

Interspike interval correlations in networks of inhibitory integrate-and-fire neurons

Wilhelm Braun and André Longtin
Phys. Rev. E **99**, 032402 – Published 1 March 2019



Article References Citing Articles (2) PDF HTML Export Citation

抑制性整合-放电神经元网络的峰峰相关性

Interspike interval correlations in networks of inhibitory integrate-and-fire neurons

作者: Wilhelm Braun^{1,2,*}, A. Longtin²

组织:

1. Neural Network Dynamics and Computation, Institut für Genetik, Universität Bonn, Kirschallee 1, 53115 Bonn, Germany
2. Department of Physics and Centre for Neural Dynamics, University of Ottawa, 598 King Edward, Ottawa K1N 6N5, Canada

时间: Received 20 December 2018; revised manuscript received 30 January 2019; published 1 March 2019

邮箱: wilhelm.braun@cantab.net

Translated by Ke He, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: <https://journals.aps.org/pre/abstract/10.1103/PhysRevE.99.032402>

PHYSICAL REVIEW E 99, 032402 (2019)

文章结构大纲

第 I 章 引言	1
第 II 章 网络及抑制性神经元	2
A 神经元及突触动力学	2
B 突触连接规则	3
C 平均网络的 SCC 及 ISI	3
D 多神经元活动及功率谱	4
第 III 章 具有不同网络大小和偏置电流的均值网络 SCC 的行为	4
A 具有基于电流的突触的网络中的 SCC	5
B 基于电导的突触的网络中的 SCC	9
第 IV 章 降噪扩散近似	12
A SCC 对输入尖峰数量的敏感性	12
B 撞击给定神经元的输入尖峰训练的统计数据	13
C 离线仿真中的降噪扩散近似	15
D 光滑宽度的影响	17
第 V 章 讨论	20
第 VI 章 致谢	21
第 VII 章 附录	21
A 网络模拟的详细内容	21
B 含噪周期震荡的 SCC	22
C 具有基于电导的突触的抑制性整合和激发神经元模型	22

摘要

我们通过网络平均序列相关系数 (SCC) 量化, 在基于电流和电导的纯抑制整合-放电神经网络中研究了峰间间隔的时间相关性。数值模拟揭示了在偏置电流驱动和网络规模的中间值时向负 SCCs 的过渡。当偏置驱动器和网络大小超过这些值时, SCC 返回为零。在网络振荡强度的中间值处, SCC 最大为负。研究了 SCC 对两种典型方案的依赖关系, 结果表明, 这两种方案的结果都是稳健的。对于基于电导的突触, 在快速和缓慢相干网络振荡开始时, SCC 变为负值。然后, 我们通过使用预先记录的网络活动的离线模拟表明, 神经元的 SCC 对其突触前输入的数量高度敏感。最后, 我们为基于电流的网络设计了一种降噪扩散近似, 该近似解释了观测到的时间相关跃迁。

DOI: [10.1103/PhysRevE.99.032402](https://doi.org/10.1103/PhysRevE.99.032402)

第 I 章 引言

量化单个神经元模型中的峰值统计是计算神经科学的一个重要目标。大量的工作已经处理了典型单神经元模型中穗间间隔 (ISI) 的一阶统计量, 通常在无内存更新第一传代问题 [1] 的背景下计算。近年来, 在解决非更新神经元模型中更困难的二阶峰值统计问题方面取得了进展, 其中滞后 k 处的序列相关系数 (SCC) 定义为移位 k 量的有序 ISI 序列之间的皮尔逊相关, 例如, 当 $k = 1$ 时, 滞后 1 处的 SCC 是相邻 ISIs 之间的相关系数。它的计算发现, 通过噪声影响 [2] 增强了单个神经元的信​​息传输, 并增加了微弱信号 [3] 的可检测性。特别是, 现在可以计算, 在某些情况下, 甚至分析, 单神经元模型的 SCC 存在峰值频率自适应 [4], 彩色噪声 [5], 和时间依赖的确定性或随机放电阈值 [6]。最近的研究还表明, 在较短的观测时间内, 负 ISI 相关性可以提高非线性动态传感器的分辨率, 该传感器的设计灵感来自一个简单的非更新神经元模型 [7]。最近也有人努力用序数分析来表征 ISI 序列的模式, 揭示了最大化某些模式的概率的参数集 [8]。

相比之下, 很少有研究涉及神经网络中时间相关性的计算。在 [9] 中, 提出了一种基于危害函数的自适应神经网络 SCC 计算理论; 该研究的主要重点是一阶统计量的计算, 如平均 ISI 或网络中神经元的平均活动。当涉及到网络中 SCCs 的计算时, 一个显著的例外是最近的研究 [10], 其主要关注的是兴奋和抑制神经元异步网络中神经元穗训练谱的自洽计算。描述了一种迭代数值方法, 用于自一致地模拟单个代表神经元计算峰值序列功率谱。这增加了先前对单个“有效”神经元 [11] 的网络同步分析。由于该方法直接模拟了脉冲序列, 因此计算了 SCC, 并显示了弱正负值。然而, 该方法的有效性仅限于网络活动不发生全局振荡的异步状态。此外, 也有一些研究处理网络的特性, 其中每个组成神经元被赋予一种作为内在相关生成的适应机制, 突出了适应对信息传输、可靠的神经编码和噪声整形的好处 [12,13]。

在这里, 我们只关注从异步行为过渡到同步行为的网络中单个神经元的 ISI 相关性。研究这种设置的动机有两个方面。首先, 我们希望了解嵌入网络中的神经元的统计数据与经过充分研究的孤立情况相比是如何变化的, 因为神经元编码通常依赖于神经元群体。特别是, 在没有相关性产生内在机制的神经网络中, 相关性是在什么条件下产生的? 它们是如何最大化的? 其次, 网络中嵌入的神经元产生的精确峰值模式可能会被网络下游靶细胞的突触后可塑性机制所选择, 例如峰值定时依赖的可塑性 [14-16] 或短期的促进和抑制 [17,18], 从而增强弱信号的可检测性 [19]。因此, 有必要了解尖峰神经网络如何在组成神经元的输出尖峰序列中产生时间相关性。为了简洁起见, 我们的研究只关注非常短范围的 ISI 相关性 (事实上, 只关注相邻 ISIs 之间的相关性), 从而探讨了上述一系列问题。我们从一开始就强调, 在强振荡网络状态中, 相关性扩展到不止一个滞后, 如参考文献中观察到的 [20, 21]。此外, 我们在本研究中没有考虑神经元之间的相关性, 这是在稀疏网络的背景下设置的。大量的研究描述了在不同拓扑结构的网络中, 两个不同神经元的穗列或膜电压之间的成对相关系数 [22-25]。

本文组织如下。在第二节中，我们提出了网络模型、突触连接规则和本研究感兴趣的中心量，其中包括平均网络 SCC。我们在第三节中描述了相干全局网络振荡开始时平均网络 SCC 的参数依赖性。虽然本节的重点是基于电流的突触网络，但我们将我们的发现简单地扩展到基于电导的突触网络，这些突触能够产生慢和快 γ 振荡。最后，在第四节中，我们探讨了如何通过一个有效的单个离线神经元来计算平均网络 SCC，该神经元在全网络模拟过程中接受在线记录的与时间相关的输入。最后，我们将简要讨论第五节的结果。

第 II 章 网络及抑制性神经元

A 神经元及突触动力学

1 基于电流突触的网络

我们考虑 N 个具有电压 $X_i, i \in [1, 2, \dots, N]$ 的漏性整合放电 (LIF) 神经元，其中 $X_i \in (-\infty, x_{th}]$ 。它们根据以下规则进行演化 [11]:

$$\frac{dX_i}{dt} = \gamma_t [I_0 - X_i + I_i^{syn}(t)] + \sqrt{\gamma_t} \sigma_0 \xi_i(t). \quad (1)$$

为简洁起见，在 I_0 和 I_i^{syn} 前面的一个携带阻力单位的因子被设为 1 并省略。当 $X_i(t)$ 到达阈值 x_{th} 以下，峰被记录且 $X_i(t)$ 立即被赋为 x_r ；当我们考虑长度为 τ_r 的不应期时，神经元将在该膜电压下维持一段时间 τ_r 。膜时间常数 $\tau_t = \frac{1}{\gamma_t}$ 。 ξ_i 是均值为零的标准高斯白噪声。如果没有特别说明，我们选择 $x_r = 10mV$ ， $x_{th} = 20mV$ ，数 $\tau_t = 20ms$ 。

基于电流的抑制性突触电流由以下式子给出：

$$I_i^{syn}(t) = \tau_t J \sum_{k=1}^C \sum_j \delta(t - t_j^k - D) \quad (2)$$

$J < 0$ 是抑制性突触强度。我们选择 $J = 0.1mV$ ，固定突触延迟 $D = 2ms$ 。因此，式 (2) 中的外部总和是对大小为 C 的突触前邻域的 C 个神经元的总和，而内部总和是对神经元 k 的峰值 j 的 t_j^k 的总和。对有关实施的详情，请参阅附录 A1。

最后， I_0 为外部偏置电流， σ_0 为外部噪声强度。如果没有特别提到，我们选择 $\sigma_0 = 1mV$ 。单个神经元在没有私人噪声和突触输入 (即处于超阈值状态) 的情况下周期性放电，范围为 $I_0 > 20mv$ 。

在扩散近似下，我们可以将突触电流表示为 [11]:

$$I_i^{syn}(t) = \mu(t) + \sigma(t) \sqrt{\tau_t} \xi_i(t), \quad (3)$$

其中:

$$\mu(t) = \mu_{loc}, \quad (4)$$

其中平均突触电流的局部部分与网络在 $t - D$ 时刻的激发速率 v 有关: $\mu_{loc} = CJv(t - D)\tau_t$ 。波动的强度同样由以下式子给出:

$$\sigma(t) = \sigma_{loc}, \quad (5)$$

其中 $\sigma_{loc} = |J| \sqrt{Vc(t - D)\tau_t}$ 。

2 基于电导突触的网络

对于基于电导的突触网络，膜电压的演化由以下式子给出：

$$C_I \frac{dX_i(t)}{dt} = g_l^I [E_{\text{rest}}^I - X_i(t)] + g_{\text{inh}}^I(t) [E_{\text{inh}}^I - X_i(t)] + I_0. \quad (6)$$

每个神经元通过具有时间依赖性电导 $g_{\text{inh}}^I(t)$ 的突触接收来自网络中其他抑制神经元的输入，其时间历程由双指数函数给出：

$$g_{\text{inh}}^I(t) = g_{\text{inh,peak}}^I s_{\text{inh}}^I \left[\exp\left(-\frac{t - \tau_l}{\tau_{\text{inh,d}}^I}\right) - \exp\left(-\frac{t - \tau_l}{\tau_{\text{inh,r}}^I}\right) \right] \quad (7)$$

若 $t \geq \tau_l$ ， $g_{\text{inh}}^I(t) = 0$ 。这里， s_{inh}^I 是保证 g_{inh}^I 能到达其最大值 $g_{\text{inh,peak}}^I$ 的常数（它是通过计算式 (7) 中括号内项的最大值来定义的。）：

$$\frac{1}{s} = \left(\frac{\tau_r}{\tau_d}\right)^{\frac{\tau_r}{\tau_d - \tau_r}} - \left(\frac{\tau_r}{\tau_d}\right)^{\frac{\tau_d}{\tau_d - \tau_r}}$$

令 $t_r \equiv \tau_{\text{inh,r}}^I$ ， $t_d \equiv \tau_{\text{inh,d}}^I$ 以及 $s \equiv s_{\text{inh}}^I$ 。在这些定义下，增大 $\tau_{\text{inh,r}}^I$ 具有延长 $g_{\text{inh}}^I(t)$ 达到最大值所需时间的效果，因此通过增加 $g_{\text{inh}}^I(t)$ 时间过程下的面积来延长一个突触前抑制脉冲的效果。对于所有剩余的参数值，请参考附录 C。

B 突触连接规则

有不同的策略来选择每个神经元突触前神经元的数量 C [见方程 (2)]。当我们只固定连接概率 p 时，不是所有神经元都有相同数量的抑制突触。除去自锥，神经元上突触数量的分布（即入度）遵循伯努利分布 $B(N-1, p)$ ，均值 $\bar{C} = p(N-1)$ ，标准差 $\sqrt{(N-1)p(1-p)}$ 。我们称这种情况为 p 固定情况 (P-fixed case)。当 $N = 1000, p = 0.2$ 时，标准差 $std \approx 13$ ，均值 $\bar{C} = 200$ 。有关实现的更多细节，请参阅附录 A2。

这种情况与每个神经元恰好有 C 个抑制突触的情况相反。这是固定 c 的情况。我们总是选择 $C = \bar{C}$ 来比较 p -固定连接场景和 C -固定连接场景。下面我们将看到，这两种不同的突触连通性处方对网络的二阶统计量有深远的影响，例如，反映在我们现在定义的神经元间 SCC 分布的平均值和标准差上。

C 平均网络的 SCC 及 ISI

对于神经元 i 单峰的训练，SCC ρ 定义为如下：

$$\rho^i(n, k) = \frac{\mathbb{E}(T_n^i T_{n+k}^i) - Q_1^i(n, k)}{Q_2^i(n, k)}, \quad (8)$$

其中：

$$Q_1^i(n, k) = \mathbb{E}(T_n^i) \mathbb{E}(T_{n+k}^i)$$

$$Q_2^i(n, k) = \sqrt{\text{Var}(T_n^i) \text{Var}(T_{n+k}^i)}$$

这里， T_n^i 表示神经元 i 的第 n 个 ISI 值， $\mathbb{E}(\dots)$ 表示单个神经元的跨时间期望。一般来说，SCC 既取决于滞后 k ，也取决于 ISI 在峰列中的位置 n [5,26]。我们这里只考虑固定的尖峰列车，对于这种列车，SCC 只取决于不同 ISIs 之间的滞后 k 。我们将用 $\rho(k)$ 来表示这个量，并关注 $k=1$ ，即连续的 ISI 相关性。ISIs 之间显著的短期相关性通常反映在该系数从零的偏差上。本文主要感兴趣的量，我们称之为平均网络 SCC，是 N 个神经网络中的神经

元平均 SCC:

$$\rho(k=1) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \rho^i(k=1). \quad (9)$$

神经元间 SCC 的标准差定义为:

$$std(\rho) = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N [\rho^i(k=1) - \rho(k=1)]^2}. \quad (10)$$

以下使用它来量化滞后 1 时 SCC 值在人群中的分布。第二个感兴趣的量是平均网络 ISI，它被定义为跨神经元的平均 ISI 的平均值:

$$\langle T \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \mathbb{E}(T^i), \quad (11)$$

其中 T_i 是神经元 i 稳定 ISIs 的序列，平均 ISI 标准差 $std(\langle T \rangle)$ 的定义类似。

D 多神经元活动及功率谱

我们表示种群活动 $\sum_{i=1}^N \sum_j \delta(t - t_j^i)$ 由 $v(t)$ 构成的纯抑制性神经网络。种群活度的功率谱密度 (PSD) 由种群活度 $v(t)$ 计算得到。同样，平均单神经元频谱 $\langle S_{xx}(f) \rangle$ 由神经元群的所有峰值计算。它是尖刺串的平均 PSD 为 $x_i = \sum_j \delta(t - t_j^i)$ ，缩放到 $f \rightarrow \infty$ ， $\langle S_{xx}(f) \rangle$ 接近式 (11) 给出的 ISI 均值的逆。有关实现的更多细节，请参阅附录 A3。总体 PSD 和平均单神经元功率谱的形式化定义可在参考文献 [27] 中找到。

第 III 章 具有不同网络大小和偏置电流的均值网络 SCC 的行为

在有噪声的网络振荡存在的情况下，人们期望网络中单个神经元的 SCC 为负。一个简单的玩具问题说明了这一点。假设发射次数 t_i 按以下公式产生: $t_i = i \langle t \rangle + \sigma \epsilon(i)$ ，其中 $\langle t \rangle$ 为振荡周期， $\sigma > 0$ 是决定独立标准正态高斯随机变量 $\epsilon(i)$ 对动力学影响程度的参数。我们在附录 B 中表明，在这种情况下，相邻 ISIs 之间的 SCC 是负的: $\rho(k=1) = -\frac{1}{2}$ 。为了解释这一结果，请注意当 ISI 大于平均值 $\langle t \rangle$ ，则必须有很大的 ϵ 值。由于随机变量 $\epsilon(i)$ 是独立的，下一次发射时间 t_{i+1} 不太可能再次大于平均值; 相反，它更有可能位于平均值附近，因此引入了穗序列中相邻 ISIs 之间的负相关性。在真实的峰值神经网络中，周期振荡会进一步调节膜电位，因此峰值会优先发生在网络振荡最大值对应的相附近。

一种不同的机制发生在 LIF 神经元的稀疏网络中。在这些网络中，当偏置电流 I_0 增大 [11] 时，网络活动 $A(t)$ 会产生一个全局振荡。这种振荡的频率几乎与 I_0 无关，主要取决于突触延迟 D[11]。

在图 1 中，我们表明，在频率为 $f \approx 200\text{Hz}$ 的相干网络振荡开始时，平均网络 SCC 变为负值 [图 1(a) - 1(c) 中 PSD 图中的垂直红色虚线]; 参数也可以调整以产生更慢的节奏。平均单神经元光谱 $\langle S_{xx}(f) \rangle$ 在平均网络 ISI(约 61Hz) 的反向处有一个较大的峰值 (绿色虚线)，在网络频率 f 处有另一个较小的峰值。这意味着网络中的单个神经元不参与网络的每一个上行状态——相反，它跳过了全局振荡的周期。随着 I_0 的增加，网络振荡更加同步，平均单神经元功率谱的第一个峰减小。

当 I_0 较大时，可以看到高同步状态，即每个神经元每周期有更高的发射概率，即几乎不存在跳跃性 (skip)，网络平均 SCC 向零移动。因此，我们看到平均网络 SCC 的非单调变化是 I_0 的函数。当出现负的平均网络 SCC[图 1(c)]

时, 我们验证了滞后 2 时的神经元平均网络 SCC [如式 (8) 中 $k=2$] 略为正 (≈ 0.07), 滞后 3 时为微负 (≈ -0.017), 这与导致负的平均网络 SCC 的底层网络振荡相一致。

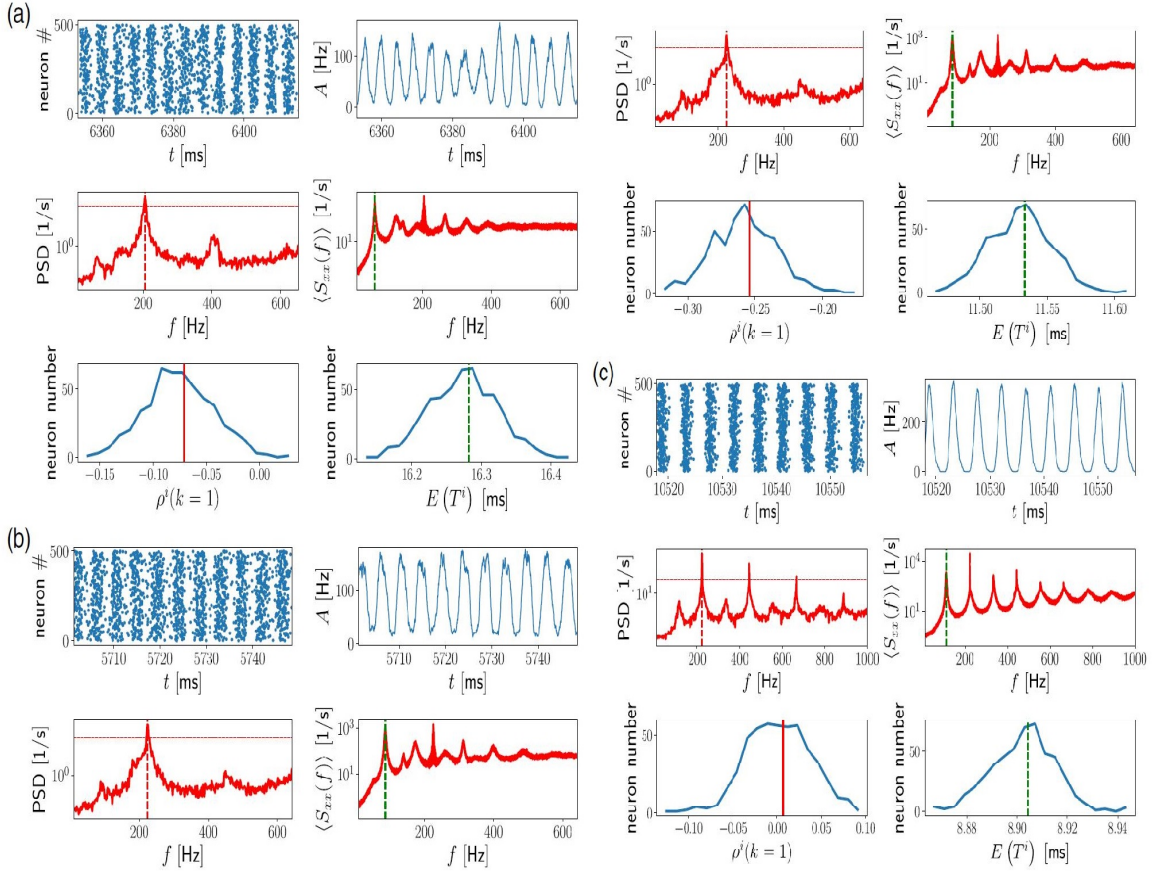


图 1: Activity in networks with current-based synapses and SCC distributions at the onset of negative mean network SCCs. Network activity (spike rastergram, network activity $A(t)$), power spectral density of network activity and average single-neuron spectrum $\langle S_{xx}(f) \rangle$, SCC distribution and mean ISI distribution for $N=500$ for three different values of I_0 : panels (a), (b), (c): $I_0 = 40, 50, 60$ mV, respectively, which corresponds to the location of the three white stars in Fig. 2. The mean network SCC is maximally negative at $I_0 = 50$ mV, i.e., when power at the network frequency (horizontal red dashed lines in plots for PSD are at a fixed value of 10^2 for comparison) increases. Remaining parameter values are as described in the caption of Fig. 2. The green dashed lines show the mean network ISI (or its inverse in the average single-neuron power spectrum). No refractory period.

A 具有基于电流的突触的网络中的 SCC

我们将数值模拟限制在 I_0 和 N 的阈值上和中间值, 当网络规模或偏置电流超过这些值时, 会分别导致不现实的同步网络状态 (SCC 为零或正) 或强烈抑制, 驱动神经元远低于其重置电位 x_r , 这在生物学上是不合理的。

1 平均网络 SCC 的发生率为负

在图 2 中, 我们展示了平均网络 SCC 和 ISI 对网络大小 N 和偏置电流驱动 I_0 的依赖性。当中间值为 I_0 时, 随着 N 的增加, 网络平均 SCC 从零附近到负值, 然后回到零 [图 2(a)]。相比之下, 平均网络 ISI [图 2(b)] 随 N (I_0) 单调增加 (减少)。两个量在神经元之间的标准差 [Eq.(10)] 仍然很小 [式 10]。2(a) 和 2(b) 右。图 2 中沿着白色和黑色虚线的线, 以及具有不同详细连接的控制模拟, 都是小范围的。由图 3 还表明, 平均网络 SCC 作为 I_0 的函数表现为非单调的 (参见图 1)。总之, 我们观察到, 随着偏频驱动器 I_0 的增加, 平均网络 SCC 向负的过渡。

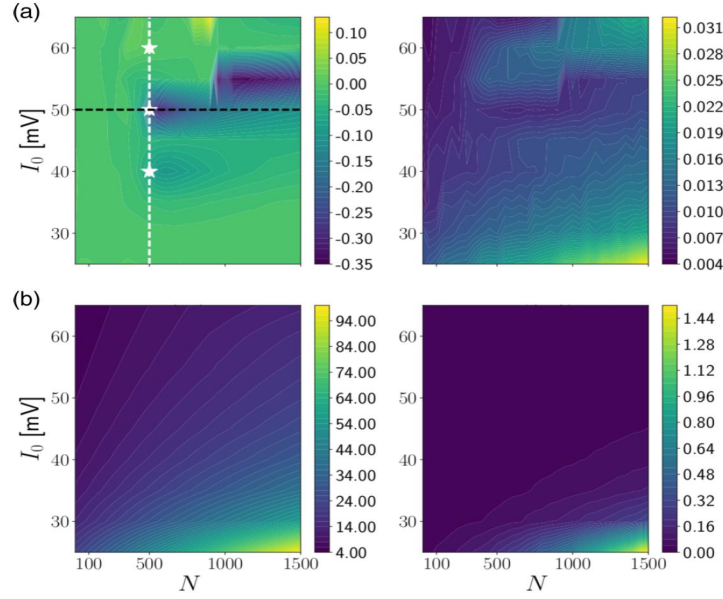


图 2: Temporal correlation-decorrelation transitions as a function of network size N and external bias I_0 for the C-fixed scenario in networks with current-based synapses. Mean network SCC [Eq. (9)] [(a), left] and ISI [Eq. (11)] [(b), left] together with standard deviations of SCC [(a), right] and of the mean ISI distribution across neurons [(b), right] in the C-fixed connectivity scenario. The number of synapses onto each neuron is fixed at $C = p(N - 1)$ with $p = 0.2$. $d = 200$ s simulation time. No refractory period.

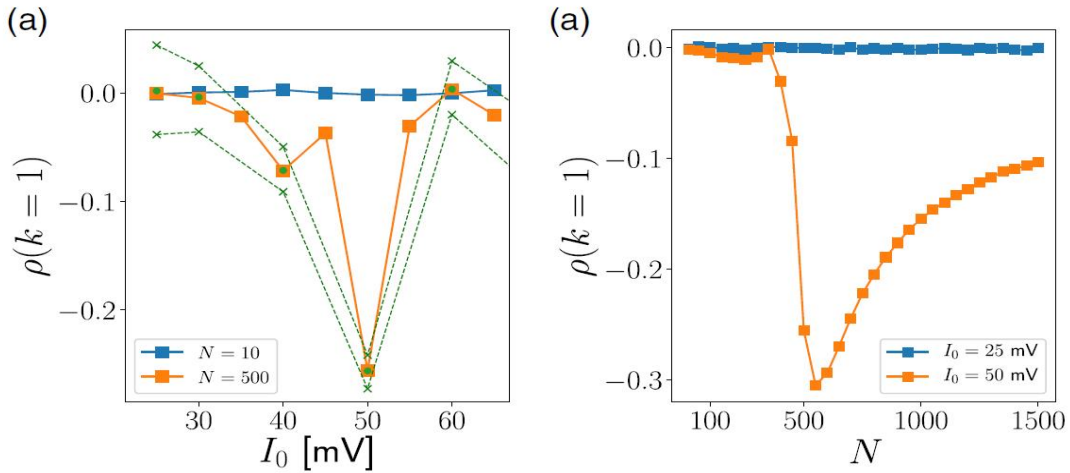


图 3: Two types of temporal correlation-decorrelation transitions are present for the C-fixed case in networks with current-based synapses. Lineout of Fig. 2(a) along the white dashed vertical line [(a), orange squares] and along the black dashed horizontal line [(b), orange squares]. Small green circles in A are for a control simulation with a different random seed and hence for a different network connectivity. Also, the duration of the control simulation was increased to $d = 300$ s in contrast to Fig. 2, where $d=200$ s. The green dashed lines are the minimum and the maximum of the SCC distribution for the control simulation. The blue squares are for smaller values of $N = 10$ [panel (a)] or $I_0 = 25$ mV [panel (b)] before the transition to negative mean network SCCs.

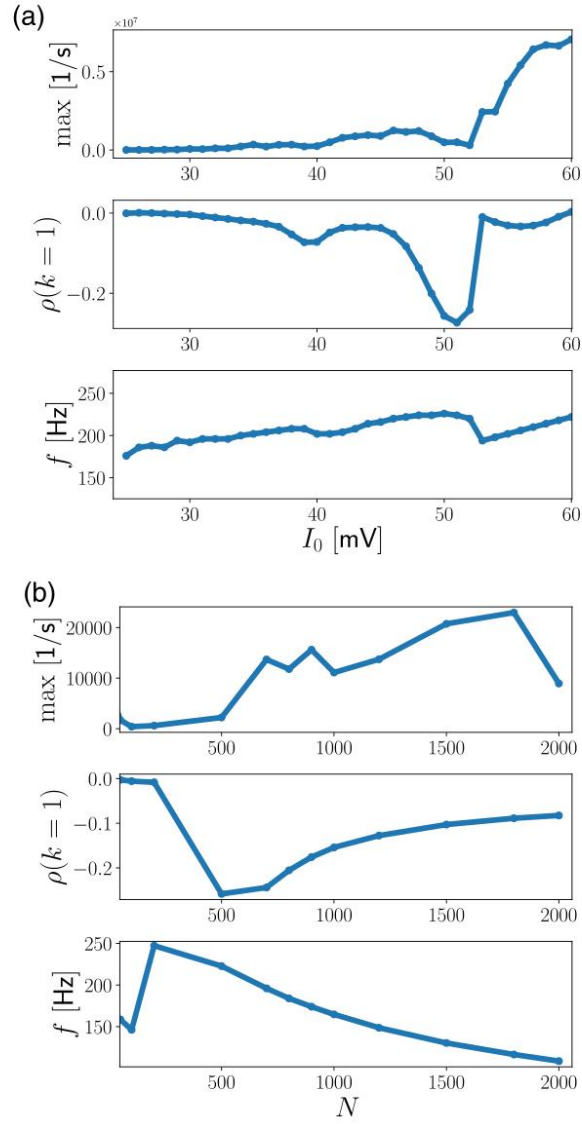


图 4: Maximum of PSD of network activity, mean network SCC and network frequency f as a function of I_0 for $N = 500$ [panel (a)] and as a function of N for $I_0 = 50$ mV [panel (b)]. This corresponds to the vertical white line and to the horizontal black line in Fig. 2. Thus in both cases (a) and (b), the transition correlates with the onset of increase in power of the network oscillation. $d = 200$ s simulation time.

在图 4(a) 中, 我们绘制了 PSD 在其最大值时的值 (在网络振荡频率 f 处获得) 作为 I_0 的函数, 以及网络振荡频率 f 和网络平均 SCC。这个图对应于图 2(a) 中的白色垂直线。PSD 的最大值可以作为网络振荡相干性的度量。我们发现, 当平均网络 SCC 趋于负值时, 网络振荡的相干性增加。全局网络振荡的频率 f 仅随 I_0 的增加而略有增加。在图 4(b)[对应于图 2(a) 中的黑色水平线] 中, 我们展示了固定 I_0 时 PSD 最大值作为 N 函数的类似结果。对于较大的网络规模, 网络频率 f 随 N 单调减小, 而 PSD 的峰值增大。同样, 平均网络 SCC 的最小值 (在 $N = 500$ 时观察到) 伴随着网络活动 PSD 最大值的中间值。

为了确定向负 SCC 过渡时穗列的微观性质, 我们在图 5 中绘制了三个不同 I_0 值的连续 ISIs 图, 对应于图 2(a) 中的白星。在这些图中, 线性回归函数的斜率是滞后 1[2] 时的 SCC, 在图 5(a) 和图 5(c) 中接近于零, 在图 5(b) 中为负。我们在图 5(a) 中看到, 所有的 ISIs 都分散在平均值周围, SCC 保持接近于零。在图 5(b) 中, 短的 ISIs 之后往往是长 ISIs, 反之亦然, 因此 SCC 变为负的。由于有三个较大的离群值 ISIs, 我们检查了斜率不是负的。在图 5(c) 中, 大多数 ISIs 再次聚集在平均值附近, 但也有较小的集群反映了系统的强驱动状态, 其中可以发生更复杂的放电模式, 反映高阶模式锁定。

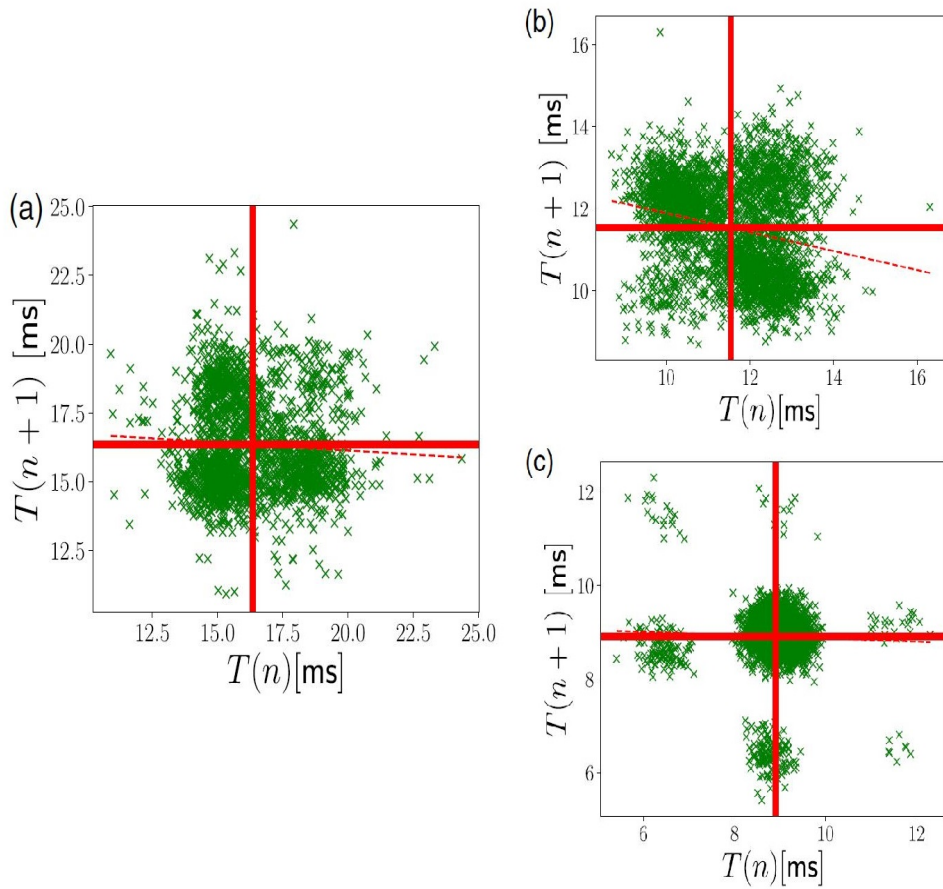


图 5: Plot of successive ISIs ($n + 1$ st ISI plotted as function of n th ISI) for three different values of I_0 , corresponding to the three white stars in Fig. 2. (a): $I_0 = 40$ mV, (b): $I_0 = 50$ mV, (c): $I_0 = 60$ mV. The red solid vertical and horizontal lines denote the mean ISI. The dashed red line is a linear regression, whose slope is the SCC at lag 1, which is given by -0.06 , -0.23 , -0.03 for panels (a), (b), (c), respectively. These values are close to the mean network SCC. Other parameter values, except duration of simulation ($d = 50$ s), are as in Fig. 2.

因此, 负平均网络 SCCs 的发生机制类似于具有另一种形式的负活动依赖反馈的单一完美 IF 神经元模型中负 ISI 相关的发生机制, 即具有单一指数时间尺度的峰值触发适应电流 [28,29]。在这些模型中, 在提供负反馈的适应电流的时间尺度与神经元的确定性平均 ISI 的比值的中间值处, 单神经元 SCC 变为最大负值。

在我们的网络设置中, 偏置驱动 I_0 设置了单神经元放电的时间尺度, 而整体节奏主要由网络属性决定, 特别是突触传输延迟 D 。然而, 这种类比并不完美, 因为单神经元的放电决定了网络节奏, 而网络节奏又决定了负

反馈。

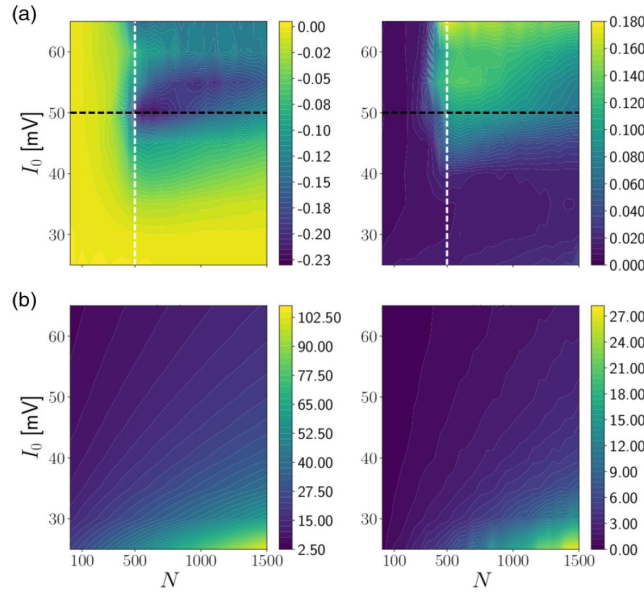


图 6: A fluctuating number of synapses across neurons in networks with current-based synapses decreases the mean network SCC below zero for a larger range of parameters. The transition [panel (a) left] to negative mean network SCCs in this case is accompanied by an increase in the standard deviation of the SCC [panels (a) right] across neurons. Mean network SCC [Eq. (9)] [(a), left] and ISI [Eq. (11)] [(b), left] together with standard deviations of SCC [(a), right] and of the mean ISI distribution across neurons [(b), right] for the P-fixed connectivity scenario. The average number of synapses onto a neuron is given by $\bar{C} = p(N - 1)$ with $p = 0.2$. No refractory period.

我们现在表明, 向负平均网络 SCC 的转变也发生在突触波动数量在生物学上更为真实的网络中 [P-fixed case, 图 6(a)]。这里, 与 c 固定的情况相比, 在负平均网络 SCC 开始时, 跨神经元计算的 SCC 的标准差增加了 [图 6(b)], 这也显示在图 7(c) 和图 7(d) 的直线图中。总体而言, 与图 2 所示的 c 固定情景相比, 时间相关性的负面程度略低。网络 ISI 的平均值通常比 c 固定的情况大, 即平均神经元比 c 固定的情况受到更多的抑制, 同时在 N 和 I_0 固定时, 网络平均 SCC 略有降低。

2 耐火期的影响

在图 8 中, 我们表明, 在存在绝对不应期的 c 固定情况下, 随着 I_0 的增加, 当 N 越小, 平均网络 SCC 向负值过渡, 当 N 越大, 平均网络 SCC 向中间正值过渡。产生负平均网络 SCC 的 I_0 临界值与不存在不应期的情况相似, 但在 N 越小时, 就会出现这种过渡。

B 基于电导的突触的网络中的 SCC

产生负时间相关性的机制依赖于神经动力学简化模型中相干网络振荡的开始。特别是, 基于电流的突触是瞬时的, 不遵循生物学上真实的动态。因此, 我们研究了负平均网络 scc 的转变是否也可以在生物学上更合理的能够快速振荡的神经网络中观察到。为此, 我们考虑了具有单神经元参数的抑制性 LIF 神经网络, 这些参数与海马 [30] 的 CA1 区快速尖突篮细胞的参数相似。模型在附录 c 中有详细描述。在以下图中, 不应期总是设置为 1ms。我们不是用恒定的偏置电流 I_0 , 而是用兴奋性泊松过程驱动每个神经元, 其强度 (用它们的恒定速率 v_{ext} 来衡量) 决定了新生网络振荡的相关性。网络振荡的频率 f 在很大程度上与泊松驱动无关, 主要取决于突触参数 [31]。

对于快速 γ 范围内的网络振荡, 网络平均 SCC 在 $v_{ext} \approx 60Hz$ 处向负值过渡 (图 9), 很好地处于阈值以上的

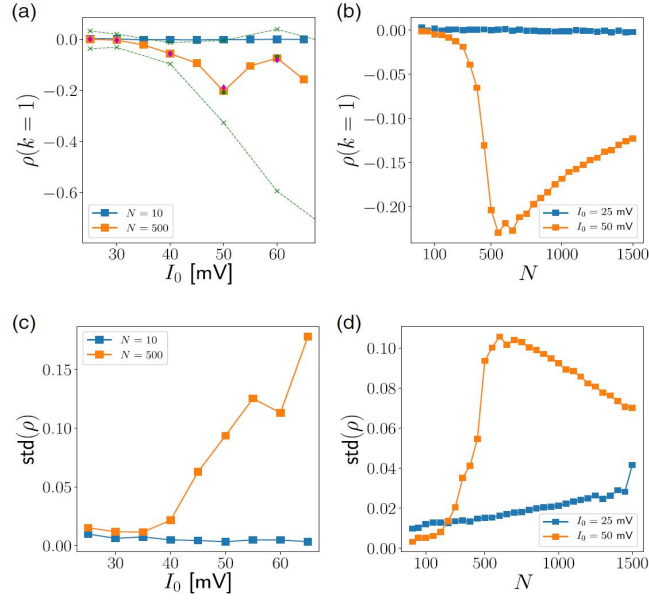


图 7: Correlation-decorrelation transitions for current-based networks in the P-fixed scenario. The mean network SCC [panels a, b] deviates from zero as the standard deviation of the SCC across neurons [panels (c), (d)] increases. Lineout of Fig. 6(a) along the white dashed vertical line [(a), orange line] and along the black dashed horizontal line [(b), orange line]. The green symbols are a control simulation started with a different random seed compared to the simulation shown in orange, and with different network realizations for each value of I_0 . The green dashed lines are the minimum and the maximum of the SCC distributions for this simulation. The magenta diamonds are another control simulation with exactly the same network connectivity for each value of I_0 . Hence, the rugged dependence of the mean network SCC for $N = 500$ is not an artifact of finite simulation time or the setup of the network connectivity. (c), (d): Ensemble standard deviations of the SCC distribution [lineouts of Fig. 6(a) right panel along the white and black dashed lines]. The blue squares are for a smaller value of N [panels (a) and (c)] or I_0 [panels (c) and (d)] before the transition to negative mean network SCCs.

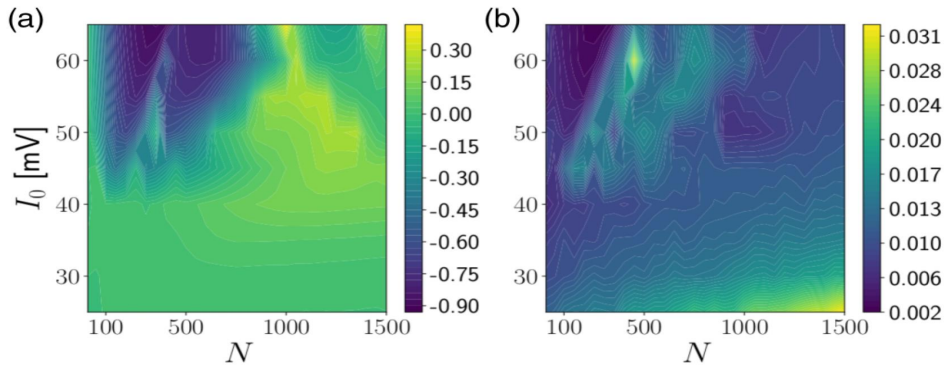


图 8: Mean network SCC (a) and its standard deviation across neurons (b) in the presence of a refractory period in the C-fixed scenario. The parameter values are like in Fig. 2, but with a refractory period $\tau_r = 2ms$

区域，这需要 $\nu_{ext} \approx 13Hz$ ，由数值模拟确定。

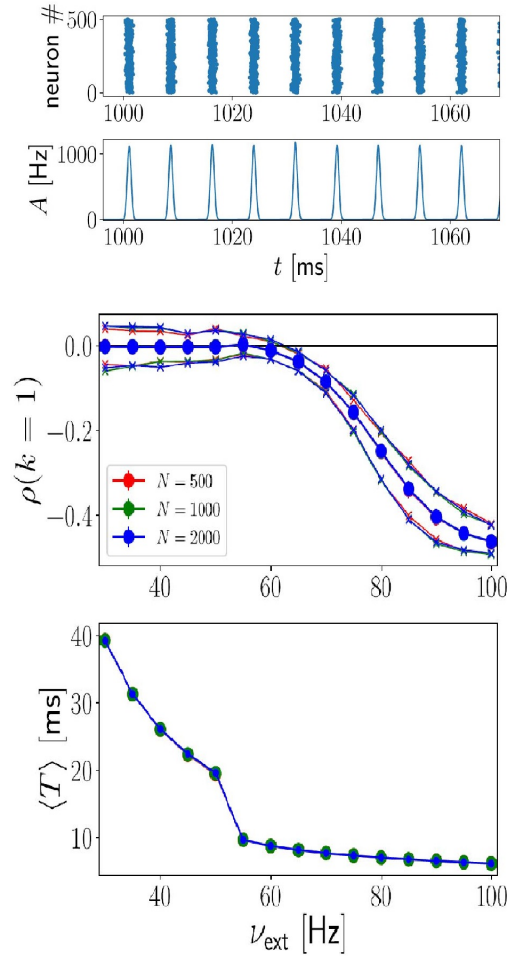


图 9: Transition to negative mean network SCCs in a network of conductance-based IF neurons with increasing external drive. Top: Network activity at $\nu_{ext} = 70Hz$. The network oscillation has a high frequency $f \approx 140Hz$. Bottom: Mean network SCC and ISI. Thin lines with crosses show minimum and maximum of the SCC distribution. C-fixed scenario with $pN = 25$, corresponding e.g., to $p = 0.05$ for $N = 500$. Parameter values: $n_I^P = 800$, for remaining parameters, see Appendix C.

在 γ 范围内存在较慢的振荡时，是否仍然可以观察到负平均网络 SCCs 的过渡？我们将突触上升时间从图 9 中的 $\tau_{inh,d}^I = 0.45ms$ 增加到图 10 中的三个更高的值，这降低了网络频率 [31]。我们在图 10 中观察到负平均网络 SCC 的转变，在不应期的顺序上， $\tau_{inh,d}^I$ 最强。对于 $\tau_{inh,d}^I \geq 3.5ms$ 时，网络活动不再相干振荡，因此，网络 SCC 的平均值不像 $\tau_{inh,d}^I$ 变小那么大。

最后，我们表明，就像在基于电流的网络中一样，随着网络规模的增加，平均网络 SCC 也会向负值过渡 (图 11)，尽管在向负值过渡之前，在接近零的平均网络 SCC 附近似乎没有平坦的部分，除非它发生在低 N 时，如图 6(b)，作为 N 的函数，向负平均网络 SCC 的过渡比在基于电流的网络中发生得更快。

综上所述，我们已经表明，在一个连贯的全局网络振荡开始时，具有基于电流和基于电导的突触的神经网络在其组成神经元的输出尖峰序列中产生负 ISI 相关性，其参数依赖性通常不是单调的。

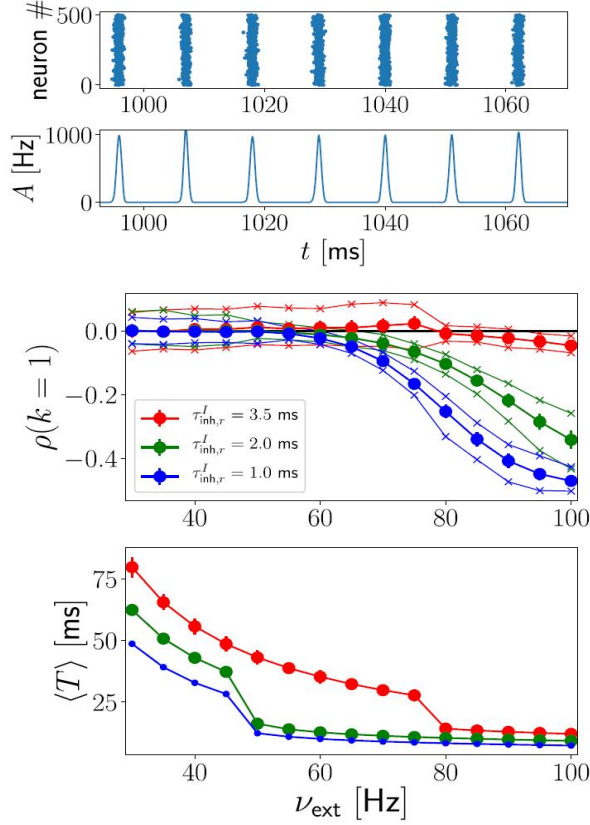


图 10: Transition to negative mean network SCCs in network of conductance-based IF neurons with increasing external drive. Top: Network activity at $\nu_{ext} = 70$ Hz for $\tau_{inh,d}^I = 2.0$ ms. The network oscillation has a lower frequency $f \approx 80$ Hz. Bottom: Mean network SCC and ISI. Thin lines with crosses show minimum and maximum of the SCC distribution. $N = 500$. C-fixed scenario with $p = 0.05$. Parameter values: $n_I^P = 800$, for remaining parameters, see Appendix C.

第 IV 章 降噪扩散近似

给定神经元的输入尖峰序列 [方程 (2)] 的统计信息的哪些特征会导致其输出尖峰显示出非更新统计信息? 解决这个问题的一种方法是考虑种子扩散近似 (DA)。在纯抑制网络的 DA 中, 输入网络中一个平均“典型”神经元的突触电流由 Eq.(3) 给出。假设神经元之间的耦合是稀疏的, 神经元之间的成对相关性可以忽略。这就要求一个神经元的统计数据可以代表整个神经网络。通过一些额外的技术假设, 动力学的平均场类型描述是可能的 [11], 因为可以为单个细胞的膜电位的演化编写一个一维时相关的 Fokker-Planck 方程 (FPE)。FPE 的公式及其边界条件是自洽的, 因为 FPE 的解给出了神经元的时间依赖性放电速率 $v(t)$; 这个量也通过随时间变化的漂移和扩散系数方程出现在 FPE 中。方程 (4) 和 (5)。如果网络是稀疏的, 这种方法意味着网络中任何给定神经元的输出峰值序列与其输入峰值序列共享相同的统计信息。这在参考文献 [10] 中被用于在 c 固定的情况下使用迭代数值算法自一致地确定 EI 神经网络中的穗序列功率谱。但是, 如果连接不是稀疏的或者网络活动是同步的, 这种自一致的方法就不适用。

A SCC 对输入尖峰数量的敏感性

首先, 我们确定了嵌入网络中的神经元的 SCC 对其突触前邻域大小的变化有多敏感 (图 12)。我们记录了所有出现在对应的突触前邻域的峰值序列, 然后进行了离线模拟, 将记录的抑制峰值手动输入模拟。随着突触前邻域大小的增加, ISI 均值 (图 12 的中间面板) 单调增加, 而 SCC 则出乎意料地显示出随着突触前邻域大小增加

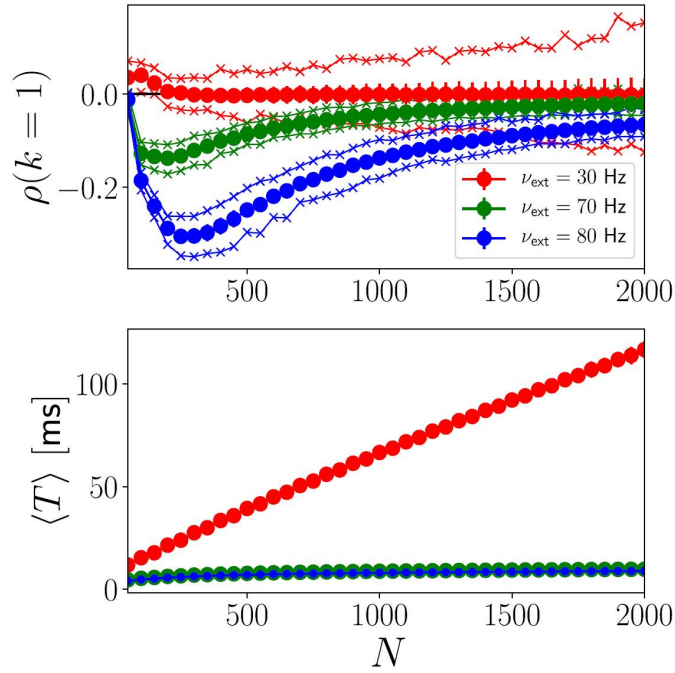


图 11: Transition to negative mean network SCCs in network of conductance-based IF neurons with increasing network size N . Cfixed scenario with $p = 0.05$. Thin lines with crosses show minimum and maximum of the SCC distribution. For $N = 500$, the network oscillation has the same frequency as in Fig. 9 at the corresponding values of ν_{ext} . Parameter values: $n_I^P = 800$, for remaining parameters, see Appendix C.

的非单调行为，直到当突触前邻域大小达到由 $C = p(N - 1)$ 给出的在线值时，ISI 均值才达到其在线值。

因此，我们已经证实，在对该神经元进行“离线”模拟时，将所有突触前峰值训练反馈给选定的神经元，可以重现在全网络模拟中获得的输出统计数据。随着突触前邻域大小的增加，SCC 的行为是非单调的，几乎所有的输入峰值 (图 12 下) 都需要重现在线值。我们已经验证了 SCC 的行为并不强烈依赖于网络中的哪个神经元被选择，这是 c 固定情况下的神经元间 SCC 分布的低标准差的结果 (参见图 2(a)，右面板)。

B 撞击给定神经元的输入尖峰训练的统计数据

到目前为止，我们还没有量化输入峰值序列的统计数据。然而，DA 要适用，网络必须处于异步状态，在这种状态下，神经元根据具有时间依赖率 (t) 的泊松过程放电。我们在图 13 中展示了网络中一个神经元的突触前输入的统计数据，作为其突触前邻域 ϵC 大小的函数， C 是通过分数的叠加得到的。 $\epsilon \in [\frac{1}{c}, 1]$ ，撞击所选神经元的实际突触前脉冲序列。在全网络模拟中记录了这些突触前神经尖峰序列。我们还检查了输入统计数据不依赖于网络中所选的神经元，正如预期的 c 固定的情况。除了平均 ISI 和 SCC，我们还计算了输入尖峰序列的变异系数 (CV)，定义为汇集 ISI 序列的标准差和均值之间的比值。

注意这是为了 $\epsilon = \frac{1}{c}$ ，即当只考虑一个输入穗序列时，我们恢复神经元输出统计的结果。平均输入 ISI (图 13 中顶部的图) 随着突触前尖峰序列数量的增加而下降，大约类似于 $\frac{1}{\epsilon C}$ ，正如泊松极限所预期的那样。对于较小的超阈值 $I_0 = 21mV$ (图 13 中的紫色圆圈)，输入 CV (底部面板) 接近于 1，输入 SCC (中间面板) 接近于零，因此，网络处于输入尖峰序列遵循泊松统计的状态。增加 I_0 到较大的阈值 (图 13 中的小红圈、绿叉和蓝菱形，与图 2 中的三颗白星相同) 会导致输入 SCC 为正，输入 CVs 大于 1，因此输入统计量明显非泊松。

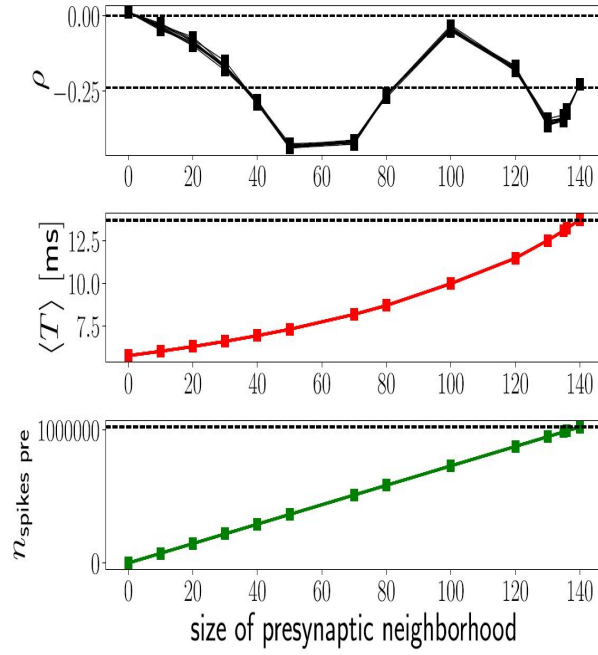


图 12: The SCC (top panel) of one neuron embedded in the network is very sensitive to the number of presynaptic spikes (bottom panel), in contrast to the monotonically increasing mean ISI (middle panel). The maximal value of C is 140, and the abscissa is swept from left to right by letting the pres-synaptic neighborhood size increase from 0 to 140. The dashed horizontal lines are at an SCC value of zero (upper line) and the online SCC value for the chosen neuron (lower line). The dashed horizontal line in the plot for the mean ISI is the online value of the mean ISI for the chosen neuron. The different lines (hardly distinguishable, because they largely overlap) are for 10 random permutations of the order of the presynaptic spike trains to ensure that the nonmonotonic behavior of the SCC is not a result of a particular arrangement of the order of presynaptic spike trains. Parameter values: $N = 700$, $p = 0.2$ (C-fixed scenario). $I_0 = 50mV$, $d = 100s$ simulation time. Other parameters as described in the caption of Fig. 2.

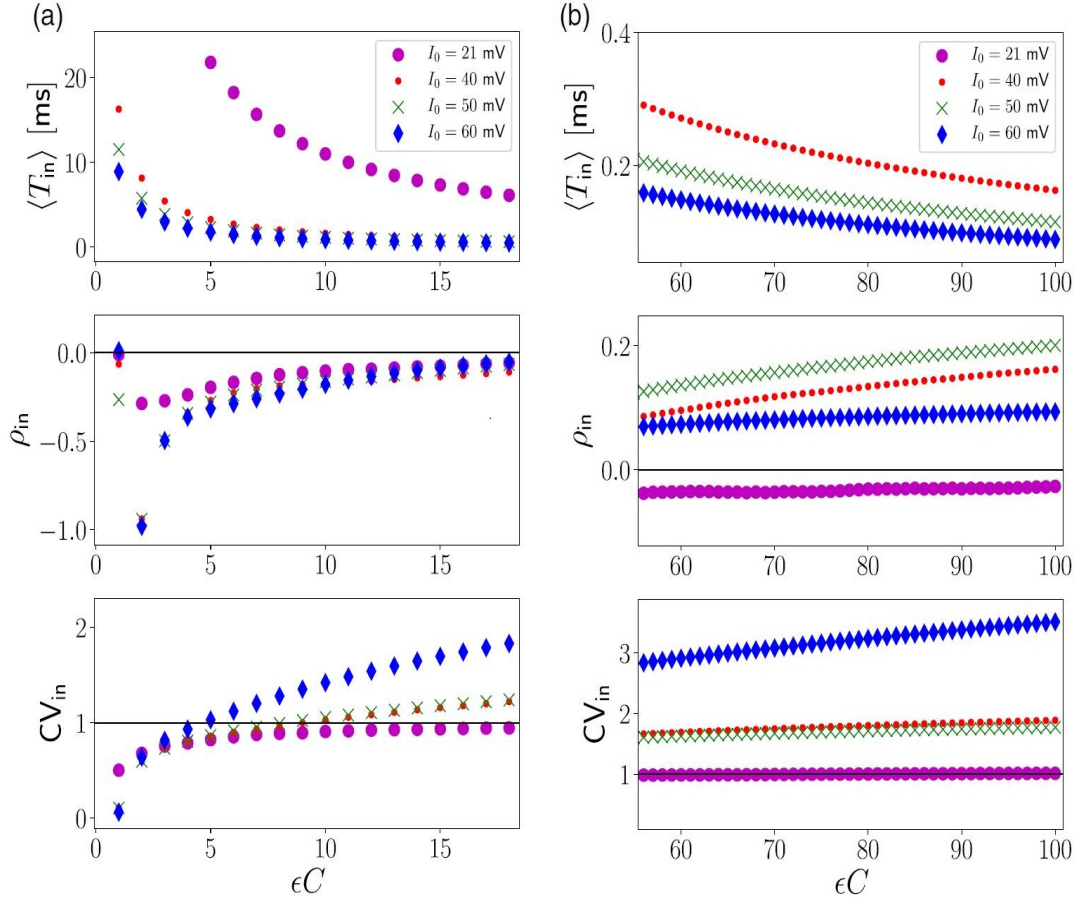


图 13: Statistics of presynaptic input of one fixed neuron in a network of current-based neurons without refractory period. From top to bottom: input mean ISI, SCC, and CV. ϵ varies between $\frac{1}{C}$ and 1 from left to right. (a) small ϵ . (b) large ϵ . Parameters: $N = 500$, other parameter values as described in the caption of Fig. 2, in particular, $C = p(N - 1) = 100$.

C 离线仿真中的降噪扩散近似

根据这些发现, 我们现在探索 DA 是否仍然可以用来计算平均网络 SCC 和 ISI。我们首先描述了一个开环或离线模拟方案来解决这个问题; 它使用可调形式的 DA 来模拟网络中的一个有效神经元。然后, 我们比较了在线全网络模拟和离线有效单神经元模拟中获得的平均网络 SCC 和 ISI 的结果。在线与离线仿真结果比较算法如下:

- (1) 在线模拟全网络, 得到网络活动 $A(t)$ (宽度为 $\sigma_w = 0.01ms$ 的矩形核平滑)。
- (2) 根据朗日万方程模拟单个离线神经元 [方程 (1)]:

$$\begin{aligned} \dot{X} = & \gamma_t (-X + I_0 - CJv(t - D)\tau_t) \\ & + \gamma_t \sqrt{\alpha_J J^2 C v(t - D)\tau_t + \sigma_0^2} \sqrt{\tau_t} \xi(t), \end{aligned} \quad (12)$$

时间步长 $h = 10^2 ms$, 使用公式 (3) 中带有 $(t) = A(t)$ 的 DA 作为驱动。我们引入了一个因子 α_J 来衡量 DA 中网络活动 v 对噪声强度的贡献。对于全网络仿真, 采用 Euler-Maruyama 方法对随机微分方程 (12) 进行积分。

- (3) 计算网络滞后 1 时的平均 SCC 及其标准差。
- (4) 对选择的离线单个神经元计算滞后 1 时的 SCC。
- (5) 比较在线网络模拟和离线单神经元模拟的 SCC 结果。

另一种估计平均网络 SCC 的方法是模拟具有相同时变平滑速率 $A(t)$ 的非齐次泊松过程 (iPP)[32,33], 然后

为生成的尖峰序列计算平均 ISI 和 SCC。我们使用参考文献 [34] 中提出的数值方案来模拟 iPP。我们的想法是，这个简单的网络活动的替代物，仅仅由于它的时变率而具有时间相关性(即，没有内在相关性)，可以洞察我们下面观察到的 SCC 的行为。

我们现在只考虑 c 固定的情况，因为 DA 应该准确地再现一个典型神经元的行为。在 p 固定的情况下，通过对 c 值的(二项)分布对 SCC 结果进行平均，也可以计算平均网络 SCC，这是一项计算成本很高的任务。我们验证了单神经元动力学积分时间步 h 的选择以及平滑宽度 σ_w 不影响以下结果(见下图 16)。

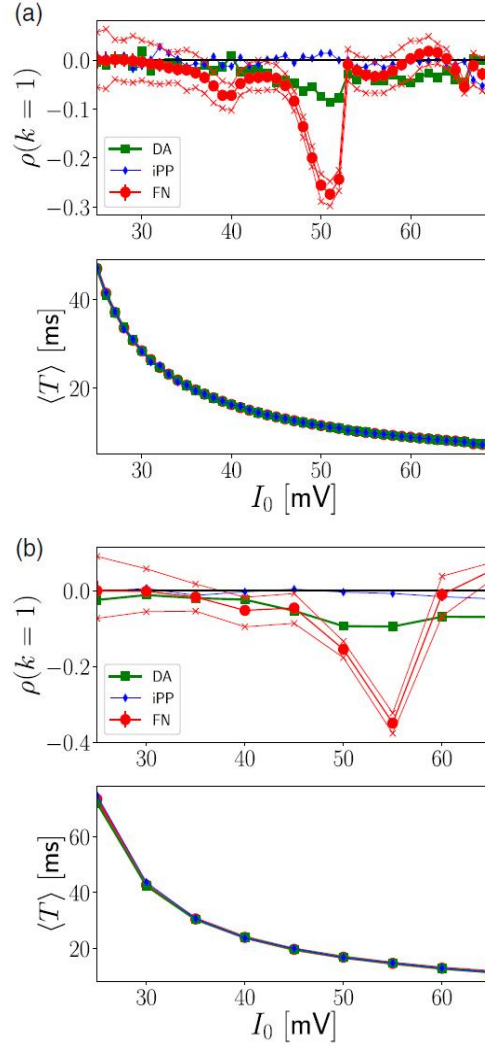


图 14: Diffusion approximation for the mean network SCC (top of each panel) and ISI (bottom of each panel) as a function of I_0 . (a) $N = 500$. (b) $N = 1000$. Red circles: full network simulation (FN). Green squares: single neuron offline simulation using the DA Eq. (12) with $\alpha_J = 1.0$. Error bars for the full network simulation indicate $\pm$ one standard deviation of the SCC distribution. Parameter values: C-fixed scenario with $C = p(N - 1)$. Simulation time $d = 200$ s.

在图 14 中，我们展示了平均网络 SCC(顶部图) 和 ISI(底部图) 的 DA 和 iPP 近似方案在 I_0 增加时的性能(参见图 2 中的垂直白色虚线)。对于向负平均网络 SCC 过渡前的小 I_0 ，两种近似方案都与全网络模拟很好地一致。在负平均网络 SCC 开始时，DA 和 iPP 近似方案都未能重现全在线模拟的负平均网络 SCC，尽管 DA 显示出 SCC 略有下降。相比之下，两种方案都能很好地逼近平均网络 ISI。

为了理解在非消失的平均网络 ISI 相关性开始时，全网络模拟与 DA 之间不匹配的根源，我们计算了 DA 生成的峰值序列的 CV，并将其与平均网络 CV(网络中所有神经元的 CV 平均值)进行了比较。我们发现当 I_0 超过约 40mV 时，DA 得到的 CV 略大于平均网络 CV。因此，我们通过设置 $\alpha_J = 0$ [见式 (3)] 来降低 DA 中网络活性对噪声的贡献。在图 15 中，我们展示了这种简单的调整导致 DA 和平均网络 ISI 和 SCC 的全网络模拟之间的良

好一致。

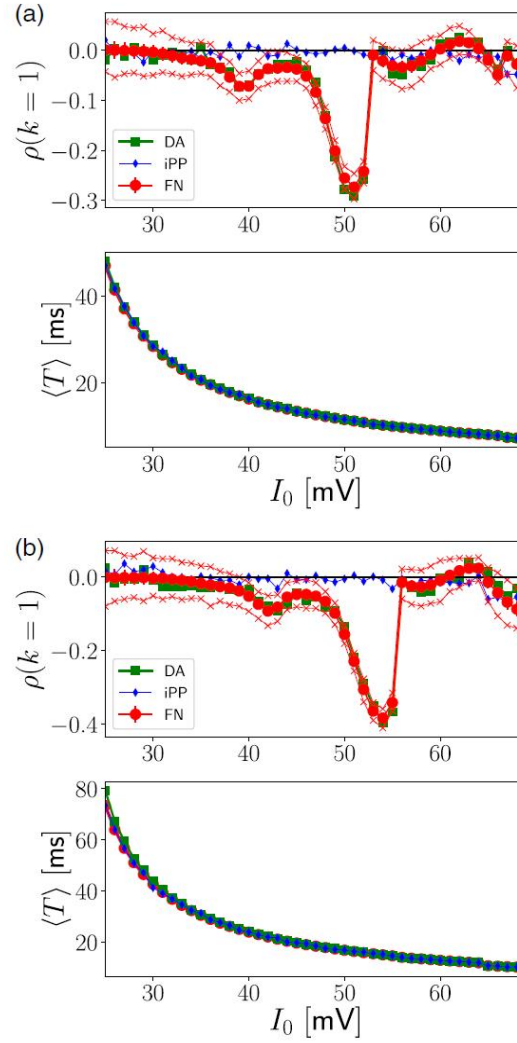


图 15: Noise-reduced diffusion approximation for the mean network SCC (top) and ISI (bottom). (a) $N = 500$. (b) $N = 1000$. Red circles: full network simulation (FN). Blue diamonds: iPP approximation (iPP). Green squares: single neuron offline simulation using the DA Eq. (12) with $\alpha_J = 0$. Error bars for the full network simulation indicate $\pm$ one standard deviation of the SCC. The thin red lines indicate the minimum and maximum of the online SCC distribution for each value of I_0 . Parameter values as described in the caption of Fig. 14.

D 光滑宽度的影响

只要选择足够小的平滑核 σ_w , 这些结果不依赖于平滑核的宽度 (图 16)。此外, α_J 的选择必须尽可能小, 以降低噪声 DA 性能良好。

没有必要以我们目前对式 (12) 所追求的特定方式缩小噪声来提高 DA 的精度。我们在图 17 中显示了 DA 中因子 $\alpha_g = 0.66$ 的噪声项的缩放根据以下式子确定:

$$\begin{aligned} \dot{X} = & \gamma_t (-X + I_0 - CJ\nu(t-D)\tau_t) \\ & + \alpha_g \gamma_t \sqrt{J^2 C \nu(t-D)\tau_t + \sigma_0^2} \sqrt{\tau_t} \xi(t), \end{aligned} \quad (13)$$

对 DA 精度的影响与减少式 (12) 中噪声强度中的时变因子类似。然而, 这个版本的 DA 在小 I_0 时的平均网络 ISI 表现略差, 它也低估了平均网络 CV (未显示)。我们通过系统的数值模拟发现了 α_g 的这个特殊值, α_g 从 1 开始

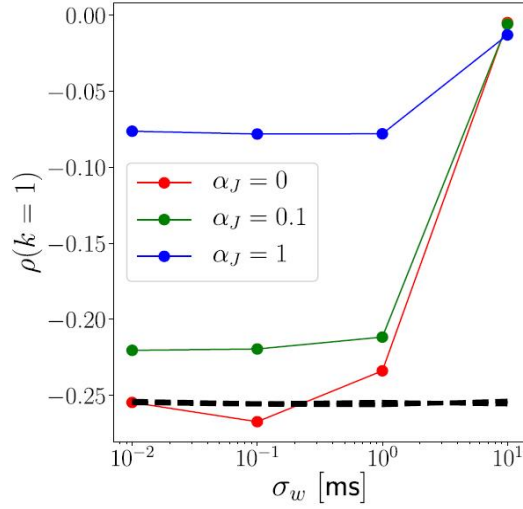


图 16: Effect of smoothing width σ_w and α_J on the performance of the DA [Eq. (12)]. Solid lines: single neuron offline simulation using the DA Eq. (12) with three values of α_J as indicated in the legend. The black dashed lines are results from the online full network simulation, which do not depend on α_J or σ_w . Parameter values (analogous to Fig. 15 A for $I_0 = 50$ mV): $N = 500$, $C = p(N - 1)$ fixed, $p = 0.2$, $I_0 = 50$ mV. Simulation length $d = 300$ s.

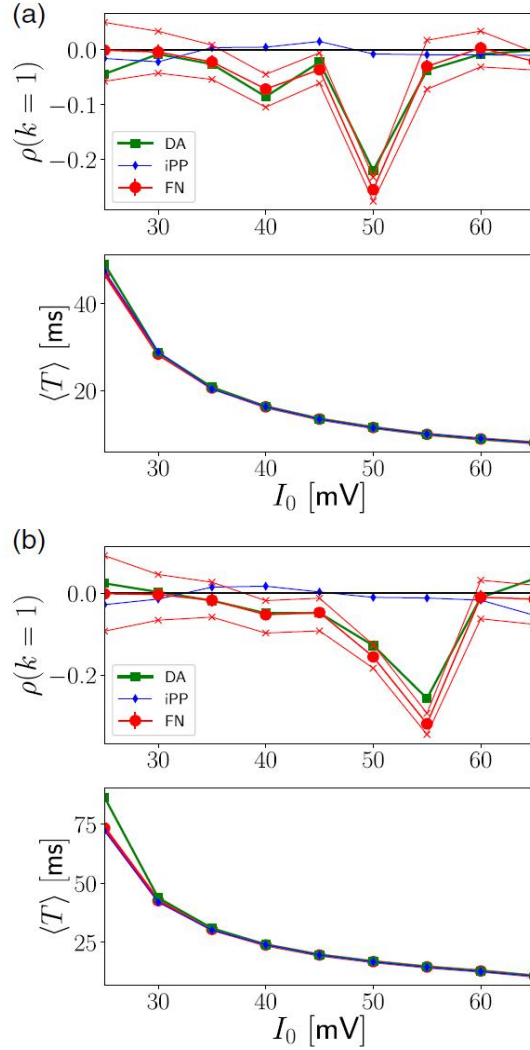


图 17: Noise-reduced DA [Eq. (13) with $\alpha_g = 0.66$]. Diffusion approximation for the mean network SCC (top) and ISI (bottom). (a) $N = 500$. (b) $N = 1000$. Red circles: full network simulation (FN). Blue diamonds: iPP approximation (iPP). Green squares: single neuron offline simulation using the DA Eq. (13) with $\alpha_g = 0.66$. Errorbars for the full network simulation indicate $\pm$ one standard deviation of the SCC. The thin red lines indicate the minimum and maximum of the online SCC distribution for each value of I_0 . Parameter values as in Fig. 14.

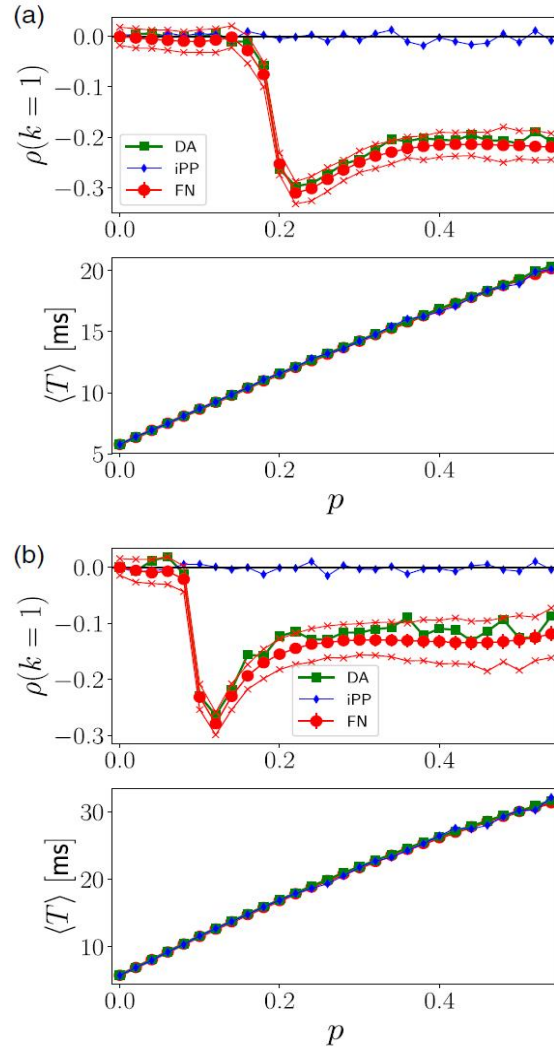


图 18: DA for the mean network ISI and SCC is valid even for large p . DA for the mean network SCC (top) and ISI (bottom). (a) $N = 500$. (b) $N = 1000$. Red circles: full network simulation (FN). Blue diamonds: iPP approximation (iPP). Green squares: single neuron offline simulation using the DA Eq. (12) with $\alpha_J = 0$. Error bars for the full network simulation indicate $\pm$ one standard deviation of the SCC. Parameter values: $C = p(N - 1)$ fixed, $I_0 = 50$ mV. Simulation time $d = 300$ s

逐渐减小 [等价于当 $\alpha_j = 1$ 时的式 (12)]。这证实了全网络的尖峰动态产生的输入尖峰序列比我们从具有时变强度的泊松过程中所期望的更不随机。

最后，我们在图 18 中显示，降噪 DA 对于更大范围的连接概率 p 仍然有效，我们还观察到向负平均网络 SCC 的过渡。重要的是，我们的 $p = 0.2$ 的标准值在 DA 精确再现平均网络 ISI 的情况下是适用的。在 c -固定的情况下，增加固定 N 的 p 相当于增加固定 p 的 N ，对此我们已经表明，当 I_0 足够大时，平均网络 SCC 下降到负值 (图 2 中黑色水平虚线)。

总之，我们利用离线模拟对三种形式的 DA(其中两种是有效降噪的)的探索表明，有适当平滑峰值输入 $A(t)$ 的 DA 可以产生正确的一阶和二阶 ISI 统计量。这将有助于限制对能产生此类统计数据的自洽有效神经元模型的搜索。

第 V 章 讨论

我们研究了嵌入纯抑制网络的神经元的脉冲序列与电流和电导型突触的 ISI 相关性。我们的结果表明，这些简单的网络一般不会产生更新动态在他们的穗串。考虑到它们的振荡倾向，这并不令人惊讶 (图 1)。然而，在 p 固定的情况下，序列 ISI 相关的出现方式和它们的非单调行为 (这意味着在中间参数值处 ISI 相关最大) 以及与 SCC 方差的联系 (图 6) 是我们的分析揭示的新特征。

特别是，在无不应期和有不应期的网络中，在偏置驱动器和网络大小的中间值处观察到强烈的负序列相关性 (图 2-8)。我们还表明，随着偏置电流或系统规模的增加，网络平均 SCC 在网络振荡强度的中间值 (由网络活动 $A(t)$ 的 PSD 峰值量化，如图 4) 处最大为负，其下降到零以下。

在基于电导的网络中，随着慢速和快速 γ 网络振荡的偏置驱动的增加，负 ISI 相关也普遍出现 (图 9-11)。

我们的结果强调了几乎所有输入峰值对形成平均网络 SCC 的重要性 (图 12)。即使给定神经元的输入统计量是非泊松的 (图 13)，负时间相关的开始也可以通过有效的降噪扩散近似近似量化 [Eq.(12)]，这表明网络在偏置电流驱动的值增加时动态抑制噪声。尽管这种噪声强度的降低对平均网络 ISI 的 DA 的有效性没有很强的影响，但我们已经表明，它对平均网络 SCC 有显著的影响 (图 14-18)。

总的来说，我们的结果构成了理解神经网络中突触前峰值如何影响突触后峰值统计的第一步 (图 12 和图 13)，这个问题最近在生物学文献中引起了越来越多的兴趣，在斑马鱼侧线系统 [35] 中观察到正相关 ISI，在听觉系统传入神经元 [36] 中观察到负相关。在这些系统中，正的 ISI 相关性产生于由多个毛细胞突触的异质支配引起的缓慢漂移的放电速率，而负的 ISI 相关性产生于单独的突触损耗。将我们的结果扩展到这两种情况将是有趣的，这将需要在我们的模型中包含非平稳的速率动力学和突触可塑性。

只要存在噪声振荡状态，我们还可以预期霍奇金-赫胥黎或具有适应能力的 IF 神经网络向负平均网络 scc 的过渡。这是因为详细的电压动态只在它们与全局节奏相互作用时才重要，即阈下电压时间过程的形式对于负平均网络 SCCs[37] 的出现并不重要。

关于 SCC 跃迁的可能的全面分析理解，ISI 相关性的存在指向大于一维度的随机动力学，对我们结果的分析解释超出了我们的研究范围。然而，最近二维维纳过程 [38] 的首次通过时间结果给了我们希望，目前的数值方法将最终导致一个解析描述。

这也是未来研究的一个有趣的主题，确定何时不消失的 ISI 相关性也存在于同时具有兴奋和抑制亚群体的网络中。此外，我们的结果如何与通过增加耦合强度观察到的具有这两种类型神经元的网络中的跃迁有关 [39,40]，以及它们是否可以使用文献 [5] 的框架或双随机点过程 [41] 的框架计算仍然是悬而未决的问题。

第 VI 章 致谢

We thank Raoul-Martin Memmesheimer, Sven Goedeke, Alexandre Payeur, and Richard Naud for interesting discussions and helpful comments. We thank NSERC Canada (Grant No. 121891-2013) for funding this work and the German Federal Ministry of Education and Research (BMBF) for support via the Bernstein Network (Bernstein Awards No.01GQ1501 and No. GQ1710). W.B. thanks Denisa Dervishi and Karl Braun for hospitality.

第 VII 章 附录

A 网络模拟的详细内容

1 模拟详细内容

我们在 `brian2`[42] 中实现了所有的模拟。积分时间步长设为 $h = 10^{-2}$ ms, 采用标准 Euler-Maruyama 格式。除图 8 外, 对于基于当前的突触模型, 不应期设置为 0ms。为了确保我们处于平稳的状态, 我们丢弃了前 1000 个 ISIs 来计算平均网络 SCC 和 ISI。SCC 和 ISI 的统计数据是跨网络活动的长时间实现 (至少 100 秒) 计算的。增加持续时间并没有改变这里给出的结果。注意, 感兴趣的网络活动有时会包含在一个节奏中, 在这种情况下, ISI 分布和 SCC 会随着节奏的持续时间而变化。在这种情况下, 在节律的许多周期取平均值, 以获得节律期间 ISI 和 SCC 的平均值和标准差。

2 连接详细内容

对于 p 固定的情况, 我们在 `Synapses.connect()` 对象中使用标准语法 `brian2`。我们先把所有的神经元做一个主列表, 每一个都用 1 到 n 之间的数字标记, 然后把 C-fixed 网络连接起来。要选择连接到哪个神经元, 例如, 标记为 k 的神经元, 该神经元 k 便从列表中删除。然后对剩下的列表进行随机排列。最后, 选择该列表中的前 C 个神经元作为突触前神经元到神经元 k 。对主列表中的每个神经元重复此过程。

3 光谱测量

使用 `brian2` 中 `PopulationRateMonitor` 类的 `smooth_rate()` 函数计算种群活动的平滑版本 $A(t)$ 。这是网络的瞬时发射速率。如果没有特别提到, $A(t)$ 是通过与宽度为 σ_w 的高斯矩形或高斯核的卷积, 从所有神经元的汇集穗列中得到的。为了便于说明, 我们选择 $\sigma_w = 1$ ms; 对于涉及扩散近似的计算, 我们选择较小的 $\sigma_w = 0.01$ ms 或 $\sigma_w = 0.1$ ms。我们强调, σ_w 的选择不会影响我们的结果, 只要它足够小, 能够完全捕捉到种群活动 $A(t)$ 的动态, 也就是说, 重要的是不要平滑 $A(t)$ 中存在的太多波动。

对于谱的计算 (包括网络活动的 PSD 以及平均单神经元谱), 我们使用参考文献 [43] 中提供的两个函数。对于平均单神经元谱, 只有 100 个神经元被包含在平均值中。对于这两种类型的光谱, 减去傅里叶变换前的平均活度, 并丢弃模拟周期的前 1000ms, 以获得平稳时间序列。代码可以在 `github` 存储库 [44] 中找到。

对于网络活动的 PSD, 将频率分辨率设置为 2hz, 将 的时间序列分成 6 部分, 分别进行傅里叶变换, 然后取平均值得到 PSD。同样, 平均单神经元频谱 $\langle S_{xx}(f) \rangle$ 采样率为 6000Hz。验证了函数 `scipy.signal.periodogram`

和 `scipy.signal.welch` 对这两种谱的结果是一致的。

B 含噪周期震荡的 SCC

考虑由以下方式所得到的放电时间 t_i , $i \geq 1$:

$$t_i = n_i \langle t \rangle + \xi_i, \langle \xi_i \rangle = 0, \quad \langle \xi_i \xi_j \rangle = \sigma^2 \delta_{ij} \quad (\text{B1})$$

其中 $n_i = 1, 2, 3, \dots$ 和 $\langle t \rangle$ 是脉冲时间被扰动的发射周期。第 i 个 ISI 由以下式子决定:

$$T_i = t_i - t_{i-1}. \quad (\text{B2})$$

其中 $\langle T_i \rangle = \langle t \rangle$. 同样的, 我们可知 $\mathbb{E}(T_{i+1} T_i) = \langle t \rangle^2 - \sigma^2$. 因此:

$$\text{Var}(T_i) = \langle T_i^2 \rangle - \langle T_i \rangle^2 = \langle t \rangle^2 + 2\sigma^2 - \langle t \rangle^2. \quad (\text{B3})$$

所以, SCC 被定义为:

$$\rho(k=1) = \frac{\langle t \rangle^2 - \sigma^2 - \langle t \rangle^2}{\langle t \rangle^2 + 2\sigma^2 - \langle t \rangle^2} = -\frac{1}{2}. \quad (\text{B4})$$

C 具有基于电导的突触的抑制性整合和激发神经元模型

我们考虑一个参数类似于 Ref.[30] 的模型。参数为 $C_I = 100$ pF, $g_I^I = 10$ nS(使膜时间常数为 10ms), $E_{rest}^I = -65$ mV, $E_{inh}^I = -75$ mV。当 $X_i(t)$ 超过 $X_{thresh}^I = -52$ mV 时, 重置为 $E_{inh}^I = -67$ mV, $\tau_{ref}^I = 1$ ms。在没有突触输入时, 流变碱为 $I_0 = 0.13$ nA。在我们的模拟中, 我们选择 $I_0 = 0$ 。对种群唯一的兴奋性输入是通过兴奋性泊松过程传递的。每个神经元从 n_I^P 独立泊松过程接收输入, 每个泊松过程的频率为 f_I^P 。每一种随机输入都会引起膜电位的瞬时跃迁, 其振幅 $k_I^P = 0.1$ mV。突触前峰值与 g_{inh}^I 开始增加之间的潜伏期为 $\tau_l = 1$ ms。其余参数由 $g_{inh,peak}^I = 5.0$ nS, $\tau_{inh,d}^I = 1.2$ ms, $\tau_{inh,r}^I = 0.45$ ms。

[1] G. L. Gerstein and B. Mandelbrot, Biophys. J. 4, 41 (1964).

[2] M. J. Chacron, B. Lindner, and A. Longtin, Phys. Rev. Lett. 92, 080601 (2004); O. Avila-Akerberg and M. J. Chacron, Exp. Brain Res. 210, 353 (2011); W. H. Nesse, L. Maler, and A. Longtin, Proc. Nat. Acad. Sci. USA 107, 21973 (2010); M. J. Chacron, A. Longtin, and L. Maler, J. Neurosci. 21, 5328 (2001).

[3] R. Ratnam and M. E. Nelson, J. Neurosci. 20, 6672 (2000).

[4] E. Urdapilleta, Phys. Rev. E 84, 041904 (2011); T. Schwalger and B. Lindner, Front. Comput. Neurosci. 7, 164 (2013); E. Urdapilleta, Europhys. Lett. 115, 68002 (2016).

[5] T. Schwalger, F. Droste, and B. Lindner, J. Comput. Neurosci. 39, 29 (2015); R. Mankin and A. Rekker, Phys. Rev. E 94, 062103 (2016).

[6] J. Benda, L. Maler, and A. Longtin, J. Neurophysiol. 104, 2806 (2010); W. Braun, P. C. Matthews, and R. Thul, Phys. Rev. E 91, 052701 (2015); E. Urdapilleta, ibid. 83, 021102 (2011); J. Phys. A: Math. Theor. 45, 031916 (2012).

[7] A. P. Nikitin, N. G. Stocks, and A. R. Bulsara, Phys. Rev. Lett. 109, 238103 (2012).

- [8] J. A. Reinoso, M. C. Torrent, and C. Masoller, *Phys. Rev. E* 94, 032218 (2016); M. Masoliver and C. Masoller, *Sci. Rep.* 8, 8276 (2018).
- [9] E. Muller, L. Buesing, J. Schemmel, and K. Meier, *Neural Comput.* 19, 2958 (2007).
- [10] B. Dummer, S. Wieland, and B. Lindner, *Front. Comput. Neurosci.* 8, 104 (2014); R. F. O. Pena, S. Vellmer, D. Bernardi, A. C. Roque, and B. Lindner, *Front. Comput. Neurosci.* 12, 9 (2018).
- [11] N. Brunel and V. Hakim, *Neural. Comp.* 11, 1621 (1999).
- [12] F. Farkhooi, E. Muller, and M. P. Nawrot, *Phys. Rev. E* 83, 050905 (2011); F. Farkhooi, A. Froese, E. Muller, R. Menzel, and M. P. Nawrot, *PLoS Comput. Biol.* 9, e1003251 (2013).
- [13] D. J. Mar, C. C. Chow, W. Gerstner, R. W. Adams, and J. J. Collins, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 10450 (1999).
- [14] G. Bi and M. Poo, *J. Neurosci.* 18, 10464 (1998).
- [15] P. J. Sjöström, G. G. Turrigiano, and S. B. Nelson, *Neuron* 32, 1149 (2001).
- [16] R. Kempster, W. Gerstner, and J. L. van Hemmen, *Phys. Rev. E* 59, 4498 (1999).
- [17] L. F. Abbott and W. G. Regehr, *Nature* 431, 796 (2004).
- [18] M. V. Tsodyks and H. Markram, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94, 719 (1997).
- [19] N. Ludtke and M. E. Nelson, *Neural Comput.* 18, 2879 (2006).
- [20] A. B. Neiman and D. F. Russell, *Phys. Rev. E* 71, 061915 (2005).
- [21] C. Bauermeister, T. Schwalger, D. F. Russell, A. B. Neiman, and B. Lindner, *PLoS Comput. Biol.* 9, e1003170 (2013).
- [22] I. Ginzburg and H. Sompolinsky, *Phys. Rev. E* 50, 3171 (1994).
- [23] R. Moreno-Bote and N. Parga, *Phys. Rev. Lett.* 96, 028101 (2006).
- [24] T. Tetzlaff, S. Rotter, E. Stark, M. Abeles, A. Aertsen, and M. Diesmann, *Neural Comput.* 20, 2133 (2008).
- [25] M. Helias, T. Tetzlaff, and M. Diesmann, *PLoS Comput. Biol.* 10, e1003428 (2014).
- [26] W. Braun, R. Thul, and A. Longtin, *Phys. Rev. E* 95, 052127 (2017).
- [27] B. Lindner, L. Schimansky-Geier, and A. Longtin, *Phys. Rev. E* 66, 031916 (2002).
- [28] T. Schwalger and B. Lindner, *Phys. Rev. E* 92, 062703 (2015).
- [29] T. Schwalger, The interspike-interval statistics of nonrenewal neuron models, Ph.D. thesis, Humboldt-Universität zu Berlin, 2013.
- [30] J. R. Donoso, D. Schmitz, N. Maier, and R. Kempster, *J. Neurosci.* 38, 3124 (2018).
- [31] N. Brunel and X.-J. Wang, *J. Neurophysiol.* 90, 415 (2003).
- [32] D. R. Cox and P. A. W. Lewis, *The Statistical Analysis of Series of Events*, Methuen's Monographs on Applied Probability and Statistics (John Wiley, London, 1966).

- [33] P . A. W. Lewis and G. S. Shedler, Naval Res. Logist. Quart. 26, 403 (1979).
- [34] P . J. Laub, T. Taimre, and P . K. Pollett, arXiv:1507.02822.
- [35] S. Song, J. A. Lee, I. Kiselev, V . Iyengar, J. G. Trapani, and N.Tania, Sci. Rep. 8, 14851 (2018).
- [36] A. J. Peterson, D. R. Irvine, and P . Heil, J. Neurosci. 34, 15097 (2014).
- [37] C. Geisler, N. Brunel, and X.-J. Wang, J. Neurophysiol. 94, 4344 (2005).
- [38] L. Sacerdote, M. Tamborrino, and C. Zucca, J. Comput. Appl. Math 296, 275 (2016).
- [39] S. Ostojic, Nat. Neurosci. 17, 594 (2014).
- [40] S. Wieland, D. Bernardi, T. Schwalger, and B. Lindner, Phys. Rev. E 92, 040901 (2015).
- [41] S. B. Lowen and M. C. Teich, J. Acoust. Soc. Am. 92, 803 (1992).
- [42] M. Stimberg, D. F. Goodman, V . Benichoux, and R. Brette, BMC Neurosci. P38 (2013).
- [43] W. Gerstner, W. M. Kistler, R. Naud, and L. Paninski, Neuronal Dynamics, 1st ed. (Cambridge University Press, Cambridge, 2014).
- [44]<https://github.com/EPFL-LCN/neurondynamics-exercises>