

Open Access

Macroscopic Description for Networks of Spiking Neurons

Ernest Montbrió, Diego Pazó, and Alex Roxin
Phys. Rev. X **5**, 021028 – Published 19 June 2015

[Article](#)[References](#)[Citing Articles \(129\)](#)[PDF](#)[HTML](#)[Export Citation](#)

峰值神经网络的宏观描述

Macroscopic Description for Networks of Spiking Neurons

作者: Ernest Montbrió¹, Diego Pazó², and Alex Roxin³

组织: 1.Center for Brain and Cognition, Department of Information and Communication Technologies, Universitat Pompeu Fabra, 08018 Barcelona, Spain.

2.Instituto de Física de Cantabria (IFCA), CSIC-Universidad de Cantabria, 39005 Santander, Spain.

3.Centre de Recerca Matemàtica, Campus de Bellaterra, Edifici C, 08193 Bellaterra, Spain.

时间: Received 30 December 2014; published 19 June 2015

Translated by Xinxin Qie, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: [PHYSICAL REVIEW X](#)

摘要 [Abstract]

神经科学、统计物理学和非线性动力学的一个主要目标是理解大脑功能是如何从尖峰神经网络的集体动力学中产生的。这一挑战主要是通过大规模的数值模拟来解决的。另外，研究人员制定了平均场理论，以神经元的集体放电活动或放电率来了解大型神经网络的宏观状态。然而，这些理论并没有成功地建立起神经网络的放电率和尖峰神经元的潜在微观状态之间的精确对应关系。这在很大程度上限制了这种宏观描述的适用性范围，特别是在试图描述神经元同步时。在这里，我们提供了一套精确的宏观方程的峰值神经网络的推导。我们的研究表明，单个神经元的尖峰产生机制引入了两个生物物理相关的宏观量，即放电率和平均膜电位，它们共同控制着神经网络的进化。所得到的方程精确地描述了网络的所有可能的宏观动态状态，包括同步峰值活动的状态。最后，我们通过保角映射证明了发射率描述与仓本阶参数的低维描述有关，称为奥特-安东森理论。我们预计，我们的研究结果将是一个重要的工具，以研究大型的峰值神经网络如何及时自组织，以处理和编码大脑中的信息。

I 引言 [Introduction]

大脑中信息的处理和编码必然意味着大量神经元集合的协调活动。在大脑皮层的感觉区域内，许多细胞对给定的刺激表现出类似的反应，这表明在局部水平上存在高度的神经元冗余。这表明，信息被编码在种群反应中，因此，可以通过对网络活动的宏观测量来捕获 [1]。此外，考虑到目前的大脑测量技术，如脑电图或功能性磁共振成像，提供了大量神经元活动的平均数据，大型神经网络的集体行为特别相关。

神经元集合的宏观动力学已经通过周期性耦合的尖峰神经元的大型网络的计算模型得到了广泛的研究，包括霍奇金-赫胥黎型电导型神经元 [2]，以及简化的神经元模型；参见，例如，参考文献 [3 - 5]。与此同时，研究人员也试图开发神经网络的统计描述，主要是根据宏观观测来测量神经元发出峰值的平均速率，即放电速率 [6-20]。这些描述，被称为发射率方程 (FREs)，已经被证明在理解一般的计算原理方面非常有用，如记忆 [21,22]，视觉处理 [23-25]，运动控制 [26]，或决策 [27]。

尽管做出了这些努力，但到目前为止，还没有确切的理论将一个大型的尖峰神经网络的动态与放电速率联系起来。具体来说，目前的宏观描述并不能提供单个神经元的微观动态之间的精确对应，例如，单个膜电

位和神经网络的放电速率动态之间的对应。

事实上，FREs 通常是通过启发式参数得到的，这些参数依赖于神经元的潜在峰值活动是异步的，因此是不相关的。因此，对发射率的描述并不足以进行描述涉及一定程度的尖峰同步的网络状态。然而，同步化是大脑中普遍存在的现象，其在神经元计算中的潜在作用是研究的热点 [14,28-34]。因此，由于缺乏对同步状态的放电率描述，限制了平均场理论对研究神经元动力学的适用性范围。

在此，我们提出了一种方法来推导异构的、全到全耦合的二次积分 (QIF) 神经网络的 FREs，该方法在热力学极限下是精确的，即对于大量的神经元。我们考虑了神经元的膜电位分布的一个方式，我们称之为洛伦兹 (LA)。LA 精确地求解了相应的连续性方程，使系统易于理论分析。具体来说，对于特定的异质性分布，LA 产生了一个包含两个常微分方程的系统，即神经元种群的放电率和平均膜电位。这些方程充分地描述了网络的宏观状态——包括同步状态，并代表了一个循环连接的尖峰神经网络的精确放电率描述的第一个例子。最后，我们展示了 LA 如何通过保角映射转化为所谓的奥特-安东森安萨茨 (OA)，该方法被广泛用于用库本阶参数 [35] 研究大群相位振荡器的低维动力学。

II 模型描述 [MODEL DESCRIPTION]

霍奇金-赫胥黎型神经元模型可以大致分为两类，根据它们在注入电流 [36,37] 响应的性质。具有所谓的 I 类兴奋性的神经元模型根据施加电流的强度产生任意低频率的动作电位。当静息状态通过马鞍形分叉消失时，就会发生这种情况。相反，在具有 II 类兴奋性的神经元中，动作电位是以有限的频率产生的。当静息态通过 Hopf 分岔失去稳定性时，就会发生这种情况。QIF 神经元是第 I 类神经元的典型模型，因此，一般地描述了它们在峰值阈值 [5,38,39] 附近的动态。我们在这里的目的是推导出对应于 N 个 QIF 神经元的异质全对全耦合群体的 FREs。在热力学极限的对应是精确的，即 $N \rightarrow \infty$ (这种收敛最近在文献 [40] 中研究)。

QIF 神经元种群的微观状态由膜电位给出 $\{V_j\}_{j=1,\dots,N}$ ，符合以下常微分方程 [5]：

$$\dot{V}_j = V_j^2 + I_j, \quad \text{if } V_j \geq V_p, \quad \text{then } V_j \leftarrow V_r.$$

这里，过点表示时间导数， I_j 表示输入电流。每次当一个神经元的膜电位 V_j 达到峰值 V_p 时，该神经元就会发出一个峰值，其电压被重置为值 V_r 。在我们的分析中，

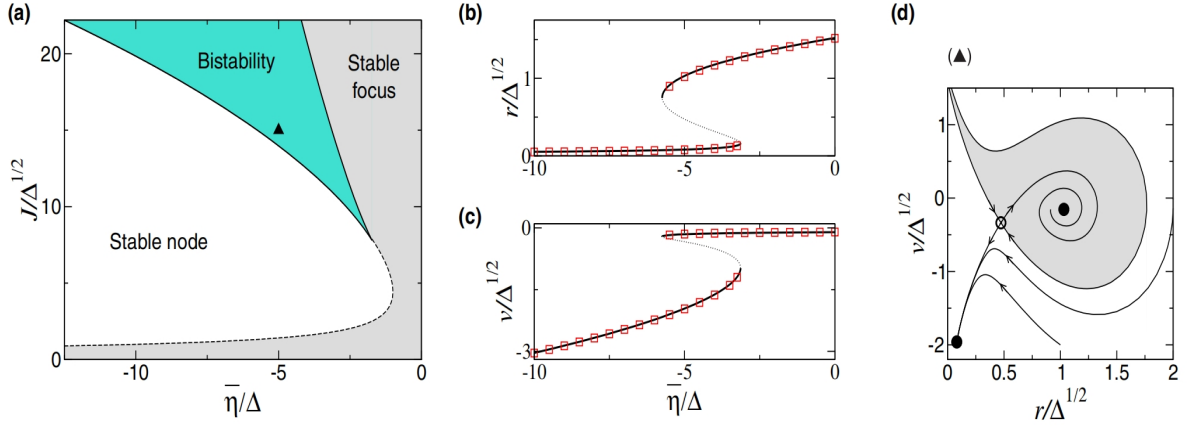


图 1: FRES(12) 的稳态分析。(a) 相图: 在楔形的青色阴影区域中, 在高活性状态和低活性状态之间存在双稳性。双稳区域的边界是鞍节点分岔的轨迹, 以参数形式得到: $(\bar{\eta}, J)_{\text{SN}} = [-\pi^2 r^2 - 3\Delta^2 / (2\pi r)^2, 2\pi^2 r + \Delta^2 / (2\pi^2 r^3)]$ 。在虚线的右侧, 由 $\bar{\eta}_f = -[J/(2\pi)]^2 - (\pi\Delta/J)^2$ 定义, 有一个稳定的焦点 (阴影区域)。(b) $r - \bar{\eta}$ 和 (c) $v - \bar{\eta}$ 分岔图。正方形符号: 对 QIF 神经元的数值模拟结果 (详见附录 A)。系统在双稳态区域的 (d) 相位图 [$\bar{\eta}/\Delta = -5, J/\Delta^{1/2} = 15$, (a) 中的三角形], 具有三个固定点: 一个稳定焦点 (其吸引盆地阴影), 一个稳定节点和一个鞍点。

我们考虑了极限 $V_p = -V_r \rightarrow \infty$ 。这种重置规则捕获了尖峰重置以及神经元的顽固性。在不失一般性的情况下, 我们重新调整时间和电压吸收在前两项中可能出现的任何系数。输入电流的形式为

$$I_j = \eta_j + Js(t) + I(t),$$

其中外部输入有一个异构的、淬灭的分量 η_j 和一个共同的时变分量 $I(t)$, 循环输入是突触权重 J 乘以平均突触激活 $s(t)$, 写为

$$s(t) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{k \setminus t_j^k < t} \int_{-\infty}^t dt' a_\tau(t-t') \delta(t-t_j^k).$$

这里, t_j^k 是第 j 个神经元的第 k 个峰值的时间, $\delta(t)$ 是 Dirac 函数, $a_\tau(t)$ 是由时间尺度 τ 的单个突触前峰值引起的标准化突触激活, 例如, $a_\tau(t) = e^{-t/\tau}/\tau$ 。

A 连续方程 [Continuous formulation]

在热力学极限 $N \rightarrow \infty$ 下, 我们去掉了方程式 (1) 和 (2) 中的指数, 用 $\rho(V | \eta, t)dV$ 为在 t 时刻, 膜电位在 V 和 $V + dV$ 和参数 η 之间的神经元的比例。因此, 参数 η 现在变成了一个根据概率分布函数 $g(\eta)$ 分布的连续随机变量。 t 时刻的总电压密度由神经元数量的守恒给出, 得到 $\int_{-\infty}^{\infty} \rho(V | \eta, t)g(\eta)d\eta$ 。连续性方程式如下:

$$\partial_t \rho + \partial_V [(V^2 + \eta + Js + I)\rho] = 0,$$

其中我们明确地包括由方程 (1) 和 (2) 给出的速度。

III 结果 [RESULTS]

没有时间强迫 $I(t) = 0$ 的连续性方程 (4) 有一个平凡的平稳解。对于 η 的每个值, 这个解决方案具有洛伦兹函数的形式: $\rho_0(V | \eta) \propto (V^2 + \eta + Js)^{-1}$ 。在物理上, 洛伦兹密度意味着具有相同 η 值的放电神经元将以密度与其速度成反比的形式分散 [方程 (1); 也就是说, 它们会在慢的地方积累, 在快的地方变薄。此外, 对于静止神经元对应的 η 值, 密度 ρ_0 在静止态以狄拉克函数的形式坍塌。

接下来, 我们假设等式的初始条件, 等式的解 (4) 一般收敛于一个洛伦兹形的函数, 因此所有相关的动力学都发生在那个低维空间内。这一事实用条件密度函数的 LA 表示:

$$\rho(V | \eta, t) = \frac{1}{\pi} \frac{x(\eta, t)}{[V - y(\eta, t)]^2 + x(\eta, t)^2},$$

这是一个半宽为 $x(\eta, t)$, 中心为 $y(\eta, t)$ 的洛伦兹函数。在下面, 我们假设 LA 等式 (5) 完整地描述了 QIF 神经元网络的宏观动力学, 并将其有效性的数学证明推迟到 Sec.III E。

A 宏观观测值: 放电速率和平均膜电位 [Macroscopic observables: Firing rate and mean membrane potential]

LA 的半宽 $x(\eta, t)$ 与神经元种群的放电率 (即单位时间内的峰值数量) 有一个特别简单的关系。事实上, 每个 η 值在时间 t , $r(\eta, t)$ 的放电速率, 可以通过注意到神

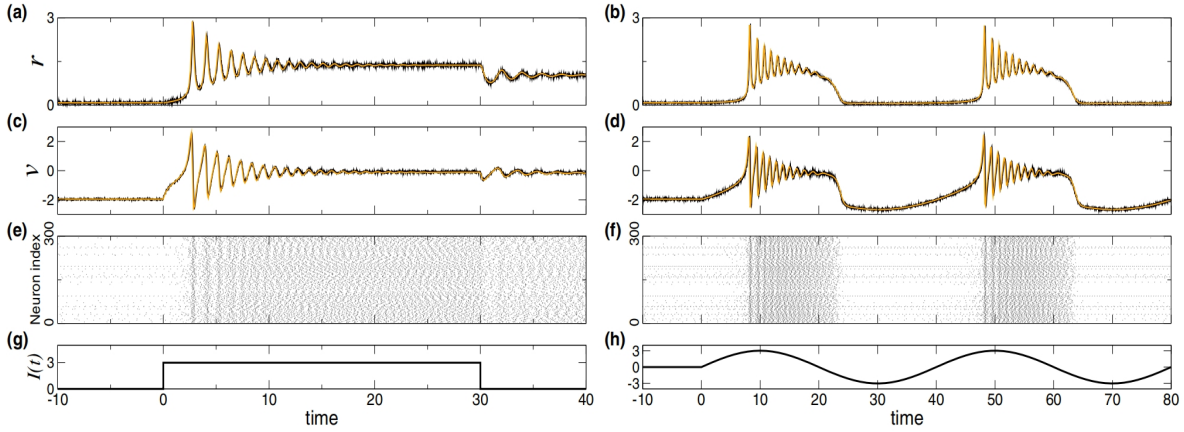


图 2: QIF 模型神经元集合的瞬态动力学 [方程式 (1) 和 (2)] 由 FREs(12) 精确描述。QIF 神经元和 FREs 的 (a)、(b) 瞬时放电率和 (c)、(d) 平均膜电位分别用黑色和橙色表示。(e)、(f) 在集合中随机选取的 $N = 10^4$ 的 300 个 QIF 神经元的栅格图。(a), (c), (e), (g) 在 $t = 0$ 时, 对所有神经元施加电流 $I = 3$, 在 $t = 30$ 处再次设置为零; 刺激 $I(t)$ 如 (g) 所示。(b), (d), (f), (h) 在时间 $t = 0$, 一个正弦电流应用于所有神经元 $I(t) = I_0 \sin(\omega t)$, 与 $I_0 = 3, \omega = \pi/20$; 刺激 $I(t)$ 显示在 (h)。参数: $J = 15\bar{\eta} = -5\Delta = 1$

神经元以在无穷远处的概率通量给出的放电速率来计算: $r(\eta, t) = \rho(V \rightarrow \infty | \eta, t) \dot{V}(V \rightarrow \infty | \eta, t)$ 。该方程右边的极限 $V \rightarrow \infty$ 可以在 LA 内求值, 并给出了简单的恒等式

$$x(\eta, t) = \pi r(\eta, t).$$

(总) 发射率 $r(t)$ 为

$$r(t) = \frac{1}{\pi} \int_{-\infty}^{\infty} x(\eta, t) g(\eta) d\eta.$$

此外, 数量 $y(\eta, t)$ 是, 对于 η 的每个值, 膜电位的平均值:

$$y(\eta, t) = \text{p.v.} \int_{-\infty}^{\infty} \rho(V | \eta, t) V dV.$$

在这里, 我们取柯西主值, 定义为 $\text{p.v.} \int_{-\infty}^{\infty} f(x) dx = \lim_{R \rightarrow \infty} \int_{-R}^R f(x) dx$, 以避免其他定义不明确的积分。然后, 膜的平均电位为

$$v(t) = \int_{-\infty}^{\infty} y(\eta, t) g(\eta) d\eta.$$

B 放电速率方程 [Firing-rate equations]

替换为 LA 等式 (5) 在连续性方程 (4) 中, 我们发现, 对于每个 η 的值, 变量 x 和 y 必须服从两个耦合方程, 它们可以用复杂的形式写成

$$\partial_t w(\eta, t) = i [\eta + Js(t) - w(\eta, t)^2 + I(t)],$$

其中, $w(\eta, t) \equiv x(\eta, t) + iy(\eta, t)$ 。关闭这个方程需要将平均突触激活 $s(t)$ 表示为 $w(\eta, t)$ 的函数。最简单的选择是取无限快突触的极限, 即等式中的 $\tau \rightarrow 0$, 使我们得到与发射率 $s(t) = r(t)$ 相等。这使得 QIF 神经元系

统用方程式 (10) 和 (7) 精确地描述, 如果 $g(\eta)$ 是一个连续分布, 则为无穷个整数微分方程集。

方程 (10) 对于一般分布 $g(\eta)$ 很有用 (见附录 B), 但如果 η 按照以 $\bar{\eta}$ 为中心的半宽 Δ 的洛伦兹分布分布, 维数的降低特别显著:

$$g(\eta) = \frac{1}{\pi} \frac{\Delta}{(\eta - \bar{\eta})^2 + \Delta^2}.$$

请注意, 这种分布解释了外部输入中的熄灭可变性。它是洛伦兹式的事实与膜电位密度的 LA 无关。“假设为等式” (11), 方程式 (7) 和 (9) 中的积分可以在复 η 平面上利用残差定理 [41] 对闭合积分轮廓进行计算。值得注意的是, 发射率和平均膜电位仅取决于在下半部 η 平面上 $g(\eta)$ 极点的 w 值:

$$\pi r(t) + iv(t) = w(\bar{\eta} - i\Delta, t).$$

因此, 我们只需要评估等式 (10) 在 $\eta = \bar{\eta} - i\Delta$ 提出两个常微分方程, 从而得到一个 FREs:

$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv,$$

$$\dot{v} = v^2 + \bar{\eta} + Jr + I(t) - \pi^2 r^2.$$

该非线性系统用种群放电率 r 和平均膜电位 v 来描述了 QIF 神经元种群的宏观动态。

将平均场模型 (12) 与尖峰神经元的方程进行比较是具有启发性的。请注意, 等式 (12b) 类似于方程式 (1) 和 (2) 对于单个的 QIF 神经元, 但没有尖峰重置。事实上, 宏观发射率变量 r 在等式中作为一个负反馈项进入 (12b), 并阻碍了平均膜电位 v 的爆炸性增长。

这个负反馈, 结合了等式右侧的耦合项 (12a), 描述了在网络水平上的放电率和平均膜电位之间的有效相互作用。因此, FREs(12) 描述了在网络水平上的单

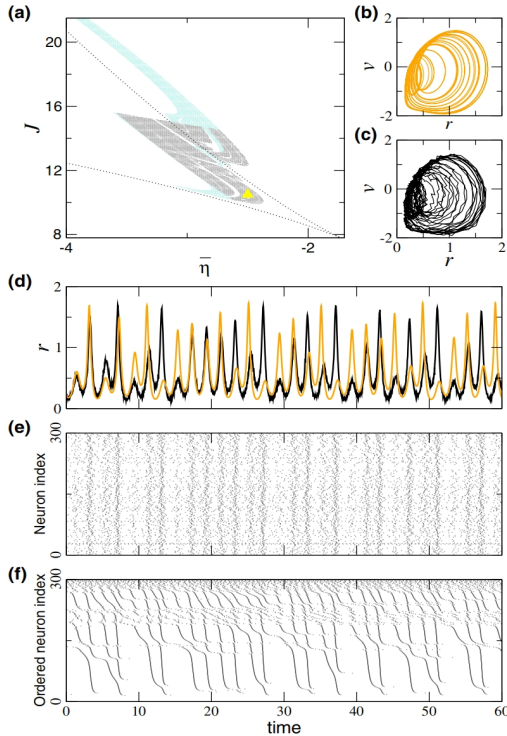


图 3: 放电率模型预测了整体 QIF 神经元中存在的宏观混沌 [Eq(1)] 与注入的周期电流 $I(t) = I_0 \sin(\omega t)$ 。(a) 用速率模型等式得到的具有发现混沌区域的相图 (12)。在黑阴影区域, 只有一个混沌吸引子, 而在青色区域, 混沌吸引子与一个周期吸引子共存。虚线对应于图 1(a) 的双稳态边界, 便于比较。(b) 模拟 FRES(12) 得到的混沌轨迹; 李亚普诺夫指数为 $\lambda = 0.183 \dots$ 。(c) 由 QIF 神经元得到的混沌轨迹-参数对应于 (a) 中的 (黄色) 三角形符号 (d) 时间序列为速率模型 (橙色) 和 QIF 模型 (黑色)。(e) 随机选择的 300 个神经元对应的栅格图。(f) 与 (e) 中相同的栅格图, 根据神经元的固有电流 η_k 对其进行排序。参数: $I_0 = 3\omega = \pi$ 和 $\bar{\eta} = -2.5J = 10.5$ [(a) 中的三角形符号]。

细胞尖峰产生和重置机制的影响。

下面, 我们将研究等式所描述的动力学 (12), 并表明它们完全重现了 QIF 神经元网络的宏观动态, 即使是在强峰值同步事件期间。

C 放电率方程的分析 [Analysis of the firing-rate equations]

首先是对等式的分析 (12), 我们首先注意到, 在没有强迫的情况下, 等式的唯一吸引子 (12) 是固定点。图 1(a) 显示了系统作为平均外部驱动器 $\bar{\eta}$ 和突触权重 J 的函数的相位图, 两者都由输入分布 [42] 的宽度归一化。相图中有三个定性不同的区域: (1) 单一稳定节点对应于低活动状态 (白色), (2) 单一稳定焦点 (螺旋) 通常对应于高活性状态 (灰色), (3) 低和高发射率之间的双稳定

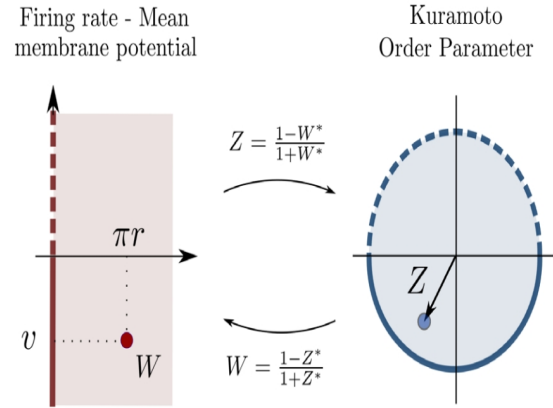


图 4: 保形图等式 (18) 将右半平面转换到单位磁盘上。这种变换及其逆定义了仓本阶参数 Z 与 QIF 神经种群宏观数量之间的一对一映射: r , 放电率; v , 平均膜电位。注意, 在极限 $Z = P^{Si}$ [完全一致性 $\bar{\rho}(\theta) = \delta(\theta - \Psi)$]。我们恢复 $v = i(1 - e^{i\Psi}) / (1 + e^{i\Psi}) = \tan(\Psi/2)$, 作为 QIF 和 theta 神经元的原始映射 $V = \tan(\theta/2)$ 。

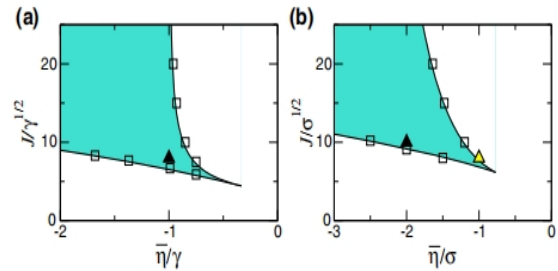


图 5: 电流 $g(\eta)$ 的 (a) 均匀分布和 (b) 高斯分布的相图。青色阴影区域代表双稳态区域, 实线对应由方程 (C5) 和 (C6) 解析得到。平方符号是通过直接数值模拟 $N = 10^4$ QIF 神经元得到的分叉轨迹的估计值。三角形符号表示在图 6 和 7 的数值模拟中使用的参数值。

区域 [青色; 参见图 1(d) 中该区域的相图]。将 QIF 神经元网络数值模拟得到的不动点样本分岔图与 FRES(12) 得到的样本分岔图进行比较, 得到了良好的对应关系; 见图 1(b) 和 1(c)。

类似的相图可以很容易地通过传统的启发式发射率模型来重现, 但有一个显著的定性差异: 存在一个稳定的焦点——因此, 有阻尼振荡。具体来说, 在图 1(a) 中相图的灰色区域, 系统经历了振荡衰减到稳定的不动点。这种振荡衰减也发生在很大范围内的高活性状态下 (青色); 例如, 图 1(d)。

在宏观水平上的阻尼振荡的存在反映了集合中部分神经元的短暂同步放电。这种行为在具有弱噪声的尖峰神经元模型中很常见, 而传统的发射率模型是无法捕捉到的。[20]。

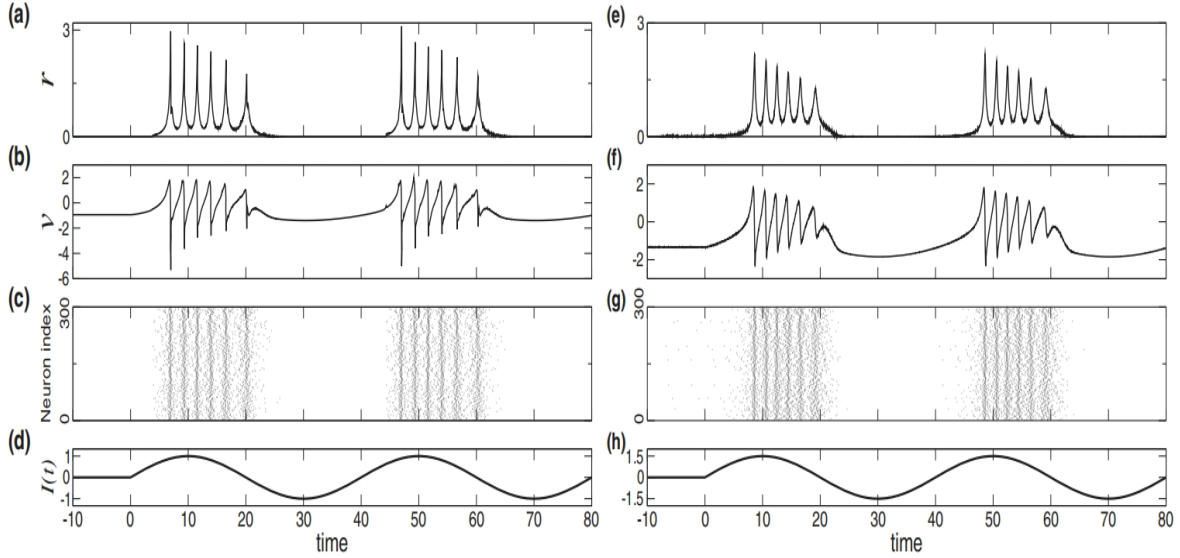


图 6: QIF 神经元兴奋性网络 (1) 和 (2) 的数值模拟。具有 (a)-(d) 均匀分布和 (e)-(h) 电流的高斯分布。如图 2 所示，在时间 $t = 0$ 时，外部正弦电流 $I(t) = I_0 \sin(\omega t)$ -如 (d) 和 (h)-应用于所有神经元。(a), (e) 放电率和 (b) 的时间序列, (f) 所有细胞的平均膜电位。在 (c) 和 (g) 中，我们描述了 300 个随机选择的神经元的栅格图。参数对应于图 5 中的黑色三角形符号：(a)-(d) $\bar{\eta} = -1, J = 8, \gamma = 1, I_0 = 1$; (e)-(h) $\bar{\eta} = -2, J = 10, \sigma = 1, I_0 = 1.5$ 。

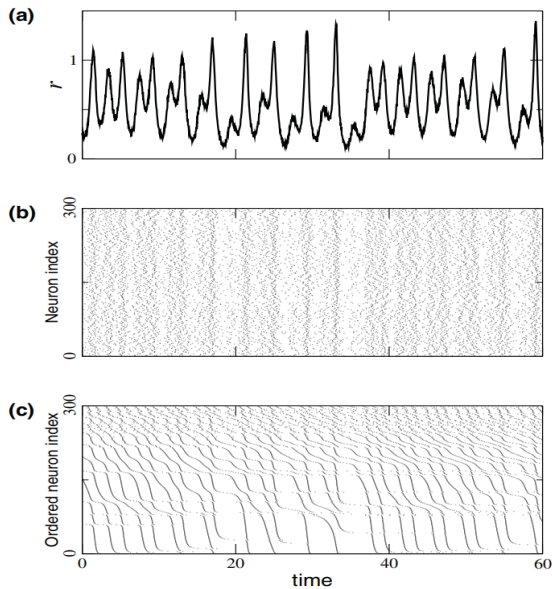


图 7: 具有高斯分布电流的 $N = 10^4$ QIF 神经元网络中的混沌状态。网络参数对应于图 5(b)。相图中的黄色三角形如图 3 所示，神经元接收到一个 $I(t) = I_0 \sin(\omega t)$ 频率为 $\omega = \pi$ 。参数： $\bar{\eta} = -1, J = 8, \sigma = 1, I_0 = 1.5$ 。

D 放电率方程式的分析：非平稳输入 [Analysis of the firing-rate equations: Nonstationary inputs]

为了证明 FRES(12) 充分描述了 QIF 神经元种群对时间转移刺激的宏观反应 (直到有限大小效应)，我们考虑了两种类型的刺激 $I(t)$: (1) 阶跃函数和 (2) 正弦强迫。

在这两种情况下，我们都模拟了 QIF 神经元和 FRES 的整个系统 (12)。

图 2 显示了系统对这两种不同输入的反应。在这两种情况下，系统初始 ($t < 0$) 处于双稳态状态，并设置为低活性状态，参数与图 1(d)。对应图 2 的左侧面板显示了系统对在 $t=0$ 时施加的阶跃电流的反应。所施加的电流使系统放弃了双稳态区域，见图 1(a)，并接近高活性状态，这是一个稳定的焦点。这在时间序列 $r(t); v(t)$ 中可以清楚地反映出来，其中速率方程 (12) 准确地预测了 QIF 神经元的平均场所表现出的阻尼振荡。图 2(e) 中的栅格图显示了振荡的存在，这是由于种群中大部分神经元的短暂同步放电。最后，在 $t=30$ 时，电流被移除，系统再次显示阻尼振荡，收敛到 (焦点) 不动点的新位置，这显然与它最初放置的稳定结点共存 ($t < 0$)。

图 2 的右面板显示了模型对周期性电流的反应，它驱动系统从双稳态区域的一侧移动到另一边。因此，我们当这些星团的系统访问在时间上高度不规则时，观察周期性的爆发行为，同时观察相图的稳定焦点区域，图 1(a)。为了进一步说明 FRES(12) 拓扑抑制的潜力，并研究峰值神经元集合中的复杂动力学，我们在这里提出了一个简单情况，即 QIF 神经元系统表现出宏观混沌。这是通过增加三弦驱动的频率 ω 来观察到的，因此系统不能简单地遵循所施加电流的每个周期的稳定固定点。

图 3(a) 显示了使用 Eq.(12) 得到的相图。阴影区域表示参数值，其中速率模型要么有一个单一的混沌吸引子 (非黑色)，要么有一个与周期轨道共存的混沌吸引子。

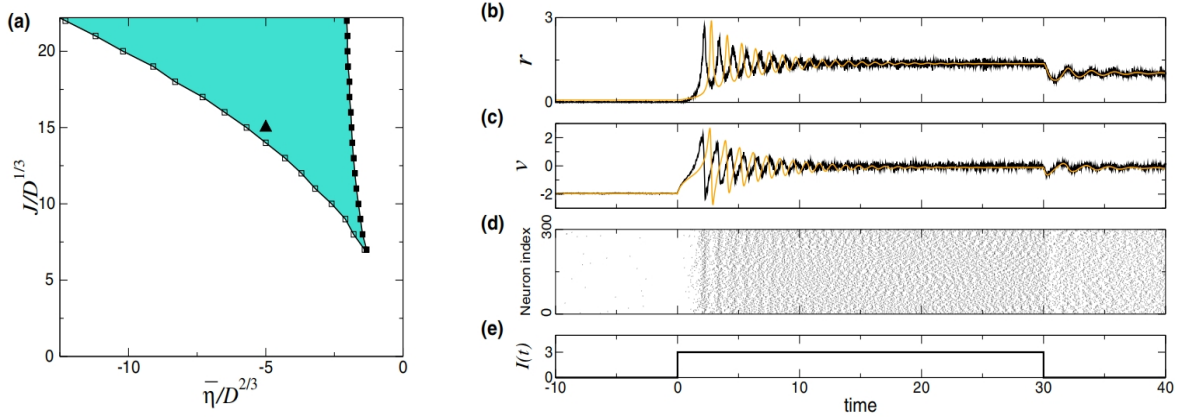


图 8: 数值得到了由独立白噪声项驱动的不同 QIF 神经网络的相图 (a) 和时间序列 (b)-(d)。 (a) 中的正方形符号表示包围高活动状态和低活动状态之间的双稳定区域的边界。边界是通过一个 10^4 神经元的网络，并通过低活性方案 (填充方块) 和高活性方案 (空方块) 的数值延续获得的。具体来说，使用噪声强度 $D = 1$ 和特定值 J ，系统在 $\bar{\eta} = -5$ 或 $\bar{\eta} = 0$ 初始化，在 $t = 10$ 时间单位之后，参数 $\bar{\eta}$ 分别减少或增加 0.025 或 0.1。直到平均发射率的两个连续值 (每个参数值的最后一个平均时间单位) 的相对变化大于 50%。数值模拟的其他参数与所有其他图相同，并在附录 A 中描述。三角形符号表示参数值 $(\bar{\eta}/D^{2/3}, J/D^{1/3}) = (-5, 15)$ ，对应于右侧面板中黑色显示的数值模拟。我们使用 $D = 1$ 。为了便于与 FRES(12) 进行比较，橙色曲线显示了 FRES 的时间序列，使用相同的参数 $(\bar{\eta}J) = (-5, 15)$ ，但使用 $\Delta = 1$ 。

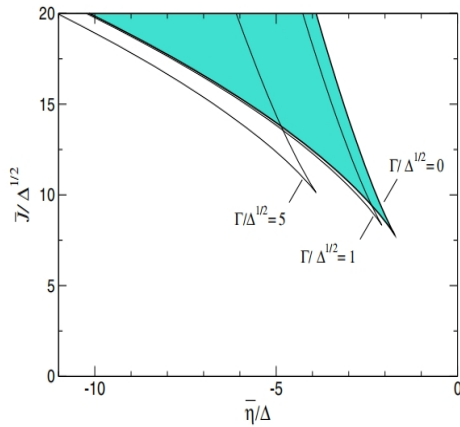


图 9: 使用 FRES(E1) 获得的具有异质电流和突触权值的兴奋性群体的相图。

(青色)。图中描述了混沌吸引子上的一个轨迹。3(b), 明显不规则的时间序列如图 3(d) 中为橙色利用相同的参数，我们对 oif 神经元进行了数值模拟 (方程式 (1) 和 (2))，找到一个与速率模型相似的吸引子和动力学；见图 3(c) 和 3(d)。为了获得图 3(d) 所示的时间序列，对 OIF 神经元进行数值计算，在长时间的时间 $t = 0$ 后，使用速率模型等式 (12) 由从 QIF 神经元种群中获得的 r 和 v 的值启动。两个系统的时间序列，最初接近，迅速发散，反映了系统的混沌自然。

最后，为了在显微镜水平上说明这种混沌状态，图 3(e) 显示了 300 个随机选择的神经元的栅格图，对应于图 3(d) 中的时间序列。图 3(e) 中神经元锥体底层结构

的不规则放电，可以根据神经元 $\eta_k < \eta_{k+1}$ 排列同一组神经元，使用 $k \in [1, 300]$ ；见图 3(f)。显然，放电率的峰值与 η 值相似的神经元簇的同步放电相一致。这些星团的尺寸在时间上是高度不规则的，伴随着混沌行为。

E 洛伦兹式分析的有效性 [Validity of the Lorentzian ansatz]

到目前为止，我们已经证明了 LA 等式 (5) 求解了复杂性方程 (4)，证实了这些求解与原始 QIF 神经元系统的数值模拟结果一致 [等式 (1) 和 (2)]。在这里，我们进一步阐明了为什么 LA 是 OIF 神经元的集合。

将 OIF 神经元的电压转换为相位波动 $V_j = \tan(\theta_j/2)$ ，系统 [等式 (1) 和 (2)] 成为“theta 神经元” [38] 的集合：

$$\dot{\theta}_j = (1 - \cos \theta_j) + (1 + \cos \theta_j) [\eta_j + Js(t) + I(t)].$$

在新的相位变量 $\theta \in [0, 2\pi)$ 中，LA 方程 (5) 会变成

$$\tilde{\rho}(\theta | \eta, t) = \frac{1}{2\pi} \operatorname{Re} \left[\frac{1 + \alpha(\eta, t)e^{i\theta}}{1 - \alpha(\eta, t)e^{i\theta}} \right],$$

其中函数 $\alpha(\eta, t)$ 由 $w(\eta, t)$ 表示为

$$\alpha(\eta, t) = \frac{1 - w(\eta, t)}{1 + w(\eta, t)}.$$

方程 (5) 和 (14) 分别是在半平面上和在单位圆盘上的所谓的泊松核的两种表示。这些表示法通过等式进行了关联 (15)。它建立了一个从半平面 $\operatorname{Re}(w) \geq 0$ 到单元磁盘 $|\alpha| \leq 1$ 的保形映射。在下一节中，我们将证明变量 r 和 v 可以通过相同的形式映射与库拉本阶参数相关联，这

是相位相干性 [43,44] 的宏观度量。

支持 LA 的适用性的关键观察结果是, 等式 (14) 原来是奥特和安东森 [35] 在 2008 年发现的安萨茨。根据 OA 理论, 在热力学极限下, 一类系统的动力学

$$\partial_t \theta(\eta, t) = \Omega(\eta, t) + \text{Im} [H(\eta, t)e^{-i\theta}]$$

一般收敛于 OA 流形。在本文中, 有 $\Omega(\eta, t) = 1 + \eta + J_s + I$ 和 $H(\eta, t) = i(-1 + \eta + J_s + I)$ 。到目前为止, 等式 (16) 收敛到 OA 流形只被证明为 $H(\eta, t) = H(t)$ 。这包括著名的 Kuramoto 和 Winfree 模型, 但不包括等式 (13)。然而, 有理论论证 [47] 强烈建议 OA 流形也吸引了 η 依赖的 H , 最近的一些论文使用 theta 神经元 [48-50] 和其他相位振荡器 [51-55] 都证实了这个说法。

F 发放速率和 Kuramoto 序参数 [Firing rate and Kuramoto order parameter]

宏观变量 r 和 v 与所谓的仓本序参数 Z 之间存在一个映射。式 (15) 将 η 的每个值, w 中包含的发放速率和平均膜电位与由 α 测量的相密度的均匀性有关, 注意等式 (14) 中的 $\alpha = 0$ 产生一个完全均匀的密度。仓本阶参数是通过将 α 积分为

$$\begin{aligned} Z(t) &= \int_{-\infty}^{\infty} g(\eta) \int_0^{2\pi} \tilde{\rho}(\theta | \eta, t) e^{i\theta} d\theta d\eta \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} g(\eta) \alpha^*(\eta, t) d\eta \end{aligned}$$

其中我们假设密度 $\tilde{\rho}$ 为是 OA 等式 (14)。 Z 可以看作是分布在单位圆 $e^{i\theta}$ 上的相群的质心。

IV 结论 [CONCLUSIONS]

我们提出了一种推导非均匀 QIF 神经网络的放电率方程的方法, 该方法在热力学极限下是精确的。据我们所知, 所得到的常微分方程组 (12) 代表了一个峰值神经网络的第一个精确的 FREs。

我们强调, FREs 的推导并不依赖于弱耦合、时间尺度分离、平均或任何其他近似的假设。相反, 这是建立在等式的有效性背后的假设 (12) 是 (i) QIF 神经元是全对连接的, (ii) 异质性被抑制, (iii) 输入按照洛伦兹分布分布。

最后两个假设似乎特别严格。关于假设 (iii), 必须强调的是, 对于淬灭异质性的任意分布, LA 等式 (5) 保持普遍有效, 并且, 因此, 等式 (10) 可用于识别网络状态的稳定性 (见附录 C)。此外, 在附录 C 中, 我们还展示了使用均匀和高斯分布输入的数值模拟, 揭示了响应时变输入的非常相似的宏观动力学。即使是松弛假设 (ii),

由外部独立高斯噪声源驱动的不同 QIF 神经元的数值模拟显示了与 FREs(12) 的定性一致 (见附录 D)。总之, 选择一个熄灭的洛伦兹分布 $g(\eta)$, 因此, 仅仅是一种数学上的方便, 而从由此产生的发射率描述中获得的见解是更普遍有效的。

我们的推导在一些方面与以前的研究相比有了明显的不同和重大的进展。首先, 在过去, 我们可以只计算平稳状态或弱偏差状态的尖峰神经网络的近似放电率 [9-12,15,19,20]。由这些推导得到的方程很难求解, 通常需要特殊的数值方法。相比之下, FREs(12) 可以很容易地分析和模拟, 并精确地再现远离任何不动点和任意外部电流的尖峰网络的行为。第二, 放电率描述传统上假设一个神经元群体的活动等价于一组具有给定速率的不相关的随机过程; 参见, 例如, 参考文献。[13,14]。然而, 在对尖峰网络的模拟中, 众所周知, 网络对非平稳输入的响应通常涉及到一定程度的尖峰同步。最近的理论工作试图改进经典的速率模型, 它作为输入的低通滤波器, 通过将它们与从相应的网络 [19,20] 的福克-普朗克方程中提取的线性滤波器进行拟合。当外部噪声水平不太高时, 这些滤波器往往会产生阻尼振荡, 反映了尖峰同步 [15,20] 的存在。FREs(12) 也捕捉到了这一现象, 并揭示了其潜在的机制是发射率之间的相互作用和阈下电压。此外, 由于这些方程是精确的, 我们可以探索网络的全非线性响应, 如同步爆发的混沌状态的产生, 如图 3 所示。

最近, 有研究表明, 在等式定义的 OA 流形中, 不仅是类似仓本模型, 而且还有一个更广泛的阶段模型 (14)。具体来说, 脉冲耦合振荡器 [46] 和 theta 神经元 [48-50] 的网络允许根据库拉本阶参数进行精确的、低维的描述 [Eq(17)]。尽管这些后来的工作使用了一个不同于突触耦合的有限宽度的相位折叠函数 [Eq(3)], 得到的仓本阶参数的低维描述与我们的类似, 但在不同的空间 [56]。事实上, 我们证明了 OA 的等式 (14) 是相关的, 通过变量等式的非线性变换 (15), 到 LA ansatz 等式 (5)。值得注意的是, 这种转换建立了仓本阶参数和一个新的、具有生物物理意义的宏观观测之间的精确对应关系, 该观测描述了神经网络的放电速率和平均膜电位。有趣的是, 与仓本阶参数相比, 关于放电率的低维描述似乎是对尖峰神经网络的一种更自然的描述。放电率方程 (12) 在 LA 流形中采用了一种令人惊讶的简单形式, 这使它们成为探索和理解控制神经网络宏观动力学的机制的有价值的工具。

最后, 由于 OA ansatz 是等式中具有该形式的系统的渐近解 (16), 应用变量 $V = \tan(\theta/2)$ 的变化自动意

味着 LA 应该适用于受控制的人口

$$\dot{V}_j = A(\eta_j, t) + B(\eta_j, t)V_j + C(\eta_j, t)V_j^2,$$

其中 AB 、 C 由 Ω 、 H 表示为 $A = [\Omega + \text{Im}(H)]/2$, $B = -\text{Re}(H)$, $C = [\Omega - \text{Im}(H)]/2$ 。值得注意的是, 等式 (19) 定义了一个广泛的 QIF 神经元集合家族。

因此, LA 实际上适用于更一般的网络, 除了这里研究的是等式中的 η_j (19) 也可能是一个包含多种无序形式的向量。作为特别相关的案例, 在附录 E 中, 我们提供了控制具有异质输入 η 和突触权值 J 的兴奋性网络动态的 FREs, 以及一对相互作用的 QIF 神经元的兴奋性和抑制性 QIF 神经元种群。

附录 A: 数值模拟 [APPENDIX A: NUMERICAL SIMULATIONS]

数值模拟 QIF 神经元的种群 [Eq(1)], 我们使用欧拉方法, 时间步长 $dt = 10^{-4}$ 。种群有 $N = 10^4$ 个神经元, 洛伦兹分布为等式 (11) 使用 $\eta_j = \bar{\eta} + \Delta \arctan[\pi/2(2j - N - 1)/(N + 1)]$ 确定性生成, 其中 $j = 1, \dots, N$ 和 $\Delta = 1$ 。

QIF 神经元 ($I_j > 0$) 的膜电位从给定的膜电位正值达到无穷大所需的时间为 $\arctan(\sqrt{I_j}/V_p) / \sqrt{I_j}$ 。对于 $\sqrt{I_j} \ll V_p$, 这个表达式可以近似为

$$\frac{\arctan(\sqrt{I_j}/V_p)}{\sqrt{I_j}} \approx \frac{1}{V_p}.$$

在模拟中, 我们考虑了 $V_p = -V_r = 100$, 并使用了之前的近似。因此, 神经元从 V_p 到无穷大的时间为 $1/V_p \approx 10^{-2}$ 。此外, 从负无穷大到 V_r 的时间为 $1/V_r \approx 10^{-2}$ 。数值上, 一旦神经元的膜电位 V_j 满足 $V_j \geq V_p$, 神经元被重置为 $-V_j$, 并在那里保持不应时间 $2/V_j$ 。当 V_j 达到无穷大时, 神经元产生一个峰值, 即跨越 V_p 后的时间间隔为 $1/V_j$ 。由于 dt 是有限的, 因此在数值模拟中不能精确地评估峰值的精确时间。然而, 模拟结果非常符合该理论, 提供了 $1/V_p \gg dt$ 。

为了评估平均膜电位 v , 我们计算了在不定期丢弃这些神经元的种群平均值。不需要选择 $V_p = -V_r$, 但这样观察到的平均膜电位 v 与理论一致, 与等式中的定义一致 (8)。平均突触激活量等式 (3) 使用内在卫生步骤函数 $a_\tau(t) = \Theta(\tau - t)/\tau$ 和 $\tau = 10^{-3}$ 进行评估。在大小为 $\delta t = 2 \times 10^{-2}$ 的滑动时间窗口内, 获得了瞬时发射率的装箱时间和计数峰值 (图 3)。

附录 B: EQ. (18) 的证明 [APPENDIX B: PROOF OF EQ. (18)]

等式 (18) 的倒数为

$$W = \frac{1 - Z^*}{1 + Z^*}$$

回顾等式 (7) 和 (9), 我们写出的宏观场是

$$W(t) = \int_{-\infty}^{\infty} w(\eta, t)g(\eta)d\eta,$$

其中 $w \equiv x + iy$ 。插入保形映射 $w = (1 - \alpha)/(1 + \alpha)$ 到方程式 (15) 中, 我们可以得到

$$W(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \left[\frac{1 - \alpha(\eta, t)}{1 + \alpha(\eta, t)} \right] g(\eta)d\eta.$$

利用几何级数公式, 并分组 α 的幂, 我们可以计算积分, 得到

$$W(t) = 1 - 2Z^*(t) + 2Z_2^*(t) - 2Z_3^*(t) + \dots,$$

其中, Z_m 为广义序参数 [57]:

$$\begin{aligned} Z_m(t) &= \int_{-\infty}^{\infty} g(\eta) \int_0^{2\pi} \tilde{\rho}(\theta | \eta, t) e^{im\theta} d\theta d\eta \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} g(\eta) [\alpha^*(\eta, t)]^m d\eta \end{aligned}$$

因为, 对于洛伦兹 $g(\eta)$, $Z_m(t) = [\alpha^*(\eta = \bar{\eta} - i\Delta, t)]^m = Z(t)^m$, 我们可以在等式中恢复幂级数 (B2), 并以等式格式得到结果 (B1)。

附录 c: 任意电流分布的结果 [APPENDIX C: RESULTS FOR ARBITRARY DISTRIBUTIONS OF CURRENTS]

在这个附录中, 我们比较了在正文中获得的结果, 使用电流 $g(\eta)$ 的洛伦兹分布, 与其他分布。结果在定性上是相似的, 如图 5-7 所示。

注意, 如果一个特定的分布 $g(\eta)$ 有 $2n$ 个极点 (它们都在实轴上)。我们可以很容易地得到由 n 个复值常微分方程组成的频率方程。即使 $g(\eta)$ 不满足这个条件, 如在高斯分布或均匀分布的情况下, 洛伦兹的安萨兹仍然成立 (见下文)。

此外, 通过积分等式, 还可以有效地模拟种群的动态 (10) 对于一个近似于特定 $g(\eta)$ [58] 的 η 值的样本。然而, 如果 $g(\eta)$ 是一个离散分布 (或有一个离散部分), 如狄拉克函数 $g(\eta) = \delta(\eta - \bar{\eta})$, 所谓的渡边-斯特罗加茨理论适用 [47,60,61], 和“洛伦兹流形”不再吸引因为

动力学极其退化，类似于哈密顿系统。

1 稳态 [Steady states]

考虑到方程式 (1) 和 (2) 中的 $I(t) = 0$ ，对于任意的电流分布，可以找到具有稳定发射率 $r(t) = r_0$ 的解。

正如我们在正文中指出的，对于那些本质上活跃的 ($\eta > -Jr_0$)，连续性方程 (4) 的平稳解必须与它们的速度成反比；也就是说，

$$\rho_0(V | \eta) = \frac{c(\eta)}{V^2 + \eta + Jr_0},$$

其中，规范化常数是 $c(\eta) = \sqrt{\eta + Jr_0}/\pi$ 。则每个 η 值的发射率为

$$r_0(\eta) = \rho_0(V \rightarrow \infty | \eta) \dot{V}(V \rightarrow \infty | \eta, t) = c(\eta),$$

而对所有放电神经元的整合为 r_0 提供了自洽的条件：

$$r_0 = \int_{-Jr_0}^{\infty} c(\eta)g(\eta)d\eta$$

它适用于任何分布的 $g(\eta)$ [参考文献 [40] 的等式 (45) 中得到了一个类似的表达式]。对于洛伦兹 $g(\eta)$ ，等式中的积分 (C1) 可以计算，求解 r_0 的结果方程，得到与在 FREs(12) 中设置 $\dot{r} = \dot{v} = 0$ 的结果一致的稳态。

2 稳态的线性稳定性分析 [Linear stability analysis of steady states]

假设 LA 捕获了 QIF 神经元种群的实际动态，我们也可以研究任意分布的 $g(\eta)$ 的稳态的稳定性。事实上，无穷小扰动的演化，

$$w_0(\eta) \equiv x_0(\eta) + iy_0(\eta) = \begin{cases} \sqrt{\eta + Jr_0} & \text{if } \eta > -Jr_0 \\ -i\sqrt{-\eta - Jr_0} & \text{if } \eta \leq -Jr_0, \end{cases}$$

是由等式 (10) 的线性化决定的：

$$\partial_t \delta w(\eta, t) = i(J\delta r - 2w_0\delta w),$$

其中 $\delta r(t) = (2\pi)^{-1} \int_{-\infty}^{\infty} [\delta w(\eta, t) + \delta w^*(\eta, t)] g(\eta) d\eta$ 为了找到特征值 [62] 的离散谱，我们使用 [62] $\delta w(\eta, t) = b(\eta)e^{\lambda t}$ 得到

$$[\lambda + 2w_0(\eta)i] b(\eta)e^{\lambda t} = \frac{iJ}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} [b(\eta)e^{\lambda t} + b^*(\eta)e^{\lambda^* t}] g(\eta) d\eta.$$

求解 $be^{\lambda t}$ 的方程，我们找到

$$b(\eta)e^{\lambda t} = \frac{1}{2w_0(\eta) - i\lambda} \frac{J}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} [b(\eta)e^{\lambda t} + b^*(\eta)e^{\lambda^* t}] g(\eta) d\eta.$$

在方程两边的复共轭求和后，我们乘以 $g(\eta)$ ，再对 η 积分。这允许去积分 $\int (be^{\lambda t} + b^*e^{\lambda^* t}) g d\eta$

$$1 = \frac{J}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \left[\frac{1}{2w_0(\eta) - i\lambda} + \text{c.c.} \right] g(\eta) d\eta.$$

局部分岔与方程 (C5) 和 (c6) 之间完全一致的边际稳定

性有关。得到了 $\text{Re}(\lambda) \rightarrow 0$ 中洛伦兹分布的结果。与模拟 QIF 神经网络得到的洛伦兹安萨茨模型的假设相一致。关于文本，我们期望鞍节点类型的分岔相关。因此，从等式开始 (C3) 我们发现了鞍节点的分岔位于

$$J_{\text{SN}} = \frac{2\pi}{\int_{-\infty}^{\infty} \frac{x_0(\eta)}{|w_0(\eta)|^2} g(\eta) d\eta}.$$

因此，在 $\eta > -Jr_0$ 时 $x_0 = \sqrt{\eta + Jr_0}$ ，否则为零，我们可以将 η 上的集成限制为 $(-Jr_0, \infty)$ 的范围。现在，乘以等式 (C4) 由等式提供 (C1)，在定义了 $\xi = J_{\text{SN}}r_0$ 之后，我们得到了两个方程，允许我们系统地找到任意电流分布的鞍节点分叉的轨迹：

$$J_{\text{SN}} = \frac{2\pi}{\int_0^{\infty} \eta^{-1/2} g(\eta - \xi) d\eta}$$

包含 ξ 的解为

$$\xi = \frac{2 \int_0^{\infty} \eta^{1/2} g(\eta - \xi) d\eta}{\int_0^{\infty} \eta^{-1/2} g(\eta - \xi) d\eta}.$$

3 均匀分布和高斯分布的双稳态区域 [Bistability region for uniform and Gaussian distributions]

对于电流的均匀分布，公式 (C5) 和 (C6) 特别容易解决：

$$g(\eta) = \begin{cases} \frac{1}{2\gamma} & \text{for } |\eta - \bar{\eta}| < \gamma \\ 0 & \text{otherwise.} \end{cases}$$

在定义了重新缩放的参数之后 $\tilde{\eta} = \eta/\gamma$ and $\tilde{J} = J/\sqrt{\gamma}$ ，我们发现鞍节点的两个分支 $\tilde{\eta} = -1/3$ ：

$$\tilde{J}_{\text{SN}}^{(1)} = \frac{2\pi}{\sqrt{3\tilde{\eta} + 3}},$$

$$\tilde{J}_{\text{SN}}^{(2)} = \frac{2\pi}{\sqrt{\tilde{\eta} + 1 + 2\sqrt{\frac{1}{3} + \tilde{\eta}^2}} - \sqrt{\tilde{\eta} - 1 + 2\sqrt{\frac{1}{3} + \tilde{\eta}^2}}}.$$

这些函数绘制在图中，使用 QIF 神经网络确认了这些边界的正确性。对于高斯分布

$$g(\eta) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-(\eta - \bar{\eta})^2 / (2\sigma^2)},$$

方程式 (C5) 和 (C6) 的解可以用数值方法找到。结果如图 5(b) 所示同样，方程式 (C5) 和 (C6) 之间有一个完美的一致点。推导假设洛伦兹 Ansatz，得到模拟 QIF 神经网络的数值估计。

4 均具有外部周期性电流的兴奋性网络 [Excitatory networks with external periodic currents]

放电速率方程 (12) 预测了在图 1 的阴影区域中存在一个稳定的焦点。由于 QIF 神经元的瞬态同步放电，被这个不动点吸引的轨迹显示出放电速率和平均膜电位的振荡。

当一个外部周期电流被注入到网络中的所有神经元时，固定点周围的螺旋动力学导致了图 2 中观察到的爆发性行为，以及图 3 中所示的宏观混沌的出现。在这里，我们调查是否类似的现象发生时，当一个外部相同频率的周期电流被注入到具有均匀或高斯分布电流的兴奋性网络中。

我们引入了一个正弦强迫 $I(t) = I_0 \sin(\omega t)$ ，观察到的行为与洛伦兹 $g(\eta)$ 在正文中报道的行为定性上相同。在低频强迫下，系统显示周期性的爆发，见图 6，只要参数设置在双稳态区域内（见图 5 中的黑色三角形）。此外，需要注意的是，图 6 中对于电流的洛伦兹分布的发射速率和平均膜电位的范围与图 2 中的相似。

对于图 3 所示的模拟，我们接下来将注入电流的频率增加到 $\omega = \pi$ ，以研究高斯分布电流网络中宏观混沌的出现。图 7 显示了一个明显的混乱状态的出现。观测到的动力学与图 3 相似，说明它是混沌的。这种类型的混沌仍然存在于热力学极限 $N \rightarrow \infty$ 。除此之外，由于“残余”有限尺寸效应，还可能在高维但弱混沌动力学。

附录 D：由独立的噪声项驱动的同 的 QIF 神经元 [APPENDIX D: IDENTICAL QIF NEURONS DRIVEN BY INDEPENDENT NOISE TERMS]

现在，我们将上述和正文中获得的淬灭异质性 $g(\eta)$ 的结果与由噪声驱动的同质神经元 $g(\eta) = \delta(\eta - \bar{\eta})$ 的结果进行比较。具体来说，输入电流现在被视为

$$I_j = \bar{\eta} + Jr(t) + \xi_j(t),$$

其中 ξ_j 是具有期望值的独立白噪声项 $\langle \xi_j(t) \rangle = 0$, $\langle \xi_j(t) \xi_k(t') \rangle = 2D\delta_{jk}\delta(t - t')$ 。

在热力学极限下，密度 $\rho(V, t)$ 服从 Fokker-Planck

方程:

$$\partial_t \rho + \partial_V [(V^2 + \bar{\eta} + Jr) \rho] = D\partial_V^2 \rho$$

洛伦兹安萨茨不是这个方程的解，但我们在这里证明了用淬灭非均匀性观察到的现象也出现在独立噪声源。熄灭的洛伦兹非均匀性和高斯噪声在宏观水平上的定性相似性已经在以前的工作 [63] 中被注意到。

这在等式中的一个微妙的点 (D2) 是它的无量纲化需要一个不同的 (与 Δ 相比) 重新缩放 $D: \tilde{V} = V/D^{1/3}, \tilde{\eta} = \eta/D^{2/3}, \tilde{J} = J/D^{1/3}, \tilde{t} = tD^{1/3} (\tilde{r} = r/D^{1/3})$ 。

数值模拟显示了一个双稳态区域的存在，见图 8(a)，类似于观察到的淬灭非均匀性区域，如图中 1(a) 和 5。显然，真正的双稳性只适用于热力学极限，而我们观察到的接近每个固定点的停留时间相当长（详见图 8 的标题）。此外，为了研究和比较相同的噪声驱动神经元与 FREs(12) 的动力学行为，一个强度的外部电流 $I_0 = 3$ 在 $t = 0$ 时间注射到所有神经元，如图 2 所示。在无花果中。8(b) 和 8(c)，发射速率和平均膜电位的时间序列在电流注入后明显显示出阻尼振荡，证实了稳定焦点的存在，与在 FREs 中观察到的完全相同 (12)。稳定焦点的存在反映了网络中瞬态峰值同步的存在，如图 8(d) 中的栅格图所示值得注意的是，栅格图和时间序列与图 2 非常相似。这种相似性不仅是定性的，而且在高斯噪声驱动的 QIF 神经网络和 FREs(12) 之间存在一种接近定量的拟合，这是假设淬灭的洛伦兹异质性 (橙色曲线) 推导出来的。

附录 E：模型的概化 [APPENDIX E: MODEL GENERALIZATIONS]

为了说明洛杉矶研究更复杂网络的潜力，我们提供了具有独立分布电流和突触权重的 QIF 神经元的兴奋性网络，以及具有分布电流的兴奋性和抑制性 QIF 神经元的两个相互作用群体。

1 电流和突触权重不同的兴奋性群体 [Excitatory population with heterogeneous currents and synaptic weights]

作为第一个例子，让我们假设当前的 η 和突触权重 J 都是分布的——参考文献中也考虑了这种类型的异质性。[40]。然后，输入电流将读取 [66]

$$I_j = \eta_j + J_j r(t) + I(t).$$

为简单起见，我们另外假设 η 和 J 是独立分布的，并且联合分布为 $p(\eta, J) = g(\eta)h(J)$ 。在洛伦兹的 $g(\eta)$ 和 $h(J)$ 最简单的情况下，

$$g(\eta) = \frac{\Delta/\pi}{(\eta - \bar{\eta})^2 + \Delta^2}, \quad h(J) = \frac{\Gamma/\pi}{(J - \bar{J})^2 + \Gamma^2},$$

使用洛伦兹分析，这个问题非常简化，现在可以简单地阅读

$$\rho(V | \eta, J, t) = \frac{1}{\pi} \frac{x(\eta, J, t)}{[V - y(\eta, J, t)]^2 + x(\eta, J, t)^2}.$$

发射速率和平均膜电位仅由下半平面两极点的 $w \equiv x + iy$ 值决定：

$$\begin{aligned} r(t) + iv(t) &= \iint w(\eta, J, t)g(\eta)h(J)d\eta dJ \\ &= w(\bar{\eta} - i\Delta, \bar{J} - i\Gamma, t). \end{aligned}$$

最后，评估等式 (10) 在极点 ($\eta = \bar{\eta} - i\Delta, J = \bar{J} - i\Gamma$)，我们得到了确切的 FREs：

$$\begin{aligned} \dot{r} &= \Delta/\pi + \Gamma r/\pi + 2rv, \\ \dot{v} &= v^2 + \bar{\eta} + \bar{J}r + I(t) - \pi^2 r^2. \end{aligned}$$

与等式相比，这些方程 (12) 只是包含一个额外的项 $+\Gamma r/\pi$ 。图 9 显示了从等式中得到的双稳态边界 (E1) 对于不同比例的 Γ 和 Δ ，以及 $I(t) = 0$ 。值得注意的是，随着突触耦合 Γ 异质性水平的增加，双稳定性区域向 $\bar{\eta}/\Delta$ 的低值和 $\bar{J}/\sqrt{\Delta}$ 的高值转移。

2 一对兴奋-抑制种群的放电率方程 [Firing-rate equations for a pair of excitatory-inhibitory populations]

每个 QIF 神经元群体的微观状态由膜电位 $\{V_j^{(e,i)}\}_{j=1, \dots, N}$ 表征，它服从以下常微分方程： $\dot{V}_j^{(e,i)} = \left(V_j^{(e,i)}\right)^2 + I_j^{(e,i)}$ ，如果 $V_j^{(e,i)} \geq V_p$ ，然后 $V_j^{(e,i)} \leftarrow V_r$ 。这里， $V_j^{(e,i)}$ ； j 表示兴奋性 (e) 或抑制性 (i) 群体中神经元 j 的膜电位。兴奋性和抑制性群体的外部电流分别为，

$$\begin{aligned} I_j^{(e)} &= \eta_j^{(e)} + J_{ee}s^{(e)}(t) - J_{ie}s^{(i)}(t) + I^{(e)}(t), \\ I_j^{(i)} &= \eta_j^{(i)} + J_{ei}s^{(e)}(t) - J_{ii}s^{(i)}(t) + I^{(i)}(t), \end{aligned}$$

其中突触的权重是 $J_{ee}, J_{ii}, J_{ie}, J_{ei}$ 。最后，每个种群的平均突触激活量为

$$s^{(e,i)}(t) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{k \in \{t_j^k\}^{(e,i)} < t} \int_{-\infty}^t dt' a_\tau(t-t') \delta\left(t' - (t_j^k)^{(e,i)}\right).$$

这里， $(t_j^k)^{(e,i)}$ 是兴奋性 (e) 或抑制性 (i) 群体中 j 神经元的第 k 峰值的时间。此外， $\delta(t)$ 是狄拉克函数， $a_\tau(t)$ 的时间尺度是由单个突触前峰值引起的标准化突触激活，

例如， $a_\tau(t) = e^{-t/\tau}/\tau$ 。

应用 LA 和正文中描述的方法，可以直接得到与双种群模型相对应的发射率方程。考虑到无限快速突触的极限， $\tau \rightarrow 0$ ，我们得到了 $s^{(e,i)}(t) = r^{(e,i)}(t)$ 。最后，假设两个种群的电流都呈洛伦兹分布，

$$g_{e,i}(\eta) = \frac{1}{\pi} \frac{\Delta_{e,i}}{(\eta - \bar{\eta}_{e,i})^2 + \Delta_{e,i}^2},$$

我们得到了放电率方程：

$$\begin{aligned} \dot{r}^{(e)} &= \Delta_e/\pi + 2r^{(e)}v^{(e)}, \\ \dot{v}^{(e)} &= \left(v^{(e)}\right)^2 + \bar{\eta}_e + J_{ee}r^{(e)} - J_{ie}r^{(i)} + I^{(e)}(t) - \left(\pi r^{(e)}\right)^2, \\ \dot{r}^{(i)} &= \Delta_i/\pi + 2r^{(i)}v^{(i)}, \\ \dot{v}^{(i)} &= \left(v^{(i)}\right)^2 + \bar{\eta}_i + J_{ei}r^{(e)} - J_{ii}r^{(i)} + I^{(i)}(t) - \left(\pi r^{(i)}\right)^2. \end{aligned}$$

[1] B. B. Averbeck, P.E. Latham, and A. Pouget, Neural correlations, population coding and computation, Nat. Rev. Neurosci. 7, 358 (2006).

[2] A. L. Hodgkin and A. F. Huxley, A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve, J. Physiol. 117, 500 (1952).

[3] R. Brette, M. Rudolph, T. Carnevale, M. Hines, D. Beeman, J. M. Bower, M. Diesmann, A. Morrison, P. H. Goodman, F. C. Harris, Jr. et al., Simulation of networks of spiking neurons: A review of tools and strategies, J. Comput. Neurosci. 23, 349 (2007).

[4] E. M. Izhikevich and G. M. Edelman, Large-scale model of mammalian thalamocortical systems, Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 105, 3593 (2008).

[5] E.M. Izhikevich, Dynamical systems in neuroscience (MIT Press, Cambridge, MA, 2007).

[6] H. R. Wilson and J. D. Cowan, Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons, Biophys. J. 12, 1 (1972).

[7] S.-i. Amari, A method of statistical neurodynamics, Kybernetik 14, 201 (1974).

[8] W. J. Freeman, Mass action in the nervous system (Academic Press, New York, 1975).

[9] W. Gerstner, Time structure of the activity in neural network models, Phys. Rev. E 51, 738 (1995).

[10] S. Fusi and M. Mattia, Collective behavior of networks with linear (VLSI) integrate-and-fire neurons, Neural Comput. 11, 633 (1998).

- [11] D. J. Amit and N. Brunel, Model of global spontaneous activity and local structured activity during delay periods in the cerebral cortex, *Cereb. Cortex* 7, 237 (1997).
- [12] N. Brunel, Dynamics of sparsely connected networks of excitatory and inhibitory spiking neurons, *J. Comput. Neurosci.* 8, 183 (2000).
- [13] P. Dayan and L. F. Abbott, *Theoretical neuroscience* (MIT Press, Cambridge, MA, 2001).
- [14] W. Gerstner and W. M. Kistler, *Spiking neuron models: Single neurons, populations, plasticity* (Cambridge University Press, Cambridge, England, 2002).
- [15] O. Shriki, D. Hansel, and H. Sompolinsky, Rate models for conductance-based cortical neuronal networks, *Neural Comput.* 15, 1809 (2003).
- [16] S. Coombes, Waves, bumps, and patterns in neural field theories, *Biol. Cybern.* 93, 91 (2005).
- [17] G. Deco, V. K. Jirsa, P. A. Robinson, M. Breakspear, and K. Friston, The dynamic brain: From spiking neurons to neural masses and cortical fields, *PLoS Comput. Biol.* 4, e1000092 (2008).
- [18] G. B. Ermentrout and D. H. Terman, *Mathematical foundations of neuroscience* (Springer, New York, 2010), Vol. 64.
- [19] S. Ostojic and N. Brunel, From spiking neuron models to linear-nonlinear models, *PLoS Comput. Biol.* 7, e1001056 (2011).
- [20] E. S. Schaffer, S. Ostojic, and L.F. Abbott, A complexvalued firing-rate model that approximates the dynamics of spiking networks, *PLoS Comput. Biol.* 9, e1003301 (2013).
- [21] J. J. Hopfield, Neurons with graded response have collective computational properties like those of two-state neurons, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 81, 3088 (1984).
- [22] G. Mongillo, O. Barak, and M. Tsodyks, Synaptic theory of working memory, *Science* 319, 1543 (2008).
- [23] R. Ben-Yishai, R. Lev Bar-Or, and H. Sompolinsky, Theory of orientation tuning in visual cortex, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92, 3844 (1995).
- [24] D. Hansel and H. Sompolinsky, in *Methods in neuronal modelling: From ions to networks*, edited by C. Koch and I. Segev (MIT Press, Cambridge, MA, 1998), pp. 499-567.
- [25] R. Moreno-Bote, J. Rinzel, and N. Rubin, Noise-induced alternations in an attractor network model of perceptual bistability, *J. Neurophysiol.* 98, 1125 (2007).
- [26] K. Zhang, Representation of spatial orientation by the intrinsic dynamics of the head-direction cell ensemble: A theory, *J. Neurosci.* 16, 2112 (1996).
- [27] K.-F. Wong and X.-J. Wang, A recurrent network mechanism of time integration in perceptual decisions, *J. Neurosci.* 26, 1314 (2006).
- [28] M. Abeles, *Corticonics: Neural Circuits of the Cerebral Cortex* (Cambridge University Press, Cambridge, England, 1991).
- [29] F. Varela, J.-P. Lachaux, E. Rodriguez, and J. Martinerie, The brainweb: Phase synchronization and large-scale integration, *Nat. Rev. Neurosci.* 2, 229 (2001).
- [30] A. K. Engel and W. Singer, Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness, *Trends Cogn. Sci.* 5, 16 (2001).
- [31] L. M. Ward, Synchronous neural oscillations and cognitive processes, *Trends Cogn. Sci.* 7, 553 (2003).
- [32] P. Fries, A mechanism for cognitive dynamics: Neuronal communication through neuronal coherence, *Trends Cogn. Sci.* 9, 474 (2005).
- [33] G. Buzsaki, *Rhythms of the Brain* (Oxford University Press, New York, 2006).
- [34] J. Fell and N. Axmacher, The role of phase synchronization in memory processes, *Nat. Rev. Neurosci.* 12, 105 (2011).
- [35] E. Ott and T. M. Antonsen, Low dimensional behavior of large systems of globally coupled oscillators, *Chaos* 18, 037113 (2008).
- [36] A. L. Hodgkin, The local electric changes associated with repetitive action in a non-medullated axon, *J. Physiol.* 107, 165 (1948).
- [37] J. Rinzel and B. Ermentrout, in *Methods in Neuronal Modelling: From Ions to Networks*, edited by C. Koch and I. Segev (MIT Press, Cambridge, MA, 1998), pp. 251-291.
- [38] B. Ermentrout and N. Kopell, Parabolic bursting in an excitable system coupled with a slow oscillation, *SIAM J. Appl. Math.* 46, 233 (1986).
- [39] P.E. Latham, B. J. Richmond, P.G. Nelson, and S. Nirenberg, Intrinsic dynamics in neuronal networks. I. Theory, *J. Neurophysiol.* 83, 808 (2000).
- [40] M. A. Buice and C. C. Chow, Dynamic finite size effects in spiking neural networks, *PLoS Comput. Biol.* 9, e1002872 (2013).
- [41] We make an analytic continuation of $w(\eta, t)$ from

real η into complex-valued $\eta = \eta_r + i\eta_i$. This is possible into the lower half-plane $\eta_i < 0$, since this guarantees that the half-width $x(\eta, t)$ remains positive zero: $\partial_t x(\eta, t) = -\eta_i > 0$ at $x = 0$. Therefore, we close the integrals in Eqs. (7) and (9) with an arc $|\eta|e^{i\vartheta}$, with $|\eta| \rightarrow \infty$ and $\vartheta \in (-\pi, 0)$. This contour encloses one pole of the Lorentzian distribution [Eq. (11)], which, written in partial fractions, reads as follows:

$$g(\eta) = (2\pi i)^{-1} [(\eta - \bar{\eta} - i\Delta)^{-1} - (\eta - \bar{\eta} + i\Delta)^{-1}].$$

[42] The number of effective parameters can be reduced by nondimensionalizing the system as $\tilde{\eta} = \eta/\Delta$, $\tilde{J} = J/\sqrt{\Delta}$, $(\tilde{r}, \tilde{v}) = (r, v)/\sqrt{\Delta}$, $\tilde{t} = \sqrt{\Delta}t$, and $\tilde{I}(\tilde{t}) = I(t/\sqrt{\Delta})/\Delta$.

[43] Y. Kuramoto, *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence* (Springer-Verlag, Berlin, 1984).

[44] A. S. Pikovsky, M. G. Rosenblum, and J. Kurths, *Synchronization, A Universal Concept in Nonlinear Sciences* (Cambridge University Press, Cambridge, England, 2001).

[45] E. Ott and T. M. Antonsen, Long time evolution of phase oscillator systems, *Chaos* 19, 023117 (2009); E. Ott, B. R. Hunt, and T.M. Antonsen, Comment on "long time evolution of phase oscillators systems", *Chaos* 21, 025112 (2011).

[46] D. Pazó and E. Montbrió, Low-Dimensional Dynamics of Populations of Pulse-Coupled Oscillators, *Phys. Rev. X* 4, 011009 (2014).

[47] A. Pikovsky and M. Rosenblum, Dynamics of heterogeneous oscillator ensembles in terms of collective variables, *Physica (Amsterdam)* 240D, 872 (2011).

[48] T. B. Luke, E. Barreto, and P. So, Complete classification of the macroscopic behavior of a heterogeneous network of theta neurons, *Neural Comput.* 25, 3207 (2013).

[49] P. So, T. B. Luke, and E. Barreto, Networks of theta neurons with time-varying excitability: Macroscopic chaos, multistability, and final-state uncertainty, *Physica (Amsterdam)* 267D, 16 (2014).

[50] C. R. Laing, Derivation of a neural field model from a network of theta neurons, *Phys. Rev. E* 90, 010901 (2014).

[51] E. Montbrió and D. Pazó, Shear Diversity Prevents Collective Synchronization, *Phys. Rev. Lett.* 106, 254101 (2011).

[52] D. Pazó and E. Montbrió, The Kuramoto model with distributed shear, *Europhys. Lett.* 95, 60007 (2011).

[53] E. Montbrió and D. Pazó, Collective synchronization in the presence of reactive coupling and shear diversity,

Phys. Rev. E 84, 046206 (2011).

[54] D. Iatsenko, S. Petkoski, P. V. E. McClintock, and A. Stefanovska, Stationary and Traveling Wave States of the Kuramoto Model with an Arbitrary Distribution of Frequencies and Coupling Strengths, *Phys. Rev. Lett.* 110, 064101 (2013).

[55] D. Iatsenko, P. V.E. McClintock, and A. Stefanovska, Oscillator glass in the generalized Kuramoto model: Synchronous disorder and two-step relaxation, *Nat. Commun.* 5, 4188 (2014).

[56] However, note that the phase diagrams in Luke et al. [48] do not fully agree with ours and show additional instabilities. These bifurcations are associated with the finite width of the pulses, as it occurs in the Winfree model [46].

[57] H. Daido, Onset of cooperative entrainment in limit-cycle oscillators with uniform all-to-all interactions: Bifurcation of the order function, *Physica (Amsterdam)* 91D, 24 (1996).

[58] Equation (10) then becomes a reversible system [59] of ordinary differential equations with the invariance under time reversal and $w \rightarrow w^*$, e.g., Eq. (12) for $\Delta = 0$ is reversible, with invariance under $t \rightarrow -t, v \rightarrow -v$. It is advisable to approximate Eq. (10) by a set of ordinary differential equations (one for each η value) with additional small terms breaking time reversibility. This is achieved by including a small term in each ordinary differential equation, like Δ in Eq. (12a), so that $g(\eta)$ is actually approximated by a sum of very sharp Lorentzian functions.

[59] J.A. G. Roberts and G. R.W. Quispel, Chaos and time-reversal symmetry. Order and chaos in reversible dynamical systems, *Phys. Rep.* 216, 63 (1992).

[60] S. Watanabe and S. H. Strogatz, Constant of motion for superconducting Josephson arrays, *Physica (Amsterdam)* 74D, 197 (1994).

[61] A. Pikovsky and M. Rosenblum, Partially integrable dynamics of hierarchical populations of coupled oscillators, *Phys. Rev. Lett.* 101, 264103 (2008).

[62] A subtle question is that, as it occurs in the Kuramoto model, there exists a continuous spectrum of eigenvalues at $\lambda = -2w_0(\eta)i$ and the complex conjugate. Indeed, for η values such that neurons are actively firing [$y_0(\eta) = 0$], the eigenvalues lie exactly on the imaginary axis. Apparently, this seems to forbid the exponential stability obtained from Eq. (12) for the Lorentzian distribution. The same mathematical conundrum was encountered and solved in the Ku-

ramoto model [63-65], which suggests that similar mechanisms are operating here.

[63] S. H. Strogatz and R. E. Mirollo, Stability of incoherence in a population of coupled oscillators, *J. Stat. Phys.* 63, 613 (1991).

[64] S.H. Strogatz, R.E. Mirollo, and P.C. Matthews, Coupled Nonlinear Oscillators below the Synchronization Threshold: Relaxation by Generalized Landau Damping, *Phys. Rev. Lett.* 68, 2730 (1992).

[65] H. Chiba and I. Nishikawa, Center manifold reduction for large populations of globally coupled phase oscillators, *Chaos* 21, 043103 (2011).

[66] Note that considering stronger forms of heterogeneity for the synaptic weights may generally not lead to Eq. (19).