

Volume 12, Issue 1  
January 2000



< Previous Article Next Article >

January 012000

### Dynamics of Strongly Coupled Spiking Neurons

Paul C. Bressloff, S. Coombes

> Author and Article Information

*Neural Computation* (2000) 12 (1): 91-129.

<https://doi.org/10.1162/089976600300015907> Article history 

 Cite  Permissions  Share ▾

#### Abstract

We present a dynamical theory of integrate-and-fire neurons with strong synaptic coupling. We show how phase-locked states that are stable in the weak coupling regime can destabilize as the coupling is increased, leading to states characterized by spatiotemporal variations in the interspike intervals (ISIs). The dynamics is compared with that of a corresponding network of analog neurons in which the outputs of the neurons are taken to be mean firing rates. A fundamental result is that for slow interactions, there

#### Email Alerts

Article Activity Alert

Latest Issue Alert



View Metrics

**Latest** Most Read Most Cited

On Suspicious Coincidences and Pointwise Mutual Information

## 强连接尖峰神经元的动力学特征

---

# Dynamics of Strongly Coupled Spiking Neurons

---

**Author:** Paul C. Bressloff, Stephen. Coombes

**DOI:** 10.1162/089976600300015907

**Dates:** Received August 27, 1998; accepted January 27, 1999

Translated by Ke He, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: <https://doi.org/10.1162/089976600300015907>

Neural Computation 12, 91-129 (2000)

2022年10月13日

# Dynamics of Strongly Coupled Spiking Neurons

Paul C. Bressloff and Stephen. Coombes

*Nonlinear and Complex Systems Group, Department of Mathematical Sciences,  
Loughborough University, Loughborough, Leicestershire LE11 3TU, U.K.*

我们提出了一个具有强突触连接的整合-放电神经元的动力学理论。我们展示了在弱连接状态下稳定的锁相状态如何随着连接的增加而不稳定，从而导致在峰峰间隔 (ISIs) 中具有时空变化特征的状态。将其动力学与相应的模拟神经网络进行比较，其中神经元的输出被视为平均放电速率。一个基本的结果是，对于缓慢的交互，两个模型之间有很好的 consistency (在适当定义的时间尺度上)。给出了在强连接状态下的各种不同步的例子。首先，具有强抑制连接的相同神经元的全局连接网络显示振荡器消亡，其中一些神经元抑制了其他神经元的特征。然而，对于非常大的网络和快速的突触，同步状态的稳定性仍然存在。其次，一个混合了刺激和抑制的非对称网络显示出周期性的爆发模式。最后，一个具有远程交互作用的一维神经网络显示出在整个网络中具有平均放电速率的空间周期性模式的状态。这是由瞬时放电速率的确定性波动调节的，其大小是突触反应速度的递增函数。

## Contents

1. 引言	2
2. 峰值神经元的整合-放电模型	3
3. 研究 IF 网络动力学特征的平均方法	4
3.1. 弱连接：相-震荡模型	5
3.2. 慢突触：类似的模型	7
4. 强连接状态下的尖峰序列动力学	10
4.1. 特定连接的锁相	11
4.2. 强连接状态下的去同步	11
4.3. 全局连接的抑制性网络中的震荡消失	13
4.4. IF 兴奋-抑制神经元连接下的爆发。	16
4.5. 一维网络中的模式形成	18
4.6. 重新审视爆发和震荡消亡	21
5. 讨论	21
6. 参考文献	25

# 1. 引言

神经动力学模型有两种基本类型，它们由神经元输出活动的表示来区分（见 Abbott, 1994 和其中的参考文献）。第一种方法认为神经元的输出是一个平均放电速率，该速率指定了在固定时间窗口内发出的峰值数量 (Hopfield, 1984; Amit & Tsodyks, 1991; Ermentrout, 1994) 或对应于在某些种群内放电的概率 (Wilson & Cowan, 1972; Gerstner, 1995)。然而，最近一些关于感觉神经元的实验表明，峰值的精确时间可能在神经元信息处理中具有重要意义，这使得人们对基于峰值神经元的第二类神经动力学模型重新产生了兴趣。例如，来自苍蝇视觉系统中运动敏感神经元 H1 的脉冲序列记录，对恒定刺激表现出反应的可变性，但对更自然的动态刺激具有高度的再现性 (Strong, Koberle, van Steveninck, & Bialek, 1998)。这种可再现性增强了携带信息的能力 (Rieke, Warland, & van Steveninck, 1996)。在虎蝾螈和兔子的视网膜神经节细胞中也得到了类似的发现 (Berry, Warland, & Meister, 1997)。众所周知，精确的脉冲时间对谷仓猫头鹰等动物的听觉系统中的声音定位至关重要 (Carr & Konishi, 1990)。计算神经科学的最新进展支持突触能够支持基于高度结构化时间代码的计算 (Mainen & Sejnowski, 1995; Gerstner, Kreiter, Markram, & Herz, 1997)。此外，这种计算模式表明，只有一种类型的神经结构可以支持处理几种非常不同的感觉模式 (Hopfield, 1995)。这些编码在感觉和认知过程中无疑很重要。关于峰值神经元，最简单、最流行的例子是所谓的集成-放电 (IF) 模型 (Keener, Hoppensteadt, & Rinzel, 1981; Tuckwell, 1988) 及其推广 (Gerstner, 1995)。当 IF 神经元越过某个阈值并放电时，它的状态就会不连续地改变 (重置)，因此用光滑的微分方程来完整地描述它不再可能。这类模型可以从描述动作电位产生过程的更详细的霍奇金-赫胥黎方程中系统地推导出来 (Abbott & Kepler, 1990; Kistler, Gerstner, & van Hemmen, 1997)。

射击速率和峰值神经网络模型在分析处理上有很大的不同。前者的一个常见出发点是考虑在什么条件下，均质低活性状态发生失稳，导致形成具有非均质和/或时间依赖性放电速率的状态 (例如，Wilson & Cowan, 1973; Ermentrout & Cowan, 1979; Atiya & Baldi, 1989; Li & Hopfield, 1989; Ermentrout, 1998a)。另一方面，大多数关于中频网络动力学的工作都关注锁相解的存在性和稳定性，其中神经元以固定的公共频率放电。根据返回映射对全局连接中频振荡器的分析表明，同步几乎总是发生在存在瞬时兴奋相互作用的情况下 (Mirollo & Strogatz, 1990)。随后，这一结果被扩展到考虑到不均匀性和各种突触和轴突延迟的影响 (Treves, 1993; Tsodyks, Mitkov, & Sompolinsky, 1993; Abbott & van Vreeswijk, 1993; van Vreeswijk, Abbott, & Ermentrout, 1994; Ernst, Pawelzik, & Giesel, 1995; Hansel, Mato, & Meunier, 1995; Coombes & Lord, 1997; Bressloff, Coombes, & De Souza, 1997; Bressloff & Coombes, 1998, 1999)。有人发现，对于小的传输延迟，如果突触的上升时间比动作电位的持续时间长 (短)，抑制 (兴奋) 突触倾向于同步。增加传输延迟导致同步状态的稳定带和不稳定带交替出现。在峰值响应模型中也得到了类似的结果 (Gerstner, Ritz, & van Hemmen, 1993; 郭士纳, 1995; Gerstner, van Hemmen, & Cowan, 1996)。同步活动的行波已经在模拟简单脊椎动物运动的有限中频振荡链中进行了研究 (Bressloff & Coombes, 1998)，在二维网络中也观察到了螺旋和目标模式 (Chu, Milton, & Cowan, 1994; Kistler, Seitz, & van Hemmen, 1998)。

在这篇文章中，我们提出了中频网络中的峰值序列动力学理论，该理论弥合了放电速率和峰值模型之间的差距。特别地，我们展示了在弱连接状态下同步的突触相互作用可以在足够强的连接状态下变为去同步。得到的动力学结果与相应的模拟模型的行为进行比较，其中神经元的输出被认为是平均放电速率。我们工作的一个基本结果是，对于缓慢的相互作用，两个模型之间有很好的 consistency (在适当定义的时间尺度上)。另一方面，差异可能出现在快速突触中，IF 神经元可能保持相位锁定。

我们将神经元放电时间的非线性映射作为我们的起点，并展示了该映射的分岔分析如何作为理解峰值神经网络中极为丰富的动力结构的基础。通过考虑放电时间的扰动在整个网络中的传播，导出了在弱连接和强连接情况下锁相解稳定性的显式判据。在强连接情况下，分析预测了参数空间中的区域，在这些区域中，放电时间的不稳定性可能导致过渡到非锁相状态。数值模拟表明，在这些区域，完整的非线性放电图可以支持几种不同

类型的行为。对于小型网络，这包括锁模爆发状态，在这种状态下，可能会产生峰值包，被不活跃的周期隔开，以及非均匀状态，其中一些振荡子变得不活跃。对于具有放电时间均值扰动消失的大型全局抑制网络，我们证明这种分岔可以被抑制，这与 Gerstner 等人 (1996) 的模式锁定定理一致。作为强连接不稳定性重要性的最后一个例子，我们考虑具有墨西哥帽相互作用函数的 IF 神经元环。结果表明，在强连接系统中，放电时间从同步状态到闭合轨道上脉冲间隔 (ISIs) 具有周期性或准周期性变化的状态之间存在离散图灵-霍普夫分岔。此外，还展示了相空间中这些轨道的分离如何在网络中产生平均放电速率的空间周期模式。

## 2. 峰值神经元的整合-放电模型

描述具有空间恒定膜电位  $V$  的神经元的标准动力学系统基于电荷守恒，使得：

$$C \frac{dV}{dt} = -F + I_s + I, \quad (2.1)$$

其中  $C$  为细胞电容， $F$  为膜电流，是进入细胞的突触电流之和， $I_s$  描述任何外部电流。在霍奇金-赫胥黎模型中，膜电流主要通过钠离子和钾离子通过膜中电压依赖性通道的传导产生。假设来自其他离子电流的贡献服从欧姆定律。事实上， $F$  被认为是  $V$  的函数，以及三个与时间和电压有关的电导变量  $m$ ,  $n$  和  $h$  的函数，

$$F(V, m, n, h) = g_L(V - V_L) + g_K n^4(V - V_K) + g_{Na} h m^4(V - V_{Na}), \quad (2.2)$$

其中  $g_L, g_K, g_{Na}$  是常数， $V_L, V_K, V_{Na}$  分别代表与泄露通道、钾离子通道及钙离子通道相关的膜反转电压，电导常数  $m, n$  和  $h$  取值介于 0 到 1 之间，接近其渐进值  $m_\infty(V), n_\infty(V), h_\infty(V)$  当时间常数  $\tau_m(V), \tau_n(V), \tau_h(V)$ 。

基于电导的霍奇金-赫胥黎方程依赖于四个动力学变量。为了便于数学分析和减轻大型网络模拟的计算负担，通常需要减少这个数字。这样做的一种系统方法包括使用等效电位 (Abbott & Kepler, 1990; Kepler, Abbott, & Marder, 1992)。按照这种方法，我们可以推导出一个 IF 模型，它提供了细胞膜的容性性质的描述，以牺牲难降解过程的详细模型为代价。IF 模型满足方程 (2.1),  $F = F(V)$ ，同时满足当神经元达到阈值  $h$  时放电， $V$  立即重置为静息电位  $V_0$  的条件。完全消除了膜电导  $m, n, h$  的动力学。利用曲线拟合程序，可以用三次函数  $F(V) = a(V - V_0)(V - V_1)(V - h)$  近似  $F(V)$ ，其中常数  $a, V_{0,1}$  和  $h$  可以从基础的霍奇金-赫胥黎方程的约简中显式地确定。

在一个突触上，突触前放电导致神经递质的释放，导致突触后神经元的膜电导的改变。这种突触后电流可能被记录下来：

$$I_s = g_s s (V_s - V), \quad (2.3)$$

其中  $V$  为突触后神经元电压， $V_s$  为膜反转电位， $g_s$  为常数。变量  $s$  对应于突触受体通道处于开放传导状态的概率。这种可能性取决于突触前神经元释放的神经递质的存在和浓度。在某些假设下，可以证明，突触通道动力学的二阶马尔可夫格式描述了突触建模中常用的所谓  $\alpha$  函数响应 (Destexhe, Mainen, & Sejnowski, 1994)：对于常数  $s_0, \alpha$ ，在时间  $t_0$  时，突触对传入脉冲的响应为：

$$s(t) = s_0(t - t_0)e^{\alpha(t-t_0)}, t > t_0 \quad (2.4)$$

这里  $\alpha$  决定了突触反应的反向上升时间。如果我们现在结合方程 (2.1) 和 (2.3) 在  $F = F(V)$  近似下，我们得到一个以下形式的方程 (在设置  $C = 1$  后)：

$$\frac{dV}{dt} = -F(V) + I + g_s \sum_m s(t - t_m) [V_s - V]. \quad (2.5)$$

我们假设神经元在时间  $\{t_m\}$  处收到一系列动作电位峰值，每个峰值根据公式 (2.4) 产生一个突触反应。每当  $V(t)$  达到阈值  $h$  时，神经元本身就会发出脉冲， $V$  立即重置为静息电位  $V_0$ 。用  $T_m$  表示神经元的放电次数，我们可以把神经元看作映射  $t_m \rightarrow T_m$  的设备。我们引入两个额外的简化。首先，我们通过设置  $V_s - V \approx V_s$  忽略分流效应;Abbott(1991) 讨论了分流可能产生的非线性效应。其次，我们通过考虑  $F(V) = b(V - V_0)$  的线性逼近进一步简化  $F(V)$ (Abbott & Kepler, 1990)。我们将在后续的网络动力学分析中使用这个峰值神经元的线性 IF 模型 (见第 3 和第 4 节)。然而，在进一步深入之前，我们简要地提到一个基于所谓的峰值响应模型的峰值神经元的替代公式。

IF 模型假设是细胞的容性特性与一个简单的阈值过程相结合，主导了尖峰的产生。峰值响应 (SR) 模型 (Gerstner & van Hemmen, 1994; Gerstner,1995; Gerstner et al, 1996) 是一个更通用的框架，它可以适应脉冲放电后神经元明显降低的兴奋性 (或增加的阈值)。穗的接收和穗的产生是结合使用两个独立的响应功能。第一个  $h_s(t)$ ，描述了与 IF 模型类似的传入脉冲的突触后反应，而第二个， $h_r(t)$ ，模拟了耐火性的影响。耐火函数  $h_r(t)$  在原则上与离子通道描述背后的详细动力学有关。在实践中，通常使用理想化的泛函形式，尽管在峰值过程中也有可能和 Hodgkin-Huxley 方程进行数值拟合 (Kistler et al, 1997)。更详细地说，传入的脉冲序列  $\{t_m\}$  通过  $V^s(t) = \sum_m h_s(t - t_m)$  在神经元中唤起突触后电位，其中  $h_s(t)$  包含轴突、突触和树突处理的细节。取神经元的总膜电位为  $V(t) = V^r(t) + V^s(t)$ ，其中  $V^r(t) = \sum_m h_r(t - T_m)$ ， $T_m$  为输出放电次数序列。每当  $V(t)$  达到某个阈值时，神经元就会触发一个脉冲，同时  $V$  也会增加一个负贡献的  $h_r$ ，以近似于触发后的兴奋性降低。由于中频模型的重置条件相当于一系列电流脉冲， $-h \sum_m \delta(T_m)$ ，线性中频模型是 SR 模型的一个特例。即，如果  $I = 0, F(V) = -V$ ，忽略分流，则可以对公式 (2.5) 积分，得到等价公式

$$V(t) = \sum_m h_r(t - T_m) + \sum_m h_r(t - t_m), \quad (2.6)$$

其中

$$h_r(t) = -he^{-t}, \quad h_s(t) = \int_0^t e^{-(t-t')} s(t') dt', \quad t > 0, \quad (2.7)$$

并且此处无重置。

迄今为止，大多数 SR 模型分析工作都是基于使用动态平均场理论对大型网络的研究 (Gerstner & van Hemmen, 1994; Gerstner, 1995)，这可以看作是对 Wilson 和 Cowan(1972) 的人口平均方法的推广。这与我们在这里所采用的方法不同，我们在这里主要关注的是由脉冲神经元组成的有限网络的动力学。然而，我们将在第 4.3 节中将两者联系起来，在那里我们将讨论大型的全局连接网络和 Gerstner 等人 (1996) 的模式锁定定理。

### 3. 研究 IF 网络动力学特征的平均方法

我们现在考虑的是一个由 IF 神经元组成的网络，它们通过突触相互传递刺激序列来相互作用。设  $V_i(t)$  表示第  $i$  个神经元在时间  $t, i = 1, \dots, N$  时的状态，这里  $N$  是网络中神经元的总数。假设变量  $V_i(t)$  按照公式 (见公式 (2.5)) 演化：

$$\frac{dV_i(t)}{dt} = -\frac{V_i(t)}{\tau_d} + I_i + X_i(t), \quad (3.1)$$

其中  $I_i$  是常值外部干扰， $\tau_d$  是膜时间常数， $X_i(t)$  是进入细胞的总突触电流。我们将使  $\tau_d = 1$  来确定时间单位； $\tau_d$  的典型值在 5-20 毫秒之间。将式 (3.1) 补充为重置条件，即每当  $V_i = h$  时，神经元  $i$  触发并重置为  $V_i = 0$ 。我们将设置阈值  $h = 1$ 。突出电流  $X_i(t)$  由从神经元  $j$  产生的尖峰所生成，具有以下显式形式：

$$X_i(t) = \epsilon \sum_{j=1}^M W_{ij} \sum_{m=-\infty}^{\infty} J(t - T_j^m). \quad (3.2)$$

其中  $\epsilon W_{ij}$  为从第  $j$  个神经元到第  $i$  个神经元连接的有效突触权值,  $J(t)$  决定了当  $t < 0$  时,  $J(t) = 0$  的单个脉冲的突触后反应的时间过程,  $T_j^m$  表示第  $J$  个神经元的放电次数顺序,  $m$  贯穿整数。我们引入了一个连接常数  $\epsilon$  来表征突触相互作用的总体强度。从第 2 节的讨论中,  $J(t)$  的生物学动机选择是:

$$J(t) = s(t - \tau_a) (t - \tau_a), \quad s(t) = \alpha^2 t e^{-\alpha t}, \quad (3.3)$$

其中  $s(t)$  是一个函数 (单位归一化),  $\tau_a$  是一个离散轴突传输延迟,  $\Theta$  是单位阶跃函数, 若  $t > 0$  则  $\Theta(t) = 1$ , 反之则为 0, 否则为 0。最大的突触反应出现在非零延迟  $t = \tau_a + \alpha^{-1}$ 。在一篇相关论文中, 将通过取  $J(t)$  为某些电缆方程的格林函数 (Bressloff, 1999) 来分析树突相互作用 (被动和主动) 的影响。

尽管方程 (3.1) 和 (3.2) 比描述霍奇金-赫胥利神经网络的方程要简单得多, 但对由此产生的动态的分析仍然是一个不容忽视的问题, 因为必须处理由重置引起的延迟和不连续的存在。因此, 迄今为止的大多数工作都是基于某种形式的近似方案。我们将描述两种方案: 弱连接相位减少方案和慢突触时间平均方案。在第 4 节中, 我们将对 IF 网络动态进行直接分析, 而不求助于这种近似。

### 3.1. 弱连接: 相-震荡模型

我们首先展示了在弱连接极限下, 带复位的方程 (3.1) 如何可以简化为相振子方程。为了具体的描述, 假设  $I_i = I > 1$  对于所有  $i = 1, \dots, N$  均成立, 因此在没有任何连接 ( $\epsilon = 0$ ) 的情况下, 每个神经元通过放电固定周期  $T = \ln[I/(I-1)]$  的峰值作为一个规则振荡器。继 van Vreeswijk et al(1994) 之后, 我们根据  $\psi_i(t)$  引入相位变量

$$(\text{mod}1)\psi_i(t) + \frac{t}{T} = \Psi(V_i(t)) \equiv \frac{1}{T} \int_0^{V_i(t)} \frac{dx}{F(x)}, \quad (3.4)$$

其中  $F(x) = I - x$  为非线性模型。(我们也可以将这种变换应用到第 2 节中讨论的非线性中频模型,  $F(x)$  现在由三次函数给出)。通过这个转换, 方程 (3.1) 变为:

$$\dot{\psi}_i(t) = R_T(\psi_i(t) + t/T) X_i(t) \quad (3.5)$$

其中

$$R_T(\theta) \equiv \frac{1}{T} \frac{1}{F[-1](\theta)} = \frac{[1 - e^{-T}]e^{T\theta}}{T} \quad (3.6)$$

$0 \leq \theta < 1$  和  $R_T(\theta + k) = R_T(\theta)$  对于所有整数  $k$ 。在没有任何连接的情况下, 相位变量  $\psi_i(t)$  在时间上是恒定的, 并且所有的振荡器都以它们的自然周期  $t$  放电。对于弱连接, 每个振荡器大约仍然以未受扰动的速率放电, 但是现在相位根据 (3.5) 公式缓慢漂移, 因为  $X_i(t) = \mathcal{O}(\epsilon)$ 。对于  $\epsilon$  的一阶, 我们可以取放电次数为  $T_j^n = (n - \psi_j(t))T$ 。在这种近似下, 方程 (3.2) 和 (3.5) 导致移位相  $\theta_i(t) = \psi_i(t) + t/T$ :

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \frac{1}{T} + \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} R_T(\theta_i) P_T(\theta_j) + \mathcal{O}(\epsilon^2), \quad (3.7)$$

其中对于所有的  $\theta$ , 都有  $P_T(\theta + 1) = P_T(\theta)$  以及:

$$P_T(\theta) = \sum_{m=-\infty}^{\infty} J((\theta + m)T), \quad 0 \leq \theta < 1. \quad (3.8)$$

方程 (3.8) 中  $m$  的求和对于  $J(\tau)$  很容易实现, 满足方程 (3.3), 并给出  $P_T(\theta) = \hat{J}_T(\theta - \tau_a/T)$ , 其中  $\hat{J}_T(\theta)$  是  $\theta$  的周期函数

$$\hat{J}_T(\theta) = \frac{\alpha^2 e^{-\alpha\theta T}}{1 - e^{-\alpha T}} \left[ \theta T + \frac{T e^{-\alpha T}}{1 - e^{-\alpha T}} \right], \quad 0 \leq \theta < 1. \quad (3.9)$$

函数  $R_T$  可以解释为单个中频振荡器的相响应曲线 (PRC)，而  $P_T$  则是对应的脉冲状函数，包含了突触相互作用的所有细节。注意，基于更详细的生物物理模型 (如霍奇金-赫胥利神经元)，也可以推导出弱连接极限环振荡器系统 (3.7) 形式的相位方程 (Ermentrout & Kopell, 1984; Kuramoto, 1984; Hansel et al, 1995)。正如 Hansel 等人 (1995) 详细讨论的那样，线性中频振荡器具有 I 型 PRC，这意味着瞬时兴奋性刺激总是提前其相位 ( $R_T(\theta)$  对于所有  $\theta$  都是正的)。另一方面，霍奇金-赫胥利神经元属于 II 型，因为刺激可以根据施加刺激的周期上的点提前或延迟相位 ( $R_T(\theta)$  在  $\theta \in [0, 1]$  上具有正和负的值)。通过对自然周期  $T$  取平均值，式 (3.7) 可以进一步简化为具有以下形式的方程：

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega + \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} H_T(\theta_j - \theta_i) + \mathcal{O}(\epsilon^2) \quad (3.10)$$

其中  $\omega = 1/T$  及

$$H_T(\phi) = \int_0^1 R_T(\theta) P_T(\theta + \phi) d\theta. \quad (3.11)$$

对于正核  $J(\tau)$ ，相互作用函数  $H_T(\phi)$  对于所有  $\phi$  都是正的，因为 IF 振荡子是 i 型的。然而，通过在  $J(\tau)$  的定义中引入 IF 神经元之间的兴奋性和抑制性相互作用的组合，可以模拟一个有效的 II 型相互作用函数 (Bressloff & Coombes, 1998a)。为了说明这个想法，假设我们将  $J(\tau)$  分解为：

$$\begin{aligned} J(\tau) &= J_+(\tau) - J_-(\tau), \quad J_{\pm}(\tau) = s_{\pm}(\tau - \tau_{\pm}) \Theta(\tau - \tau_{\pm}) \\ s_{\pm}(\tau) &= \alpha_{\pm}^2 \tau e^{-\alpha_{\pm} \tau} \end{aligned} \quad (3.12)$$

其中  $J_{\pm}(\tau)$  表示兴奋性 (+) 和抑制性 (-) 突触的  $\alpha$  函数。假设抑制通路相对于兴奋通路 ( $\tau_- > \tau_+$ ) 延迟，则中频振荡器的有效相互作用函数可以近似为正弦函数。如图 1 所示。目前还不清楚这种突触组合是否直接在皮质微电路中实现。然而，我们知道，反复的兴奋性连接也会刺激抑制性中间神经元，这可能导致在群体水平上形成一个 3.14 形式的有效延迟核。

我们定义方程 3.10 的锁相解形式为  $\theta_i(t) = \phi_i + \Omega t$ ，其中  $\phi_i$  是一个恒定相位， $\Omega = 1/T + \mathcal{O}(\epsilon)$  是连接振子的总频率。将此解代入方程 3.10，并对  $\mathcal{O}(\epsilon)$  进行运算，得到不动点方程，

$$= \frac{1}{T} + \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} H_T(\phi_j - \phi_i). \quad (3.13)$$

在选择了一些参考振子后， $N$  方程 (3.13) 确定了集合周期  $\Omega$  和  $N-1$  的相对相，后者独立于  $\epsilon$ 。为了分析锁相解  $\tilde{\Phi} = (\phi_1, \dots, \phi_N)$  的局部稳定性，我们将 3.10 线性化，设  $\theta_i(t) = \phi_i + \Omega t + \tilde{\theta}_i(t)$ ，并在  $\tilde{\theta}_i$  中展开一阶：

$$\frac{d\tilde{\theta}_i}{dt} = \epsilon \sum_{j=1}^N \hat{\mathcal{H}}_{ij}(\tilde{\Phi}) \tilde{\theta}_j, \quad (3.14)$$

其中：

$$\hat{\mathcal{H}}_{ij}(\tilde{\Phi}) = \mathcal{H}_{ij}(\tilde{\Phi}) - \delta_{i,j} \sum_{k=1}^N \mathcal{H}_{ik}(\tilde{\Phi}), \quad \mathcal{H}_{ij}(\tilde{\Phi}) = W_{ij} H_T'(\phi_j - \phi_i) \quad (3.15)$$

$H_T'(\phi) = dH_T(\phi)/d\phi$ 。雅可比矩阵  $\hat{\mathcal{H}}$  的一个特征值总是零，并且对应的特征向量指向流的方向，即  $(1, 1, \dots, 1)$ 。如果所有其他特征值的实部为负，锁相解将是稳定的 (Ermentrout, 1985)。

Van Vreeswijk 等人 (1994) 详细研究了对称匹配具有突触相互作用的兴奋性或抑制性 IF 神经元时锁相解的存在性和稳定性情况。在这种情况下， $N = 2$  及  $W_{11} = W_{22} = 0, W_{12} = W_{21} = 1$ 。公式 (3.13) 表明相对相  $\phi = \phi_2 - \phi_1$  的允许解由奇相互作用函数  $H_T^-(\phi) = H_T(\phi) - H_T(-\phi)$  的零点给出。这对神经元的潜在对称性保证了同相或同步解  $\phi = 0$  和反相或反同步解  $\phi = 1/2$  的存在。假设  $\tau_a = 0$ 。对于小  $\alpha$ ，我们发现同相解和反相

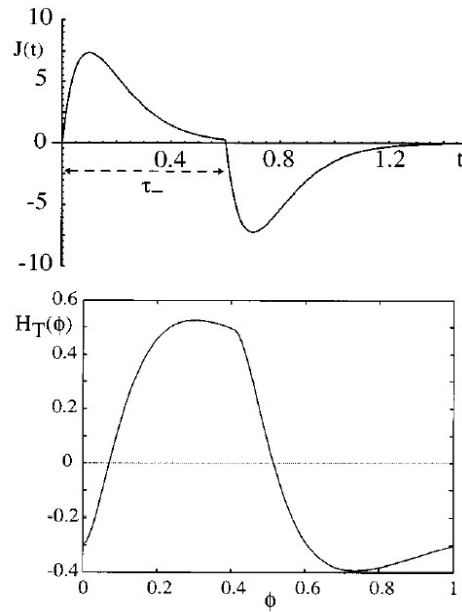


Figure 1: (Top) Delay kernel  $J(t)$  and (bottom) associated interaction function  $H_T(\phi)$  for a combination of excitatory and delayed inhibitory synaptic interactions given by equation 3.12. Here  $\alpha_{\pm} = 10$ ,  $\tau_+ = 0$ ,  $\tau_- = 0.6$ , and  $T = \ln 2$ .

图 1. 123

解是唯一的锁相解。然而，随着  $\alpha$  的增加，达到临界值  $\alpha_c$ ，其中反相解存在分岔，导致产生了两个部分同步态  $\theta$  和  $1-\theta$ ，分别为  $0 < \theta < 1/2$  且当  $\alpha \rightarrow \infty$ ,  $\theta \rightarrow 0$  (见图 2a 和 van Vreeswijk et al, 1994)。如 Coombes 和 Lord(1997) 所示，对于固定  $\alpha$ ， $\tau_a$  的变化会产生交替的稳定解和不稳定解分支的棋盘格模式 (见图 2b)，这些分支可以重叠产生多稳态解。利用式 (3.15)，得到弱连接区锁相态局部渐近稳定的充分必要条件：

$$\epsilon \frac{dH_T^-(\phi)}{d\phi} > 0. \quad (3.16)$$

有人发现，对于  $\tau_a = 0$  和抑制连接 ( $\epsilon < 0$ )，当  $0 < \alpha < \infty$  时，同步状态是稳定的。当  $\alpha < \alpha_c$  时，反相解在  $\phi = 1/2$  处不稳定，当  $\alpha > \alpha_c$  时，该解稳定，形成两个不稳定的部分同步态。在兴奋性连接 ( $\epsilon > 0$ ) 的情况下，所有解的稳定性性质被逆转，因此所有  $\alpha$  的同步态现在都是不稳定的。如果离散延迟  $\tau_a$  从零开始增加，则会产生稳定和不稳定的交替带。图 3 显示了此类区域的一个示例。根据延迟  $\tau_a \rightarrow \tau_a + T/2$ ，可得到相应的反同步状态稳定性图。

### 3.2. 慢突触：类似的模型

分析 IF 网络动态的第二种近似方案是假设突触相互作用足够慢，以至于神经元的输出可以用平均 (时间平均) 放电速率来相当好地表征 (例如，参见 Amit & Tsodyks, 1991; Ermentrout 1994)。因此，让我们考虑这样一种情况，即  $J(\tau)$  由 alpha 函数给出 (见方程 (3.3))，其突触上升时间  $\alpha^{-1}$  明显长于系统中的所有其他时间尺度。假设传入神经元  $i$  的总突出电流可以由在时间  $t$  初的慢变化函数所表示。若神经元的动力学特征与  $\alpha^{-1}$  快相关，则神经元实际的放电率  $E_i(t)$  将会快速释放于其稳定状态时的近似，即：

$$E_i(t) = f(X_i(t) + I_i), \quad (3.17)$$



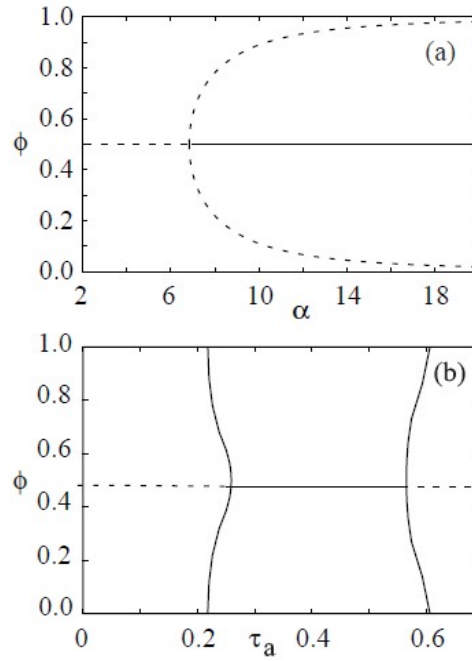


Figure 2: (a) Relative phase  $\phi = \phi_2 - \phi_1$  for a pair of IF oscillators with symmetric inhibitory coupling as a function of  $\alpha$  with  $I = 2$ . In each case the antiphase state undergoes a bifurcation at a critical value of  $\alpha = \alpha_c$ , where it becomes stable, and two additional unstable solutions  $\phi, 1 - \phi$  are created. The synchronous state remains stable for all  $\alpha$ . (b) Relative phase  $\phi$  versus discrete delay  $\tau_a$  for a pair of pulse-coupled IF oscillators with  $I = 2$  and  $\alpha = 2$ .

其中，由方程 (3.1) 可知，放电率函数  $f$  有以下形式：

$$f(X) = \left\{ \ln \left[ \frac{X}{X-1} \right] \right\}^{-1} (X-1). \quad (3.18)$$

(注意，我们忽略了绝对不应期的影响，当系统运行远低于其最佳燃烧速率时，绝对不应期是合理的)。式 (3.17) 通过稳态响应函数将放电速率的动力学与刺激动力学  $X_i(t)$  直接联系起来。实际上，使用一个缓慢变化的核  $J()$  可以对放电速率进行一致的定义，这样一个动态网络模型就可以基于一个孤立神经元的稳态特性。

在上面的近似中，我们可以推导出突触电流  $X_i(t)$  的一组闭合方程。这是通过将等式 (3.2) 重写为一对微分方程来实现的，这些微分方程生成等式 (3.3) 的  $\alpha$  函数  $J(t)$ ，并将神经元的输出尖峰序列替换为触发速率函数 (参见等式 (3.18))：

$$\alpha^{-1} \frac{dX_i(t)}{dt} + X_i(t) = Y_i(t), \quad (3.19)$$

$$\alpha^{-1} \frac{dY_i(t)}{dt} + Y_i(t) = \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} E_j(t - \tau_a). \quad (3.20)$$

这里  $Y_i(t)$  是辅助电流。

分析模拟模型的一个共同出发点是考虑同质低活性状态发生不稳定的条件，导致形成一个具有不均匀和/或时间依赖性的放电率的状态 (见 Ermentrout, 1998a)。为了简化我们的分析，我们将对外部偏压  $I_i$  施加以下条件：

$$I = I_i + \epsilon f(I) \sum_{j=1}^N W_{ij} \quad (3.21)$$

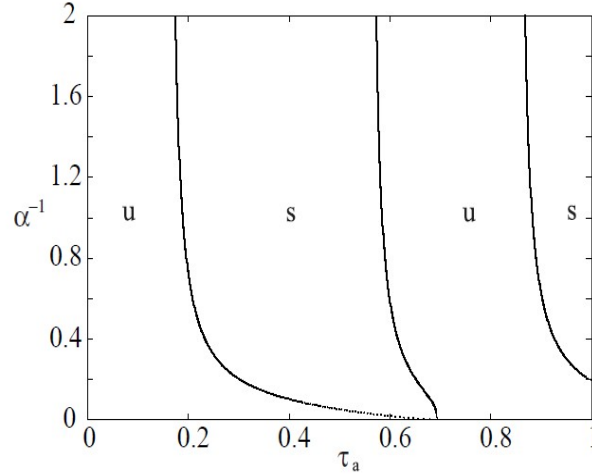


Figure 3: Stability of the synchronous solution  $\phi = 0$  as a function of  $\alpha^{-1}$  and  $\tau_a$  for weak excitatory coupling with  $I = 2$ . Stable and unstable regions are denoted by  $s$  and  $u$ , respectively. The stability diagrams are periodic in  $\tau_a$  with period  $\ln[I/(I-1)]$ . (This periodicity would be distorted in the strong coupling regime since the collective period of oscillation depends on the strength of coupling).

固定  $I > 1$ 。对于足够弱连接的  $|\epsilon| \ll 1$ , analog 模型有一个稳定的不动点  $Y_i = X_i = \epsilon f(I) \sum_j W_{Ij}$ , 使放电速率保持在  $f(I)$  的值。假设我们对这个定点的 3.19 和 3.20 方程进行线性化, 并在线性化方程中代入一个形式为  $(X_k(t) Y_k(t)) = e^{\lambda t} (\bar{X}_k \bar{Y}_k)$  的解。这就得到了特征值方程:

$$\frac{\lambda_p^\pm}{\alpha} = -1 \pm \sqrt{\epsilon f'(I) v_p e^{-\lambda_p^\pm \tau_a / 2}}, \quad p = 1, \dots, N \quad (3.22)$$

其中  $v_p, p = 1, \dots, N$ , 是权重矩阵  $W$  的特征值。当且仅当  $Re \lambda_p^t < 0$  时对所有  $p < 0$  时, 不动点将渐近稳定。当  $|\epsilon|$  从 0 增加, 不稳定可能至少以两种不同的方式发生。如果一个单一的实特征值  $\lambda$  穿过复  $\lambda$  平面的原点, 那么一个静态分岔就会发生, 导致出现与非均匀放电速率对应的附加不动点解。例如, 若  $\epsilon > 0$ ,  $W$  具有实特征值  $1 > 2 > \dots > N$  与  $1 > 0$ , 则在临界连接  $\epsilon_c$  处发生静态分岔, 其中  $\lambda_1^+ = 0$ , 即  $1 = \sqrt{\epsilon_c f'(I) v_1}$ 。另一方面, 如果一对复共轭特征值  $\lambda = \lambda_R \pm i \lambda_I$  在复平面上从左向右穿过虚轴 ( $\lambda = 0$ ), 则会发生 Hopf 分岔, 导致周期解的形成, 即依赖于时间的激发速率。例如, 假设  $\tau_a = 0$ ,  $W$  有一对复特征值  $(v, v^*)$ ,  $v = r e^{i\theta}, 0 < \theta < \pi$ 。用  $(\lambda_\pm, \lambda_\pm^*)$  表示方程 (3.22) 的对应解。假设其他特征值  $\lambda$  均为负实部, 在  $Re \lambda_\pm = 0$  的临界连接  $\epsilon_c$  处, 即  $1 = \sqrt{\epsilon_c f'(I) r \cos(\theta/2)}$  时, 会出现 Hopf 分岔。产生振荡解的另一种方法是有非零延迟  $\tau_a$  (Marcus & Westervelt, 1989)。注意, 基本稳定性结果与反上升时间  $\alpha$  无关。

为了说明这一点, 考虑一个具有抑制连接的对称模拟神经元对,  $\epsilon < 0$ ,  $W_{11} = W_{22} = 0, W_{12} = W_{21} = 1$ 。权值矩阵  $\mathbf{W}$  具有特征值  $\pm 1$  和特征模式  $(1 \pm 1)$ 。令  $x_i = x_i - \epsilon f(I)$  使定点方程变成  $x_1 = \epsilon f(x_2 + I) - \epsilon f(I)$  和  $x_2 = \epsilon f(x_1 + I) - \epsilon f(I)$ 。一个解是齐次不动点  $x_i = 0$ 。图 4(上) 显示了不动点  $x_1$  作为  $|\epsilon|$  函数的位置的完整分岔图。齐次不动点  $x_i = 0$  对于足够小的连接  $|\epsilon|$  是稳定的, 但在临界点  $|\epsilon| = \epsilon_c$  与  $\epsilon_c = 1/f'(I)$  时不稳定, 在临界点  $|\epsilon| = \epsilon_c$  与  $\epsilon_c = 1/f'(I)$  合并。对于  $|\epsilon| > \epsilon_c$ , 原点的稳定不动点与两个稳定不动点共存 (由鞍节点分岔产生)。越过分岔点, 系统从一个齐次状态跳到一个状态, 其中一个神经元是活跃的, 放电速率恒定  $f(I - \epsilon f(I))$ , 而另一个是被动的, 放电速率为零。注意一对兴奋性模拟神经元会分叉到另一种同质状态。例如, 当  $\epsilon > 0$  时,  $I_i$  必须减少以保持放电速率恒定 (参见公式 3.21), 对于足够强的连接  $I_i < 1$ , 因此静止状态也是一个有效的解决方案。

从模拟神经元的分析中得到的一个众所周知的结果是，兴奋-抑制对可以经历 Hopf 分岔到振荡解 (Atiya & Baldi, 1989)。作为一个例子，考虑  $\epsilon > 0$ ,  $\tau_a = 0$  以及  $W_{11} = W_{22} = 0, W_{12} = -2, W_{21} = 1$ 。这里神经元 2 抑制神经元 1，而神经元 1 刺激神经元 2。权值矩阵的特征值为  $\pm i$ ，因此当  $\epsilon$  增加时产生 Hopf 分岔。(参见下面公式 3.22 的讨论。) 令  $x_1 = x_1 + 2\epsilon f(I)$  和  $x_2 = x_2 - \epsilon f(I)$ ，使得在  $x_i = 0$  处存在一个不动点。振幅  $x_1$  作为  $\epsilon$  的函数的分岔图如图 4(下) 所示。可以看出，系统经历了一个所谓的亚临界 Hopf 分岔，其中齐次不动点  $x_i = 0$  变得不稳定，系统跳到一个共存的稳定极限环，表明一个具有周期激发速率的解。这种形式的跃迁通常被称为硬激发。该系统还表现出滞后现象。值得注意的是，如果将 (3.18) 式的放电速率函数  $f(X)$  取为通常的平滑的 sigmoid 函数，那么对于给定的权值，Hopf 分岔将是临界的，因为极限环将从不稳定的不动点平滑增长，因此不存在跳跃现象或迟滞现象。这被称为软激发。(见 Atiya & Baldi, 1989) 另一个要点是，如果模拟模型是用一阶方程而不是二阶方程描述的 (如方程 (3.19) 和 (3.20) 所示)，那么就有必要引入额外的自相互作用 ( $W_{12}, W_{21} \neq 0$ )，以便发生 Hopf 分岔。这很难从神经生物学的角度来证明。(如果将延迟核取为指数函数而不是函数 3.3，则可得一阶方程。) 我们将在第 4.6 节继续这个问题。

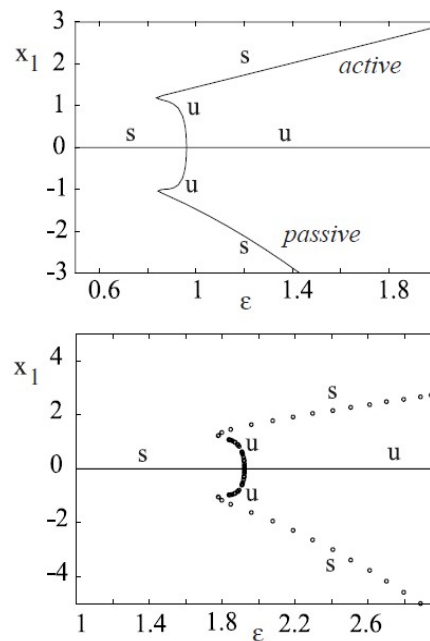


Figure 4: (Top) Bifurcation diagram for a pair of analog neurons with symmetric inhibitory coupling and external input  $I = 2$ . (Bottom) Subcritical Hopf bifurcation for a pair of analog oscillators with self-interactions.  $\alpha = 0.5, I = 2, W_{11} = W_{22} = 0, W_{21} = 1$ , and  $W_{12} = -2$ . Open circles denote the amplitude of the resulting limit cycle from the Hopf bifurcation point  $\epsilon \approx 2.0$ , and s (u) stands for stable (unstable) dynamics.

## 4. 强连接状态下的尖峰序列动力学

回顾第 3 节，弱连接 IF 神经网络可以具有稳定的锁相解，其中所有神经元都具有相同的恒定 ISI。另一方面，一个强连接的模拟神经网络可以从具有相同时间无关的放电速率的稳定的齐次状态分叉到具有非齐次和/或时变放电速率的状态。(注意模拟模型的齐次状态并不区分不同的锁相解，因为在时间平均过程中所有相

位信息都丢失了。) 这表明在强连接条件下, IF 模型的锁相解应该存在某种不稳定机制。在此, 我们基于放电时间的离散 Hopf 分岔确定了这种机制。这导致了 ISIs 的非均匀和周期性变化, 支持各种复杂的动力学, 包括振荡器消亡 (第 4.3 节)、爆发 (第 4.4 节) 和模式形成 (第 4.5 节)。

#### 4.1. 特定连接的锁相

脉冲连接 (线性)IF 神经元动力学的一个重要简化方面是, 可以在没有弱连接假设的情况下推导锁相方程 (van Vreeswijk 等人, 1994; Bressloff 等, 1997; Bressloff & Coombes, 1999)。在自洽周期  $\bar{T}$  和恒相  $\phi_j$  条件下, 放电次数为  $T_j^n = (n - \phi_j)\bar{T}$ , 直接求解方程 (3.1) 即可得到。对方程 (3.1) 在区间  $t \in (-\bar{T}\phi_i, \bar{T} - \bar{T}\phi_i)$  上积分, 通过设置  $\mathcal{U}_i(-\phi_i\bar{T}) = 0, \mathcal{U}_i(\bar{T} - \phi_i\bar{T}) = 1$  引入重置条件, 得到结果:

$$1 = \left(1 - e^{-\bar{T}}\right) I_i + \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} K_{\bar{T}}(\phi_j - \phi_i), \quad (4.1)$$

其中

$$K_{\bar{T}}(\phi) = e^{-\bar{T}} \int_0^{\bar{T}} e^{\tau} \sum_{m=-\infty}^{\infty} J(\tau + (m + \phi)\bar{T}) d\tau = \frac{\bar{T}^2 e^{-\bar{T}}}{(1 - e^{-\bar{T}})} H_{\bar{T}}(\phi). \quad (4.2)$$

公式 (4.1) 与公式 (3.13) 的结构相同, 相相互作用函数相同 (直到乘因子)。实际上, 在所有  $i$  都为  $I_i = I$  的弱连接状态下, 公式 (4.1) 简化为公式 (3.13) ( $1/\bar{T} = \Omega$ )。这意味着先前开发的研究弱连接振荡器网络锁相的技术可以扩展到强连接中频网络。例如, 在具有对称连接的相同中频振荡器环的情况下, 群论方法可以用于对所有锁相解进行分类, 并构建分岔图, 显示如何通过自发对称破坏产生新的解分支 (Bressloff et al, 1997; Bressloff & Coombes, 1999)。此外, 在一个有限的中频振荡器链的情况下, 具有梯度的外部输入和如图 1 所示形式的正弦类相位相互作用函数, 我们可以建立“行波”解的存在性, 其中相位沿链单调变化 (在某些狭窄的边界层除外); 这样的系统可以用来模拟简单脊椎动物的运动 (Bressloff & Coombes, 1998a)。

然而, 锁相方程 (3.13) 和 (4.1) 之间有一些显著的差异。首先, 式 (4.1) 是精确的, 而式 (3.13) 仅对  $\mathcal{O}$  有效, 因为它是在弱连接假设下推导出来的。其次, 在公式 (4.1) 中必须自一致地确定振荡的集合周期  $\bar{T}$ 。假设  $\bar{T}$  是已知的。假设我们选择  $\theta$  作为参考振子, 当  $i = 2$  时, 从公式 (4.1) 中减去对应  $i = 1$  的方程。这就得到了  $N-1$  相对相的  $N-1$  不动点方程  $\hat{\phi}_j = \phi_j - \phi_1, j = 2, \dots, N$ , 对于  $I_i = I$ , 有以下形式:

$$0 = \sum_{j=1}^N W_{ij} K_{\bar{T}}(\hat{\phi}_j - \hat{\phi}_i) - \sum_{j=1}^N W_{1j} K_{\bar{T}}(\hat{\phi}_j),$$

其中  $\hat{\phi}_1 = 0$ 。得到的解为  $\hat{\phi}_j, j = 2, \dots, N$  是  $T$  的函数, 当  $i = 1$  时, 可以将其代回方程 (4.1), 给出  $T$  的隐式自一致性条件。弱连接状态下的分析相当简单, 因为相对相位是自然周期  $T$  的函数。弱连接和强连接之间的第三个区别是, 尽管两种模型中的锁相方程形式上相同, 但潜在的动力系统是不同的, 从而导致了它们稳定性性质的差异。例如, 在一对 IF 神经元的特殊情况下, 可以使用返回映射参数来表明, 将  $T$  替换为集合周期  $\bar{T}$  的公式 (3.16) 是任何  $\dagger$  锁相状态稳定的必要条件 (van Vreeswijk et al, 1994)。然而, 正如我们将在下面建立的那样, 它不再是强连接体系中稳定的充分条件。(另见 Chow, 1998)

#### 4.2. 强连接状态下的去同步

为了研究方程 (4.1) 锁相解的线性稳定性, 我们考虑了放电次数的扰动  $\delta_i^n$  (van Vreeswijk, 1996; Gerstner 等, 1996; Bressloff & Coombes, 1999)。即在 (3.2) 式中设  $T_i^n = (n - \phi_i)\bar{T} + \delta_i^n$ , 然后利用重置条件, 从  $T_i^n$  到  $T_{(i+1)}^n$

对 (3.1) 式积分。这导致了放电时间的映射，可以在扰动中扩展到一阶 (Bressloff & Coombes, 1999):

$$\begin{aligned} & \left\{ I_i - 1 + \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} P_{\bar{T}}(\phi_j - \phi_i) \right\} [\delta_i^{n+1} - \delta_i^n] \\ &= \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} \sum_{m=-\infty}^{\infty} G_m(\phi_j - \phi_i, \bar{T}) [\delta_j^{n-m} - \delta_i^n], \end{aligned} \quad (4.3)$$

其中  $P_T$  满足式 (3.8)，且有:

$$G_m(\phi, T) = \frac{e^{-T}}{T} \int_0^T e^t J'(t + (m + \phi)T) dt \quad (4.4)$$

线性时滞差方程 4.3 的解形式为  $\delta_j^n = e^{n\lambda} \delta_j$ ，且  $0 \leq \text{Im}(\lambda) < 2\pi$ 。特征值  $\lambda$  和特征向量  $(\delta_1 \dots \delta_N)$  满足方程

$$\begin{aligned} & \left[ I_i - 1 + \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} P_{\bar{T}}(\phi_j - \phi_i) \right] (e^\lambda - 1) \delta_i \\ &= \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} G_{\bar{T}}(\phi_j - \phi_i, \lambda) \delta_j - \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} G_{\bar{T}}(\phi_j - \phi_i, 0) \delta_i, \end{aligned} \quad (4.5)$$

其中

$$G_T(\phi, \lambda) = \sum_{m=-\infty}^{\infty} e^{-m\lambda} G_m(\phi, T). \quad (4.6)$$

等式 (4.5) 的一个解是  $\lambda = 0$ ， $\delta_i = \delta$ ，对于所有  $i = 1 \dots, N$ 。这反映了动力学的不变性与射击时间的一致相移， $T_i^n \rightarrow T_i^n + \delta$ 。因此锁相状态线性稳定的条件是方程 4.5 的所有剩余解  $\lambda$  实部为负。这确保  $\delta_j^n \rightarrow 0$  作为  $n \rightarrow \infty$ ，因此，锁相解是渐近稳定的。通过对连接  $\epsilon$  的幂进行展开，可以建立对于足够小的连接，方程 4.5 产生的稳定条件等价于基于相平均模型的雅可比矩阵的条件，即方程 (3.14) 和 (3.15)。(见 Bressloff & Coombes, 1999) 我们希望确定这个稳定性条件是否随着  $|\epsilon|$  的增加而失效 (同时  $\epsilon$  的符号固定)。

具体而言，我们将关注同步解的稳定性。为了确保这样的解存在，我们强加了这个条件

$$I_i = I \left[ 1 - \epsilon K_T(0) \sum_{j=1}^N W_{ij} \right], i = 1, \dots, N \quad (4.7)$$

对于某些固定的  $I > 1$  和  $T = \ln[I/(I-1)]$ 。IF 模型的条件  $I_i$  的作用类似于 (3.2) 节模拟模型的方程 (3.21)。对于所有  $i$  和任意  $\phi$  的同步状态  $\phi_i = \phi$  则是集合周期为  $T$  的方程 (4.1) 的解。取定  $T$  我们可以对类似的模型做一个更直接的对比，该模型在方程 (3.18) 原始处不动点的放电率  $f(I) = 1/T$ ，根据以下式子定义矩阵  $\widehat{\mathbf{W}}$

$$\widehat{W}_{ij} = W_{ij} - \delta_{i,j} \sum_{k=1}^N W_{ik}. \quad (4.8)$$

对于足够弱的连接，公式 (3.14)、(3.15) 和 (4.2) 表明同步状态是线性稳定的，当且仅当

$$\epsilon K_T'(0) \text{Re}[\widehat{v}_p] < 0, p = 1, \dots, N-1, \quad (4.9)$$

其中  $\widehat{v}_p, p = 1 \dots, N$  是矩阵  $\widehat{\mathbf{W}}$  的特征值， $\widehat{v}_N = 0$ ， $K_T'(\theta) = T^{-1} dK_T(\theta)/d\theta$ 。在对称神经元对的特殊情况下，方程 4.9 简化为条件  $\epsilon K_T'(0) > 0$ ，当  $\phi = 0$  时，等价于方程 3.16。(case  $\phi \neq 0$  以完全相同的方式获得)。由此可见，图 3 的稳定性图显示了符号  $K_T'(0)$  作为  $\alpha$  和  $\tau_a$  的函数。例如，在零轴索延迟 ( $\tau_a = 0$ ) 的情况下，图 3 表明，对于所有有限  $\alpha$  和  $T$ ， $K_T'(0) < 0$ ，而对于所有  $p = 1 \dots, N-1$ ，方程 4.9 简化为稳定条件  $\epsilon \text{Re} \widehat{v}_p > 0$ 。

弱连接同步状态的稳定性意味着零特征值非简并且满足方程 4.5 的所有其他特征值  $\lambda$  都具有负实部。当连接强度  $|\epsilon|$  从零增加时，同步状态的失稳将由一个或多个复杂共轭特征值对从左到右穿过复  $\lambda$ -平面的虚轴发出信号。(通过在 (4.5) 式中设置  $\lambda = 0$ ，可以很简单地证明同步状态不会因实特征值穿过原点而失稳。) 因此，我们继续，通过替换  $\phi_i = \phi, i = 1 \dots, N$ ，并施加条件 (4.7)。等式 (4.5) 化简为

$$[(e^\lambda - 1)(I - 1 + \epsilon \Gamma_i I K_T'(0)) + \epsilon \Gamma_i K_T'(0)] \delta_i = \epsilon G_T(0, \lambda) \sum_{j=1}^N W_{ij} \delta_j, \quad (4.10)$$

其中  $\Gamma_i = \sum_{j=1}^N W_{ij}$ 。我们使用标记  $P_T(0) - I K_T(0) = I K_T'(0)$  and  $G_T(0, 0) = K_T'(0)$ 。然后，我们将  $\lambda = i\beta$  代入 4.10 公式中，并寻找连接强度的最小值  $|\epsilon| = \epsilon_c$ ，其中存在一个实解  $\beta$ 。这决定了同步状态变得不稳定的 Hopf 分岔点。(在特殊情况下  $\beta = \pi$ ，这将简化为周期加倍分岔。) 注意，当  $\Gamma_i$  独立于  $i$  时，方程 4.10 可以通过选择  $\delta_i$  沿着权值矩阵  $\mathbf{W}$  的特征向量之一来简化。

我们将通过一些具体的例子来探讨 Hopf 不稳定性的本质。我们还将确定，对于慢突触，IF 模型的强连接行为与第 3.2 节的平均放电速率模型一致 (在适当定义的时间尺度上)。为了比较这两种类型的模型，有必要介绍一些定义。对于标记为  $i = 1 \dots, N$  的  $N$  IF 神经网络，我们定义神经元的长期放电速率为  $a_i = \bar{\Delta}_i^{-1}$ ，其中  $\bar{\Delta}_i$  为 ISI 平均值，

$$\bar{\Delta}_i = \lim_{M \rightarrow \infty} \frac{1}{2M+1} \sum_{m=-M}^M \Delta_i^m, \quad (4.11)$$

$\Delta_i^m = T_i^{m+1} - T_i^m$ 。模拟模型和 IF 模型之间良好一致的必要条件是 IF 模型的平均放电速率  $a_i$  与模拟模型的相应放电速率相匹配。一般来说，人们也会期望观察到 IF 网络中 ISIs 的波动，而模拟模型无法解决这些波动。地图的 Hopf 分岔 (也称为 Neimark-Sacker 分岔) 通常与周期 (或准周期) 轨道的形成有关，在当前的背景下对应于 ISIs 的周期性变化。在模拟模型分叉到与时间无关的放电速率的情况下，我们预计 ISIs 的周期轨道相对于放电周期较小，至少对于慢突触是这样的; 即  $|\Delta_i^m - \bar{\Delta}_i| / \bar{\Delta}_i \ll 1$  for all  $i, m$  (请参阅 (4.5) 节中的模式形成示例，特别是图 12。) 另一方面，当模拟网络不稳定到具有时变放电速率的状态时，我们预计 IF 模型中 ISIs 的周期轨道会相对较大。在这种情况下，我们可以为 IF 模型引入一个宽度为  $2P+1$  的滑动窗口，以定义形式  $a_i(m) = \bar{\Delta}_i(m)^{-1}$  的短期平均放电速率

$$\bar{\Delta}_i(m) = \frac{1}{2P+1} \sum_{p=-P}^P \Delta_i^{m+p}$$

然后，我们就可以看到，对于适当选择的  $p$  值，两个模型的随时间变化的放电速率之间是否存在良好的匹配。实际上，在实践中，直接比较模拟网络的放电速率变化与对应 if 网络的 ISIs 变化更简单 (见图 8)。

### 4.3. 全局连接的抑制性网络中的震荡消失

作为我们在第 4.2 节中阐明 Hopf 不稳定性的第一个例子，我们考虑了一个由  $N$  个相同中频振荡器组成的网络，该网络具有全对全抑制连接且没有自相互作用。例如，这种类型的结构已经被用于模拟网状丘脑核 (RTN)，它被认为是睡眠或麻醉期间观察到的同步纺锤振荡的起搏器 (Wang & Rinzel, 1992; Golomb & Rinzel, 1994)。在 Wang 和 Rinzel (1992) 建立的 RTN 生物物理模型中，神经振荡是通过抑制后反弹来维持的，这是一种神经元在长时间的超极化后被激发然后被释放的现象。这应该与我们的简单 IF 模型形成对比，在该模型中振荡是由外部偏差维持的。我们将证明，对于慢突触，在放电时间通过 Hopf 分岔发生失同步，导致振荡器在强连接状态下消亡，也就是说，某些细胞抑制其他细胞的活性。(参见 White、Chow、Ritt、Soto-Trevino 和 Kopell 最近关于相互抑制霍奇金-赫胥黎神经元的研究，1998 年。)

给出  $\epsilon < 0$  的全局连接抑制网络的权矩阵  $\mathbf{W}$  由  $W_i = 0$  和  $W_{ij} = 1/(N-1)$  给出, 使得所有  $i = 1 \dots, N$  时  $\Gamma_i = 1$ 。由此得出,  $\mathbf{W}$  具有一个非简并特征值  $v_+ = 1$ , 对应特征向量  $(1, 1 \dots, 1)$  和一个  $(N-1)$ -fold 简并特征值  $v_- = -1/(N-1)$ 。公式 4.8 的矩阵  $\widehat{\mathbf{W}}$  的特征值分别为  $\widehat{v}_+ = 0$  和  $\widehat{v}_- = -n/(N-1)$ , 因此, 当  $\epsilon K'_T(0) > 0$  (见公式 4.9) 时, 同步态在弱连接状态下是稳定的。对于轴索延迟为零的情况, 这当然是正确的 (见图 3)。请注意, 系统的基本排列对称性意味着存在额外的锁相状态, 其中神经元被划分为两个或多个同步细胞簇 (Golomb & Rinzel, 1994)。我们将研究当  $|\epsilon|$  增加时同步状态的稳定性。取 4.10 式中的  $(\delta_1, \dots, \delta_N)$  为对应于  $\nu = \nu_+$  或  $\nu = \nu_-$  的特征向量, 设  $\lambda = i\beta$ 。使实部和虚部相等就得到了这对方程,

$$\begin{aligned} \epsilon K'_T(0) + [\cos(\beta) - 1] [I - 1 + \epsilon I K'_T(0)] &= \epsilon C(\beta)v \\ \sin(\beta) [I - 1 + \epsilon I K'_T(0)] &= -\epsilon S(\beta)v \end{aligned} \quad (4.12)$$

其中  $C(\beta) = \text{Re}_T(0, i\beta)$ ,  $S(\beta) = -\text{Im}_T(0, i\beta)$ 。

在图 5 中, 我们绘制了方程 4.12 的解  $\epsilon$  作为一对抑制神经元 ( $N = 2$ ) 的逆上升时间  $\alpha$  的函数, 其中  $T = \ln 2$  和  $\tau_a = 0$ 。实 (虚线) 解分支对应于特征值  $\nu = -1$  ( $\nu = 1$ )。较低的分叉决定了临界连接  $|\epsilon| = \epsilon_c(\alpha)$  的 Hopf 不稳定性。从这个图中得到的一个重要结果是存在一个临界值  $\alpha_0$  的逆上升时间, 超过这个临界值 Hopf 分岔就不会发生。也就是说, 如果  $\alpha > \alpha_0$ , 那么对于任意大的抑制连接, 同步状态保持稳定。另一方面, 对于  $\alpha < \alpha_0$ , 当连接强度  $\epsilon$  从下面穿过图 5 的实体曲线时, 同步状态发生失稳。这标志着特征模  $(\delta_1 \delta_2) = (1 - 1)$  的放电, 这表明将产生一个非齐次态。事实上, 对 IF 模型的直接数值模拟表明, 在同步态 ( $|\epsilon| > \epsilon_c$ ) 失稳后, 系统跳到一个主动神经元和一个被动神经元组成的非均匀态。我们得出这样的结论: 对于足够慢的突触, 一对 IF 神经元表现出与强连接状态下对应的一对模拟神经元相似的行为 (见 (3.2) 节和图 4(上))。临界逆上升时间  $\alpha_0$  的粗略阶估计为  $\alpha_0^{-1} \approx T$ , 其中  $T$  为失稳前振荡的集体周期。这样的结果并不令人惊讶, 因为人们会期望 IF 和 (时间平均) 模拟模型之间的合理匹配发生, IF 神经元应该在一个不太小的滑动窗口上对传入的脉冲序列进行采样。滑动窗口的宽度由上升时间  $\alpha^{-1}$  决定。

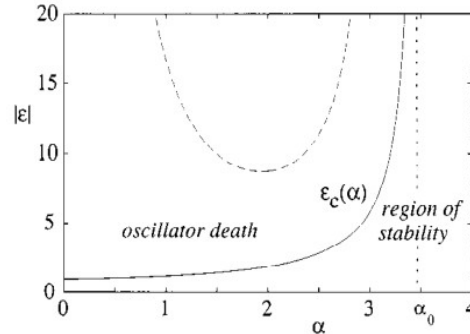


Figure 5: Region of stability for a synchronized pair of identical IF neurons with inhibitory coupling and collective period  $T = \ln 2$ . The solid curve  $|\epsilon| = \epsilon_c(\alpha)$  denotes the boundary of the stability region, which is obtained by solving equation 4.12 for  $\nu = -1$  as a function of  $\alpha$  with  $\tau_a = 0$ . Crossing the boundary from below signals excitation of the linear mode  $(1, -1)$ , leading to a stable state in which one neuron becomes quiescent (oscillator death). For  $\alpha > \alpha_0$ , the synchronous state is stable for all  $\epsilon$ . The dashed curve denotes the solution of equation 4.12 for  $\nu = 1$ .

上述结果似乎是相当普遍的。例如, 假设我们有一个非零离散延迟  $\tau_a$ , 这样对于一个给定的  $\alpha$ , 同步态是不稳定的, 反相态是稳定的。后一种状态也通过小  $\alpha$  放电时间的 Hopf 分岔而不稳定, 导致振荡器消亡。这一

结果扩展到  $N$  的较大值时, 即方程 (4.12) 中  $\_ = -1/(N-1)$ 。在这里, 锁相状态的去同步导致了活跃神经元和被动神经元的聚集。有趣的是, 临界值  $\alpha_0$  随着  $N$  的减小而减小, 表明在大的全局连接网络中更容易发生锁相。在图 6 中, 我们将  $\epsilon_c$  绘制为  $\alpha$  的函数, 在网络大小为  $N$  的范围内, 可以看到当  $N \rightarrow \infty, \alpha_0(N) \rightarrow 0$ 。这意味着对于大型网络, 神经元在任意大的连接下保持同步, 即使是较慢的突触。事实上, 由于真正的神经元通常具有 2 级或更大的反向上升时间  $\alpha$ , 因此对于现实的突触时间常数, 当  $N$  大于 5 左右时, 网络永远不会经历振荡器消亡。(这里有一个微妙之处需要注意。图 5 所示的虚线解曲线对应于均匀模态  $(1, 1 \dots)$  的刺激且与  $N$  无关。当  $N$  增加时, 它被曲线  $\epsilon_c(\alpha)$  交叉, 因此在  $\alpha$  的一定范围内, 同步态有可能因匀模的激发而失稳。处于新状态的神经元仍然是同步的, 但刺激序列将不再具有简单的周期结构。)

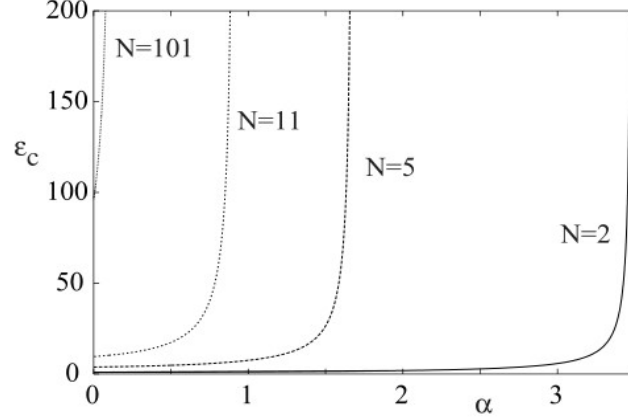


Figure 6: Plot of critical coupling  $\epsilon_c$  as a function of  $\alpha$  for various network sizes  $N$ . The critical inverse rise time  $\alpha_0(N)$  is seen to be a decreasing function of  $N$ , with  $\alpha_0(N) \rightarrow 0$  as  $N \rightarrow \infty$ .

在大型网络中同步的持久性与 Gerstner 等 (1996) 在分析峰值响应模型时得到的模式锁定定理是一致的。我们将在 IF 模型的背景下简要讨论他们的结果。对于给定的全局连接网络, 式 (4.3) 中的放电次数的线性化映射如下所示:

$$\begin{aligned} & \{I - 1 + \epsilon IK'_T(0)\} [\delta_i^{n+1} - \delta_i^n] \\ &= \epsilon \sum_{m=-\infty}^{\infty} G_m(0, T) \left[ \frac{1}{N-1} \sum_{j \neq i} \delta_j^{n-m} - \delta_i^n \right] \end{aligned} \quad (4.13)$$

Gerstner 等人 (1996) 分析的主要假设是, 对于大  $N$ , 对于所有  $m \geq 0$ , 平均扰动  $\langle \delta^m \rangle = \sum_{j \neq i} \delta_j^m / (N-1) \approx 0$ 。方程 4.13 则简化为一维一阶映射,

$$\delta_i^{n+1} = \frac{I - 1 + \epsilon(I-1)K'_T(0)}{I - 1 + \epsilon IK'_T(0)} \delta_i^n \equiv k_T \delta_i^n. \quad (4.14)$$

当且仅当  $|k_T| < 1$  时, 同步 (相干) 状态才稳定。显式地建立公式 (4.14) 等价于从峰值响应模型导出的相应结果 (见 Gerstner et al, 1996 年的公式 (4.8)) 是有指导意义的, 在我们的表示法中, 它可以写成

$$\delta_i^{n+1} = \frac{\sum_{l \geq 1} h'_r(lT) \delta_i^{n+1-l}}{\sum_{l \geq 1} h'_r(lT) + \epsilon \sum_{l \geq 1} h'_s(lT)}. \quad (4.15)$$

这里  $h'_r(t) = dh_r(t)/dt$ 。首先, 使用方程 2.7、3.3 和 4.2, 它可以表明,  $\sum_{l \geq 1} h'_r(lT) = e^{-T} / (1 - e^{-T}) = I - 1$ ,  $\sum_{l \geq 1} h'_s(lT) = IK'_T(0)$ 。令  $A(T) = I - 1 + \epsilon IK'_T(0)$ , 我们可以重写方程 (4.15)  $A(T) \delta_i^{n+1} = \sum_{l \geq 1} e^{-lT} \delta_i^{n+1-l}$ 。接



下去  $A(T)\delta_i^{n+1} - e^{-T}A(T)\delta_i^n = e^{-T}\delta_i^n$ , 这是相同的方程 (4.14)  $e^{-T} = (I - 1)/I$ 。公式 (4.15) 或公式 (4.14) 表明同步态在大  $N$  极限下是稳定的, 条件是  $\epsilon \sum_{l \geq 1} h'_s(lT) > 0$ , 即  $\epsilon K'_T(0) > 0$  (参见公式 3.16)。这是 Gerstner 等 (1996) 的锁模定理的实质。我们的分析还强调了具有 alpha 函数响应核的 IF 模型的简化特性之一: 可以显式地执行方程 4.15 中对  $l$  的求和。然而, 值得关注的是, 在构建峰值响应模型时, 本文的结果在多大程度上适用于  $h_r$  和  $h_s$  这两个更一般的选择。我们希望包含有关重复度的细节不会改变基本情况, 因为振荡器消亡也在一对相互抑制的霍奇金-赫胥黎神经元中被发现, 正如 White 等人 (1998) 在具有一级通道动力学的突触中所示, 在具有二级动力学的突触中也被我们在数值上证实。

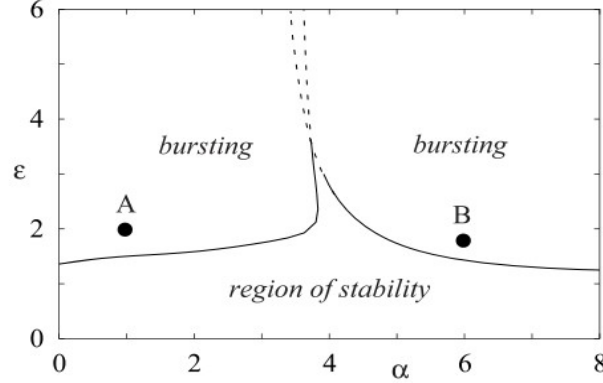


Figure 7: Region of stability for an excitatory-inhibitory pair of IF neurons with inhibitory self-interactions,  $\epsilon > 0$  and  $W_{11} = W_{22} = 0$ ,  $W_{21} = 1$ ,  $W_{12} = -2$ . The collective period of synchronized oscillations is taken to be  $T = \ln 2$ . Solid and dashed curves denote solutions of equation 4.10 for  $\epsilon$  with  $\lambda = i\beta$ , real  $\beta$ . Crossing the solid boundary of the stability region from below signals destabilization of the synchronous state, leading to the formation of a periodic bursting state.

最后, 在其他相关工作中, van Vreeswijk (1996) 展示了具有全局兴奋性连接的 IF 神经网络如何在激发时间通过 Hopf 分岔从异步状态变得不稳定。然而, 这导致了振荡子 ISIs 的小振幅准周期变化 (ISIs 位于相对较小的封闭轨道上)。这可以通过观察相应的兴奋性模拟神经网络来理解, 它只能分叉到另一个同质时间无关的状态。

#### 4.4. IF 兴奋-抑制神经元连接下的爆发。

现在让我们考虑  $\epsilon > 0$ ,  $W_{11} = W_{22} = 0$  和  $W_{12} = -2$ ,  $W_{21} = 1$  和零轴索延迟  $\tau_a = 0$  的 IF 神经元兴奋-抑制对。在 3.2 节中研究过的这个网络的模拟版本显示在强连接状态下平均放电速率的周期性变化。由式 4.9 可知, 当连接足够弱时, 同步状态是稳定的。为了研究强连接体系中的 Hopf 不稳定性, 我们在 4.10 中设  $\lambda = i\beta$ , 并求解  $(\epsilon\beta)$  作为  $\alpha$  的函数。对于每个  $\alpha$ , 最小的解  $\epsilon = \epsilon_c$  决定了 Hopf 分岔点, 这导致了图 7 所示形式的稳定图。与前面的例子相反, 对于所有  $\alpha$ , 在触发时间中存在 Hopf 分岔的临界连接。该系统的直接数值解表明, 在 Hopf 分岔点以外, 该系统具有较好的稳定性。系统跳到两个神经元表现出周期性爆发模式的状态 (见图 8)。这可以理解为与 ISIs 在闭合吸引轨道上的周期性变化相关的模式锁定 (见图 9)。假设  $k$  第一个振荡器有一个长度为  $M_k$  的周期解, 那么对于所有整数  $p$ ,  $\Delta_k^{n+pM_k} = \Delta_k^n$ 。如果  $\Delta_k^1 \gg \Delta_k^n$  对于所有  $n = 2 \dots, M_k$ , 那么结果的脉冲序列显示爆发, 间隔时间为  $\Delta_k^1$ , 每次爆发的峰值数量为  $M_k$ 。虽然两个振荡器的猝发间隔 ( $\Delta_1^1 \neq \Delta_2^1$ ) 和每次猝发的尖峰数 ( $M_1 \neq M_2$ ) 不同, 但它们的猝发序列的总周期相同, 即  $\sum_{n=1}^{M_1} \Delta_1^n = \sum_{n=1}^{M_2} \Delta_2^n$ 。由于活动的周期性, ISIs

只落在轨道上的一些离散点上，这与 van Vreeswijk(1996) 发现的情况完全不同，在 van Vreeswijk(1996) 中，由于放电的准周期性性质，整个曲线被访问。(在 4.5 节介绍的模式形成示例中也观察到了准周期性。) ISIs  $\Delta_i^n$  与  $n$  的变化直接与图 8 中模拟模型对应的放电速率变化进行比较。在  $\alpha$  很小的情况下，两个模型之间可以看到很好的一致性 (参见图 8a)，但是当  $\alpha$  增加时，两者之间出现了差异 (参见图 8b)。就像在振荡器消亡的情况下，在放电时间发生冲破 Hopf 分岔似乎是相当普遍的。例如，假设我们有一个非零离散延迟  $\tau_d$ ，这样对于给定的  $\alpha$ ，同步状态是不稳定的，反相状态是稳定的。我们发现后一种状态在小  $\alpha$  的激发时间也通过 Hopf 分岔而不稳定，导致一个周期性的爆发状态。

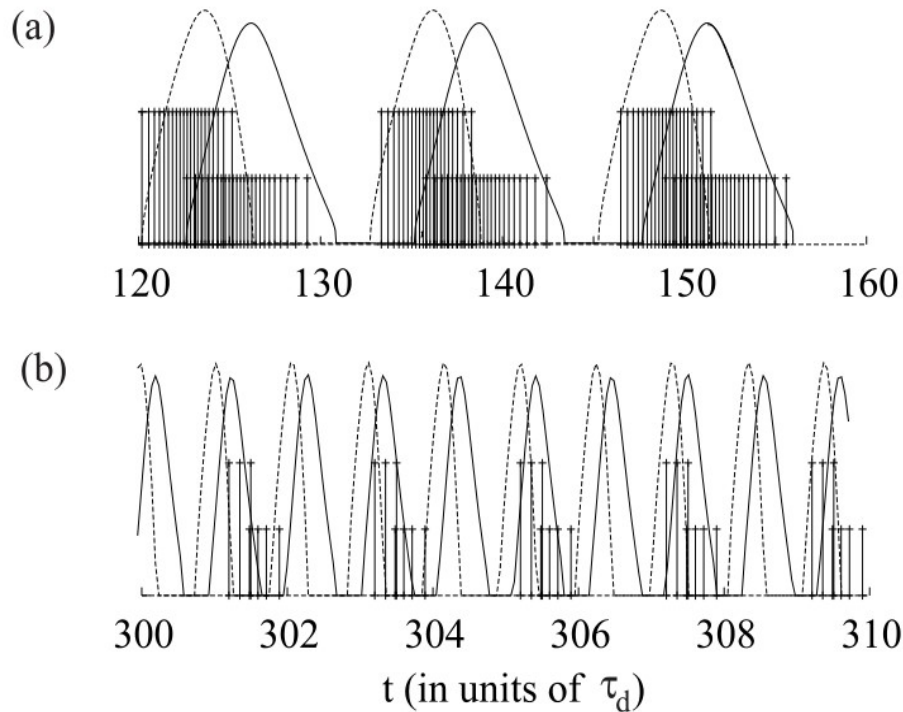


Figure 8: Spike train dynamics for a pair of IF neurons with both excitatory and inhibitory coupling corresponding to points *A* and *B* in Figure 7, respectively. The firing times of the two oscillators are represented with lines of different heights (marked with a +). Smooth curves represent variation of firing rate in the analog version of the model.

我们对一对兴奋-抑制型 IF 神经元的分析表明，由于强烈的突触连接，而不需要额外的缓慢离子电流，可以在网络水平上发生爆裂 (见 Wang & Rinzel, 1995)。在相互作用的神经网络中产生脉冲的另一种机制是基于细胞之间的电 (扩散) 连接。这已在具有抑制后反弹的泄漏积分器神经元的小型网络 (Mulloney, Perkel, & Budelli, 1981) 和霍奇金-赫胥利神经元的大型网络 (Han, Kurrer, & Kuramoto, 1995) 中进行了研究。我们的分析还表明，在没有我们之前工作中考虑的自相互作用项 (Bressloff & Coombes, 1998b) 的情况下，爆发也会发生；很难从神经生理学的角度证明这些术语的存在。(参见 4.6 节)。

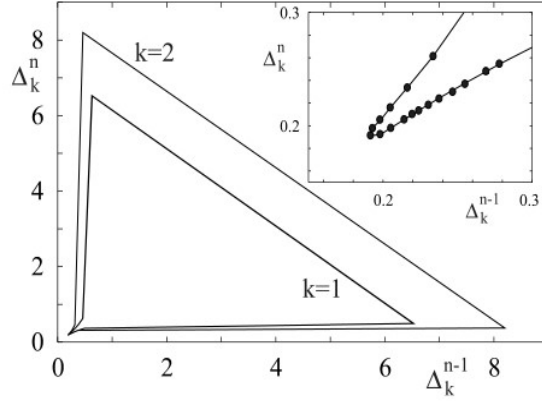


Figure 9: A plot of the ISIs ( $\Delta_k^{n-1}, \Delta_k^n$ ) of the spike trains shown in Figure 8a, illustrating how they lie on closed periodic orbits. Points on an orbit are connected by lines. Each triangular region is associated with only one of the neurons, highlighting the difference in interburst intervals (see also Figure 8a). The inset is a blowup of orbit points for one of the neurons within a burst.

#### 4.5. 一维网络中的模式形成

作为我们在 IF 网络中强连接 Hopf 不稳定性的最后一个例子，我们考虑一个由  $N = 2M + 1$  神经元组成的环，由 (3.1) 和 (3.2) 演化，其中  $\epsilon > 0$ ,  $\tau_a = 0$  和一个权矩阵  $W_{ij} = W(i - j)$ ，其中

$$W(k) = A_1 \exp(-k^2 / (2\sigma_1^2)) - A_2 \exp(-k^2 / (2\sigma_2^2)), \quad 0 < k \leq M. \quad (4.16)$$

$W(k) = 0$  对于  $|k| > M$  及  $W(0) = 0$  成立 (无 self-interactions)。我们选择  $A_1 > A_2$  和  $\sigma_1 < \sigma_2$   $W(k)$  则表示墨西哥帽相互作用函数的晶格形式，其中存在短距离激发和远距离抑制之间的竞争。图 10a 绘制了  $W(k)$  的连续版本以供说明。众所周知，这种类型的体系结构支持模拟神经系统中的空间模式形成 (Ermentrout & Cowan, 1979; Ermentrout, 1998)。我们将证明类似的行为发生在 IF 模型中。

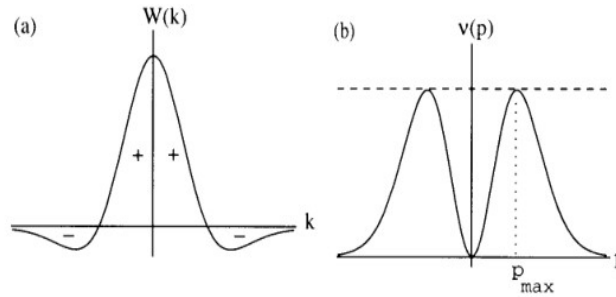


Figure 10: (a) Example of a Mexican hat function weight distribution  $W(k)$  and (b) its eigenvalue distribution  $v(p)$ .

对于给定的权值矩阵  $\mathbf{W}$  和齐次外部输入  $I_i = I, I = 1 \dots, N$ ，网络是平移不变的。这意味着锁相方程 (4.1) 的一类解包含形式为  $\phi_k = qk/N$  的“行波”，对于整数  $q = 0 \dots, N - 1$ 。这种锁相解也出现在峰值响应模型的

研究中 (Kistler 等, 1998) 和弱连接相位振荡器的研究中 (Crook, Ermentrout, Vanier, & Bower, 1997; Bressloff & Coombes, 1997)。我们将专注于同步解  $q = 0$ 。我们将专注于同步解  $q = 0$ 。为了方便起见, 我们假设激励和抑制之间有一个相等的平衡, 在 4.16 中固定  $A_1, A_2$ , 使  $\Gamma_i \equiv \sum_{j=1}^N W_{ij} = \sum_{k=-M}^M W(k) = 0$ 。(这个条件不是模式形成的必要条件。) 因此, 同步振荡的集合周期为  $T = \ln[I/(I-1)]$ (见公式 4.7)。为了研究同步状态的线性稳定性, 我们需要确定权重矩阵  $\mathbf{W}$  的特征值。这些是由下式给出:

$$\nu(p) = 2 \sum_{k=1}^M W(k) \cos(pk), \quad p = 0, \frac{2\pi}{N}, \dots, \frac{2\pi(N-1)}{N}, \quad (4.17)$$

$\nu(p) > \nu(0) = 0$  对于所有  $p \neq 0$ 。对应的特征向量为  $\delta_k = e^{ikp}$ 。公式 4.9 表明同步状态在弱连接状态下是稳定的, 因为  $K'_T(0) < 0$  对于所有  $\alpha$ (当  $\tau_a = 0$ ) 和  $\hat{v}(p) = \nu(p)$ 。设  $\pm p_{\max}$  为  $\nu(p)$  达到最大值时的波数。(图 10b 说明了连续体墨西哥帽函数。) 取  $\delta_k = e^{ikp}$  和  $\Gamma_i = 0$ , 在公式 4.10 中设置  $\lambda = i\beta$ 。使实部和虚部相等就得到这对方程:

$$\begin{aligned} [\cos(\beta) - 1][I - 1] &= \hat{\epsilon}C(\beta) \\ \sin(\beta)[I - 1] &= -\hat{\epsilon}S(\beta), \end{aligned} \quad (4.18)$$

其中  $\hat{\epsilon} = \epsilon v_{\max}$ ,  $v_{\max} = v(p_{\max})$ 。我们发现对于  $\alpha$  的所有值, 都存在方程 4.18 的非平凡解 (参见图 11)。由此可知, 由于放电了特征模  $\delta_k = e^{\pm i_{\max}k}$ , Hopf 分岔发生了。从  $p_{\max} \neq 0$  开始, 不稳定性将涉及放电时间的空间周期性扰动, 这将导致整个网络形成规则的活动模式, 如图 12 所示。

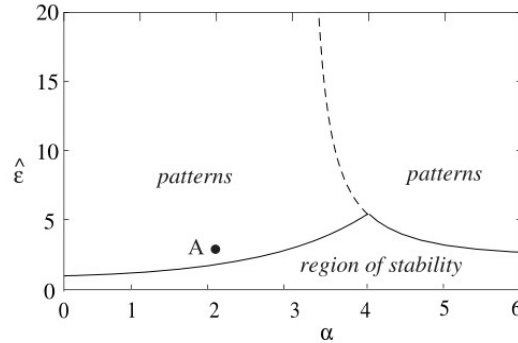


Figure 11: Region of stability for a ring of  $N = 51$  IF neurons having the weight distribution  $W(k)$  of equation 4.16 with  $\sigma_1 = 2.1$ ,  $\sigma_2 = 3.5$ ,  $A_1 = 1.77$ , and  $\sum_k W(k) = 0$ . The collective period of synchronized oscillations is taken to be  $T = \ln 1.5$ . Solid and dashed curves denote solutions of equation 4.18 for  $\hat{\epsilon}$ . Crossing the solid boundary of the stability region from below signals destabilization of the synchronous state, leading to the formation of spatially periodic patterns of activity as shown in Figure 12.

当网络经历 Hopf 分岔时, 它会导致 ISIs 的周期轨道的产生。根据  $a_k = \bar{\Delta}_k^{-1}$  定义长期平均射击率, 其中  $\bar{\Delta}_k$  在公式 4.11 中定义。由此可知, 如果相空间中存在相应的轨道空间分布, 则放电速率  $a_k$  的空间 ( $k$ -依赖) 变化就会发生。图 12 显示轨道确实在相空间中彼此分离 (尽管它们相对于系统的自然时间尺度仍然很小)。由此产生的系统的长期平均行为以输出活动的空间规则模式为特征, 如图 12 的插图所示。这些模式被发现与在 3.2 节给出的模型的相应模拟版本中观察到的模式一致, 而且这种一致性适用于  $\alpha$  的广泛值范围, 包括快突触和慢突触。然而, IF 模型具有额外的精细结构, 该结构与图 12 周期轨道上的动力学有关, 这是模拟模型无法解决的。这在图 13 的插图中得到了说明, 其中我们绘制了单个振荡器在两个不同  $\alpha$  值下的逆 ISI(或瞬时放电速率) 的时间变化。可以看出, 平均射速有确定性的波动。为了表征这些波动的大小, 我们定义一个神经元  $k$  的确定性变

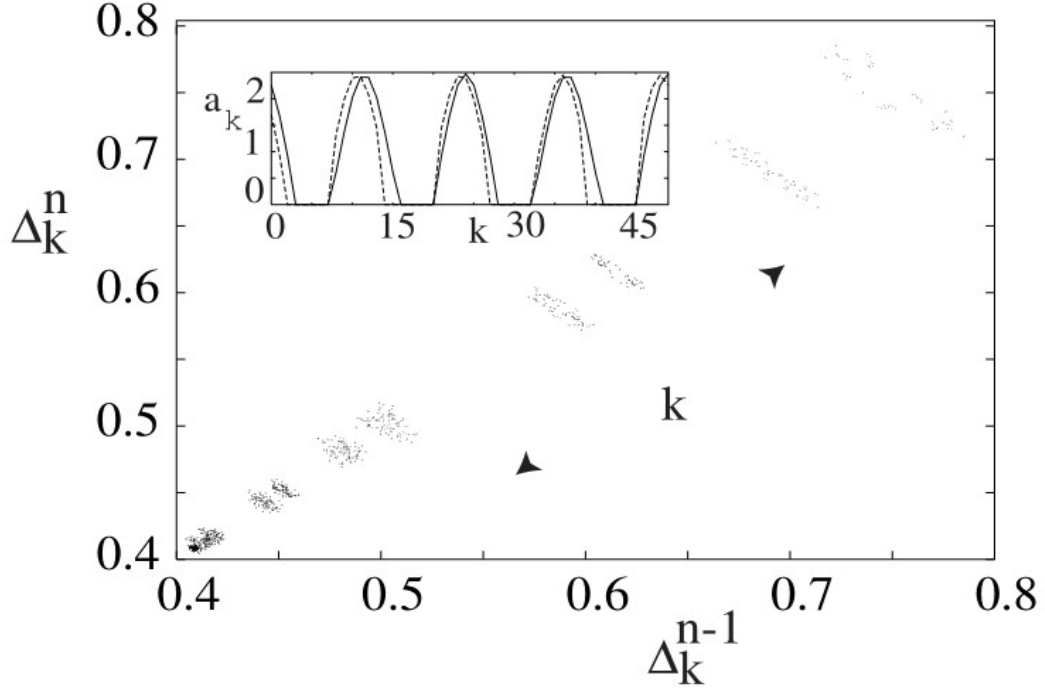


Figure 12: Separation of the ISI orbits in phase-space for a ring of  $N = 51$  IF corresponding to point  $A$  in Figure 11 ( $\alpha = 2$ ,  $\epsilon = 0.4$ ). The attractor of the embedded ISI with coordinates,  $(\Delta_k^{n-1}, \Delta_k^n)$ , is shown for all  $N$  neurons. (Inset) Regular spatial variations in the long-term average firing rate  $a_k$  (dashed curve) are in good agreement with the corresponding activity pattern (solid curve) found in the analog version of the network constructed in section 3.2, with  $a_k$  now determined by the mean firing-rate function (see equation 3.18).

异系数  $C_V(k)$  根据下式确定:

$$C_V(k) = \frac{\sqrt{(\Delta_k - \bar{\Delta}_k)^2}}{\bar{\Delta}_k}, \quad (4.19)$$

对于宽度为  $P$  的滑动窗口, 其平均值由公式 4.12 定义。单个神经元的  $C_V$  在图 13 中绘制为  $\alpha$  的函数。这表明, 平均放电率的不确定性波动的相对大小是  $\alpha$  的递增函数。对于慢突触 ( $\alpha \rightarrow 0$ ),  $C_V$  非常小, 表明 IF 模型与模拟模型非常匹配。然而, 当突触速度较快时, 这种波动变得更加显著。对于具有无序墨西哥帽相互作用、瞬时突触和随机外部输入的 IF 网络, 已知  $C_V$  的另一个组成部分来自相关波动的放大 (Usher, Stemmler, Koch, & Olami, 1994)。有趣的是, Softy 和 Koch(1992) 已经表明, 单凭随机输入无法解释清醒猴子皮质神经元表现出的高 ISI 变异性。

上述分析的一个潜在应用是研究猫视觉皮层简单细胞定向选择性的 IF 模型。Somers, Nelson 和 Sur(1996) 对这种模型进行了数值研究, 他们考虑了一个具有  $k$  标记的定向偏好  $\theta = \pi k/N$  的 IF 神经元环。神经元通过突触相互作用, 脉冲诱发的电导变化由 alpha 函数描述, 并具有类似于图 10 的墨西哥帽函数的短距离兴奋和长时间抑制的连接模式。数值研究表明了反复的相互作用如何导致方向调谐曲线的锐化。注意, Somers 等人 (1996) 的模型还包括分流项和时间相关的阈值; 应该可以扩展我们文章的分析, 以考虑到这些特点。

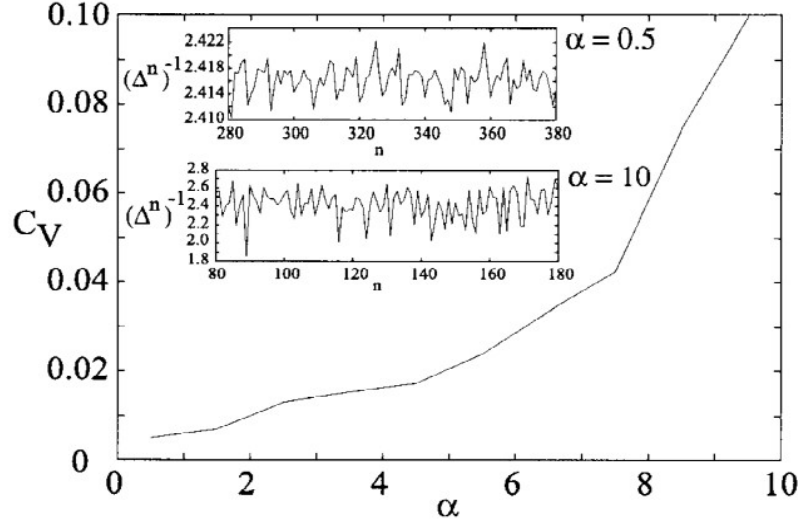


Figure 13: Plot of the coefficient of variation  $C_V$  for a single IF oscillator as a function of the inverse rise time  $\alpha$ . All other parameter values are as in Figure 12. For each  $\alpha$ , the oscillator is chosen to be one with the maximum mean firing rate. (Insets) Time series showing variation of the inverse ISI  $(\Delta^n)^{-1}$  with  $n$  for two particular values of  $\alpha$ .

#### 4.6. 重新审视爆发和振荡消亡

在第 3.2 节中, 我们指出, 在一阶模拟模型的情况下, 没有自我相互作用的兴奋-抑制神经元对不能发生 Hopf 分岔。这表明, 即使在突触衰减缓慢的情况下, 4.4 节所研究的突触爆发行为也可能对突触反应的上升时间敏感。为了探讨突触相互作用的上升和下降速率所起的不同作用, 我们通过考虑指数的差异来推广方程 (3.3) 的 alpha 函数

$$J(t) = \frac{\alpha_1 \alpha_2}{\alpha_2 - \alpha_1} (e^{-\alpha_1 t} - e^{-\alpha_2 t}) \Theta(t). \quad (4.20)$$

在极限  $\alpha_2 \rightarrow \alpha_1 \rightarrow \alpha$  中, 这简化为 alpha 函数 (见公式 3.3)。如果  $\alpha_1 > \alpha_2$ , 则突触的渐近行为近似为  $e^{-\alpha_2 t}$ , 达到峰值的时间为  $t_p = [\alpha_1 - \alpha_2]^{-1} \ln(\alpha_1/\alpha_2)$ 。如果  $\alpha_2 > \alpha_1$  则  $\alpha_1$  和  $\alpha_2$  的关系相反。

在图 14a 中, 我们绘制了先前在 4.4 节中分析的兴奋-抑制对在放电时间中离散 Hopf 分岔的临界连接。现在, 延迟分布  $J(t)$  由方程 4.20 给出, 其中  $\alpha_2 = 0.2$ ,  $\alpha_1$  为自由参数。由于突触的衰减时间相对较慢, 我们预计 IF 模型和模拟模型之间有很好的匹配。如图 14a 所示, 事实确实如此, 图 14a 显示模拟模型和中频模型中爆发的临界连接非常接近。更令人惊讶的是, 即使在  $\alpha_1$  较大的值下, 即在突触上升时间较快的情况下, 突触爆发也会持续。(即使  $\alpha_1$  的数量级在 100 或 100 以上, 也会发生爆裂。) 人们可能仍然期望振荡的频率在极限  $\alpha_1 \rightarrow \infty$  时趋近于零。然而, 事实并非如此, 这可以从 Hopf 分岔是亚临界的事实中理解 (参见图 4b)。最后, 在图 14b 中, 我们绘制了 IF 神经元抑制对中振荡器消亡的临界连接。对  $\alpha_1$  的依赖性较弱, 这与模拟模型一致。

## 5. 讨论

我们提出了一个脉冲神经元的动力学理论, 它在弱连接相位振荡器模型和强连接放电速率 (模拟) 模型之间架起了桥梁。本文的基本结果可以总结如下:

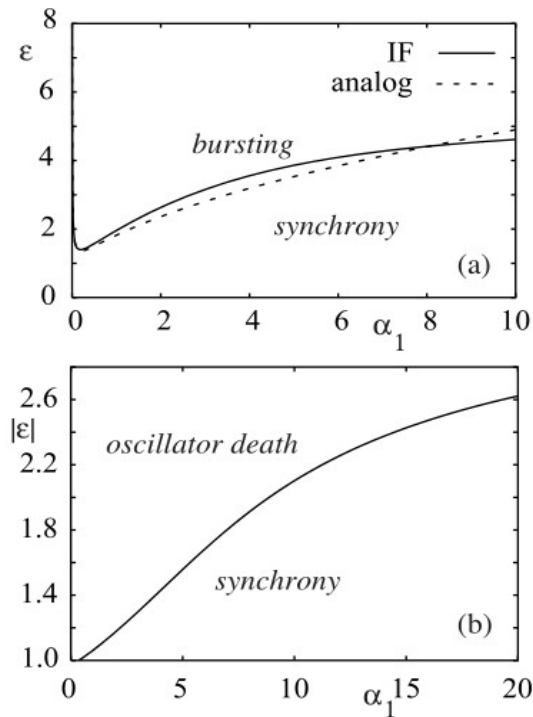


Figure 14: Critical coupling for a Hopf bifurcation in the firing times as a function of the rise time  $\alpha_1$  for fixed decay time  $\alpha_2 = 0.2$ . (a) Excitatory-inhibitory pair with  $\epsilon > 0$ ,  $W_{11} = W_{22} = 0$ ,  $W_{21} = 1$ , and  $W_{12} = -2$ . Bursting can occur even for fast rise times. The corresponding critical coupling for the analog model is shown as a dashed curve. (b) Inhibitory pair of IF neurons with  $\epsilon < 0$ ,  $W_{11} = W_{22} = 0$ ,  $W_{21} = W_{12} = 1$ . Critical coupling is only weakly dependent on  $\alpha_1$ .

1. 具有强突触连接的 IF 神经元去同步化的基本机制是放电时间的离散 Hopf 分岔。这通常会导致非锁相行为，其特征是闭合轨道上 ISIs 的周期性或准周期性变化。在慢突触的情况下，粗粒度的动态可以通过相应的模拟模型很好地表示，在该模型中，神经元的输出被视为平均放电速率。
2. 具有全局抑制连接的  $N$  个同步中频神经元的齐次网络可以在强连接状态下不稳定到某些神经元变得不活跃（振荡器消亡）的状态。因此，van Vreeswijk 等 (1994) 得到的  $N = 2$  时的稳定性判据仅在弱连接状态下有效。当  $\alpha > \alpha_0(N)$  为快速突触时，存在一个反向上升时间的临界值  $\alpha_0(N)$ ，使得任意大的连接都能保持同步。此外，当  $N \rightarrow \infty$ ，有  $\alpha_0(N) \rightarrow 0$ 。这证明了 Gerstner 等人 (1996) 的锁定模式定理所规定的稳定性条件在热力学极限下是有效的，但对于具有慢突触的有限网络不再成立。
3. 抑制性和兴奋性突触连接的非对称中频网络中可出现节律性爆发模式。ISIs 在周期轨道上演化，相对于爆发内的平均 ISI 较大。IF 模型中 ISIs 的时间变化与相应模拟模型中放电速率的变化具有很好的一致性。
4. 具有远距离相互作用的 IF 神经网络可以去同步到平均放电速率有规律空间变化的状态，这与相应的模拟模型很一致。ISIs 在相空间中分离良好的封闭轨道上演化。IF 模型的精细时间结构导致了活度模式的确定性波动，其变异系数是上升时间  $\alpha$  反函数的递增函数。换句话说，快速的突触会导致更高水平的确定性噪声。

我们希望在其他地方解决的一个重要问题是，本文中研究的 IF 网络所表现出的复杂行为在多大程度上是由更详细的生物物理峰值神经元模型所反映的。对霍奇金-赫胥黎神经元的初步数值研究表明，这两类模型之间有很强的联系。(另见 White et al, 1998) 使用 IF 模型的优点是它允许做出精确的分析陈述。此外，有许多方法可以扩展我们的分析，以考虑到神经元处理的其他方面。

通过将方程 3.2 中的  $J(\tau)$  取为相应电缆方程的格林函数，可以将沿神经元树突树的扩散效应纳入模型。在假设枝晶膜电位的变化很小的情况下，也可以考虑活性膜的特性，以便通道动力学可以沿着 Koch(1984) 提出的线线性化。由于额外的电感存在，枝晶的膜阻抗显示类共振行为。这导致了相应形式的类共振同步。换句话说，当树突膜的共振频率与振荡器的频率近似匹配时，有强烈增强(减弱)同步兴奋(抑制)连接的趋势。主动枝晶还可以使具有强兴奋性或抑制性连接的中频振荡子的均匀网络失同步，导致周期性爆发模式 (Bressloff, 1999)。

用公式 3.1 中的  $I_i = a + B \sin(\omega t)$  来研究网络对正弦外部刺激的响应，其中  $a, B$  为常数。由于由此产生的动力系统现在是非自治的，因此不再可能用  $N - 1$  相对相位和自洽集体周期来指定锁相 (见方程 4.1)。然而，我们可以推导出网络与外部刺激相结合的条件。例如，在 1:1 模式锁定的情况下，IF 神经元的激发次数为  $T_j^n = (m - \phi_j)T$ ，而  $T = 2\pi/\omega$ 。绝对相  $\phi_j$  由这组方程确定

$$1 = (1 - e^{-T})A + (1 - e^{-T})F(\phi_i) + \epsilon \sum_{j=1}^N W_{ij} K_T(\phi_j - \phi_i), \quad (5.1)$$

$K_T$  由 4.2 和  $F(\phi) = B[\sin(2\pi\phi) + \omega \cos(2\pi\phi)] / (1 + \omega^2)$  给出。通过对第 4.2 节中提出的分析进行相对直接的推广，也可以研究这种解的稳定性。另一个有趣的扩展是  $p : q$  模式锁定。例如，假设神经元有  $T$  周期放电模式，其中  $j$  神经元在间隔  $T$  内放电  $q_j$  次。为了生成这样的解，有必要将放电时间取为一般形式 (Coombes & Bressloff, 1999):

$$T_j^n = T \left( \left[ \frac{n}{q_j} \right] - \phi_{j,n} \bmod q_j \right), \quad (5.2)$$

其中  $[\cdot]$  表示整数部分。这就为绝对相  $\phi_{j,N} \bmod q_j$  生成了一组  $\sum_{j=1}^N q_j$  闭方程。可以使用这些方程来确定参数空间中的边界，其中用于模式锁定的 ansatz 5.2 失败了。这样的边界集将定义一个阿诺德舌图，重叠的舌表示可能的多重稳定和混乱区域。类似的技术可以用于研究 4.4 节中发现的爆发解决方案。混沌解的存在可以使用李亚普诺夫指数概念的扩展来研究，该指数考虑了由于重置而导致的动态中不连续的存在 (Coombes & Bressloff, 1999)。顺便说一句，李亚普诺夫指数的构造也允许人们理解 IF 神经元响应小的非周期信号的峰值时间可靠性，正如最近由 Hunter、Milton、Thomas 和 Cowan(1998) 观察到的那样。

另一个重要问题与噪音的影响有关。我们期望足够小的噪声水平不会改变本文的基本结果。另一方面，噪声的存在可以导致新的和有趣的现象，正如 Usher et al(1994) 和 Usher, Stemmler, & Olami(1995) 对图案形成的数值研究所说明的那样。他们考虑了具有短范围兴奋和长范围抑制、快速突触和随机外部输入的二维 IF 神经网络。他们观察到的平均放电速率的活动模式是图 12 内嵌图中所示模式的二维版本。研究发现，在一定的参数范围内，这些模式在噪声存在的情况下是亚稳态的，并倾向于在网络中扩散。这种宏观动力学导致了单个神经元微观尺度上 ISIs 的功率谱和幂律分布为  $1/f$ ，并导致了较大的变异系数为  $C_V > 1$ 。目前，我们正在使用本文中介绍的方法对二维 IF 网络中的模式形成进行详细研究，并希望进一步深入了解 Usher 等人 (1994, 1995) 的观察结果，特别是噪声和潜在的确定性动力学之间的相互作用。在 IF 模型或峰值响应模型中包含噪声的一种方法是引入一个在无穷小时间内放电的概率  $\delta t : P(U; \delta t) = \tau^{-1}(U)\delta t$ 。为了模拟更真实的模型，响应时间  $\tau(U)$  被选为  $U < h$  且若  $U \gg h$  时消失。这可以写成  $\tau(U) = \tau_0 e^{-\beta(U-h)}$ ，其中  $\tau_0$  是阈值处的响应时间， $\beta$  决定了噪声水平。在  $\beta \rightarrow \infty$  极限处恢复了确定性情况。在大型同构网络的情况下，可以使用平均场方法将动态减少到分析可处理的形式 (见 Gerstner, 1995)。注意，噪声的另一个后果是在模型的模拟版本中平滑射速函数 (见公式 3.18)。



最后我们要强调的是可激网络和振荡网络之间的区别。在本文中，我们将  $I_i > 1$  引入 3.1 方程中，从而将网络看作具有自然周期的振荡子连接系统  $T_i = \ln[I_i / (I_i - 1)]$ 。然而，自发网络振荡也有可能发生在可激发区，其中  $I_i < 1$  对于所有  $i = 1 \dots, N$ 。第 4 节中给出的所有基本分析结果都可以推广到可激发区域，特别是锁相方程 4.1 和本征值方程 4.5。另一方面，3.1 节的弱连接理论不再适用，因为人们需要有限水平的连接来维持振荡行为。也有一些在一维上对可兴奋的峰值网络中的波的研究 (Ermentrout & Rinzel, 1981; Ermentrout, 1998b) 和两个维度 (Chu 等人, 1994; Kistler et al, 1998)。我们目前正在使用本文提出的一些思想对可激和振荡中频网络中的波现象进行详细的比较。

## 致谢

We thank Jack Cowan at the University of Chicago for helpful discussions during the completion of this work. We are also grateful for the constructive comments of the referees and the suggestion to include the example in section 4.6. The research was supported by grant number GR/K86220 from the EPSRC (UK).

## 6. 参考文献

- Abbott, L. F. (1991). Realistic synaptic inputs for model neural networks. *Network*, 2, 245-258.
- Abbott, L. F. (1994). Decoding neuronal firing and modeling neural networks. *Quart. Rev. Biophys.*, 27, 291-331.
- Abbott, L. F., & Kepler, T. B. (1990). Model neurons: From Hodgkin-Huxley to Hopfield. In Luis Garrido (Ed.), *Statistical mechanics of neural networks*. Berlin: Springer-Verlag.
- Abbott, L. F., & van Vreeswijk, C. (1993). Asynchronous states in neural networks of pulse-coupled oscillators. *Phys. Rev. E.*, 48, 1483-1490.
- Amit, D. J., & Tsodyks, M. V. (1991). Quantitative study of attractor neural networks retrieving at low spike rates I: Substrate—spikes, rates and neuronal gain. *Network*, 2, 259-274.
- Atiya, A., & Baldi, P. (1989). Oscillations and synchronization in neural networks: An exploration of the labeling hypothesis. *Int. J. Neural Syst.*, 1, 103-124.
- Berry, M. J., Warland, D. K., & Meister, M. (1997). The structure and precision of retinal spike trains. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 5411-5416.
- Bressloff, P. C. (1999). Resonant-like synchronization and bursting in a model of pulse-coupled neurons with active dendrites. *J. Comp. Neurosci.*, 6, 237-249.
- Bressloff, P. C., & Coombes, S. (1997). Physics of the extended neuron. *Int. J. Mod. Phys.*, 11, 2343-2392.
- Bressloff, P. C., & Coombes, S. (1998a). Travelling waves in chains of pulse-coupled oscillators. *Phys. Rev. Lett.*, 80, 4185-4188.
- Bressloff, P. C., & Coombes, S. (1998b). Desynchronization, mode-locking and bursting in strongly coupled IF oscillators. *Phys. Rev. Lett.*, 81, 2168-2171.
- Bressloff, P. C., & Coombes, S. (1999). Symmetry and phase-locking in a ring of pulse-coupled oscillators with distributed delays. *Physica D*, 126, 99-122.
- Bressloff, P. C., Coombes, S., & De Souza, B. (1997). Dynamics of a ring of pulse-coupled oscillators: A group theoretic approach. *Phys. Rev. Lett.*, 79, 2791-2794.
- Carr, C. E., & Konishi, M. (1990). A circuit for detection of interaural differences in the brain stem of the barn owl. *J. Neurosci.*, 10, 3227-3246.
- Chow, C. C. (1998). Phase-locking in weakly heterogeneous neuronal networks. *Physica D*, 118, 343-370.
- Chu, P. H., Milton, J. G., & Cowan, J. D. (1994). Connectivity and the dynamics of integrate-and-fire neural networks. *Int. J. Bif. Chaos*, 4, 237-243.
- Coombes, S., & Bressloff, P. C. (1999). Mode-locking and Arnold tongues in periodically forced integrate-and-fire oscillators. *Phys. Rev. E*, 60, 2086-2096.
- Coombes, S., & Lord, G. J. (1997). Desynchronisation of pulse-coupled integrate-and-fire neurons. *Phys. Rev. E*, 55, 2104-2107.
- Crook, S. M., Ermentrout, G. B., Vanier, M. C., & Bower, J. M. (1997). The role of axonal delay in the synchronization of networks of coupled cortical oscillators. *J. Comp. Neurosci.*, 4, 161-172.
- Destexhe, A., Mainen, Z. F., & Sejnowski, T. J. (1994). Synthesis of models for excitable membranes synaptic transmission and neuromodulation using a common kinetic formalism. *J. Comp. Neurosci.*, 1, 195-231.

- Ermentrout, G. B. (1985). The behavior of rings of coupled oscillators. *J. Mathemat. Biol.*, 23, 55-74.
- Ermentrout, G. B. (1994). Reduction of conductance-based models with slow synapses to neural nets. *Neural Computation*, 8, 679-695.
- Ermentrout, G. B. (1998a). Neural networks as spatial pattern forming systems. *Rep. Prog. Phys.*, 61, 353-430.
- Ermentrout, G. B. (1998b). The analysis of synaptically generated traveling waves. *J. Comp. Neurosci.*, 5, 191-208.
- Ermentrout, G. B., & Cowan, J. D. (1979). A mathematical theory of visual hallucination patterns. *Biol. Cybern.*, 34, 137-150.
- Ermentrout, G. B., & Kopell, N. (1984). Frequency plateaus in a chain of weakly coupled oscillators. *SIAM J. Math. Anal.*, 15, 215-237.
- Ermentrout, G. B., & Rinzel, J. (1981). Waves in a simple excitable or oscillatory, reaction-diffusion model. *J. Math. Biol.*, 11, 1269-294.
- Ernst, U., Pawelzik, K., & Giesel, T. (1995). Synchronization induced by temporal delays in pulse-coupled oscillators. *Phys. Rev. Lett.*, 74(9), 1570-1573.
- Gerstner, W. (1995). Time structure of the activity in neural-network models. *Phys. Rev. E*, 51(1), 738-758.
- Gerstner, W., Kreiter, A. K., Markram, H., & Herz, A. K. M. (1997). Neural codes: Firing rates and beyond. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 12740-12741.
- Gerstner, W., Ritz, R., & van Hemmen, J. L. (1993). A biologically motivated and analytically soluble model of collective oscillations in the cortex I: Theory of weak locking. *Biol. Cybern.*, 68, 363-374.
- Gerstner, W., & van Hemmen, J. L. (1994). Coding and information processing in neural networks. In E. Domany, J. L. van Hemmen, and K. Schulten (Eds.), *Models of neural networks II* (pp. 1-93). Berlin: Springer-Verlag.
- Gerstner, W., van Hemmen, J. L., & Cowan, J. D. (1996). What matters in neuronal locking. *Neural Comput.*, 94, 1653-1676.
- Golomb, D., & Rinzel, J. (1994). Clustering in globally coupled inhibitory neurons. *Physica D*, 72, 259-282.
- Han, S. K., Kurrer, C., & Kuramoto, Y. (1995). Dephasing and bursting in coupled neural oscillators. *Phys. Rev. Lett.*, 75, 3190-3193.
- Hansel, D., Mato, G., & Meunier, C. (1995). Synchrony in excitatory neural networks. *Neural Comput.*, 7, 307-337.
- Hopfield, J. J. (1984). Neurons with graded response have computational properties like those of two-state neurons. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 81, 3088-3092.
- Hopfield, J. J. (1995). Pattern recognition computation using action potential timing for stimulus representation. *Nature*, 376, 33-36.
- Hunter, J. D., Milton, J. G., Thomas, P. J., & Cowan, J. D. (1998). A resonance effect for neural spike time reliability. *J. Neurophysiol.*, 80, 1427-1438.
- Keener, J. P., Hoppensteadt, F. C., and Rinzel, J. (1981). Integrate-and-fire models of nerve membrane response to oscillatory input. *SIAM J. Appl. Math.*, 41(3), 503-517.
- Kepler, T. B., Abbott, L. F., and Marder, E. (1992). Reduction of conductance-based neuron models. *Biological Cybernetics*, 66, 381-387.

- Kistler, W. M., Gerstner, W., & van Hemmen, J. L. (1997). Reduction of the Hodgkin-Huxley equations to a single-variable threshold model. *Neural Comput.*, 9, 1015-1045.
- Kistler, W. M., Seitz, R., & van Hemmen, J. L. (1998). Modeling collective excitations in cortical tissue. *Physica D*, 114, 273-295.
- Koch, C. (1984). Cable theory in neurons with active, linearized membranes. *Biol. Cybern.*, 50, 15-33.
- Kuramoto, Y. (1984). *Chemical oscillations, waves and turbulence*. Berlin: Springer-Verlag.
- Li, Z., & Hopfield, J. J. (1989). Modeling the olfactory bulb and its neural oscillatory processes. *Biol. Cybern.*, 61, 379-392.
- Mainen, Z., & Sejnowski, T. J. (1995). Reliability of spike timing in neocortical neurons. *Science*, 268, 1503-1506.
- Marcus, C. M., & Westervelt, R. M. (1989). Stability of analog neural networks with delay. *Phys. Rev. A*, 39, 347-365.
- Mirollo, R. E., & Strogatz, S. H. (1990). Synchronisation of pulse-coupled biological oscillators. *SIAM J. Appl. Maths*, 50, 1645-1662.
- Mulloney, B., Perkel, D. H., & Budelli, R. W. (1981). Motor-pattern production: Interaction of chemical and electrical synapses. *Brain Research*, 229, 25-33.
- Rieke, F., Warland, D., van Steveninck, R. R. D., & Bialek, W. (1996). *Spikes: Exploring the neural code*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Softky, W. R., & Koch, C. (1992). Cortical cells should fire regularly, but do not. *Neural Computation*, 4, 643-645.
- Somers, D. C., Nelson, S. B., & Sur, M. (1995). An emergent model of orientation selectivity in cat visual cortical simple cells. *J. Neurosci.*, 15, 5448-5465.
- Strong, S. P., Koberle, R., van Steveninck, R. R. D., & Bialek, W. (1998). Entropy and information in neural spike trains. *Phys. Rev. Lett.*, 80, 197-200.
- Treves, A. (1993). Mean-field analysis of neuronal spike dynamics. *Network*, 4, 259-284.
- Tsodyks, M., Mitkov, I., & Sompolinsky, H. (1993). Pattern of synchrony in inhomogeneous networks of oscillators with pulse interactions. *Phys. Rev. Lett.*, 71, 1280-1283.
- Tuckwell, H. C. (1988). *Introduction to theoretical neurobiology* (Vol. 1). Cambridge: Cambridge University Press.
- Usher, M., Stemmler, M., Koch, C., & Olami, Z. (1994). Network amplification of local fluctuations causes high spike rate variability, fractal firing patterns and oscillatory local field potentials. *Neural Comput.*, 5, 795-835.
- Usher, M., Stemmler, M., & Olami, Z. (1995). Dynamic pattern formation leads to 1/f noise in neural populations. *Phys. Rev. Lett.*, 74, 326-329.
- van Vreeswijk, C. (1996). Partial synchronization in populations of pulse-coupled oscillators. *Phys. Rev. E*, 54(5), 5522-5537.
- van Vreeswijk, C., Abbott, L. F., & Ermentrout, G. B. (1994). When inhibition not excitation synchronizes neural firing. *J. Comp. Neurosci.*, 1, 313-321.
- Wang, X.-J., & Rinzel, J. (1992). Alternating and synchronous rhythms in reciprocally inhibitory model neurons. *Neural Comput.*, 4, 89-97.

Wang, X.-J., & Rinzel, J. (1995). Oscillatory and bursting properties of neurons. In M. Arbib (Ed.), *Handbook of brain theory and neural networks* (pp. 686-691). Cambridge, MA: MIT Press.

White, J. A., Chow, C. C., Ritt, J., Soto-Trevino, C., & Kopell, N. (1998). Synchronization and oscillatory dynamics in heterogeneous, mutually inhibited neurons. *J. Comput. Neurosci.*, 5, 5-16.

Wilson, H. R., & Cowan, J. D. (1972). Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons. *J. Biophys.*, 12, 1-24.

Wilson, H. R., & Cowan, J. D. (1973). A mathematical theory of the functional dynamics of cortical and thalamic nervous tissue. *Kybernetik*, 13, 55-80.