瞬态，亚稳态和神经元动力学

本文是关于神经元动力学的，如何通过非线性动力学来理解它们的特殊复杂性。神经相互作用和连接性的许多方面导致大脑动力学的复杂性。在本文中，我们考虑了（i）这种复杂性的性质，以及（ii）它与神经系统（例如，神经元种群或皮层区域）之间的联系。主要结论是，当这些外部连接稀疏时，模拟的神经系统显示出复杂的行为，使人联想到神经元动力学。在这些条件下获得的活动模式表现出丰富的间歇性形式，即类瞬态动力学的周期性和自限性表达。尽管这些动力学符合单个（复杂）吸引子的事实，但这种能力仍给人以动态变化的吸引子歧管（即在动力学展开时流形发生变化）的错觉。使用基于时间序列的频谱密度熵的度量来表征这种亚稳定性。

一、介绍

本文涉及在大脑中观察到的复杂动力学的性质和起源。我们开始的问题是“大脑动力学是用单个动力学系统（即全局吸引子）还是可分离系统的集合（即较小的吸引子的集合）较好地描述的？”我们得出结论，两种观点都可以通过将大脑动力学表示为全局吸引子来进行协调，其中单个吸引子具有特殊的复杂性，可以模拟一系列类似瞬态的动力学，每个瞬态都有自己独特的重复性时空组织。当模拟的神经元群体之间的连接稀疏时，可能会出现这种现象。本文的目的是描述如何得出这些结论。

1.1 复杂性与功能整合

大脑符合组织的两个基本原则：功能隔离和功能集成（例如 Zeki，1990）。功能隔离要求每个区域的内在活动和对输入的响应都必须有所不同。另一方面，功能集成要求隔离的区域相互影响，以促进相干集成和随之而来的运动行为。有人提出，在保持区域特定动态和全局连贯性之间，这种辩证的解决是复杂性的标志（Tononi 等，1994；Friston 等，1995a）。已经描述了一种基于随机过程理论和信息理论的复杂性度量方法（Tononi 等，1994）。目前的工作使用非线性框架来解决大脑等系统的动态或时间复杂性。

很明显，神经元相互作用和连通性的许多方面都可能使神经元动力学变得复杂。在本文中，我们首先考虑系统地增加模拟神经元种群之间的耦合会发生什么。当在功能隔离的背景下考虑神经元群体中的功能整合时，神经元群体之间的耦合或整合程度（例如，神经元群（Edelman，1993），外皮层中功能特定的斑块或功能隔离的皮质区域，如 V5，Zeki，1990）至关重要。可以通过增加模拟神经元群体之间的外部联系来模拟功能集成，在没有外部联系的情况下，每个神经元

群体都表达自己的动态。在模拟和电生理学的基础上，人们可以对调节外部连接的效果做出一些预测：随着耦合的增加，动力学应该类似于真实大脑中复杂，间歇的动力学。在这种制度下，几个种群可能以连贯的方式相互作用（例如，单元之间的锁相（例如 Grayand Singer，1989）或种群之间的锁相（例如 Sporns 等，1989）），从而形成了时空活动模式，包括许多（如果不是全部）系统组件。在真实的大脑中，这些瞬态动力学通常是短暂的，不断地创建，破坏和随后重新创建新的模式。这种状态可以比喻为简单非线性系统中的间歇性（Tsonis，1992）或自组织系统中的动态不稳定性（Kelso，1995）。随着外部联系的进一步增加，动力学不再复杂，每个组成部分都被锁定为一个单一的，连贯的活动模式（参见 Friston 等，1995a）。间歇性和动态不稳定性的中间机制是这项工作的主题。

“瞬态”一词在这里用来表示一种独特的，自我限制的固定的活动模式，类似于它在动力学系统理论中的用法。通常，瞬态描述了系统在接近吸引子时在初始阶段发生的行为。在这项工作中，由于潜在吸引子的不断变化，系统被认为永远处于“初始阶段”。由于控制参数的变化（例如，由调制相互作用引起的连接强度的变化），这些变化可能是真实且明显的。本文关注的是当系统移动到吸引子的不同部分时吸引子的明显变化，给人以为吸引子本身已经发生了变化的印象。这种从一种动力到另一种动力的明显“转换”在这里被描述为动力的不稳定或亚稳态（Kelso，1995）。关于动态不稳定性及其与动态系统其他方面的关系，请参见 Kelso（1995）。

本文分为三个部分。第一部分讨论增加模拟神经元群体之间的外部联系的影响。在本节中，我们观察到，正如所预测的那样，动态过程从稳定的不连贯转变，其中每个种群都通过亚稳性机制（本身固有地不稳定的瞬态和稳定的连贯周期）保持了各自独特的振荡动力（Kelso，1995 年），最终形成了一个具有相锁和完全夹带的稳定相干机制。亚稳态的一个关键特征是对瞬态序列表示的频率进行动态调制。频谱密度的这种特征变化性将在随后的部分中用作亚稳性的度量。

第二部分尝试使用在短时间内重复测量的光谱密度的不确定性（熵）来表征亚稳态。然后，当这些连接存在但稀疏时达到最大值时，该措施用于证明转移性对神经元群体之间的外在耦合密度表现出倒置的 U 依赖性。相反，“维复杂度（用相关维度量）单调下降，表明亚稳态复杂度和混沌本质上是不同的。这些发现与 Friston 等人（1995a）使用复杂度的线性度量的分析一致。

第三部分从吸引歧管的角度提出了关于亚稳定性的另一观点。吸引子就是表面（即流形），它包含将系统所有组件（例如，多通道脑磁记录中的通道）的时间序列相互绘制在一起时所描绘的轨迹。如果吸引子是一个奇怪的吸引子（即分数维数大于 2），则该系统称为混沌。奇怪的或“混乱的”吸引子的特征是其演

化过程中具有不确定性，有时被称为“对初始条件的敏感性”，并且与吸引子流道上的指数分布有关（Tsonis，1992 年）。）。“混乱”和“复杂性”之间的区别是至关重要的，代表了本文的重点。

二、增强外部连接性的效果

本节介绍了模拟的神经元系统，该系统用于检查改变神经元群体之间外部连接的稀疏性的影响。简而言之，我们表明，随着外部连接性的增加，系统会从复杂的亚稳态行为机制转变为全局一致性机制。在下文中，矢量用粗体小写字母表示，矩阵用粗体大写字母表示。

2.1 非线性模拟

模拟包括 6、8 和 16 个单元的三组。在每个组中，每个单元通过兴奋性连接与其他每个单元紧密相连。一组内的所有单元都直接与抑制性单元相互连接（参见 GABA 抑制性中间神经元）。选择这些固有的或组内的连通性以确保混沌动力学。两组之间的外部联系是兴奋性的（参见谷氨酰胺皮质投射）。组内兴奋性和抑制性连通性矩阵（E_w 和 I）包含选自均匀随机分布[0，1]的连接强度，并进行缩放，以使所有元素的平方和为 0.2。为了确保系统具有耗散性，我们在 I 的前导对角线的随机元素上添加了 0.125（在归一化之前）。这可以模拟真实大脑活动或适应能力的下降。组间连接基于矩阵 E_b，矩阵 E_b 的元素选自单位正态分布。然后使用 S 形函数将这些连接强度转换为[0，0.0008]。后一个连接的稀疏性或分布由控制参数 α 确定（请参见下文）。通过积分获得动力学

$$\partial s_i(t)/\partial t = f_i\{s_1(t)\cdots s_n(t)\} = \sum E_{ij}\cdot s_j(t) - s_i(t)\cdot\sum I_{ij}\cdot s_j(t) \qquad (1)$$

$$\partial \mathrm{s}(t)/\partial t = \mathrm{E}\cdot\mathrm{s}(t) - \mathrm{diag}(\mathrm{s}(t))\cdot\mathrm{I}\cdot\mathrm{s}(t) \qquad (2)$$

$$\mathrm{E} = \mathrm{E_W} + c(\alpha, \mathrm{E_b}) \qquad (3)$$

$$c(\alpha, \mathrm{E_b}) = 0.0008\cdot\tanh(\alpha + 2\cdot\mathrm{E_b}) \qquad (4)$$

E_{ij} 是 E 的元素，而 I_{ij} 是 I 的元素。$\mathrm{s}(t)$ 是列向量，其中 $s_i(t)$ 表示第 i 个单元的活动。$\partial s_i(t)/\partial t$ 是单位时间内单位 i 的活动性变化。$c(\alpha, \mathrm{E_b})$ 是 $\mathrm{E_b}$ 的元素矩阵函数，并返回连接强度矩阵，该矩阵构成兴奋性连接 E 的组间成分。这种贡献随着 α 的增加使我们能够以连续的方式操纵相对较强的连接（即稀疏性）的数量。

这些方程式的形式意味着，单元 j 的兴奋性输入会根据兴奋性连接强度 E_{ij} 增加单元 i 中的活动。由抑制连接 I_{ij} 介导的抑制输入受所讨论单元固有的活性调节。这种非线性相互作用模拟了电压依赖性抑制，该效应仅在突触后去极化的情况下才能实现。这种形式的状态方程还可以确保给定所有 E_{ij} 和 I_{ij} 的活动 $s_i(t)$ 的正性。0。然后将产生的活动解释为瞬时发放率。尽管式（1）看起来很简单，但它可以导致明显的非线性动力学，使人联想到具有自发周期性爆发的神经系统。

我们以前曾使用该模型通过 fMRI 数据估算人类视觉皮层的调节性相互作用（Friston 等，1995b）。

每次模拟包含 2048 次迭代“老化”之后的 2^{14} 次迭代。此初始阶段确保了仅由于初始条件而导致的瞬变消失了。从均匀随机分布[0，1]中选择初始活动。每次迭代都对应一个时间单位，该时间将这些模拟与真实的神经元动力学相关联，以毫秒为单位（即 $\partial t = 1ms$ ）。每个模拟持续约 16s。这些模拟产生的主要振荡动力学则对应于大脑中看到的范围。模拟系统的固有时间常数（即单位活动的自相关函数的宽度）约为 24-64ms。

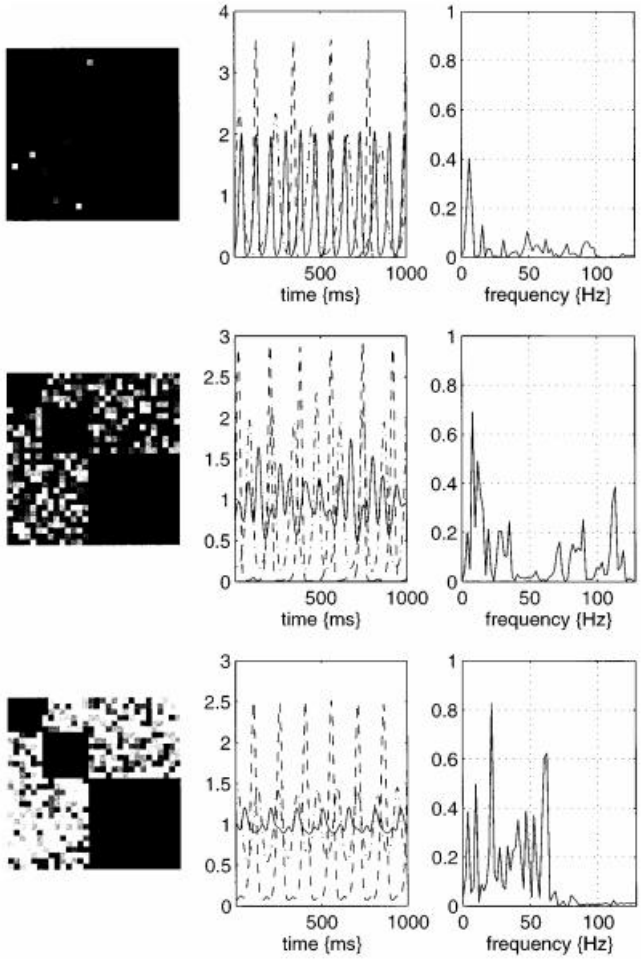

图 1 （左）：与正文中的 $c(\alpha, \mathrm{E_b})$ 对应的外部连通性矩阵。灰度为（0－0.0008）。（中）：等式（1）1000 次迭代的动力学示例，显示了三个组中每个组的第一个单元的活动（第一组：实线，第二组：点划线，第三组；虚线）。这些时间序列已标准化。最上面一排，缺乏连通性；中排，连接稀疏；和底行，密集的连接。（右）：使用 Welch 平均周期图方法估算的第一组和第三组的第一单元之间的相干函数，窗口长度为 512ms。

2.2 增强外部连接

如上所述，使用α的低，中和高值（即，稀疏，中等和密集的互连性）重复仿真，研究了增加外部连接性的效果。图 1 显示了一组给定连通性矩阵的一组典型仿真结果。左边是外部连接$c(\alpha, \mathrm{E_b})$的图像表示，它们都缩放到相同的最大值。中间的图显示了所得动力学的一部分（2^{14}次迭代中的 1000 个以上）。显示了每个组中从第一个单位开始的时间序列。右图显示了使用 Welch 平均周期图方法估算的第一组和最后一组的第一个单位之间的相干性。这些功能反映了在所示频率上两组之间的锁相干相干相互作用的程度。第一行（$\alpha = -5$）表示外部连接很少，其中三个组中每个组的动力学在很大程度上是独立的。从三个单元显示周期性活动爆发的独特频率（中间图）和组之间的最小连贯性（右图）可以清楚地看出这种稳定但不耦合的活动模式。当外部连接性增加时（中间排，$\alpha = -1$），动力学表现出明显但复杂的相互作用。这些动力既不是独立的也不是连贯的。这些动态特性在延长的时间段（仅顶部，仅第一单元）和 2000ms（底部，所有三个单元）中更详细地显示在图 2 中。第一组和第三组之间的一致性提高了，并且具有相当“宽带”（图 1 右）。第一个单元（实线）反映了一定程度的亚稳态，具有短暂的双峰或三连发的爆发，被第三个单元（虚线）的明显抑制打断了。这种“不稳定的稳定性”是亚稳态复杂性的标志，可以被描述为一系列固定的连续表达。随着连接性的进一步提高（图 1 的下排，$\alpha = 1.2$），动态特性变得连贯，具有清晰的锁相和大约 20 和 60Hz 的连贯性（右）。第一和第二（点划线）之间的相互作用表明具有一定程度的转移性，但不如先前的模拟那么明显。

如果亚稳定的特征在于稳定的瞬态周期或不同瞬态的反复表达，则时间序列的频率组成或频谱密度应随时间变化。但是，如果动力学是稳定的，则相应的光谱密度将不会改变，这与该稳定性是由独立的固有动力学的表达（即，无连通性）还是由完全的相干性导致的无关（即密集的连接）。因此，光谱密度的变化性或稳定性可用于测量亚稳态。

三、测量可转移性

在本节中，我们将根据时间序列的频谱密度的不稳定性或熵来描述一种简单的亚稳态度量。然后将该措施应用于上一节的仿真中，以表征外部连接的稀疏性，尺寸复杂性和亚稳性之间的关系。

3.1 光谱密度

使用连续时间公式，对于任何给定的时间序列$\mathrm{s}(t)$，可以通过以下公式估算（时间相关的）光谱密度$g(w,t)$：

$$g(w,t) = \left| f(w,t) \right|^2 \tag{5}$$

$$f(w,t) = s(t) \otimes \{h(t) \cdot \exp(-jwt)\} = \int h(u) \cdot \exp(-jwu) \cdot s(t-u) du \tag{6}$$

w 是相关频率的 2π 倍。这里 $\otimes$ 表示卷积，$h(t)$ 是长度为 1 的一些合适的窗口函数。本文使用 Hanning 函数[钟形函数 $2\pi(1-\cos(2\pi t/(l)))/2$]，迭代次数为 512 次。$h(t)$ 的时间长度决定了估计频谱密度的时间段。图 3 给出了来自第一组的第一单元的时间序列的频谱密度分析（图 2 中显示的数据）。该时间序列的 2000 毫秒段显示在左上方。使用时间嵌入，相同的数据在右上方显示为相图。此相图不构成分析，而只是可视化潜在吸引子的一种方式。左下方 $g(w,t)$ 在 5000 毫秒内的图像表示。可以看出，光谱密度本身随时间变化并且表现出混乱的行为。相应的光谱密度吸引子显示在右下角，是通过绘制光谱密度时间序列的前三个主要组件或模式的活动相互绘制而成的。这些活动由点积 $g(w,t)\cdot p_i(w)$ 给出，其中 $p_i(w)$ 是频谱密度协方差矩阵 $Cov\{g(w,t)\}$ 的第 i 个特征向量。$Cov\{g(w,t)\}$ 的第 i 行和第 j 列中的元素包括 w_i 和 w_j 处的光谱密度随时间的协方差。这只是一种以显示最多结构的方式绘制 m 维吸引子的三维视图的设备。m 是所测量的频率数，在这种情况下为 16。

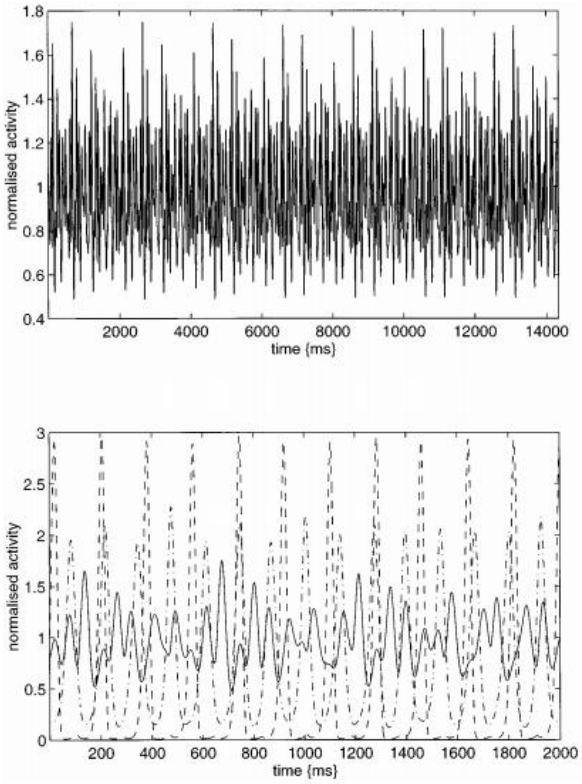

图 2 亚稳态动力学。（顶部）在整个模拟过程中（丢弃初始时段后）第一组第一单元的活动。（下图）在 2000ms 内所有三个第一单元的动态变化，如图 1 的中间行所示。这些时间序列已被标准化。

频谱密度吸引子有一个有趣的解释，其中每个区域对应于 $s(t)$ 中的一个或多个瞬态：每次表示一个瞬态（具有不同的频谱密度），频谱密度空间中的轨迹就

会移动到一个新的区域。换句话说，频谱密度空间中的一个区域对应于原始时间序列中的“瞬变”，并且等效地对应于原始动态吸引子的特定子流形。

3.2 亚稳态的度量

从直觉上可以看出，大的光谱密度吸引子“覆盖”了更多区域，并反映出更多的瞬态（即亚稳）和多样性。熵 H 提供了频谱密度吸引子的量度，在高斯假设下（Jones，1979 年），

$$H = \log(2\pi e^{m} \det\{Cov\{g(w,t)\}\})/2 \tag{7}$$

det{·} 表示矩阵的行列式。这个简单的表达式提供了以下用于评估作为外部连接性函数的亚稳定性的度量。

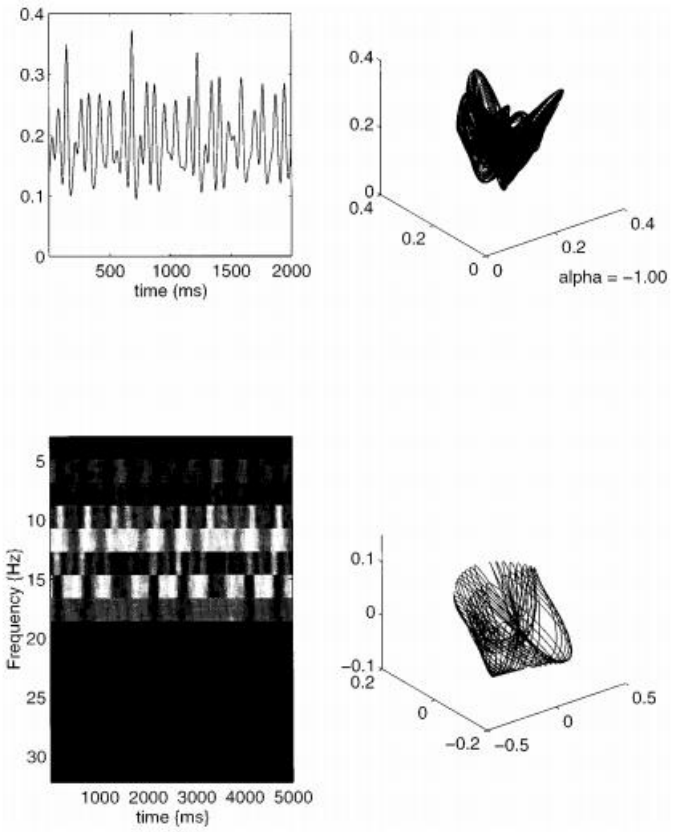

图 3 （左上方）第一组的第一个单元经过 2000 次迭代的动力学。（右上方）使用时间嵌入和 64 次迭代的滞后相同时间序列的相图或动态吸引子。（左下）频谱密度与时间的关系，以图像格式显示。数据已经过均值校正。灰度是任意的。（右下）以光谱密度时间序列的前三个主要成分或模式表示的光谱密度吸引子。

3.3 维度复杂性和亚稳定性

重要的是要意识到，亚稳态动力学所体现的复杂性与使用其他非线性表征所测量的复杂性非常不同。相关维数（D_2）是一种常用的非线性度量，它反映了底层吸引子的混乱程度。D_2 通常被称为“维复杂度”，反映了轨迹的空间填充性

质：它与吸引子歧管上附近轨迹的平均指数散度有关。在这项工作中，我们根据 Kaplan-Yorke 猜想，使用系统轨迹的 Lyapunov 指数估算了 D_2（Kaplan 和 Yorke，1979）。Lyapunov 指数测量附近轨迹的指数发散度，并对应于雅可比矩阵的本征值 λ（Tsonis，1992）。雅可比矩阵 J 的元素是 $\partial f_i / \partial s_j$，并使用等式推导（1）。这种计算 Lyapunov 指数的方法称为 Jacobian 方法，它取决于了解控制系统行为的状态方程。很容易证明，轨迹 $s(t)$ 的小扰动 $s*(t)$ 根据 $\partial s*(t) / \partial t \approx \mathrm{J} \cdot s*(t)$ 演化，解为 $s*(t) \approx \exp m\{\mathrm{J} \cdot t\} \cdot s*(0)$ （Tsonis，1992），其中 $\exp m\{\cdot\}$ 是矩阵指数。考虑等于 J 的第 k 个特征向量的初始扰动的演化，即 $s*(0) = e_k$。换句话说，沿着第 k 个主轴的发散的扰动随指数 λ_k 呈指数增长。因为 Lyapunov 指数本身就是时间相关的（Tsonis，1992），所以我们使用了在系统轨迹上评估其真实成分的期望。

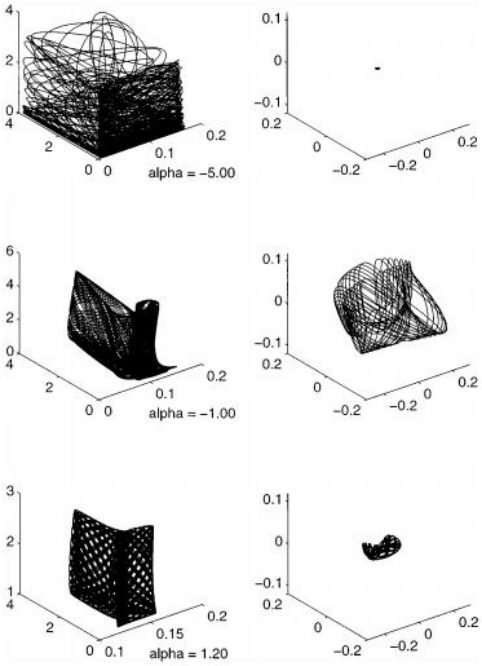

图 4 （左）相图或动态吸引子，通过绘制第一组各组的活动相互绘制而获得。（右）基于第一组中的单位的相应光谱密度吸引子。最上面一排，稀疏连接；中排，中等连接；和底行，密集连接。三个光谱密度吸引子的轴已制成相同，以便进行比较。

我们以前的分析（Friston 等，1995a）建议，随着外部连接性的增加，维复杂度会单调下降。如果人们认为在没有任何连通性的情况下，每个孤立的群体都将自己的维度贡献给整体维度，则可以直观地看出这一点。随着连通性的增加，系统不再是单独的混沌系统的集合，而是开始表现为具有相对较低维度的单个系统。这与亚稳表达不同，后者先上升后下降。这一点在图 4 中提出。

图 4 给出了图 1 所示的三个模拟中的每一个的动力学和光谱密度属性（上-稀疏连通性，中-中等连通性和下-密集连通性）。所示的动态吸引子对应于每个组的第一个单元所描绘的轨迹。随着外部连通性的增加，这些吸引子的空间填充

特性随之下降，尺寸复杂度相应降低（见下文）。相反，谱密度吸引子的空间填充性质随着亚稳态动力学的表达而增加，然后又下降。

我们测量了作为外部连接α的函数的亚稳度（H，第一单元）和尺寸复杂度（D_2）。如预期的那样，尺寸复杂度随着α的增加而单调下降。相反，H 先上升后下降（见图 5）。产生最大亚稳性的外部连接强度的分布对应于稀疏度 0.12，使用最大强度的 50％阈值定义连接。

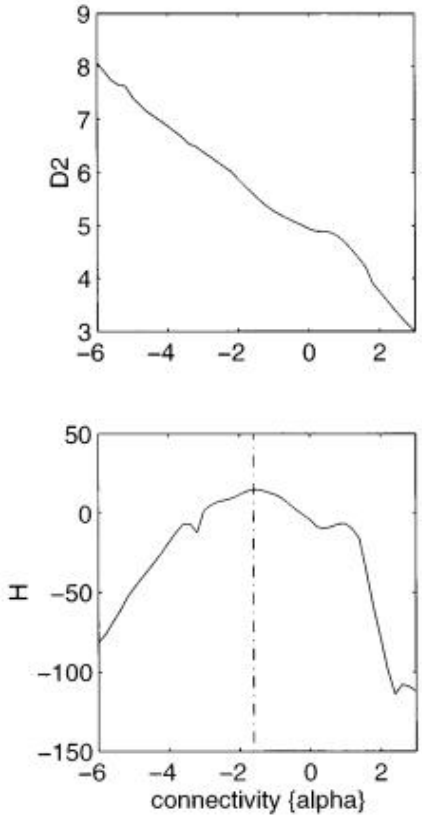

图 5 （顶部）维数复杂度（D_2）和（底部）转移性（H）作为模拟神经元组之间外部连接（α）的函数。要注意的关键是，这两种形式的复杂度是可分解的，并且 H 在中等连接状态中达到峰值。

四、可转移性和吸引子流形

我们根据瞬态的成功表达来构架亚稳态，当模拟的神经元群体松散耦合或稀疏连接时出现瞬态。在本节中，我们将根据潜在的吸引子对亚稳性进行严格的重新表述。

尽管混沌系统可以由单个吸引子歧管来表示，但反复创建和破坏类瞬态动力学可能会产生不稳定的印象，其中吸引子歧管本身似乎会随着时间而变化。当然不是这种情况，因为只有一个吸引子表面，但是如果一次观察到该系统的时间很短，一个人会看到一个瞬态动态，然后是另一个，然后又是另一个或第一个。在 Kelso（1995）之后，这种连续的自限性重复模式被称为亚稳态。可以通过复杂

的吸引子流形来理解这种现象，该流形在将轨迹逃逸到吸引子流形的另一个局部结构化部分之前将其局部地捕获在某个“子流形”中。这些子歧管与正常的吸引子歧管完全相同，但事实是它们连接到或嵌入更大的表面。在某个时刻，轨迹将找到此连接，并且随着轨迹移至另一个子流形，将出现一个新的瞬变。注意，吸引子的复杂度与其维度不直接相关（例如，由 D_2 测量）。后一种措施涉及歧管的整个空间平均的空间填充特性。如此处所述，复杂性与歧管的形状有关，该形状可以表征为一组相连的子歧管，每个子歧管都可以在有限的时间段内隔离轨迹，另请参见 Freeman 和 Barrie（（1994 年）。

如果在短时间内观察到该系统，则可能无法区分真实的（简单的）吸引子歧管和子歧管。但是，如果继续观察，如果观察到的歧管是复杂流形的一部分，它将最终发生变化。吸引子的这种明显的动态变化是亚稳态的特征，并为上一节中介绍的措施提供了基础（即，在短时间内重复观察时，关于吸引子的不确定性）。更确切地说，我们使用了现存子流形的多元“特征”（频谱密度）的熵。

五、结论

总之，当模拟的神经元种群之间连接稀疏时，可能会发生复杂的亚稳态动力学。这种复杂性的特征是一系列类似瞬态的动力学，给人以不断变化的吸引子流向的幻觉。

神经元动力学可以被描述为瞬态的时间序列（Friston，1995）。参见 Mayer Kress（1991）和 Fuchs（1992）为引人注目的例子，Pfurtscheller 和 Aranibar（1979）研究了与自律运动有关的频谱密度变化。在此基础上，并根据上述模拟，我们推断神经元动力学既不是由单独的吸引子集合构成的，也不是由简单的低维吸引子来建模的，而是与随后发生的吸引子流形相一致的。许多分离的吸引子松散地耦合在一起。该流形具有特殊的复杂性，其中的轨迹显示出复杂的亚稳态动力学，并反复出现破坏了瞬态动力学。复杂的流形不一定与高维复杂性相关，因为它的主要特征是轨迹在子流形中的局部陷入或“纠缠”（与它的空间填充特性相反）。

此处介绍的用于测量亚稳度的技术非常简单，可以在表征动态系统时提供另一种观点。这一点特别重要，因为非线性分析程序（例如相关维数）通常很难应用于经验数据，并且当使用几种互补方法时会出现更完整的图像。

有人提出，像大脑这样的非线性系统的复杂性应当包括亚稳态。此外，与当前对自组织系统的复杂性的大多数看法保持一致，这种丰富的间歇性，动态不稳定性或亚稳定性形式可在临界点或相变附近的参数空间范围内找到（例如，Kauffman，1992；Kelso，1995）。这项工作表明，对于大脑来说，关键区域涉及稀疏的外部连接。

六、参考文献

[1] Edelman, G. M. 1993. Neural Darwinism: Selection and reentrant signalling in higher brain function. Neuron 10:115–125.

[2] Freeman, W., and Barrie, J. 1994. Chaotic oscillations and the genesis of meaning in cerebral cortex. In Temporal Coding in the Brain (Buzsaki, R. Llinas, W. Singer, A. Berthoz, and T. Christen, Eds.), pp. 13–38. Springer–Verlag, Berlin.

[3] Friston, K. J. 1995. Neuronal transients. Proc. R. Soc. London Ser. B 261:401–405.

[4] Friston, K. J ., Tononi, G., Sporns, O., and Edelman, G. M. 1995a. Characterising the complexity of neuronal interactions. Hum. Brain Map. 3:302–314.

[5] Friston, K. J ., Ungerleider, L. G., Jezzard, P., and Turner, R. 1995b. Characterising modulatory interactions between V1 and V2 in human cortex with fMRI. Hum. Brain Map. 2:211–224.

[6] Fuchs, A., Kelso, J. A. S., and Haken, H. 1992. Phase transitions in the human brain: Spatial mode dynamics. Int. J. Bifurcat. Chaos 2:917–939.

[7] Gray, C. M., and Singer, W. 1989. Stimulus specific neuronal oscilla- tions in orientation columns of cat visual cortex. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 86:1698–1702.

[8] Jones, D. S. 1979. Elementary Information Theory. Clarendon Press, Oxfor d.

[9] Kaplan, J ., and Yorke, J. 1979. Chaotic behavior of multidimensional difference equations. In Functional Differential Equations and Approximation of Fixed Points H. O. Peitgen and H. O. Walther, (Eds.). Springer, Berlin/New York.

[10] Kauffman, S. A. 1992. The sciences of complexity and ‘‘origins of order.’’ In The Principles of Organization in Organisms (J. E. Mittenthal and A. B. Baskin, Eds.), pp. 303–320. Addison–Wesley, New York.

[11] Kelso, J . A. S. 1995. Review of Dynamic Patterns: The Self- Organisation of Brain and Behavior. MIT Press, Cambridge, MA.

[12] Mayer-Kress, G., Barczys, C., and Freeman, W. 1991. Attractor reconstruction from event-related multi-electrode EEG-data. In Mathematical Approaches to Brain Functioning Diagnostics (I. Dvorak and A. V. Holden, Eds.), pp. 315–336. Manchester Univ. Press, New York.

[13] Pfurtscheller, G., and Aranibar, A. 1979. Evaluation of event-related desynchronisation (ERD) preceding and following voluntary self- paced movement. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 46:138– 146.

[14] Sporns, O., Gally, J. A., Reeke, G. N., and Edelman, G.M. M. 1989. Reentrant signalling among simulated neuronal groups leads to coherence in their oscillatory activity. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 86:7265–7269.

[15] Tononi, G., Sporns, O., and Edelman, G. M. 1994. A measure for brain complexity: Relating functional segregation and integration in the nervous system. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91:5033–5037.

[16] Tsonis, A. A. 1992. Chaos: From Theory to Applications. Plenum, New York.

[17] Zeki, S. 1990. The motion pathways of the visual cortex. In Vision: Coding and Efficiency (C. Blakemore, Ed.), pp. 321–345. Cam- bridge Univ. Press, Cambridge, UK.