

---

Principle of neural computation

# 相同 $\theta$ 神经元的动力学

The Dynamics of Networks of Identical Theta Neurons

---

The screenshot shows the SpringerOpen article page for "The Dynamics of Networks of Identical Theta Neurons" by Carlo R. Laing. The page includes the SpringerOpen logo, search and navigation links, and a navigation menu with "Articles" selected. The article title is prominently displayed, along with the author's name and a "Download PDF" button. A sidebar on the right lists sections: Abstract, Introduction, and Instantaneous Synapses. The article is published in "The Journal of Mathematical Neuroscience", volume 8, issue 4, in 2018. It has 3616 accesses and 2 Altmetric metrics.

---

原著 Carlo R. Laing

翻译 Song Jian (School of Mathematics in SCUT)

---

The Journal of Mathematical Neuroscience

journal homepage:

<https://mathematical-neuroscience.springeropen.com/articles/10.1186/s13408-018-0059-7>

## Author information

### The Dynamics of Networks of Identical Theta Neurons

Article history:

Published: 05 February 2018

*CarloR.Laing<sup>a</sup>*

AFFILIATIONS

<sup>a</sup>School of Natural and Computational Sciences, Massey University, Private Bag 102-904 North Shore Mail Centre, Auckland, New Zealand

## 摘要【ABSTRACT】

我们考虑有限和无限的全连接同神经元的耦合网络。研究了两种类型的突触相互作用: 瞬时和延迟 (通过一级突触加工)。广泛使用了 Watanabe/Strogatz (WS) ansatz, 以降低相同正弦耦合振荡器网络的维数。除了与 WS ansatz 运动常数相关的简并性外, 我们还发现了由简化模型的可逆性和突触输入形式导致的瞬时耦合神经元的连续解族。我们还研究了一些类似的相关模型。我们的结论是, 所有对全连接耦合的相同神经网络的动力学可能是令人惊讶的复杂。

**Keywords:** *Theta neurons · Watanabe/Strogatz ansatz · Bifurcation*

### Abbreviations

WS Watanabe/Strogatz

SNIC saddle-node on invariant circle

ODE ordinary differential equation

QIF quadratic integrate and fire

OA Ott/Antonsen

## 文章导航

<b>1 引言【INTRODUCTION】</b>	<b>5</b>
<b>2 瞬时突触 [Instantaneous Synapses]</b>	<b>5</b>
2.1 方程的推导	5
2.2 Infinite $N$ , Equally-Spaced Constants	8
2.2.1 Excitatory Coupling	8
2.2.2 Inhibitory Coupling	9
2.3 有限 $N$ , 等间距常数	10
2.3.1 Fixed Points	10
2.3.2 Other Orbits	12
2.4 Finite $N$ , Non-Uniform $\psi_k$	13
2.5 Summary	13
<b>3 突触动力学 [Synaptic Dynamics]</b>	<b>13</b>
3.1 Infinite $N$ , Equally Spaced Constants	15
3.2 Finite $N$ , Equally Spaced Constants	15
3.3 Finite $N$ , Unequally Spaced Constants	15
3.4 总结	16
<b>4 Other Similar Models</b>	<b>16</b>
4.1 Gap Junction Coupling	16
4.2 Conductance Dynamics	18
4.3 Winfree Model	18
4.4 QIF Neurons	19
<b>5 讨论与结论 [Discussion and Conclusion]</b>	<b>21</b>
<b>6 Acknowledgements</b>	<b>22</b>
<b>7 Publisher' s Note</b>	<b>22</b>
<b>8 参考文献</b>	<b>23</b>

## 1 引言【INTRODUCTION】

由于其分析的不可控性，许多对模型神经元大网络的调查涉及大量的数值模拟 [1-4]。在没有任何关于神经元之间连接的详细知识的情况下，人们可能会假设最简单的连接形式：全对全。我们还可能（再次，为了简单起见）假设神经元是相同的。一般来说，这种高度对称的网络的吸引子要么是完全同步，要么是更一般的同步，其中神经元遵循相同的周期性轨道，但它们之间有相移。其他可能的吸引子是集群状态，其中一些神经元子集是完全同步的，或部分同步，其中单个振荡器显示准周期行为，而网络作为一个整体是周期性的 [5, 6]。由于系统的对称性，这类网络的可能动态会非常复杂 [7, 8]。

完全同步对应于一种降维形式，因为网络有效地被一个自我耦合的神经元所取代。然而，这种状态的稳定性取决于围绕它的全部动力学的线性化。在本文中，我们使用另一种形式的降维，即 Watanabe/Strogatz (WS) 定理 [9, 10]，适用于相同相位振荡器的全对全耦合网络。为了使该定理适用，振荡器的速度场必须只包含相位变量的第一次谐波。Theta 神经元 [11, 12] 就是这样一个模型振荡器。

从一般的弱耦合振荡器网络推导出一个耦合相位振荡器的网络是众所周知的 [7, 13, 14]。与这些推导不同的是， $\theta$  神经元的方程只涉及一个相位变量，是鞍节点上圆 (SNIC) 分叉的正常形式，因此将描述所有经历这种分叉的神经元，至少在分叉的参数空间中的某个邻域。这样的分叉导致神经元属于 I 型 [15, 16]，即能够以任意低的频率发射。

以前的一些作者使用 WS 定理来研究相同的全对全耦合相位振荡器网络的动力学，但使用的基本振荡器模型是 Kuramoto [17, 18] 或 Kuramoto Sakaguchi 类型 [19-21]，或 Josephson 结 [22, 23]。我们将以这些结果为基础，但就我们所知，这是第一次应用于  $\theta$  神经元。

本文的结构如下。在第 2 节中，我们考虑了神经元之间的瞬时突触传递，在第 3 节中，我们考虑了延迟突触传递，其中延迟是由于突触处理。第 4 节讨论了其他四种相关类型的模型神经元，它们的网络可以用类似于第 2 节的方法进行分析。我们在第 5 节结束。

## 2 瞬时突触 [Instantaneous Synapses]

在本节中，我们考虑瞬时突触的意义，即神经元的突触输入以电流的形式，取决于与之相连的神经元的当前状态。

### 2.1 方程的推导

假设我们有一个由  $N$  ( $3 < N$ ) 个相同的神经元组成的网络，所有的神经元都通过瞬时突触连接起来。动力学描述为 [24-27]

$$\frac{d\theta_k}{dt} = 1 - \cos \theta_k + (1 + \cos \theta_k)(\eta + \kappa I) \quad (1)$$

$k = 1, 2, \dots, N$ ，其中

$$I = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (1 - \cos \theta_j)^2 \quad (2)$$

$\kappa$  是耦合强度 (可以是正的或负的)， $\eta$  是所有神经元解耦时的输入电流。和 (2) 中的  $j$  项表示第  $j$  神经元放电时发出的脉冲电流，即  $\theta_j$  增加到  $\pi$ 。函数  $(1 - \cos \theta)^2$  是非零的，除非  $\theta = 0$ ，因此这种耦合形式可以被视

为非物理的，但是脉冲可以通过增加 (2) 的二次幂更多地定位在  $\theta = \pi$  附近，下面将讨论。注意，每个神经元实际上是与自身耦合的，但这一项在和 (2) 中仅为  $N$  中的 1，因此对于较大的  $N$  将是可忽略的。

我们可以把 (1) 写成

$$\frac{d\theta_k}{dt} = \omega + \text{Im} [\text{He}^{-i\theta_k}], \quad (3)$$

其中  $\omega = \eta + \kappa I + 1$ ,  $H = i(\eta + \kappa I - 1)$ 。注意， $\omega$  是实数， $H$  是虚数。WS 定理 [9, 28] 指出，存在一个变换

$$\tan\left(\frac{\theta_k(t) - \Phi(t)}{2}\right) = \frac{1 - \rho(t)}{1 + \rho(t)} \tan\left(\frac{\psi_k - \Psi(t)}{2}\right); \quad k = 1, 2, \dots, N, \quad (4)$$

给出 (1)-(2) 的几乎任何解决方案 ( $\theta_k$ )，以  $N$  常数 ( $\{\psi_k\}, k = 1, 2, \dots, N$ ) 和三个变量 ( $\rho, \Phi$  和  $\Psi$ ) 计算，其中这些变量满足 ODEs

$$\frac{d\rho}{dt} = \frac{1 - \rho^2}{2} \text{Re} [\text{He}^{-i\Phi}], \quad (5)$$

$$\frac{d\Phi}{dt} = \omega + \frac{1 + \rho^2}{2\rho} \text{Im} [\text{He}^{-i\Phi}], \quad (6)$$

$$\frac{d\Psi}{dt} = \frac{1 - \rho^2}{2\rho} \text{Im} [\text{He}^{-i\Phi}]. \quad (7)$$

因此，虽然（对于给定的初始条件）(1) (2) 的解似乎有可能探索由  $\theta_k$  的  $N$  值描述的全部  $N$  维相空间，但该解实际上被限制在一个坐标为  $\rho, \Phi$  和  $\Psi$  的三维流形上。这个流形上的动力将取决于常数  $\{\psi_k\}$  的值。

有  $N$  变量  $\{\theta_k\}$ ,  $N$  常数  $\{\psi_k\}$  和三个变量  $\rho, \Phi$  和  $\Psi$ 。因此，我们需要指定三个约束条件，以便在  $\{\theta_i\}$  和  $\{\psi_k, \rho, \Phi, \Psi\}$  之间有一个唯一的关系，以确定初始条件，例如。一种方法是设置  $\rho(0) = \Phi(0) = \Psi(0) = 0$ ，这样  $\{\psi_k\} = \theta_k(0)$ 。然后用  $\rho(0) = \Phi(0) = \Psi(0) = 0$  整合 (5)-(7)，用  $\rho(t), \Phi(t)$  和  $\Psi(t)$  的解来重建  $\{\theta_k(t)\}$ ，使用 (4)。这里，约束条件是  $\rho(0), \Phi(0)$  和  $\Psi(0)$ 。另一组经常使用的约束是 [28]

$$\sum_{k=1}^N e^{i\psi_k} = 0; \quad \text{Re} \left[ \sum_{k=1}^N e^{2i\psi_k} \right] = 0 \quad (8)$$

考虑到  $N$  初始值  $\theta_k(0)$ ，通常可以唯一地确定  $\rho(0), \Phi(0), \Psi(0)$  和  $\{\psi_k\}$  的值，使 (4) 和 (8) 都成立 [9]。”通常”是指少于一半的神经元具有完全相同的状态的解决方案。这就排除了完全同步，而完全同步往往是人们感兴趣的状态；然而，我们可以通过简单考虑一个自我耦合的神经元的行为来理解完全同步的状态。除非另有说明，我们将使用 (8)。

为了使用 (5)-(7)，我们需要用新的变量和常量  $\{\psi_k\}$  来表示  $I$  (因此  $H$  和  $H$ )。现在 [28]

$$I = 3/2 - \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (e^{i\theta_j} + e^{-i\theta_j}) + \frac{1}{4N} \sum_{j=1}^N [(e^{i\theta_j})^2 + (e^{-i\theta_j})^2] \quad (9)$$

$$= 3/2 - (z\gamma + \bar{z}\bar{\gamma}) + (z^2\gamma_2 + \bar{z}^2\bar{\gamma}_2) / 4, \quad (10)$$

上面的横杠表示复共轭， $z = \rho e^{i\Phi}$ ,

$$\gamma = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N \frac{1 + |z|^{-2} \bar{z} e^{i(\psi_k + \Phi - \psi)}}{1 + \bar{z} e^{i(\psi_k + \Phi - \psi)}} = \frac{1}{N\rho} \sum_{k=1}^N \frac{\rho + e^{i(\psi_k - \psi)}}{1 + \rho e^{i(\psi_k - \psi)}} \quad (11)$$

和

$$\gamma_2 = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N \left( \frac{1 + |z|^{-2} \bar{z} e^{i(\psi_k + \Phi - \psi)}}{1 + \bar{z} e^{i(\psi_k + \Phi - \psi)}} \right)^2 = \frac{1}{N\rho^2} \sum_{k=1}^N \left( \frac{\rho + e^{i(\psi_k - \psi)}}{1 + \rho e^{i(\psi_k - \psi)}} \right)^2. \quad (12)$$

我们定义

$$C_n = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N e^{in\psi_k} \quad (13)$$

并看到  $C_0 = 1$ ，并且从 (8)， $C_1 = 0$ 。使用  $[1 + \rho e^{i(\psi_k - \psi)}]^{-1}$  的序列展开，我们可以写在一般情况下

$$\gamma = 1 + (1 - 1/\rho^2) \sum_{n=2}^{\infty} C_n (-\rho e^{-i\psi})^n \quad (14)$$

对于  $\psi_k = 2\pi k/N$  的特殊情况，即等间距  $\psi_k$   $C_N = 0$ ，除非  $N$  是  $N$  的倍数，当它等于 1 时。则 (14) 是一个几何级数

$$\gamma = 1 + \frac{(1 - 1/\rho^2) (-\rho e^{-i\psi})^N}{1 - (-\rho e^{-i\psi})^N} \quad (15)$$

(请注意，在 [17,21] 中给出的表达式是错误的)。

一般情况下，

$$\gamma_2 = \sum_{n=0}^{\infty} (n+1) (-\rho e^{-i\psi})^n \left[ C_n + \frac{2e^{-i\psi}}{\rho} C_{n+1} + \frac{e^{-2i\psi}}{\rho^2} C_{n+2} \right] \quad (16)$$

For evenly-spaced  $\psi_k$ ,

$$\gamma_2 = \sum_{k=0}^{\infty} (Nk+1) (-\rho e^{-i\psi})^{Nk} + \sum_{k=1}^{\infty} Nk \frac{2e^{-i\psi}}{\rho} (-\rho e^{-i\psi})^{Nk-1} + \sum_{k=1}^{\infty} (Nk-1) \frac{e^{-2i\psi}}{\rho^2} (-\rho e^{-i\psi})^{Nk-2} \quad (17)$$

$$= N \sum_{k=1}^{\infty} k (-\rho e^{-i\psi})^{Nk} + \sum_{k=0}^{\infty} (-\rho e^{-i\psi})^{Nk} - \frac{2N}{\rho^2} \sum_{k=1}^{\infty} k (-\rho e^{-i\psi})^{Nk} + \frac{N}{\rho^4} \sum_{k=1}^{\infty} k (-\rho e^{-i\psi})^{Nk} - \frac{1}{\rho^4} \sum_{k=1}^{\infty} (-\rho e^{-i\psi})^{Nk} \quad (18)$$

$$= 1 + \frac{(1 - 1/\rho^4) (-\rho e^{-i\psi})^N}{1 - (-\rho e^{-i\psi})^N} + N \frac{(1 - 1/\rho^2)^2 (-\rho e^{-i\psi})^N}{[1 - (-\rho e^{-i\psi})^N]^2} \quad (19)$$

无论  $\psi_k$  如何，如果  $\rho = 1$ ，那么  $\gamma = \gamma_2 = 1$ 。如果  $\rho < 1$  和  $\{\psi_k\}$  是均匀分布的，那么当  $N \rightarrow \infty$  时，我们看到  $\gamma \rightarrow 1$  和  $\gamma_2 \rightarrow 1$ 。在这些情况下，( $\gamma = \gamma_2 = 1$ )， $I$  变得与  $\Psi$  无关，(5) 和 (6) 与 (7) 解耦，即动力学变成二维的。

当  $N = \infty$  时，对 (1)-(2) 的动力学的另一种描述是通过写支配  $\theta_s, p(\theta, t)$  的概率密度演化的连续性方程 [26]。然后，我们可以使用 Ott/Antonsen (OA) 定理 [29,30]，将这个演化方程的动态变化简化为阶次参数  $z \equiv \int_0^{2\pi} p(\theta, t) e^{i\theta} d\theta$  的单一复杂方程：

$$\frac{dz}{dt} = i(\eta + kI)(1+z)^2/2 - i(1-z)^2/2 = i\omega z + H/2 - \bar{H}z^2/2 \quad (20)$$

其中  $\omega$  和  $H$  同上， $I = 3/2 - (z + \bar{z}) + (z^2 + \bar{z}^2)/4$ 。将  $z = \rho e^{i\phi}$  代入 (20)，并取实部和虚部，我们可以得到 (5) 和 (6)。因此，OA 定理对应于 WS 定理的一个特例：当  $N = \infty$  和常数  $\{\psi_k\}$  均匀地分布在  $[0, 2\pi]$  [28] 时。请注意，虽然 OA 定理给出了所有  $p(\theta, t)$  空间的不变流形上的动力学，但如果神经元是相同的，流形不是吸引的，因此全部动力学不是由 (20) 给出的，必须用 WS 定理 [17,28] 来描述。

## 2.2 Infinite $N$ , Equally-Spaced Constants

我们现在考虑  $N = \infty$ , 密度为  $\psi_k$  的情况。因此我们感兴趣的是 (20) 的解, 写成

$$\frac{dz}{dt} = i(\eta + \kappa I + 1)z + i(\eta + \kappa I - 1)(1 + z^2)/2, \quad (21)$$

其中

$$I = 3/2 - (z + \bar{z}) + (z^2 + \bar{z}^2)/4. \quad (22)$$

注意 (21)-(22) 在  $(z, t) \mapsto (\bar{z} - t)$  下是不变的, 即在实轴上的同时反射和时间的反转。这对可能的动力学有重大影响。

### 2.2.1 Excitatory Coupling

首先考虑  $\kappa = 1$ 。通过在 (5) 中设置  $d\rho/dt = 0$ , 并回顾  $H$  是虚数, 我们发现 (21) - (22) 的两种固定点。(i)  $\rho = 1$  的固定点和 (ii)  $\Phi = 0$  的固定点。从 (6) 中, 那些  $\rho = 1$  的固定点满足

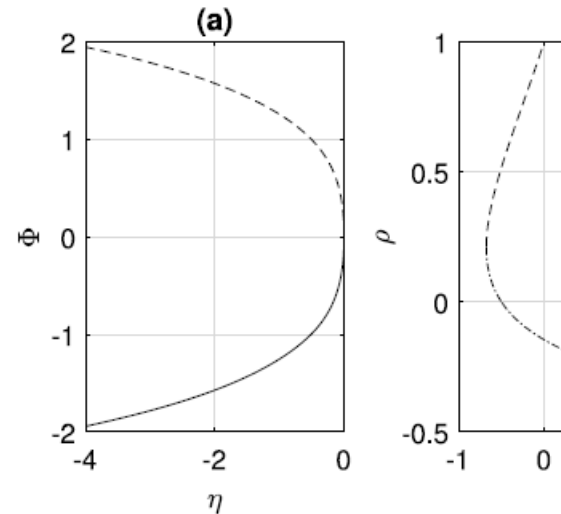
$$0 = \omega + \text{Im}[H e^{-i\Phi}] = \eta + \kappa I + 1 + (\eta + \kappa I - 1) \cos \Phi, \quad (23)$$

其中

$$I = 3/2 - 2 \cos \Phi + \cos(2\Phi)/2. \quad (24)$$

这些解如图 1(a) 所示。注意, 这些解可以直接从 (1)-(2) 中找到。对于相同的神经元,  $\rho = 1$  对应于全锁, 因此所有  $\theta_i$  都等于  $\Phi$ , 一个简单的三角恒等式从 (2) 得到 (24)。

**Fig. 1 (a):** Fixed points of (21)–(22) with  $\rho = 1$ . Solid: stable, dashed: unstable.  
**(b):** Fixed points of (21)–(22) with  $\Phi = 0$ . Dash-dotted: focus, dashed: saddle.  $\kappa = 1$



类型 (ii) 具有  $\Phi = 0$  的解有  $z = \rho$ 。从 (6) 开始, 它们满足

$$0 = \omega + \frac{1 + \rho^2}{2\rho} \text{Im}[H] = \eta + \kappa I + 1 + \frac{1 + \rho^2}{2\rho}(\eta + \kappa I - 1), \quad (25)$$

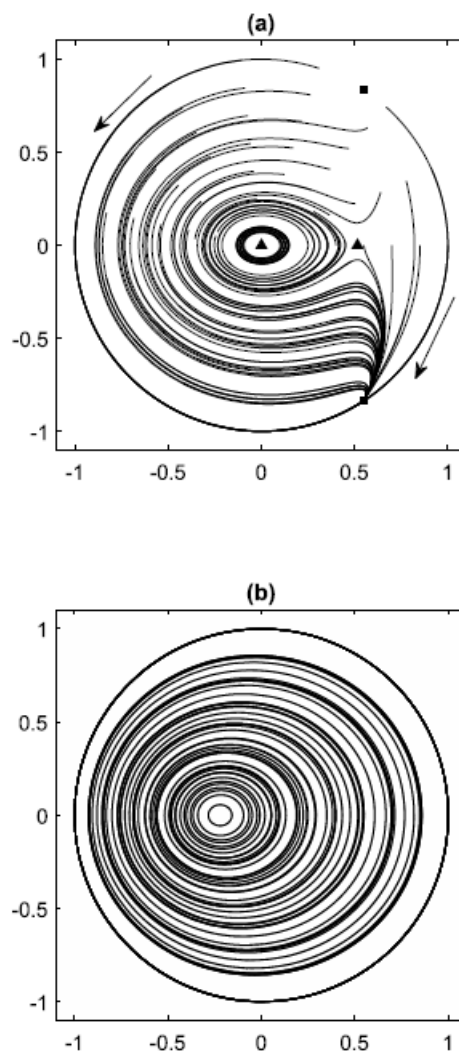
其中  $I = 3/2 - 2\rho + \rho^2/2$ 。这些解 (由于物理原因限制为  $-1 \leq \rho \leq 1$ ) 如图 1(b) 所示。当  $\eta$  增加 ( $\eta$  为负值) 时, 在鞍节点分叉中创建两个解决方案。一个是特征值和为零的鞍, 另一个是纯虚特征值的焦点; 这些性质源



于系统 [31] 的可逆性。这些不动点对应于伸展状态，在这种状态下，所有神经元都遵循相同的轨迹，但在时间上彼此之间的位移相等，这样，像  $z$  这样的平均量是常数 [9,32,33]。请注意，图 1(a) 所示的解与图 1(b) 中的鞍解在  $(\eta, z) = (0, 1)$  处发生碰撞。

$\eta = 0.5$  时的解和固定点的选择如图 2(A) 所示。我们看到，对于这些参数值，初始条件要么倾向于稳定的下半平面不动点 (即静止)，要么 (如果它们位于鞍点不动点的同宿轨道所包围的区域) 遵循连续的周期轨道族之一。对于  $\eta > 0$ ，唯一剩下的不动点是焦点，相空间 ( $\rho \leq 1$ ) 充满了连续的周期轨道族 (见图 2(b))，这也是由于系统的可逆性。

**Fig. 2** (a) Solutions of (21)–(22) in the  $z$  plane, with arrows showing the direction of increasing time. Fixed points are shown with solid squares ( $\rho = 1$ ) and triangles ( $\Phi = 0$ ).  $\eta = -0.5, \kappa = 1$ . (b) Solutions for  $\eta = 0.5, \kappa = 1$

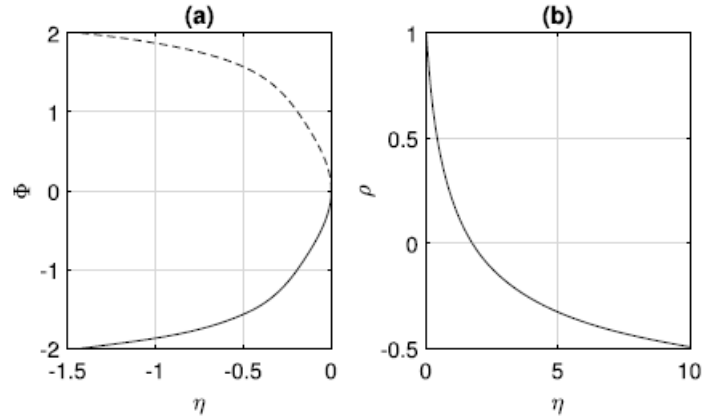


### 2.2.2 Inhibitory Coupling

现在考虑  $\kappa = 0.5$ ，与兴奋耦合一样，存在不动点  $\rho = 1$ ，由 (23)(24) 给出，如图 3(a) 所示。 $\eta > 0$  时，还存在一个焦点固定点 (呈展开状态)，如图 3(b) 所示。这个不动点周围是一个连续的周期轨道，如图 2(b) 所示。(注意，对于强抑制，即  $\kappa$  大且为负，图 3(a) 所示的情况可能变得更加复杂，具有多个稳定不动点。这是

由于 (2) 中的脉冲宽度有限, 当脉冲变窄时, 多稳定性区域消失了。

**Fig. 3** (a): Fixed points of (21)–(22) with  $\rho = 1$ . Solid: stable, dashed: unstable. (b): Focus fixed point of (21)–(22) with  $\Phi = 0$ .  $\kappa = -0.5$



综上所述, (21)(22) 的动力学由于其可逆性质是非一般的, 这可能导致连续族的中立稳定周期轨道的存在。

## 2.3 有限 $N$ , 等间距常数

我们现在考虑有限  $N$  但具有等距  $\{\psi_k\}$  的情况。因此我们考虑 (5)-(7), 其中  $I$  通过  $\gamma$  和  $\gamma_2$  依赖于  $\Psi$ 。首先我们指出这个系统在转换  $(\rho, \Phi, \Psi, t)$  下的可逆性映射为  $(\rho, -\Phi, -\Psi, -t)$ 。这个变换交换产物  $z\gamma$  和  $\bar{z}\bar{\gamma}$ , 和  $z^2\gamma_2$  及其共轭物。这使得  $I$  (以及  $\omega$  和  $H$ ) 保持不变。记住  $H$  是虚的, 我们看到这个变换使 (5)-(7) 保持不变, 即它们是可逆的。

### 2.3.1 Fixed Points

类型 (i)  $\rho = 1$  的不动点持续存在, 独立于  $N$ , 因为这些解决方案有  $\gamma = \gamma_2 = 1$ 。  $\Phi$  的值通过求解 (23)-(24) 得到。然而, 这些不动点有  $d\Psi$  的任意值, 因为  $d\Psi/dt = 0$ 。关于类型 (ii) 为  $N = \infty$  存在的固定点, 如第 2.2.1 节所分析的, 它们具有常数和一般非零  $d\Psi/dt$ 。因此, 对于有限的  $N$ , 我们期望它们以随时间变化的轨道出现,  $\rho$  和  $\Phi$  的波动幅度在  $N \rightarrow \infty$  时趋于零。为了理解这一点, 假设  $\rho$  是一个常数。那么  $\gamma$  和  $\gamma_2$  将有  $N$  的振荡周期, 因为  $\Psi$  经历了一个振荡周期。因此  $I$ ,  $\omega$  和  $H$  在  $\Psi$  的周期内都有  $N$  的振荡,  $\rho$  和  $\Phi$  也是如此。因此, 对于无限  $N$  存在的类型 (ii) 不动点对于有限  $N$  将出现为准周期轨道, 其中  $\rho$  和  $\Phi$  在  $\Psi$  中每一次完整旋转都经历  $N$  振荡。图 4 中显示了  $N = 4$  的例子, 其中  $\Psi$  从  $\pi$  减少到  $-\pi$ 。

这类周期轨道的振幅以指数形式趋近于零; 参见图 5。即使  $N$  在物理上是一个整数,  $\gamma$  和  $\gamma_2$  的表达式并不要求它是这样的。因此, 我们可以, 例如, 继续如图 1(b) 所示的鞍节点分岔作为连续参数  $N$  的函数。结果如图 6 所示, 其中我们还显示了整数  $N$  处的插值值。有趣的是, 当曲线振荡时, 整数  $N$  处的值是单调的。

对于原系统 (1)(2), 图 4 所示周期轨道对应于一个所有 Floquet 乘子的星等都为 1 的周期轨道, 即完全中立稳定。其中两个乘数是复共轭对, 对应于图 2 所示的旋转, 而其余的  $N - 2$  个等于 1。

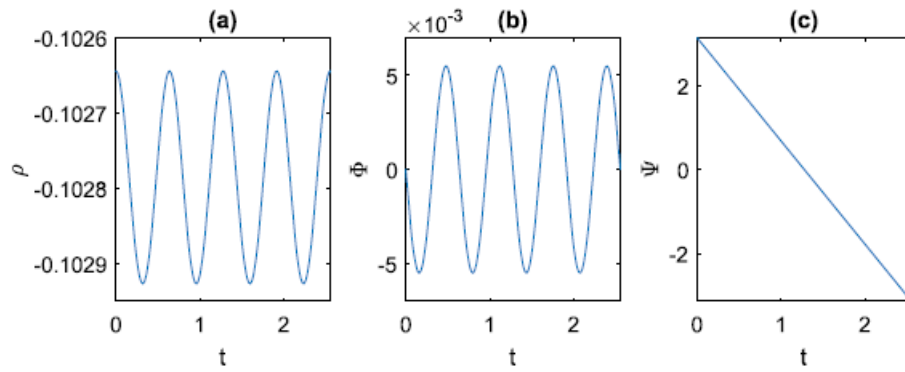


Fig. 4 The periodic orbit corresponding to the focus fixed point in Fig. 1(b).  $\kappa = 1, \eta = -0.2, N = 4$

Fig. 5  $\max(\rho) - \min(\rho)$  over one period for the type of periodic orbit shown in Fig. 4, as a function of  $N$  (circles). The dashed straight line is the best fit to the data.  $\kappa = 1, \eta = -0.2$

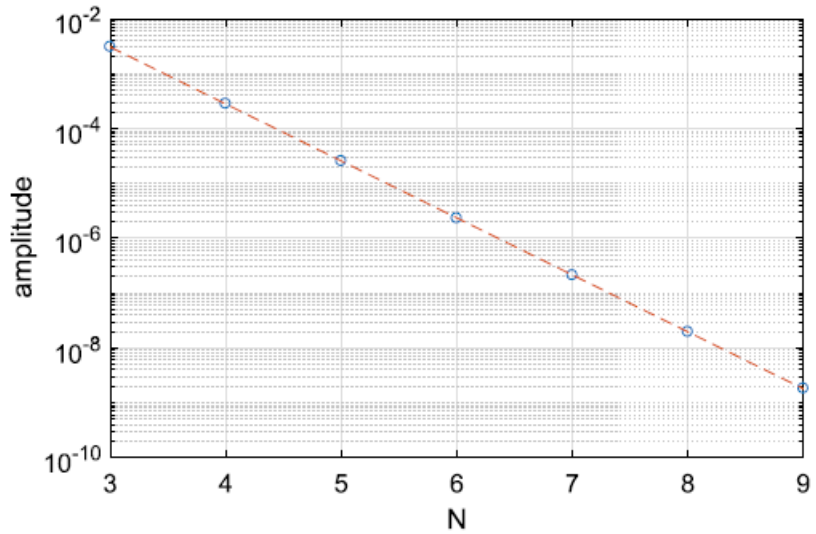
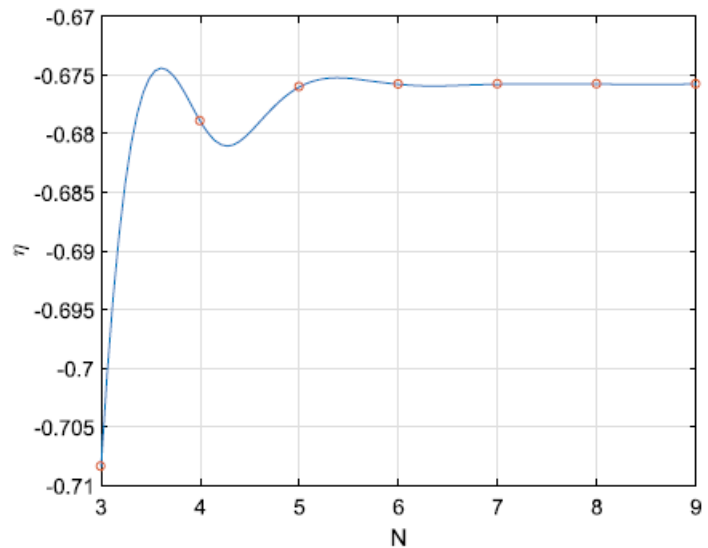


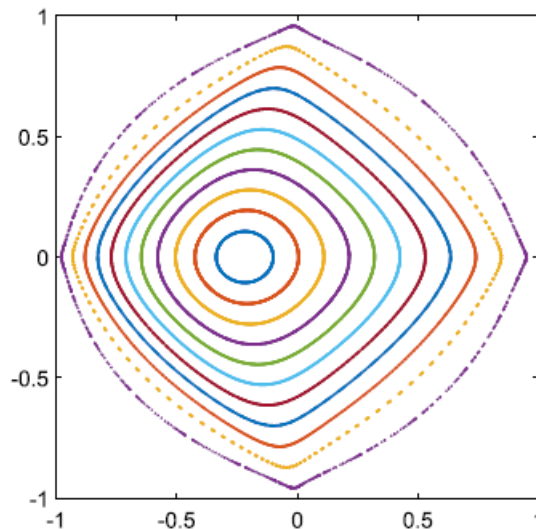
Fig. 6 Location of the saddle-node bifurcation shown in Fig. 1(b) as a function of  $N$  (solid curve). The circles show interpolated values at integer  $N$ .  $\kappa = 1$



### 2.3.2 Other Orbits

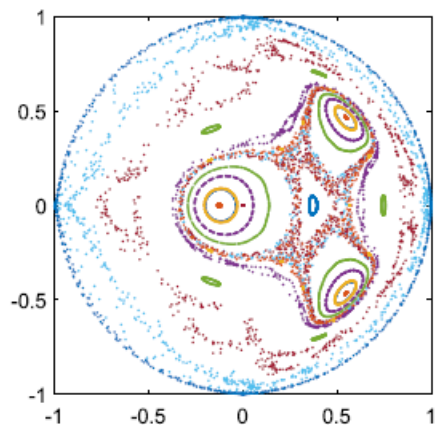
考虑存在于无限- $N$  情况下的周期轨道的连续族, 当  $K = 1$  和  $\eta$  充分正时 (见图 2(b))。这些轨道似乎是一组连续的准周期轨道。其中一些在图 7 中显示, 当  $\alpha \equiv \Phi - \Psi$  增加到  $2\pi$  的倍数时, 我们画出  $z$  的值。

**Fig. 7** Values of  $z$  on the Poincaré section  
 $\alpha \pmod{2\pi} = 0, d\alpha/dt > 0$ . 11 different initial conditions were used, and each orbit is shown with a different colour.  
 $\kappa = 1, \eta = 0.5, N = 4$



现在考虑  $\kappa = -0.5$  的情况。这种情况下的动态似乎要复杂得多。图 8 中显示了一个  $\eta = 0.6$  的例子。对于某些初始条件, 动力学似乎是准周期的, 而对于其他条件, 轨道似乎是混沌的 (如正李亚普诺夫指数所示, 未显示)。这种准周期和混沌行为的混合物在可逆系统 [34] 中已经观察到, 包括约瑟夫逊结电阻加载系列阵列, 也使用 WS ansatz[22] 进行了研究。这个系统的总体趋势是, 随着  $\eta$  的增加, 动态变得更有规律。我们将对这一动力学的研究留待以后发表。

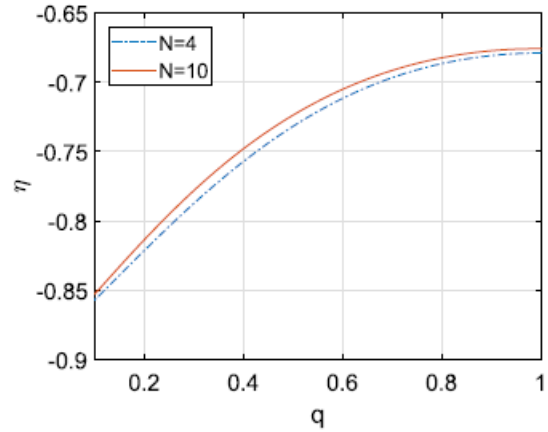
**Fig. 8** Values of  $z$  on the Poincaré section  
 $\alpha \pmod{2\pi} = 0, d\alpha/dt > 0$ . Transients of duration 4000 were discarded. 15 different initial conditions were used, and each orbit is shown with a different colour.  
 $\kappa = -0.5, N = 4, \eta = 0.6$



## 2.4 Finite $N$ , Non-Uniform $\psi_k$

现在考虑非均匀间隔的常数  $\psi_k$ 。我们遵循 [28]，将这些值沿两条弧线分布，每条弧线的长度为  $q\pi$ ，其中  $0 < q \leq 1$  是一个参数。选择  $N$  为偶数，我们有  $\psi_k = (1 - q)\pi/2 - q\pi/N + 2\pi qk/N$ ，对于  $k = 1, 2, \dots, N/2$ ， $\psi_k = (3 - q)\pi/2 - q\pi/N + 2\pi qk/N$ ，对于  $k = N/2 + 1, 2, \dots, N$ 。对于  $q = 1$ ，这是一个均匀分布，而当  $q \rightarrow 0$  时，分布趋向于两点  $\pm\pi/2$ 。如图 9 所示，图 1(b) 所示的鞍节点分叉作为函数  $q$  移动。在  $\kappa < 0$  的情况下改变  $q$  也会得到各种不同的动力学，如图 10 所示。这里我们看到准周期性和更复杂的行为的混合，如图 8 所示。

**Fig. 9** Location of the saddle-node bifurcation shown in Fig. 1(b) as a function of  $q$  for  $N = 4, 10$ .  $\kappa = 1$



## 2.5 Summary

总之，对于这里所研究的瞬时突触形式，在无穷大的  $N$  均匀分布的  $\psi_k$  情况下，可能存在连续的周期性轨道族（对于驱动  $\eta > 0$  和对于某些  $\eta < 0$ ，如果  $\kappa > 0$ ）。这是由于 (21)-(22) 的可逆性造成的。对于有限  $N$ ，其中一些轨道成为准周期性的，一些初始条件显示出准周期性或更复杂类型的行为。这种类型的网络可以被认为有两个退化的来源：即使常数  $\{\psi_k\}$  是固定的，取决于参数，也可能有连续的中性稳定的周期性或准周期性轨道家族。选择不同的 WS 变量  $\rho, \Phi$  和  $\psi$  的初始条件可以选择这些轨道。其次，即使对于固定的 WS 变量的初始条件，也有许多连续的轨道系列可以通过改变  $\{\psi_k\}$  而得到。

请注意，如果系统是双稳态的（对于兴奋性耦合和足够小的负驱动  $\eta$ ），那么即使对于  $\rho, \Psi$  和  $\Phi$  的固定初始值，改变  $N$ （对于均匀间隔的常数  $\psi_k$ ）或  $\psi_k$  的分布（对于固定的  $N$ ）也会导致非常不同的结果，因为这些变化可以使系统从一个吸引盆地转移到另一个吸引盆地。

## 3 突触动力学 [Synaptic Dynamics]

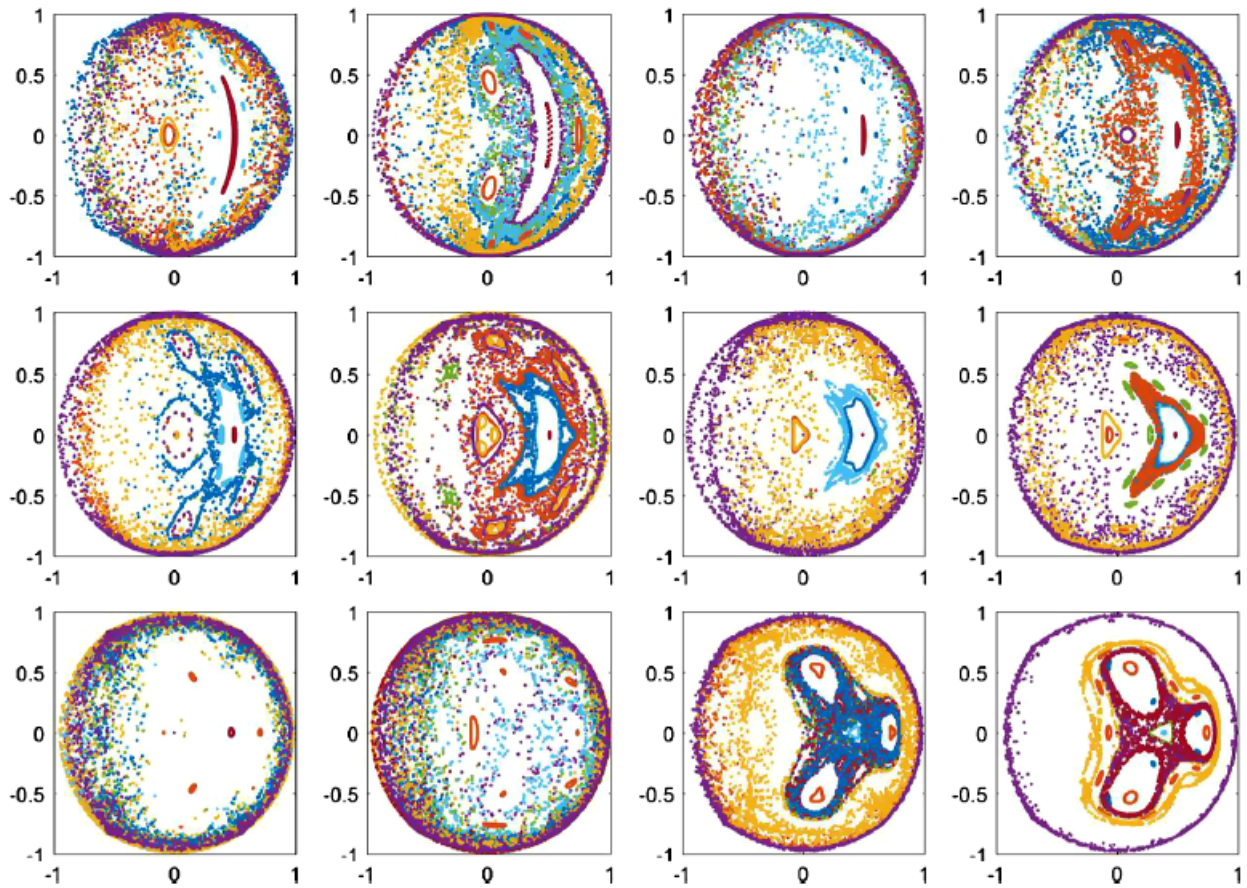
我们现在考虑加入一些突触处理，这相当于延迟突触输入，仍然以当前输入的形式。因此，我们用

$$\tau \frac{dI}{dt} = u - I \quad (26)$$

其中

$$u = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (1 - \cos \theta_j)^2. \quad (27)$$





**Fig. 10** Values of  $z$  on the Poincaré section  $\alpha \pmod{2\pi} = 0$ ,  $d\alpha/dt > 0$ .  $q$  increases left to right, then top to bottom, in steps of  $1/12$  starting at  $q = 1/12$  (top left). For each plot, 11 different initial conditions were used, and each orbit is shown with a different colour.  $\kappa = -0.5$ ,  $\eta = 0.6$ ,  $N = 4$

神经网络仍然由 (5)-(7) 描述, 但增加了

$$\tau \frac{dI}{dt} = 3/2 - (z\gamma + \bar{z}\bar{\gamma}) + (z^2\gamma_2 + \bar{z}^2\bar{\gamma}_2) / 4 - I, \quad (28)$$

其中  $z, \gamma$  和  $\gamma/2$  与第 2.1 节中一样。

### 3.1 Infinite $N$ , Equally Spaced Constants

重复分析, 在第 2.1 节, 我们现在有

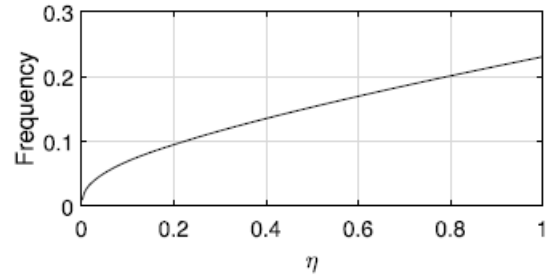
$$\frac{dz}{dt} = i(\eta + \kappa I + 1)z + i(\eta + \kappa I - 1)(1 + z^2) / 2 \quad (29)$$

$$\tau \frac{dI}{dt} = 3/2 - (z + \bar{z}) + (z^2 + \bar{z}^2) / 4 - I \quad (30)$$

这对方程的不动点与 (21)(22) 的不动点相同, 但其中一些方程的稳定性发生了变化。图 1(a) 所示类型 (i) 的不动点获得另一个负特征值。图 1(b) 中的焦点固定点变得稳定, 而图中的鞍点仍然是一个鞍点, 但有两个稳定的方向。图 2 中两个面板所示的周期解的连续体被破坏, 系统有一个或两个稳定的不动点 (在  $\eta < 0$  的双稳区域但不太负)。就吸引子而言, (29)(30) 显示了人们对兴奋性自耦合网络的期望。对于大的负驱动, 我们有稳定的静止状态; 对于小的负驱动, 我们有静止状态和主动展开状态之间的双稳态; 对于正驱动, 我们有稳定的展开状态。

对于抑制性耦合的情况, 图 3(a) 所示的 (i) 型固定点获得了另一个负的特征值 (与兴奋性耦合一样)。图 3(b) 中的焦点固定点现在有一个稳定的方向和两个不稳定的方向。在第 2.2.2 节中提到的  $\eta > 0$  的连续周期轨道现在被  $\rho = 1$  的单一稳定周期轨道所取代。如图 11 所示, 这个轨道的频率随着  $\eta$  的增加而从零增加。

**Fig. 11** Frequency of the stable periodic orbit of (29)–(30).  
 $\tau = 1, \kappa = -0.5$



### 3.2 Finite $N$ , Equally Spaced Constants

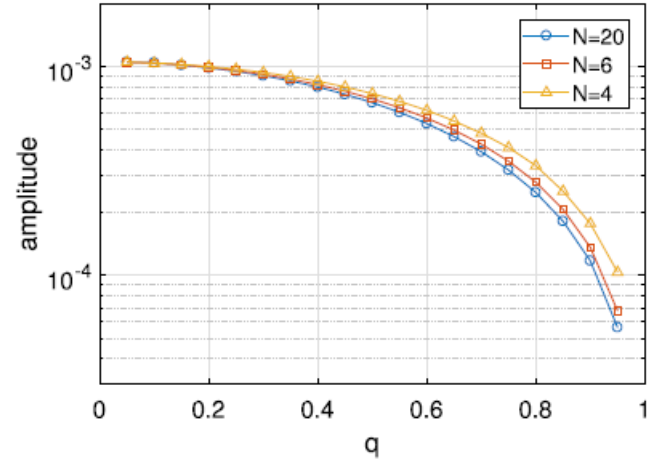
正如在瞬时突触的情况下发现的那样,  $\rho = 1$  的解不受这种变化的影响。然而, 对于  $\kappa = 1$ , 存在于  $\eta > 0$  和  $N = \infty$  的稳定固定点现在有小幅度的振荡, 如 2.3.1 节所讨论的。正如在图 5 中看到的那样, 这些振荡的大小随着  $N$  呈指数级衰减。与第 2.3.1 节中讨论的情况的唯一区别是, 这个低振幅的周期性轨道是稳定的, 而第 2.3.1 节中讨论的情况是中性稳定的。

### 3.3 Finite $N$ , Unequally Spaced Constants

在这里, 我们按照第 2.4 节的方法分配常数  $\psi_k$ , 并研究改变  $q$  对存在于  $\kappa = 1, \eta = 1, \tau = 1$  的稳定周期轨道的  $\rho$  的振幅的影响。结果显示在图 12 中。对于  $q=1$ , 我们之前看到, 随着  $N$  的增加, 振荡的振幅指

数地衰减到零。然而，对于  $q < 1$ ，振幅总是有限的，并且随着  $N$  的增加有一个极限值。当  $q$  为 0 时，振幅增加， $N$  的值变得不太重要。这可以通过检查系数  $C_n$  (13) 看出。对于  $q = 0$ ， $\psi_k$  的前  $N/2$  等于  $\pi/2$ ，而后  $N/2$  等于  $\pi/2$ 。将此插入 (13)，我们发现对于奇数， $C_n = 0$ ， $C_{2n} = (1)^n$ ，与  $N$  无关。

**Fig. 12** Amplitude (in  $\rho$ ) of the stable periodic orbit of (29)–(30) as a function of  $q$  for  $N = 4, 6, 20$ .  
 $\tau = 1, \kappa = 1, \eta = 1$



### 3.4 总结

总而言之，添加本节所研究的这种形式的突触动力学破坏了 (21) 的可逆性，从而破坏了该方程解的非一般行为。就吸引子而言，(29)-(30) 显示了人们对自耦合网络的期望。有有限  $N$  的唯一影响是在稳定展开态上加上小的波动。

然而，在完整的网络 (1)-(2) 中，在 (29)-(30) 的展开状态附近仍然可以有连续的吸引周期性轨道族，它们的初始条件不同，因此它们的  $\{\psi_k\}$  也不同。理解这一点的方法是想象挑选  $\{\theta_i(0)\}$ 。通过 (4)，设置  $\rho = \Psi = \Phi = 0$  得到  $\{\psi_k\}$ ，现在是固定的。(这些  $\{\psi_k\}$  通常不满足 (8)。) 我们可以用这些  $\{\psi_k\}$  和基本上是任意的  $\rho(0)$ ， $\Psi(0)$ ， $\Phi(0)$  和  $I(0)$  整合 (5)(7) 和 (28)，由于  $\kappa$  和  $\eta$  都是正的，这个系统将只有一个吸引点。在这个吸引子上，动力学将由  $\{\psi_k\}$  决定。因此，不同的  $\{\theta_i(0)\}$  初始条件会产生不同的吸引子。这些轨道有  $N - 2$  个 Floquet 乘数，其中 1 和 3 个乘数的大小都小于 1。这三个与 (29)-(30) 的展开状态固定点的稳定性有关。

## 4 Other Similar Models

在本节中，我们讨论几个相似的模型，并考虑相同振子的情况。

### 4.1 Gap Junction Coupling

在这里，我们考虑一个全对全间隙连接耦合的  $\theta$  神经网络。Laing[25] 用一个神经元和一个二次积分-放电神经元 [35] 的等价性表明，由  $N$  个相同间隙连接耦合的神经元组成的网络可表示为

$$\frac{d\theta_j}{dt} = 1 - \cos \theta_j - g \sin \theta_j + (1 + \cos \theta_j)(I + gQ) \quad (31)$$



其中  $g$  是耦合的强度,  $I$  是一个常量输入, 并且

$$Q = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N \frac{\sin \theta_k}{1 + \cos \theta_k + \epsilon} \quad (32)$$

其中  $0 < \epsilon \ll 1$ 。我们可以把 (31) 写成

$$\frac{d\theta_j}{dt} = \omega + \text{Im} [H e^{-i\theta_j}], \quad (33)$$

其中  $\omega = 1 + I + gQ$ ,  $H = g + iI + gQ - 1$ 。因此, (31) 的解可以由三个 ODEs(5)-(7) 以及上述  $\omega$  和  $H$  的定义来描述。延伸 Laing[25] 的结果, 我们发现

$$Q = \sum_{m=1}^{\infty} b_m \gamma_m z^m + c.c., \quad (34)$$

其中  $z = e^{i\Phi}$ , “c.c.” 表示前一项的共轭复数

$$b_m = \frac{i(r^{m+1} - r^{m-1})}{2(r+1+\epsilon)} \quad (35)$$

$r \equiv \sqrt{2\epsilon + \epsilon^2} - 1 - \epsilon$  和

$$\gamma_m \equiv \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N \left( \frac{1 + |z|^{-2} \bar{z} e^{i(\psi_k + \Phi - \psi)}}{1 + \bar{z} e^{i(\psi_k + \Phi - \psi)}} \right)^m. \quad (36)$$

对于  $N = \infty$  和等间距的  $\psi_k$ , 可以显示 [28] 所有的  $\gamma_m = 1$ , 因此 (5)(6) 足以描述这个系统。复杂形式的 (5)-(6) 为

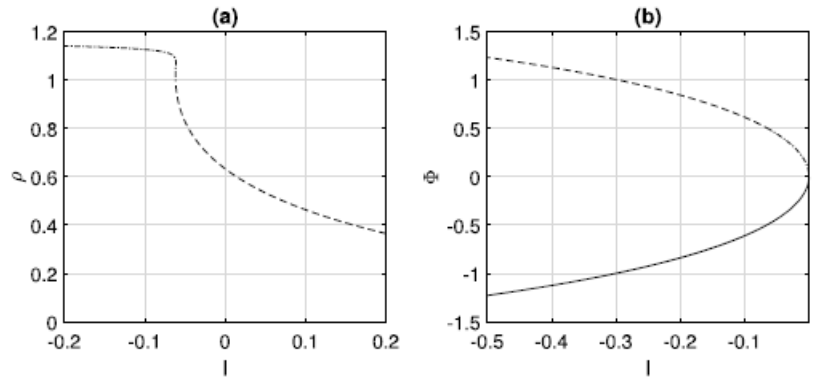
$$\frac{dz}{dt} = i(1 + I + gQ)z + [g + i(I + gQ - 1)]/2 - [g - i(I + gQ - 1)]z^2/2. \quad (37)$$

请注意, 与 (21)-(22) 不同, 如果  $g > 0$ , 方程 (37) 与 (34) 在  $(z, t)$  映射到  $(\bar{z}, -t)$  下是不变的。与突触耦合网络类似, (37) 有两个固定点,  $I < 0$  时  $\rho = 1$  (这些对应于所有神经元状态相等)。从 (5)-(6) 中, 它们满足

$$0 = I + gQ + 1 + (I + gQ - 1) \cos \Phi - g \sin \Phi, \quad (38)$$

也可以直接由 (31) 推导。这些固定点如图 13(b) 所示。

**Fig. 13** (a): Fixed point of (37) with  $\rho \neq 1$ . (b): Fixed points of (37) with  $\rho = 1$ . Solid: sink; dashed: source; dash-dotted: saddle.  $g = 0.5$ ,  $\epsilon = 0.01$ . The sum in (34) is truncated after 100 terms



对于大的和负的  $I$ ,  $\rho = 1$  的固定点是一个源点和一个汇点, 存在另一个  $\rho > 1$  的非物理鞍点 (图 13 (a))。随着  $I$  的增加, 非物理解涉及到一个跨临界分岔, 其来源固定点为  $\rho = 1$ , 并进入单位圆。当  $I$  增加到零时, 同步固定点在不变量圆上的鞍节点 (SNIC) 分岔中被破坏, 导致  $\rho = 1$  的同步振荡, 源固定点在单位圆内。

这个系统唯一的吸引点是  $\rho = 1$ ，对于这些吸引点，很明显，对于有限的  $N$  和任何  $\psi_k$ ，所有的  $\gamma_m = 1$ ，因此在这种情况下它们的动力学仍然由 (37) 描述。然而， $\rho < 1$  的解决方案（没有一个是吸引的）将由 (5) - (7) 描述，它们的动力学将取决于  $N$  和  $\psi_k$  的分布。

## 4.2 Conductance Dynamics

Coombes 和 Byrne[36] 考虑了一个模型，在这个模型中，突触输入以电流的形式存在，电流等于电导和二次积分-放电神经元的电压与反转电位之差的乘积。他们模型的一个特殊情况可以写成如下

$$\frac{d\theta_j}{dt} = 1 - \cos \theta_j + (1 + \cos \theta_j) [\eta + g(t)V_{\text{syn}}] - g(t) \sin \theta_j \quad (39)$$

其中  $\eta$  是一个恒定的驱动器， $V_{\text{syn}}$  是反转电位（兴奋性耦合为正，抑制耦合为负），并且

$$g(t) = \frac{2k}{N} \sum_{j=1}^N \delta(\theta_j(t) - \pi), \quad (40)$$

其中  $k$  是耦合强度 ( $0 < k$ )， $\delta$  是狄拉克函数。方程 (39) 可以写成如下

$$\frac{d\theta_j}{dt} = \omega + \text{Im} [\text{He}^{-i\theta_j}], \quad (41)$$

其中  $\omega = 1 + \eta + gV_{\text{syn}}$  和  $H = g + i(\eta + gV_{\text{syn}} - 1)$ 。因此，如第 4.1 节所述，(39) 的解可以由三个 ODEs(5)-(7) 描述，并有  $\omega$  和  $H$  的这些定义。我们有

$$g = \kappa \left[ 1 + \sum_{m=1}^{\infty} (-z)^m \gamma_m + c.c. \right] \quad (42)$$

其中  $z = \rho e^{i\Phi}$ ， $\kappa = k/\pi$ ， $\gamma_m$  在 (36) 中给出。对于无限的  $N$  和等距的  $\psi_k$ ，系统的描述为

$$\frac{dz}{dt} = i(1 + \eta + gV_{\text{syn}})z + [g + i(\eta + gV_{\text{syn}} - 1)]/2 - [g - i(\eta + gV_{\text{syn}} - 1)]z^2/2, \quad (43)$$

其中所有  $\gamma_m = 1$ 。同步固定点有  $\rho = 1$  和  $g = 0$ ，因此满足  $0 = 1 + \eta + (\eta - 1) \cos \Phi$ ，我们可以直接从 (39) 得到。这些固定点只存在于  $\eta \leq 0$ 。

对于兴奋性耦合 ( $V_{\text{syn}} = 2, \kappa = 1$ )，固定点在性质上与图 1 相同，尽管  $\rho \neq 0$  的一对不具有  $\Phi = 0$ 。这对固定点（类似于图 1(b) 中的固定点）是一个稳定的焦点和一个马鞍，就像在第 3.1 节中一样。3.1，导致了一个双稳态区域。对于抑制性耦合 ( $V_{\text{syn}} = -2, \kappa = 1$ )，固定点在性质上与图 3 相同；不过， $\eta > 0$  的固定点没有  $\Phi = 0$ ，它是一个稳定的焦点。

我们注意到这个模型不具有第二节中所述的可逆性，因此没有看到任何非一般性的行为。对有限  $N$  的模型分析应该与第 3 节相似，但我们在这里没有给出结果。

## 4.3 Winfree Model

$N$  脉冲耦合振荡器的 Winfree 模型可追溯到 1967 年 [37-39]，它是为相同的振荡器编写的

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \Omega + \varepsilon \frac{Q(\theta_i)}{N} \sum_{j=1}^N P(\theta_j) \quad (44)$$

其中我们选择  $Q(\theta) = \sin \beta - \sin(\theta + \beta)$  和  $P(\theta) = a_n(1 + \cos \theta)^n$  其中  $a_n$  是一个常数, 使得  $\int_0^{2\pi} P(\theta) d\theta = 2\pi$ 。函数  $Q$  是振荡器的相位响应曲线, 可以通过实验测量或从模型神经元中确定 [40], 而  $P(\theta)$  是状态为  $\theta$  的神经元发出的脉冲信号。我们可以把 (44) 写成

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega + \text{Im} [\text{He}^{-i\theta_i}], \quad (45)$$

其中  $\omega = \Omega + \varepsilon\sigma h$  且  $H = \varepsilon e^{-i\beta} h$  和

$$h = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N P(\theta_j). \quad (46)$$

因此, (44) 的解可以由三个 ode(5)-(7) 描述, 具有上述  $\omega$  和  $H$  的定义。具体来说, 选择  $n = 2$ , 在这种情况下

$$h = 1 + 2(z\gamma + \bar{z}\bar{\gamma})/3 + (z^2\gamma_2 + \bar{z}^2\bar{\gamma}_2)/6, \quad (47)$$

其中  $z = \rho e^{i\Phi}$  和  $\gamma$  和  $\gamma_2$  在 (11)-(12) 中给出。对于  $\theta$  神经网络, 在  $N = \infty$  和等间距  $\psi_k$  的情况下,  $\gamma = \gamma_2 = 1$  和 (7) 与 (5)-(6) 解耦, 对于这个系统是

$$\frac{d\rho}{dt} = \varepsilon h \left( \frac{1 - \rho^2}{2} \right) \cos(\Phi + \beta), \quad (48)$$

$$\frac{d\Phi}{dt} = 1 + \varepsilon h \left[ \sin \beta - \left( \frac{1 + \rho^2}{2\rho} \right) \sin(\Phi + \beta) \right] \quad (49)$$

其中我们重新调整了时间, 使  $\Omega = 1$ , 并且  $h = 1 + (4\rho/3) \cos \Phi + (\rho^2/3) \times \cos(2\Phi)$ 。公式 (48)-(49) 是 [37] 中的公式 (12a) 和 (12b), 一旦考虑到相同的振荡器。方程 (48) - (49) 有两种类型的固定点: (i) 一种是  $\Phi = \pi/2 - \beta$ ,  $\rho$  满足

$$0 = 1 + \varepsilon \left[ 1 + (4\rho/3) \sin \beta - (\rho^2/3) \cos(2\beta) \right] \left[ \sin \beta - (1 + \rho^2)/(2\rho) \right] \quad (50)$$

并且 (ii) 满足  $\rho = 1$  (锁定状态) 的最大值为 2

$$0 = 1 + \varepsilon \left[ 1 + (4/3) \cos \Phi + (1/3) \cos(2\Phi) \right] \left[ \sin \beta - \sin(\Phi + \beta) \right] \quad (51)$$

这些不动点及其稳定性在图 14 中显示为  $\varepsilon$  对于  $\beta = 0.1$  的函数。对于小的  $\varepsilon$ , 唯一的吸引子是对应于同步振荡的周期轨道  $\rho = 1$ 。随着  $\varepsilon$  的增加, 在不变圆 (SNIC) 上存在一个鞍节点分岔, 破坏了周期轨道, 导致 (ii) 型不动点的产生, 其中一个是稳定的。当  $\varepsilon$  进一步增加时, 类型 (i) 固定点经历一个跨临界分叉, 鞍点在  $\rho = 1$  上, 并离开单位圆, 因此成为非物理的。这个分岔序列发生在所有  $0 \leq \beta < \pi/2$  上。注意这种情况与第 4.1 节中缝隙连接耦合神经元的相似之处: 两者在圆  $\rho = 1$  上都有 SNIC 分叉, 当另一个不动点离开单位圆时, 鞍点就成为了一个源。

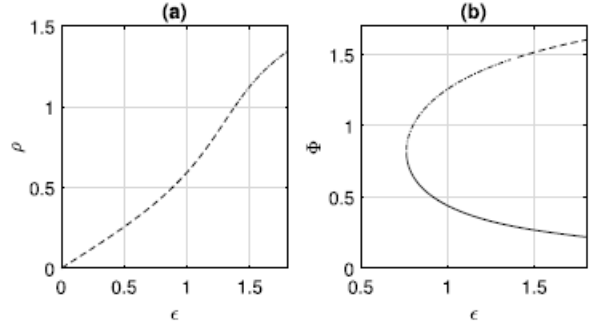
正如在第 4.1 节中的情况, 由于唯一的吸引子有  $\rho = 1$ , 这些将对有限的  $N$  和任何  $\psi_k$  保持不变, 因为  $\gamma$  和  $\gamma_2$  在这种情况下都等于 1。

#### 4.4 QIF Neurons

神经元和二次积分-激发 (QIF) 神经元之间的对应关系是众所周知的 [11,25,41]。因此, 在相同的 theta 神经网络中看到的一些退化行为也应该出现在相同的 QIF 神经元 [32] 的全对全耦合网络中。考虑 [41]

$$\frac{dV_i}{dt} = V_i^2 + I_0 + Jr(t) \quad (52)$$

**Fig. 14** Fixed points of the system of Winfree oscillators, (48)–(49). (a):  $\Phi = \pi/2 - \beta$ . (b):  $\rho = 1$ . Solid: sink; dashed: source; dash-dotted: saddle. Parameters:  $\beta = 0.1$



对于  $i = 1, 2, \dots, N$ , 当  $V_i = \infty$  (即神经元  $i$  触发) 时,  $V_i$  被设为  $-\infty$ 。其中  $I_0$  为常数,  $J$  为神经元之间的耦合强度, 且  $r(t)$  是网络启动的速率:

$$r(t) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_k \delta(t - t_j^k), \quad (53)$$

其中  $t_j^k$  是  $j$  第一个神经元的  $k$  第一次放电时间, 对  $k$  的求和仅仅是对过去放电时间的求和。使用转换  $V_j = \tan(\theta_j/2)$ , (52) 变成

$$\frac{d\theta_j}{dt} = 1 - \cos\theta_j + (1 + \cos\theta_j)(I_0 + Jr), \quad (54)$$

因此, 在无限  $N$  和等间距常数  $\psi_k$  的假设下, (54) 的动力学由

$$\frac{dz}{dt} = i(I_0 + Jr + 1)z + i(I_0 + Jr - 1)(1 + z^2)/2 \quad (55)$$

(见 (21))。作者 [41] 显示了这种定义

$$w = \frac{1 - \bar{z}}{1 + \bar{z}} \quad (56)$$

可得式 (55)

$$\frac{dw}{dt} = i(I_0 + Jr) - iw^2 \quad (57)$$

$w$  的实部除以  $\pi$  即为放电率  $r$ , 而  $w$  的虚部则为原始网络 (52) 中电压  $V_i$  的平均值。因此写  $w = \pi r + i\hat{V}$ , (57) 可以写成两个实方程

$$\frac{dr}{dt} = 2r\hat{V} \quad (58)$$

$$\frac{d\hat{V}}{dt} = \hat{V}^2 + I_0 + Jr - \pi^2 r^2. \quad (59)$$

注意可逆性:  $(\hat{V}, t) \mapsto (-\hat{V}, -t)$ 。一旦考虑到相同的神经元, 方程 (58) - (59) 与 [41] 中的方程 (12a) 和 (12b) 相同。方程 (58) (59) 将描述 (52) 在极限  $N \rightarrow \infty$ , 以及当常数  $\psi_k$  等距时的动态。现在我们简要讨论一下 (52) 的初始条件及其与  $\psi_k$  的关系。利用 (4) 和  $V_k = \tan(\theta_k/2)$ , 我们有

$$V_k = \tan \left\{ \frac{\Phi}{2} + \tan^{-1} \left[ \frac{1 - \rho}{1 + \rho} \tan \left( \frac{\psi_k - \Psi}{2} \right) \right] \right\}. \quad (60)$$

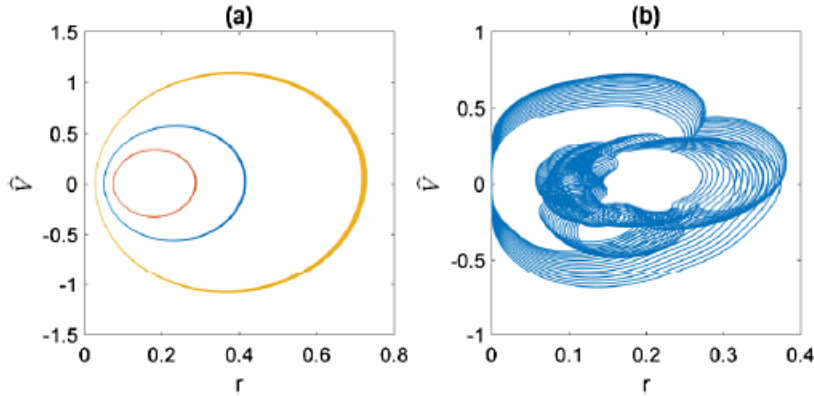
等距的  $\psi_k$  意味着  $\psi_k = 2\pi k/N, k = 1, 2, \dots, N$ , 由于  $\tan$  是周期性的, 周期为  $\pi$ , 我们看到在极限  $N \rightarrow \infty$ ,  $\Psi$  的值在确定  $V_k$  时变得不重要。(我们希望如此, 因为在这种情况下, 我们已经多次看到 (5)(6) 与 (7) 解耦)。

对于有限的  $N$ ，我们将设置  $\Psi = 0$ ，并将  $V_k$  初始化为

$$V_k(0) = \tan \left\{ \frac{\Phi}{2} + \tan^{-1} \left[ \frac{1-\rho}{1+\rho} \tan \left( \frac{\pi k}{N} \right) \right] \right\} \quad (61)$$

改变  $\Phi$  和  $\rho$  对应于通过 (52) 的初始条件的双参数族，在限制  $N \rightarrow \infty$  中，对应于改变 (58)-(59) 的初始条件。

我们实现了 (52)，就像在 [41] 中一样，但是有  $N = 1000$  和相同的神经元。设定  $I_0 = 0.2, J = 0.1$ ，并使用三种不同的  $\Phi$  和  $\rho$  值来初始化  $V_k$ ，我们得到了图 15 (a) 中的结果。(平均电压和发射率都通过与标准偏差为 0.07 美元的高斯函数进行卷积平滑)。我们看到连续的周期性轨道家族中的三个。它们与 (58)-(59) 的数值模拟非常吻合 (未显示)，尽管 (58)-(59) 只在极限  $N \rightarrow \infty$  下有效。相反，如果我们在选择  $V_k(0)$  时不使用 (61)，例如从单位正态分布中随机抽取，我们会得到图 15(b) 的结果。该解是准周期性的，显然不是由一个平面系统描述的。为了理解这一点，考虑用  $\theta_k(0) = 2 \tan^{-1}(V_k(0))$  的变换 (4)。对于大的  $N$ ，通常不可能选择  $\Phi(0)$ ， $\Psi(0)$  和  $\rho(0)$  使  $\psi_k$  均匀分布。因此，系统必须由三个形式为 (5)-(7) 的耦合方程来描述，即使在极限  $N \rightarrow \infty$ ，由于  $\psi_k$  分布的不均匀性，也不会还原成一个平面系统。



**Fig. 15 (a):** Mean voltage  $\hat{V}$  and firing rate  $r$ , extracted from simulations of the network (52). The three different curves correspond to three different choices of  $\Phi$  and  $\rho$  in (61). **(b):** Results of a single simulation in which  $V_k(0)$  were randomly chosen from a unit normal distribution. Simulations are of duration 100 time units. Parameters:  $I_0 = 0.2, J = 0.1, N = 1000$

请注意，虽然 (52) 是由瞬时速率  $r$  驱动的突触，但网络 (1) 是由 (2) 中脉冲样函数的平均值驱动的。然而，用  $a_n(1 - \cos \theta)^n$  代替 (2) 中的  $(1 - \cos \theta)^n$ ，其中  $a_n$  的选择是使这个函数在  $[0, 2\pi]$  上的积分与  $n$  无关。并取极限  $n \rightarrow \infty$ ，我们可以得到一个与 (53)[24,36] 中  $\delta$  函数的速率相等的驱动力 (最多有一个比例因子)。

## 5 讨论与结论 [Discussion and Conclusion]

总之，我们研究了相同的全对全耦合神经元的有限和无限网络，包括瞬时和延迟的突触相互作用，以及几个相关的模型 (间隙连接耦合神经元，具有传导动力学的神经元，Winfree 振荡器和二次积分-发射神经元)。对于所有的模型，WS 定理给出了一个由三个 ODE 和一组常数组成的模型的简化描述。在保持 WS 变量的初始条件固定的情况下，改变这些常数可以在原始模型中得到不同的动态，因此，有一个连续的此类解决方案。对于瞬时突触，即使保持常数不变，也可能有许多解决方案，这是因为 WS 变量的动态可逆性，或许

多准周期性轨道的共存。只有这种情况，即瞬时突触，似乎是非一般性的。增加突触处理会破坏这种可逆性，而其他模型（间隙连接的神经元、具有传导动力学的神经元或 Winfree 振荡器）都没有这种可逆性。

我们考虑了相同的正弦耦合振荡器，对于这些振荡器，WS 定理 [9] 以三个 ODE (5)(7) 的形式给出了正确的描述，同时还有常数  $\{\psi_k\}$ 。这是一种理想化，所以我们应该讨论非同质振荡器的情况。对于无限多的非同一振荡器，我们可以考虑支配相位概率密度演变的连续性方程 [9, 26, 29]。其解决方案衰减到 Ott/Antonsen (OA) 流形上，在此流形上可以用 OA 定理找到它们的动态 [24, 26, 29, 30, 37, 42, 43]。OA 方程比 Watanabe/Strogatz 方程更简单：当每个神经元的值不同时，只需要一对实数方程来描述 (1)(2)，例如，而不是 (5)(7) 和  $\{\psi_k\}$ 。（尽管我们必须取  $N \rightarrow \infty$ ，它们才会有效）。OA 方程通常具有双曲和孤立的固定点，与使用 Watanabe/Strogatz 定理得到的方程不同，可以通过改变  $\{\psi_k\}$  之一来扰动到附近的类似状态，比如说。然而，仍有一个空白：是否有适用于非相同正弦耦合振荡器的有限网络的降维方法？关于这个方向的想法，见 [44]。另一种方法是 [28]，他们考虑了一些子群，每个子群都有相同的振荡器，尽管子群之间的参数是不同的，而 WS 定理可以应用于每个子群。

使用这里提出的想法，可以进行几个扩展。第一个是网络的时间依赖性强迫 [45]。只要每个神经元经历相同的力，WS 定理就会适用。第二种是每个神经元接受共同的噪声 [46, 47]。同样，WS 定理也适用。我们还可以考虑在突触处理中引入一个离散的延迟，即用  $I(t - \tau)$  代替 (1) 中的  $I(t)$ ，因为某些延迟  $\tau > 0$ 。另一个扩展涉及研究一对神经元群体，一个是兴奋性的，一个是抑制性的 [41]。耦合这些神经元可能会导致 PING 节律 [48]，如果每个群体中的神经元是相同的，那么耦合的网络可能会显示出有趣的动态。

## 6 Acknowledgements

Much of the work presented here was performed as part of the Advanced Study Group From Microscopic to Collective Dynamics in Neural Circuits at the Max Planck Institute for the Physics of Complex Systems in Dresden (Germany).

**Funding** Not applicable.

**Availability of data and materials** Data sharing not applicable to this article as no datasets were generated or analysed during the current study.

**Ethics approval and consent to participate** Not applicable.

**Competing interests** The author declares that he has no competing interests.

**Consent for publication** Not applicable.

**Authors' contributions** CRL wrote this paper. The author read and approved the final manuscript.

## 7 Publisher's Note

Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



## 8 参考文献

1. Olmi S, Politi A, Torcini A. Collective chaos in pulse-coupled neural networks. *Europhys Lett.* 2011;92(6):60007.
2. Wasylenko TM, Cisternas JE, Laing CR, Kevrekidis IG. Bifurcations of lurching waves in a thalamic neuronal network. *Biol Cybern.* 2010;103(6):447 62.
3. Brette R, Rudolph M, Carnevale T, Hines M, Beeman D, Bower JM, Diesmann M, Morrison A, Goodman PH, Harris FC, et al. Simulation of networks of spiking neurons: a review of tools and strategies. *J Comput Neurosci.* 2007;23(3):349 98.
4. Song S, Miller KD, Abbott LF. Competitive Hebbian learning through spike-timing-dependent synaptic plasticity. *Nat Neurosci.* 2000;3(9):919 26.
5. Clusella P, Politi A, Rosenblum M. A minimal model of self-consistent partial synchrony. *New J Phys.* 2016;18(9):093037.
6. van Vreeswijk C. Partial synchronization in populations of pulse-coupled oscillators. *Phys Rev E.* 1996;54(5):5522.
7. Ashwin P, Coombes S, Nicks R. Mathematical frameworks for oscillatory network dynamics in neuroscience. *J Math Neurosci.* 2016;6(1):2.
8. Brown E, Holmes P, Moehlis J. Globally coupled oscillator networks. *Perspectives and problems in nonlinear science. A celebratory volume in honor of Larry Sirovich.* 2003. p. 183 215.
9. Watanabe S, Strogatz S. Constants of motion for superconducting Josephson arrays. *Physica D.* 1994;74:197 253.
10. Watanabe S, Strogatz SH. Integrability of a globally coupled oscillator array. *Phys Rev Lett.* 1993;70:2391 4.
11. Gutkin B. Theta neuron model. *Encyclopedia of computational neuroscience.* 2015. p. 2958 65.
12. Ermentrout GB, Kopell N. Parabolic bursting in an excitable system coupled with a slow oscillation. *SIAM J Appl Math.* 1986;46(2):233 53.
13. Ermentrout G, Kopell N. Oscillator death in systems of coupled neural oscillators. *SIAM J Appl Math.* 1990;50(1):125 46.
14. Brown E, Moehlis J, Holmes P. On the phase reduction and response dynamics of neural oscillator populations. *Neural Comput.* 2004;16(4):673 715.
15. Mato G, Samengo I. Type I and type II neuron models are selectively driven by differential stimulus features. *Neural Comput.* 2008;20(10):2418 40.
16. Hodgkin AL. The local electric changes associated with repetitive action in a non-medullated axon. *J Physiol.* 1948;107(2):165 81.
17. Pikovsky A, Rosenblum M. Partially integrable dynamics of hierarchical populations of coupled oscillators. *Phys Rev Lett.* 2008;101(26):264103.
18. Hong H, Strogatz SH. Conformists and contrarians in a Kuramoto model with identical natural frequencies. *Phys Rev E.* 2011;84(4):046202.
19. Baibolatov Y, Rosenblum M, Zhanabaev ZZ, KyzgarinaM, Pikovsky A. Periodically forced ensemble of nonlinearly coupled oscillators: from partial to full synchrony. *Phys Rev E.* 2009;80(4):046211.

20. Baibolatov Y, Rosenblum M, Zhanabaev ZZ, Pikovsky A. Complex dynamics of an oscillator ensemble with uniformly distributed natural frequencies and global nonlinear coupling. *Phys Rev E*. 2010;82(1):016212.
21. Panaggio MJ, Abrams DM, Ashwin P, Laing CR. Chimera states in networks of phase oscillators: the case of two small populations. *Phys Rev E*. 2016;93(1):012218.
22. Marvel SA, Mirollo RE, Strogatz SH. Identical phase oscillators with global sinusoidal coupling evolve by Mobius group action. *Chaos*. 2009;19(4):043104.
23. Vlasov V, Pikovsky A. Synchronization of a Josephson junction array in terms of global variables. *Phys Rev E*. 2013;88(2):022908.
24. Laing CR. Derivation of a neural field model from a network of theta neurons. *Phys Rev E*. 2014;90(1):010901.
25. Laing CR. Exact neural fields incorporating gap junctions. *SIAM J Appl Dyn Syst*. 2015;14(4):1899–929.
26. Luke TB, Barreto E, So P. Complete classification of the macroscopic behavior of a heterogeneous network of theta neurons. *Neural Comput*. 2013;25(12):3207–34.
27. So P, Luke TB, Barreto E. Networks of theta neurons with time-varying excitability: macroscopic chaos, multistability, and final-state uncertainty. *Phys D: Nonlinear Phenom*. 2014;267:16–26.
28. Pikovsky A, Rosenblum M. Dynamics of heterogeneous oscillator ensembles in terms of collective variables. *Phys D: Nonlinear Phenom*. 2011;240(9):872–81.
29. Ott E, Antonsen TM. Low dimensional behavior of large systems of globally coupled oscillators. *Chaos*. 2008;18(3):037113.
30. Ott E, Antonsen TM. Long time evolution of phase oscillator systems. *Chaos*. 2009;19(2):023117.
31. Lamb JS, Roberts JA. Time-reversal symmetry in dynamical systems: a survey. *Phys D: Nonlinear Phenom*. 1998;112(1):1–39.
32. Dipoppa M, Krupa M, Torcini A, Gutkin BS. Splay states in finite pulse-coupled networks of excitable neurons. *SIAM J Appl Dyn Syst*. 2012;11(3):864–94.
33. Strogatz SH, Mirollo RE. Splay states in globally coupled Josephson arrays: analytical prediction of Floquet multipliers. *Phys Rev E*. 1993;47(1):220–7.
34. Politi A, Oppo G, Badii R. Coexistence of conservative and dissipative behavior in reversible dynamical systems. *Phys Rev A*. 1986;33(6):4055.
35. Ermentrout B. Ermentrout Kopell canonical model. *Scholarpedia*. 2008;3(3):1398. Revision #122128.
36. Coombes S, Byrne Á. Next generation neural mass models. 2016. arXiv:1607.06251.
37. Pazó D, Montbrió E. Low-dimensional dynamics of populations of pulse-coupled oscillators. *Phys Rev X*. 2014;4:011009.
38. Winfree AT. Biological rhythms and the behavior of populations of coupled oscillators. *J Theor Biol*. 1967;16(1):15–42.
39. Ariaratnam JT, Strogatz SH. Phase diagram for the Winfree model of coupled nonlinear oscillators. *Phys Rev Lett*. 2001;86(19):4278.
40. Schultheiss NW, Prinz AA, Butera RJ. Phase response curves in neuroscience: theory, experiment, and analysis. New York: Springer; 2011.
41. Montbrió E, Pazó D, Roxin A. Macroscopic description for networks of spiking neurons. *Phys Rev X*. 2015;5:021028.
42. Laing CR. The dynamics of chimera states in heterogeneous Kuramoto networks. *Physica D*. 2009;238(16):1569



88.

43. Martens EA, Barreto E, Strogatz SH, Ott E, So P, Antonsen TM. Exact results for the Kuramoto model with a bimodal frequency distribution. *Phys Rev E*. 2009;79:026204.
44. Vlasov V, Rosenblum M, Pikovsky A. Dynamics of weakly inhomogeneous oscillator populations: perturbation theory on top of Watanabe Strogatz integrability. *J Phys A, Math Theor*. 2016;49(31):31.
45. Childs LM, Strogatz SH. Stability diagram for the forced Kuramoto model. *Chaos*. 2008;18(4):043128.
46. Lai YM, Porter MA. Noise-induced synchronization, desynchronization, and clustering in globally coupled nonidentical oscillators. *Phys Rev E*. 2013;88(1):012905.
47. Nagai KH, Kori H. Noise-induced synchronization of a large population of globally coupled nonidentical oscillators. *Phys Rev E*. 2010;81(6):065202.
48. Laing CR. Phase oscillator network models of brain dynamics. In: Moustafa A, editor. *Computational models of brain and behavior*. Hoboken: Wiley-Blackwell; 2017. p. 505-17. Chap. 37.