} & \text{if } v \geq v_s. \end{cases} \quad (6)$$

在这种情况下， $f(v)$ 和 $\mu(v, I)$ 非平凡的方式取决于图 3 中非线性电阻的电压特性。在构建离散时间模型是，最好使用简单的形式，而不是精准的对应连续时间模型相应的部分。于是一个二次的 $f(v)$ 和常数 μ 生成了基于映射的 QIF 模型，正如我们看到的这个模型是这几个重要模型的核心。图[7]中呈现了它的返回映射和两个轨迹。在连续时间情况下，当 I 变大时，稳定性会通过鞍节点的分叉而消失；与此相反，LIF 模型的不动点只是由于阈值分叉而消失。

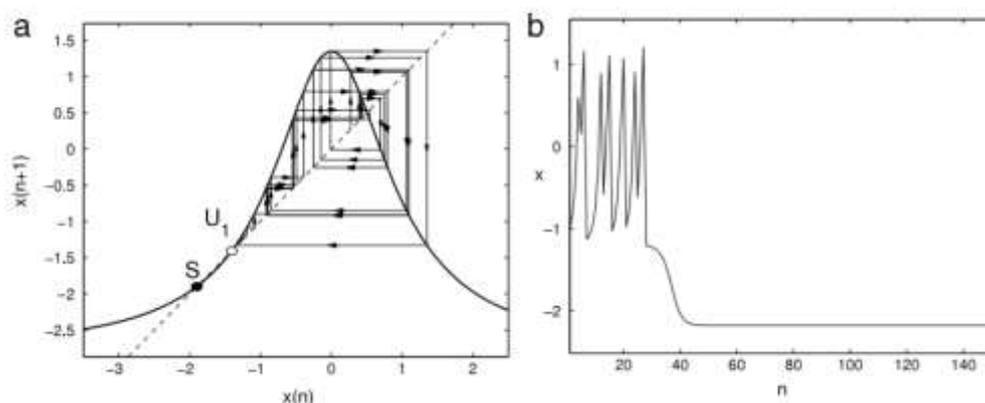
我们仅仅通过对基于 ODE 的模型进行数值积分就得到了 IF 映射。基于映射

的模型是连续时间的对应部分的数值积分，它的特征是它的返回映射与对角线的紧密程度。除了由于阈值与复位机制导致的不连续外，在以上的离散化中这个特征是很明显的。相比之下，本质上基于映射的一维模型的第一个返回映射明显偏离对角线。作为一个例子，图 8 展示了混沌 Rulkov 神经元模型的第一个返回图和轨道(见 2.1.2 节)。与图[7]的一个迅速比较可以看出，在这个模型中，导致混沌行为的连续的单峰发放返回映射取代了硬阈值复位的不连续映射。其他固有的基于映射模型也有提及例如 Chialvo.[35] (见 2.14 节)、Courbage 等人.[36](见 2.1.3 节)、Cazelles 等人[37]、Aguirre 等人[38] (见 2.2 节)、Aihara 等人[29] (见 2.3 节)。与基于 ODEs 的连续系统相比，离散映射的约束更小，连续系统中震荡至少需要两个维度，混沌则需要三个维度。在映射中（比如 IF 族这类具有跳跃的基于 ODEs 的混合系统）中，这两个特性都可以通过一个变量来实现。这也是一个优势，因为正如上述已经证实的模型那样，它以更小的成本提供了更大的便利性；当震荡或混沌是不想要的副作用时，它就成了一个缺点了，这将在 3.3 节解释。

2.基于映射的神经元模型

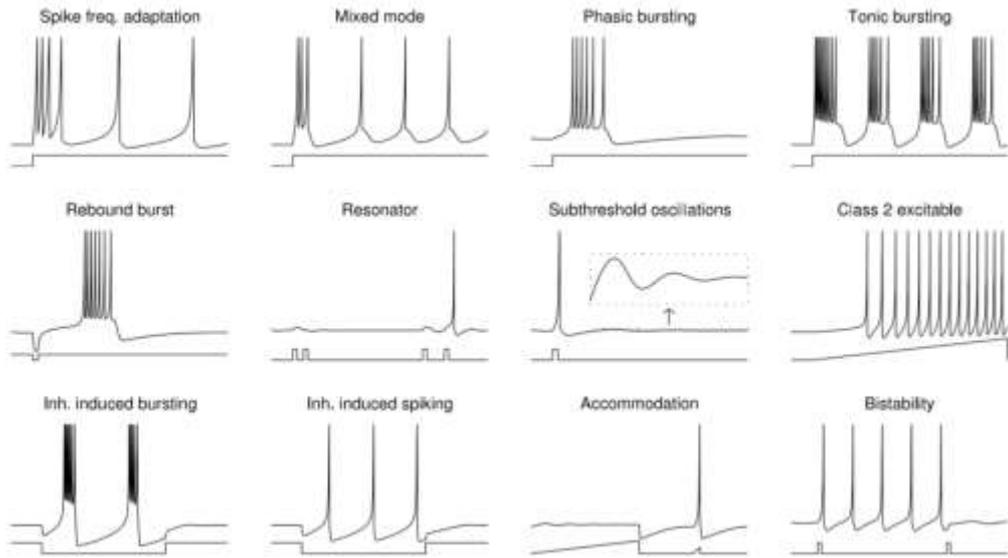
在这一节中，我们将回顾近年来最流行的基于映射的神经元模型，大多数都或多或少的来源于 IF 族。IF 概念的一个特殊扩展，包括添加第二个慢速变量来调节电压动力学，已被证明对建模特别有用。我们将在 2.1 节讨论它的变形。我们认为它对从最著名的基于 ODEs 模型的 LIF 公式开始逐渐转向更加抽象且纯粹基于映射的模型的发展是有帮助的。

2.1. 二维的快慢、峰发放-簇发放模型



图[8].基于混沌 Rulkov 映射模型[18]的变量 x 的第一个返回映射， $\alpha = 4.15$ 、 $y = -2.8$ ；S 为稳定点 U_1 为不稳定点，图上叠加了(b)中轨道的网络图，神经元处于静息或休息状态；(b)为图 (a) 中系统的 x 变量的轨迹。

例如在 1.2 节中引入的单变量离散化的 IF 模型在最近的建模研究中吸引力有限，主要研究其理论性。主要原因是 IF 模型非常简化，而离散化没有提供任何计算上的优势。然而将 IF 模型扩展到两个变量已经被广泛接受，因为它是一种通用且便利的基于映射的模型可以代替连续时间的峰发放爆破模型。



图[9].一组不能由非线性积分放电模型再现的神经元行为；每种情况中，上部的轨迹表示神经元电压，下部表示外部的注入电流；所有的这些行为都可以在二维的基于映射的神经元模型中模拟出来；生成此图的代码来自于[43]，在这个 www.izhikevich.com 网站上可以免费获取。

事实上，单变量 IF 模型的局限性在试图重现神经元固有的某些类型的动力学时变得很明显，因此应该依靠模型的自适应性而不是依靠外部的刺激。这些都包括神经元的明显的特征，比如峰发放频率适应（而不是峰发放的周期）、II 型的兴奋性（而不是 I 型）、簇发放、阈值以下的震荡和共振。图[9]中展示了这一系列的行为。其中最关键的是区分两个不同变量所对应的两种不同的时间尺度。事实上，在基于映射的 IF 模型中增加一个第二慢速变量把它转变为一个非常通用且在最近的文献中得到广泛认可的神经元模型。图[9]中所有的示例都是由具有相同变量的二维模型生成的。尽管一维模型（2.2 节）能够实现簇发放和普遍的快慢时间尺度，但是这个一维的簇发放映射没有与神经元电导模型相关的参数并且也没有得到广泛的认可。与此不同的是，本节描述的二维模型比较容易适用不同的应用并且与标准的基于电导的标准连续时间模型相关联。在它们的 ODEs 方程中，能够在[45,31]找到它们的深入的研究。

基于二维映射的 IF 模型族符合以下一般方程：

$$\begin{aligned} v(t+1) &= F[v(t), I \pm u(t)], \\ u(t+1) &= u(t) \mp \epsilon \cdot [v(t) - qu(t) - \sigma], \end{aligned} \quad (7)$$

$F[v(t), I \pm u(t)]$ 非常像方程(6)中的非线性 IF 模型, 它是一个体现电压在阈值以下活动的函数同时也包括产生峰发放的阈值与复位机制;

$$F(v, I \pm u) = f(v) + I \pm u \quad (8)$$

我们将明确这族特定模型的机制和它非线性函数 $f(v)$ 的形式。首先我们研究一下在方程(7)和(8)下对所有模型都具有的一般的共同性质; 在 IF 模型中, 变量 v 表示跨膜电压, 对于增加的变量 u , 由于它在适应和爆发中的作用, 通常称作恢复和适应变量或者由于时间尺度的不同为一个缓慢的变量; 小参量 ϵ 是时间尺度分离的条件; 因为 $F(v, I \pm u)$ 在相空间是一直有序的, 所以 $\epsilon \ll 1$, 除此之外, 如果轨迹是有界的, 则 ϵ 和 q 一定大于零, 当 ϵ 大于零是, u 和 v 相互影响使两者差的绝对值变大。例如, 如果 $F(v, I \pm u)$ 中 u 的符号是正的, 则在 $u(t+1)$ 中 $\mp \epsilon[v(t) - qu(t) - \sigma]$ 的符号则是负的, u 的值变大反过来也会导致 v 的值变大, 当 ϵ 大于零时, 会限制 u 的增长。对于 q 来说, 当 v 为常数时, q 大于零会使 u 变为渐进稳定。

因此对于 $0 < \epsilon \ll 1$ 来说, 变量 u 的恢复变换比 v 慢的多, 这保证了系统会分为两个子系统。我们所称作快的子系统是由一个把变量 u 看成一个固定参数 γ 的单独的电压方程组成

$$v(t+1) = F[v(t), I \pm \gamma] \quad (9)$$

另一方面, 由 u 方程单独组成的慢子系统转变成为了由 v 的平均值变化产生的 γ 的函数。例如如果对于在一个区域内每个 u 的值, v 遵循 N 周期轨迹 $V(u, i), i = 1, \dots, N$, 则 u 的变化能够被下面方程近似替代:

$$\gamma(t+1) \approx \gamma(t) \mp \epsilon \left[\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N V(\gamma, i) - q\gamma(t) - \sigma \right] \quad (10)$$

这个可以作为平均值[46]扰动模型的离散时间对应的部分。这个标准分析技术在非线性动力学[47]中有广泛的应用, 由于神经动力学经常涉及缓慢变化的变量它也经常运用于理论神经科学。由于在研究的模型族中, 慢速变量 u 插入到 v 的方程中, 它的变化仅仅向上或向下移动到图[9]中快速子系统的返回映射中。如3.1节所示, 这使得我们能够直观得理解簇发放和适应性。

符合方程(7)描述的神经元模型在近近年来被一些作者独立的提出来。他们的主要不同在于选择非线性函数 $f(v)$ 和参量 ϵ 和 q 的值, 而最接近的模型是由 Izhikevich [43,44]、Rulkov [49,50]、Courbage 等人[36]和 Chialvo[35]。

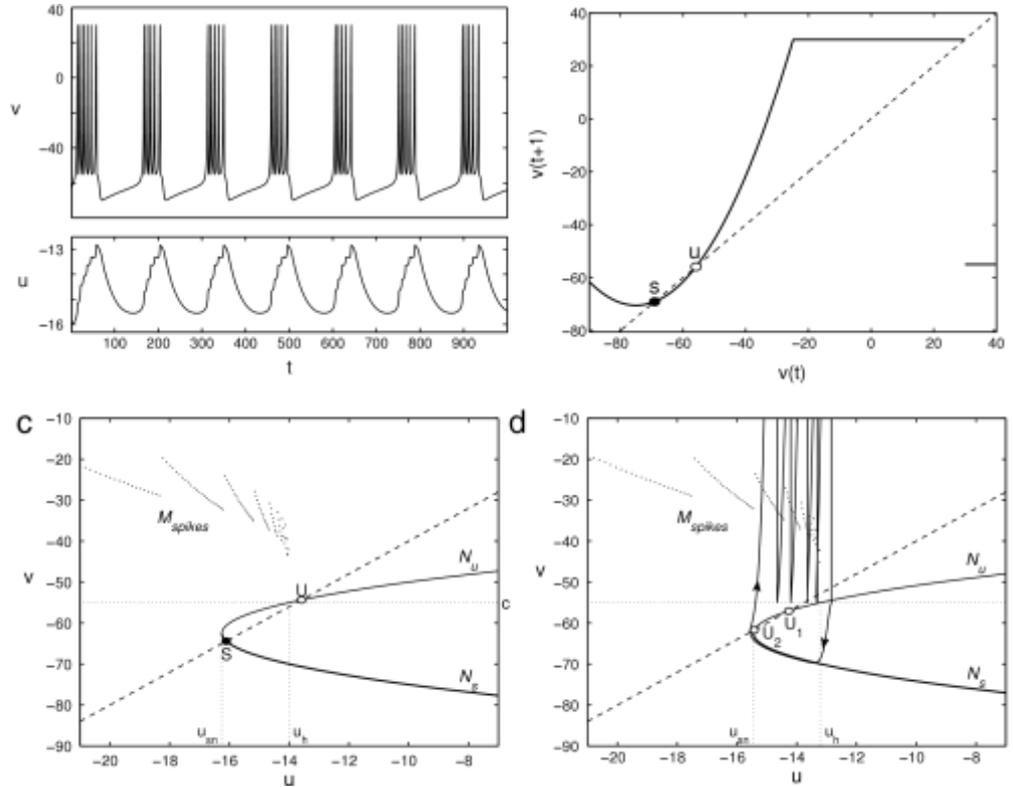
2.1.1. Izhikevich 模型

Izhikevich 模型最初是连续时间模型[43], 但是经过一毫秒的时间间隔[44]的欧拉离散化之后转变为线面的映射:

$$v(t+1) = F[v(t), I - u(t)];$$

$$u(t+1) = \begin{cases} u(t) + a[bv(t) - u(t)]; & v < 30 \\ u(t) + d; & v \geq 30 \end{cases} \quad (11)$$

$$F[v, I] = \begin{cases} \min(0.04v^2 + 6v + 140 + I, 30); & v < 30 \\ c & v \geq 30 \end{cases} \quad (12)$$



图[10]. (a)簇发放轨道中 Izhikevich 模型变量的时间变化, 参量值 $a = 0.02, b = 0.25, c = -55, d = 0.1, I = 0.8$; (b)当 $u - I = -14.5$ 时, 快速子系统的第一返回映射, s 和 u 为子系统的稳定点和不稳定点; 刺激 I 输入两个不同的值产生了 c 和 d 的零斜线。根据快速子系统中相应不动点的稳定性, 将抛物型快速子系统的零斜线分为两个分支 N_s 和 N_u ; 它们在鞍节点 $u = u_{sn}$ 处相交。虚直线在为慢子系统的零斜线, 带点的水平线为复位电压 $v=c$ 。 M_{spikes} 代表快速子系统在每个固定的 u 的值处峰发放周期的平均值的流形, u_h 代表对同宿峰发放轨道 u 的值; 图 (c) 中, $I = 0$, 整个系统的不动点 S 是稳定的, 在图 (d) 中 $I = 0.8$, 不动点 U 是不稳定的, (a) 中的轨道叠加在图上。

较小时间间隔的离散化的要求可能依据应用而不同, 也只是导致 $I, F(v, I - u), u$ 和 b 按比例缩小。

在方程 (11) 和 (12) 中 v 是以毫伏为单位的膜电压, u 是缓慢恢复 (或) 适应的变量。与 Izhikevich 模型对应的一般模型参量的值为 $\epsilon = ab \ll 1, q = 1/b$ 和 $\sigma = 0$ 。因此 $a > 0$ 是分隔时间间隔的小参量, 同时也要注意参数 c 代表复位电压。方程 (8) 中的非线性亚阈值函数显然为 $f(v) = 0.04v^2 + 6v + 140$ 。慢子系统包括了对一般模型的一个有意义的添加: 当一个峰发放是放电时, 慢变量经历了一个值为参量 d 的突然跳跃。因此能够合并神经元放电对缓慢过程的影

响，进一步提升建模的灵活性。在[31]中这个参数的作用是一个很好的参考。

注意到快子系统的返回映射正是 QIF 模型的返回映射。与图[7] (a) 对比来说，为了方便起见图[10] (b) 所示的慢变量 u 是一个特定的值；然而，由于整个模型是二维的，因此在这个返回映射中找到这个值。图 10(c) 所示的零斜线的相位平面表示更为合适。[21] 所示的相平面系统中两个变量所有可能值表示的平面；在 Izhikevich 系统中它是 $u - v$ 平面。零斜线是相位图中每个变量在映射迭代一次之后保持不变的线；它们是把其他变量看成一个不动点，每个子系统的不动点。在 Izhikevich 模型中通过方程 (11) 的 $v(t + 1)$ 到 $v(t)$ 很容易得到快速子系统的零斜线；在相平面可以得到以下曲线：

$$u = 0.04v^2 + 5v + 140 + I \text{ if } v < 30.$$

因此快速子系统的零斜线是一条抛物线，当 I 增大或减小时，抛物线在相平面内向右或向左移动（比较图[10]的 c 和 d）。这两个分支的零斜线意味着对于顶点右侧 u 的每一个值，快速的子系统都有两个不动点，如图[10] (b) 所示的一个稳定点和一个不稳定点；相应地，抛物线零斜线的分支可以分为稳定的 (N_s) 和不稳定的 (N_u)，抛物线的顶点位于快速子系统的鞍节点分叉处，顶点右侧的 u 值对应于图[7](c) 中不动点消失的位置。

另一方面，慢速子系统的零斜线是一条倾斜的直线。当状态在这条直线上方时， u 变大；在下面时 u 变小。参量 b 决定这条零斜线的斜率；它的作用将在第 3.2 节中讨论。快子系统和慢子系统零斜线相交的点是整个二维系统的不动点。

图[10] (c) 和 (d) 中标记为 M_{spikes} 的点状分段连续的流行表示快速子系统峰发放周期的平均值。它不连续的点表示周期内变化。这个流形在直观的预测整个系统的轨迹上是有用的。如图所示，当 M_{spikes} 完全位于慢子系统零斜线上方时， u 将会沿着峰发放轨迹稳定的增长到 $u = u_h$ ，其中复位电压 $v = c$ 与 N_u 相交形成快速子系统的同宿轨道。反之如果 M_{spikes} 与慢子系统的零斜线相交，如图[26] (b) 所示，整个系统可能会在交点的 u 的值附近形成一个峰发放轨迹。

Izhikevich 映射可以由两个不动点，如图 10(c) 和 (d) 所示，这些点的特性随着外部输入电流 I 的变化而变化。这两张图的区别是与快速子系统 (N_s, N_u 和 M_{spikes}) 有关的流形的位移水平位移。当 I 比较小时，如图[10] 所示， $I=0$ 时，一个不动点是稳定的，另一个是鞍点。在这种情况下，稳定的不动点是全局吸收的，因为即使是开始出现峰发放的轨道，由于慢子系统的零斜线在 M_{spikes} 下方，最终也会落在 N_s 上并且靠近 a 的轨道持续到 S 。神经元处于静息且易兴奋状态：当有一个可以将 v 变到快速子系统零斜线的不稳定分支上的扰动，神经元就会产生一个峰发

放。

当 I 增加时，流形向右移动，当 $I_{NS, Izh} = 16.25 - 62.5b + 6.25(b^2 - \frac{(b-a)^2}{(1-a)^2})$ 时， S 通过 Neimark–Sacker 分叉失去稳定性，这是接近 a 的慢零斜线与 $N_u - N_s$ 相交点处的值。在图[32]展示了这个分叉的图。应当指出的是当 I 的值比较小的时候 S 就不在具有全局的吸收性，因为 Neimark–Sacker 分叉在临界点之下（除非 $b > a + 1$ [51]）。分叉之后， S 转变成了一个不稳定的焦点 U_2 。于是这两点不动点都还存在，但都是不稳定的[图 10 (d), $I = 0.8$]。系统被迫进入一个峰发放或簇发放的轨道，这些轨道将会在 3.1 节讨论，图[28] (a) 展示了转化如何依赖复位电压 c 的值。

2.1.2. Rulkov 模型

这个模型最少有三个变形，第一个是由 N.F. Rulkov 提出来的。为了明确这几个模型。我们将第一种模型称为非混沌 Rulkov 模型，第二种称为超临界 Rulkov 模型（也是非混沌类型），第三种称为混沌 Rulkov 模型。

非混沌 Rulkov 模型由以下方程定义：

$$x(n+1) = F[x(n), y(n) + I] ;$$

$$y(n+1) = y(n) - \mu[x(n) - \sigma] \quad (\mu \ll 1) \quad (13)$$

$$\text{其中 } F[x, y] = \begin{cases} \alpha(1-x)^{-1} + y; & x \leq 0 \\ \alpha + y; & 0 < x \leq y + \alpha \\ -1; & x \geq 1 + y \end{cases} \quad (14)$$

我们这里看到的是 $\epsilon = \mu \ll 1$, $q=0$ 与 $f(x) = \alpha(1-x) - 1$ 时方程 (7) 和 (8) 的模型。参量 σ 在这两个模型中确定出来（尽管在原来的公式中，Rulkov 模型使用的是 $\sigma' = \sigma + 1$ ）。复位电压在不动点 $x_{reset} = -1$ 。参数 α 的作用将在稍后再解释。说句题外话，我们在 Rulkov 模型中的变量用 x 和 y 代替 u 和 v ，时间记作 n 而不是 t ，是由于 Rulkov 在他的出版物里面建议只在现象学中的方法中使用。在 2.1.1 节中描述的 Izhikevich 模型，每个时间间隔表示实时的一毫秒，变量 v 表示以毫伏为单位的膜电压，Rulkov 模型中没有表明它们与物理量的关系，除了 x 与膜电压有直接关联且统一了时间间隔。没有详细说明精准的转化。在一些工作中[53,54]中，与 H-H 模型的比较中，作者建议每个时间周期 $\Delta t = 0.5$ 的等值比例应该为 $v(n)[mV] = \frac{-50}{1-\sqrt{\alpha}} x(n)$ ，因为当 $x = 1 - \sqrt{\alpha}$ 时，峰发放的阈值为 $50 mV$ 。当 $\alpha = 4$ 是峰发放的顶端为 $+50 mV$ 。类似的对应关系可以在[55]中找到，我们将在 5.2 节中讨论。

图[11]展示了一个典型的簇发放轨道、快速子系统的返回映射和两个不同刺激参量的值对应的零斜线图。返回映射同样是积分放电型的。对于整个系统来说，

通过图[10] (c)、(d) 与图[11] (c)、(d) 的对比，可以不仅可以揭示很多相同的性质，也可以揭示一些有趣的不同。快子系统的顶点向右方向是由于在快速子系统 (9) 中选择了加号。这意味着在 Izhikevich 模型中 u 是抑制的时候，变量 y 具有兴奋的特性。因为这些变量仅仅是现象学中的，所以他们的区别不是很重要。重要的是，在 Izhikevich 模型中，慢零斜线 $x=\sigma$ 是水平的，而不是倾斜的。这是由于在方程中缺少变量 y 增加的相关项：慢变量本身没有稳定或簇发放的倾向，它是中性稳定的。除此之外，Rulkov 模型在慢零斜线和快零斜线的交叉处只有一个不动点。当不动点在 N_s 上时， μ 趋近于 0 时，不动点是稳定的，否则是不稳定的。更精确的说，稳定性发生改变是由于 Neimark–Sacker 分叉中条件为

$$\sigma_{N-S} = x_{N-S} = 1 - \sqrt{\frac{\alpha}{1-\mu}} \quad (15)$$

如预料的一样 μ 接近快零斜线的顶点

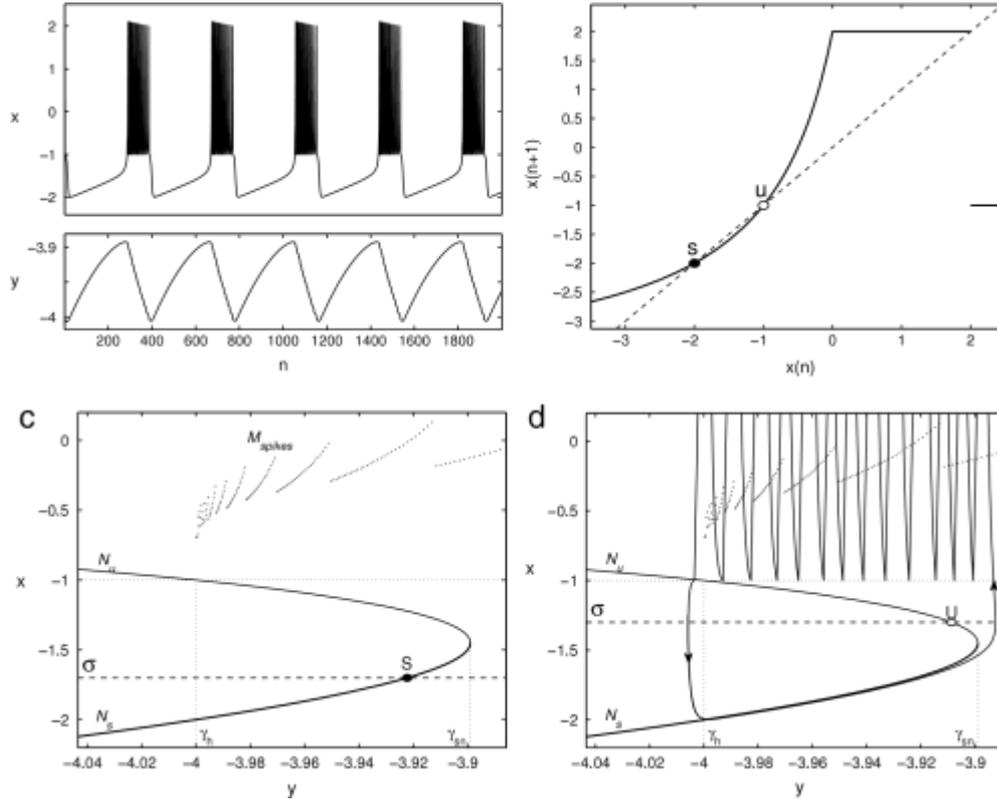
$$x_{sn} = 1 - \sqrt{\alpha} \quad (16)$$

这有助于我们理解 σ 作为调节外部刺激的作用。它可以被同化为离子通道电导的缓慢变化。在 Izhikevich 模型 (这里 $\sigma = 0$) 中没有参量 σ 的原因是：依照方程 (7) 的所有模型中， σ 的变化使慢子系统在 $u-v$ 平面中垂直移动，而 I 的变化使快子系统进行水平移动。在 Izhikevich 模型中，由于慢零斜线的斜率，两种类型的变化使可以交换的： σ 的值的改变 $\Delta\sigma$ 等价于 I 值的改变 ΔI ，且 $\Delta I = b\Delta\sigma$ ，变量 $u' = u - b\Delta\sigma$ 。由于 u 的值没有物理意义，因此使用 I 作为一位的外部输入对模型的有效性和灵活性是没有影响的。在 Rulkov 模型中，对于它的水平的慢零斜线，不存在水平和垂直转变的等价关系，因此 I 和 σ 的影响不同。

α 的作用类似于 Izhikevich 模型中 c 的地位，某种意义上，它决定了对于快子系统的稳定和不稳定分支的复位电压的位置。在 Izhikevich 模型中，零斜线在 v 轴上是固定的，复位电压由参数 c 决定；在 Rulkov 模型中，复位电压固定在 $x=1$ 处快子系统的零斜线随着 α 的值而变化。这对动力学很重要：如果复位水平线与快零斜线的分支 N_u 相交，则簇发放只能在 μ 趋近于 0 的时候发生，我们将在 3.1 节中讨论这个问题。图[28] (b) 展示了作为 α 和 σ 的函数时模型的稳定性；对比图 28[a]，在 Izhikevich 和 Rulkov 模型中，强调了 α 和 c 与 σ 和 I 的对比。

超临界 Rulkov 模型 超临界 Rulkov 模型[52]同样服从方程[13]，但是在方程 $F(x, y)$ 上有些不同，如下：

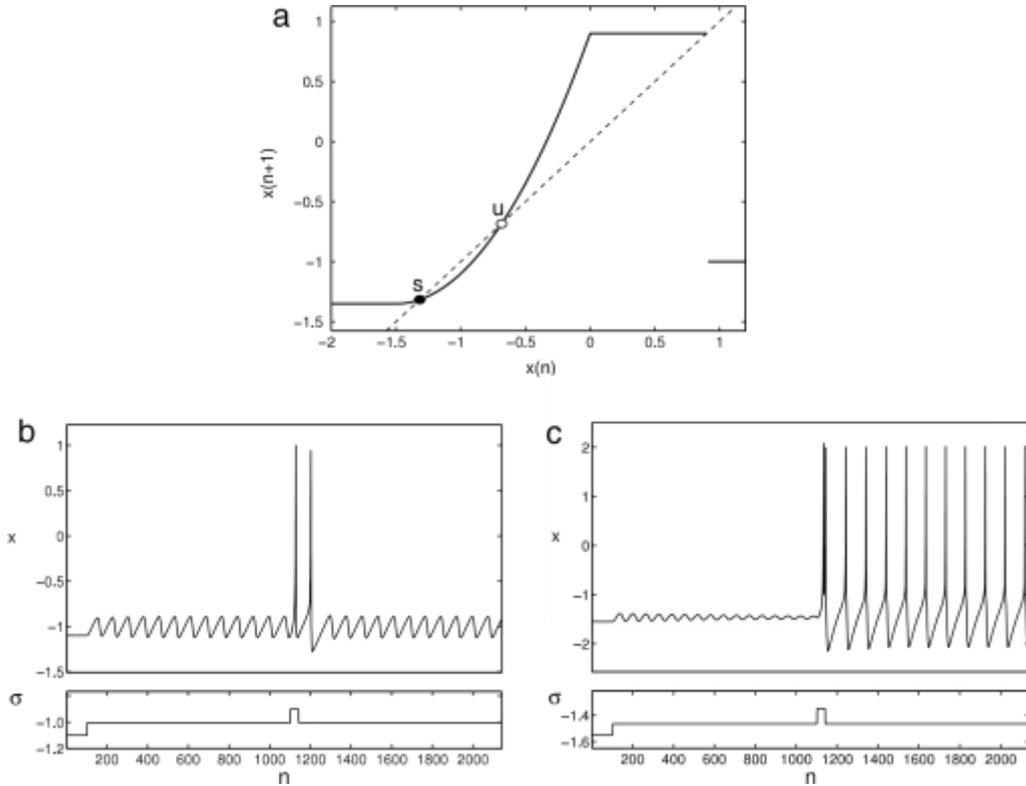
$$F[x, y] = \begin{cases} \frac{\alpha^2}{4} - \alpha + y; & -1 - \frac{\alpha}{2} \leq x \leq 0 \\ \alpha x + (x + 1)^2; & 0 < x \leq y + \alpha \\ 1 + y; & x \geq y + \alpha \\ -1; & x \geq 1 + y \end{cases} \quad (17)$$



图[11]. (a) 沿着簇发放轨道方程 (13) Rulkov 模型变量的时间变化, 参量值 $\alpha = 6, \sigma = -1.3, I = 0$ (b) $y = -4$ 时, 快速子系统的返回映射。s 是子系统的稳定的不动点, u 是不稳定的不动点。(c) 和 (d) 是两个不同外部刺激 σ 的值的零斜线图。根据快子系统相应不动点的稳定性, 将抛物线型快零斜线分为两个不同的分支 N_s 和 N_u ; 它们在鞍节点顶点 $y = \gamma_{sn}$ 处相交。虚水平线为慢零斜线, 点状水平线表示复位电压 $x = -1$ 。 M_{spikes} 代表快速子系统在每个固定的 y 的值处峰发放周期的平均值的流形, γ_h 代表对同宿峰发放轨道 y 的值。在 (c) 中 $\sigma = -1.7$, S 为系统稳定的不动点, 在 (d) 中, U 是不稳定的不动点; (a) 中的轨道叠加在图上。

图[12] (a) 中的返回映射明显与图[11] (b) 无法区分, 图[11] (c) 和 (d) 的零斜线也没有任何区别。就像在非混沌 Rulkov 模型中, 参量 α 决定了模型是否会簇发放 (这种情况下, 簇发放时 α 大于 1)。但是这种映射的形式产生了一个非常有趣的影响: 能够自我持续地在阈值一下震荡[52]。我们将在 3.2 节中仔细的讨论这种情形; 在此我们指出这种差异性源自于不动点的 Neimark-Sacker 分叉从亚阈值到超阈值的变化, 我们因此对模型这样命名。这进一步说明临界值映射不是双稳定的而非混沌模型是双稳定的。在图[12] (b) 中一个超临界 Rulkov 神经元接受到了一个初始的输入间隔且初始值很小并持续震荡。一个额外的短脉冲会引起峰发放, 但只能之脉冲持续期间, 同时也没有双稳定。另一方面当一个非混沌模型同样收到额外的短脉冲, 如图[12] (c) 所示, 峰发放会一直持续到脉冲结束以后, 证明了在初始间隔的刺激水平下系统是双稳定的。此外, 阈值一下的震

荡会逐渐消失。顺便说一句，正如我们之前所述，整个系统的双稳定性不存在与超阈值模型中，也不要与有所展示的簇发放模型中的快子系统的双稳定性混淆。

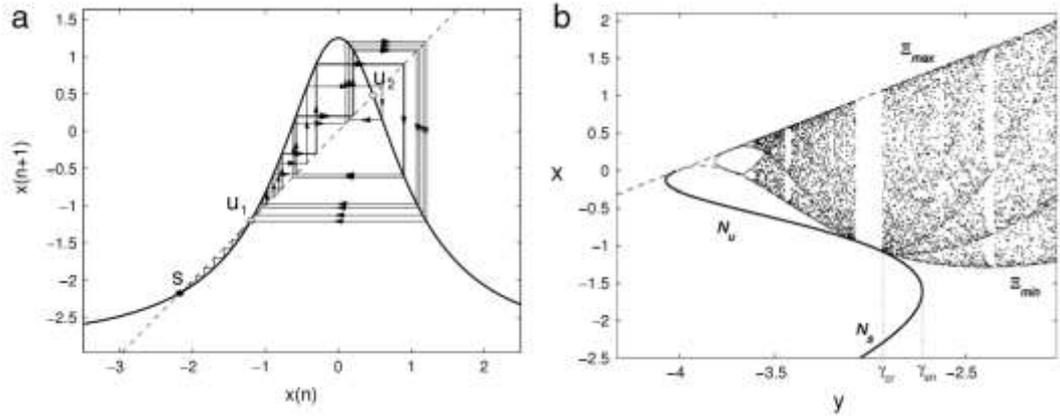


图[12]. (a) 超临界 Rulkov 模型[方程 (17)]的快子系统的返回映射， $\alpha=1$ ， $y=-0.1$ 。(b) 在超临界模型中，当 $\mu=0.01$ 时，双稳定性的缺乏和低阈值震荡的论述；(c) 当 $\alpha=6$ 和 $\mu=0.01$ 时，在非混沌 Rulkov 模型中与 (b) 一样的情况，论述了低阈值震荡的衰减和双稳定性。

混沌 Rulkov 模型.最后混沌 Rulkov 模型[49]也遵从方程 (13)，但是 $F(x, y)$ 有一个特别的形式：

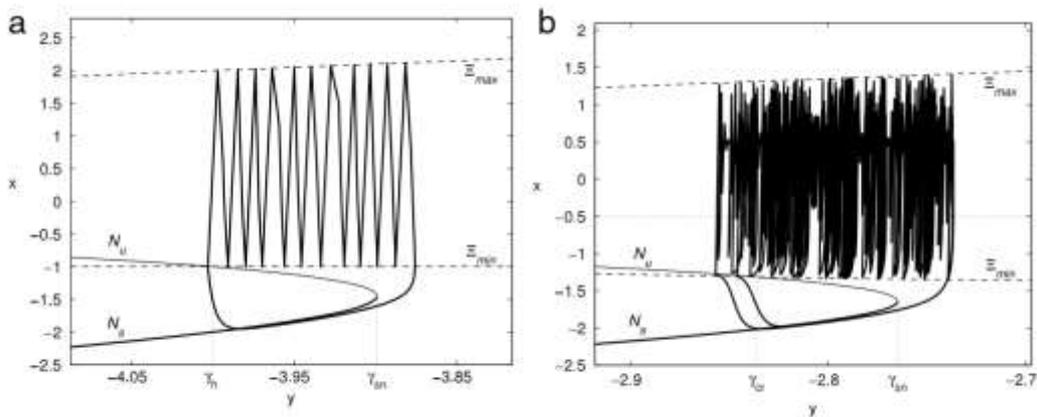
$$F(x, y) = \frac{\alpha}{1+x^2} + y \quad (18)$$

注意到没有了分段构造的阈值重置函数 $F(x, y)$ 。它被图[13] (a) 中的单峰发放所代替。它仍然有一对稳定-不稳定点，记作 s 和 u_1 ，当 $y + I$ 增加时，它们通过鞍节点的分叉消失。峰发放轨道不再是周期性的，而是混沌的。图[13] (a) 中的返回映射叠加了一个这样的轨道。图[13] (b) 叠加了一个混沌映射的经典分叉图同时在相位图中可以看出爆发的混沌性质。在之前的模型中在鞍节点分叉 $y = \gamma_{sn}$ 可以决定簇发放的开始，而簇发放的结束通过外部转折点 $y = \gamma_{cr}$ 处消失，在这个点处快速映射的临界点的二次迭代与快零斜线的不稳定分支 N_u 相交。因此我们有一个 $x = 0$ 时的二次迭代曲线代替重置电压的水平线，这条线在图[13](b)中用 \equiv_{min} 标记。导致混沌的串联的倍增周期产生于在远低于双稳定区域 y 的值，因此混沌在簇发放区域内得到充分的发展。



图[13]. (a) 方程 18 的混沌 Rulkov 模型快子系统的返回映射, $\alpha = 4.15$, $y = -2.9$; 返回映射叠加了一个轨道, s 为稳定的不动点, u_1 和 u_2 为不稳定的不动点; (b) 模型的分叉图, N_s 和 N_u 是快子系统的稳定和不安分支, 第三条分支没有标记出来; Ξ_{max} 和 Ξ_{min} 分别为临界点 $x=0$ 时一次和二次迭代; γ_{sn} 和 γ_{cr} 是快子系统鞍节点和外部刺激分叉点对应的 y 的值

图[14]比较了非混沌 Rulkov 映射的簇发放轨道与混沌 Rulkov 映射的簇发放。非混沌映射产生了一个周期性簇发放轨道, 这个轨道在靠近 μ 到同宿点 γ_h 结束, 而混沌映射的簇发放是无规则的, 可能在远远超过外部转折点 γ_{cr} 处消失。混沌簇发放的不规律性与更实际的随机的通道动态更为相似, 例如谢尔曼模型中的 β 型胰腺细胞。簇发放轨道将在 3.1 节中有更多的细节描述。



图[14].非混沌 Rulkov 模型叠加在它的零斜线上, $\alpha = 6$, $\mu = 0.002$ 和 $\sigma = -1$, 标注和图[13]中的一样; (b) 为 (a) 图中更换为混沌模型, $\alpha=4.15$, $\mu=0.001$ 和 $\sigma=-0.5$ 。

2.1.3.Courbage–Nekorkin–Vdovin(CNV)模型

它是由 Nekorkin 和 Vdovin 提出的模型[57], 在[36]中进行了稍微的修改, 和混沌的 Rulkov 模型有非常重要的相似性。两个图中的慢变量的动力学性质是一样的, 不同点在于快变量中符合 Lorenz-type 映射而不是单峰发放学射。

CVN 模型的方程为:

$$x(n+1) = x(n) + F[x(n)] - y(n) - \beta H[x(n) - d]$$

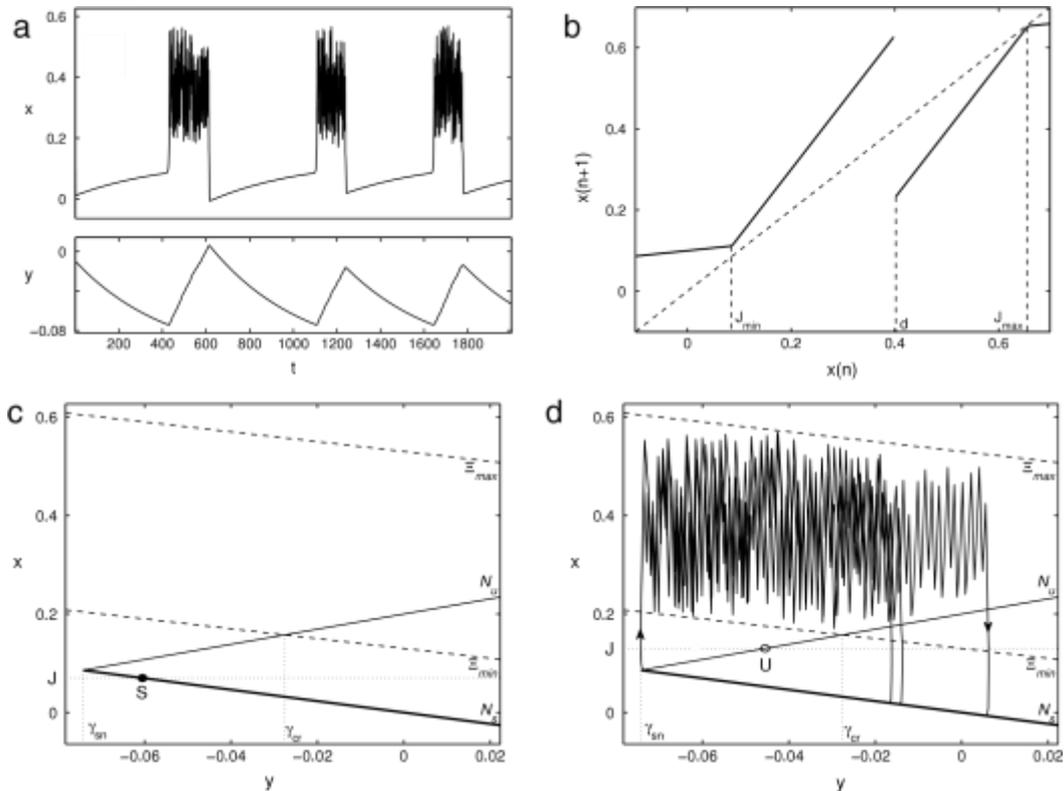
$$y(n+1) = y(n) + \epsilon[x(n) - J] \quad (19)$$

$H(x)$ 为 Heavside 间隔函数, $F(x)$ 的形式为

$$F(x) = \begin{cases} -m_0x, & \text{if } x \leq J_{min}, \\ m_1(x - a), & \text{if } J_{min} < x < J_{max}, \\ -m_0(x - 1), & \text{if } x \geq J_{max}. \end{cases} \quad (20)$$

当 ϵ 的值在两个模型确定之后, 根据方程(7)和(8)的等价条件有 $q = 0, \sigma = J$ 和 $f(x) = F(x) - \beta H(x - d)$,图[15] (b) 中描述的快速子系统为分段的线性映射, m_0 和 m_1 是一个正常数, 而 J_{max} 和 J_{min} 为快子系统第一返回映射中 x 的值, $J_{max} = \frac{am_1+m_0}{m_0+m_1}$, $J_{min} = \frac{am_1}{m_0+m_1}$ 。

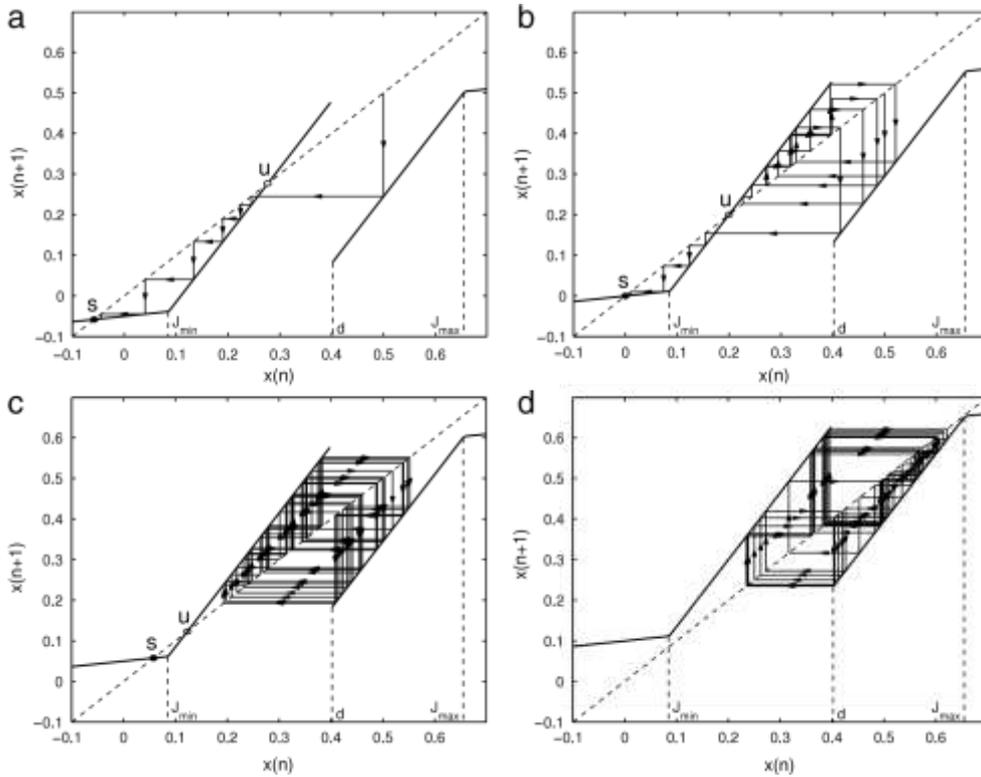
参量 d 在 J_{max} 和 J_{min} 之间, 这所有的确保了快子系统在每处都是双曲、混沌、Lorenz 类型且在 $x = d$ 处是不连续的间隔为 β 。为了帮助理解它的动力学性质, 图[16]中对不同值的慢变量 y 进行了叙述。就像 Izhikevich 和 Rulkov 的快速返回映射一样, 对于一个确定的慢变量的值(记作 $y = F(J_{min})$)会导致鞍节点分叉; 对于大于这个值的 y 来说, 当返回映射最右端的最低点位于不稳定不动点下方时, 在快速子系统中存在一个全局吸收的稳定不动点。图[16] (a) 和 (b) 展示了这种情况, 等价于当 y 在外部转折分叉之下时(图[13]中的 γ_{cr}), 混沌 Rulkov 模型中的情形。



图[15]. (a) 簇发放轨道上 Courbage–Nekorkin–Vdovin 模型随时间的演化, 参量值 $m_0 = 0.864, m_1 = 0.65, a = 0.2, d = 0.4, \beta = 0.4, \epsilon = 0.002, J = 0.13$ 。(b) 当 $y = 0$ 的时候快子系统的的第一返回映射, s 和 u 是快子系统的稳定不动点和不稳定不动点。(c) 和 (d) 是零

斜线图。 N_s 和 N_u 是快子系统的稳定和不稳定分支， Ξ_{\max} 是 Ξ_{\min} 是 $x = d^-$ 和 $x = d^+$ 的一次迭代曲线。 γ_{sn} 和 γ_{cr} 是快子系统鞍节点和外部刺激分叉点对应的 y 的值；(d) 图中的参量与 (a) 图中的一样，图中叠加了它的轨道， U 为整个系统的不稳定不动点；在 (c) 中， $J = 0.07$ ， S 为稳定的不动点，同时不表示轨道，系统是静止的。

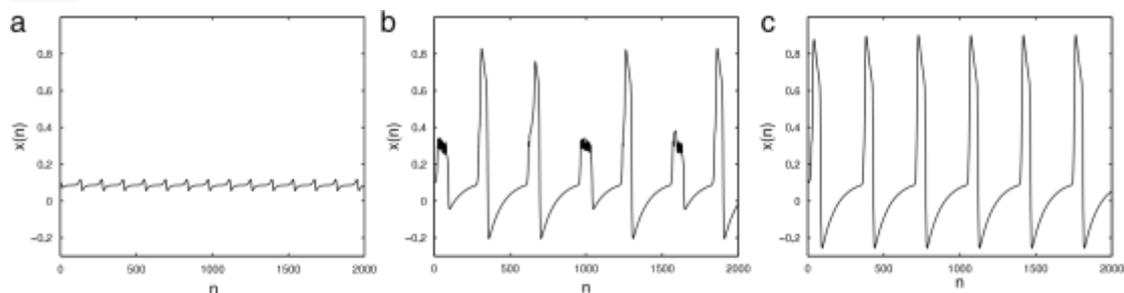
因此 CNV 模型是混沌 Rulkov 模型对应的 Lorenz 类型部分。在图 15 (b) 与图 14 (d) 的比较中，两种映射的相似性是非常明显的，两者的相平面是等价的；它们快子系统的不同影响在每个簇发放中峰发放振幅的分布，但是没有影响簇发放的机制：系统从靠近不变量 ϵ 的曲线到快子系统零斜线稳定分支 N_s ，在 $(x, y) = [J_{\min}, F(J_{\min})]$ 处，鞍节点分叉与簇发放的初始位置接近。在 Ξ_{\min} 的最下迭代线与不稳定分支 N_u 的相交处，产生了外部转折点，同时也标志着可能会结束。然而 CNV Lorenz 类型映射的动力学性质与 Rulkov 单峰发放映射不同，簇发放长度和峰发放分布也不同。这可以通过研究每个映射[59]的不变测度来进一步发展。



图[16] (a) 方程 (19) 的 CVN 神经元模型的快子系统的的第一返回映射， $m_0 = 0.864, m_1 = 0.65, a = 0.2, d = 0.4, \beta = 0.4$ 。在每种情况下恢复变量的值为：(a) $y = 0.05$, (b) $y = 0.0$, (c) $y = -0.05$, (d) $y = -0.1$ 。

因此 Rulkov 和 CNV 模型是具有不同峰发放动力学的折叠或同宿类型。有趣的是，当 J 变化和慢零斜线横穿接近 ϵ 线到快子系统的鞍节点分叉时，CNV 模型中的 Neimark-Sacker 分叉时超临界的，因此就像在超临界 Rulkov 的模型，CNV 模型能够展现持续的亚阈值震荡。此外，当选取特定的参数以便在 $x > J_{\max}$ 处快

子系统特定的部分能够发挥作用时，一个特别的双峰出现在伴有高峰发放的簇发放交替出现的区域。最后如果不连续间隔 β 足够小，系统将会像 FitzHugh–Nagumo 模型的纹理的离散的迟缓振荡器一样。将会在图[17]中描绘其他三种区域。



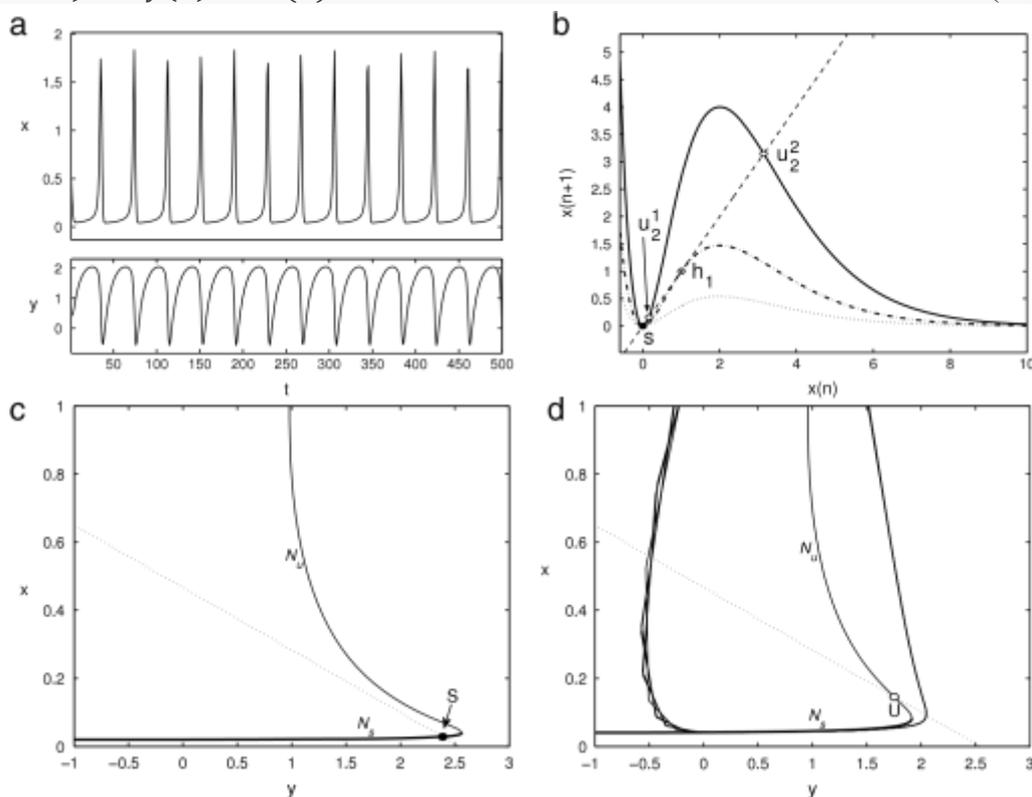
图[17].CNV 模型三种不同的区域, $m_0 = 0.4, m_1 = 0.3, a = 0.2$ and $d = 0.3$ 。(a) 低阈值振荡: $J = 0.1123, \epsilon = 0.004, \beta = 0.072$; (c) 缓和振荡: $J = 0.1123, \epsilon = 0.004, \beta = 0.05$ 。根据 Courbage 等人[36]。

2.1.4. Chialvo 模型

[35]中引入的映射与 Rulkov 模型非常相似，尽管它们之间没有显然的联系，它可以认为是 Rulkov 的前身。这个映射的方程是：

$$x(n+1) = x(n)^2 e^{y(n)-x(n)} + I;$$

$$y(n+1) = ay(n) - bx(n) \tag{21}$$



图[18].(a)Chialvo 模型沿着峰发放轨道随时间的演变; 参量 $a = 0.89, b = 0.6, c = 0.28$ 和

$I = 0.04$ 。快子系统的第一返回映射, $I = 0, y = 0$ 为点状的, $y = 1$ 为点划线, $y = 2$ 为实线; s 记为稳定不动点, h_1 为 $y = 1$ 时半稳定不动点 (更精确的说是鞍节点分叉), u_1^1 和 u_2^2 为 $y = 2$ 时的不稳定不动点。(c) 和 (d) 为零斜线图; N_s 和 N_u 是快子系统的稳定和不稳定分支, (d) 图中的参量与 (a) 图中的一样, 图中叠加了它的轨道, U 为整个系统的不稳定不动点; 在 (c) 中, $I = 0.02$, S 为稳定的不动点, 同时不表示轨道, 系统是静止的。

它与方程 (7) 的一般模型的相似性是明显的。图[18] (c) 和 (d) 展示了静止 (易兴奋) 和峰发放状态下的零斜线图; 我们又一次发现了快零斜线的稳定和不稳定分支, 它们被倾斜的慢零斜线分割。这种情况下, 外部输入的变化不仅仅改变快零斜线, 而且以非线性的方式改变它的形状。实际上这个模型并没有完全适用于一般方程因为在 x 的方程中变量 y 不是相加的而是相乘的。然而这对于系统的动力学的影响很大。当 y 的值增加时, 如图[18] (b) 所示 x 的返回映射不仅向上移动而且呈指数级增长; 这阻碍了 y 作为慢速变量来产生簇发放轨道, 因为 x 的返回映射随着 y 的值的不同差别非常大, 使得控制簇发放参量变得非常困难。Chialvo 神经元可以作为易兴奋的动力学模型, 而 y 代表快速而不是慢速的恢复机制。在没有 y 作为慢变量的限制下, 这个模型具有广泛的动力学特征, 包括亚阈值震荡、双稳定性和混沌轨道。Chialvo[35]提供了这些特征非常清晰的描述。

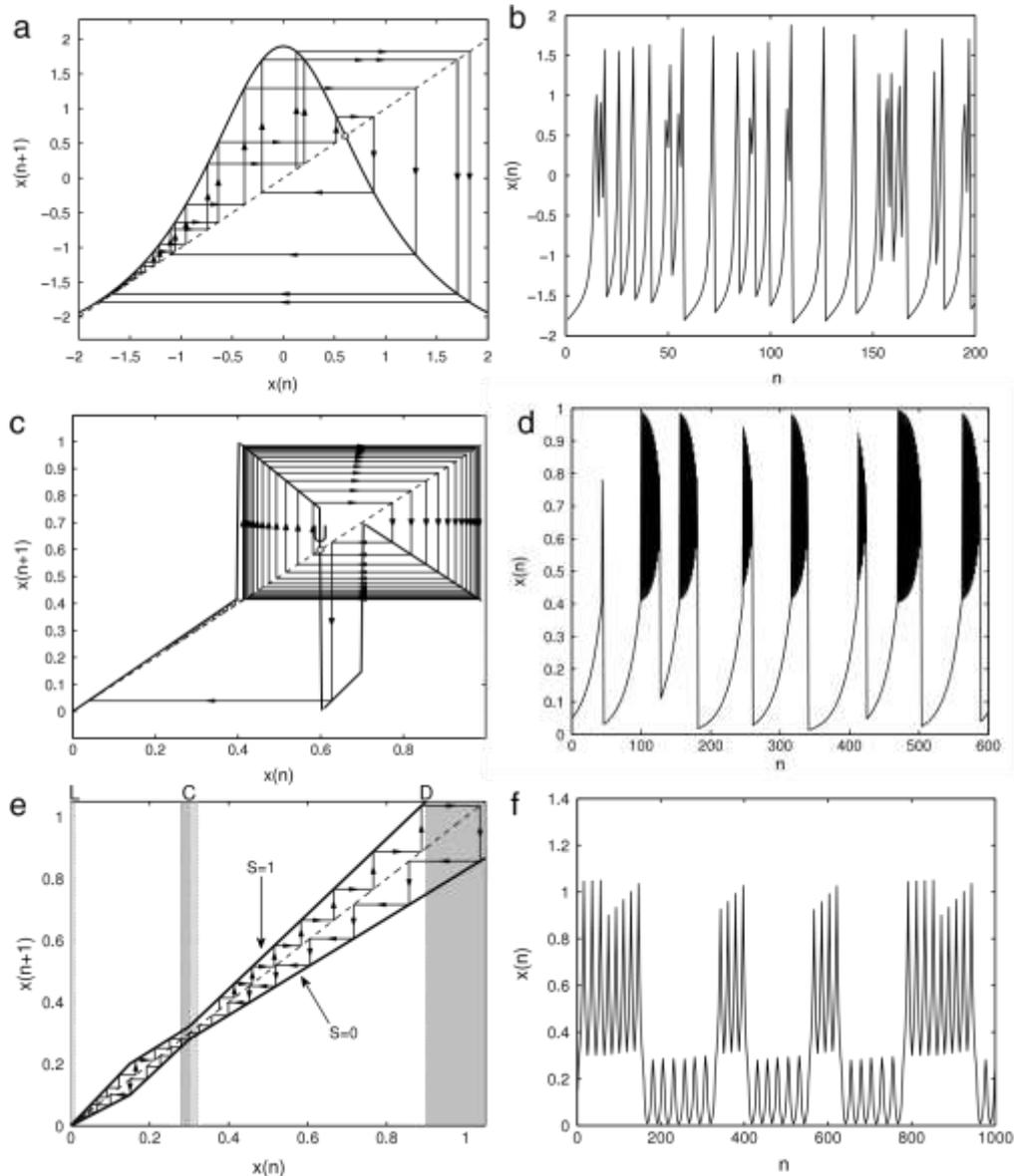
2.2. 一维的簇发放剂

正如 2.1 节所提及的, 我们可以设计一个基于映射的一维模型, 只有一个变量表示膜电压, 且膜电压具有簇发放的能力。在这种情况下, 必要的时间间隔分离必须嵌入到返回映射靠近对角线的区域的通道中, 同时也必须靠近鞍节点、同宿线或反转分叉[44]。例如可以调整混沌 Rulkov 模型的参量和它的慢变量的值使其快子系统刚好通过鞍节点分叉且临界点刚好落在瓶颈处。图[19] (a) 和 (b) 展示这样的结构。簇发放是混沌的, 在它们内部的峰发放和二维系统一样没有准确的定义。

[37]提供了另一种一维爆破映射, 如图[19] (c) 中所示。它由四个线性部分组成: 第一部分经过靠近对角线, 提供了一个峰发放的缓慢形成过程; 第二部分和第二部分的设计使得一个轨道跳到另一个轨道, 并缓慢接近中间第三部分的轨道, 第三部分轨道是平静和增长的。因此峰发放总是由两部分组成, 峰发放的频率沿簇发放是不变的, 峰发放的振幅沿簇发放时降低的。簇发放的长度是混沌的。

第三个例子是由 Aguirre 等人提供的, 也是分段线性的。在这种情形下, 模型并不是真正的一维的, 因为一个额外的二元变量 s 用于两个映射分支之间的切换: 如图[19] (e) 所示一个在为上升的 ($s = 1$) 在对角线之上, 一个为下降的

($s = 0$) 在对角线之下。当轨道超过峰发放上限 (图中标记为 D) 时, 映射切换到下降的分支, 当轨道超过低于峰发放下限 (记为 L) 时, 轨道切换到上升分支。这保证了峰发放的重复性。为了得到簇发放, 映射也增加了一个阈值 (记作 C), 在阈值附近也会发生转化: 当轨道从 L 以下上升, 落在 C 以下小区域时, 它会切换到下降分支; 同样的当轨道从高于 D 处下降, 落在 C 附近的小区域时, 它会再次上升, 在簇发放中产生了一个额外的峰发放。如图[19] (f) 所示, 系统可以混沌的在阈值下震荡和簇发放之间切换。



图[19].(a)混沌 Rulkov 模型的快子系统的第一个返回映射, $\alpha = 4.8, y = -2.9$; 这个映射就其本身而言是一个一维的混沌簇发放剂, 且它的缓慢时间尺度是通过鞍节点分叉的幻想通道来确定的。(b) 为 (a) 中映射的轨道的示例; (c) Cazelles 等人[37]提出的基于映射的一维簇发放剂模型的第一个返回图。它是由四个线性的片段组成。(d) 图 (c) 中映射轨道的示例。(e) Aguirre 等人[38]提出的双返回映射。返回映射取决于 s 的值是小还是大。当 x 落在一个

深灰色区域时, s 变成 $s = 0$; 在浅灰色区域时, s 变成 $s = 1$; (f) 图 (e) 中映射轨道的示例。

虽然它们是所有簇发放模型中最简单和计算效率最高的, 但这些一维爆破模型尚未被广泛用于建模, 需要对参数进行微调才能达到预期的爆破效果, 而且很难将它们与生物物理特性联系起来。簇发放神经元的快慢时间间隔来自于不同的过程; 一维簇发放剂只能混合在一个变量中, 因此不可能单独的控制它们。

2.3. Nagumo–Sato 和 Aihara 模型

利用映射来建模神经元的动力学来源于 McCulloch–Pitts 对人工神经元的形式, 而不是受 Hodgkin–Huxley 启发的电生理学。这类神经元在 Caianiello [27] 给出的方程中表现的最好, 或等价于 Nagumo 和 Sato [28] 给出的方程:

$$x(n+1) = H[S(n) - \alpha \sum_{r=0}^n b^{-r} x(n-r) - \theta] \quad (22)$$

在方程 (22) 中, $H(x)$ 为 Heaviside 阶梯函数; $S(n)$ 是 n 时刻的外部刺激; θ 是放电的阈值; $x(n)$ 表示神经元为 0 (静息) 或 1 (放电) 的状态; 参量 $\alpha > 0$ 和 $b > 1$ 调节神经元的不应性。方程 (22) 的神经元模型会在外部刺激大于 θ 时放电, 若神经元放电之后的一段时间内, 不应性的条件会使有效的外部刺激阈值变得更高。

模型的动力学能够通过 [27] 和 [28] 的变量变化来理解。事实上, 当引入一个新变量的时候

$$y(n) = \frac{S(n) - \theta}{\alpha} - \sum_{r=0}^n b^{-r} x(n-r),$$

方程 (22) 简化为:

$$y(n+1) = ky(n) + a(n) - H[y(n)], \quad (23)$$

这里 $k = 1/b$, $a(n) = \frac{1}{\alpha} [(S(n+1) - \frac{S(n)}{b}) - \theta (1 - \frac{1}{b})]$ 转化成了刺激。放电状态 $x(n)$ 可以被 $y(n)$ 立即复位, 因为 $x(n) = H[\alpha y(n)] = H[y(n)]$ 。然而 $x(n)$ 表示神经元外部放电状态, $y(n)$ 代表一种用来测量神经元离放电有多近的内部状态。方程 (23) 的模型虽然来自于 [27], 但通常称为 Nagumo-Sato 模型 [28]。

注意到方程 (23) 几乎和方程 (5) 中 LIF 模型的离散化一样。参量 k 可能在这个模型中意义相同, 而方程 (23) 中的 $a(n)$ 等同于方程 (5) 中的 $(1-k)[RI(n) + E_L]$ 项。它们两者在于重置机制不同: LIF 模型有一个比较高的恒定重置水平, 而在 Nagumo–Sato 模型中, 重置水平依赖于放电前神经元的状态。图 [20] 比较了当输入 $I(n)$ 和 $a(n)$ 为常量时的情况。注意, Nagumo-Sato 模型的状态变量 y 没有出现峰发放; 而是输出变量 $x(n) = H[y(n)]$ 。高复位保证了只可能存在一个周期轨道。即使 Nagumo-Sato 个没有高复位的存在, 但是它还是有相同的性质, 因为当 $k <$

1时，这个映射几乎处处收缩，所有初始条件都收敛到一个稳定的周期轨道。Nagumo 和 Sato[28]给出了对应于 k 和 a 的不同值的周期轨道的详细描述。

[29]中提出了一个 Nagumo-Sato 模型的修改方案，Aihara 模型用一个函数替代了方程 (23) 中 Heaviside 间隔函数：

$$y(n+1) = ky(n) + a(n) - F[y(n)]$$

$$F(y) = \frac{1}{1+e^{-y/\sigma}} \quad (24)$$

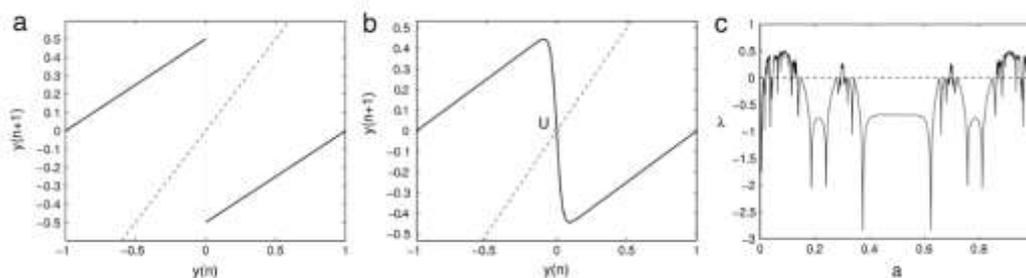
$x(n) = F[y(n)]$ 是模型的输出。函数 $F(y)$ 有一个急剧的变化 (σ 很小的时候)，比较图[21] (a) 和 (b) 返回映射与 Nagumo-Sato 模型的返回映射非常相似。模型中这一微小的变化反应的思想是峰发放不一定是一个要么一定存在，要么一定不存在的事情；例如在巨型乌贼轴突[63]的空间中，能够呈现清晰的分层。

σ 大小的分级峰发放反应的狭窄窗口就足以把对特定范围的外部刺激 a 的峰发放序列混沌，因为现在的映射是定义域内的有限区间内展开；如图 21(c)所示，系统[34]的 Lyapunov 指数表示为 a 的函数。正值的指数意味着是混沌的。注意，Nagumo-Sato 模型的 Lyapunov 指数处处等价于 $\log k < 0$ ，与 a 的值无关；如图 21(c)所示，在 Aihara 模型中，指数的这个值位于以 $a = 0.5$ 为中心的平面。Aihara 模型中 a 值的混沌序列产生了一个正 Lyapunov 指数，在鱿鱼的巨大轴突中确实观察到了这种序列[64]。Aihara 模型是生物学和形式神经元之间有趣的桥梁。Aihara 模型的动力学研究可以在[65]中找到。

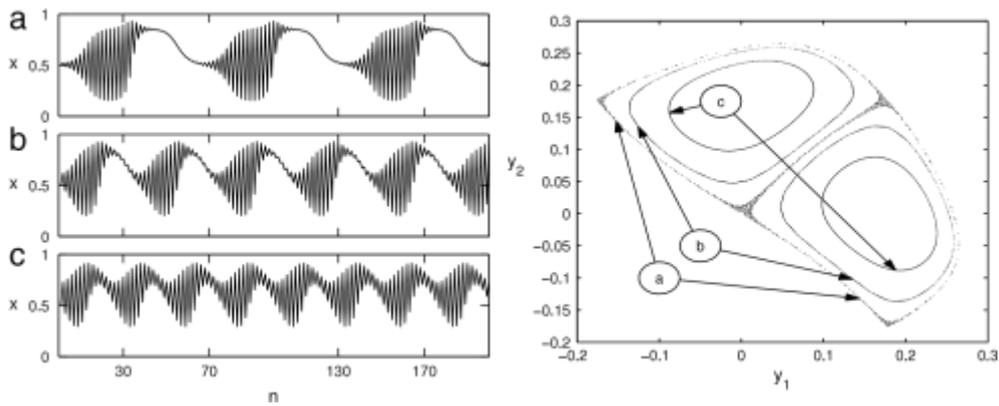
由于方程 (22) 中的不应性仅仅为指数项，因此可以将 Caianiello 模型简化为单个变量。这个性质可以推广至获得具有额外动力学性质的模型，例如由 Tanaka 等人[66]等人提出的：

$$y_1(n+1) = k_1y_1(n) + k_2y_2(n) + a - F[y_1(n)]$$

$$y_2(n+1) = y_1(n) \quad (25)$$



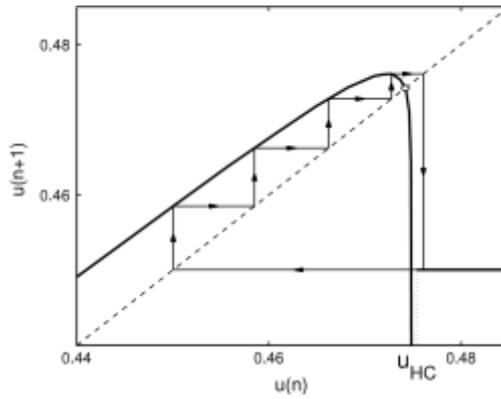
图[21]. (a) 方程 (23) 的 Nagumo-Sato 模型的返回映射, $k=0.5$, $a=0.5$, 映射没有不动点, 所有的轨道是周期性的; 方程(24)的 Aihara 模型的返回映射, $k = 0.5$, $\sigma = 0.04$, $a = 0.5$, U 为不稳定不动点; (c) 作为 a 的函数的 Aihara 映射的 Lyapunov 指数, $k = 0.5$, $\sigma = 0.04$, 各处的 Nagumo-Sato 映射的 Lyapunov 指数, 当 $\lambda = \log_k = -0.693$ 时。



图[22].方程 (25) 修改后的 Aihara 模型的输出变量 $x(n)$ (左图) 与轨道相平面图表示 (右图), 参量 $k_1 = 2, k_2 = 1, a = 0.5$ 和 $\sigma = 0.1$ 。对于不同的初始条件: (a) $y_1(0) = 0, y_2(0) = 0.01$; (b) $y_1(0) = 0, y_2(0) = 0.05$; (c) $y_1(0) = 0, y_2(0) = 0.1$ 。注意到在相平面表示图中, 每个轨道由两个闭合的不变曲线组成: 根据[66], 轨道在连续的时间间隔中连续的在两个轨道中跳动。

增加的变量 y_2 作为一个存储器, 使模型在适当的参数值时簇发放。特别的, 当 $k_2 = 1$ 时, 簇发放轨道族出现在一对不变轨道上, 这对不变轨道由两个周期的稳定轨道的 Neimark-Sacker 分叉产生, 大小被异宿环控制。图[22]中展示了这些轨道图。通过选取适当的参数值[67]可以控制轨道的周期和占空比, 但是由于它们非常依赖初始条件, 对于生物模型来说这个簇发放模型还不够健全。Kuva 等人[68]和 Copeli 等人[69]提出了在系统中基于 Aihara 模型的簇发放因子增加第三个慢变量。[70]里面描述了 Aihara 神经元簇发放在神经网络中的影响。

有趣的是, 与 Aihara 模型相似的单变量神经元映射是由基于 ODEs 的 Poincaré 部分得到的。Medvedev [30]的工作是由 Chay[71]提出的三变量的易兴奋簇发放细胞模型开始的。Chay 模型有两个快变量: 分别代表电压和开放部分的电压依赖性的钾通道的比例; 一个慢变量代表细胞内钙离子浓度。模型是一个簇发放剂: 在适当的参量值下, 当神经元峰发放放电时, 钙离子浓度上升, 通过激活依赖钙的钾通道使簇发放结束。当神经元处于静止状态时, 钙离子浓度会降低, 从而使钾离子通道失去活性, 并再次出现峰发放。对每个峰发放导致的钙离子浓度变化进行平均之后, Medvedev 得到了这个变量的一维返回映射图, 可以研究当神经元模型参数值发生改变时的分叉。图[23]描述了这个映射。与图[21](b)中的相似性很明显。当 u 的值较低时, 钙离子的浓度呈线性上升, 斜率小于单位值, 然后再急剧下降, 形状呈 S 型, 最后呈另一线性几乎水平线上升。随着模型中参数的变化, 映射的总体特征没有发生改变, 但是和 Aihara 模型一样, 相对于对角线的位置发生了改变, 从而产生了分叉。在重置电压高于系统稳定不动点有界的吸收域时, Touboul 和 Brette[31]从二维 IF 模型(2.1 节中基于 ODEs 对应的模型)得到了一个相似的模型: 这种情况下, 映射是在恢复变量上。



图[23]. Medvedev[30]从基于 ODE 的 Chay 神经元模型中得到的钙浓度 $u(t)$ 的返回图。映射的每次 $u(n)$ 迭代表示每次峰发放之后或簇发放结束后静息期间的钙离子的浓度值。所描述的超稳定轨道对应基于 ODE 模型的每次簇发放有 4 个峰发放的周期性簇发放区域。

2.4.netlet 模型

我们最后介绍的一个模型更加抽象，因为它不表示一个神经元，而是一个整体。Harth 等人[72]和 Anninos 等人[73]在早期神经网络研究[74,75]的基础上，给出了一个明确的公式。模型中单变量 $\alpha(n)$ 表示一群兴奋的和抑制的神经元的平均活跃度，他们称之为 nerlet，这是由[76]和[77]的发现得到的启示。将时间间隔等价于神经元不应期，这样每个神经元在一个时间间隔内只能放电一次，且放电之后立马静息。平均活跃度 $\alpha(n)$ 仅仅为第 n 个时间间隔内产生峰发放的部分神经元。基本的 netlet 方程为：

$$\alpha(n+1) = [1 - \alpha(n)]P[\alpha(n)], \quad (26)$$

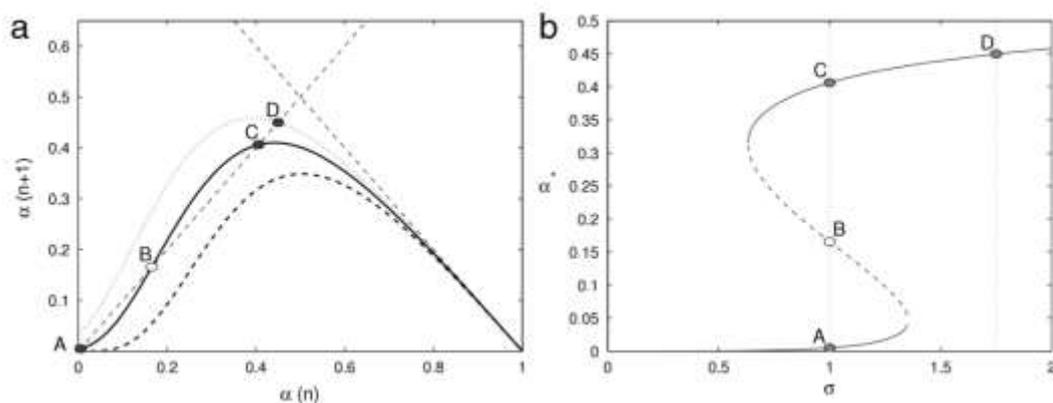
其中 $1 - \alpha$ 因子表示不应性， $P(\alpha)$ 表示非不应神经元在 $n+1$ 时间间隔内接受到可以使它产生峰发放输入的概率。为了推出来这个公式，假设神经元为简单的阈值单位，在一个时间间隔内，当兴奋输入的和减去抑制输入的和大于阈值的话，神经元放电。另一个关键性的假设是在 netlet 中，所有的神经元随机连接的分布，这样由峰发放产生的突触后的电位在它们之间是以概率的方式分布。不同的分布产生稍微不同的返回映射[75,39,78 - 80]。泊松分布导致：

$$P(\alpha) = e^{-\alpha h \mu} \sum_{m=0}^M \frac{(\alpha h \mu)^m}{m!} \cdot \left[1 - e^{-\alpha(1-h)\mu} \sum_{l=0}^{\eta(m)} \frac{(\alpha(1-h)\mu)^l}{l!} \right], \quad (27)$$

h 是 netlet 中抑制神经元的比例， u^+ 和 u^- 是分别是每个兴奋和抑制的神经元外部链接的平均数， η_m 是假设在同样的时间间隔内接收到 m 的抑制突触电位后，旁边有一个阈值之上的神经元之后兴奋的突触电位大小。 M 是一个较大的整数使忽略的项是不重要的。没有显示的增加的项也是重要的，包括外部刺激参量 σ ，它是用来测量在每个时间间隔内平均每个神经元接受的外部刺激的数量。

图的闭合形式允许对系统[73]的动力特性进行分析研究。然而对于我们的目

的来说，一张映射的图片就够了。图[24]描述了三种不同外部刺激的值。在低刺激情况下（虚线），返回映射完全在对角线之下；在中间值处，出现了熟悉的鞍节点分叉，形成两个稳定的固定点：A 接近于 0；C 持续活跃。是否能够达到最终状态取决于初始状态低于或高于不稳定不动点。最后，对于强外部刺激，只会保留高活动点 D。因此 netlet 可以作为具有记忆过去输入的转换器。如果 netlet 中包括不同阈值 [81] 的神经元，则 netlet 会形成多个滞回环。



图[24]. (a) 三个不同外部刺激 netlet 模型的返回映射，参量 σ ：0 为虚线，1 为实线，1.75 为点划线。(b) netlet 映射的分叉图，展示了滞后性；稳定不动点的曲线是实线的，不稳定不动点的曲线是虚线。标记的点对应 (a) 中的点。Netlet 的参量为 10% 的抑制神经元 ($h = 0.1$)，每个神经元连接 $u^+ = u^- = 15$ ； $\eta(n) = 5$ ，兴奋、抑制和外部突触电位有相同的振幅。

注意到图[24] (a) 返回映射没有穿过 $1 - \alpha$ 线（负斜率的虚对角线），这是由于方程 (26) 中绝对的不应性。因此，像图中 C 和 D 这样高活性不动点不会发生翻转分叉，这个分叉会使它们变得不稳定并产生双周期的级联。行为总是通过阻尼振荡收敛到这些点。因此绝对的不应性产生的限制证明受道限制，修改后的模型开辟了更多动力学区域的可能性。Lee 和 Yi[82] 从一些合理的假设中得到了一个指数的 netlet，其他人[83-85]则采用了纯粹现象学的方法并转向了著名的逻辑映射。这些映射像不应的 netlet 公式一样是单峰发放的，可以通过表示外部输入的参数来控制。与 netlet 映射不同的是，随着刺激的增加，它们经历了向混沌方向发展的双倍周期的整个级联。在 Hodgkin-Huxley 公式的网络互动公式[87]的 Poincaré 部分可以找到对混沌 netlet 模型的支持。

3.孤立的基于映射的神经元模型动力学性质

在前面的部分我们描述了模型最显著的特征，现在我们将研究 2.1 节中二维的，受 IF 模型族启发的动力学性质，因为它们具有多样和丰富的行为，并且一直是大量研究的对象。在[45, 31]中可以找到连续时间对应部分的系统的且有帮助的检测。

3.1.簇发放和适应

2.1 节中描述的基于映射的二维积分放电模型的快慢分解特性方便我们理解簇发放和适应性等重要动力学性质。假设慢变量作为参数为常数值，分别对快子系统进行分析。

以簇发放开始研究，为了明确起见，我们考虑方程(7)中 v 方程(快子系统)具有 Izhikevich 模型的方程(12)的形式，且 $c = -55$ ：

$$v(t+1) = \begin{cases} \min(0.04v^2 + 6v + 140 + I, 30); & v < 30 \\ -55 & \text{其他} \end{cases} \quad (28)$$

这里 γ 代表慢变量 u ，现在我们假设 $1 - \gamma$ 像 QIF 映射一样没有不动点，因此遵循如图[25](a)所描述的那样遵循一个周期性的簇发放轨道。另外假设整个系统(7)中 u 的方程遵从方程(10)，当 v 大于-60时， γ 增加，反之 γ 减小。由于 $v_{reset} = -55$ 大于-60，所以 v 形成峰发放， γ 增加，根据方程(28)，返回映射向下移动，穿过图[25](b)中产生稳定-不稳定不动点对的鞍节点分叉。神经元持续峰发放， γ 增加，返回映射向下移动直至不稳定不动点移动到 $v=-55$ ，这里周期峰发放轨道转向同宿轨道[图 25 (c)]。然后随着 γ 进一步增加，返回映射下降的更低， v 的轨道吸引稳定不动点，神经元变为静息状态。但是 s 的值在 $v < -60$ 内(注意到鞍节点分叉发生在 $v_{sn} = -62.5$)，现在 γ 开始减小，返回映射向上移动，同时 v 的轨道紧紧地跟着 s [图 25 (d)]缓慢移动，直至再一次穿过鞍节点分叉，并且轨道向峰发放周期[图 25 (e)]逃离。总而言之，如图 25 (f)所示，轨道由静息和峰发放交替组成。这是簇发放。

现在很容易理解爆破的整个二维动力学性质。图 26 (a)和 (c)展示了 Izhikevich 模型二维零斜线图簇发放轨道的叠加。图 26 (a)中，输入电流的值使得两个不动点在鞍节点分叉消失 ($I = 2$,对比图.10)。 M_{spikes} 流形完全位于慢零斜线之上，而慢流形 N_s 的稳定分支完全在下方。这证明了前文所述慢变量动力学的合理性，并且保证了一个簇发放轨道。由于簇发放开始于鞍节点(也称为折叠)分叉，结束于快子系统的同宿分叉，Izhikevich 模型属于折叠/同宿簇发放剂的范畴。然而请注意，由于 a 的值为有限的，簇发放并不是精准地在 $u = u_h$ 处结束。

如图.26 (a)所示，当外部输入较大时， M_{spikes} 与慢零斜线相交，产生了一个方程(10)的平均慢子系统的不动点，同时形成了图.26 (d)中的峰发放轨道。实际上我们观察到簇发放的必要条件是鞍节点分叉发生在低于峰发放周期最小值一下的电压。也就是说必须存在稳定不动点和稳定峰发放周期共存的 γ 值范围。否则在 $\epsilon \rightarrow 0$ 的限制下，当鞍节点对消失时，返回映射将不会向上移动，系统将继续保持静息或峰发放状态。

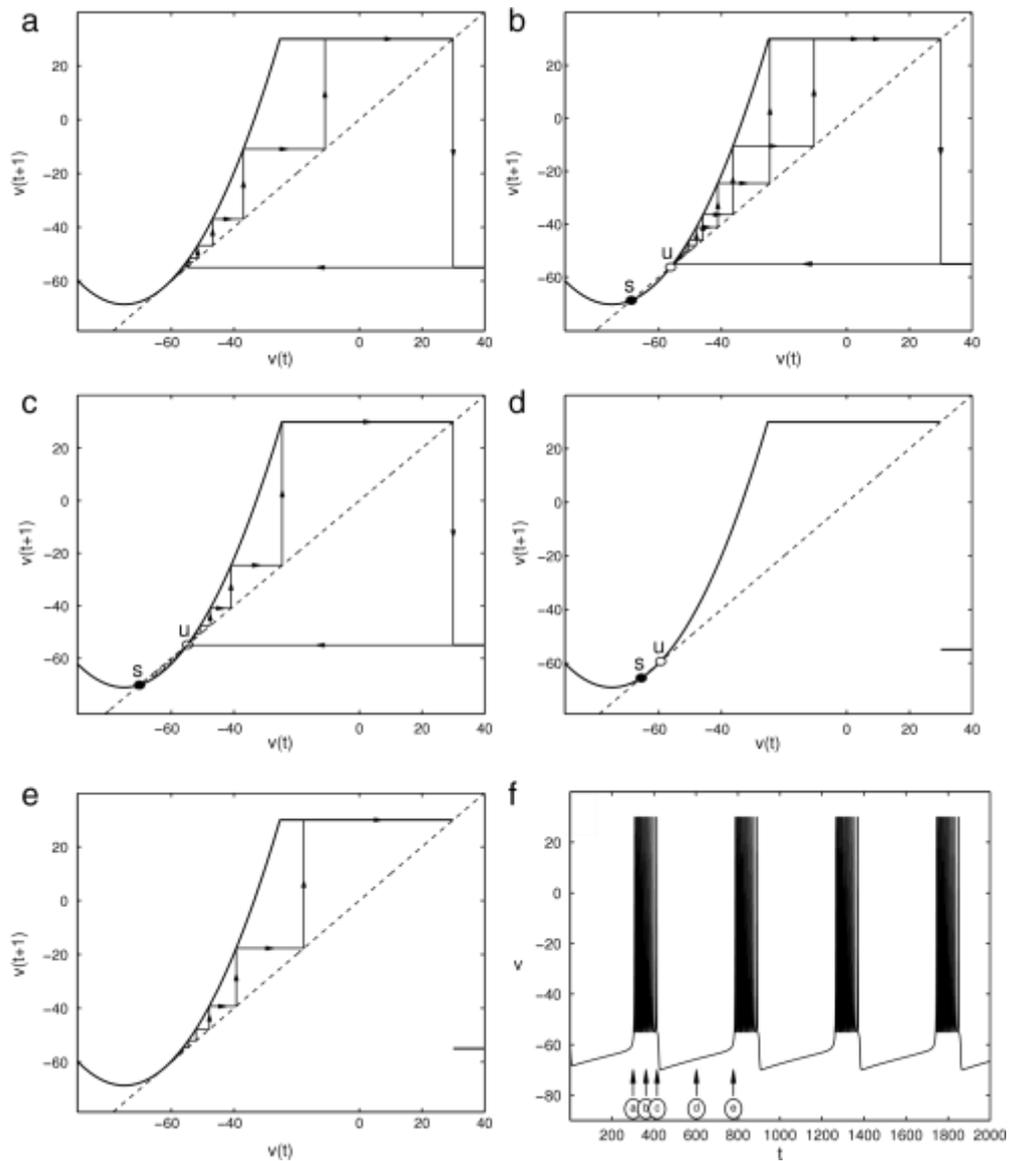


图.25.如文中所述的一样，(a) 到 (e) 为方程 (28) 快子系统中不同 γ 值所对应的簇发放的相平面图返回映射。(f) 沿着簇发放轨道 v 随时间的演化。展示的为 (a) 到 (e) 中不同阶段所对应的瞬间。

从建模的角度上来讲，上述示例的一个重要特征是当输入电流 I 增加时，神经元从静息状态变为簇发放再变成峰发放状态。这是在某些类型的神经元中观察到的，例如 *preBöttinger* 复合体[88]。但是很多神经元没有簇发放，直接从静息状态变为峰发放状态。正如我们所知，因为簇发放的可能性取决于 u_h 和 u_{sn} 之间快子系统的双稳定性区域的存在性，为了消除簇发放，因此我们必须通过改变复位电压 c 来移动 u_h 。实际上如图.27 (a)，当 $c < v_{sn} = -62.5$ 时， M_{spikes} 精确地在顶点 (u_{sn}, v_{sn}) 处结束。因此慢零斜线与 N_s 相交时，神经元为静息状态，与 M_{spikes}

相交时，神经元进入峰发放区域。在 Rulkov 模型族中，复位电压是固定的，但是它相对于鞍节点的位置可以通过参数 α 改变。在超临界模型中 $\alpha < 1$ 和图.27 (b) 混沌和非混沌模型中 $\alpha < 4$ 中，不存在爆发，神经元直接从静息过度到峰发放状态。

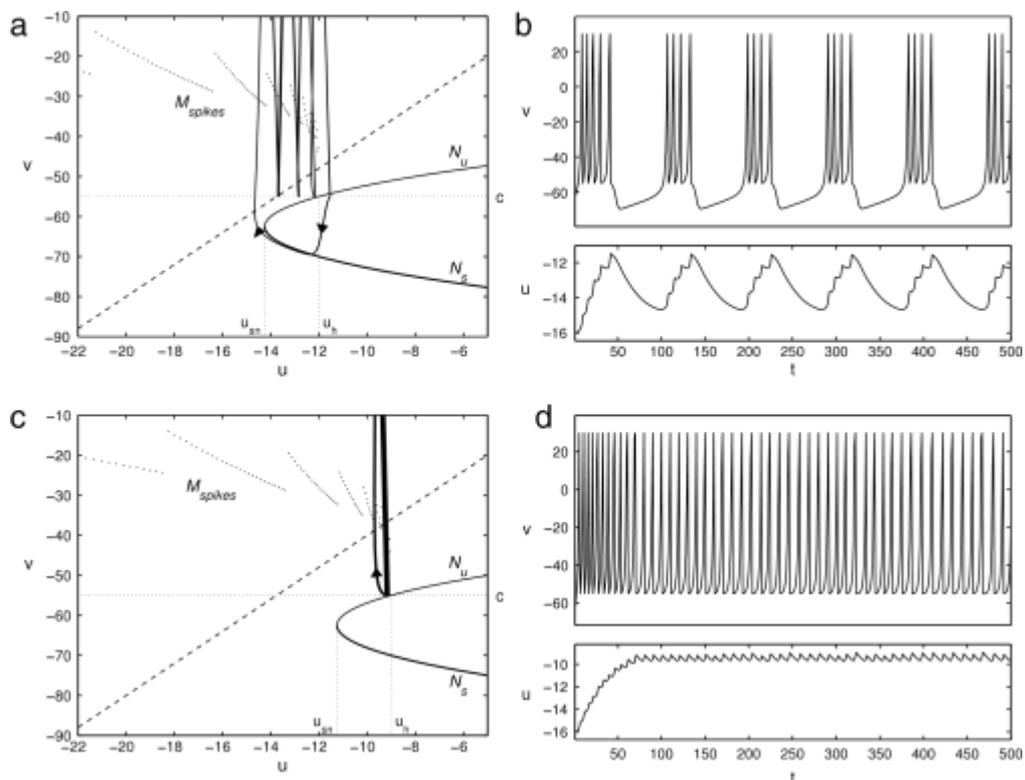


图 26. (a) 在簇发放区域内方程 (11) 的 Izhikevich 神经元模型的零斜线图，标签的含义和参量的含义和图.10 相同，除了 $I = 2$ 。图中叠加了部分轨道。(b) . (a) 图中轨道 u 和 v 随时间的变化。(c) 与 (a) 中一样， $I = 1.5$ 。(d) (c) 图中轨道 u 和 v 随时间的变化。

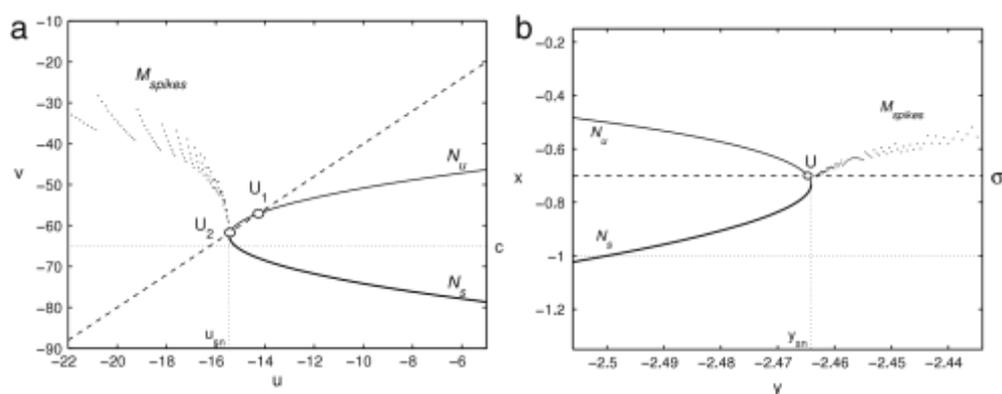


图.27. (a) 与图.10 (d) 具有同样参数的 Izhikevich 神经元模型的零斜线图，除了 $c = -65$ 。由于复位电压线（虚水平线）与快零斜线相交于 N_s 点，因此快子系统中不存在同宿轨道。 M_{spikes} 在抛物线 $N_s - N_u$ 的顶点出结束，不存在簇发放。(b) 在 $\alpha = 3$ 其他相同的情况下，非混沌 Rulkov 模型的零斜线图。

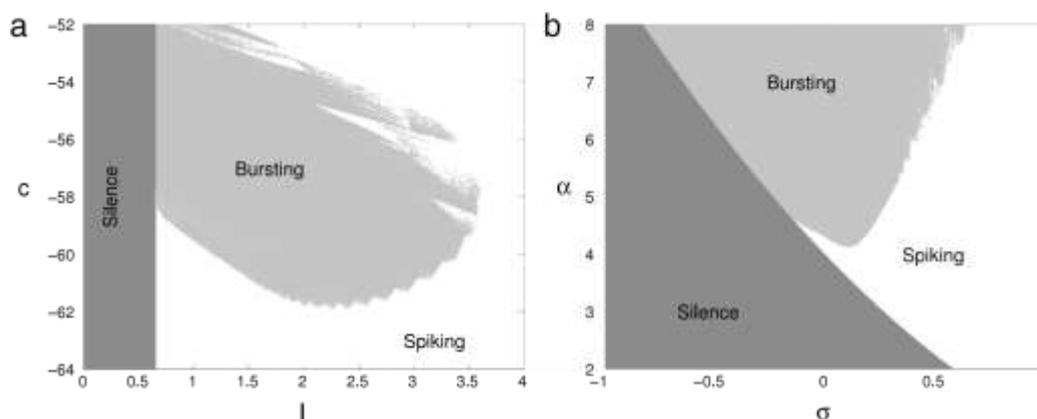


图.28. (a) 作为外部输入 I 和复位电压 c 的函数，Izhikevich 模型的稳定状态的类型， $a = 0.02, b = 0.25, d = 0$ 。依赖于 c 的情况下，当 I 增加时，模型从静息到爆发再到峰发放，或者直接从静息到峰发放。(b) 作为外部输入 σ 和参量 α 的函数，Rulkov 模型中稳定状态的类型， $\mu = 0.001$ 。

当 $a \rightarrow 0$ 时，上述解释是合理的。在 a 为有限值时，从静息到峰发放的转化或静息到簇发放的转化不是那么明显，在 $c = -62.5$ 处 (Izhikevich 模型的这种情况)，从非簇发放剂中簇发放剂的分离只是一个近似分离。事实上对于有限的 a ，只有一个峰发放的簇发放可能出现在 c 值以上。对 Izhikevich 模型和非混沌 Rulkov 模型来说，图.28. (a) 和 (b) 提供了神经元静息、峰发放和簇发放的参数区域的粗略总结。注意到 Izhikevich 模型中 (I, c) 的作用和 Rulkov 模型中 (σ, α) 的作用的相似性。静息与峰发放或静息和簇发放之间的界限在于 Neimark-Sacker 分叉。峰发放和簇发放的界限就相对随意 (这里使用了一个基于峰发放间距扩展的准则)；在 Izhikevich 模型中 $c = -62.5$ 或在 Rulkov 模型中 $\alpha = 4$ ，没有发现明显的簇发放。

对于峰发放频率的适应性，我们再选取方程 (28) 的 Izhikevich 快子系统，但是假设复位电压 $c = -65$ 。取 $1 - \gamma$ 使得系统在稳定不动点 s 处静止且 γ 既不增加也不减少，如图.29. (a) 所示。如果突然增加一个 I ，返回映射会立即向上移动并穿过鞍节点分叉，稳定不动点将会消失，神经元开始进入峰发放 [图.29(b)]。这是导致 γ 增加，映射缓慢向下移动。但是如果快子系统有一个新的 u 值使得慢变量本身只要 v 大于 -60 它就一直增加，例如返回映射将在鞍节点分叉再次发生时停止移动。这是因为当返回映射接近 $v(t + 1) = v(t)$ 时，轨道保持长接近与 $v_{sn} = -62.5$ 值处的鞍节点分叉，因此某种情况下，表示慢变量的动力学的平均值将低于 -60 。对于方程 (7) 整个系统来说进入一个稳定的峰发放轨道 [图.29(c)]。由于在输入外部梯度后，峰发放频率会高于最终稳定的状态的峰发放频率。

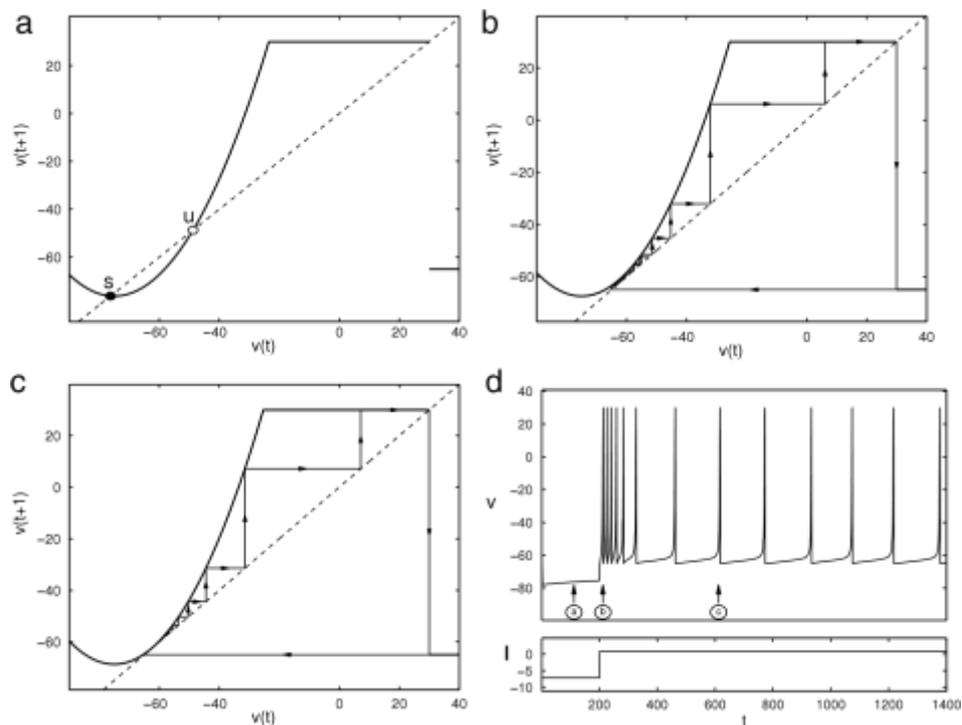


图.29.如文中所述，(a) 到 (c) 为对于不同 γ 值对应的峰发放频率适应的相位图方程 (28) 的快子系统的返回映射。(d) v 和外部电流 I 沿峰发放频率自适应过程的随时间的演化。展示的为 (a) 到 (c) 中不同阶段所对应的瞬间。

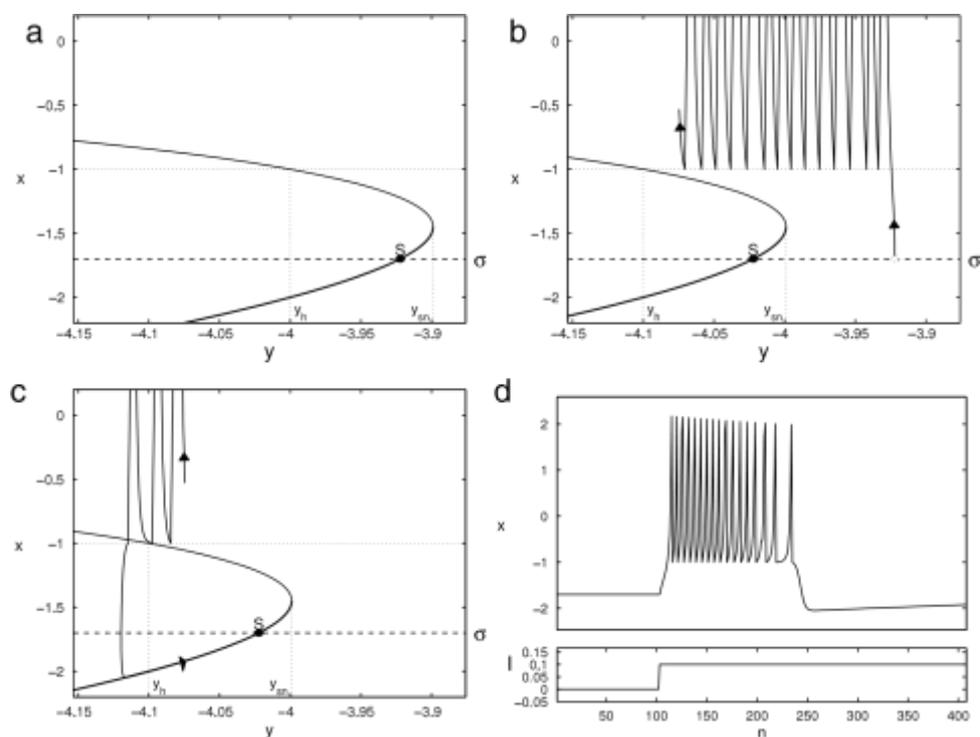


图.30.输入电流 I 阶梯的作用下 Rulkov 模型的轨道。(a) 在电流阶梯之前神经元在 S 处为休息状态；紧接着输入电流阶梯之后，神经元进入峰发放状态；(c) 峰发放结束，返回到稳定

的不动点；(d) 外部电流和 x 的整个时间内的演化，方程 (13) 中模型的参数 $\alpha = 6, \mu = 0.001, \sigma = -1.7$ 。

Rulkov 模型展示了同样是适应性机制，它的慢零斜线的水平性会使其成为一种极端的情形。实际上 I 的变化只能对 Rulkov 模型产生短暂的影响，快零斜线的水平移动没有改变它相对于慢零斜线的位置。如图.30.所示描述了一个 Rulkov 神经元模型对一个输入电流的反映。最初[图.30. (a)]在稳定不动点 S 处是静止的。当存在一个输入电流时[图.30. (b)]， S 和整个快零斜线向左移动，神经元状态进入峰发放状态。由于稳定点具有全局吸引力，簇发放结束将会变晚[图.30. (c)]，神经元慢慢返回相同的点，并伴有不同的 y 值。总而言之，稳定电流的输入只会引起瞬间的相应[图.30. (d)]。比较全局适应性与 Izhikevich 模型的峰发放频率适应性 (图.29)。这种 Rulkov 模型对直流电流的不敏感性可以通过变量的变化[89]在其方程中得到明确的体现。如果在方程 (13) 中使用 $y(n) + I(n) \equiv z(n)$ ，则系统转换为：

$$x(n+1) = F[x(n), z(n)]$$

$$z(n+1) = z(n) - \mu(x(n) - \sigma) + I(n) - I(n+1)$$

其中 $I(n)$ 从快子系统中消失，只有它的导数作为外部刺激加入慢子系统。因此，该模型对低频输入电流没有响应。在 3.2 节中重新考虑了这种频率选择性。

对于图 9 所示的所有行为都可以给出类似的解释，以方程 (7) 的一般模型的具体实现为出发点。要想在连续时间内进行深入的研究，请参考[31]。

3.2. 共振、震荡与积分器和共振器的选择

我们已经提及了 2.1 节介绍的基于 IF 的二维模型具有在特定的频率的输入下具有优先放大的特性即共振行为。通过转化为所谓的线性的共振-放电模型[60]或广义的积分-放电模型，我们可以对这一性质的机制有一个基本的理解。它是通过在 LIF 模型中添加第二个线性方程来构建的。基于映射的线性共振-放电模型的方程为：

$$\begin{bmatrix} v(t+1) \\ u(t+1) \end{bmatrix} = \begin{cases} \begin{bmatrix} v(t) + \mu_1(bv(t) - \omega u(t) + I) \\ u(t) + \mu_2(\omega v(t) + bu(t) - \sigma) \end{bmatrix} & \text{if } v(t) < \theta, \\ \begin{bmatrix} v_s \\ u(t) \end{bmatrix} & \text{if } \theta < v(t) < v_s, \\ \begin{bmatrix} v_{\text{reset}} \\ u_{\text{reset}} \end{bmatrix} & \text{if } v(t) \geq v_s. \end{cases} \quad (29)$$

它是一个 v 变量具有阈值的二维线性映射，它还是表示膜电压。显然这个模型满足由 IF 模型族推出的基于映射的二维模型的一般方程 (7)。这里我们只是去掉了时间尺度分离的条件，参量 u_1 和 u_2 可能为相同的顺序。对条款特殊安排的基本原理是：当 $u_1 = u_2$ 且都很小时，如果 $b < 0$ 且 $\omega > 0$ ，它表示一个具有稳定角频率 ω 和衰减率 b 的焦点的欧拉线性二维的离散化系统。这个模型的名称来自

它共振的性质，如图.31 所示。用 σ 作为外部输入时，如果我们注入一个足够强大的脉冲（像图.31. (a) 那样），我们可以诱导一个峰发放。但我们也可以通过两个具有适当时间的弱脉冲来实现，如图.31.(b)所示。脉冲间隔接近系统固有振荡周期，简单的线性分析表明，当 $u_1 \approx u_2$ 时， $T_r \approx 2\pi \frac{1+b\bar{\mu}}{\omega\bar{\mu}}$ ， $\bar{\mu} = (u_1 + u_2)/2$ 。因此即使第一个峰发放没有引起峰发放，但第二个脉冲在第一个周期之后增加，从而达到这个目的。如果第二个脉冲来得太迟或太快，如图 31(c)所示，振荡幅度将不足以超过阈值，也不会产生峰发放。

因此共振-放电神经元的反应对输入频率是有选择性的。这就是共振器的定义。相反，一维积分放电模型是一个积分器：它们将输入的值相加，如果累积超过阈值，就会放电。它们确实有一个固定的时间尺度，它是由趋于稳定平衡的衰变速率给出，而且频率明显低于这个速率的脉冲输入将无法积累；它们是高滤波器。但是在 RF 模型中，除了衰变率之外我们还有一个固有的震荡频率，这使得它可以选择一个较小范围的频率：这叫做通频带。注意，在图.31(c)中，即使脉冲之间的距离小于图 31(b)，神经元也不会产生峰发放。这在一维 IF 模型中不可能发生。

现在我们返回到 2.1 节中方程 (7) 描述的基于快慢映射的模型。我们看到 ϵ 和 q 仅仅是方便方程 (29) 中参数 b, ω 和 μ_2 的重组，快-慢时间间隔转化成了 $\mu_2 \ll \mu_1$ 。时间尺度的分离并不阻止共振，而是强制阈值之下的震荡跟随慢时间尺度。实际上，如果我们将快子系统沿着不动点 (s) 线性化，我们就会得到一个等价于 (29) 的方程。当外部电流 I 和 σ 改变时，不动点显然经历了一个 Neimark–Sacker 分叉，震荡的角频率显然满足：

$$\omega^2 \equiv \epsilon(1 - \epsilon q^2) \quad (30)$$

假设在一般模型中，只要 $\epsilon \ll 1$ ，那么 $\omega^2 > 0$ 。频率是 ϵ 的阶，震动跟随慢时间间隔。

若 Neimark–Sacker 分叉是超临界的，则将会出现自我持续的亚阈值震荡，若是亚临界的则不会出现。例如 Izhikevich 模型、混沌和非混沌 Rulkov 模型是亚临界的，它们不会在特定的参数值上持续亚阈值震荡。顾名思义，超临界 Rulkov 模型可以持续亚阈值震荡。图 32 描述了 Izhikevich 模型和超临界 Rulkov 模型在分叉上的差异。

持续的亚阈值振荡是共振的一种极端形式：在没有任何外部输入的情况下，系统将会以优先的频率震荡。一般来说，共振是一种分级的性质，在线性系统中，可以用几种方法量化，例如性质因子。有趣的是，在由方程 (7) 产生的基于映射的二维模型族中，共振的特性与另一个非常重要的性质负相关，即神经元对外部电流的敏感性。我们已经在 3.1 节中解释了 Rulkov 模型的慢零斜线的水平斜率是怎样对稳定的外部电流不敏感的；更通俗的说零斜线斜率越大，神经元对外

部电流越敏感。同时可以看出，线性的性质因子和 Neimark–Sacker 分叉的亚临界-超临界性质和慢零斜线的斜率相反：斜率越大，共振的选择性越弱。图.33 展示了在 Izhikevich 模型中，敏感度随零斜线斜率（由 $1/b$ 给定）的增加而增加，而共振的性质因子却下降。

敏感性和共振是基于快慢分解的二维模型的一般性质；这是共振/积分对立的清晰示例，在[51]中解释了一些细节。Bazhenov 等人[89]的研究表明，具有水平零斜线的 Rulkov 模型具有明显的频率选择性，他们将非混沌 Rulkov 模型与皮层神经元在正弦的调节刺激下的反映进行比较。对比结果如图.34 所示。在体外的固定峰发放的鼠神经元和 Rulkov 模型中，泊松峰发放序列的注入在中等调节速度（7-12Hz）下能与可靠的相位锁定的反应产生的周期调制速率有关，但是当调节速率过低或过高时，只有稀疏的和无关的放电。

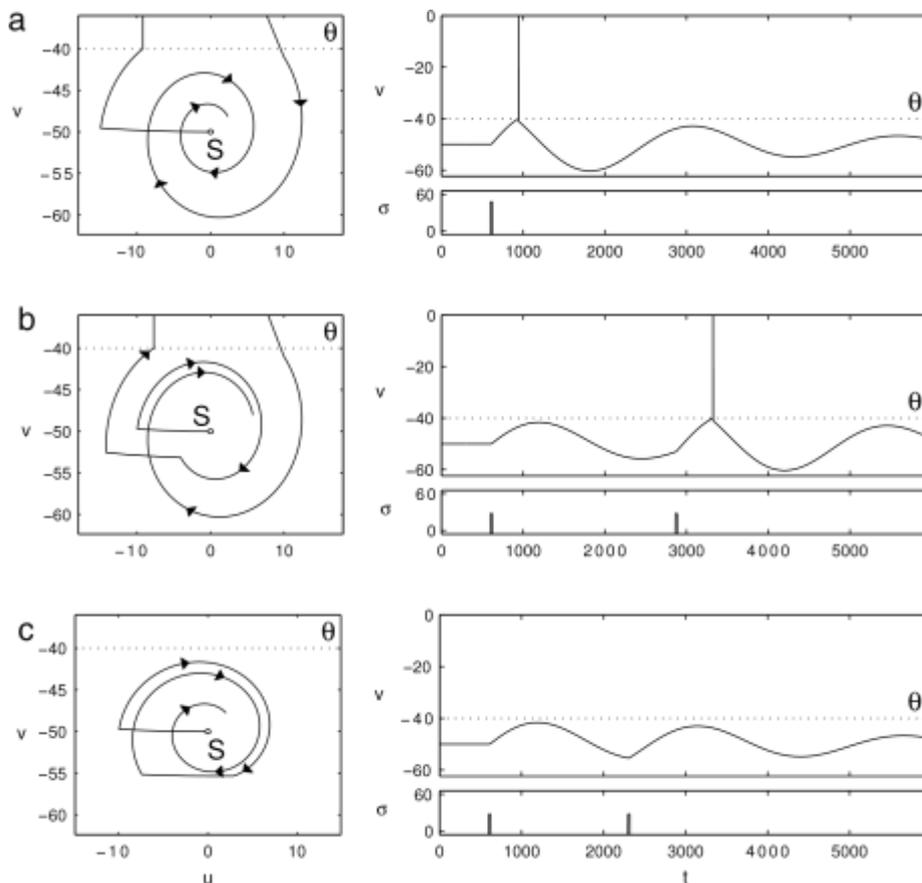


图.31.由方程（29）给出的基于共振放电映射模型的相平面图（左）和变量 v 随时间的演变（右），参量 $b = -0.03$, $\omega = 0.25$, $\mu_1 = \mu_2 = 0.01$, $\theta = -40$, $v_s = 0$, $v_{reset} = -41$, $u_{reset} = 10$, $I = 1.5$.在 v 之下的输入变量 σ 表示外部脉冲输入；S 为系统稳定的不动点，注意，输入脉冲在相位平面上产生强烈的水平位移。（a）一个强大的输入脉冲；（b）靠近共振频率的两个较弱的输入脉冲；（c）根据 Izhikevich 的两个非共振脉冲。

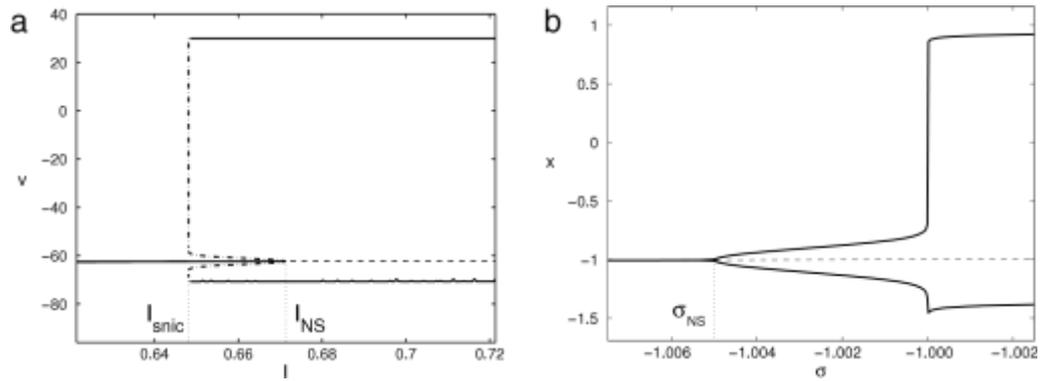


图32. (a) 对刺激变量 I , 方程 (11) Izhikevich 神经元模型的快变量的最大-最小分叉图; (b) 对刺激变量 σ , 方程 (13) 和 (17) 的超临界 Rulkov 模型的快变量最大最小分叉图。连续线表示稳定不动点或不变曲线, 虚线表示不稳定不动点, 点划线表示不稳定不变曲线。

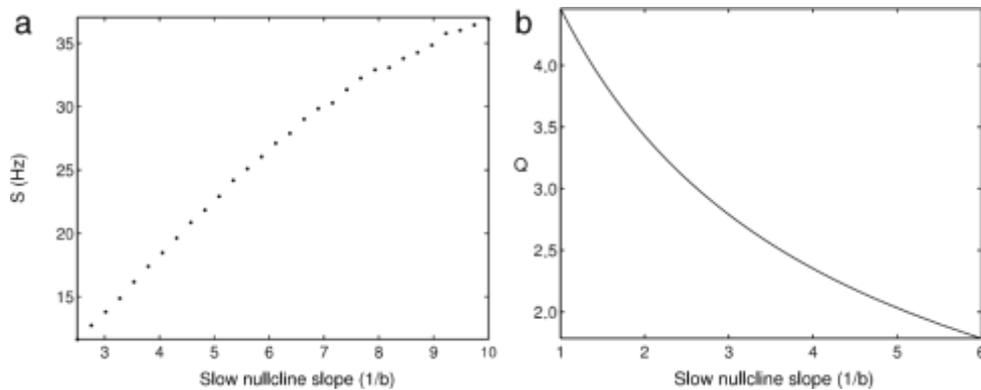


图33. (a) 作为慢零斜线斜率 ($1/b$) 的函数, 由每外部电流单位 (I 在 $I_{NS} + 0.5$ 与 $I_{NS} + 1.5$ 之间的回归平均值) 放电率的增加测得的 Izhikevich 模型的敏感度; 把 1ms 作为时间间隔, 以 Hz 作为单位, 电流强度没有单位。方程(11)的 Izhikevich 模型的其他参量为 $\sigma = 0.02$, $c = -65$ 。(b) 作为 $1/b$ 的函数阻抗曲线的 Q 值, 伴随恒定的静息电位 $v^* = 62.7$, $\omega^2 = a(b - a) = 0.005$ 数据来源于 Ibarz 等人[51]。

3.3.混沌

有实验证据表明, 在几种神经元[91]峰发放序列中会产生混沌行为, 神经动力学的混沌特征在功能上是否重要仍然存在争议。无论如何, 基于映射的神经元模型非常适合在小计算量的混合的 Chaos。在二维快慢簇发放模型中, 混沌 Rulkov 模型 (2.1.2 节)、Courbage–Nekorkin–Vdovin (CNV 模型, 2.1.3 节) 和 Chialvo 模型 (2.1.4 节) 是基本的混沌模型, 它们主要的混沌性质源于快子系统, 其中 Rulkov 和 Chialvo 使用了光滑的单峰发映射而 CNV 使用了 lorenzo 型映射。这些差异会影响每个簇发放中峰发放频率和振幅的分布还有簇发放长度的分布。另一种混沌模型为 Aihara 模型, 它试图以一种最简单的方式概述在非簇发

放神经元中峰发放混沌序列的起源。

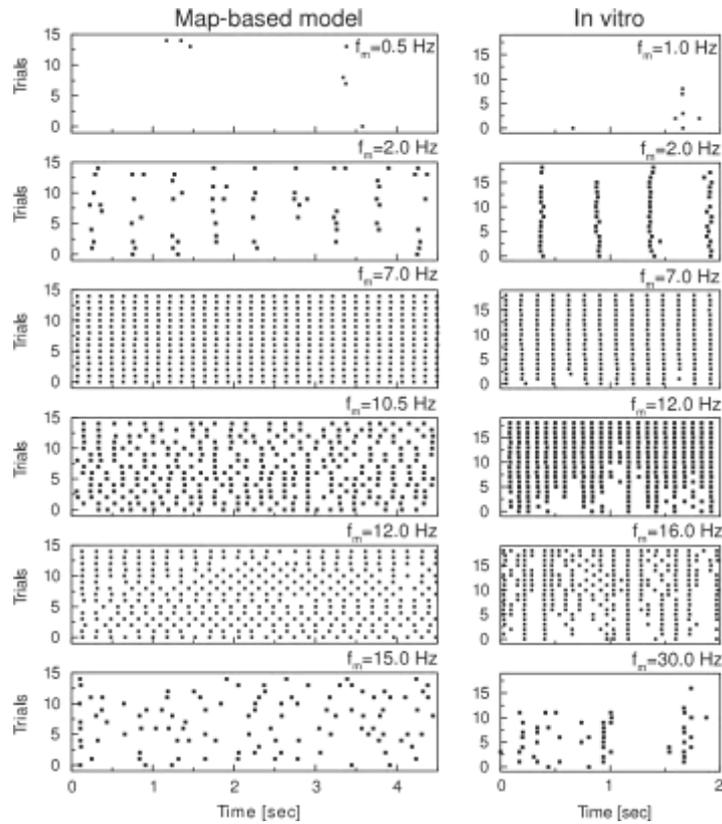


图.34.非混沌 Rulkov 神经元的峰发放（左侧）与鼠前额皮质的 RS 细胞对十六次实验和六种不同调节的泊松类型频率输入的反应，Rulkov 模型的时间相当于是 0.5 ms 每个时间间隔。资料来源:Bazhenov 等人[89]。

但是即使没有专门构思设计用来展示混沌行为的基于映射的模型在某些情况下也可以这样做。在这些情况下，离散化的过程产生了混沌行为。实际上，在 2.1 节中介绍的源于 IF 模型的所有基于映射的二维模型在一定参数区间内都会产生混沌轨道。

混沌的另一种形式来源于阈值-重置机制的不连续，基于映射模型和时间连续的二维 IF 模型[92,31]都有这种性质。根据 Poincaré–Bendixson 定理，二维连续的基于 ODEs 映射模型不可能存在混沌行为。然而不连续的复位可以可与作为第三维，以类似于具有三个或更多变量的平滑神经元模型的方法，允许附近轨道交叉产生混沌相应，例如 Hindmarsh–Rose 模型[93]。在基于映射模型的情况下，混沌的来源是复杂的，通常被时间间隔的离散化控制。图.35 (a) 呈现了 Izhikevich 模型的混沌轨道。看似不可预测的每次簇发放峰发放序列和峰发放间距（在慢变量过程中最好理解）展现出了混沌。当我们看相位图时（图.35 (b)），我们看到不规则性的来与在于：在峰发放之前的迭代中，恢复变量接受到一个大小取决于该步骤中 v 的特定值的离散“kick”。在连续时间系统中不会有这样的差别，而且峰发放是严格周期性的。

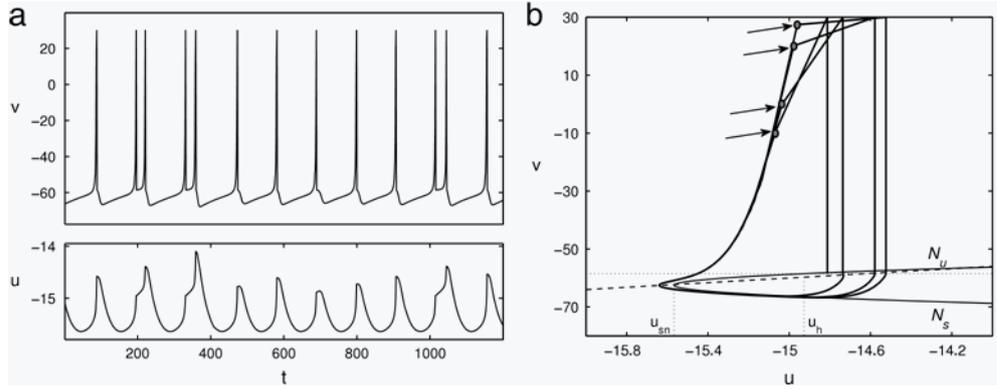


图.35. (a) Izhikevich 神经元模型的混沌轨道，参量值 $a = 0.02$, $b = 0.25$, $c = -58.5$, $d = 0$, $I = 0.6828$ 。稍微不规则的峰发放与两个峰发放的簇发放的交替不可预知；不规则性在变量 u 中表现的最为明显；(b) 为 (a) 中轨道的相平面图，轨道的延伸由四个连续的峰发放叠加而成。箭头所指向的灰点是每个峰发放之前的最后一次迭代；注意，每个峰发放的 u 值的不可预测的延伸依赖于迭代距离阈值的距离，阈值是离散化的纯人工化结果。

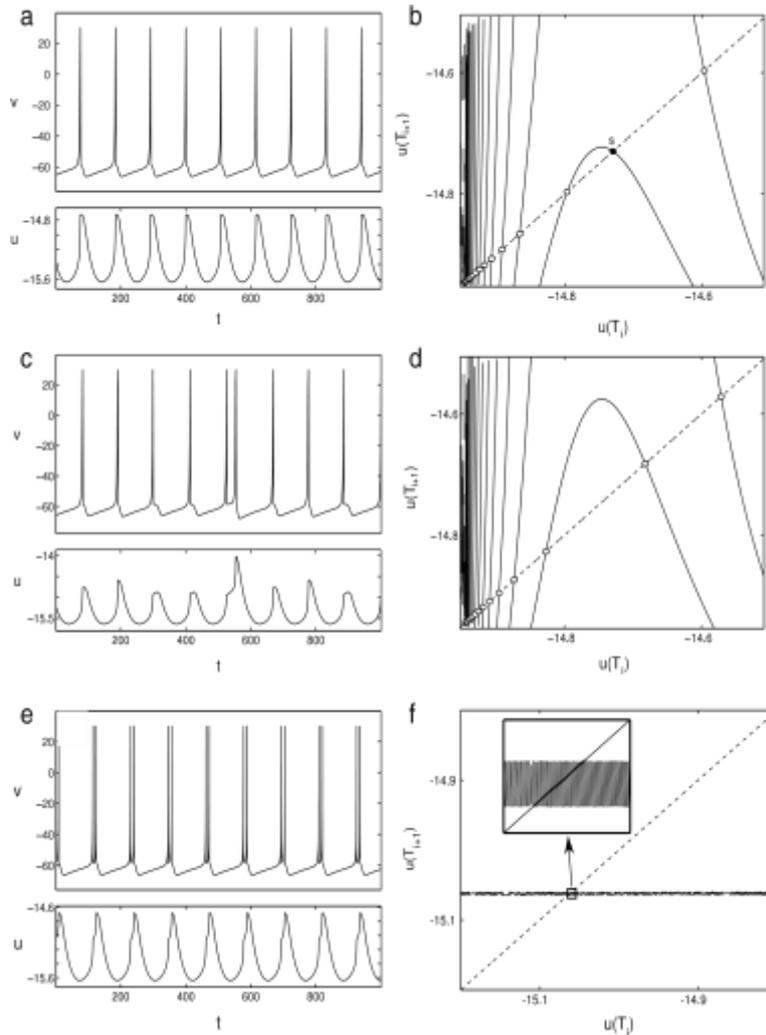


图.36. 左边为 Izhikevich 模型的轨道，右边为对应的簇发放的自适应映射。(a) 和 (b) 中， $I = 0.6820$ ；(c) 和 (d) 中， $I = 0.6828$ 。所有的参量与图.35 中相同。(a) 中的轨道是周期

的，对应自适应蛇中稳定的不动点 s 。(b)中的自适应映射很容易证明是混沌的，对应的轨道也是混沌的。(e)和(f)与(c)和(d)相同，只是时间步长缩小了 100 倍。每个时间单位代表 100 次迭代。这个自适应映射收缩成了一条直线，证明了在粗略的时间尺度上是周期性的；然而 (f) 中的插图表明看起来像一条直线，实际上是像 (d) 一样是个复杂的映射。

因此，当面临一个简单的基于映射模型的不规则轨道时，问题不仅在于轨道是否为混沌的（而不是瞬间或很长周期的）而且在于是混沌是否有意义，或者仅仅是离散积分的产物。解决这两个问题的一个简单方式是通过构造一个适应性映射[31]来降低系统的维度。一个峰发放适应性映射 $u(T_{i+1}) = \Phi_S[u(T_i)]$ 为为系统在 $(v, u) = (v_{reset}, u(T_i))$ 处第一次迭代后第一次峰发放的时刻恢复变量 u 的值；换句话说，它表示慢变量从一个峰发放到下一个峰发放的变化。图 23 是这样一个映射的示例。如果我们对簇发放的动力学感兴趣，我们可以通过再次迭代 $(v, u) = (v_{reset}, u(T_i))$ 来替代簇发放的适应性映射 $u(T_{i+1}) = \Phi_S[u(T_i)]$ ，但是在 v 下降到快零斜线的顶点之后（表示新的簇发放开始）等待第一个峰发放。如果任意一个映射在覆盖系统轨道范围的 u 值区间内有定义，它将完全决定神经元的动力学：自适应映射的不动点对应于整个系统的周期轨道；自适应映射中的混沌意味着整个系统中的混沌。图 36 用这种方法说明了图 35 中的混沌轨道是如何产生的：在刺激的值稍微小的时候[图.36 (b)]，簇发放的自适应映射有一个稳定的不动点，且神经元周期性峰发放。然而随着刺激的增大，自适应性映射经历了一个规范的双周期分叉的级联和混沌[图.36 (d)]。

为了确定混沌是由阈值重置机制引起的还是有限积分区间引起的，我们可以通过修改时间间隔来比较。为了达到目的，我们首先重新排列方程 (7) 中的 v 方程变成 $v(t+1) = v(t) + \hat{F}[v(t), I \pm u(t)]$ ，然后改变时间间隔：

$$v(t + 1/S) = v(t) + \frac{1}{S} \hat{F}[v(t), I \pm u(t)],$$

$$u(t + 1/S) = u(t) \mp \frac{1}{S} \epsilon [v(t) - qu(t) - \sigma],$$

公式里 $S > 1$ 为缩小时间尺度。当然只有在基于映射的模型对应欧拉离散化的连续时间有意义时，这种做法才有意义。因此，如果我们使用 0.01ms 的时间间隔，而不是 1ms ($S = 100$)，来离散 Izhikevich 模型，图.35 (d) 中的自适应映射压快折叠成了一条直线[图.35 (f)]，轨道也随之调整。在更小的尺度上，我们仍可以看到映射是混沌的（具有 baker 映射的特性，参见图.35 (f) 的插图），但是很显然，混沌是离散化的产物。图 37 描述了一个更有趣的情况。这里我们看到当时间间隔缩小了 100 倍后，混沌的峰发放轨道仍然是混沌的。正常时间间隔的自适应映射[图 37.(c)]看起来像细时间间隔自适应映射节选片段，由于快子系统峰发放钱的扩张，每个片段都被拉伸了。但是，当这些片段压缩成图 37(d) 中表面光滑的映射时，映射的混沌性质仍然存在。作为刺激 I 的函数，自适应映

射的分叉图[图 37. (e) 和 (f)]展示了当在原来的基于映射的模型[图.37 (e)]中混沌是普遍的时, 精细的离散化映射显示了一个典型的分叉的级联[图.37 (f)]且具有较宽的混沌参数区域。因此我们可以说图.37 (a) 的混沌轨道不仅仅是有限时间间隔造成的: 离散化在连续时间模型的混沌行为上又增加了一层混沌, 这是由于阈值-重置跃变造成的。

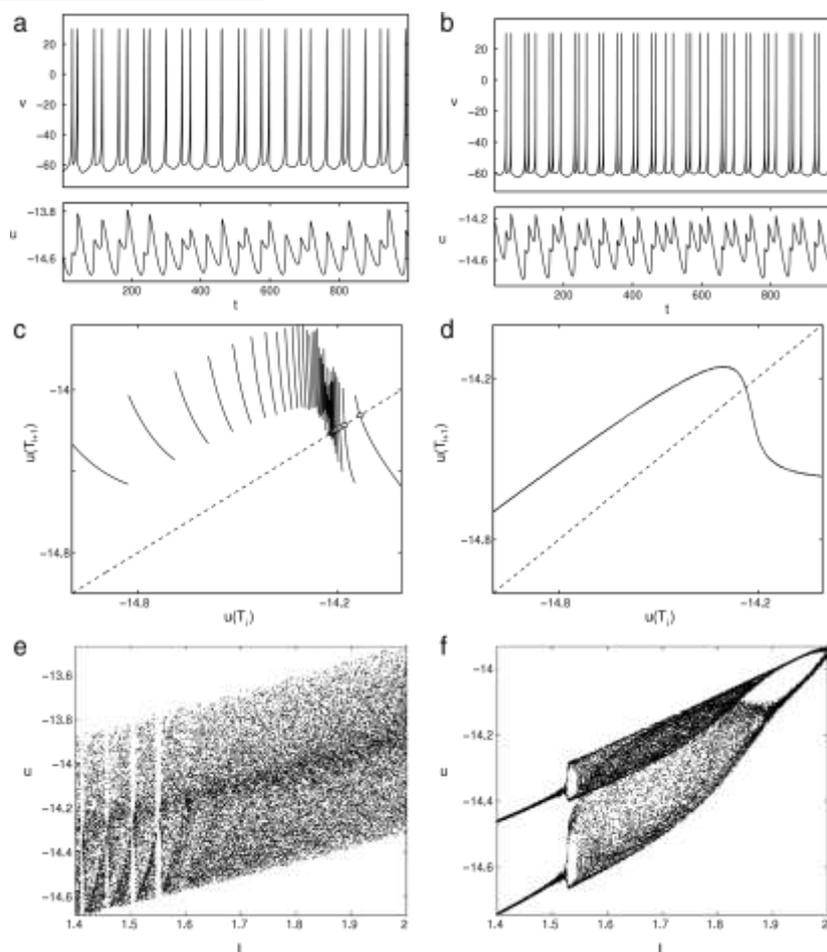


图.37.左侧的图形通常来自于方程 (11) 的基于映射的 Izhikevich 模型, $a = 0.02, b = 0.25, c = -60$ 。右边的图形来源于同样的模型, 但是时间间隔为原来的 $1/100$ 。(a) 和 (b) 的混沌轨道在 $I = 1.7$ 。(a) 中 t 表示时间间隔, 在(b)中, t 的每个单位对应 100 次迭代。(c) 和 (d) 为峰发放自适应映射。注意到(c)中的映射看起来像(d)中的映射的“切片”版本。作为刺激 I 的函数, (e) 和 (f) 为自适应映射的分叉图。

对于非混沌的 Rulkov 模型的特殊情形, Shilnikov 和 Rulkov[94]提出了一种基于映射的神经元模型来理解混沌轨道来源的不同技术。可以总结为:快速子系统零跃迁, 又称临界流形[95], 除鞍节点分叉外, 其他点均为双曲型。可以总结为: 快子系统 (也称临界流形[95]) 在除鞍节点分叉外, 每一点都是双曲的。

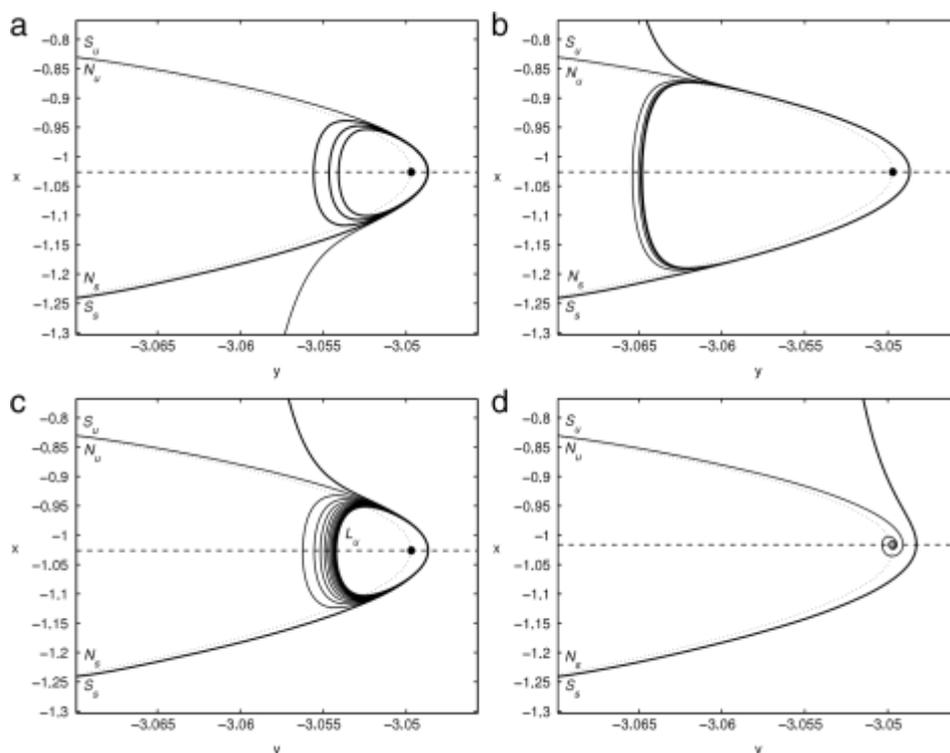


图38.稳定的 S_s （粗实线）随时间的演变与不稳定的 S_u （细实线）随时间的演变，不变流形 μ -closed 到方程（13）的 Rulkov 模型的快子系统的两个分支 N_s 和 N_u 。参量 $\mu = 0.001, \alpha = 4.15$ 。虚水平线是慢子系统在 $x = \sigma$ 处的零斜线。圆圈表示系统的不动点，如果稳定则为纯黑色，如果不稳定则为浅灰色。（a） $\sigma = -1.0262$ ，不动点是稳定的和全局吸引的；稳定的不变流形 S_s 缓慢地盘旋接近它。（b） $\sigma = -1.02611317$ ，不动点仍然是稳定的，但稳定不变流形与不稳定不变流形发生碰撞(图中未说明)。（c） $\sigma = -1.02605$ ，稳定不变流形和 unstable 不变流形不再交叉(图中未说明)。不稳定流形 S_u 逼近一个极限排斥不变曲线（标记为 L_u ），该曲线将不动点的引力盆地与状态空间的其余部分分开。（d） $\sigma = -1.016$ ，不动点在 Neimark-Sacker 分叉处变得不稳定，不稳定不变流形 S_u 以螺旋的方式远离它。

这就保证了当我们考虑整个二维系统的时候，这个流形将以两个不变流形的方式存在，它是从 ϵ -closed到零斜线稳定和不稳定分支[96]的两个流形。稳定流形随参数变化的演变过程可以通过在远离鞍节点的零斜线的稳定分支上迭代初始条件来跟踪。快速的迭代可以收敛到稳定流形。对于不稳定不变流形可以通过方程（13）的局部求逆的二维映射来实现。求逆得到：

$$x(t) = Z,$$

$$y(t) = y(t+1) + \mu(Z - \sigma),$$

其中： $Z = k - \sqrt{k^2 - 2k + 1 + \alpha/\mu}$ ， $k = \frac{x(t+1) - y(t+1) + \mu(\sigma+1)}{2\mu}$ 。原来映射的不稳定不变流形在逆映射之后变为稳定的且具有全局吸引性质，同样可以进行相似的跟踪。

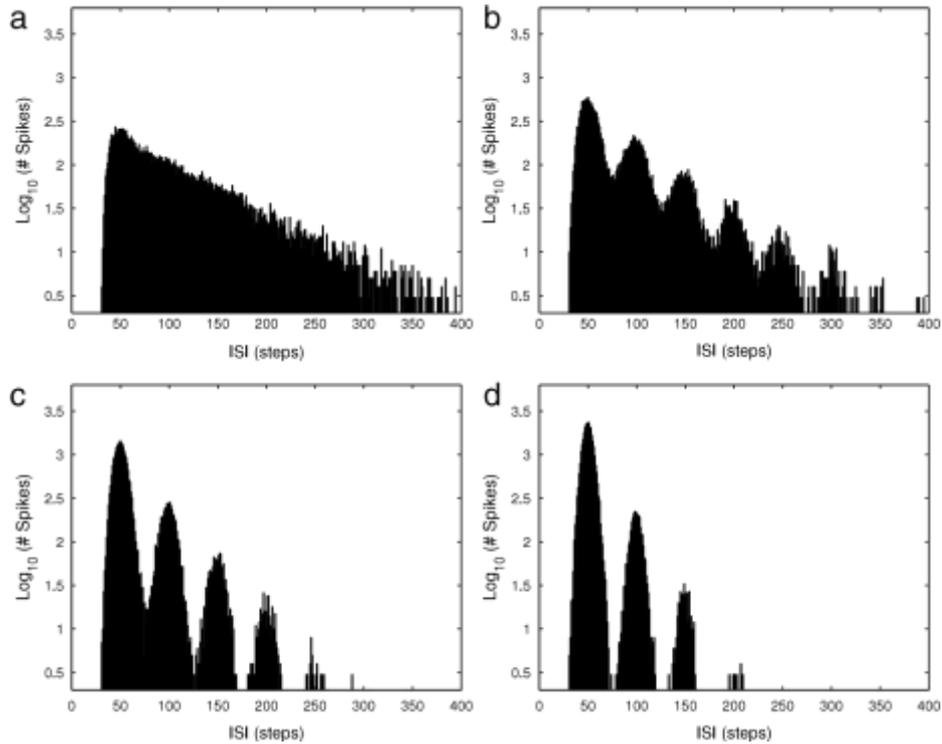


图.39. 由白噪声和正弦阈下输入驱动的 Chialvo 模型的峰间间隔直方图。方程 (21) 的参量 $a = 0.89, b = 0.6, c = 0.28, I = 0.01$ 。x 方程中加入白噪声；均匀的分布在 -0.06 至 0.06 之间（标准误差 $\sigma = 0.035$ ）；正弦调制信号也可加性地进入 x 方程，它的振幅为 (a) $A = 0$, (b) $A = 0.01$, (c) $A = 0.02$, and (d) $A = 0.03$ 。当 x 超过 $x_{thr} = 2.5$ 时，计算峰发放。参考 Chialvo 和 Apkarian [102]。

图.38 所描述的当 σ 作为刺激参量，在 Rulkov 模型中的稳定和不稳定不变流形的变化是通过亚临界 Neimark–Sacker 分叉改变的。读者还可以看到图 32(a)，它描绘了 Izhikevich 模型中相同分支的图，这对当前的讨论很有帮助。图.38 (a) 中映射的不动点是稳定且和吸引的。系统离 Neimark–Sacker 分叉点不远，因此稳定不变流形 S_s 向上爬升接近快零斜线的不稳定分支，同时缓慢的以螺旋的方式接近不动点。虽然不稳定不变流形 S_u 作为一个界限将不动点与状态面的其余部分分离开来，但直接从盆地开始的轨道通过峰发放复位机制结束。在图.38 (b) 中，刺激参量 σ 稍微增大，稳定和不稳定流形相撞；放大靠近快速子系统零斜线顶点的区域，可以看到两个流形的交织。在相应的连续时间的二维系统中则不会发生这种交叉。在连续时间模型中，当系统接近图.38 (b) 中所描述的情形时，轨迹在落入平衡点之前随着快子系统的不稳定分支持续较长时间的延伸，直到在极限环分叉的鞍节点处[图.32 (a) 描述的，在 I_{snic} 处不变曲线分叉的鞍节点连续时间等效]，不稳定极限环出现，轨迹不是下降而是上升。紧跟着快零斜线的不稳定分支的极限环称为前翼。由于系统的簇发放行为在零斜线不稳定分支之下，很难通过数值积分得到前翼。这正是图.38 (b) 描述的情况，稳定流形附近接近初始条件的值被不稳定流形吹散分离，通过复位机制再次混合，导致了混沌轨道。 σ 的

进一步增加导致了图 38 (c) 相位图中稳定和不变流形不在交叉。不变流形封闭在一个封闭的不稳定不变曲线 L_u 上, L_u 将稳定不动点的引力盆地与周期峰发放轨道的引力盆地分开。最后在一个较高的刺激值之下,当 L_u 收缩至不动点,Neimark–Sacker 发生。它的引力盆地消失了,只有峰发放轨道是可能还在。

上述讨论概述了在 Neimark–Sacker 分叉点点附近,从静止到峰发放区域过渡时期的混沌起源。在[94]中也可以找到有关于峰发放和簇发放之间转换的混沌轨道,有关超临界 Rulkov 模型的讨论参见[52]。

3.4.随机相关性和随机共振

在中枢神经系统神经元需要处理的信号[98]中存在相当数量的背景噪声。噪声的来源有离子通道和泵[99]、神经递质释放[100],也有成千上万的突触前神经元对突触的轰击,其中一些神经元传递有用的信息,而另一些则只是偶然导致突触后相邻神经元膜电压的波动。区分有目的的变异源和噪声源是一个非常困难的问题[101]。为了解决这个事情,我们必须理解神经元对噪声输入的反应。

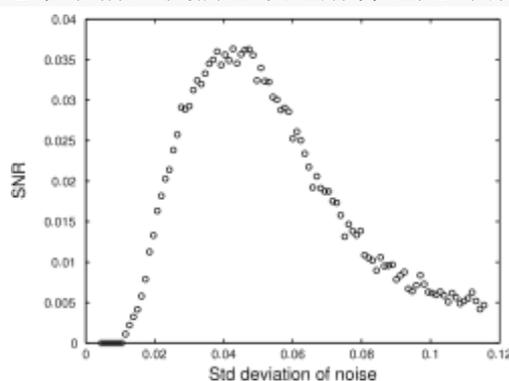


图.40.对不同等级的白噪声,具有正弦阈下输入信号 Chialvo 模型的输出的信噪比。所有的参量与图.39 中相同,正弦输入的振幅 $A=0.015$ 。信噪比等于等价于连续的正弦输入周期 ($T = 50$) 的峰发放间隔与总脉冲数之比。

Chialvo[102]的早期工作阐明了二维的基于映射的神经元对噪声输入的基本反应。当白噪声输入到静息的神经元后,神经元会以随机的间隔放电。间隔取决于静息电位与放电阈值之间的距离和噪声的振幅。由此得到的峰发放间隔 (ISI) 分布于具有不应期的泊松分布相似:随着间隔距离的增加 ISI 频率呈指数衰减 (图.39 (a))。如果输入亚阈值周期电流,那么很可能在输入电流最可能使膜电压去极化的时刻放电。因此峰发放间隔趋向于信号周期的整数倍,这种效应如图.39 (b) - (d) 所示。在保持噪声幅值不变的情况下,随着周期电流振幅的增大,多峰 ISI 直方图指数衰减包络线。这种行为在真实的,周期性收到强制的感觉神经元的直方图被发现,证明了噪声对传递感觉信息的重要性[103]。

实际上,噪声有助于保存在神经元的输出中输入信号的特征。如果我们不保

持噪声振幅一定和增强周期信号，而是保持周期信号恒定，改变振幅，测量输出的信噪比，结果显示，有限的噪声水平下信噪比最大。如图 40 所示，信噪比为与驱动信号周期重合的峰发放间距的比值。这种通过最优噪声水平来增强信息传输的方法被称为随机共振[104]，也是易兴奋系统的一个普遍特征。随机共振是一种非常反直觉的现象：非线性动力系统对外力的相应被有限水平的噪声增强。因此，SR 是由一些数量词(主要是信噪比)与噪声强度的非单调行为所揭示的。Longtin 等人[103]认为 SR 在神经生物学中可能具有重要意义，因为 SR 在感觉神经元传递/编码信息的过程中对噪声具有建设性作用。在定义明确的意义上，他们认为受刺激的神经元可以用在受到外力和噪声的作用的双稳态电位下粒子的动力学描述，再现了感觉系统中某些神经元的实验行为。在这里我们也看到随机共振（SR）现象如何出现在易兴奋系统中的基于映射的神经元模型。

白噪声和正弦输入是信号处理理论的基本组成。在神经元峰发放的情况下，脉冲输入可能被认为有意义，泊松脉冲序列在评估其特征响应方面可能扮演着与白噪声相同的角色。量化这种反映的一个非常简单的方式就是变异系数， C_V [3]。 C_V 是对峰发放序列的不规则的度量。它定义为峰发放间距的标准差与平均值之比： $C_V = \frac{\sqrt{\text{var}(T)}}{\langle T \rangle}$ 。对于泊松脉冲序列，当脉冲相互独立时， $C_V = 1$ ，而对于周期脉冲序列， $C_V = 0$ 。

通过给神经元输入泊松脉冲序列并测量其输出峰发放序列的 C_V 值，可以获得有关神经元的有趣信息。当时用方程（11）的基于映射的 Izhikevich 模型对其本身不同斜率的零斜线完成此操作后，结果如图.41 所示。我们可以看到变异系数小于单位，即刺激的 C_V 。因此神经元调整输入刺激。这仅仅是不应性[2]的结果。有趣的是，规律化的程度随着 $1/b$ 的增加而降低（ C_V 增加）。这是由于 3.2 节中描述的共振的损失造成的。Ibarz 等人[52]提供了更多的细节。

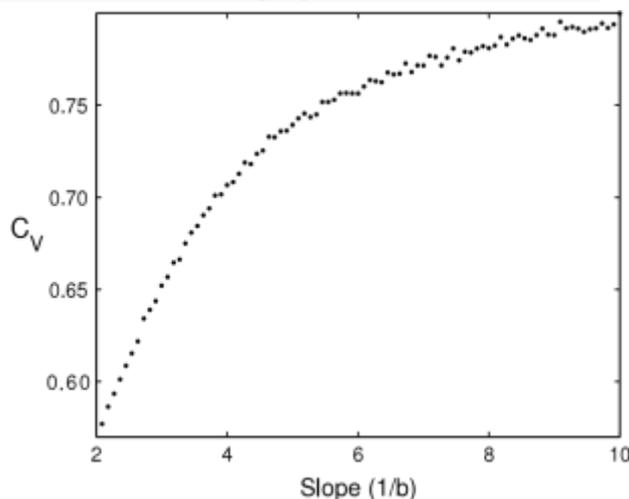


图.41. 方程(11)的 Izhikevich 模型慢子系统零斜线斜率不同斜率 $1/b$ 在泊松脉冲序列和高斯白噪声刺激下的变异系数 C_V 。每个点对应 100 个噪声实现的平均值。在输入恒定电流 $I(b)$

对所有 b 的值神经元保持兴奋状态，使得系统的休息电压恒定在 $v^* = -62.7$ 。其他参量 $a = 0.02$ ， $c = -62.5$ 。来源于 Ibarz 等人[51]。

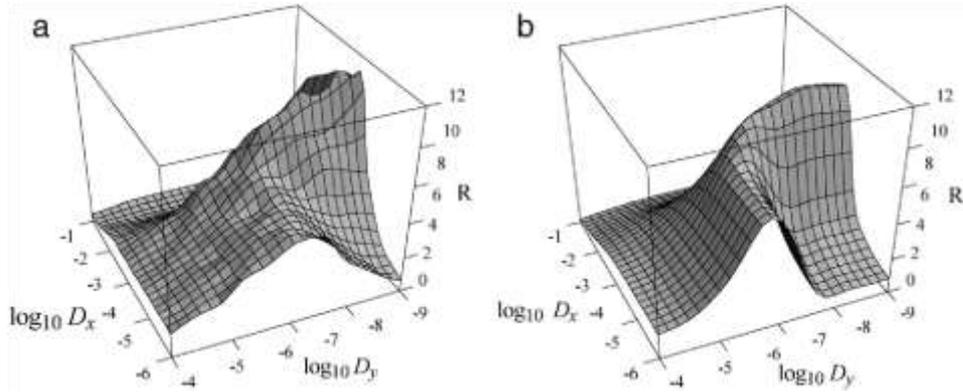


图.42. 规律性 R ，在方程(33)的 Rulkov 模型中，作为噪声方差 D_y 和 D_x 的函数， $\alpha = 1.99$ ， $\mu = 0.001$ 和 $\sigma = -1$ 。在这些参数下，神经元是兴奋的并产生峰发放（而非簇发放）。(a) 仿真结果，曲线上的每个点表示模型 $5 \cdot 10^5$ 次迭代平均 10 次以上的独立噪声实现。(b) Fokker-Planck 近似预测的值。资料来源:Hilborn 和 Erwin[108]。

要完全理解基于映射的神经元模型对随机输入的响应需要定量预测神经元参数与噪声特征之间的关系。这种定量处理可以用随机分析的标准方法来解决。由于峰发放产生的动力学与阈值类似，因此它可以作为符合 Fokker-Planck 公式 [105] 的第一退出时间问题。例如，对于处于峰发放状态的状态的混沌 Rulkov 模型 [106-108]，就已经做到了这一点。要么在快变量中输入噪声，要么就是在慢变量，或者两者都输入：

$$\begin{aligned} x(n+1) &= \frac{\alpha}{1+x(n)} + y(n) + \sqrt{D_x} \xi_x(n), \\ y(n+1) &= y(n) - \mu[x(n) - \sigma] + \sqrt{D_y} \xi_y(n). \end{aligned} \quad (33)$$

在上面的方程中， ξ_x 和 ξ_y 为单位标准差的高斯白噪声独立进程， D_x 和 D_y 代表它们的方差。与 Chialvo 模型一样，如果在噪声中加入周期性的输入信号，系统会产生随机共振。Hilborn 和 Erwin[108] 定量研究了一种密切相关的现象，随机相干性。在这种情况下，不存在周期性的输入信号；只有噪音。在噪声幅值有限的情况下，峰发放输出序列是不规则的，且随机性程度最低。和之前一样，这个输出的随机性可以通过变异系数来量化，或者也可以通过它的倒数，称为规律性， R ，定义为 $R = \frac{1}{C_V} = \frac{\langle T \rangle}{\sqrt{\text{var}(T)}}$ 。 R 越高，峰发放输出序列越接近周期。图.42(a)为混沌 Rulkov 模型中 R 作为 D_x 和 D_y 的函数；这些数值是通过模拟得到。很明显，对于固定的 D_y ，规律性在 D_x 的非零处最大，反过来对固定的 D_x ，当 D_y 变化时也是如此，至

少对于低的 D_y 。

这些模拟结果可以通过 Fokker-Planck 分析来预测。这样做可以将兴奋的 Rulkov 模型神经元行为分为三个阶段：活跃期，神经元处于接近稳定的不动点；放电期，当噪声使状态超过阈值，神经元产生峰发放；恢复期，神经元状态慢慢恢复到活跃期。对于每个阶段，已经求解了该阶段所花费时间的均值和方差的首次退出时间问题。规律性可估计为：

$$R = \frac{\langle T_a \rangle + \langle T_p \rangle + \langle T_r \rangle}{\sqrt{\text{var} \langle T_a \rangle + \text{var} \langle T_p \rangle + \text{var} \langle T_r \rangle}}$$

这里 T_a, T_p 和 T_r 是活跃期，放电期和恢复期的首次退出时间。计算细节详见 [108]。图.42(b)描述了 R 作为 D_x 和 D_y 函数的计算值，与图 42(a)的仿真值进行比较。Fokker-Planck 近似法在计算花费的一小部分很适合模拟。分析结果和模拟结果的另一个对比如图.43 所示。预测并不完全准备，特别是在最低噪声水平下，但是它们的确确定了参数和行为之间的重要关系。例如，对于模型的时间尺度 μ 较小的值是更加分散的，并且噪声添加到快变量或慢变量有很大不同[图 43.(a)]。另一方面， α 从 1.99 降到 1.91 使稳定的不动点移动地离快子系统的鞍节点分叉更远，所以为了达到峰发放，系统必须克服增加的阻碍。因为为了达到给定的活跃水平，噪声方差必须更大，在较高的噪声水平下，规律性达到最大值[图 43.(a)]。

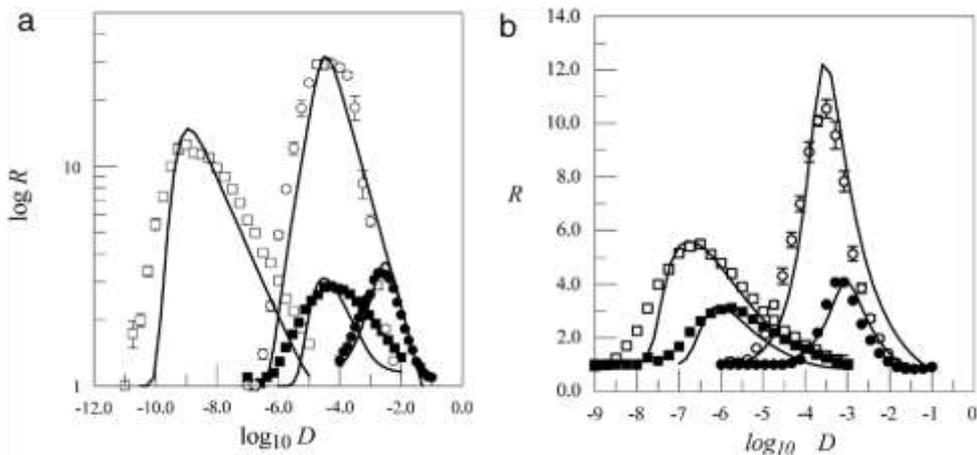


图.43. (a) 作为噪声方差 D 的函数，方程 (33) 的 Rulkov 模型的峰发放序列的规律性 R 的解析预测（连续线）与模拟（点线）。正方形对应 $D = D_y, D_x = 0$ ；而圆形对应 $D = D_x, D_y = 0$ 。开符号为 $\mu = 10^{-4}$ ，而实心符号为 $\mu = 10^{-2}$ ，所有情形 $\alpha = 1.99$ 。(b) 具有相同的 $\mu = 10^{-3}$ ， $\alpha = 1.99$ （开符号）， $\alpha = 1.91$ （实心符号）。资料来源:Hilborn 和 Erwin[108]。

4.基于映射的神经元模型的网络行为

个体的神经元连接形成网络，形成集体动力学现象后，它的机制和功能意

义往往难以阐明。每个神经元的特性、它们之间的连接方式以及网络的拓扑结构以复杂的方式相互作用，从而形成完整的高维系统的动力学，同时解开不同因素的影响是计算神经科学面临的主要挑战。在这节中，我们将回顾基于映射的神经元模型中发现的集体行为模式的研究，例如活动的同步和传播。

4.1 基于映射神经元峰发放的同步

神经元集体同步行为是神经科学的中心课题。我们已知它与大脑正常运行期间的认知活动有关[109]，而异常的同步与重要的大脑疾病有关，如癫痫、帕金森病、阿尔茨海默病、精神分裂症和自闭症[110]。因此，人们对神经同步的研究产生了兴趣，这在理论上得到了广泛的探索[111]。在基于映射的神经元模型中进行了大量的研究。基于映射的神经元模型偶尔在耦合映射格（CML）的情况下中进行研究。耦合映射格理论研究的是由混沌映射(称为节点)组成的扩展系统的动力学，这些混沌映射相互连接形成一个规则的结构，比如一个环或一个网格。通常耦合采取以下形式：

$$x_i(n+1) = (1 - \epsilon)f[x_i(n)] + \frac{\epsilon}{|\mathcal{N}_i|} \sum_{j \in \mathcal{N}_i} f[x_j(n)] \quad (35)$$

其中 $x_i(n)$ 表示第 i 个节点的第 n 个时间间隔的状态向量， i 从1到 N ， N 为节点的总数。 \mathcal{N}_i 为节点 i 相邻节点的集合， ϵ 表示耦合强度（ $0 \leq \epsilon \leq 1$ ）。在典型的规则的格子中，所有的邻域都具有相同的基数，有时候称为配位数。在方程（35）的耦合中，由于下一次迭代作为多个节点的迭代的混合而计算，所以节点失去了它们的个体性。这样便于分析，并确保在系统实现完全同步时，每个节点的行为都是孤立的，它的动力学与耦合强度无关。然而，在生物学背景下，当节点代表神经元时，这种形式的耦合很少使用。

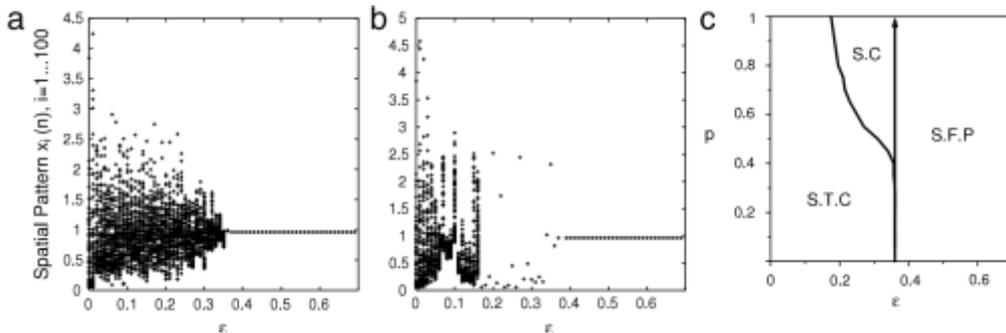


图.44. (a) 和 (b) 作为耦合强度 ϵ 的函数有方程（36）定义的神经网络的快照。在 (a) 中网络是一个规则的环 ($p = 0$)，在 (b) 中，网络是完全随机的 ($p = 1$)。后一种情况下存在一个 ϵ 的区间 (大约为 $0.16 < \epsilon < 0.36$)，在这个区间内网络在混沌轨道是同步的，而不是在一个固定点。(c) 在 $\epsilon - p$ 空间中网络的同步区域。同步混沌、时空混沌和定点同步缩写为 SC、STC 和 SFP。资料来源于 Jampa 等人[112]。

Jampa 等[112]对 CML 耦合方案进行了修改。在本研究中,节点为 Chialvo 神经元。方程 (21) 的耦合产生以下的系统:

$$\begin{aligned} x_i(n+1) &= (1-\epsilon)[x_i(n)^2 e^{y_i(n)-x_i(n)} + I] + \frac{\epsilon}{2}[x_{\xi_i(n)}(n) + x_{\eta_i(n)}(n)]; \\ y_i(n+1) &= ay_i(n) - bx_i(n) + c \end{aligned} \quad (36)$$

与方程 (35) 相比,神经元以非常类似电阻的连接方式仅仅通过第一变量(电压)进行耦合。每个神经元 i 有两个神经元相邻,由下标 $\xi_i(n)$ 和 $\eta_i(n)$ 表示。在每个时间间隔, $\xi_i(n) = i-1, \eta_i(n) = i+1$ (以 N 为模),它的概率为 p ,而概率 p 它的指标在 1 到 N 之间随机选择。换句话说,网络是一个环,它的连接在每个时间间隔内以概率 p 随机的重新接线。这种动态的布线将耦合同化为**神经元都可以以同样的可能连接任何一个神经元的情形**(参见 4.2 节)。神经元的参数为 $a = 0.89, b = 0.18, c = 0.28, I = 0.03$,对于这些参数,孤立的神经元的动力学性质是混沌的。

耦合强度 ϵ 和重组的概率 p 都会影响同步。图.44(c)总结了依赖关系,,而图.44.(a)和(b)所示的快照有助于直观地显示情况 $p = 0$ 和情况 $p = 1$ 之间的差异。当耦合比较强的时候 ($\epsilon > \epsilon_c \approx 0.361$) 时,系统唯一的不动点成为了稳定的全局吸引子,在这个稳定点,所有的神经元保持静息状态,且与重组概率 p 无关。当耦合强度比较低时,全局活动依赖于 p : 对于低 p 值(主要是固定的连接),网络不是同步的,每个神经元混乱地独立于其他神经元放电(作者将这种状态称为时空混沌);但是当 p 值比较高时,则存在一个耦合强度低于 ϵ_c 的区间,在这个区间内神经元网络会在混沌的峰发放区域完全同步,而不是在一个固定点。

同步区间随 p 单调增长的这一事实似乎表明,从同步的角度上来看,完全随机的拓扑结构是比规则的结果或**中间的小场景**[113]更好。然而由于在方程 (36) 的模型中各环节的动态性,这样的结论是没有根据的。实际上,在大量的迭代中,随机链接作为一种稀释的全局(或 all-to-all)耦合的形式,并且基于这种同化,线性分析与数值模拟的结果非常一致。等价于 (36) 的全局耦合系统变为:

$$\begin{aligned} x_i(n+1) &= (1-\epsilon)[x_i(n)^2 e^{y_i(n)-x_i(n)} + I] + (1-p)\frac{\epsilon}{2}[x_{i+1}(n) + x_{i-1}(n)] \\ &\quad + \frac{\epsilon p}{N} \sum_{j=1}^N x_j(n) \\ y_i(n+1) &= ay_i(n) - bx_i(n) + c \end{aligned} \quad (37)$$

注意到在方程 (37) 中,连接不再是动态的。系统在同步状态下的雅可比矩阵是块循环矩阵:

$$J = \begin{pmatrix} A+C & B+C & C & C & \dots & C & B+C \\ B+C & A+C & B+C & C & \dots & C & C \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ B+C & C & C & C & \dots & B+C & A+C \end{pmatrix},$$

其中 A 块应归于内部动态和依赖状态，B 块应归于最临近的耦合和 $(1-p)$ 成比例，C 块应归于全局耦合和 p 成比例。增加 p 增加了 C 块，削弱了 B 块，这使得矩阵的特征值朝稳定的半平面移动。这表明全局耦合而不是随机耦合比局部耦合更适合同步。另外一项研究在[114]中，它表示在连接的随机性程度不同的基于映射的神经元中，对于同步的依赖性课题是可疑的，其中 Rulkov 模型神经元的连接不是重组（rewire）的而是随机添加的，因此目前他们所说的同步的增加原因时到底是由于随机性或仅仅是因为连接的数量是不明确的。[115]中的模拟表明混沌 Rulkov 模型神经元的同步对重组相当不敏感，在他们的工作中主要强调了连接延迟（同样可以在[116]中看到）。Izhikevich 神经元在区域结构[117]网络中重组概率影响的数值研究可以在[118]中找到。在这里，同步被再次证明随着重组概率单调增长，尽管他们强调另一个性质，因果密度[119]，它在 p 值比较低时达到峰发放。

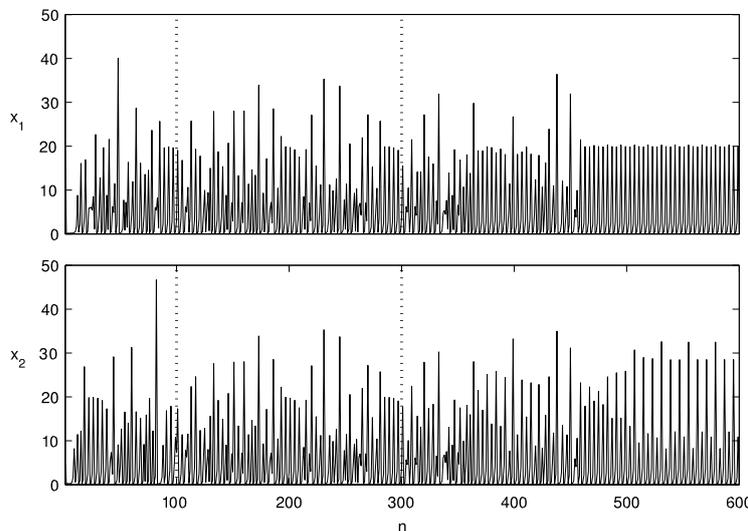


图.45.具有利用方程（39）周期脉冲产生的混沌抑制，利用方程（38）耦合方式的两个 Rulkov 模型神经元的同步。在第一条虚竖直线出来之前，神经元独立于不同的初始条件运行。在第一个虚竖直线之后，耦合是活跃的，在第二个虚竖直线之后，耦合是周期性的脉冲。两个神经元的参数为 $a = 1.04, b = 0.1, c = 0.45, I = 0.147$ 。对周期脉冲有 $\lambda_x = \lambda_y = -0.035$ ， $p = 12$ ，根据 Guemez 和 Matias[120]。

Guemez 和 Matias[120]采用了一种不同的耦合方案，该方案从分析的角度来看是有利的，但没有生理上的对应，他们同时也研究了两个或多个耦合的混沌

Chialvo 神经元之间的同步，尽管是在混沌抑制的背景下。耦合是由共有的方程实线，如下面所示范例：

$$\begin{aligned}
 x_1(n+1) &= x_1(n)^2 e^{y_1(n)-x_1(n)} + I \\
 y_1(n+1) &= ay_1(n) - bx_1(n) + c \\
 x_2(n+1) &= x_1(n)^2 e^{y_2(n)-x_1(n)} + I \\
 y_2(n+1) &= ay_2(n) - bx_2(n) + c
 \end{aligned} \tag{38}$$

注意在方程（38）中，第一个神经元的x变量用于定义第二个神经元的x变量的动力；也可以说，第一个神经元驱动第二个神经元。这种耦合形式在混沌系统[121]的同步研究中得到了广泛的关注。如图.45 所示，当应用于 Chialvo 神经元时，的确会产生同步的混沌轨道。此外通过对驱动神经元乘以脉冲周期来实现混沌抑制机制，如下所示：

$$\begin{aligned}
 x_1(n+1) &= (x_1(n)^2 e^{y_1(n)-x_1(n)} + I)(1 + \lambda_x \delta_{m,p}) \\
 y_1(n+1) &= (ay_1(n) - bx_1(n) + c)(1 + \lambda_y \delta_{m,p})
 \end{aligned} \tag{39}$$

其中 $\delta_{m,p}$ 为 Kronecker 的 δ ， $m \equiv_p n$ ， p 为脉冲周期。 λ_x 和 λ_y 为脉冲大小。脉冲实现了周期轨道的稳定。有趣的是，从非线性动力学的角度上来看，尽管混沌同步和混沌控制可能和大脑信息处理的问题有关，但是耦合与强制的方案似乎过于远离生理的合理性并且并没有在基于映射的神经元模型深入研究。

从生物学的角度上来看，更有趣的耦合形式是脉冲耦合。在统一兴奋的 LIF 神经元模型的 all-to-all 脉冲耦合网络中，同步是一种全局吸引的状态[122]。同样的，当 Nagumo-Sato 神经元为全局脉冲耦合时，它们趋向于完全同步[123]。参数相同的 Nagumo-Sato 脉冲耦合神经元网络方程为：

$$y_i(n+1) = ky_i(n) + a - H[y_i(n)] + \epsilon \sum_{j \neq i} \sum_k \delta(n - n_{j,k}) \tag{40}$$

其中 $n_{j,k}$ 为 j 神经元产生第 k 次峰发放的时间间隔，对所有k, $y_j(n_{j,k}) \geq 0$ 。换句话说，每次神经元放电时，它使所有神经元的电压上升 ϵ 。在 LIF 模型中，当脉冲达到两个神经元阈值附近时，它们会一起放电，并且复位电压在同一水平上，从这时起，它们将完全同步。这叫做吸收同步。在 Nagumo-Sato 模型中没有吸收，因为没有固定的复位电压。然而，如图 46 所示，在全局脉冲耦合下，神经元确实倾向于在少数完全同步的簇中聚集在一起。不同的簇之间保持恒定的相位延迟。Masuda 和 Aihara [123] 通过相位描述来解释了这一现象，以[122]为例。相变量

ϕ 定义为： $\phi(y) = \frac{\ln \frac{a}{a-(1-k)y}}{\ln \frac{k(a-1)+1}{a}} + 1$ ，因此 $\phi(a-1) = 0$ ， $\phi(0) = 1$ ，并且 ϕ 的增量一致的

沿着孤立的 Nagumo-Sato 神经元的阈值之下的演变。通过研究在放电时刻和峰发放前的接受，提供了启发性的论证去解释同步簇的形成。当它们证明了适用于基

于 ODE 的振荡器之后，相位描述在基于映射的模型是非常有效的。

当在方程 (40) 中增加一个较小的噪声之后，同步通过干扰高度不协调的解簇的引力盆来增强同步。为了量化这种误差，定义了以下同步误差的度量：

$$\chi(n) = \frac{2}{N(N-1)} \sum_{i=1}^N \sum_{j=i+1}^N d[y_i(n), y_j(n)] \quad (41)$$

其中 $d(y, y') = \min(|y - y'|, |y - y' + 1|, |y - y' - 1|)$ 。在没有噪声的情况下，在成群的解中的网络集合与不一致的相位簇，产生了很高的同步误差，如图.47(a) 所示。加入少量的噪声使得不同相簇高度不稳定，网络稳定在一个完全同步解附近，只有较小的同步误差，如图.47(b) 附近。显然过大的噪声不利于进一步同步，如图.47(c) 所示。这些效应是 3.4 节中描述的随机相干现象的另一种形式。王等人[124]描述了在混沌 Rulkov 神经元的格子中随机相干性和随机共振的一些简单的数值研究。

通常，同步研究使用相同的神经元作为网络节点，因为多样性很难分析处理。仿真通常表明神经元参数的任何扩展都会对同步造成损害，但是在某些情况下，有限的多样性可能会增强它。Chen 等人[125]就是这样一个例子。非混沌峰发放 Rulkov 神经元 (方程 (13) 和 (14)) 通过使随时间变化的电流的欧姆链路连接：

$$I_i(n) = \frac{g_e}{|\mathcal{N}_i|} \sum_{j \in \mathcal{N}_i} [x_i(n) - x_j(n)] \quad (42)$$

其中如方程 (35) \mathcal{N}_i 为连接第 i 神经元相邻节点的集合， g_e 为连接的电导系数。对全局耦合 (\mathcal{N}_i 包括所有的神经元) 和环网 ($\mathcal{N}_i = i - 1, i + 1$) 进行测试，得到了类似的结果。神经元参数选择在峰发放区域内 ($\alpha = 3.0, \mu = 0.001$)，通过刺激参量 σ 引入多样性，它是从标准差为 D 的高斯分布中随机和独立的挑选出来的。网络的同步程度由方程(34)中定义的规律性 R 来测量。图.48.(a) 论述了由多样性引起的共振现象。刺激的平均值 σ_0 的选择低于由 Neimark-Sacker 分叉 (方程 (15)) 定义的峰发放阈值之下。因此，多样性为 0 时，所有神经元都是静息的，没有峰发放产生，规律性没有意义 (为了连续性，将其设置为 0)。当多样性的较低时，少数的神经元收到阈值之上的刺激，并且开始放电，规律性较低；但是当多样性增加时，有更多的神经元进入峰发放，它们会诱导放电，规律性就会增加。在多样性较高的情况下，这种趋势会被不同神经元自然峰发放频率的扩散所抵消。

因此，多样性引起的共振并不是一种普遍现象，它依赖于一种特殊的结构，在这种结构中，大多数神经元处于阈值以下，少数能够达到峰发放的神经元支配着整个网络动态。图.48.(b) 中显示了对不同平均值为 σ_0 的刺激共振曲线。

当 σ_0 在峰发放的阈值之上时，所有神经元是活跃的在 $D = 0$ ，规律性和多样性单调减小，和直观的预期一样。另一方面，当平均刺激明显低于阈值之下时，共振

效应存在，但是有阻尼。

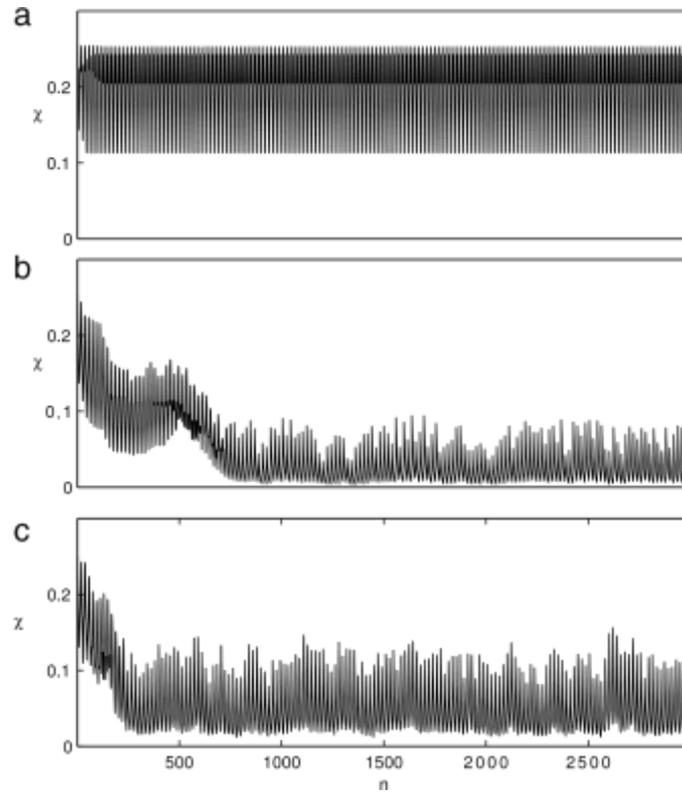


图.47.具有额外的振幅统一为 σ 的白噪声的与图.46 的相同的网络模型沿着时间的同步误差。在 (a) 图中， $\sigma = 0$ ，没有噪声，网络就停留在集群解决方案上并且网络远没有完全同步。在 (b) 中， $\sigma = 0.005$ ，噪声将系统踢出异相位聚集的轨道并进入完全同步解的盆地。在 (c) 中， $\sigma = 0.02$ 过量的噪声将损害同步。

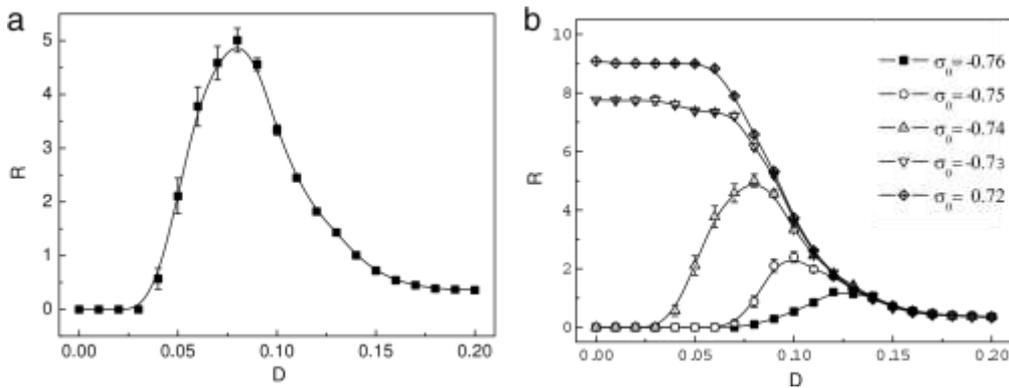


图.48. (a) 规律性 R 作为多样性 D 的函数在 500 个电耦合非混沌 Rulkov 神经元 (方程(13)、(14)及(42)) 构成的 all-to-all 网络中。参数 $\alpha = 3$ ， $\mu = 0.001$ ， $g_e = 1$ ， σ 服从 $\sigma_0 = -0.74$ 和标准差为 D 的高斯分布。规律性在有限的多样性值附近处达到最大。(b) 与 (a) 图中一样，对于不同的 σ_0 。只有当 σ_0 低于峰发放的阈值之下时 ($\sigma_{th} \approx -0.733$) 时才能观察到由多样性引起的共振。资料来源:Chen 等人[125]。

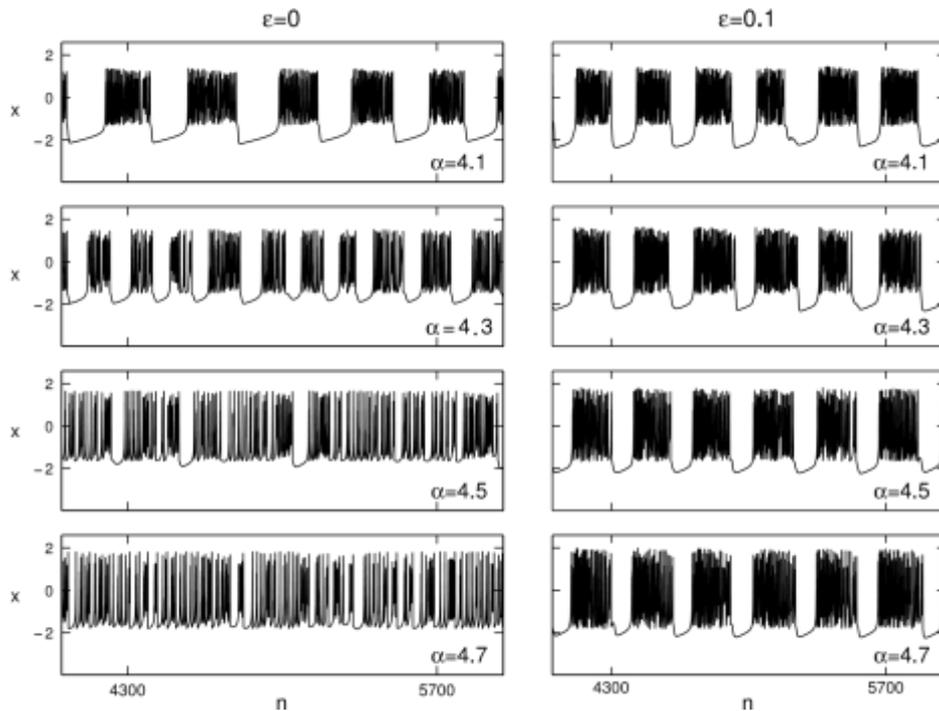


图.49.在具有 all-to-all 平均场耦合的网络中，一百个混沌 Rulkov 神经元有四个簇发放。每个神经元都有一个不同的 α 值，在 4.1 至 5 中均分分布。左边图，耦合强度 ϵ 为 0，神经元断开连接，在不同的区域簇发放。右边图，耦合强度 ϵ 为 0.1，簇发放开始同步和规律化。其他参量 $\mu = 0.0001$ ， $\sigma = -1$ 。依据 Rulkov[49]。

4.2.簇发放的同步

簇发放的神经元组成了各种重要的神经和兴奋的细胞系统，包括负责胰岛素分泌的胰腺的 β 细胞[56]、负责睡眠节奏的丘脑网状核[126]、与运动相关的基底神经节区域[127]和驱动协调有节奏任务的中央模式生成器[128]。二维基于映射的簇发放子，如 Rulkov 族的簇发放子，由于其简单性，非常合合同步簇发放的研究。

在关注簇发放的同时，重要的是簇发放的开始与结束之间的关系，而不是簇发放内部的状态或簇发放之间的状态。因此，对基于映射的神经元之间的簇发放同步的研究并没有寻找更严谨的同步形式，而更接近于生理相关现象，而不是抽象的耦合映射格子问题。所采用的耦合方案比前一节所提出的方案更容易与生物过程联系起来，这可能有助于根据耦合方案对簇发放同步研究进行分类：

平均场耦合

平均场耦合是由所有相连的平均膜电压成比例的项相加组成。这一项通常加到电压变量中，因此，在混沌 Rulkov 神经元中，神经元的平均场耦合装配的方程为：

$$x_i(n+1) = \frac{\alpha_i}{1+x_i^2(n)} + y_i(n) + C_i(n)$$

$$y_i(n+1) = y_i(n) - \mu(x_i(n) - \sigma_i)$$

$$C_i(n) = \frac{\epsilon}{|\mathcal{N}_i|} \sum_{j \in \mathcal{N}_i} x_j(n) \quad (43)$$

其中 ϵ 表示耦合的强度，与之前例子中的一样[方程(35)和(42)]， \mathcal{N}_i 为第 i 个相邻的神经元的集合。

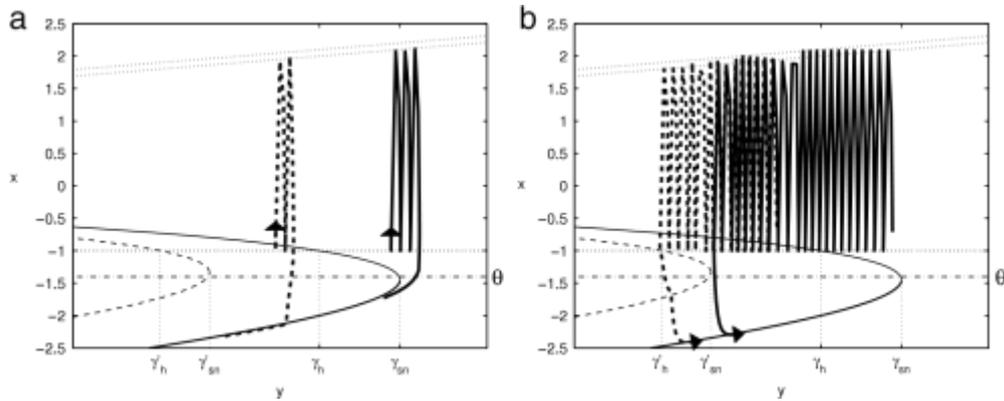


图.50.通过平均场或 FTM 兴奋的耦合簇发放同步的效果示意图。当一个神经元或一群神经元（由实线或零斜线表示）达到 γ_{sn} 时，它开始进入峰发放阶段，耦合项把其他神经元的快零斜线（虚线）向左移动，使它们进入或接近峰发放。因此初试簇发放时同步的。（b）当一个神经元或一群神经元（实线）达到 $y = \gamma'_h$ （虚线）时，它跳入静息，把其他神经元的快零斜线（虚线）向右移动，使它们进入或接近静息。因此簇发放的结束也是同步的。

Rulkov 研究了具有参量随机分布的混沌 Rulkov 模型簇发放子的平均场耦合并发现它不仅导致了同步的簇发放而且还使簇发放的持续时间规范化，在孤立的神经元中由于异质性的参量和簇发放结束对混沌轨道依赖性，它具有可变的持续时间。图.49 展示了这种影响。对每个具有不同 α 值的神经元，当神经元是非耦合的（ $\epsilon = 0$ ）呈现了明显不同持续时间的簇发放和占空比，同时对于每个神经元，它们随着时间都是不规律的；但是耦合的存在（ $\epsilon = 0.1$ ）使在相图中所有的神经元都变得同步，并且使它们定期簇发放。利用零斜线图可以理解簇发放同步的机制，如图 50 所示。在簇发放的静息期，每个神经元的状态紧紧地跟随慢零斜线的稳定分支 N_s 朝簇发放开始的顶点 $y = \gamma_{sn}$ [图.50(a)中零斜线与实线]移动。神经元开始簇发放时，它的相邻神经元（在 all-to-all 耦合的整个网络中）的耦合项增加，它等价于恢复变量 y （或快慢系统中参量 γ ）的增加，也等价于一个快零斜线中的一个变化，它放置了一个接近它的分叉的神经元，并因此簇发放。当一个神经元簇发放时，这种效应会以雪崩的方式放大，在很短的时间间隔内整个网络都会簇发放。同样地，在簇发放的活跃期，神经元状态缓慢接近外部分叉点 $y = \gamma_{cr}$ ，在这个点簇发放结束；当一个神经元停止簇发放（图 50(b)中的虚线和零斜线），耦合项减少，有效地降低了所有耦合神经元的 y 值，同时使得神经元更加接近簇发放的终点（图 50(b)中的实线和零斜线）。

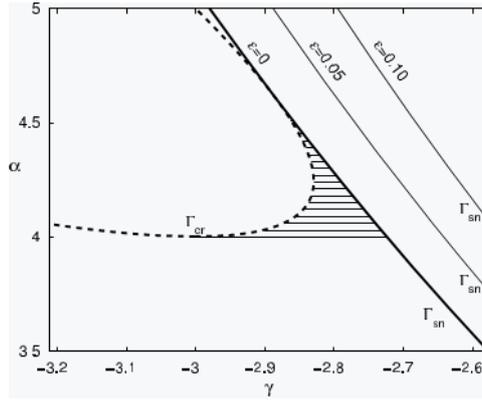


图.51.在 $\alpha - \gamma$ 平面，混沌 Rulkov 神经元[方程 (44)]模型的快子系统分叉图。虚曲线 Γ_{cr} 表示孤立神经元的外部转折分叉点； Γ_{sn} 为对不同耦合强度 ϵ [方程 (45)]的值鞍节点分叉的曲线。阴影部分表示在孤立的神经元中，对不同 α 值的双稳态区域，神经元的簇发放持续时间明显不同，当存在耦合时，差异就不那么明显了。来源于 Rulkov[49]。

图.49 左边图描述同步机制以及对簇发放的持续时间对参数 α 的高敏感性，以及在图.49 右边图可以看到，从耦合随之而来的规律化可以更好的理解图.51 中描述的 $\alpha - \gamma$ 平面中快子系统的分叉图。之前已经提及，在孤立的神经元中，簇发放开始在鞍节点 γ_{sn} 结束在外部转折点 γ_{cr} 。作为 α 的函数这些点的曲线在图中标记为 Γ_{sn} 和 Γ_{cr} 。簇发放的持续时间与两曲线之间区间长度 γ 成比例，实际上这在孤立的神经元情况下 ($\epsilon = 0$) 它对 α 是非常敏感的。但是在平均场耦合的作用下，神经元的轨道会沿着簇发放的静息相位发生改变。由于神经元是同步的，它们拥有大致相同的 x 值，以及方程 (43) 中的耦合项 $C_i(n)$ 能够很好的近似被 $\epsilon x_i(n)$ 取代。因此，所有神经元共有修改后的快子系统：

$$x_i(n+1) = \frac{\alpha_i}{1+x_i^2(n)} + \gamma_i + \epsilon x_i(n) \quad (44)$$

额外的项使得 γ_{sn} 依赖于 ϵ ； Γ_{sn} 的曲线的方程转变为：

$$\alpha = \frac{2}{27\eta^2} [(\gamma^2 - 3\eta^2)^{3/2} - \gamma(\gamma^2 + 9\eta^2)] \quad (45)$$

其中 $\eta = 1 - \epsilon$ 。如图 51 所示，结果是曲线 Γ_{sn} 离曲线 Γ_{cr} 越来越远，连同上面解释的雪崩机制，这延长和规律化了所有神经元的簇发放。另一方面， Γ_{cr} 曲线被耦合的影响很小，因为神经元的混沌轨道在峰发放阶段大多是不相关的，它们的平均值接近于零。实际上，只有在簇发放的静息阶段，方程 (44) 是同步的 Rulkov 神经元模型的行为的很好的近似。Duarte 等人[129]利用符号动力系统[130]研究这个方程试图去理解在随着簇发放峰发放的混沌性质上耦合的影响，但是尽管结果是与方程 (44) 的映射的动力学性质相关，对于簇发放整体的动力学性质而言，情况并非如此。

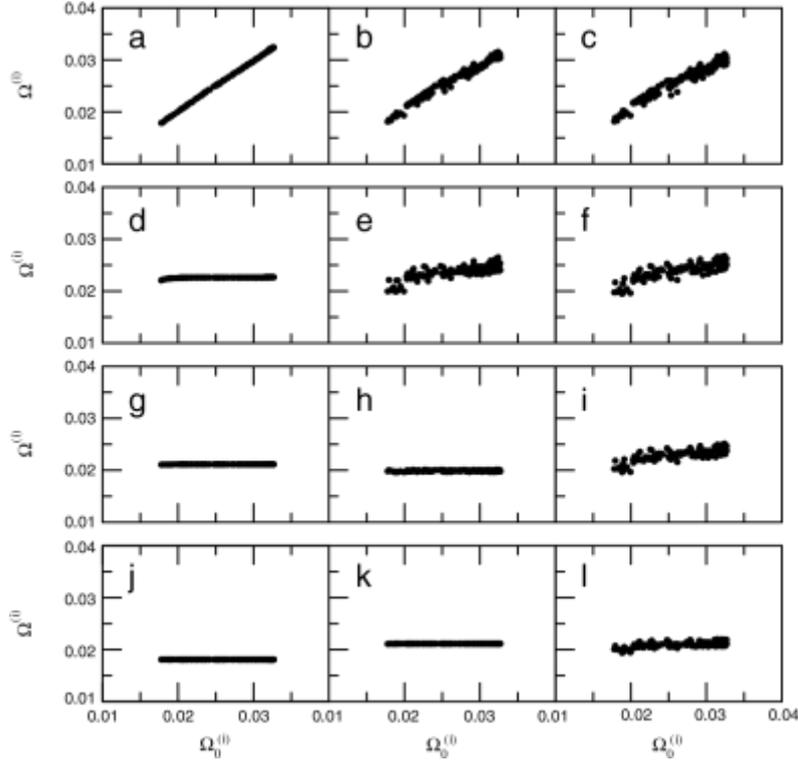


图.52.耦合的簇发放频率 $\Omega^{(i)}$ 与孤立的簇发放频率 $\Omega_0^{(i)}$ ，对不同 θ 和 ϵ 的值的混沌 Rulkov 神经元的幂率平均场耦合的网络[方程 (46)]。第一列、第二列和第三列的 θ 值分别为 0.5、2.0 和 4.0。第一行、第二行、第三行和第四列的 ϵ 的值分别为 0.015、0.035 和 0.045、0.07。网络有 $N = 51$ 个神经元，参量 α 随机分布在 4.1-4.4 之间、 $\mu = 0.001, \sigma = -1$ 。资料来源:de Pontes 等人[131]。

簇发放同步所需的最小平均场耦合强度与网络拓扑高度相关。在如前文[112]描述的 Chialvo 神经元峰发放同步的情况，全局耦合在同步网络方面优于近邻耦合。Pontes 等人[131]对其依赖性进行了定量研究。耦合参量在环结构和 all-to-all 结构中连续变化；方程 (43) 中的耦合项变成了：

$$C_i = \frac{\epsilon}{\eta(\theta)} \sum_{j>0} \frac{1}{j^\theta} [x_{i+j}(n) + x_{i-j}(n)] \quad (46)$$

其中 $\theta \geq 0$ 是一个范围参量， $\eta(\theta)$ 是一个规范化因子，总体的耦合强度与选择的拓扑无关。All-to-all 耦合对应 $\theta = 0$ ，而 $\theta = \infty$ 时对应一个规范的环；中间值表示连接强度随着距离幂律而减小的网络。图.52 展示了对不同 ϵ 和 θ 的值的同步的数值结果的总览。具有不同内部不同簇发放频率（ α 值的不同）的混沌 Rulkov 神经元网络在弱耦合时是同步的，当范围参量 θ 较小时，也就是当耦合范围更大时。

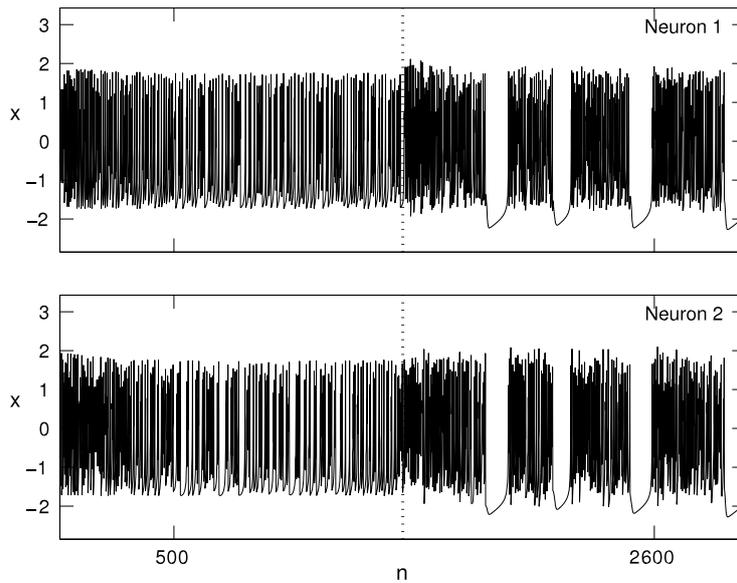


图.53.在两个相互平均场耦合的突发性簇发放，参量 $\alpha = 8\sqrt{3}/3, \mu = 0.001, \sigma = -0.85$ 。虚竖直线之前 $\epsilon = 0$ ，直线之后 $\epsilon = 0.2$ 。耦合将非簇发放神经元转变为同步簇发放神经元对。

Vries[132]对同一系统的另一项研究表明，平均场耦合可以导致非簇发放((tonically 峰发放)神经元的簇发放。这种现象称为突发性簇发放，在理解胰腺 β 细胞的动力学是很重要的，因为只有当足量的细胞在一个网络中同时工作时，生产胰岛素的时候必然会产生规律的簇发放。对于突发现象的解释与上述对簇发放同步的解释相同。在图.53中，两个神经元都为 $\alpha = 8\sqrt{3}/3$ ，图51中的分叉图， Γ_{sn} 和 Γ_{cr} 相撞，不存在双稳态区域和簇发放。神经元在孤立的时候只能的峰发放或静息。然而当它们耦合时，曲线 Γ_{sn} 向右移动，产生了一个双稳态区域，因此，神经元本质上是非簇发放的，而耦合可能产生有节奏的簇发放。Tanaka 等人[135]通过主稳定函数[134]，在具有负均场耦合模拟抑制相互作用的同一系统中，分析了突发性簇发放现象。在电性和兴奋性突触耦合的情况下也研究了 Rulkov 族的神经元模型网络的突发性簇发放，它表明在大规模神经网络中这可能是一个普遍的现象。

通过对一组基于映射神经元[137,138,139,131]中的一个或几个神经元输入外部周期信号，可以通过耦合产生同步的簇发放。驱动频率应接近同步集成频率，如图54(a)所示。同步的区域随着驱动信号幅值的增大而增大，直至饱和；注意，在 $d = 0.09$ 和 $d = 0.15$ 时，平台宽度几乎相同。这是可以理解的，因为驱动信号被注入单个神经元：一旦有一个注入了外部信号，就没有改变的余地了。更有趣的是区域相对于自由总体频率是不对称的：它几乎只在高频方向上随 d 增大。同样也可以利用雪崩机制来解释：当驱动频率高于整体频率时，受驱动的神

神经元簇发放的开始和结束都比其他神经元稍早，并且驱动其他神经元；当驱动频率较低时，总体会起主导作用，并且影响驱动神经元，使驱动效率降低。另一个有趣的结果，如图 54(b)所示，当外部驱动非常强且频率高于区域极限时，同步就会中断。通过外部控制信号抑制同步是一种很有前景的治疗震颤的方法[140]，也可能是预防癫痫发作的一种方法[141]。一个特别稳定和实用的去同步方法是向系统反馈均值场的延迟副本[142,143]。Batista 等[144]对具有延迟反馈和无标度拓扑的方程（43）系统进行了数值研究。

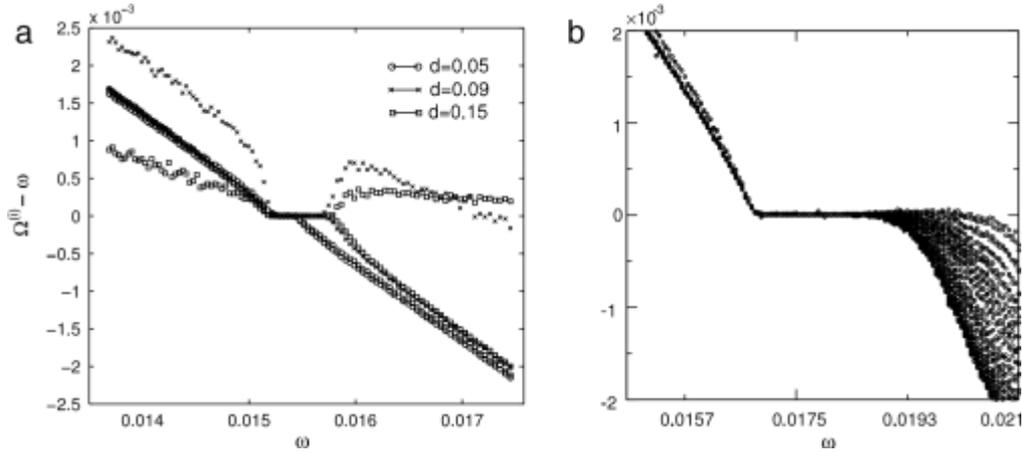


图.54. (a) 不同的驱动振幅值 d ，在 50 个混沌 Rulkov 神经元 all-to-all 的平均场耦合网络,簇发放频率 $\Omega^{(i)}$ 和正弦驱动信号频率 ω 之间的不协调(mismatch); 每个标记代表一个神经元。耦合强度 $\epsilon = 0.1$, 神经元参数 $\mu = 0.001, \sigma = -1, \alpha \in [4.1, 4.4]$ 。只有一个驱动神经元。在周期转化的区域之外，被驱动的神经元以不同于同步总体和驱动信号(线外标记)的频率簇发放。由 Ivanchenko 等人[137]提供。(b) 与 (a) 中相同的内容但是在幂率的平均场耦合中，参数 $\theta = 0.15, d = 2$ 。高频强驱动使整个网络失同步。资料来源:de Pontes 等人[131]。

电耦合

电耦合的目的是建立间隙突触的模型。它对应神经元胞体之间的一个被动的电阻连接，有相邻神经元之间的电压差的比例项组成，神经元电耦合对应的耦合项 $C_i(n)$ 为:

$$C_i(n) = \frac{g_e}{|\mathcal{N}_i|} \sum_{j \in \mathcal{N}_i} [x_j(n) - x_i(n)] \quad (47)$$

其中 g_e 为耦合的电导系数。对比方程（43）和（47）可以发现平均场耦合与电耦合非常相似：电耦合模型仅仅加了一项负的 $x_i(n)$ ，这项可以同化为神经元内在的动力学。因此平均场耦合的同步效果也可以被认为是电耦合效果。然而，电耦合在相邻神经元之间的间隙连接中具有直接的生物学对应物，通过电耦合进行同步化的研究很少使用 all-to-all 构型，通常利用特定的网络结构。

例如，Osipov 等人[145]研究了电耦合的非混沌 Rulkov 神经元环的动力学。正如在前几节中所述，局部耦合拓扑(如环)比 all-to-all 网络更难同步。在图 55. (b) 中我们看到当耦合 g_e 的值适中时，有几个稍微不同规律（刺激 σ 随机分布）

的同步；活动形式的前端，由总体中最活跃的神经元引导。与直觉相反，增加 g_e 试图提高同步会产生一个混沌的间歇区域。混沌间歇性是指同步行为阶段与混沌簇发放阶段之间不可预测的交替。就像前面描述的突发性簇发放情况一样，这种耦合会使峰发放神经元产生簇发放，但这次是以一种非常不规则的方式。Ivanchenko 等人[136]较为详细地描述了产生簇发放相的机制，其总结如下：在强电耦合的情况下，在第一个神经元由相邻的动作电位引起的峰发放返反过来会产生一个强的去极化，以这种方式，相互作用的峰发放序列可以持续下去，直至慢恢复变量充分远离兴奋值。这些峰发放链在网络中传播，产生了混沌簇发放的周期，由同步的峰发放周期区分开。同步周期持续时间的统计数据似乎符合幂律。混沌间歇性并不局限于基于映射的模型，也可以在基于 ODE 的 Hodgkin-Huxley 神经元链中观察到。

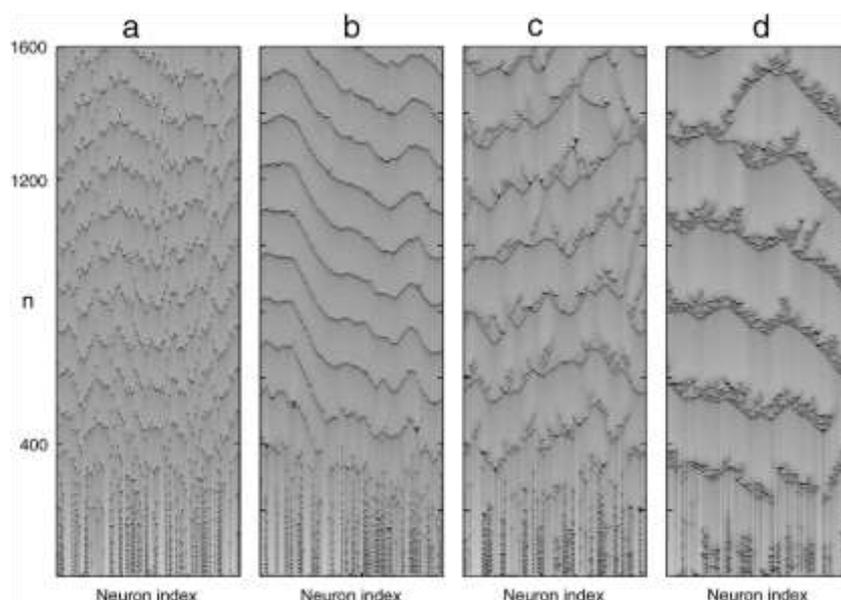


图.55.100 个非混沌 Rulkov 神经元模型通过间隙耦合连接的环的变量 $x_i(n)$ 的光栅图。每个 Rulkov 神经元的 x 变量的值用颜色编码，对于较高的值，颜色越深。神经元参数 $\alpha = 3.5, \mu = 0.001$, 和 σ 随机分布, $\sigma_i \in (-0.85 - 0.84)$ 。耦合电导系数 (a) $g_e = 0.005$, (b) $g_e = 0.05$, (c) $g_e = 0.09$, (d) $g_e = 0.2$ 。由 Osipovet 等人提供[145]。

一些研究使用了电耦合的负电导系数[50,135,147]。从缝隙连接模型的观点来看，这是值得怀疑的，但可以作为一个方便的方法作为模拟神经元之间的抑制连接。神经元环中负电耦合与线性耦合是促进同步的反相位状态，即相邻的神经元交替簇发放，一个神经元发出放电，其他的静息。这种活动模式如图 56 所示。与任何网络拓扑中促进同步的正耦合相反，负耦合的影响会根据所涉及的结构创造了非常不同的活动模式。这将在 4.3 节中进一步讨论。

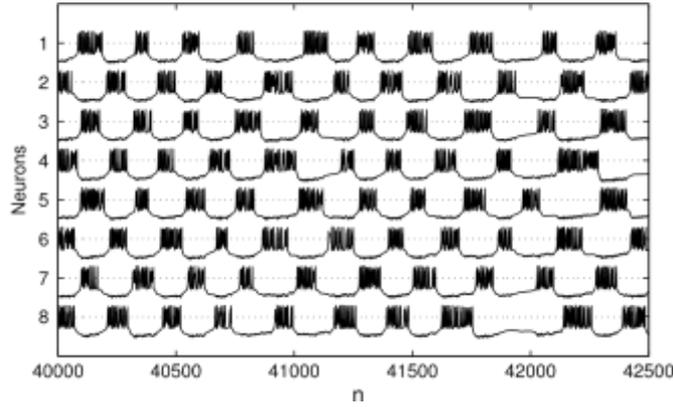


图.56.通过负线性连接，32 个同一的混沌 Rulkov 神经元环的变量 $x_i(n)$ 的光栅图。神经元参量 $\alpha = 4.3, \mu = 0.001, \text{ and } \sigma = -1.69$ 。耦合电导系数 $g_e = -0.02$ 。由 Tanaka 等人提供[135]。

电耦合网络中不规则活动模式的出现不一定与神经元参数的多样性有关。在 Tanaka 等人[135]中展示负电耦合的同一的混沌 Rulkov 神经网络的产生，在一个很小范围的耦合电导值中，网络活动的一种高度复杂的模式，不同于之前描述的混沌间歇，其中，连续有序的同步和波的传播随时间以不可预测的方式交替，如图 57 所示。不规则性的来源是神经元的混沌性，这种现象可以用更广泛的混沌流动概念来描述 [148]。

化学突触耦合

通过化学突触耦合，我们是为了模拟神经元之间的化学突触连接而考虑相关生理参数的耦合方案。突触本身就是一个复杂的系统，在忠实于生物学的目标和基于映射的方法的核心的简单性之间存在着一些矛盾。在动态钳位[149,150]实验中被广泛使用的简单但具有生物学意义的突触，其公认的出发点是通过以下方程 [5]对每个突触进行建模：

$$I_{syn}(t) = -g(t)S(t)[V_{post}(t) - V_r,$$

$$S(t) = \frac{1}{\tau_{syn}} \frac{S_{\infty}[V_{pre}(t)] - S(t)}{S_1 - S_{\infty}[V_{pre}(t)]} \quad (48)$$

这里 I_{syn} 是进入突触后神经元的突触电流， $V_{post}(t)$ 是它的膜电压， $V_{pre}(t)$ 是突触前神经元膜电压。 V_r 是突触后通道的逆转电位(兴奋性突触的去极化，抑制性突触的超极化)。活化 $S(t)$ 为每个突触的内部变量，表示突触后细胞上停靠的神经递质相对于最大值的数量；它的动力是由突触前电压通过在 0 到 1 之间的 S 型的激活函数 $S_{\infty}[V_{pre}]$ 。对突触的动力学来说，存在两个特征时间尺度，快一些的 $\tau_{syn}(S_1 - 1)$ 为突触通道对接的神经递质受体，慢一些的 $\tau_{syn}S_1$ 为非突触通道对接的神经递质停靠受体。

一些基于离散时间神经元模型的研究或多或少使用了方程 (48) 的简单的离散化[55]。然而，更常见的是发现它们被进一步简化，为特定的目的量身定制。一个流行的简化称作快速阈值调制模型 (FTM) [151,152]，它假设活动的突触非常快能够立刻随着 $S_\infty[V_{pre}]$ 变化并且激活的阈值无限大。利用 FTM，方程 (43) 的耦合项 $C_i(n)$ 变成：

$$C_i(n) = \sum_k C_{i,k}(n),$$

$$C_{i,k}(n) = \frac{g_{c,k}}{|N_{i,k}|} [x_i(n) - x_{r,k}] \sum_{j \in N_{i,k}} H[x_j(n) - \theta_{c,k}] \quad (49)$$

其中 $H(x)$ 是 Heaviside 阶梯函数。指标 k 贯穿了不同类型的化学突触。各个参量分别为 $x_{r,k}$ 为突触的反转电位 (缩小变量 x 的值)， $\theta_{c,k}$ 为激活的突触前阈值。在 FTM 模型中，不需要存储每个突触的动态变量，在每个时间间隔中，突触电流都是实时计算的。

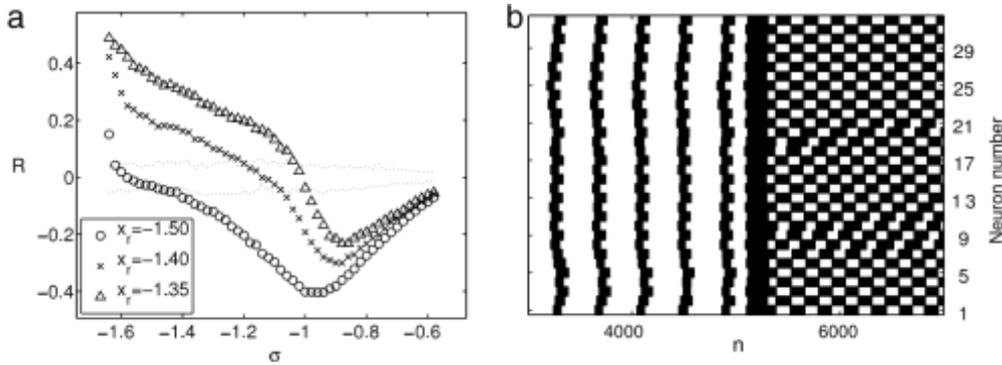


图.59. (a) 对两个相互作用的 FTM 耦合的混沌 Rulkov 神经元作为外部刺激 σ 的函数 $x_{n,1}$ 与 $x_{n,2}$ 的互相关, $\alpha = 4.15, \mu = 0.001, g_c = 0.1$ and $\theta_c = -1.4$, 对三种不同反转电位值 x_r 。(b) 簇发放的光栅图, 在 $N=32$ 个非混沌 Rulkov 神经元组成的环, $x_r = -1.2$ 。在 $n=5000$ 时, 外部刺激 σ 在 -1.2 和 -0.8 之间转换。

Ivanchenko 等人[136]用兴奋性 FTM 耦合再现了上一节解释的电突触获得的混沌间歇性现象。实际上，在很多方面，兴奋性突触耦合产生的同步效应与电耦合类似，而抑制性突触耦合与负电耦合类似。Ibarz 等人[153]研究了 FTM 耦合 Rulkov 神经元的动力学性质。当两个神经元通过兴奋突触相互耦合 ($x_r = 1$) 时，如图 58(a) 所示，它们将在相平面中同步；当通过抑制性突触的时候 ($x_r = -2$)，在相反的相位中同步，如图 58(b) 所示。借助相平面图可以很容易地解释这一现象，这与图 50 所示的雪崩机制基本相同，雪崩机制倾向于同步平均场或电耦合神经元。Shi 和 Lu[154]对这两种情况进行了进一步的数值探索。

对于中间反转电位值，突触的作用不能明确归类为兴奋性或抑制性。这是在建模 GABAA 受体通道时的情况，该通道对氯离子具有选择性，其反转电压接近神经元的静止电位。在 FTM 耦合模型中，当使用兴奋和抑制极值之间的中间反

转电位值时，同步可以通过外部输入进行控制。在图.59 (a) 中，绘制了两个相互 FTM 耦合的混沌 Rulkov 神经元的变量 x 之间的互关联图，它是作为外部刺激 σ 的函数，对三个不同反转电位的值 x_r 来说。正的互相关表示相位同步，反之亦然。我们看到， $x_r = -1.4$ ，相关逆转为 σ 的变化。图 59(b) 最能体现这一效果，通过改变刺激参量，使 FTM 耦合的具有中间反转电位的非混沌神经元环在簇发放的同相和反相之间转化。关于这种设置中延迟效应的数值结果可以在[155,156]中找到。Cao 和 Ibarz[157]是在同一背景下对电耦合的研究。

FTM 耦合的一个主要限制是它忽略了突触相互作用的时间尺度，假设它是瞬时的。对方程(48)的不同阐述被 Rulkovet 等人[53]和 Bazhenov 等人[89]使用，其中包含一个时间常数：

$$I_{syn}(n+1) = \gamma I_{syn}(n) - g_s [x_{post}(n) - x_r] \delta(n - n_{pre,k})$$

集合 $\{n_{pre,k}, k \in \mathbb{N}\}$ 包括了在突触前神经元放电的时间间隔，衰变常数 γ 决定了非受体时间间隔；停靠是瞬时的。其结果是一种脉冲耦合形式，每一个突触前突都会向突触后神经元释放一个指数衰减的电流波形。该模型需要为每个神经元和突触类型设置一个新的变量；同一类型的不同突触对同一突触后神经元的影响可以累积在同一变量中。这个模型有点不合适，因为突触前突瞬间的突触后电压决定了电流脉冲的形状。在[54]中，一个更好的方法是使用脉冲电导和它们在每个时间步长乘以电压项 $[x_{post}(n) - x_r]$ 。在这两项研究中，短期突触抑制[158]也被纳入研究范围，即突触电导在每次触发峰发放时下降，在静息期逐渐恢复。

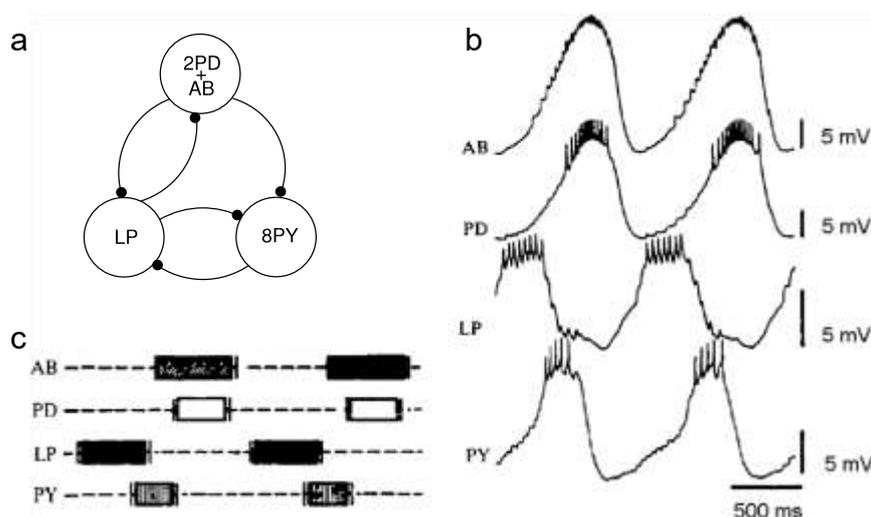


图.60. (a) 甲壳类螯龙虾动物口胃神经节的结构。黑色圆圈代表抑制性突触连接。PD-幽门肌神经元，LP-侧部幽门神经元，PY-运动神经元，AB-中间神经元。当神经元数量超过一个的时候，标记出来每种神经元的数量。(b) 四种神经元的电压轨迹。(c) CPG 的簇发放模式的光栅图。根据 Meyrand 和 Moulins[159]。

4.3.网络拓扑和动力学中的相互作用

由于兴奋性相互作用倾向于促进同相同步,具有足够强耦合的兴奋簇发放子的紧密的网络倾向转变为一种易于预测的状态,即所有神经元同时放电。然而,当耦合时抑制的时候,由相互作用产生的同步状态具有依赖网络拓扑的。相互抑制作用存在于各种各样的系统,包括丘脑神经元时期睡眠和嗜睡[126],在中脑多巴胺神经元,胰腺 β 细胞和中枢模式发生器(CPG)神经元负责有节奏的任务,比如游泳、散步、心跳和呼吸。

在这些系统中,集体同步行为似乎对信息的有效处理至关重要。模式发生器的一个例子如图 60 所示。它代表了虾的口胃神经节,其功能是产生控制幽门肌肉的簇发放模式。正如我们所见,形成这种模式的簇发放列来自于由抑制神经元主导的网络拓扑。了解这些抑制网络的结构如何决定所观察到的模式是非常有趣的。本课题是在无赢家竞争原则和感官编码的背景下进行研究的[160,161]。在这两篇论文中,我们都使用了 Rulkov 型抑制性映射神经网络来揭示同步神经元群的激活和失活模式。

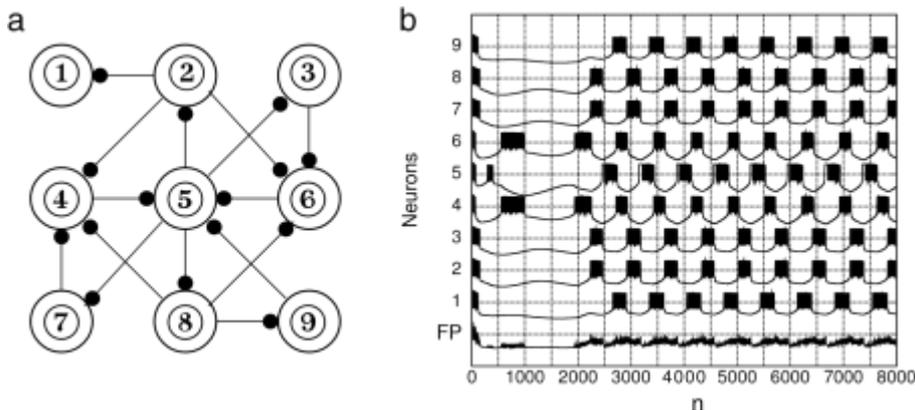


图.61. (a) 九个神经元通过定向抑制突触连接的神经网络。(b) 网络在恒定的超阈值刺激之下生成的电压轨迹。当 $n=2000$ 时,刺激传递给所有神经元,它是在 σ 突然从 -2.0 提升到 0.0 ,所有的神经元以同样的方式被刺激。标记为 FP 的图是通过对所有峰发放链的瞬时值的平均得到的。资料来源: Casado[160]。

例如 Casado[160]利用一个由 9 个非混沌 Rulkov 神经元组成的小网络去研究在峰发放状态下无赢家竞争原则。在这种情况下,网络的方程变为:

$$x_i(n+1) = F[x_i(n), y_i(n)],$$

$$y_i(n+1) = y_i(n) - \mu[x_i(n+1) - \sigma - \sum_{j \in \mathcal{N}_i} g_c^{i,j}(x_j(n) - \theta_c)H(x_j(n) - \theta_c)] \quad (50)$$

其中 $F[x, y]$ 为非混沌 Rulkov 模型[方程 (14)]的快速返回映射。虽然第一眼看上去耦合类似于方程 (49) 快速阈值调制方案。注意耦合项只与突触前电压成正比,而与突触后电压不成比例。因此,该方案是一种阈值平均场耦合的形式,它的系数 $g_c^{i,j} < 0$ 来

模拟抑制的突触。图.61 (a) 展示了相邻的神经元 \mathcal{N}_i 的选择构建了神经网络。如图 61(b)所示, 该网络形成了一种放电的时空模式, 相当于四种不同神经元的短暂激活和失活。实际上, 标记为 1 和 9 的神经元是同步放电的, 同样的情况也发生在神经元 2、3、7 和 8 上。神经元 4 和 6 形成另一组, 神经元 5 单独构成第四组。请注意, 尽管链只连接相邻的神经元, 但不同的集合也可以包括非相邻的单元。因此, 抑制耦合导致了整个网络的全局结构。

在某些情况下, 由特定拓扑结构产生的网络簇发放模式可以通过网络图的光谱特性来预测。Ibarz 等人[162]通过线性稳定性分析表明对于具有直接抑制耦合和平衡抑制的相同 Rulkov 神经网络, 情况正是如此。后一种特性意味着到达每个神经元的突触的加权和是相同的, 或者在方程 (50) 的项中, 考虑到系数 $g_c^{i,j}$ 构成了连接权重的矩阵, 它的行的和 $\sum_{j \in \mathcal{N}_i} g_c^{i,j}$ 是独立于 i 的常量。这是平衡网络[163]概念的推广, 它的行的和为 0; 在这种情况下, 常数的行的和为负值。

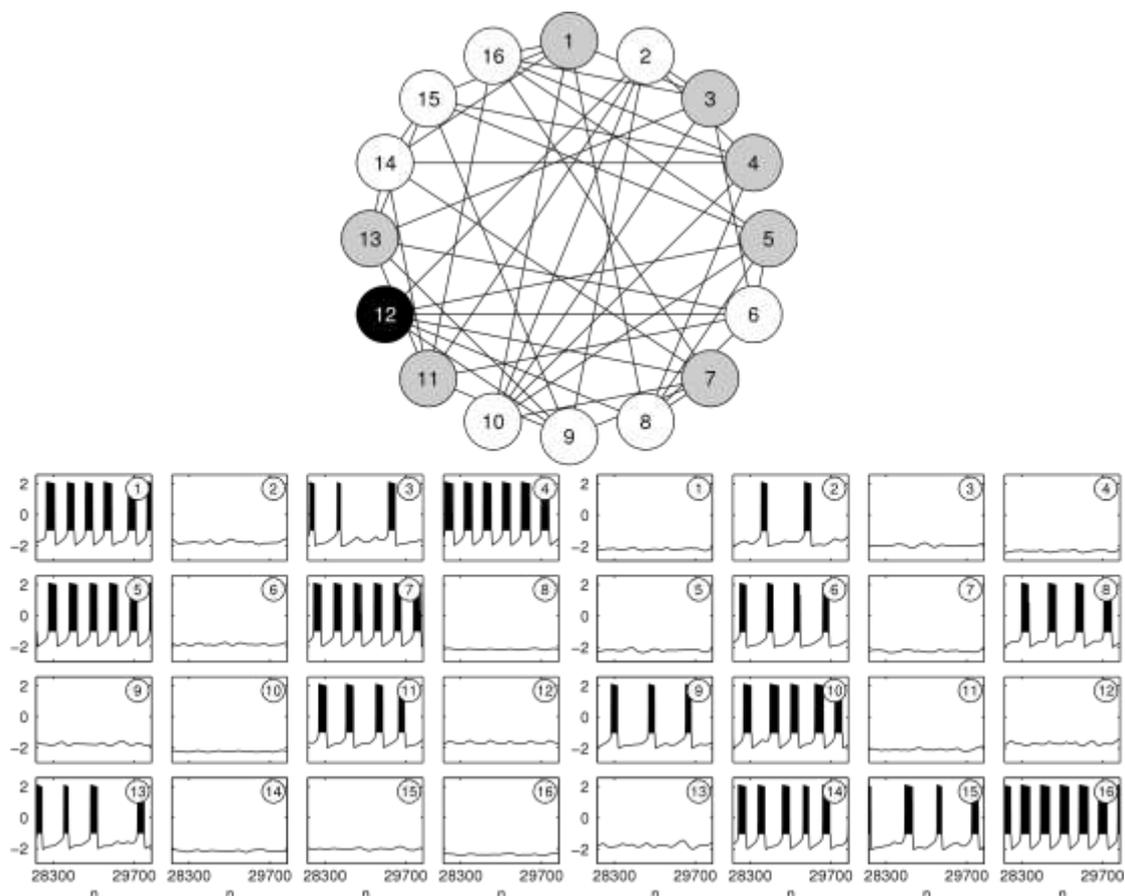


图.62.在 $N=16$ 个神经元生成的平衡网络中活动的模式, 每个神经元有六个双向连接, 顶部的图是网络的结构。白色和灰色的圆圈代表当抑制比较强时($g_c < -0.25$)活跃的神经元的两种不同的群体, 神经元 12 在所有情况下都不活跃。底部的图是当 $g_c = -0.30$ 时两组不同的初始条件的网络活动。在左边, 只有灰色的神经元被激活;在右边, 白色神经元被激活。其他参量 $\alpha = 6, \mu = 0.001, \sigma = -1$ and $\theta_c = -2$ 。资料来源:Ibarz 等人[162]。

神经元参数的均衡性和同质性确保了同步的状态，其中对应任意的*i, j*, $(x_n^i, y_n^i) = (x_n^j, y_n^j)$ 是系统的不变流形。在这个唯一的不动点附近方程(50)的线性化表明抑制的相互作用导致了活动的模式。图.62所示为16个神经元随机生成的、具有相互连接的平衡网络的模式示例。由初始条件决定，当两组神经元中其中一组簇放电时，网络中其余的神经元处于静息状态。通过计算称作系统的稳定的函数[134]，可以从网络图的光谱性质得到两组神经元中的成员。这种方法是：当神经元组成一个网络时，将其在不动点附近的雅可比行列式分解成多个形式。每个形式都与网络图的特征值和特征向量相关。可以构建一个函数，为给定的图特征值和给定的神经元参数提供每个形式的李雅普诺夫指数。通过它产生的李雅普诺夫指数来测量最不稳定的形式，这种形式很有可能控制整个系统的动力学，同时活动模式将被相应的图特征向量的分量正确地预测出来。这样，在形成活动模式中网络拓扑的影响与个别的神经元参数产生的影响明确的区分开来，单个函数就可以预测任何网络生成的模式。

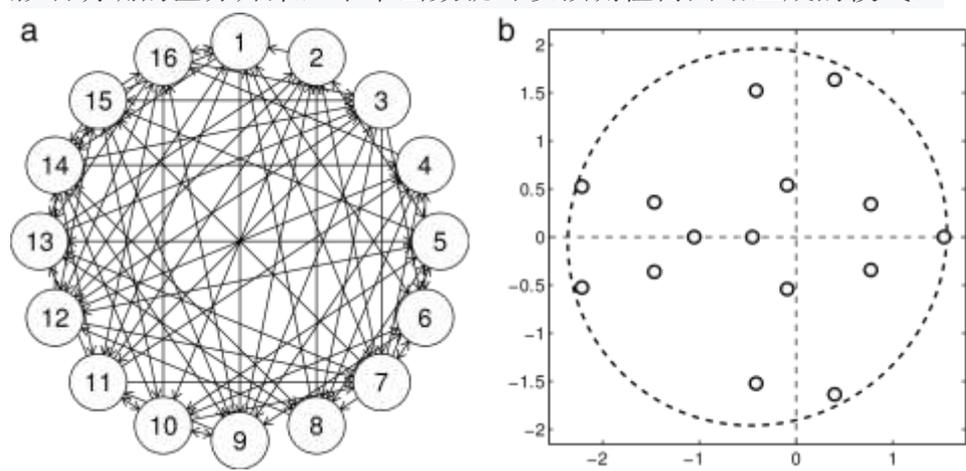


图.63. (a) N=16个神经元的平衡网络，具有 $v=6$ 的单向输入在每个连接的神经元。(b) 复平面上网络连接矩阵的特征值。根据圆律[164]，特征向量分布的期望区域内的虚线圆。特征值 $s_0 = 6$ 没有在图中表示出来。资料来源：Ibarz 等人[162]。

在方程(50)模型的情况下，通过分析可以得到主稳定性函数，并且可以得到与给定拓扑对应的模式的一些结论。可以看出，对应于实部最负的图特征值的模式在动力学中占主导地位。在图 62 的例子中，所有的连接都是相互的，因此图的相邻矩阵是对称的，特征值是实数。最小特征值对应的特征向量为：

$$v = (0.33, -0.05, 0.12, 0.37, 0.32, -0.09, 0.34, -0.29, -0.08, -0.34, 0.20, 0.03, 0.07, -0.27, -0.17, -0.40).$$

特征向量各分量的符号表示各神经元变量在接近不动点时的演化方向。观察图 62 中两组神经元对应同一符号的特征向量元素。在两种情况下都不活跃的神经元 12 对应最小的分量；该模式仅对其进行微弱的兴奋，网络的超阈值模式可以防止其簇发放。特征向量的分量之和为 0；这适用于任何行和为常数的对称矩阵因为它对所有的特

征向量都是正交的。因此，在任何对称网络的主特征向量中，负的和正的分量的数量都是相同的，神经元会分裂成两组，每组的大小都差不多，其中一组根据初始条件是活跃的。

当网络具有额外的对称性时，它就会反映在它的光谱中，活动模式也与之一致。例如在二维格子中，对称性产生了一对相同的具有支配性的特征向量，它们的组合解释了神经元同步的活动模式，这些活动模式可以行同步，也可以列同步，这取决于初始条件。当连接不是相互的时候，连接矩阵的特征值通常是复数。图.63 (a) 展示了一个 $N = 16$ 神经元随机生成的平衡网络，它是单向连接，且每个神经元的总输入 $v=6$ 。它的主要模式是由一对最小负实数的复共轭特征值定义。因此模式由一对产生振荡的共轭特征向量定义。

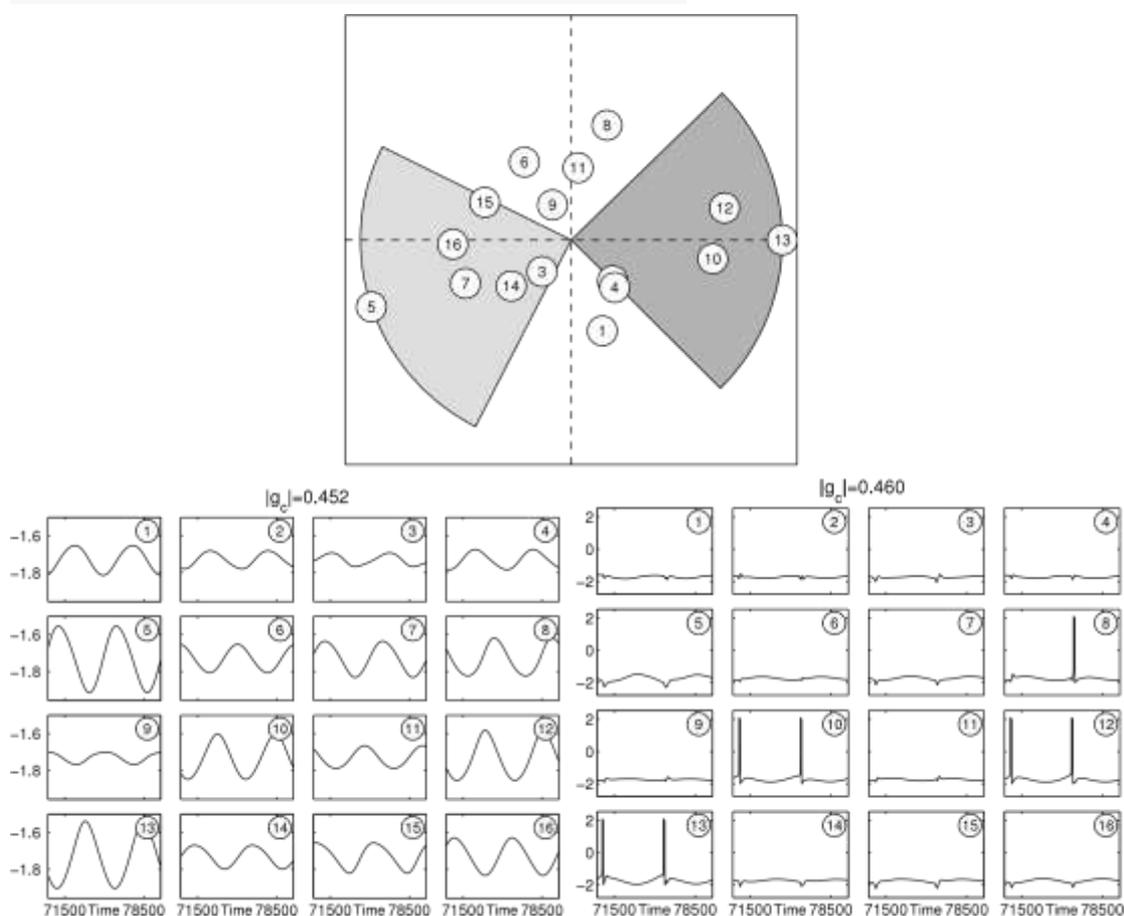


图.64.上半部分：由图 63 所示的网络主导模式的两个共轭特征向量之一的分量构成的复平面。深灰色的扇形部分大约为九十度在分量 13 附近，浅灰色在分量 5 附近，帮助看到神经元组趋向于一起簇发放。下面部分：左边：网络中的活动刚刚经过网络中不稳定不动点。注意振幅和相位对应于特征向量分量图。右边：抑制性少强的活动。资料来源: Ibarz 等人[162]。

图.64 展示了对两个 g_c 值图 63 的网络随时间演化图，一种仅略超过网络不动点稳定性的损失，另一种抑制稍强。分叉以上的振荡是阈下振荡，几乎是线性的和稳定的(分叉是超临界的)。它们是慢的，频率可以分析预测。震荡的幅度和相

位由任意两个特征向量的复分量的模和角度确定；图的左侧描述了这些。随着抑制的增长，振荡也在增长，我们希望最大模的分量对应的神经元是第一个簇发放的。在这个例子中，神经元 13 和 5 的振幅最高，但神经元 5 不会簇发放，而较小的神经元 10、12 和(有时)8 则会簇发放。这是一个集群效应。神经元 10 和 12 具有与神经元 13 相似的高振幅和高相位；当后者簇发放时，它会刺激相似的相位的神经元做相同的事情，并使网络圈对面的神经元降到负电压（注意神经元 5、7、14、15 和 16 的电压痕迹上的凹槽）。这降低了它们随后的振荡最大值，并阻止了它们的放电。如果由于初始条件神经元 5 首先放电，它可能使神经元 7 和 16 随它一起放电，但它们的组合弱于神经元 13、12 和 10，无法阻止它们的簇发放。有趣的是，虽然所有的突触都是抑制性的，但由于模式的形成，一些神经元之间存在着对其他神经元间接的兴奋效应。

当抑制进一步超过不稳定阈值时，所有神经元都会出现振荡，并出现不同的模式。图.65 显示了对三个不同的 g_c 值网络活动的光栅图。注意图.64 中特征向量分量的相位序列是如何粗略观察到的，随着抑制的增加，低幅值分量对应的神经元加入这个模式中。在每个周期中，高振幅分量对应的神经元可能会簇发放多次，因为他的慢波震荡在簇发放阈值之上足够长可以够容纳多次簇发放。

因此，拓扑结构的对称性、平衡性以及最重要的光谱特性决定了簇发放的抑制神经元的网络中观察到的活动模式。单向连接的网络可能会有一个复杂的主导模式，并且产生了在簇发放下由慢的阈下震荡的规律行为。这与对称网络(或实主导模式下的非对称网络)形成了鲜明对比。在对称网络中，唯一呈现的节奏是快速的固有簇发放频率，两个互斥的群体形成，根据初始条件，其中只有一个是活跃的。

在基于映射的模型的网络中，另一种不同的集体模式是活动的传播。在之前关于同步的研究中，在不能维持全局同步[135,136,145]的区域和拓扑中发现了类波传播。Rulkov 等人[53]使用改进的非混沌 Rulkov 神经元构建了一个生物似是而非的皮层网络模型，并研究了活动模式对连接参数的依赖性。本研究使用的突触模型见 4.2 节;关于模型的更多细节将在 5.1 节中给出。网络中有两种类型的神经元:一种是起锥体(PY)细胞作用的规律峰发放额兴奋神经元，另一种是起中间神经元(IN)作用的快速峰发放抑制神经元。每种类型的神经元形成了一种层次，两种层次是相互耦合的：在 PY 层的神经元把突触延伸至 PY 层最近的 L_{PY-PY} 神经元，具有电导系数 g_{PY-PY} ，和把突触延伸至最近的 IN 层 L_{PY-IN} 神经元，之间的电导系数为 g_{PY-IN} ；反过来在 IN 层中的神经元把突触延伸至 PY 层中 L_{IN-PY} 神经元，之间的电导系数为 g_{IN-PY} 研究了两种拓扑:一维链和二维格子。

在一维链中，在网络中的某一点上传递的刺激以依赖于耦合参数的速度传播，特别是依赖于兴奋和抑制相互作用之间的平衡。两种不同的传播模式如图 66 所

示:在图 66(a)中, 从兴奋神经元到抑制性神经元的突触相对较弱, 活动波以恒定的速度传播。但是随着 PY-IN 耦合的增加, 如图 66(b)所示, 传播前沿变得不均匀, 速度呈周期性变化。用数值方法研究了传播速度与耦合参数之间的关系。图.67 可以看出一些有趣的趋势, 比如 PY-PY 耦合时传播速度单调增加, 或 PY-IN 耦合时的非线性依赖。这些现象也可以用经典的 Hodgkin-Huxley 模型来再现, 但计算成本要高得多。

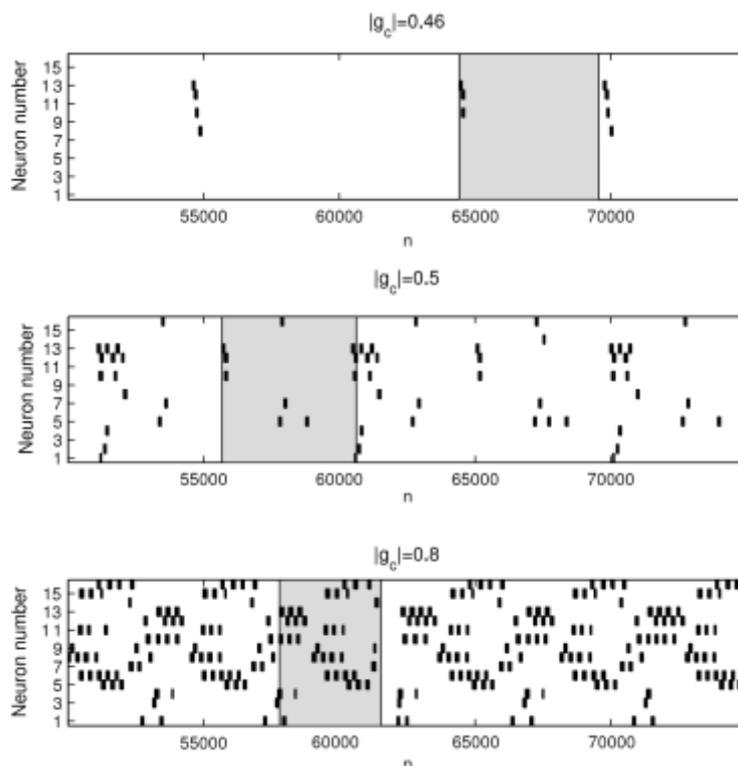


图.65.不同一直强度下, 图.63 的网络中的活动光栅图。黑色斑块标记为每个神经元的簇发放周期。灰色区域表示分析预测的周期长度。资料来源:Ibarz 等人[162]。

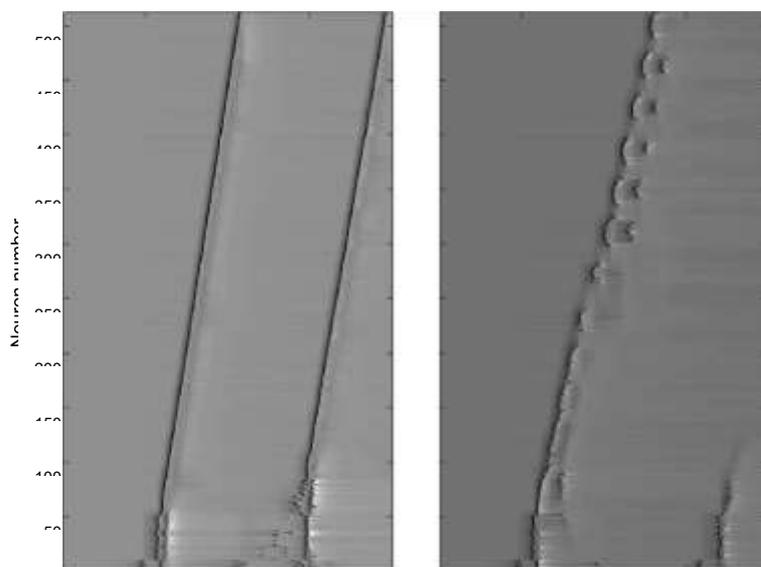


图.66.相互连接的 PY 和 IN 神经元的双层链中刺激的波前传播, 左图中, $g_{PY-IN} = 3.0$, 以

恒定的速率传播；右图 $g_{PY-IN} = 6.0$ ，速率是周期性的变化的，其他参量两者都相同， $g_{PY-PY} = 5.4$ ， $g_{IN-PY} = 6.0$ ， $L_{PY-PY} = 49$ ， $L_{PY-IN} = 51$ ， $L_{IN-PY} = 5$ 。这种波是由外部刺激触发的，外部刺激作用于神经链的前几个神经元，时间很短。每个PY神经元的x变量的值是用颜色编码的，越高的值颜色越深。使用 Rulkov 等人[53]的软件进行仿真。

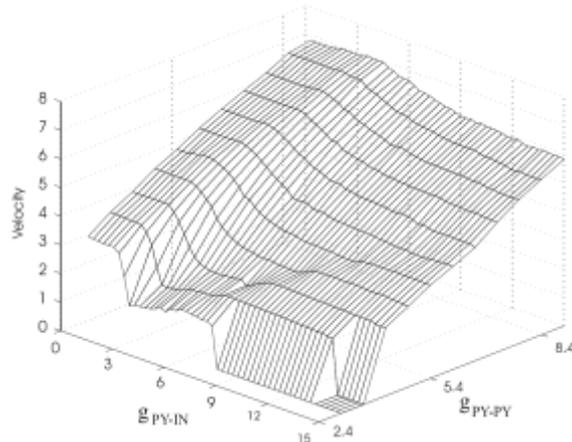


图.67.在 PY 和 IN 相互连接的二层链中兴奋的簇发放的波前传播的速度，作为耦合参量 g_{PY-IN} 和 g_{PY-PY} 的函数， $g_{IN-PY} = 4.2$ ， $L_{PY-PY} = L_{PY-IN} = 50$ ， $L_{IN-PY} = 12$ 。速率的 unit 是每次迭代的 sites，资料来源 Rulkov 等人[153]。

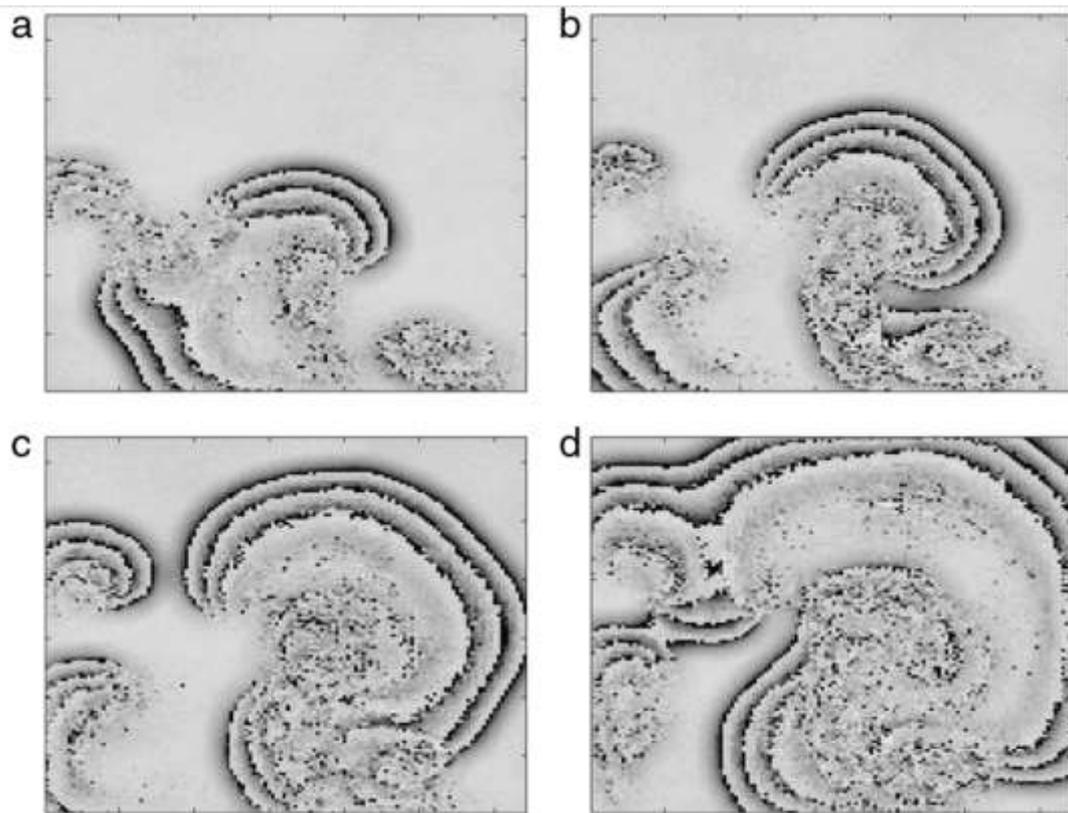


图.68.PY 神经元的活动的四次连贯的快照在 128×128 PY 神经元和 64×64 IN 神经元中的两层格子中， $L_{PY-PY} = L_{PY-IN} \approx 200$ 个神经元， $L_{IN-PY} \approx 12$ 。电导系数 $g_{PY-IN} = 4.2$ ， $g_{PY-PY} = 11$ ， $g_{IN-PY} = 1.2$ 。其他参数见 5.1 节。每个 PY 神经元的 x 变量的值是用颜色编码的，越

高的值颜色越深。快照由三十个时间间隔分离。边界条件是开放的。使用 Rulkov 等人[53]的软件进行仿真。

最后，当网络拓扑结构为二维时，可能会出现新的传播模式，例如通常在可激发介质中观察到旋转螺旋波，如图 68 所示。在网络为链的情况下，二维波的性质受到耦合参数以及网络规模大小的影响。这些结果与 Hodgkin-Huxley 神经元模型的结果在本质上没有区别。Rulkov 和 Bazhenov[54]进一步研究了模式和耦合之间的关系，表明仅通过 PY-IN 和 IN-PY 耦合也可以实现全局同步模式。Bazhenov 等人[165]通过广泛的模拟研究了这些模式的起源——由于模型基于特性的特性，这些模拟是可行的——具有不同的拓扑结构(1D, 2D, 具有不同的连接邻域)。这对假设提供了支持，与波形模式相反，全局同步或局部同步不被广泛和长连接支持而是受到网络中任何神经元对的多条连接路径支持。尝试将此标准与基于拓扑的同步理论标准联系起来可能会很有趣，例如连接图稳定性方法[166]或主稳定函数方法[134]。噪声对二维空间相关模式影响的简要研究见[167]。

上述工作研究了固定网络拓扑结构产生的动力学问题。然而，神经系统具有明显的可塑性，突触的电导系数依赖于突触前和突触后神经元的活动。拓扑和活动之间的动态影响构成了额外的复杂性，并且是新现象的丰富来源。Izhikevich[168]研究了一个由 1000 个 Izhikevich 神经元，800 个兴奋性神经元和 200 个抑制性神经元组成的稀疏连接(10%概率)网络，并且在时间演化遵循峰发放时间相关的可塑性 (STDP) 规则[169]。STDP 已经在不同准备的实验中被证明，对 Hebbian 学习[171,3]来说是一种被证明的机制。它包括当在突触后峰发放之前突触前峰发放以一个很短的时间时加强 (增强) 突触，当突出后峰发放领先突触前发放时，削弱 (抑制突触)。通过这种方式，如果持续引起突触后神经元放电，突触就会增强它的效能。这种规则可以表示成一个函数：将突触前和突触后峰发放的时间差映射为电导系数的增量，如图 69 所示。可塑性效应随突触前后神经元的延迟达到十毫秒级别的时间常数后呈指数衰减。很难在电导系数上增加难度去避免爆发性行为。

塑性对网络动力学的显著影响如图 70 所示。STDP 规则(图 69)略微偏向于负增量，因此随机峰发放导致突触减弱；这有一个重要的稳态效应，并迅速引导网络处于在兴奋和抑制之间的平衡状态，而不管初始连接的权重。当不同的突触竞相激活同一个突触后神经元时，最成功的一个突触 (例如偶然或者通过感官刺激相连的活动) 会增强到最大，最不成功的突触则会消失；强突触与弱突触的比例取决于整体的外部刺激。这与理论结果一致[172]。同时，一种有节奏的行为出现在频率的伽玛带中；有人认为其机制是所谓的锥体-中间神经元网络伽马振荡(PING)[173]。Izhikevich[168]进一步研究了每个突触高达 20 毫秒的随机延迟的影响。强突触形成了紧密相连的神经元群落，它倾向于按顺序放电；延迟的存在允许神经元属于

许多个这样的群落，这些群落可以被不同的刺激单独的激活，编码在一些触发峰发放的时间序列中。这些所谓的 polychronous 群的出现，在一个更大、更有野心的皮质模型[174]之前就已经被注意到了；一方面，这个模型将被扩大产生一个完整的详细的丘脑皮层模型[175]，详见 5.1 节，另一方面为了研究 polychronous，也被简化了[168]。尽管已经对这些群落的组合可能性进行了一些观察，但是它们的计算结果值得进一步研究，并且基于映射的模型允许进行必要的广泛模拟。Masuda 和 Kori[176]参与了另一项研究，探讨 STDP 对网络同步的影响。这里利用 Izhikevich 神经元模拟来补充使用相位模型的理论考虑。在这两种情况下，均显示具有几乎平衡的增强和抑制的 STDP 可促进神经元集合的放电频率同化为驱动起搏器神经元的放电频率；并刺激来自起搏器的前馈链的形成，抑制后向连接。

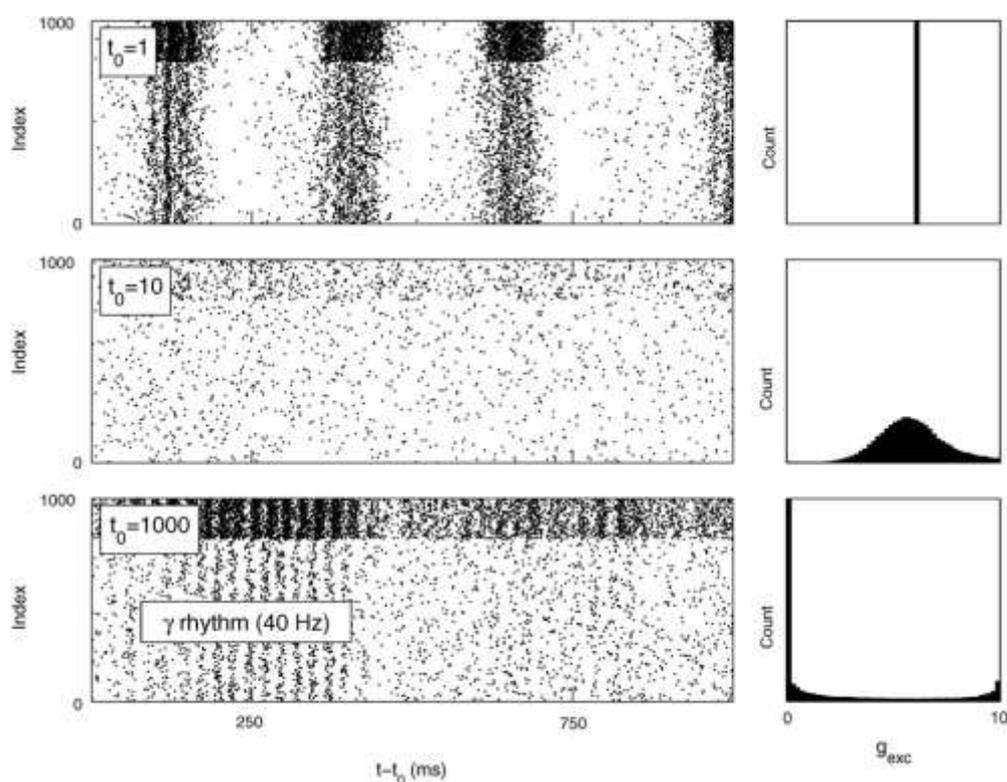


图.70. 在具有 STDP 的单一网络的模拟的不同时刻，一秒活动的栅格(左)和兴奋性连接突触电导的直方图(右)。神经元 1 - 800 是兴奋性的，801 - 1000 是抑制性的。任何设置使兴奋性突出变强 ($g_c = 6$) 的初始条件在第一秒产生了一个 3-Hz 的节律 (上)。很快，STDP 规则重新分配权重(中间)，活动变得不相关且稀疏。突触间的竞争极化了突触的权重，导致一段时间后，大多数突触要么非常弱，要么最强。一段时间后，具有 30Hz - 70Hz 范围的节律的相关活动的区域出现了 (底部)。网络输入是随机的。。以下是 Izhikevich[168]使用 E.M. Izhikevich 编写的代码，可从 www.izhikevich.com 下载。

在更抽象的层次上，以逻辑映射网络为节点研究了塑性与同步之间的相互作用[177,85]。网络间的相互作用采取方程(35)的耦合映射格子的形式。这些连接最初是随机的，任意一对之间的概率为 10%。实现了 Hebbian 塑性规则:系统每 1000

次迭代，随机选择一个节点，并根据同步，重新布线它的其中一个连接。与所选节点轨道最不相似的节点是断开的，连接重新把它与轨道最相似的节点重新连接，因此，最初的随机体系结构发展成高度集群化[113]和模块化[178]的网络。当网络处于混沌状态时，这种进化优先发生。模块化网络的特点是具有高度互连和同步的节点集。跨模块建立的链接很少。有趣的是，可以从节点的返回映射评估其结构的作用。由于网络不是孤立的，节点的返回映射图像不会落在一条直线上，而是根据其输入的异质性有一定的厚度。如图.71 所示，连接不同模块节点网络的网络枢纽有一个嘈杂的返回映射，显示了它们接收到各种去同步的输入，而主要连接模块自身内部节点具有低维的动力学。

5.使用基于映射神经元建模

如前面章节所述，对基于映射的神经元模型的动力学特性的研究是为了为神经系统的实际现象和特性建模提供指导。在这一节中，我们将评论使用基于映射的神经元模型的代表性建模研究。

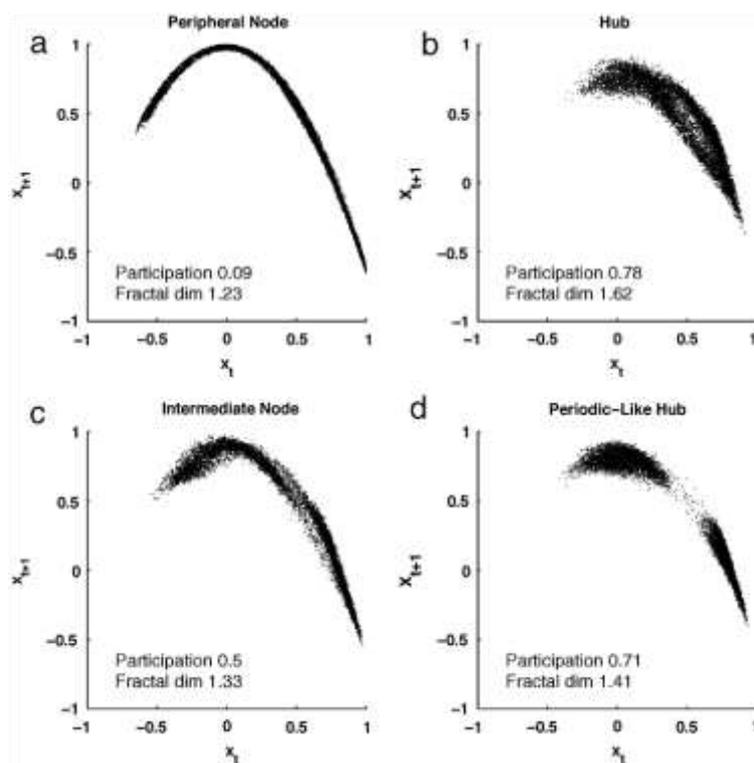


图.71. 根据无监督 Hebbian 规则演化的网络中不同位置的逻辑网络的返回映射。外部节点大多与自身模块中的神经元相连;同步输入导致一维混沌动力学。对于枢纽来说，情况正好相反。参与性是对节点链接的模块化异构性进行评估的集中性度量。所有节点都有混沌动力学，只有 D 是周期的。资料来源：Rubinov[85]

5.1 模型与真实神经元的拟合

使用基于映射的神经元建模的一个主要挑战是将模型的现象学参数与生物物理参数联系起来。这可以通过将模型的行为与实验数据拟合来实现，或者更方便的，将它与具有直接反应生物物理特性的参数的其他神经元进行拟合。后一种方法在上述皮层动力学建模的研究[53]中得到了验证，其中基于 H-H 类型神经元的先前工作采用了非混沌 Rulkov 映射进行了重现。我们对三种皮质神经元进行了建模：规律峰发放 (RS)、快速峰发放 (FS) 与固有的簇发放 (IB)，尽管在网络模型中只使用了前两类。这种分类是基于神经元对直流电流脉冲输入产生的放电模式划分的。RS 神经元初始表现出的高频响应，随后出现峰发放频率适应，这是一种典型的兴奋性锥体 (PY) 神经元的行为。

与此同时，FS 神经元的特点是有有一个恒定的峰发放频率并没有适应期间的脉冲频率，还包括许多皮层抑制间神经元 (IN)。最后 IB 神经元首先发出非常快的峰发放脉冲，然后是非自适应尖峰，锥体神经元也观察到这种反应。将三种模式的活体记录与相应的 Hodgkin-Huxley 模型和基于 map 的模型进行比较，如图 72 所示。第四种类型为低阈值峰发放的中间神经元在[54]中建模，包括了超极化脉冲的反弹反应。为了控制峰发放的频率的适应性，Rulkov 建议将方程 (13) 稍作修改，用于 RS 和 IB 神经元情形：

$$\begin{aligned} x(n+1) &= F[x(n), y(n) + \beta^e I(n)], \\ y(n+1) &= y(n) - \mu[x(n) - \sigma - \sigma^e I(n)] \end{aligned} \quad (51)$$

修改包括在快慢变量方程中同时加入外部输入电流 $I(n)$ ，由不同常数 β^e 进行缩放，对于快子系统来说，如 3.1 节所示，控制短暂的适应性影响；而 σ^e 控制放电频率对刺激的敏感性。由 Rulkov 和 Bazhenov[54]给出了用这些参数建模的详细相位图和指示。在 FS 神经元情况下，模型增加了一个不同的性质，峰发放后超极化。这个效应表现为神经元每次峰发放之后，会出现一个在基线之下的负偏移。

为了实现它，由于神经元种类没有出现适应性和簇发放，方程 (13) 的慢变量 y 被负的现象学变量电流 I^{hp} 替代，变为：

$$\begin{aligned} x(n+1) &= F[x(n), y^0 + \beta^{hp} I^{hp}(n) + \beta^e I(n)], \\ I^{hp}(n+1) &= \gamma^{hp} I^{hp}(n) - g^{hp} \sum_k \delta(n - n_{sp,k}) \end{aligned} \quad (52)$$

其中 $n_{sp,k}$ 为神经元第 k 次峰发放。因此，每次神经元放电时，它就会得到一个负的指数衰减的电流脉冲，把它拉向超极化电压，在 4.3 节中描述的修正模型所构建的皮层网络中所观察到的动态现象，类似于在自然睡眠和某些类型的麻醉下主导皮层活动的慢波睡眠 (SWS) 振荡[126]。这些振荡与所谓的向上和向下状态之间的转换有关。上状态是去极化、高噪声和接近膜电压的阈值；而向下电压则是更低更少的噪声和静息的间隔。以 1 赫兹的速率在两种状态之间切换，同步地发生在皮层神经元的群里中。在图 73 中，该区域显示出存在于图 66 的格子中：随着

活动的螺旋波传播，活跃的神经元协同进入向上状态，它表现为局部场电位。

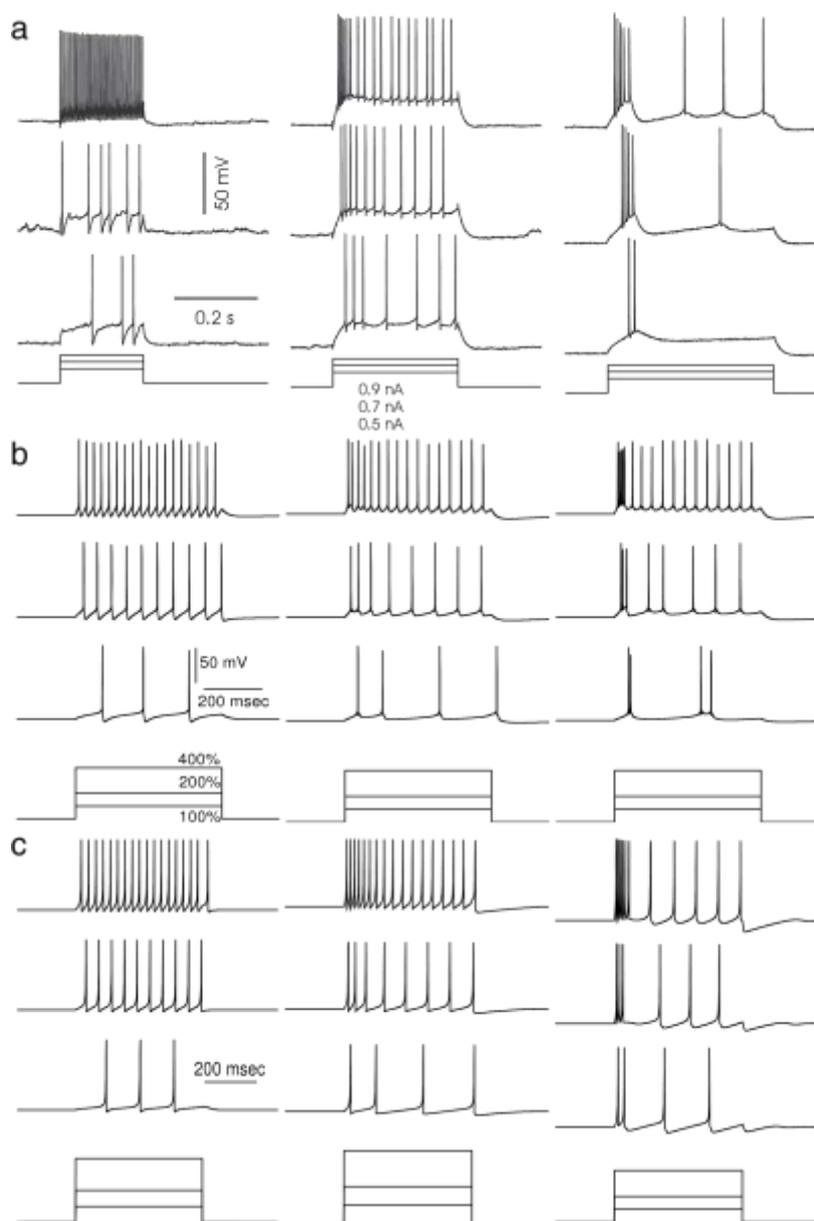


图.72. (a) 为体内数据的比较, (b) 为 H-H 模型的比较, (c) 为皮质神经元的固有放电模式的基于映射模型的比较。左边面板, 快速峰发放 (FS) 神经元; 中间面板, 规律峰发放 (RS) 神经元; 右边面板, 固有的簇发放 (IB) 神经元。方程 (52) 的 FS 神经元的基于映射模型参数为 $\alpha = 3.8, y^0 = 2.9, \beta^{hp} = 0.5, \gamma^{hp} = 0.6, g^{hp} = 0.1, \beta^e = 0.1$, 脉冲振幅在 100% 时为 $A = 0.016$; 方程 (51) RS 神经元的基于映射模型参数为 $\alpha = 3.65, \sigma = -0.94, \mu = 0.0005, \sigma^e = 1.0, \beta^e = 0.133$, 脉冲振幅在 100% 时为 $A = 0.03$; 同样的方程的 IB 神经元, 参数为 $\alpha = 4.1, \sigma = -1.036, \mu = 0.001, \sigma^e = 1.0, \beta^e = 0.1$, 脉冲振幅在 100% 时为 $A = 0.01$ 。资料来源:Rulkov 等人[53]。

同样的, Izhikevich 模型也可以被调整来重现惊人的多种神经行为, 如图 9 所示, Izhikevich[43]描述了这一过程。在[180]中可以找到利用 Izhikevich 神经元或

可能利用任何单一类型的模型的建模最全面的指导，其中对 RS、IB、FS 和 LTS 神经元给出了参数的详细讨论、模型的修改和涉及的动力学问题，同样也对包括皮层、丘脑和脑干类等十二种神经元进行了讨论。所有这些信息都被用于一个巨大的丘脑-皮质系统模型[175]，可以看作是[174]中皮质模型的扩展版本。它包括 12 个不同类别的 100 万个神经元，近 5 亿个突触，以及短期和长期的可塑性。图.74 显示了模型的微电路结构。所有的神经元都有一个体细胞间室和突触输入的数量决定的树突状间室；然而，体细胞和树突间室都是用 Izhikevich 方程来建模的，多室神经元可以看作是 Izhikevich 点神经元的电耦合组合。Izhikevich 神经元被整合成具有亚毫秒级别的时间间隔。在某些情况下采用半隐式欧拉法以获得更好的稳定性，因此并不完全符合方程 (11)。解剖的 DTI 数据被用于设计和分配皮层-皮层连接与丘脑皮层-皮层连接之间的延迟，几种脑活动的特性并没有特别嵌入在模拟中出现的模型，在 α 、 β 和 δ 带中包括局部电位场的规律集体震荡。有趣的是，大脑皮层不同区域的节律是不同的，尽管它们共享完全相同的微观回路，这表明白质在形成局部振荡方面的一个基本作用。该模型的中心思想类似于“蓝色大脑”项目，旨在成为一个强大的工作台，在其上可以设计多种模拟实验；Izhikevich 和 Edelman[175]只是提供了一个样本。

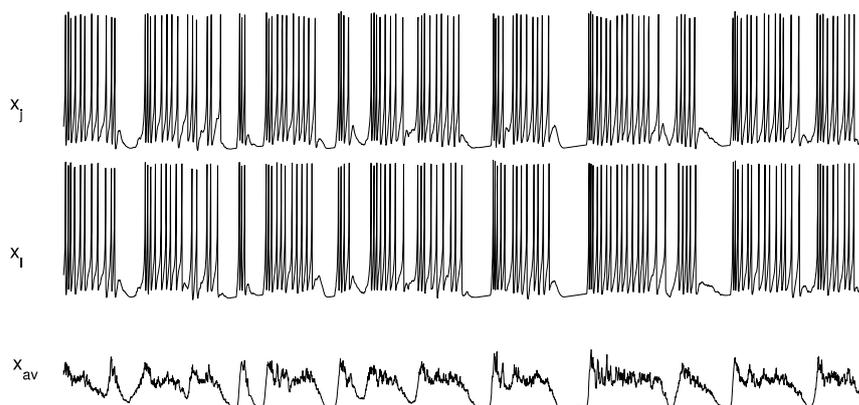


图.73.顶部和中部的轨迹线为在与图 68 相同的参数（除了 $g_{PY-PY} = 12$ ）的 128×128 格子的中心，两个 PY 神经元 x 变量随时间的变化。不规则活动状态(上升状态)由超极化电压值周期(下降状态)分隔。底部轨迹线为在格子中心 10×10 正方格子中，神经元 x 变量平均值，模拟局部场电位 (LFP)。LFP 清晰的展示向上状态和向下状态，说明所有神经元的状态是高度相关的。这些轨迹线为 400 个时间间隔。由 Rulkov 等人提供[53]。

5.2.学习和行为的建模

有一类神经系统是典型的最大化利用计算资源去实现学习任务。学习的时间尺度通常比电性神经元活动长几个数量级，需要大的网络来调节重要的模式集合反应。因此，基于映射的神经元模型特别适合这些建模工作。一些研究从纯动力学或计算的角度来处理学习任务；例如，Cazelles[181]展示了混沌 Chialvo 神经

元网络能够学习如何通过调整扩展卡尔曼滤波算法参数来与起搏器细胞同步。Kumagai 等[182]设计了一种方法来存储修饰过的 Nagumo-Sato 神经网络中的激活模式，这种神经元在生物学环境中很难实现。Izhikevich[183]很好地说明了在使用基于映射的模型进行学习建模方面的生物学研究，作者扩展了之前 4.3 节中描述的网络模型[168]，以包括模仿多巴胺(DA)分泌的奖励机制[184]。这使得可塑性超越了自身的稳态作用，成为一种有效的强化学习机制[185]。在这个设置中，STDP 规则不是直接用于更新突触传导，而是作为一个合适的轨迹[186]，塑性效应只发生在 DA 存在的情况下。这可以通过以下方式实现：对于每个突触，一个合适的变量 c_{ij} 连续的变化为：

$$c^{ij}(n+1) = k_c c^{ij}(n) + \sum_{i,j} STDP(\Delta t_{i,j}) \delta(t - t_{i,j}),$$

其中 $0 < k_c < 1$ 为慢延迟常量， $t_{i,j}$ 表示由突触连接的神经元对中突触前或突触后峰发放时间较晚的一个， $STDP(\Delta t_{i,j})$ 为图.69 的 STDP 作用函数-具有正值和负值。

突触电导系数 $g_c^{i,j}$ 的变化速率 c^{ij} 由多巴胺调节： $g_c^{i,j}(n+1) = S[g_c^{i,j}(n) + c^{ij}(n)d(n)]$ 。其中 $S(x)$ 是一种剪切函数。避免电导系数出现负值或出现过高的值， $d(n)$ 表示 DA 的细胞外浓度，这是所有细胞共有的，表明一种奖励机制的存在。作者展示了这个简单的方案如何增强与奖励系统相关的峰发放序列，及时奖励在峰发放序列几秒之后（比例由合适的轨迹时间常量确定）。事实上，如果 DA 的释放与网络中某些神经元的放电是耦合的（表示在中脑中皮层神经元投射到了多巴胺神经元），同时这些神经元反过来被神经元集合链激活了，位于最前面的神经元与中间投射神经元之间的突触会被增强；这可以理解为 DA 释放过程中从无条件刺激向有条件刺激的转变，它是假设在多巴胺奖励体系[187]中时间差（TD）强化模型的前提。最后，该方案可以模拟工具调节[188]，将一些神经元耦合到输出单元，输出单元的行为决定了奖励的传递。

Nowotny 等人[55, 190, 191]建模了一种不同类型的学习，它可以被归类为无监督[189]类型，因为它不包括用于标记正确答案的奖励信号。本文主要研究昆虫的气味识别系统。所表示的结构包括触角神经叶(AL)、蘑菇体(MB)和蘑菇体叶(LB)。气味是由 AL 神经元突触上的触角上的受体细胞检测到的，每一种气味都由活跃神经元的时空模式表示，这种神经元称为投射神经元(PN)[192]。PNs 通过稀疏的兴奋突触投射到 MB[193]上更多的神经元上，这些神经元称作内部的 Kenyon 细胞 (iKCs)。作者假设从 MB 到 LB 的投射是可塑的，并且是自组织 (self-organize) 的，目的是在 LB 中相互抑制的神经元(称为外部 Kenyon 细胞 (eKCs))的活动中对输入模式进行分类。因此 AL-MB-LB 系统将区分气味分为两

个阶段：首先是 AL 到 MB 的转换，它将 PNs 中的模式分离为 iKCs 中的稀疏模式，然后通过 eKCs 利用峰发放时间依赖的可塑性与 eKCs 之间相互的抑制对 iKC 活动进行分类，两者联合起来形成了气味的自组织和简单表述，这是用于联想和记忆。整个系统如图 75 所示。

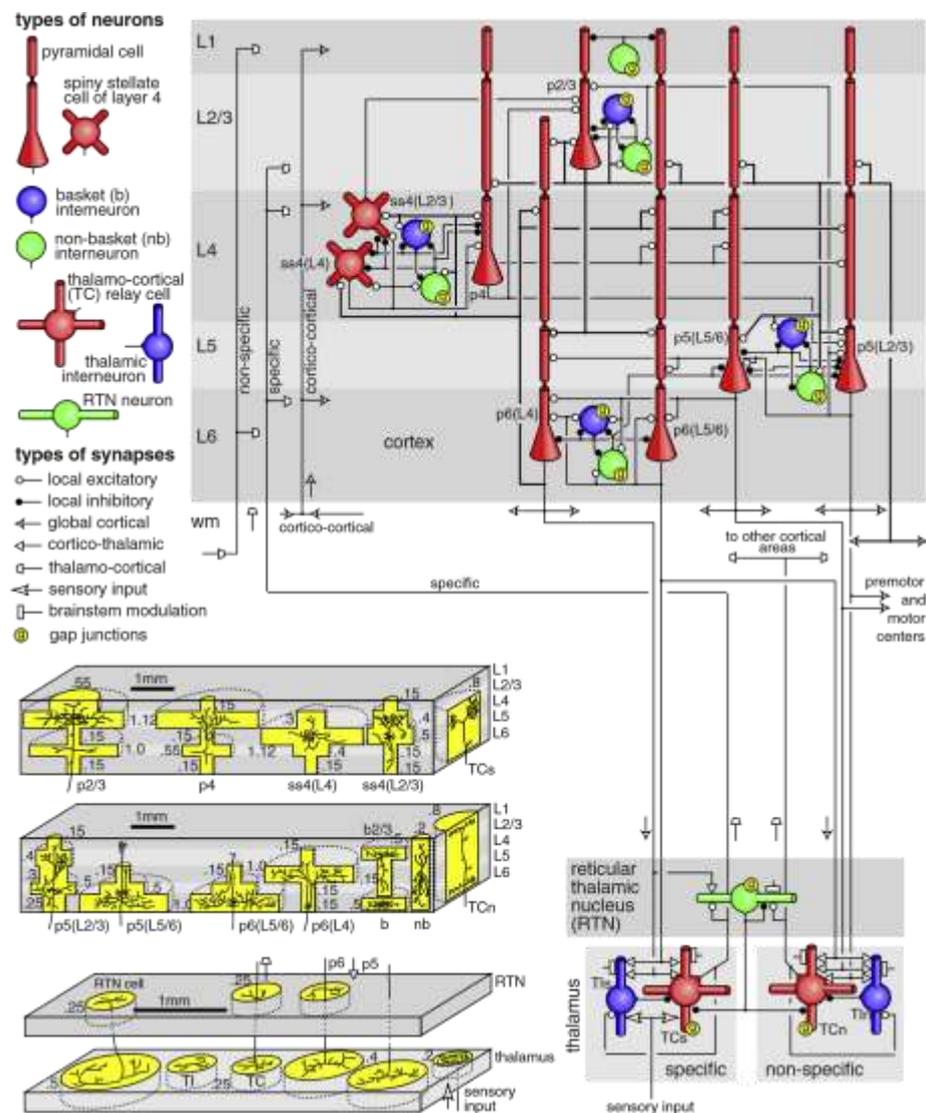


图.74. 用 Izhikevich 神经元建立的丘脑-皮质模型的微电路简化图，显示神经元和突触的类型。只有主要的路径显示。自身突触（self-synapses）表示群体内部的突触连接。L1-L6 代表皮层层，wm 代表白质。箭头表示延伸的类型和方向。左下角的图表示了每一种神经元类型轴突分节的范围，其半径为毫米；突触存在于相应半径内的神经元上。

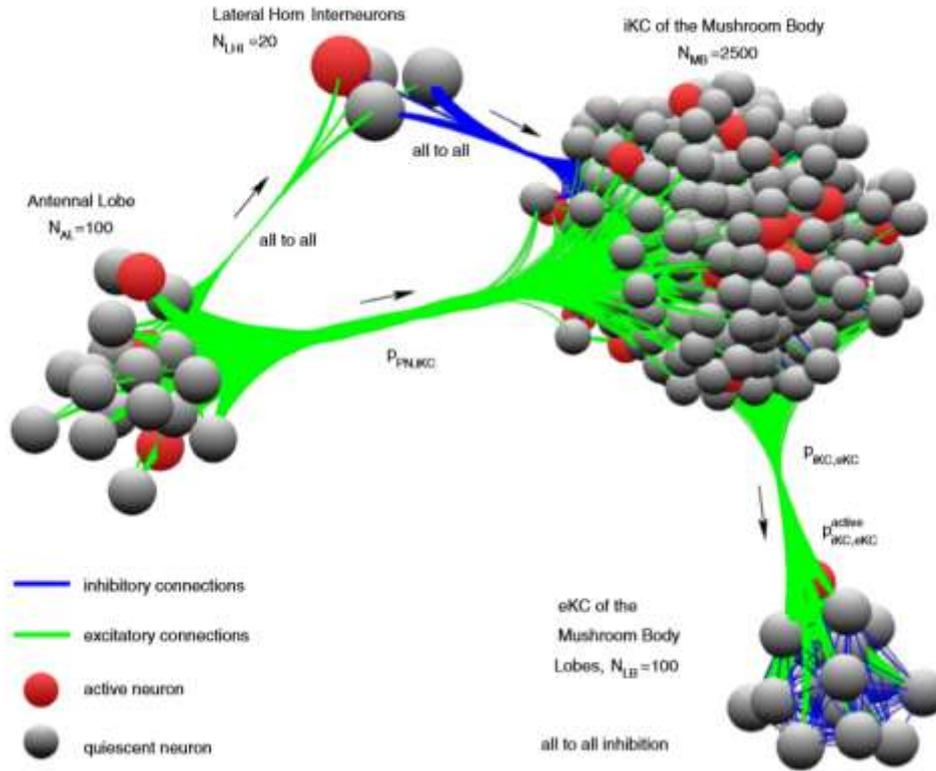


图.75. 利用触角叶和蘑菇体模型对昆虫进行气味识别，比例尺为 1:5。活跃和静息的神经元指的是在 AL 中出现气味后 50ms 窗口内的活动。STDP 是对蘑菇体和蘑菇体叶之间的突触进行的。iKC 和 eKC 分别代表内部的和外部的 Kenyon 细胞，PN 代表投射神经元。N 表示在模型中各个部分的神经元的数量， $p_{PN,iKC}$ 与 $p_{iKC,eKC}$ 表示神经元对之间连接的概率。突触初始电导强弱的概率 $p_{iKC,eKC}^{active}$ 。为了评估增益调制对系统性能的影响，在一些模拟中加入了侧角间神经元(LHIs)。资料来源:Nowotny 等人[55]。

模型中除了 PNs 外所有神经元都是非混沌 Rulkov 模型的单变量情形，由于没有簇发放和适应的倾向，因此模型中的冻结慢变量与方程 (52) 的 FS 神经元模型一样。模型是尺寸化的，每次迭代对应 $\Delta t = 0.5ms$ 。模型的映射为：

$$v(t + \Delta t) = \begin{cases} v_{sp} \left(\frac{\alpha}{1 - \frac{v(t) - I_{syn}(t)}{v_{sp}} + \gamma} \right) & \text{if } v(t) \leq 0 \\ v_{sp}(\alpha + \gamma) & \text{if } 0 < v(t) < v_{sp}(\alpha + \gamma) \\ -v_{sp} & \text{otherwise} \end{cases} \quad (53)$$

参量值 $v_{sp} = 60mV$, $\alpha = 3$, $\gamma = -2.468$, $I_0 = 22.7nA$ 。 $I_{syn}(t)$ 是神经元总的突触输入，按照类似于方程 (48) 的化学突触方案计算。AL 中 PNs 的建模仅仅为在输入模式中当活跃时电压脉冲从 $-60mV$ 提升至 $50mV$ 过程持续 1.5ms；在 [191] 中可以找到利用 Rulkov 神经元对 PNs 动力学更详尽的探索。如前所述，MB 到 LB 之间的突触是可塑的，并且遵循三角形的 STDP 规则。AL 到 MB 与 MB 到 LB 之

间的连接是随机建立的,对每个 PB-iKC 或 iKC-eKC 对中, $p_{PN,iKC} = 0.15, p_{iKC,eKC}$ 在不同的模拟中取值范围在 $0.2 - 1$ 之间。除了 LB 外,每个模块不存在侧向连接,具有 all-to-all 型抑制连接。每种气味表示 100 个 PNs 的 20 种活动模式的一类。每个类都有一个随机选择的基本模式,类的其他成员是通过在基本模式中添加或删除少量神经元来创建的。定义了 0 到 1 之间的标准化距离来度量模式之间的相似性;类内距离接近于零,而类间距离接近于 1。相同的距离用于比较以 MB 和 LB 表示的活动的结果模式。网络模式的呈现包括同时激活相应的神经元,如图.75 所示,和当网络中一组神经元放电在 50 ms 窗口内,记录响应。在初始随机连通情况下,当模式通过 MB 到 LB 转换时,类内相似度和类间不相似度都会降低,如图 76 中标记为 LB_{naive} 的结果所示。然而随着呈现出越来越多的相同类别与不相同类别,MB-LB 突触在没有任何监督的情况下进化,直到 LB 中的表现形式比输入更加尖锐(图.76 $LB_{trained}$ 的结果):训练后 LB 的类内距离非常接近于 0,类间距离非常接近于 1。当然,当类的数量超过系统容量时,性能下降;在 100 种模式中,下降的结果是可见的。然而在某种意义上,这种下降是优美的,因为在很大程度上,过量的模式没有被错误的分类;在 LB 中,网络以极低的活性对它进行响应。因此,系统不会记住多余的模式,从而不会与以前存储的模式混淆。

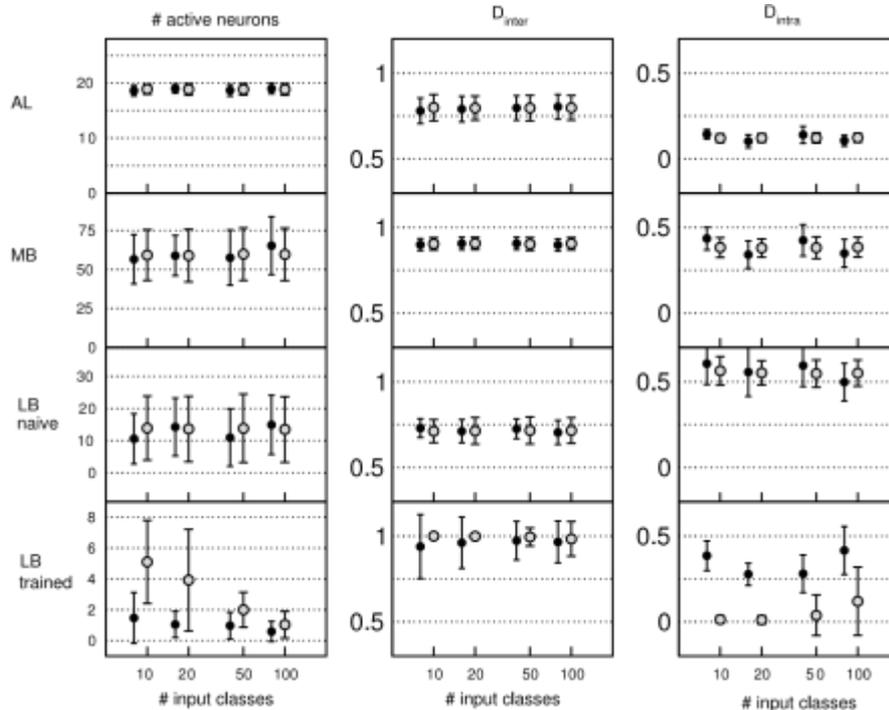


图.76. 对于不同数量的模式类别,在图 75 中描绘的模型的两个模块中的气味模式分类的结果。 D_{inter} , 不同类别模式之间的平均距离; D_{intra} 同类模式之间的距离。 LB_{naive} 指的是 LB 中训练前的响应; $LB_{trained}$ 表示训练后的响应。白色符号表示训练期间使用的类的响应。注

意到在初始的 LB 中，类内与类间的距离变得相似（在 0.5 到 0.7 之间）；而在训练后的 LB 中类间距离接近于 1，训练后的类间距离接近于 0，除了使用 100 种类。还需要注意到类的数量的增加是如何减少 LB 中每种模式所需要神经元的数量：编码自然地稀疏。黑色的符号表示对新类的输入响应，不是用于训练。在 MB 叶中对于新的输入，明显减少的活动与大的类内间距表明系统将新的输入归纳为未知的，而不是已知的成员。资料来源:Nowotny 等人的简化 [55]。

最后，观察塑性突触电导的进化过程是有意义的，如图 77(a)所示。在图 70 的稳态系统中，STDP 极化突触电导。最强的电导在 MB 和 LB 之间进行编码转换，在总连接中只占一小部分，如图 77 (b) 所示。这使得系统能够抵抗可用的 MB-LB 突触数量的限制。结果与图 76 中非常相似，与对应 MB 与 LB 之间的 all-to-all 连接 ($p_{i_{KC},e_{KC}} = 1$) 能够在 $p_{i_{KC},e_{KC}}$ 低至 0.2 时得到。

昆虫嗅觉通路的一个元素是一个侧角抑制的中间神经元组，它对 Nowotny 等人[55]的分类系统的性能影响很小，如图 75 所示。它的作用是通过 iKCs 的前馈抑制来调节 AL-MB 的增益，但由于 AL 的输入是非常严格的，所以它在模型中的作用非常有限。所提出的嗅觉模式的强度没有变化的余地。然而，从实验可知，PNs 的活性对气味剂浓度高度敏感，尤其是在同步方面[194]。PNs 的高度同步性会提高突触后 iKCs 的放电概率，会降低 MB 中编码的稀疏性，但实验中并未发现这种情况。Assisi 等人[195]提出，LHIs 的作用恰恰是保持代码的稀疏性，尽管在气味浓度的千倍变化中同步性增加了。为了支持这个假设，我们建立了一个包括 AL, LH 和 MB 的模型，就像在[55]中一样。因此 AI 被建模为 400 个相对复杂的 Hodgkin-Huxley 型神经元的集合。另一方面，LH 和 MB 分别由 100 个和 1.5 万个 Rulkov 神经元组成，因此可以在合理的时间内完成完整的模拟。该模型成功地表明，在气味浓度较高时，LHIs 前馈抑制限制了 iKCs 的积分窗口，补偿了 PNs 同步度的增加。这个混合模型是一个很好的例子，说明了如何利用不同类型模型的优点，将生理细节与计算方便结合起来。

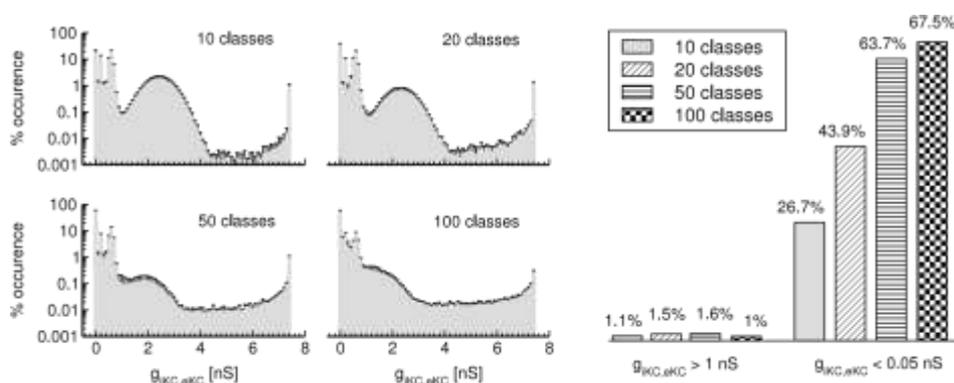


图.77. (a) 训练后突触电导从 MB 到 LB 的分布，对于不同数量的模式类。在所有的情况下，

大多数突触都是抑制的，而少数但数量可观的突触则被增强到最大电导($g_{max} = 7.5nS$)。(b) 强弱突触的百分比。强弱突触的百分比。需要形成的类越多，编码就越稀疏，非常弱的突触的数量就越多。资料来源:Nowotny 等人[55]。

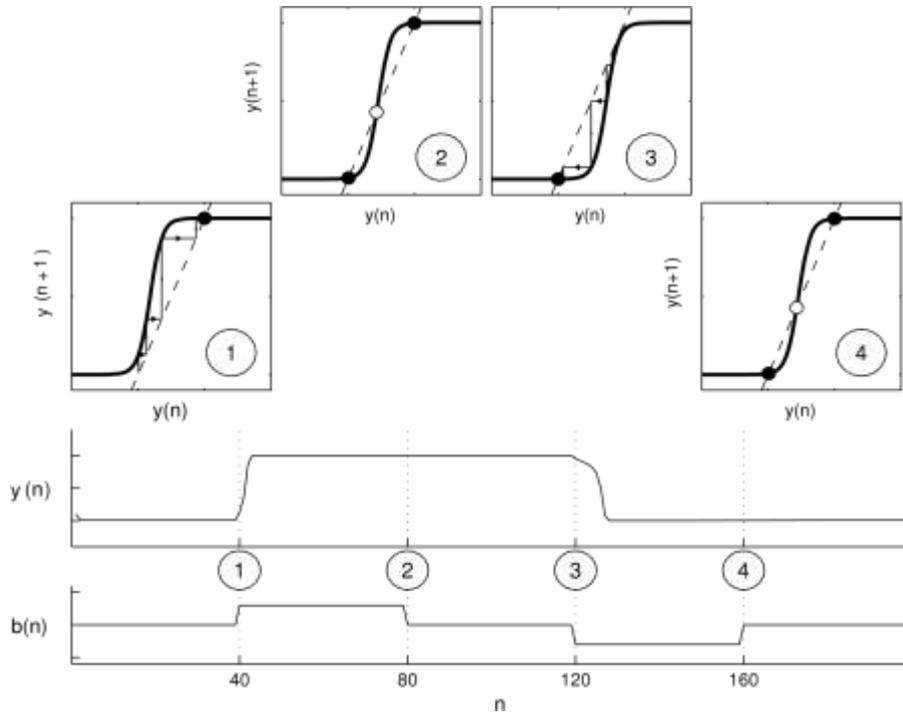


图.78. 由 Nakahara 和 Doya[196] (方程 54) 提出的双稳态单元脉冲输入的和响应和返回映射。插图表示第一个返回映射和输入开关时间间隔周围轨道的蛛网。参量 $a=11$, b 从 $b_0 = -5$ 转换到 $b_{up} = -2$ 和 $b_{down} = -8$ 。

其他的研究并没有把太多的注意力集中在塑造神经网络朝向特定行为目标的可塑性过程上，而是集中在可能通过进化适应和学习相结合而出现的最优配置上，而这些最优配置是动物行为的基础。他们利用与 Aihara 模型密切相关的基于映射的单元构建了一个工作记忆的 toy 模型，并在模拟环境中工作，研究优化觅食行为的参数。这个单位模型为：

$$y(n + 1) = F[ay(n) + b] \quad (54)$$

其中 $F(x)$ 为方程 (24) 中 $\sigma = 1$ 的 S 型函数。缺少线性项的 Aihara 模型在返回映射中操作某种旋转，并将峰发放神经元转换为双稳态开关，对于不同 b 的值，返回映射如图.78 所示， b 值可以视为一个斜率或者扰动参数。通过增加或减少 b 的值，返回映射向左或向右移动，通过鞍节点分叉可以使上稳定状态或下稳定状态失稳，并可能发生转化。记忆的基质在于延迟现象：当脉冲结束时，系统可能向上转换输入脉冲，而不是返回初始状态，如图.78 的事件 2 所示。该单元不一定表示单个神经元；它可能表示具有双稳定性的神经网络，例如一组耦合的抑制神经元（见图 62）。同样，基于映射模型是系统基本属性的一个抽象。

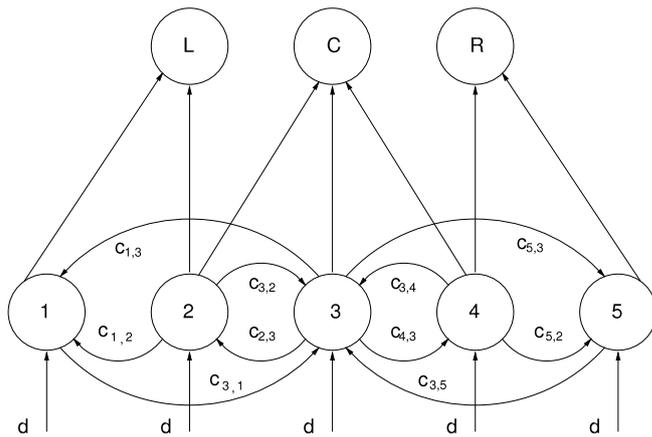


图.79. Nakahara 和 Doya [196]提出的生物感觉(1-5)和运动(L, C, R)单元网络。感觉单元遵循方程(55)，它的耦合系数 $c_{i,j}$ 在模拟中约束为关于纵轴对称。运动单元仅仅权衡它们的输入，它们的输出编码概率将转 45° 到左边 (L)，向前移动 (C) 或转 45° 到右边 (R)。

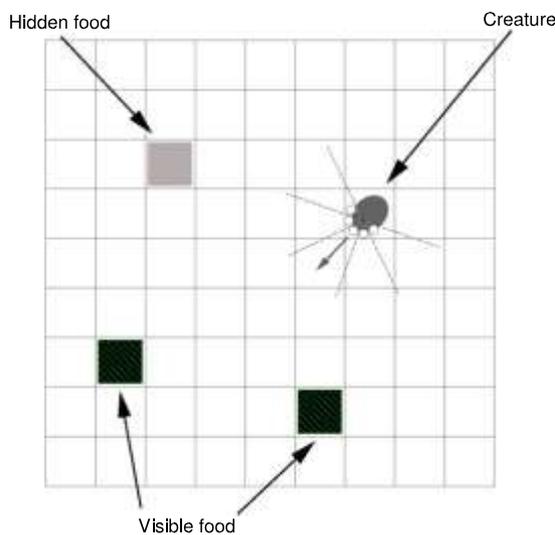


图.80.在网格世界中的觅食任务。五个感官单元[方程(55)]的每一个都从世界的 45° 扇形区域接受到一个视觉信息。食物在固定的网格位置，但是按照 Markov 过程从可见到隐藏随机切换。在每个时间间隔内，它决定是否向前走或者向左、向右旋转 45° 取决于三个运动单元的命令。由 Nakahara 和 Doya [196]提供。

一个感官网络由 5 个双稳态单元组成，包含在一个具有 3 个可能运动输出的玩具生物中。网络的方程为：

$$y_i(n+1) = F[ay_i(n) + b + \sum_{j \neq i} c_{i,j}y_j(n) + dI_{ext,i}(n)] \quad (55)$$

其中 i 从 1 到 5。系数 $c_{i,j}$ 表示与其他单元的耦合， d 表示对外部刺激的敏感度。在这种情况下，孤立单元的参数 a 可以看做是自耦的。网络结构如图 79 所示。感觉单元的输出由三个运动单元权衡，它决定是否向左转 45° (L 运动单元被最左边两个感觉单元控制)、向前移动 (C 运动单元被中间的三个感觉单元控制) 或向右转 45° (R 运动单元被最右边的感觉单元控制)。

如图.80 所示，该生物在网状格世界[197]中寻找食物。食物在网格中随机分布，每个时间间隔食物都可以按照 Markov 过程在可见状态和隐藏状态之间进行切换。当一件物品被长时间隐藏的可能性很高时，这种设置非常有利于那些能够对先前可见食物的记忆痕迹的生物。对每个感觉单位的外部刺激 $I_{ext,i}$ 取决于在该生物中心的网格的相应 45° 扇区内存在可见食物，如图所示。更精确的说 $I_{ext,i} = \sum_j 1/r_j$ ，其中 r_j 为扇形区域内每个可见食物的距离。一个生物的表现由在给定时间间隔内它能获得食物数量的平均值来衡量的。

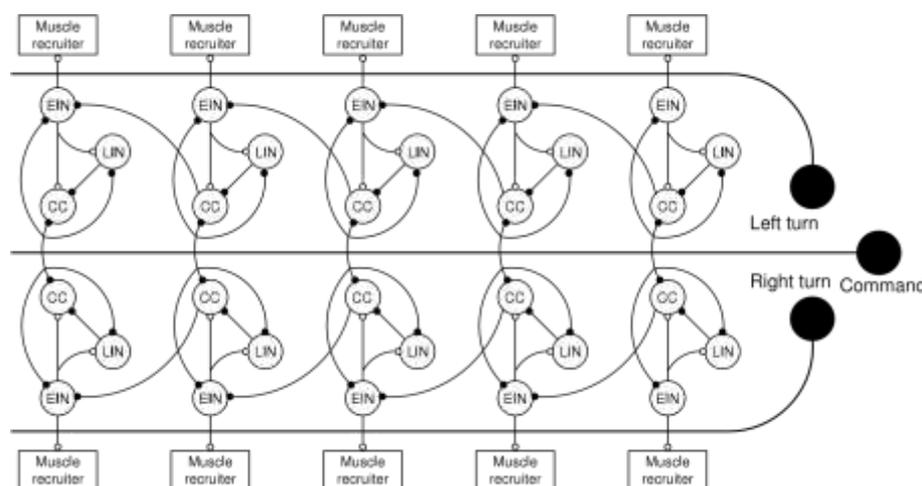


图.81. 海鳗机器人游动控制电路。展示了五个部分。兴奋的中间神经元，EIN；侧面的中间神经元，LIN；对侧尾部的投射神经元，CC。空圈是兴奋性的，满圈是抑制性突触。资料来源:改编自 Ayers 和 Rulkov[200]。

不难理解，图 79 中的网络被设计为执行所需的任务：例如，生物左侧食物的存在会使感觉单元升高偏差 1 或 2 (d 为正)，并伴随着左转的概率；之后，食物将在生物面前，C 马达单元将被激活，依此类推。然而只有选择最优的参数才能获得最好的表现，特别是连接权重 $c_{i,j}$ ，这些返回来依赖世界参数。实施进化算法[198]以优化表现，并且相对于世界参数检查表现最佳的生物参数。结果很有趣：得分最高者利用感觉单元中的抑制连接 ($c_{i,j} < 0$) 来实现工作记忆，特别是在艰难的环境中（食物在很长一段时间内都是看不见的）并且它偏向接近点分叉。这使得单元对刺激最敏感，并且在记忆轨迹的稳定性和可变性之间达到最佳平衡。分叉点的接近作为更丰富的行为和更广泛的计算能力的条件似乎是神经元动力学的共同特征[199]。

基于映射的神经元也可以用来控制真实生物而不是虚拟生物。Ayers 和 Rulkov [200]，Ayers 等人 201]描述了用 Rulkov 神经元实现的行走和游泳机器人

控制系统。这些系统的核心是实现中央模式发生器(CPGs)的小神经网络,如 4.3 节所述。图 81 为基于海鳗的波动机器人游泳控制模型。该机器人是分段的,具有左右对称性。在每个节段,由 6 个耦合的神经元组成的 CPG,身体两侧各 3 个,确保肌肉驱动器有节奏地参与产生波动。为此,每个 CPG 的左右两部分必须处于相位相反的位置,并且每个段中的 CPG 相对于前一段具有一定的相位延迟。CPGs 是由大脑中的一个指令神经元激活的,它向所有神经元发送兴奋性突触以刺激细胞簇发放。转向是由另外两个控制神经元控制的,这两个神经元将突触的强度调节到身体两侧的驱动回路上。

图.82 显示了在活动中 CPG 的一节。注意到,激活两侧肌肉的 EIN 神经元是如何在相反的相位簇发放的。这保证了一边肌肉是释放的,另一边肌肉是收缩的,这产生了波动运动必要的曲率。如 4.3 节所述,与图 82 的网络图的复主特征值的特征向量预测了簇发放模式,尽管网络是不平衡的。可以微调 CPG 中每个神经元的参数和突触强度来修改簇发放的顺序、周期和占空比。特别地,从每个段中的 CC 神经元到下一个区域中的 EIN 神经元(未包括在图 82 中)的抑制性突触的强度决定了连续区段之间的相位关系,游泳方向和速度取决于这些节段之间的相位关系。事实上,整个控制系统可以通过基于映射的 Rulkov 神经元来实现,从而实现一个快速、容易实现的仿生控制器。

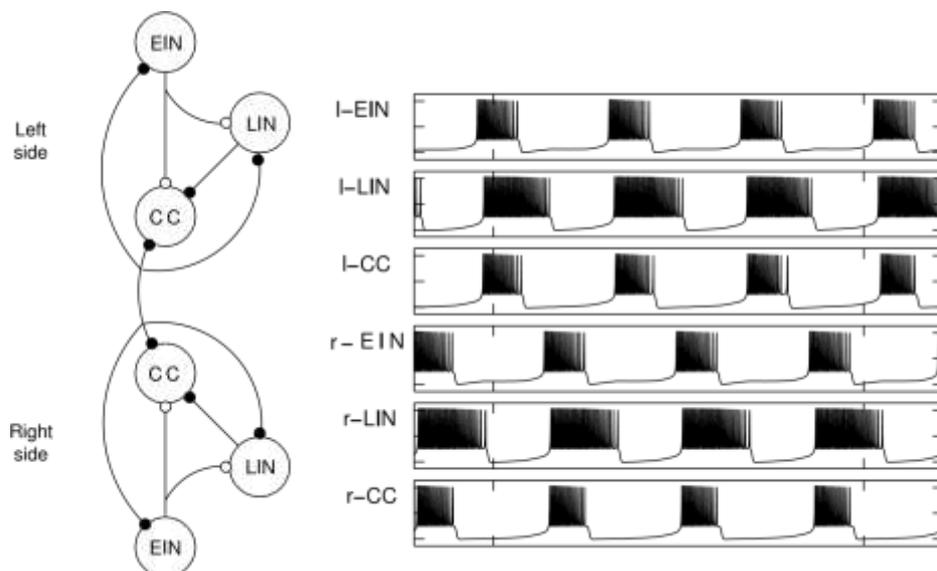


图.82.图 81 的电路的一节的 CPG, 和它产生的节奏模式。CC 神经元发出的对侧抑制连接保证每侧 3 个神经元相位相反地进行簇发放。非混沌 Rulkov 模型参量, $\alpha = 6, \mu = 0.001, \sigma = 0$ 。耦合通过慢变量是线性的。

5.3 建模认知过程

最后,在[202]中可以找到一个使用基于映射的模型对更高认知能力进行建模的例子,该模型提供了一个所谓的全局工作空间模型,不仅仅是意识的基础

[203]。这个想法是，意识的物理基质是分布在整个大脑中的许多神经元集合，通过远程连接进行交织，每个集合都是局部或连接到几个皮层列。这个基础称作全局工作区，因为由一个基质引发的行为通过对其他所有集合之间的广泛连接进行传播，并产生全局回响。执行无意识操作的皮质层或组竞争去获取相邻工作空间集合的访问，然后并通过访问全局工作空间。管理访问工作区的流程变得有意识。如认知模型的基质这样的工作空间的实现应该能够维持几十毫秒以上的激活模式；通过整个皮质来扩散它们，在它们的时空结构中保存信息；对新的激活模式敏感，允许模式的连续替换；实现皮层模块间的竞争交互，获取对皮层模块的访问权。Shanahan[202]为此目的提出了一个简单的架构示意图，如图 83 所示。包括五个工作集合与三个皮层列；两种类型的模式均有 Izhikevich 神经元的兴奋性和抑制性库组成，以 Izhikevich[43]为例，耦合时线性的，并限于突触前峰发放瞬间；同时也包括延迟。工作空间集合以这样一种方式相互连接：一个节点中的活动可以快速传播到其他节点，从而产生一种传播形式；皮质列可以影响工作区中的模式，反之亦然。三个皮层列足以论证研究中提出的基本机制：C1 可以访问工作空间集合 W1；而 C2 和 C3 争取 W2 的访问权。

工作区模块之间以及模块和列之间的兴奋性连接以一对一的方式严格地结构化。另一方面列之间的连接为 all-to-all 的，从每个工作空间模块的 W-库到其他模块之间的连接是抑制连接。为了区分不同的列所携带的信息，通过 STDP 将它们从工作空间中单独训练出来，使它们对输入库中特定神经元的刺激作出反应，而输出库中特定神经元的活动也有所不同。与工作区的一对一连接使我们能够识别在任何给定时刻获得访问的列。

模型的演示如图 84 所示。为了启动行为，W1 的 1-64 神经元在 20ms 时刻受到刺激。此活动快速传播到工作区的其他节点(在图中的 W2 中也可以看到)，并通过循环连接在全局范围内回响 100 ms 以上。W1 的活动刺激 C1 的输入库，C1 已经训练过能够对这种模式做出精准的反应，在 $t=60\text{ms}$ 左右，C1 的输出池在神经元 65-128 中变得活跃，该模式被传输到 W1，并从 W1 广播到整个工作区和所有列的输入池。工作空间中的 all-to-all 抑制连接终止了之前的模式。反过来，由于它们的训练，新模式在 C2 和 C3 中检测到，并且它们都尝试通过不同的输出集同时访问工作空间：这在 C2 中很明显，但是注意到 C3 在 $t=130\text{ms}$ 左右的输出库中出现的微弱峰发放。但是由于两列之间的侧向抑制在这两列中只有 C2 占优。有趣的是，这个胜利只是暂时的，因为工作空间中 65-128 个神经元的持续活动刺激 C3 从 $t=210\text{ms}$ 开始尝试再次访问它，它成功地在 $t=240\text{ms}$ 左右进行访问。在 C3 之前的 C2，访问顺序对初始条件非常敏感。

由此建立了一个能再现全局工作空间理论所要求的动态特性的峰发放模型。它扩展了以前的模型[204]，包括工作空间和列之间的动态双向交互，并且通过使

用基于映射的神经元，允许集中地的探索和放大来评估其计算属性。

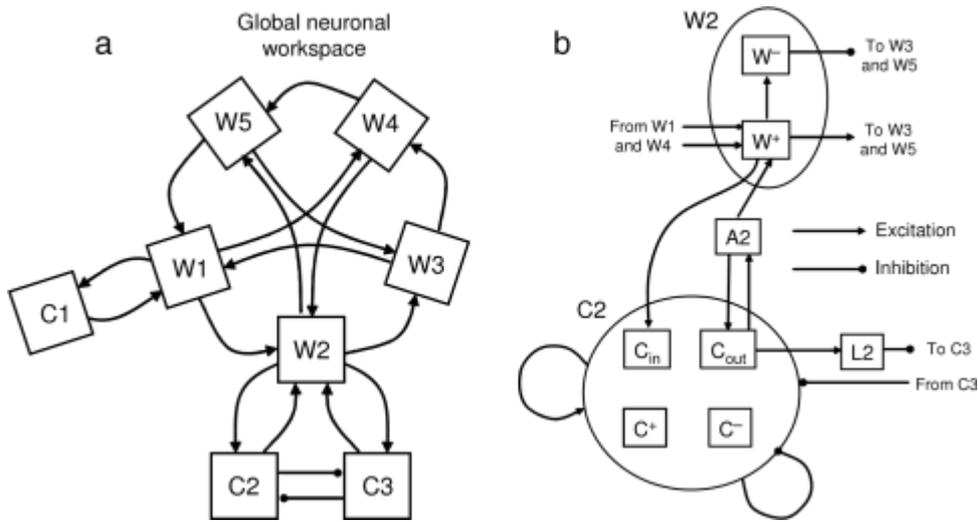


图.83. Shanahan[202]利用 Izhikevich 神经元实现的全局工作空间模型。W1-W5 为工作空间模型，而 C1-C3 代表皮质列，与该模型最相关的是 C2 和 C3 之间的横向抑制连接，它们竞争地去访问相邻工作空间模块 W2。(b) 图 (a) 中 W2 和 C2 的详细模块。C⁻和W⁻为抑制神经元库，其他所有的都是兴奋的。C2 包括 1024 个神经元，分布在输入库 (256 个神经元，C_{in})，输入库 (256 个神经元，C_{out})，内部兴奋库 (320 个神经元，C⁺)，内部的抑制库 (192 个神经元，C⁻)。这四个库的内部连接都是 all-to-all 的。C_{out}通过访问缓冲器 A2 投射到W⁺上，而W⁺直接投射到C_{in}上。所有的C_{out} - A2 - W⁺ - C_{in}的连接是一对一的；A2, W⁺和W⁻各有 256 个神经元。通过 L2 的列的侧抑制连接与通过W⁻工作空间区域的侧抑制连接都是 all-to-all。资料来源 Shanahan[202]。

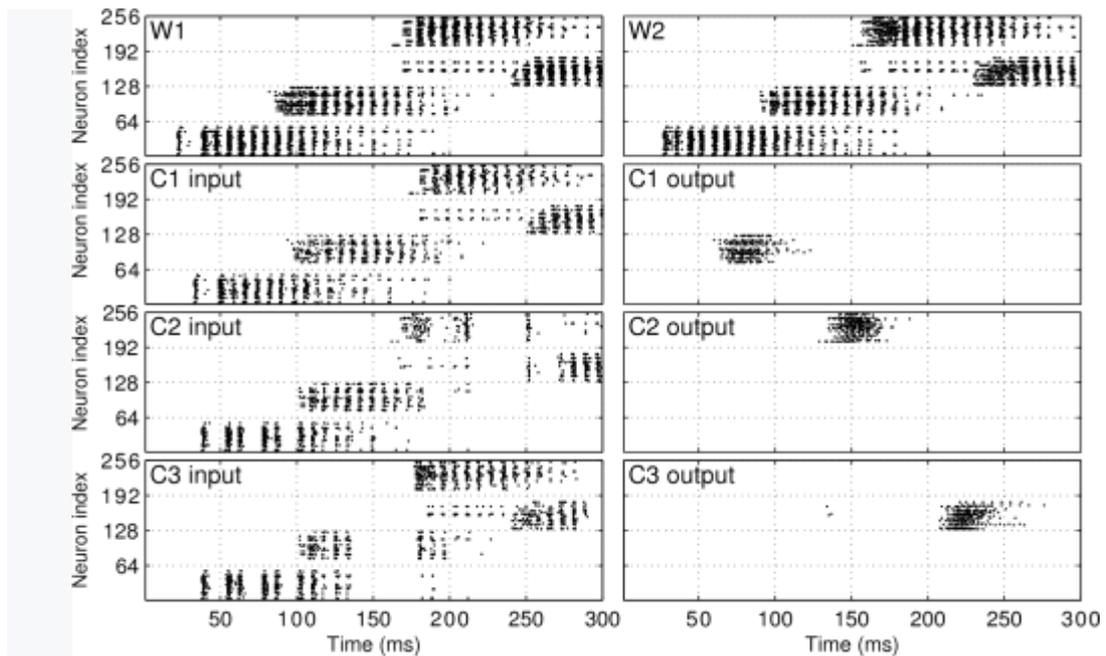


图.84.在运行中的全局工作空间模型。在 C1、C2 和 C3 列的输入和输出库中，神经元 1-256

分别于它们所连工作空间模块中的神经元 1-256 (C1 对 W1, C2 和 C3 对 W2) 具有一对一传入突触与传出突触。C1 被训练通过激活其输出的 65-128 个神经元来对其输入池 1-64 个神经元的刺激做出反应, 而 C2 和 C3 列都对输入的 65-128 个神经元的刺激做出反应, C2 和 C3 列的刺激分别为 193-256 个和 129-192 个。由 W1 的 1-64 神经元的外部刺激下, 在 $t=20\text{ms}$ 处开始活动; 从那时起, W1 和 W2 中的模式揭示了如何通过列 C1、C2 和 C3 按顺序获得对工作空间的单独访问。使用[202]中的代码进行的模拟。

6. 概要与结论

表 1 总结了本文中描述的基于映射的模型。它们按抽象级别来递增: 较低抽象级别中, 它为单个神经元模型, 它具有一个能够转换为实际膜电压的变量; 在这里, 基于映射的模型和连续时间模型之间的边界变得模糊, 因为后者在数值积分中变成了前者。在中等水平上, 我们发现模型虽然保留了二维 IF 神经元的基本特征, 但缺乏连续时间的对应部分, 因为它们通过适当的映射捕捉到特定的动力学性质: 在混沌 Rulkov 模型或 Courbage-Nekrorkin-Vdovin 模型中, 不规则簇发放; Chialvo 模型的兴奋性。在高度抽象的一端, 模型只关注峰发放的存在或不存在, 或者整个种群的平均活动。适当的抽象级别和模型的正确选择, 取决于我们拥有的信息量, 以及我们希望解决的问题的普遍性。虽然没有通用的方法来解决这个问题, 但是记住所有基于映射的模型的共同优点是有用的:

- 基于映射模型在计算上非常有效率。如果动作电位持续时间和形状与特定建模任务无关, 则所有基于映射模型共有的阈值和复位机制 (包括变体) 节约了一个数量级的积分时间, 而在电导刺激下的阈下动力学是与一个宽的时间间隔相结合。将模拟 Izhikevich 和 Hodgkin-Huxley 模型的第 2 次活动所需的浮点运算数量直接比较, 得到的粗略比例为 1 比 100[205]。自然地, 当基于映射模型被明确的视作基于 ODE 对应部分的数值积分, 对于粗糙离散化的准确性或稳定性就会产生疑虑。然而, 一旦建立了基于映射的方程, 模型就应该根据自身的优缺点进行评估, 使用丰富的映射动力学工具进行分析, 并像其他模型一样与实验进行比较。在某种意义上, 就数值模拟而言, ode 模型可能被认为不如基于地图的模型易懂, 因为在他们的分析中通常不考虑必要的离散化。
- 基于映射的模型简单灵活。二维的峰发放-簇发放模型已经占据了这篇综述的大部分内容, 只需几个参数就可以跨越不同神经元类型的整个动物。我们评估的模型是动态特性的精简, 紧凑的抽象, 并且揭示了引起神经元现象的机制, 从混沌的峰发放轨迹到同步振荡。
- 基于映射的模型以特定的数学方法和范例为依靠, 它们带来了扩展建模工具箱的观点和策略。基于 ODE 的峰发放模型的 Poincaré 部分产生了类似于

Nagumo-Sato 神经元的映射；神经网络中的混沌区域具有耦合映射格子产生的熵测度；符号动力学可以帮助理解给定模型产生的峰发放的复杂性。

表 1. 文献中发现的主要类别的离散神经元模型。详情请参阅第 2 节。

| 参考模型 | 方程 | 变量 | 抽象水平 | 备注 |
|-------------------------------------|--|-------------------------------|------|-----------------------------------|
| Izhikevich [44] | $v(t+1) = F[v(t), I - u(t)];$ $u(t+1) = \begin{cases} u(t) + a[bv(t) - u(t)]; & v < 30, \\ u(t) + d; & v \geq 30; \end{cases}$ $F[v, I] = \begin{cases} \min(0.04v^2 + 6v + 140 + I, 30); & v < 30, \\ c & v \geq 30; \end{cases}$ | v 膜电压; u 为慢恢复变量 | 低 | 一个 ODE 模型的离散化, t 为离散化时间 |
| Rulkov 模型 | $x(n+1) = F[x(n), y(n) + I]$ $y(n+1) = y(n) - \mu[x(n) - \sigma] \quad (\mu \ll 1)$ | x, 峰发放活动; | 低 | 峰发放和簇发放。亚临界 Neimark-Sacker 分叉 |
| Rulkov[50] | $F[x, y] = \begin{cases} \alpha(1-x)^{-1} + y; & x \leq 0 \\ \alpha + y; & 0 < x \leq y + \alpha \\ -1; & x \geq 1 + y \end{cases}$ | y, 慢恢复变量; I 和 σ 为外部输入。 | | |
| Shilnikov 和 Rulkov [52] | $F[x, y] = \begin{cases} \frac{\alpha^2}{4} - \alpha + y; & -1 - \frac{\alpha}{2} \leq x \leq 0 \\ \alpha x + (x+1)^2; & 0 < x \leq y + \alpha \\ 1 + y; & x \geq y + \alpha \\ -1; & x \geq 1 + y \end{cases}$ | | 低 | 超临界。Neimark-Sacker 分叉。持续的亚阈值震荡。 |
| Rulkov [49] | $F[x, y] = \frac{\alpha}{1+x^2} + y$ | | 中等 | 混沌簇发放 |
| Courbage 等人[36] | $x(n+1) = x(n) + F[x(n)] - y(n) - \beta H[x(n) - d]$ $y(n+1) = y(n) + \epsilon[x(n) - J] \quad (\epsilon \ll 1)$ | x, 峰发放活动; y, 慢恢复变量; | 中等 | 对 x 的 Lorenz 类型动力学 |
| Chialvo [35] | $x(n+1) = x(n)^2 e^{y(n) - x(n)} + I;$ $y(n+1) = ay(n) - bx(n);$ | x, 峰发放活动; y, 非慢恢复变量; | 中等 | 兴奋模型 |
| 一维簇发放子 | 不连续分段线性映射 | x 表示峰发放活动; | 高 | 缺乏对峰发放和簇发放动力学单独的控制。 |
| Caianiello [27], Nagumo 和 Sato [28] | $x(n+1) = H[S(n) - \alpha \sum_{r=0}^n b^{-r} x(n-r) - \theta]$ | x 为神经元状态; S 为外部输入。 | 高 | 硬阈值, 灵感来自于 McCulloch-Pitts 模型。非混沌 |
| Aihara 等人[29] | $y(n+1) = ky(n) + a(n) - F[y(n)];$ $F(y) = \frac{1}{1+e^{-y/\sigma}};$ | y 为神经元状态; a 为外部输入。 | 高 | 软阈值。混沌的。 |
| Netlet 模型 [75,73,39] | $\alpha(n+1) = [1 - \alpha(n)]P[\alpha(n)],$ | α 为网络中神经元的平均活跃度 | 非常高 | 磁滞。只具有绝对不应性的稳定轨道 |

我们所提及的基于映射神经元模型是最近几年产生的，它们才刚刚开始被广泛地作为是神经学家的强大工具。通过这篇综述，我们试图向广大读者传达这样一种观点：即基于映射的神经元模型与任何其他类型的模型一样，都属于计算神经学家的工具箱。我们希望它能够指导构建有意义的神经系统模型的艰巨任务。

参考文献

- [1] C. Koch, I. Segev, *Methods in Neuronal Modeling: From Synapses to Networks*, MIT Press, Cambridge, MA, 1989.
- [2] W. Gerstner, W.M. Kistler, *Spiking Neuron Models*, Cambridge University Press, New York, NY, 1999.
- [3] P. Dayan, L.F. Abbott, *Theoretical Neuroscience: Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems*, MIT Press, Cambridge, MA, 2001.
- [4] M.A. Arbib, *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*, second edition, MIT Press, Cambridge, MA, 2003.
- [5] M.I. Rabinovich, P. Varona, A.I. Selverston, H.D.I. Abarbanel, Dynamical principles in neuroscience, *Rev. Modern Phys.* 78 (2006) 1213–1265.
- [6] A.L. Hodgkin, A.F. Huxley, A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve, *J. Physiol.* 117 (1952) 500–544.
- [7] K. Ikeda, H. Daido, Optical turbulence: chaotic behavior of transmitted light from a ring cavity, *Phys. Rev. Lett.* 45 (1980) 709–712.
- [8] T. Kai, K. Tomita, Statistical mechanics of deterministic chaos. The case of one-dimensional discrete process, *Progr. Theoret. Phys.* 64 (1980) 1532–1550.
- [9] H. Fujisaka, Theory of diffusion and intermittency in chaotic systems, *Progr. Theoret. Phys.* 71 (1984) 513–523.
- [10] K. Kaneko, *Theory and Applications of Coupled Map Lattices*, Wiley, New York, NY, 1993.
- [11] K. Kaneko, I. Tsuda, *Complex Systems: Chaos and Beyond. A Constructive Approach with Applications in Life Sciences*, Springer, Berlin, Heidelberg, 2001.
- [12] S. Haykin, *Neural Networks: A Comprehensive Foundation*, second edition, Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, 1998.
- [13] G.A. Ascoli, Mobilizing the base of neuroscience data: the case of neuronal morphologies, *Nat. Rev. Neurosci.* 7 (2006) 318–324.
- [14] K.L. Briggman, W. Denk, Towards neural circuit reconstruction with volume electron microscopy techniques, *Curr. Opin. Neurobiol.* 16 (2006) 562–570.
- [15] H.C. Lai, L.Y. Jan, The distribution and targeting of neuronal voltage-gated ion channels, *Nat. Rev. Neurosci.* 7 (2006) 548–562.
- [16] B. Sakmann, E. Neher, *Single-channel Recording*, second edition, Plenum Press, New York, NY, 1995.
- [17] N.T. Carnevale, M.L. Hines, *The NEURON Book*, Cambridge University Press, New York, NY, 2006.

- [18] J.M. Bower, D. Beeman, *The Book of GENESIS: Exploring Realistic Neural Models with the GEneral NEural Simulation System*, second edition, Springer, New York, NY, 1998.
- [19] M. Bazhenov, I. Timofeev, M. Steriade, T.J. Sejnowski, Model of thalamocortical slow-wave sleep oscillations and transitions to activated states, *J. Neurosci.* 22 (2002) 8691–8704.
- [20] A. Destexhe, D. Contreras, M. Steriade, Cortically induced coherence of a thalamic-generated oscillation, *Neuroscience* 92 (1999) 427–443.
- [21] D.H. Terman, E.M. Izhikevich, State space, *Scholarpedia* 3 (2008) 1924.
- [22] J. Rinzel, A formal classification of bursting mechanisms in excitable systems, in: A.M. Gleason (Ed.), *Proceedings of the International Congress of Mathematics*, AMS, Providence, RI, 1987, pp. 1578–1593.
- [23] S. Wiggins, *Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos*, in: *Texts in Applied Mathematics*, vol.2, Springer, New York, NY, 1990.
- [24] R. Brette, W. Gerstner, Adaptive exponential integrate-and-fire model as an effective description of neuronal activity, *J. Neurophysiol.* 94 (2005) 3637–3642.
- [25] R. Jolivet, A. Rauch, H.R. Luscher, W. Gerstner, Predicting spike timing of neocortical pyramidal neurons by simple threshold models, *J. Comput. Neurosci.* 21 (2006) 35–49.
- [26] W.S. McCulloch, W.H. Pitts, A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity, *Bull. Math. Biophys.* 5 (1943) 115–133.
- [27] E.R. Caianiello, Outline of a theory of thought-processes and thinking machines, *J. Theoret. Biol.* 1 (1961) 204–235.
- [28] J. Nagumo, S. Sato, On a response characteristic of a mathematical neuron model, *Kybernetik* 10 (1972) 155–164.
- [29] K. Aihara, T. Takabe, M. Toyoda, Chaotic neural networks, *Phys. Lett. A* 144 (1990) 333–340.
- [30] G.S. Medvedev, Reduction of a model of an excitable cell to a one-dimensional map, *Physica D* 202 (2005) 37–59.
- [31] J. Touboul, R. Brette, Spiking dynamics of bidimensional integrate-and-fire neurons, *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.* 8 (2009) 1462–1506.
- [32] D. Hansel, G. Mato, C. Meunier, L. Neltner, On numerical simulations of integrate-and-fire neural networks, *Neural Comput.* 10 (1998) 467–483.
- [33] S.H. Strogatz, *Nonlinear Dynamics and Chaos: With Applications to Physics, Biology, Chemistry and Engineering*, Addison-Wesley, Reading, MA, 1994.
- [34] K. Alligood, T. Sauer, J.A. Yorke, *CHAOS: An Introduction to Dynamical Systems*, Springer Verlag, New York, NY, 1997.
- [35] D.R. Chialvo, Generic excitable dynamics on a two-dimensional map, *Chaos Solitons Fractals* 5 (1995) 461–479.
- [36] M. Courbage, V.I. Nekorkin, L.V. Vdovin, Chaotic oscillations in a map-based model of neural activity, *Chaos* 17 (2007) 043109.
- [37] B. Cazelles, M. Courbage, M. Rabinovich, Anti-phase regularization of coupled chaotic maps modelling bursting neurons, *Europhys. Lett.* 56 (2001) 504–509.
- [38] C. Aguirre, D. Campos, P. Pascual, E. Serrano, Neuronal behavior with sub-threshold oscillations and spiking/bursting activity using a piecewise linear two-dimensional map, in:

- Artificial Neural Networks: Biological Inspirations ICANN 2005, Springer, Berlin, Germany, 2005, pp. 103–108.
- [39] M. Usher, H.G. Schuster, E. Niebur, Dynamics of populations of integrate-and-fire neurons, partial synchronization and memory, *Neural Comput.* 5 (1993) 570–586.
- [40] H. Soula, G. Beslon, O. Mazet, Spontaneous dynamics of asymmetric random recurrent spiking neural networks, *Neural Comput.* 18 (2006) 60–79.
- [41] B. Cessac, A discrete time neural network model with spiking neurons, *J. Math. Biol.* 56 (2008) 311–345.
- [42] B. Cessac, T. Viéville, On dynamics of integrate-and-fire neural networks with conductance based synapses, *Front. Comput. Neurosci.* 2 (2008) 311–345.
- [43] E.M. Izhikevich, Simple model of spiking neurons, *IEEE Trans. Neural Netw.* 14 (2003) 1569–1572.
- [44] E.M. Izhikevich, Bursting mappings, *Internat. J. Bifur. Chaos* 14 (2004) 3847–3854.
- [45] J. Touboul, Bifurcation analysis of a general class of nonlinear integrate-and-fire neurons, *SIAM J. Appl. Math.* 68 (2008) 1045–1079.
- [46] J.A. Sanders, F. Verhulst, *Averaging Methods in Nonlinear Dynamical Systems*, in: *Applied Mathematical Sciences*, vol. 59, Springer, New York, NY, 1985.
- [47] J. Rubin, D. Terman, Geometric singular perturbation analysis of neuronal dynamics, in: B. Fiedler (Ed.), *Handbook of Dynamical Systems*, vol. 2, North-Holland, Amsterdam, 2002, pp. 93–146.
- [48] J. Rinzel, G.B. Ermentrout, Analysis of neural excitability and oscillations, in: C. Koch, I. Segev (Eds.), *Methods in Neuronal Modeling: From Synapses to Networks*, MIT Press, Cambridge, MA, 1989, pp. 135–169.
- [49] N.F. Rulkov, Regularization of synchronized chaotic bursts, *Phys. Rev. Lett.* 86 (2001) 183–186.
- [50] N.F. Rulkov, Modeling of spiking-bursting neural behavior using two-dimensional map, *Phys. Rev. E* 65 (2002) 041922.
- [51] B. Ibarz, G. Tanaka, M.A.F. Sanjuán, K. Aihara, Sensitivity versus resonance in simple map-based conductance neuron models, *Phys. Rev. E* 75 (2007) 041902.
- [52] A.L. Shilnikov, N.F. Rulkov, Subthreshold oscillations in a map-based neuron model, *Phys. Lett. A* 328 (2004) 177–184.
- [53] N.F. Rulkov, I. Timofeev, M. Bazhenov, Oscillations in large-scale cortical networks: map-based model, *J. Comput. Neurosci.* 17 (2004) 203–223.
- [54] N.F. Rulkov, M. Bazhenov, Oscillations and synchrony in large-scale cortical network models, *J. Biol. Phys.* 34 (2008) 279–299.
- [55] T. Nowotny, R. Huerta, H.D.I. Abarbanel, M.I. Rabinovich, Self-organization in the olfactory system: one shot odor recognition in insects, *Biol. Cybern.* 93 (2005) 436–446.
- [56] J. Aguirre, E. Mosekilde, M.A.F. Sanjuán, Analysis of the noise-induced bursting-spiking transition in a pancreatic β -cell model, *Phys. Rev. E* 69 (2004) 041910.
- [57] V.I. Nekorkin, L.V. Vdovin, Diskretnaya model' neyronnoj aktivnosti, *Izvest. vys. ucheb. zaved. Prikladnaya nelinejnaya dinamika* 15 (2007) 36–60.
- [58] V.S. Afraimovich, S. Hsu, *Lectures on Chaotic Dynamical Systems*, in: *Studies in Advanced Mathematics*, AMS, Providence, RI, 2003.

- [59] H. Nagashima, Y. Baba, *Introduction to Chaos: Physics and Mathematics of Chaotic Phenomena*, Institute of Physics Publishing, Bristol, UK, 1998.
- [60] E.M. Izhikevich, Neural excitability, spiking, and bursting, *Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg.* 10 (2000) 1171–1266.
- [61] R. Fitzhugh, Mathematical models of excitation and propagation in nerve, in: H.P. Schwan (Ed.), *Biological Engineering*, McGraw-Hill, New York, NY, 1969, pp. 1–85.
- [62] C. Aguirre, D. Campos, P. Pascual, L. Vázquez, Pattern formation and encoding rhythms analysis on a spiking/bursting neuronal network, *Eur. Phys. J. Special Topics* 146 (2007) 169–176.
- [63] K.S. Cole, R. Guttman, F. Bezanilla, Nerve membrane excitation without threshold, *Proc. Natl. Acad. Sci.* 65 (1970) 884–891.
- [64] G. Matsumoto, K. Aihara, Y. Hanyu, N. Takahashi, S. Yoshizawa, J. Nagumo, Chaos and phase locking in normal squid axons, *Phys. Lett. A* 123 (1987) 162–166.
- [65] F. Pasemann, A simple chaotic neuron, *Physica D* 104 (1997) 205–211.
- [66] H. Tanaka, T. Ushio, S. Kawanami, A high-dimensional chaotic discrete-time neuron model and bursting phenomena, *Phys. Lett. A* 308 (2003) 41–46. [67] H. Tanaka, Design of bursting in a two-dimensional discrete-time neuron model, *Phys. Lett. A* 350 (2006) 228–231.
- [67] S.M. Kuva, G.F. Lima, O. Kinouchi, M.H.R. Tragtenberg, A.C.R. da Silva, A minimal model for excitable and bursting elements, *Neurocomput.* 38–40 (2001) 255–261.
- [68] M. Copelli, M.H.R. Tragtenberg, O. Kinouchi, Stability diagrams for bursting neurons modeled by three-variable maps, *Physica A* 342 (2004) 263–269.
- [69] H. Kitajima, T. Yoshinaga, K. Aihara, H. Kawakami, Chaotic bursts and bifurcation in chaotic neural networks with ring structure, *Int. J. Bifur. Chaos* 11 (2001) 1631–1643.
- [70] T.R. Chay, Chaos in a three-variable model of an excitable cell, *Physica D* 16 (1984) 233–242.
- [71] E.M. Harth, T.J. Csermely, B. Beek, R.D. Lindsay, Brain functions and neural dynamics, *J. Theoret. Biol.* 26 (1970) 93–120.
- [72] P.A. Anninos, B. Beek, T.J. Csermely, E.M. Harth, G. Pertile, Dynamics of neural structures, *J. Theoret. Biol.* 26 (1970) 121–148.
- [73] A. Rapoport, Ignition phenomena in random nets, *Bull. Math. Biol.* 14 (1952) 35–44.
- [74] D.R. Smith, C.H. Davidson, Maintained activity in neural nets, *J. ACM* 9 (1962) 268–279.
- [75] V.B. Mountcastle, Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex, *J. Neurophysiol.* 20 (1957) 408–434.
- [76] D. Hubel, T. Wiesel, Receptive fields binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex, *J. Physiol.* 160 (1962) 106–154.
- [77] E. Fournou, P. Argyrakis, B. Kargas, P.A. Anninos, A gaussian approach to neural nets with multiple memory domains, *Conn. Sci.* 7 (1995) 331–340.
- [78] A. Kotini, P.A. Anninos, Dynamics of noisy neural nets with chemical markers and gaussian-distributed connectivities, *Conn. Sci.* 9 (1997) 381–404.
- [79] J. Lücke, C. von der Malsburg, Rapid processing and unsupervised learning in a model of the cortical macrocolumn, *Neural Comput.* 16 (2004) 501–533.
- [80] P. Anninos, M. Kokkinidis, A neural net model for multiple memory domains, *J. Theoret. Biol.* 109 (1984) 95–110.

- [81] G. Lee, G.S. Yi, The chaotic netlet map, in: *Advances in Neural Networks*, vol. 4492, ISSN 2007, Berlin, 2007, pp. 104–112.
- [82] N.H. Farhat, Corticonic models of brain mechanisms underlying cognition and intelligence, *Phys. Life Rev.* 4 (2007) 223–252.
- [83] R. Pashaie, N.H. Farhat, Self-organization in a parametrically coupled logistic map network: a model for information processing in the visual cortex, *Trans. Neur. Netw.* 20 (2009) 597–608.
- [84] M. Rubinov, O. Sporns, C. van Leeuwen, M. Breakspear, Symbiotic relationship between brain structure and dynamics, *BMC Neurosci.* 10 (2009) 55.
- [85] R.L. Devaney, *An Introduction to Chaotic Dynamical Systems*, second edition, Westview Press, Boulder, CO, 2003.
- [86] M. Breakspear, J.R. Terry, K.J. Friston, Modulation of excitatory synaptic coupling facilitates synchronization and complex dynamics in a biophysical model of neuronal dynamics, *Network* 14 (2003) 703–732.
- [87] R.J. Butera, J. Rinzel, J.C. Smith, Models of respiratory rhythm generation in the pre-bötzinger complex. I. Bursting pacemaker neurons, *J. Neurophysiol.* 82 (1999) 382–397.
- [88] M. Bazhenov, N.F. Rulkov, J. Fellous, I. Timofeev, Role of network dynamics in shaping spike timing reliability, *Phys. Rev. E* 72 (2005) 041903.
- [89] M.J.E. Richardson, N. Brunel, V. Hakim, From subthreshold to firing-rate resonance, *J. Neurophysiol.* 89 (2003) 2538–2554.
- [90] H. Korn, P. Faure, Is there chaos in the brain? II. Experimental evidence and related models, *C. R. Biologies* 326 (2003) 787–840.
- [91] G. Zheng, A. Tonnelier, Chaotic solutions in the quadratic integrate-and-fire neuron with adaptation, *Cogn. Neurodyn.* 3 (2009) 197–204.
- [92] J.L. Hindmarsh, R.M. Rose, A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations, *Proc. R. Soc. Lond. B* 221 (1984) 87–102.
- [93] A.L. Shilnikov, N.F. Rulkov, Origin of chaos in a two-dimensional map modelling spiking-bursting neural activity, *Int. J. Bifur. Chaos* 13 (2003) 3325–3340.
- [94] J. Guckenheimer, K. Hoffman, W. Weckesser, Numerical computation of canards, *Int. J. Bifur. Chaos* 10 (2000) 2669–2687.
- [95] N. Fenichel, Geometric singular perturbation theory, *J. Differential Equations* 31 (1979) 53–98.
- [96] E. Benoît, J.L. Callot, F. Diener, M. Diener, Chasse au canard, *Collect. Math.* 31–32 (1981) 37–119.
- [97] P. Swain, A. Longtin, Noise in genetic and neural networks, *Chaos* 16 (2006) 026101.
- [98] L.J. Defelice, *Introduction to Membrane Noise*, Springer, New York, NY, 1981.
- [99] C. Koch, *Biophysics of Computation: Information Processing in Single Neurons*, Oxford University Press, New York, NY, 1999.
- [100] R.B. Stein, E.R. Gosen, K.E. Jones, Neuronal variability: noise or part of the signal? *Nat. Rev. Neurosci.* 6 (2005) 389.
- [101] D.R. Chialvo, A.V. Apkarian, Modulated noisy biological dynamics: three examples, *J. Stat. Phys.* 20 (1993) 375–391.
- [102] A. Longtin, A. Bulsara, F. Moss, Time-interval sequences in bistable systems and the noise-induced transmission of information by sensory neurons, *Phys. Rev. Lett.* 67 (1991) 656–659.

- [103] L. Gammaitoni, P. Hänggi, P. Jung, F. Marchesoni, Stochastic resonance, *Rev. Modern Phys.* 70 (1998) 223.
- [104] C.W. Gardiner, *Handbook of Stochastic Methods*, Springer, Berlin, Germany, 1985.
- [105] R.C. Hilborn, A simple model for stochastic coherence and stochastic resonance, *Amer. J. Phys.* 72 (2004) 528–533.
- [106] R.C. Hilborn, R.J. Erwin, Coherence resonance in models of an excitable neuron with noise in both the fast and slow dynamics, *Phys. Lett. A* 322 (2004) 19–24.
- [107] R.C. Hilborn, R.J. Erwin, Fokker-planck analysis of stochastic coherence in models of an excitable neuron with noise in both fast and slow dynamics, *Phys. Rev. E* 72 (2005) 031112.
- [108] W. Singer, Neuronal synchrony: a versatile code for the definition of relations? *Neuron* 24 (1999) 49–65.
- [109] P.J. Uhlhaas, W. Singer, Neural synchrony in brain disorders: relevance for cognitive dysfunctions and pathophysiology, *Neuron* 52 (2006) 155–168.
- [110] H.D.I. Abarbanel, M.I. Rabinovich, A. Selverston, M.V. Bazhenov, R. Huerta, M.M. Suschchik, L.L. Rubchinskii, Synchronisation in neural networks, *Phys. Usp.* 39 (1996) 337–362.
- [111] M.P.K. Jampa, A.R. Sonawane, P.M. Gade, S. Sinha, Synchronization in a network of model neurons, *Phys. Rev. E* 75 (2007) 026215.
- [112] D.J. Watts, S.H. Strogatz, Collective dynamics of small-world networks, *Nature* 393 (1998) 440–442.
- [113] D.Q. Wei, X.S. Luo, Ordering spatiotemporal chaos in discrete neural networks with small-world connections, *Europhys. Lett.* 77 (2007) 68004.
- [114] Q.Y. Wang, Z. Duan, M. Perc, G. Chen, Synchronization transitions on small-world neuronal networks: effects of information transmission delay and rewiring probability, *Europhys. Lett.* 83 (2008) 50008.
- [115] Q.Y. Wang, M. Perc, Z. Duan, G. Chen, Delay-induced multiple stochastic resonances on scale-free neuronal networks, *Chaos* 19 (2009) 023112.
- [116] M. Girvan, M.E.J. Newman, Community structure in social and biological networks, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99 (2002) 7821–7826.
- [117] M. Shanahan, Dynamical complexity in small-world networks of spiking neurons, *Phys. Rev. E* 78 (2008) 041924.
- [118] A.K. Seth, Causal connectivity analysis of evolved neural networks during behavior, *Network* 16 (2005) 35–54.
- [119] J. Güémez, M.A. Matías, Synchronous oscillatory activity in assemblies of chaotic model neurons, *Physica D* 96 (1996) 334–343.
- [120] L.M. Pecora, T.L. Carroll, Synchronization in chaotic systems, *Phys. Rev. Lett.* 64 (1990) 821.
- [121] R.E. Mirollo, S.H. Strogatz, Synchronization of pulse-coupled biological oscillators, *SIAM J. Appl. Math.* 50 (1990) 1645.
- [122] N. Masuda, K. Aihara, Synchronization of pulse-coupled excitable neurons, *Phys. Rev. E* 64 (2001) 051906.
- [123] Q.Y. Wang, Q.S. Lu, G.R. Chen, Subthreshold stimulus-aided temporal order and synchronization in a square lattice noisy neuronal network, *Europhys. Lett.* 77 (2007) 10004.

- [124] H. Chen, J. Zhang, J. Liu, Enhancement of neuronal coherence by diversity in coupled rulkov-map models, *Physica A* 387 (2008) 1071–1076.
- [125] M. Steriade, D.A. McCormick, Thalamocortical oscillations in the sleeping and aroused brain, *Science* 262 (1993) 679–685.
- [126] M. Bevan, P. Magill, D. Terman, J. Bolam, C. Wilson, Move to the rhythm: oscillations in the subthalamic nucleus-external globus pallidus network, *Trends Neurosci.* 25 (2002) 525–531.
- [127] E. Marder, D. Bucher, Central pattern generators and the control of rhythmic movements, *Curr. Biol.* 11 (2001) R986–R996.
- [128] J. Duarte, L. Silva, J.S. Ramos, The influence of coupling on chaotic maps modelling bursting cells, *Chaos Solitons Fractals* 28 (2006) 1314–1326.
- [129] M. Morse, G.A. Hedlund, Symbolic dynamics, *Am. J. Math.* 60 (1938) 815–866.
- [130] J.C.A. de Pontes, R.L. Viana, S.R. Lopes, C.A.S. Batista, A.M. Batista, Bursting synchronization in non-locally coupled maps, *Physica A* 387 (2008) 4417–4428.
- [131] G. de Vries, Bursting as an emergent phenomenon in coupled chaotic maps, *Phys. Rev. E* 64 (2001) 051914.
- [132] G. de Vries, From spikers to bursters via coupling: help from heterogeneity, *Bull. Math. Biol.* 63 (2001) 371–391.
- [133] L.M. Pecora, T.L. Carroll, Master stability functions for synchronized coupled systems, *Phys. Rev. Lett.* 80 (1998) 2109–2112.
- [134] G. Tanaka, B. Ibarz, M.A.F. Sanjuán, K. Aihara, Synchronization and propagation of bursts in networks of coupled map neurons, *Chaos* 16 (2006) 013113.
- [135] M.V. Ivanchenko, G.V. Osipov, V.D. Shalfeev, J. Kurths, Network mechanism for burst generation, *Phys. Rev. Lett.* 98 (2004) 108101.
- [136] M.V. Ivanchenko, G.V. Osipov, V.D. Shalfeev, J. Kurths, Phase synchronization in ensembles of bursting oscillators, *Phys. Rev. Lett.* 93 (2004) 134101. [138] C.A.S. Batista, A.M. Batista, J.A.C. de Pontes, R.L. Viana, S.R. Lopes, Chaotic phase synchronization in scale-free networks of bursting neurons, *Phys. Rev. E* 76 (2007) 016218.
- [137] C.A.S. Batista, A.M. Batista, J.C.A. de Pontes, S.R. Lopes, R.L. Viana, Bursting synchronization in scale-free networks, *Chaos Solitons Fractals* 41 (2009) 2220–2225.
- [138] J.Y.K. Lee, D. Kondziolka, Thalamic deep brain stimulation for management of essential tremor, *J. Neurosurgery* 103 (2005) 400–403.
- [139] L.B. Good, S. Sabesan, S.T. Marsh, K. Tsakalis, D. Treiman, L. Iasemidis, Control of synchronization of brain dynamics leads to control of epileptic seizures in rodents, *Int. J. Neural Syst.* 19 (2009) 173–196.
- [140] M. Rosenblum, A. Pikovsky, Delayed feedback control of collective synchrony: an approach to suppression of pathological brain rhythms, *Phys. Rev. E* 70 (2004) 041904.
- [141] M. Rosenblum, N. Tukhlina, A. Pikovsky, L. Cimponeriu, Delayed feedback suppression of collective rhythmic activity in a neuronal ensemble, *Int. J. Bifur. Chaos* 16 (2006) 1989–1999.
- [142] C.A.S. Batista, S.R. Lopes, R.L. Viana, A.M. Batista, Delayed feedback control of bursting synchronization in a scale-free neuronal network, *Neural Netw.* 23 (2010) 114–124.
- [143] G.V. Osipov, M.V. Ivanchenko, J. Kurths, B. Hu, Synchronized chaotic intermittent and spiking behavior in coupled map chains, *Phys. Rev. E* 71 (2005) 056209.

- [144] M.V. Ivanchenko, G.V. Osipov, V.D. Shalfeev, J. Kurths, Phase synchronization of chaotic intermittent oscillations, *Phys. Rev. Lett.* 92 (2004) 134101.
- [145] H. Cao, M.A.F. Sanjuán, A mechanism for elliptic-like bursting and synchronization of bursts in a map-based neuron network, *Cogn. Process.* (2008). [148] K. Kaneko, I. Tsuda, Chaotic itinerancy, *Chaos* 13 (2003) 926–936.
- [146] H.P.C. Robinson, N. Kawai, Injection of digitally synthesized synaptic conductance transients to measure the integrative properties of neurons, *J. Neurosci. Methods* 49 (1993) 157–165.
- [147] A.A. Sharp, M.B. O’neil, L.F. Abbott, E. Marder, The dynamic clamp: artificial conductances in biological neurons, *Trends Neurosci.* 16 (1993) 389–394. [151] F.K. Skinner, N. Kopell, E. Marder, Mechanisms for oscillation and frequency control in reciprocally inhibitory model neural networks, *J. Comput. Neurosci.* 1 (1994) 69–87.
- [148] D. Somers, N. Kopell, Rapid synchronization through fast threshold modulation, *Biol. Cybern.* 68 (1993) 393–407.
- [149] B. Ibarz, H. Cao, M.A.F. Sanjuán, Bursting regimes in map-based neuron models coupled through fast threshold modulation, *Phys. Rev. E* 77 (2008) 051918.
- [150] X. Shi, Q. Lu, Burst synchronization of electrically and chemically coupled map-based neurons, *Physica A* 388 (2009) 2410–2419.
- [151] I. Franović, V. Miljković, Power law behavior related to mutual synchronization of chemically coupled map neurons, *Euro. Phys. J. B* 76 (2010) 613–624.
- [152] I. Franović, V. Miljković, The effects of synaptic time delay on motifs of chemically coupled rulkov model neurons, *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simul.* 16 (2011) 623–633.
- [153] H. Cao, B. Ibarz, Hybrid discrete-time neural networks, *Phil. Trans. Royal Soc. A* 368 (2010) 5071–5086.
- [154] M. Tsodyks, K. Pawelzik, H. Markram, Neural networks with dynamic synapses, *Neural Comput.* 10 (1998) 821–835.
- [155] P. Meyrand, M. Moulins, Phylogenetic plasticity of crustacean stomatogastric circuits I. Pyloric patterns and pyloric circuit of the shrimp *palaemon serratus*, *J. Exp. Biol.* 138 (1988) 107–132.
- [156] J.M. Casado, Transient activation in a network of coupled map neurons, *Phys. Rev. Lett.* 91 (2003) 208102.
- [157] J.M. Casado, B. Ibarz, M.A.F. Sanjuán, Winnerless competition in networks of coupled map neurons, *Mod. Phys. Lett. B* 18 (2004) 1347–1367.
- [158] B. Ibarz, J.M. Casado, M.A.F. Sanjuán, K. Aihara, Patterns in inhibitory networks of simple map neurons, *Phys. Rev. E* 75 (2007) 041911.
- [159] C. van Vreeswijk, H. Sompolinsky, Chaos in neuronal networks with balanced excitatory and inhibitory activity, *Science* 274 (1996) 1724–1726.
- [160] V.L. Girko, Circular law, *Theory Probab. Appl.* 29 (1984) 694–706.
- [161] M. Bazhenov, N.F. Rulkov, I. Timofeev, Effect of synaptic connectivity on long-range synchronization of fast cortical oscillations, *J. Neurophysiol.* 100 (2008) 1562–1575.
- [162] V.N. Belykh, I.V. Belykh, M. Hasler, Connection graph stability method for synchronized coupled chaotic systems, *Physica D* 195 (2004) 159–187.

- [163] X. Sun, Q. Lu, J. Kurths, Correlated noise induced spatiotemporal coherence resonance in a square lattice network, *Physica A* 387 (2008) 6679–6685. [168] E.M. Izhikevich, Polychronization: computation with spikes, *Neural Comput.* 18 (2006) 245–282.
- [164] H. Markram, J. Lubke, M. Frotscher, B. Sakmann, Regulation of synaptic efficacy by coincidence of postsynaptic epsps and epsps, *Science* 275 (1997) 213–215.
- [165] G. Bi, M. Poo, Synaptic modification of correlated activity: Hebb’s postulate revisited, *Ann. Rev. Neurosci.* 24 (2001) 139–166.
- [166] D. Hebb, *The Organization of Behavior*, John Wiley & Sons, New York, NY, 1949.
- [167] S. Song, K.D. Miller, L.F. Abbott, Competitive hebbian learning through spike-timing-dependent synaptic plasticity, *Nat. Neurosci.* 3 (2000) 919–926.
- [168] M.A. Whittington, R.D. Traub, N. Kopell, B. Ermentrout, E.H. Buhl, Inhibition-based rhythms: experimental and mathematical observations on network dynamics, *Int. J. Psychophysiol.* 38 (2000) 315–336.
- [169] E.M. Izhikevich, J.A. Gally, G.M. Edelman, Spike-timing dynamics of neuronal groups, *Cereb. Cortex* 14 (2004) 933–944.
- [170] E.M. Izhikevich, G.M. Edelman, Large-scale model of mammalian thalamocortical systems, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105 (2008) 3593–3598.
- [171] N. Masuda, H. Kori, Formation of feedforward networks and frequency synchrony by spike-timing-dependent plasticity, *J. Comput. Neurosci.* 22 (2007) 327–345.
- [172] P. Gong, Evolution to a small-world network with chaotic units, *Europhys. Lett.* 67 (2004) 328–333.
- [173] M.E.J. Newman, Modularity and community structure in networks, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103 (2006) 8577–8582.
- [174] I. Timofeev, F. Grenier, M. Bazhenov, T.J. Sejnowski, M. Steriade, Origin of slow cortical oscillations in deafferented cortical slabs, *Cereb. Cortex* 10 (2000) 1185–1199.
- [175] E.M. Izhikevich, *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting*, The MIT Press, Cambridge, MA, 272–319.
- [176] B. Cazelles, Synchronization of a network of chaotic neurons using adaptive control in noisy environments, *Int. J. Bifur. Chaos* 8 (1998) 1821–1830.
- [177] T. Kumagai, R. Hashimoto, M. Wada, Learning of limit cycles in discrete-time neural network, *Neurocomputing* 13 (1996) 1–10.
- [178] E.M. Izhikevich, Solving the distal reward problem through linkage of stdp and dopamine signaling, *Cereb. Cortex* 17 (2007) 2443–2452.
- [179] W. Schultz, Predictive reward signal of dopamine neurons, *J. Neurophysiol.* 80 (1998) 1–27.
- [180] R.S. Sutton, A.G. Barto, *Reinforcement Learning: An Introduction (Adaptive Computation and Machine Learning)*, The MIT Press, Cambridge, MA, 1998.
- [181] W.X. Pan, R. Schmidt, J.R. Wickens, B.I. Hyland, Dopamine cells respond to predicted events during classical conditioning: evidence for eligibility traces in the reward-learning network, *J. Neurosci.* 25 (2005) 6235–6242.
- [182] W. Schultz, P. Dayan, P.R. Montague, A neural substrate of prediction and reward, *Science* 275 (1997) 1593–1599.
- [183] J.E.R. Staddon, Y. Niv, Operant conditioning, *Scholarpedia* 3 (2008) 2318.

- [184] G. Hinton, T. Sejnowski, *Unsupervised Learning*, The MIT Press, Cambridge, MA, 1999.
- [185] T. Nowotny, Sloppy engineering and the olfactory system of insects, in: *Biologically inspired signal processing for chemical sensing*, Springer, New York, NY, 2009, pp. 3–32.
- [186] B. Raman, J. Joseph, J. Tang, M. Stopfer, Temporally diverse firing patterns in olfactory receptor neurons underlie spatiotemporal neural codes for odors, *J. Neurosci.* 30 (2010) 1994–2006.
- [187] G. Laurent, M. Stopfer, R.W. Friedrich, M.I. Rabinovich, H.D.I. Abarbanel, Odor encoding as an active, dynamical process: experiments, computation, and theory, *Annu. Rev. Neurosci.* 24 (2001) 263–297.
- [188] M. Garcia-Sanchez, R. Huerta, Design parameters of the fan-out phase of sensory systems, *J. Comput. Neurosci.* 15 (2003) 5–17.
- [189] M. Stopfer, V. Jayaraman, G. Laurent, Intensity versus identity coding in an olfactory system, *Neuron* 39 (2003) 991–1004.
- [190] C. Assisi, M. Stopfer, G. Laurent, M. Bazhenov, Adaptive regulation of sparseness by feedforward inhibition, *Nat. Neurosci.* 10 (2007) 1176–1184.
- [191] H. Nakahara, K. Doya, Near-saddle–node bifurcation behavior as dynamics in working memory for goal-directed behavior, *Neural Comput.* 10 (1998) 113–132.
- [192] S. Nolfi, D. Parisi, J.L. Elman, Learning and evolution in neural networks, *Adapt. Behav.* 3 (1994) 5–28.
- [193] D. Ashlock, *Evolutionary Computation for Modeling and Optimization*, Springer Verlag, New York, NY, 2006.
- [194] F.C. Hoppensteadt, E.M. Izhikevich, *Weakly Connected Neural Networks*, Springer, New York, NY, 1997.
- [195] J. Ayers, N. Rulkov, Controlling biomimetic underwater robots with electronic nervous systems, in: *Bio-mechanisms of Swimming and Flying*, Springer, Japan, 2008, pp. 295–306.
- [196] J. Ayers, N. Rulkov, D. Knudsen, Y. Kim, A. Volkovskii, A. Selverston, Controlling underwater robots with electronic nervous systems, *Appl. Bionics Biomech.* 7 (2010) 57–67.
- [197] M. Shanahan, A spiking neuron model of cortical broadcast and competition, *Consciousness Cognition* 17 (2008) 288–303.
- [198] B.J. Baars, The conscious access hypothesis: origins and recent evidence, *Trends Cogn. Sci.* 6 (2002) 47–52.
- [199] S. Dehaene, C. Sergent, J. Changeux, A neuronal network model linking subjective reports and objective physiological data during conscious perception, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100 (2003) 8520–8525.
- [200] E.M. Izhikevich, Which model to use for cortical spiking neurons? *IEEE Trans. Neural Netw.* 15 (2004) 1063–1070.