

Macroscopic self-oscillations and aging transition in a network of synaptically coupled quadratic integrate-and-fire neurons

Irmantas Ratas and Kestutis Pyragas

Phys. Rev. E **94**, 032215 – Published 19 September 2016

[Article](#)[References](#)[Citing Articles \(31\)](#)[PDF](#)[HTML](#)[Export Citation](#)

突触耦合的二次积分和放电神经元网络中的宏观自振荡和老化转变

Macroscopic self-oscillations and aging transition in a network of synaptically coupled quadratic integrate-and-fire neurons

作者: Irmantas Ratas¹, Kestutis Pyragas^{1,2}

组织: 1.Center for Physical Sciences and Technology, LT-10257 Vilnius, Lithuania.

2.Department of Theoretical Physics, Faculty of Physics, Vilnius University, LT-10222 Vilnius, Lithuania.

时间: Received 13 June 2016; published 19 September 2016

Translated by Xinxin Qie, School of Mathematics, SCUT.

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

我们分析了一个耦合二次积分-放电神经网络的动力学，它代表了峰值阈值附近的 I 类神经元的典型模型。这个网络是异质性的，因为它包括了固有的尖峰和可兴奋的神经元。通过考虑到突触脉冲的有限宽度的突触，耦合是全局的。利用最近开发的一种基于洛伦兹的简化方法，我们推导了神经元的放电率和平均膜电位的封闭方程组，它们在无限尺寸的极限下是精确的。对简化方程的分岔分析揭示了一个丰富的渐近行为的情形，其中最有趣的是宏观极限环振荡。证明了突触脉冲的有限宽度是这种振荡存在的必要条件。分析了将尖峰神经元转化为非尖峰神经元的振荡对老化损伤的鲁棒性。通过与有限尺寸网络的微观方程解的比较，验证了简化方程的有效性。

I 引言 [Introduction]

由大量相互作用的非线性动力学元素组成的复杂系统在自然界中是普遍存在的。这些系统中的同步和其他集体效应是物理、化学、生物学、社交网络和技术应用 [1-4] 中普遍存在的话题。示例系统包括约瑟夫森连接阵列 [5]、电网 [6]、心脏起搏器细胞 [7] 和人脑 [8] 中的神经元等。

Winfrey [9] 对极限环振荡器的集体行为进行了开创性的理论工作。利用具有分布固有频率的耦合相位振荡器的平均场模型，他发现集体同步是一种类似于相变的阈值现象。仓本 [10] 进一步提出了该理论，他提出了一个具有全对全正弦耦合的相位振荡器的解析可控模型。仓本模型及其在过去二十年的各种改进进行了广泛的研究。几年前，Ott 和 Antonsen [11] 在这些研究中取得了重大突破。他们表明，在无限尺寸 (热力学) 极限下，库拉本型模型显示了低维动力学，并推导出了系统宏观演化的显式有限非线性常微分方程集。后来，这一想法在相位振荡器网络 [12-17] 的各种修改中得到了阐述，并应用于神经元 [18-20] 的全局耦合网络、具有空间依赖耦合 [21] 的神经网络、包含间隙连接 [22] 的网络和脉冲耦合翼模型 [23]。

最近，Montbrio, Paz'ó 和 Roxin [24] 提出了一种替代方法来减少一个特定类别的神经元系统的一组微观方程。他们考虑了一个由全对全脉冲模拟耦合二次积分-发射 (QIF) 神经元组成的异构网络，其中一部分处于尖峰状态，另一部分处于可兴奋 (非尖峰) 状态。在热力学极限下，连续性方程可以用洛伦兹安茨 (LA) 求解。因此，他们推导出了与生物物理相关的宏观量的两个常微

分方程的封闭系统：发射速率和平均膜电位。他们还证明了洛杉矶与奥特-安东森·安萨茨 [11] 之间的关系。

在参考文献 [24] 中考虑仅限于一个相对简单的神经元相互作用模型。我们假设，在每一个特定的神经元触发的时刻，突触后神经元产生的相互作用电流可以用 Dirac δ 函数来近似。在这里，我们考虑了 QIF 神经元之间更真实的突触耦合，它考虑了突触脉冲的有限宽度和真实突触的其他特性。我们证明了 LA 理论也适用于这种更复杂的情况，并推导了简化方程，导致了更丰富的动态行为场景。我们发现，突触脉冲的有限宽度是出现宏观的放电速率和平均膜电位自持续振荡的关键因素。

在本文中，我们还分析了宏观自振荡对局部损伤中非尖峰神经元转化的局部损伤的鲁棒性。当网络中非活跃元素的比例超过某个阈值时，宏观振荡停止，这可能会导致网络生理功能的丧失。这种现象被称为老化过渡 [25]。老化过渡 [26-31] 的分析是重要的更深入的真实人口的属性和功能由活动和不活动单位如哺乳动物生物钟 [32,33] 也有用的开发生物起搏器心跳通过兴奋的心脏细胞转化为起搏器细胞通过基因转移 [34,35]。在这里，我们利用 QIF 神经元的简化方程的优势来分析老化过渡对耦合强度和突触脉冲宽度的依赖性。

本文的组织结构如下。在第二部分，我们表述问题并描述我们的模型。在热力学极限下，推导出了燃烧速率和平均膜电位的简化方程。第三部分和第四部分专门讨论了简化的宏观方程的分岔分析。并将计算结果与微观方程组的直接数值模拟结果进行了比较。然后，在第五部分，研究了宏观振荡对峰值神经元退化的鲁棒性。最后，在第六部分，我们通过讨论我们的结果来结束本文。

II 问题的公式化和模型的描述 [PROBLEM FORMULATION AND MODEL DESCRIPTION]

我们考虑了 N 个所有对所有突触耦合的二次整合和放电神经元的异质群体。系统的微观状态由神经元的膜电位 $V_j, j = 1, \dots, N$ 定义，它满足以下方程组 [8]：

$$\dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + I_j^{\text{syn}}$$

这里的常数 η_j 指定了单个神经元的行为，而 I_j^{syn} 代表突触电流。每当膜电位 V_j 达到峰值 V_{peak} 时，其电压就被重置为值 V_{reset} 。为了分析地处理系统，我们假设 $V_{\text{peak}} = -V_{\text{reset}} \rightarrow \infty$ 。

独立的 ($(I_j^{\text{syn}} = 0)$)QIF 神经元是接近峰值阈值的

I 类神经元的典型模型。这些神经元的峰值不稳定通过不变曲线 (SNIC) 上的鞍节点分叉出现, 在该不变曲线中, 闭合曲线上的一对不动点合并消失, 将曲线转换为周期轨道。在这种情况下, 系统的一个显著特征是, 它在分岔之前表现出兴奋性。在 QIF 神经元中, 这种情况由分岔参数 η_j 提供。对于 $\eta_j > 0$, 神经元处于可兴奋状态, 而对于 $\eta_j < 0$, 它处于峰值状态。我们假设系统 (1) 同时包含可兴奋性神经元 ($\eta_j < 0$) 和尖峰神经元 ($\eta_j > 0$)。一般来说, 我们假设参数 η_j 的值是根据某些定义的密度函数 $g(\eta)$ 分布的。

现在我们讨论术语 I_j^{syn} 负责神经元的突触耦合。突触耦合的最简单的理论模型是基于假设峰值产生的神经元非常短, 可以由狄拉克 δ 函数, 也就是说, 突触电流可以由一个 δ 函数来自神经元达到峰值电压。基于这样的假设, Montbrió 等人 [24] 最近对系统 (1) 进行了分析。在大量神经元 $N \rightarrow \infty$ 的热力学极限下, 作者发展了一个基于洛伦兹 ansatz 的理论, 允许他们将系统 (1) 简化为只有两个放电率和平均膜电位的常微分方程。在这里, 我们使用 LA 理论作为一个更现实的突触耦合模型, 并推导出在某些参数值下表现出宏观振荡的简化方程, 而这在 24 的模型中是不存在的。我们还表明, 我们的简化模型适用于预测, 当峰值神经元的比例减少时, 在系统中出现的老化过渡。

我们从突触电流的标准表达式开始考虑 [8,36]:

$$I_j^{\text{syn}} = -(V_j - V_s) \frac{g_s}{N} \sum_{i=1}^N w_{ji} s_i,$$

式中, V_s 是突触的反转电位, g_s 是突触后受体的最大电导, 因子 w_{ji} 是从神经元 i 到神经元 j 的突触连接效能的度量。动作电位导致突触后膜中离子门的打开。在开放状态 s_i 下的通道的比例由该方程控制

$$\dot{s}_i = \alpha \Theta[(V_i - V_{\text{th}})/\sigma] (1 - s_i) - \beta s_i,$$

其中 $\alpha, \beta, \sigma, V_{\text{th}}$ 为突触的特征参数, $\Theta(V) = [1 + \exp(-V)]^{-1}$ 为 s 型函数。我们做了以下的简化。我们假设突触动力学是快速的 ($\alpha, \beta \gg 1$), 所以在等式中的时间导数 (3) 可以忽略, s_i 可以通过 V_i 表示为 $s_i = \alpha \Theta[(V_i - V_{\text{th}})/\sigma] / \{\alpha \Theta[(V_i - V_{\text{th}})/\sigma] + \beta\}$ 。此外我们假设参数 $\sigma > 0$ 很小, s 型函数可以近似的步骤函数 $\Theta[(V_i - V_{\text{th}})/\sigma] \approx H(V_i - V_{\text{th}})$ 。然后, 假设系数与 $w_{ji} = 1$ 耦合, 我们得到以下突触电流的表达式:

$$I_j^{\text{syn}} = -K (V_j - V_s) S,$$

其中

$$S = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N H(V_i - V_{\text{th}}),$$

是一个表征突触平均电导率的突触变量, 而 $K = g_s \alpha / (\alpha +$

$\beta)$ 是定义耦合强度的参数。根据等式 (5), 对平均电导率的贡献仅来自于那些膜电位超过阈值 V_{th} 的神经元。最后, 我们的模型的微观方程式如下:

$$\dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j - K (V_j - V_s) \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N H(V_i - V_{\text{th}}).$$

III 热力学极限

[THERMODYNAMIC LIMIT

$N \rightarrow \infty$]

为了推导出突触耦合神经元集合的宏观方程 (6), 我们参考了参考文献 [24] 中发展的 LA 理论。在热力学极限 $N \rightarrow \infty$ 中, 我们可以用连续密度函数 $\rho(V | \eta, t)$ 来描述系统, 其中乘积 $\rho(V | \eta, t) dV$ 定义了 t 时 V 和 $V + dV$ 之间具有膜电位的神经元的比例和参数 η 。该函数满足归一化条件

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} \rho(V | \eta, t) g(\eta) dV d\eta = 1$$

由于振子是守恒的, 密度 $\rho(V | \eta, t)$ 服从连续性方程

$$\frac{\partial}{\partial t} \rho = -\frac{\partial}{\partial V} [\rho \{V^2 + \eta - K(V - V_s) S\}]$$

该方程的一个显著特征是它的平稳解满足洛伦兹函数, 即 $\rho_0(V | \eta) \propto [(V - KS/2)^2 + \eta + KV_s S - KS/2]^{-1}$ 。基于这一观察结果, 参考文献 [24] 的作者假设了等式的解 (8) 一般地 (对于任何初始条件) 收敛于一个洛伦兹形状的函数。

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

有两个与时间相关的参数, $x(\eta, t)$ 和 $y(\eta, t)$, 它们定义了分布的半宽度和中心。这两个参数表征了系统在一个简化的子空间中的所有相关动力学。通过与安森 [11] 的关系证实了这一假设的有效性。

洛伦兹函数的参数 $x(\eta, t)$ 和 $y(\eta, t)$ 具有明确的物理意义。对于一个固定的 η , 神经元的放电率与洛伦兹半宽有关

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

这种关系是通过估计在 $V \rightarrow +\infty$ 处的概率通量得到的, 根据定义, 它是发射率: $r(\eta, t) = \rho(V \rightarrow \infty | \eta, t) \dot{V}(V \rightarrow \infty | \eta, t)$ 。总发射率 $r(t)$ 是通过将乘积 $r(\eta, t) g(\eta)$ 对 η 进行积分而得到的:

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

此外，通过定义积分

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

作为柯西主值 $[p.v. \int_{-\infty}^{+\infty} f(x) dx = \lim_{R \rightarrow \infty} \int_{-R}^{+R} f(x) dx]$ ，我们可以看到平均膜电位等于

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

在热力学极限下，突触变量 $S = S(t)$ 的定义 (5) 中的和应该用积分代替

$$S(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} g(\eta) \int_{-\infty}^{+\infty} \rho(V | \eta, t) H(V - V_{th}) dV d\eta.$$

对 V 变量的积分可以解析地执行，我们得到

$$S(t) = \frac{1}{\pi} \int_{-\infty}^{+\infty} \left\{ \frac{\pi}{2} - \arctan \left[\frac{V_{th} - y(\eta, t)}{x(\eta, t)} \right] \right\} g(\eta) d\eta.$$

将 LA (9) 代入连续性方程 (8)，可以推导出 $x(\eta, t)$ 和 $y(\eta, t)$ 的两个微分方程组，

$$\begin{aligned} \dot{x}(\eta, t) &= 2x(\eta, t)y(\eta, t) - Kx(\eta, t)S(t), \\ \dot{y}(\eta, t) &= \eta - x^2(\eta, t) + y^2(\eta, t) - KS(t)[y(\eta, t) - V_s], \end{aligned}$$

对于复变量 $w(\eta, t) \equiv x(\eta, t) + iy(\eta, t)$ ，它可以写成

$$\dot{w}(\eta, t) = i[\eta - w^2(\eta, t) + K(iw(\eta, t) + V_s)S(t)].$$

通过选择洛伦兹函数形式的 η 参数的密度分布，可以进一步得到简化

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

其中 Δ 和 $\bar{\eta}$ 分别定义了分布的宽度和中心。形式 (18) 允许我们在方程式 (11)、(13) 和 (15) 中求解 η 积分。这是通过将 $w(\eta, t)$ 从实 η 到复 η 平面进行解析延续，并关闭下半部平面 [24] 中的积分轮廓来实现的。这些积分的值由 $g(\eta)$ 在下半部 η 平面上的极点 $\eta = \bar{\eta} - i\Delta$ 决定，因此我们得到了发射率和平均膜电位与复变量 w 的显式关系，

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

以及积分 (15) 的显式表达式，

$$S(t) = \frac{1}{\pi} \left\{ \frac{\pi}{2} - \arctan \left[\frac{V_{th} - v(t)}{\pi r(t)} \right] \right\}.$$

将这些结果放入等式文件中 (17)，即在分离等式 (17) 的实部和虚部时，设置 $\eta = \bar{\eta} - i\Delta$ 并使用关系 (19)，最后推导出发射速率和平均膜电位的方程，

$$\begin{aligned} \dot{r} &= \Delta/\pi + 2rv - KrS(t), \\ \dot{v} &= \bar{\eta} + v^2 - \pi^2 r^2 - K(v - V_s)S(t). \end{aligned}$$

把这些方程式和等式放在一起 (20) 形成封闭的宏观模型 (6) 通过真实的突触耦合连接。简化模型 (21) 预测大规模耦合 QIF 神经网络行为的潜力如图 1 所示。对于参数 $\Delta = 1, \bar{\eta} = 0, V_{th} = 50, V_s = 75$ ，和 $K = 20$ 的固

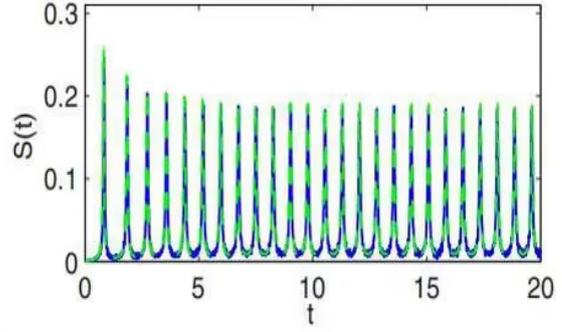


图 1: 从微观模型 (5) 和 (6)(蓝色实心曲线) 和简化系统 (20) 和 (21)(绿色虚线曲线) 估算的动力学比较。参数为 $N = 10000, \Delta = 1, \bar{\eta} = 0, V_{th} = 50, V_s = 75$ ，和 $K = 20$ 。

定值，我们比较了由宏观模型 (20) 得到的突触变量 $S(t)$ 与由 $N = 10000$ 个神经元组成的微观模型 (6) 得到的动力学。我们看到这两种解决方案都是非常一致的。这证实了上述分析处理的有效性，即 LA 理论对于更复杂的突触耦合的情况是有效的，如参考文献 [24] 中所考虑的。在这里，我们观察到一个在参考文献 [24] 中不存在的自维持的宏观振荡的机制。

最后，我们对微观模型进行了数值分析。方程式 (6) 的直接数值积分是有问题的，因为 QIF 神经元的膜电位在神经元触发时趋于无穷大。为了避免这个问题，我们改变了变量 $V_j = \tan(\theta_j/2)$ ，将 QIF 神经元转化为 theta 神经元，然后进行数值分析 (详见附录 A)。

IV 宏观方程的分岔分析

[BIFURCATION ANALYSIS OF MACROSCOPIC EQUATIONS]

宏观模型 (21) 由两个常微分方程组成，并包含 5 个参数: $\Delta, \bar{\eta}, K, V_{th}$ ，和 V_s 。为了不丧失一般性，我们可以设置 $\Delta = 1$ ，因为这个参数可以通过适当的重新调整变量 r, v 和 t 来省略。为了进一步减少参数的数量，我们考虑了极限 $V_s \rightarrow \infty$ 和 $K \rightarrow 0$ ，而乘积 KV_s 仍然有限。然后是方程式 (21) 可以写成:

$$\begin{aligned} \dot{r} &= 1/\pi + 2rv \equiv f(r, v), \\ \dot{v} &= \bar{\eta} + v^2 - \pi^2 r^2 + JV_{th} S(t) \equiv g(r, v), \end{aligned}$$

其中，一个新的参数 $J = KV_s/V_{th}$ 定义了简化模型中突触耦合的强度。因此，我们仍然只有三个独立的参数 $\bar{\eta}, J$ ，和 V_{th} 。微观上的方程式 (6) 在这种情况下，请简

化为

$$\dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + J \frac{V_{th}}{N} \sum_{i=1}^N H(V_i - V_{th})$$

和方程式 (16) 对于 $x(\eta, t)$ 和 $y(\eta, t)$ 的读取

$$\dot{x}(\eta, t) = 2x(\eta, t)y(\eta, t),$$

$$\dot{y}(\eta, t) = \eta - x^2(\eta, t) + y^2(\eta, t) + JV_{th}S(t).$$

由等式所描述的突触电流的表达式 (23), 忽略了由因子 $V_j - V_s$ 定义的膜电位的线性依赖, 经常用于简化的突触模型。这是一个很好的近似于小的兴奋性突触在一个大的隔室 [37]。在这种情况下, 膜的去极化很小, 在兴奋性突触后电位过程中 $V_j - V_s$ 的差异变化不大。然而, 如果突触位于一个薄薄的树突上, 那么当突触被激活时, 局部膜电位 V_j 会发生显著的变化。在这种情况下, 原始的模型 (6) 似乎更合适。

下面我们主要集中在简化的模型 (22) 上, 因为它有助于系统的分岔分析。它允许我们推导出分岔曲线的解析表达式。值得注意的是, 在附录 B 中, 我们证明了简化系统 (22) 和原始模型 (21) 的分岔图在定性上是相似的。该简化模型的另一个优点是, 宏观 (22) 和微观 (23) 方程都可以转换为 [24] 中相应的方程在限制 $V_{th} \rightarrow \infty$ 。

事实上, 在这个限制下, 在等式中的术语 $V_{th}S(t)$ (22b) 转换为等式中的发射率 $r(t)$ 和术语 $V_{th}H[V_i(t) - V_{th}]$ (23) 趋向于 Dirac δ 函数 $\delta(t - t_i^s)$, 其中 t_i^s 是第 i 个神经元触发的时刻, 即它的膜电位接近无穷大。当阈值电压 V_{th} 有限时, 神经元通过有限宽度 t 的脉冲相互作用。对于较大的 V_{th} , 脉冲宽度和阈值电压之间有一个简单的关系。在接近第 i 个神经元的发射时刻 t_i^s 时, 其动力学可以用微分方程 $\dot{V}_i = V_i^2$ 来近似。这个方程的解是 $V_i(t) = (t_i^s - t)^{-1}$, 因此术语 $V_{th}H[V_i(t) - V_{th}]$ 产生一个位于点 t_i^s 左侧的矩形脉冲。脉冲的宽度是 $\Delta t = 1/V_{th}$, 其高度是 V_{th} , 所以对于任何一个大的 V_{th} , 脉冲下的面积等于单位。因此, 我们可以分析当考虑到突触脉冲的有限宽度时, 模型 [24] 的动力学特性是如何变化。我们强调, 对于较大的 V_{th} , 由术语 $V_{th}S(t)$ 产生的突触脉冲下的面积与 V_{th} 无关。这就是为什么我们在等式中突触电流表达中引入 V_{th} 。

在图 2 中, 我们展示了固定阈值电压 $V_{th} = 50$ 下的宏观模型 (22) 在参数 $(\bar{\eta}, J)$ 平面上的分岔图。在 $(\bar{\eta}, J)$ 平面上有六个区域具有不同的系统特征行为, 如图右侧的相位图所示。在区域 (I)、(III) 和 (IV) 中, 系统有一个单一的固定点。在区域 (I) 中, 有一个稳定的节点, 而在区域 (IV) 中, 有一个稳定的焦点。区域 (III) 的特征是存在一个不稳定的焦点和一个稳定的极限环, 产生发射速率和平均膜电位的宏观振荡。其余区域 (II)、(V) 和 (VI) 的

特征是存在三个固定点。在区域 (II) 中, 只有一个不动点是稳定的, 而区域 (V) 具有双稳定性的特征, 即有一个稳定的节点和一个由鞍形不动点分隔的稳定的焦点。区域 (VI) 也具有双稳定性特征, 但这里我们同时存在一个稳定的不动点和一个稳定的极限环, 它们再次被一个鞍不动点分开。并将此分岔图与参考文献中的图 1 进行了比较。[24] 我们可以看到, 突触脉冲的有限宽度在分岔图中产生了三个额外的区域: (II)、(III) 和 (VI)。它们与宏观极限环振荡的出现有关, 而这在由零宽度脉冲描述的突触耦合的情况下是不存在的。

值得注意的是, 在有限宽度脉冲中耦合的 theta 神经元模型中观察到宏观极限环振荡 [18]。然而, 该模型中的耦合项的形式并不是物理驱动的。这是一个纯粹的数学假设, 即使在定性上也不能反映突触耦合的主要性质, 例如, 根据该模型, 处于重置后状态的神经元对突触电流有贡献。

下面我们将更详细地讨论在参数平面 $(\bar{\eta}, J)$ 上出现的分岔, 并通过对微观模型 (23) 的数值模拟来验证它们的存在。首先, 我们考虑局部分岔, 它可以完全通过不动点的局部稳定性性质的变化来分析。变量 (r, v) 平面上不动点的坐标 (r_e, v_e) 通过求解超验方程得到:

$$f(r_e, v_e) = 0,$$

$$g(r_e, v_e) = 0.$$

一般情况下, 这些方程的封闭解是不可用的, 但参数平面 $(\bar{\eta}, J)$ 上的局部分岔曲线可以用参数形式解析导出。

A 鞍结分岔 [Saddle-node bifurcation]

当动力系统的两个不动点碰撞并湮灭时, 发生鞍节点 (SN) 分岔。这个分岔是由这个条件来定义的。

$$\det[A(r_e, v_e)] = 0,$$

其中 $A(r_e, v_e)$ 是系统 (22) 在不动点上计算的雅可比矩阵。组合起来方程式 (25) 和 (26), 对于 $(\bar{\eta}, J)$ 平面上的 SN 分岔曲线的以下参数方程, 可推导出如下:

$$J_{SN} = \frac{2(v_e^2 + r_e^2\pi^2) \left[(V_{th} - v_e)^2 + r_e^2\pi^2 \right]}{V_{th}r_e(V_{th} - 2v_e)},$$

$$\bar{\eta}_{SN} = \pi^2 r_e^2 - v_e^2 - J_{SN} V_{th} S,$$

其中, $v_e = -1/(2\pi r_e)$ 和变化的参数是 r_e 。变量 S 由等式定义。(20) 其中 r 和 v 必须分别用 r_e 和 v_e 代替。对于固定的 $V_{th} = 50$, SN 分叉如图 2 所示, 显示为蓝色实心曲线。这条曲线有两个分支。这些分支合并的点对应于尖点 (CP) 分岔。在这里, 雅可比矩阵的两个特征值都消失了。

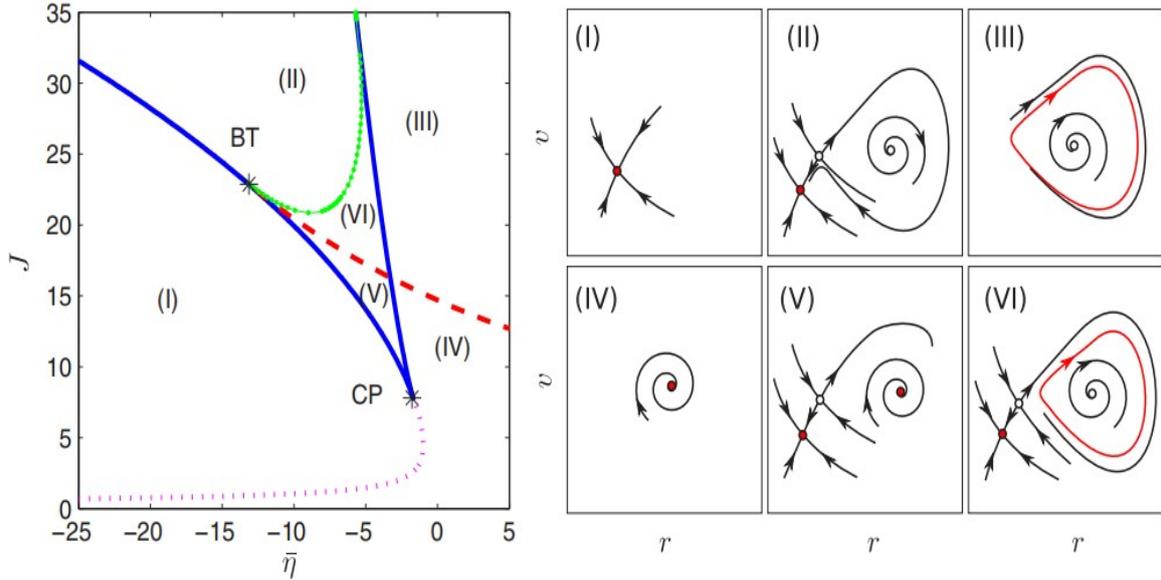


图 2: 宏观模型的双参数分岔图 (22)。固定参数 $V_{th} = 50$ 的参数空间 $(\bar{\eta}, J)$ 中的分岔。蓝色实心曲线表示鞍节点分岔, 红色虚线曲线表示安多罗诺夫-霍普夫分岔, 绿色连接点表示同宿分岔。虚红色曲线将具有稳定节点和稳定焦点的区域分开。点 BT 和点 CP 分别表示波格达诺夫-takens 和尖点分岔。罗马数字标记的区域对应以下一组不动点和不变曲线: (I) 稳定节点; (II) 不稳定焦点、不稳定焦点、不稳定焦点和稳定极限环; (III) 稳定节点、稳定焦点和鞍; (VI) 稳定节点、鞍、不稳定焦点和稳定的极限环。图的右侧描述了系统在标记区域的典型相位图。

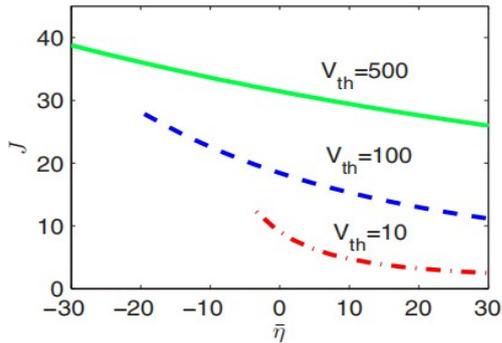


图 3: 随着阈值电压数 V_{th} 的增加, Andronov-Hopf 分岔曲线的变化。

B 霍普夫分岔 [Andronov-Hopf bifurcation]

对于二维系统 (22), Andronov-Hopf(AH) 分岔由两个条件定义:

$$\begin{aligned} \text{tr}[A(r_e, v_e)] &= 0, \\ \det[A(r_e, v_e)] &> 0. \end{aligned}$$

组合起来的方程式。(25) 利用 (28a) 并考虑到条件 (28b), 我们可以再次推导出 $(\bar{\eta}, J)$ 参数平面上的 AH 分岔曲线的参数表达式:

$$\begin{aligned} J_H &= \frac{-4v_e [(V_{th} - v_e)^2 + (\pi r_e)^2]}{V_{th} r_e}, \\ \bar{\eta}_H &= \pi^2 r_e^2 - v_e^2 - J_H V_{th} S, \end{aligned}$$

与 $v_e = -1/(2\pi r_e)$ 和 r_e 重新作为变化的参数。变量 S 的定义方式与等式中定义的方式相同 (27b)。在图 2 中, $V_{th} = 50$ 处的 AH 分岔用红色虚线曲线表示。这条曲线在 BogdanovTakens (BT) 分岔点处与 SN 曲线连接。

AH 曲线上方的区域具有极限环的存在特征。因为对于 $V_{th} \rightarrow \infty$, 模型 (22) 转换为 [24] 的模型。对于不具有自振荡的, 分析极限环振荡如何随着 V_{th} 的增加而消失是很有趣的。为此, 在图 3 中, 我们绘制了不同参数 V_{th} 值的 AH 曲线族。我们可以看到, 当参数 V_{th} 增加时, 这些曲线在 $(\bar{\eta}, J)$ 平面上上升。这意味着提供自振荡的耦合强度 J 的阈值随着 V_{th} 的增加而增加, 而对于任何有限的 J 和 $\bar{\eta}$, 当 $V_{th} \rightarrow \infty$ 时自振荡都是不可能的。

C 同宿分岔 [Homoclinic bifurcation]

同宿分岔 (HB) 是一个全局分岔, 在这种情况下, 它不能解析地指定。表示同斜分岔的曲线如图 2 中的绿色连接点所示。采用 [38] 射击法进行了数值估计。HB 曲线从 Bogdanov-Takens 点开始, 然后接近 SN 曲线的右侧分支。

D 宏观模型和微观模型中分岔的比较

[Comparison of bifurcations in the macroscopic and microscopic models]

为了验证宏观模型 (22) 预测上述分岔在微观系统 (23), 在图 4 中我们情节突触变量的渐近值 (乘以 V_{th}) 作为参数 $\bar{\eta}$ 的函数从宏观和微观模型。这些图显示了阈值电压 $V_{th} = 50$ 的固定值和耦合强度 J 的不同值。曲线表示用延拓法得到的宏观模型的结果, 而符号表示用微观方程的数值模拟得到的结果。在所有情况下, 这两种结果之间都有很好的一致性。鞍节分岔出现在图中。在 $\bar{\eta}$ 值处分别为 4(a) 和 4(c), 其中代表稳定不动点的红色实心曲线与对应于不稳定不动点的蓝色虚线曲线合并。在图 4(b) 中, SN 分岔表现为两个不稳定不动点的碰撞和湮灭。安德罗诺夫-霍普夫分岔出现在图 4(a) 和 4(c) 中。其中红色实心曲线分支成三条曲线: 一条蓝色虚线曲线和两条实心绿色 (浅色) 曲线。后两条曲线表示振荡变量 $S(t)V_{th}$ 的最大值和最小值。同斜分叉见图 4(b)。对于较大的 $\bar{\eta}$, 系统中唯一的吸引子是极限环。当参数 $\bar{\eta}$ 减小时, 极限环与一个不稳定的不动点发生碰撞, 振荡突然消失。然后, 唯一具有低突触活性的稳定稳态溶液仍然留在系统中。请注意, 在图中。4(a) 和 4(c), 在参数 $\bar{\eta}$ 的一定时间间隔内存在双稳定性。在图 4 的 (a) 中, 一个稳定的极限环与一个稳定不动点, 而在图 4 的 (c) 中, 有两个稳定的不动点共存。

V 老化过渡 [AGING TRANSITION]

关于大量耦合神经元的最重要的问题之一是, 它的宏观活动是如何对抗各种类型的局部损伤或退化, 从而使一些神经元变得非尖峰。当不活跃神经元的比例 p 逐渐增加时, 全局振荡的振幅减小, 并在某个临界值 p_c 处消失。这种现象被称为老化转变。参数 p_c 在区间 $[0, 1]$ 中变化, 并作为抗衰老健壮性的指标。电脑越大, 系统对神经元失活损伤的影响就越强大。

在这里, 我们分析了老化效应的模型中描述的微观方程式 (23) 和宏观方程式 (22)。我们特别感兴趣的是老化转变如何依赖于耦合强度和突触脉冲的宽度。在我们的网络中, 将自由神经元细分为活跃和非活跃神经元的分岔参数是 η 。具有 $\eta < 0$ 的神经元是不活跃的; 对于 $\eta = 0$, 它们处于一个可兴奋的状态。具有 $\eta > 0$ 的神经元是活跃的; 对于 $\eta = 0$, 它们产生周期性的峰值。如果参数 η 满足洛伦兹分布 (18), 则非活跃神经元的比例为

$$p = \frac{1}{2} - \frac{1}{\pi} \arctan(\bar{\eta}).$$

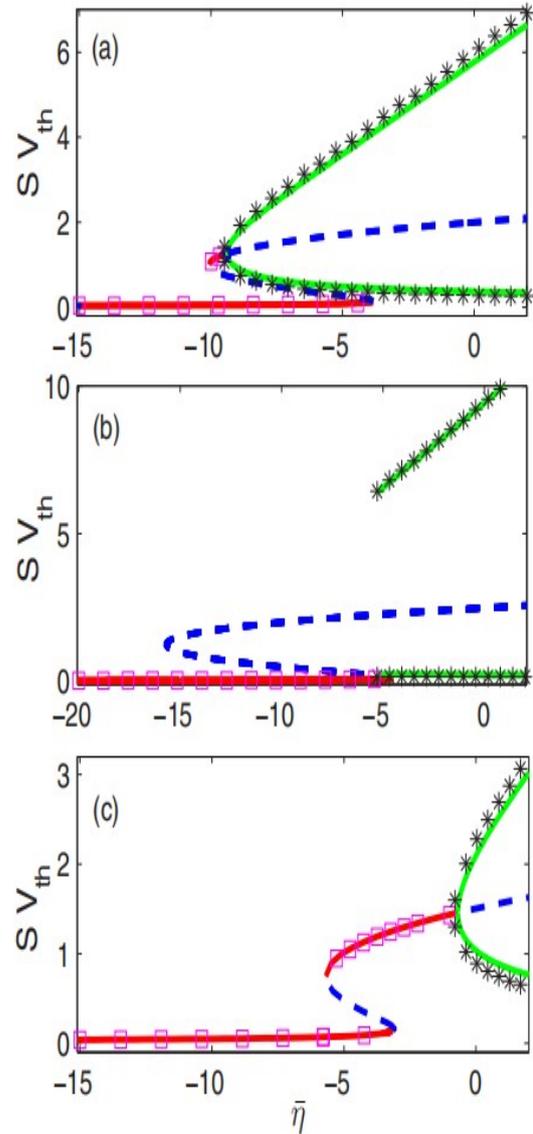


图 4: 突触变量 S 的渐近值乘以 V_{th} 作为参数 $\bar{\eta}$ 的函数。红色实心曲线表示稳定不动点, 蓝色虚线曲线表示不稳定不动点, 绿色 (浅) 实线曲线表示周期性振荡变量 $S(t)V_{th}$ 的最小值和最大值。曲线来自宏观模型 (22), 而符号显示了对 QIF 神经元的数值模拟结果。平方表示 SV_{th} 的平均平稳值, 星号表示振荡变量 $S(t)V_{th}$ 的平均最小值和最大值。参数分别为 $N = 10\,000$ 、 $V_{th} = 50$ 、(a) $J = 25$ 、(b) $J = 20$ 和 (c) $J = 15$ 。

回想一下, 假设洛伦兹矩阵的宽度是 $\Delta = 1$ 。因此, p 的值由洛伦兹分布的中心 $\bar{\eta}$ 唯一定义。当 $\bar{\eta}$ 从 $-\infty$ 增加到 $+\infty$ 时, 非活动神经元的比例 p 从 1 单调下降到 0。当 $\bar{\eta} = 0$ 时, 参数 p 等于 $1/2$ 。

在图 5 中, 我们展示了 QIF 神经元在微观和宏观水平上的衰老转变。在这个图的每个面板中, 曲线显示了放电率的宏观动态 (顶部的图形), 而彩色的 (底部的) 图形代表了特定神经元的 θ_j 阶段的动态。 θ_j 与电压 V_j 相

关，分别为 $V_j = \tan(\theta_j/2)$ 。在第 j 个神经元的峰值时刻，其电压趋近于无穷大 $V_j \rightarrow \infty$ ，对应于相位 $\theta_j \rightarrow \pi$ 。在所有面板中，我们固定耦合强度和阈值电压，通过改变 $\bar{\eta}$ 只改变参数 p 。在图 5(a) 中，几乎所有的神经元都是活跃的；不活跃的神经元的比例仅为 $p = 0.01$ 。由于突触耦合，大多数活跃的神经元同步并产生大振幅的放电率振荡。在无花果中。5(b) 和 5(c) 时，非活性神经元的比例分别增加到 $p = 0.05$ 和 $p = 0.3$ 。神经元的相干性降低，从而导致放电率振荡振幅的降低。最后，当参数 p 超过某个临界值时，发射率停止振荡。 $p = 0.92$ 如图 5(d) 所示。在这里，几乎所有的神经元都被熄灭到可兴奋的状态，而少量的不连贯的尖峰神经元不能迫使不活跃的神经元产生尖峰。

值得注意的是，只有当几乎所有的神经元，包括那些没有耦合的神经元产生峰值时，放电率的宏观振荡才会发生。因此，分析耦合如何影响不活跃神经元的比例 P 是很有趣的。我们用大写字母 P 表示耦合网络中不活跃神经元的比例，以区分在无耦合情况下不活跃神经元的比例 P 。显然，对于 $J = 0$ ，这些定义相一致， $P = p$ 。当没有宏观振荡时，可以解析地估计出 P 值。在这种情况下，突触变量 $S(t) = S$ 以及密度 $\rho(V | \eta, t) = \rho(V | \eta)$ 与时间无关，从积分中可以找到峰值神经元 $R = 1 - P$ 的比例

$$R = \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{\eta_c}^{+\infty} \rho(V | \eta) g(\eta) d\eta dV.$$

这里的 $\eta_c = -JV_{th}S$ 是参数 η 的临界值，该参数将相互作用的神经元细分为尖峰 ($\eta > \eta_c$) 和非尖峰 ($\eta < \eta_c$)。

为了估计平稳密度 $\rho(V | \eta)$ ，我们需要找到方程式 (24) 的平稳解，并将其替换成等式 (9) 方程式的平稳解。对于满足不等式 (24) 的尖峰神经元， $\eta > -JV_{th}S$ 为 $y(\eta, t) = 0$ 和 $x(\eta, t) = \sqrt{JV_{th}S + \eta}$ 。因此， $\eta > \eta_c$ 的平稳密度被读取

$$\rho(V | \eta) = \frac{1}{\pi} \frac{\sqrt{JV_{th}S + \eta}}{V^2 + JV_{th}S + \eta}.$$

替换方式 (18) 和 (32) 进入等式 (31) 并求解积分，得到 $P = 1 - R$ 的表达式：

$$P = \frac{1}{2} - \frac{1}{\pi} \arctan(JV_{th}S + \bar{\eta}).$$

通过对中的平衡条件 (25) 表示 J ，可以得到 P 对 J 的参数依赖性

$$J = -\frac{\bar{\eta} + v_e^2 - \pi^2 r_e^2}{V_{th}S}.$$

所期望的依赖性是由方程式 (33) 和 (34) 来定义的，其中 $v_e = -1/(2\pi r_e)$ 和变化的参数是 r_e 。变量 S 由等式 (20) 定义，其中 r 和 v 必须分别用 r_e 和 v_e 代替。在图 6(a) 中，这种依赖关系由固定的 V_{th} 和不同的 $\bar{\eta}$ 值的实心曲线绘

制出来。这种依赖性与微观方程的直接数值模拟结果很一致。(23) 图中以符号表示。我们可以看到，耦合强度的增加导致了不活跃的神经元的比例的减少，并且当几乎所有的神经元都变得活跃时，就会出现宏观振荡。通过 Hopf 分岔出现宏观振荡的耦合 J_c 的临界值，并在图中用垂直虚线表示。

当非活动神经元的初始比例 p 较大时 (对于 $\bar{\eta} = -5$)，在耦合强度 J 的一定区间内存在双稳态，其中宏观振荡与稳态共存。数值模拟微观上的方程式 (22) 在这种情况下，当耦合强度逐渐增加和降低时，出现了一种滞后现象。在图 6(b) 中，我们展示了在没有耦合的情况下，当改变控制非活跃神经元的比例 P 的参数 $\bar{\eta}$ 时，耦合网络中非活跃神经元的比例 P 是如何变化的。 P 对 P 的参数依赖性由方程式 (30) 和 (33) 定义，其中参数 $\bar{\eta}$ 必须从系统 (22) 的平衡条件 (25) 中提取， $\bar{\eta} = \pi^2 r_e^2 - v_e^2 - JV_{th}S$ 。同样，通过微观方程的直接数值模拟得到 P 对 P 的依赖。(22) 与方程式 (30) 和 (33) 得到的结果吻合较好。我们可以看到，当耦合强度 J 值足够大时，非耦合网络中非活跃神经元比例 P 的增加几乎不影响耦合网络中非活跃神经元的比例 P 。因此，该系统对衰老的鲁棒性是由于大多数耦合神经元随着 p 的增加而保持活跃。从图 2 中的分岔图中，以与临界值 J_c 相似的方法数值估计了振荡不存在的临界值 p_c 。它们在图 6 中用垂直的虚线表示。我们可以看到，对于 $J = 15$ 和 $J = 25$ ，当 p 分别增加到 $p_c = 0.71$ 和 $p_c = 0.94$ 时，振荡仍保持不变

鲁棒性准则 p_c 与耦合强度 J 的依赖关系如图 7 所示。参数平面上的彩色区域 (Jp) 对应于发射速率和平均膜电位的宏观振荡的存在。红色实曲线表示的区域边界定义了鲁棒性 p_c 对耦合强度 J 的依赖关系。当耦合强度超过某个定义值时 (对于给定的参数值为 $J \approx 15$)，当参数 p_c 接近 1 时，系统变得非常抗老化。随着耦合强度的进一步增加，高水平的鲁棒性几乎保持不变。

区间 $20 < J < 24$ 的鲁棒性的复杂依赖性与双稳定性有关。这个区域在插图中被放大了。在这个地区上部狭窄的部分系统既可以显示宏观振荡，也可以处于稳定的静止状态。有趣的是，这里的系统可能对参数 p 的变化表现出违反直觉的响应。假设参数取自图的上窄部分，并选择初始条件，使系统显示宏观振荡。然后， p 的减少，即峰值神经元比例的增加，将导致振荡的突然停止。最后，在图 8 中，我们展示了鲁棒性 p_c 对阈值电压 V_{th} 的依赖关系，它与突触脉冲的宽度成反比。参数平原上的彩色区域 (V_{th}, p) 再次对应于宏观振荡的存在，边界曲线代表了 p_c 的鲁棒性。从图中可以看出，当 V_{th} 值处于一定区间时，系统具有抗老化的鲁棒性。耦

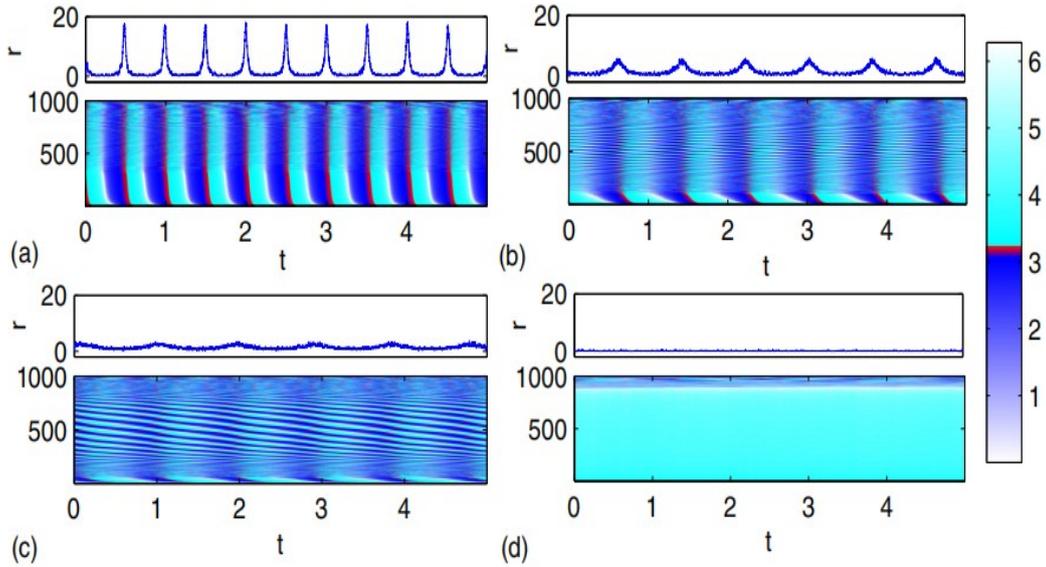


图 5: N 个 $N=1000$ 个突触耦合的 QIF 神经元的放电率 r (每个面板中的顶部图形) 和由颜色表示的阶段 θ_j (每个面板中的底部图形) 的动态。参数为 $V_{th} = 50$ 、 $J=15$ 、(a) $p=0.01$ ($\bar{\eta} = 31.82$)、(b) $p=0.05$ ($\bar{\eta}=6.31$)、(c) $p=0.3$ ($\bar{\eta}=0.73$) 和 (d) $p=0.92$ ($\bar{\eta} = -3.89$)。

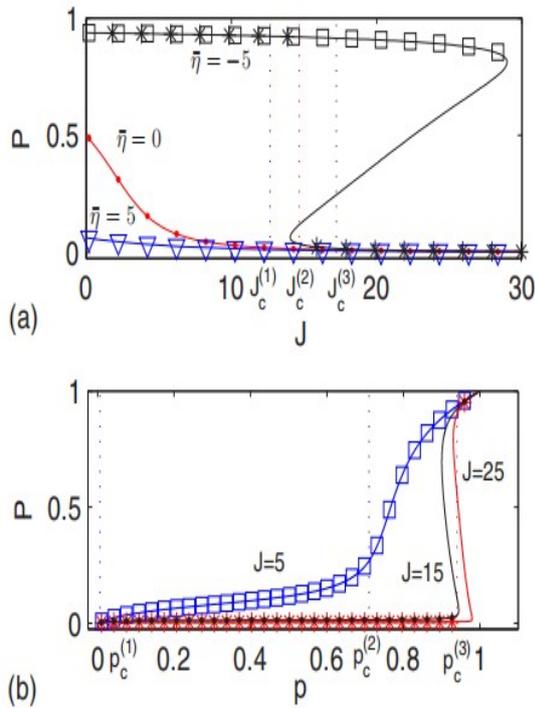


图 6: (a) 在不同参数 $\bar{\eta}$ 下, 耦合网络中非活动神经元的比例 P 作为耦合强度 J 的函数。实心曲线表示由方程 (33) 和 (34) 得到的解析结果, 而符号显示了使用 $N=10000$ 个神经元的微观模型的数值模拟结果。 $\bar{\eta} = -5$ 的方块和星号分别对应于耦合强度的增加和减少。垂直的虚线表示宏观振荡的开始。它们对应于以下耦合强度值: $J_c^{(1)} = 12.67$ ($\bar{\eta} = 5$)、 $J_c^{(2)} = 14.68$ ($\bar{\eta} = 0$) 和 $J_c^{(3)} = 17.22$ ($\bar{\eta} = -5$)。阈值电压为第 50 条。

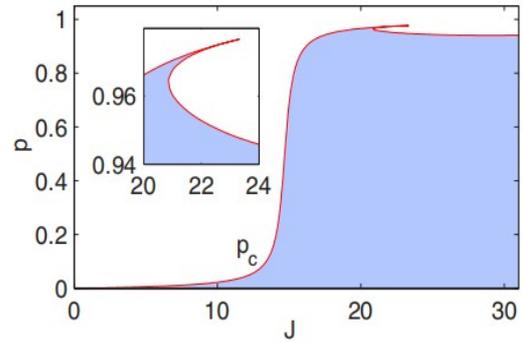


图 7: (J, p) 平面上的分岔图。彩色区域对应于发射速率和平均膜电位的宏观振荡。用红色实心曲线表示的该区域的边界定义了鲁棒性参数 p_c 对耦合强度 J 的依赖关系。插图显示了主人翁的一个放大区域。阈值电压为 $V_{th} = 50$ 。

合强度 J 越大, 时间间隔越宽。值得注意的是, 鲁棒性 p_c 接近于 1, 并且几乎独立于 V_{th} 的特定值 (因此是突触脉冲的特定宽度), 只要它是从给定的间隔中选择的。

推广了图 7 和 8 中所示的结果, 我们可以得出结论, 如果突触脉冲的耦合强度和宽度足够大, 那么突触耦合的 QIF 神经元的异质网络中的宏观振荡对衰老损伤具有很强的鲁棒性。即使大部分尖峰神经元转化为可兴奋神经元, 全局同步振荡也保持不变。

VI 讨论 [DISCUSSION]

我们分析了一个由全耦合的二次积分-触发神经元组成的异质网络，其中考虑了突触脉冲有限宽度的突触相互作用。该网络包含了静止但可兴奋的神经元和自发的峰值神经元的混合物。应用最近发展的一种基于洛伦兹 [24] 的还原技术，我们推导了神经元放电率和平均膜电位的封闭方程组，这是精确的热力学极限。对这些方程的分岔分析揭示了渐近行为的渐近情形，包括具有较低和高时间无关的峰值率两个稳定平衡态，以及发射速率和平均膜电位的周期极限环振荡。该系统还可以表现出与两个稳定平衡态或稳定极限环和稳定平衡态共存的双稳定性。我们发现，突触脉冲的有限宽度是宏观自振荡出现的必要因素。在简化模型 [24] 中，突触脉冲近似于 Dirac δ 函数，这种振荡不存在。简化的

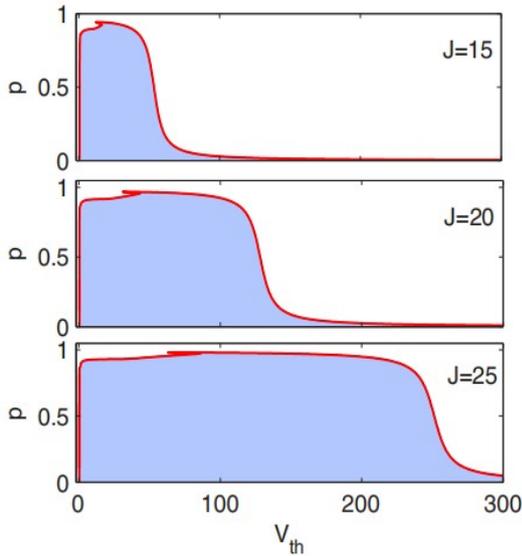


FIG. 8. Bifurcation diagrams in the (V_{th}, p) plane for different values of the coupling strength J . In the colored regions, there are macroscopic oscillations. The borders of the regions depicted by the red solid curves define the dependence of the parameter p_c on the threshold voltage V_{th} .

图 8: 不同耦合强度 J 值下的 (V_{th}, p) 平面上的分岔图。在彩色区域中，可见宏观的振荡。由红色实心曲线所描绘的区域的边界定义了参数 p_c 对阈值电压 V_{th} 的依赖关系

宏观方程组有助于分析网络中的老化过渡，即宏观自振荡对损伤的鲁棒性，这增加了网络中不活跃神经元的比例。通过研究老化转变对突触耦合强度和突触脉冲宽度的依赖性，我们确定了如果后两个参数足够大，该网络对老化损伤具有很强的鲁棒性。即使当大多数固有的尖峰神经元变成可兴奋的神经元，宏观的自我振荡也会持续存在。当网络中神经元总数约为 10000 个时，所得到

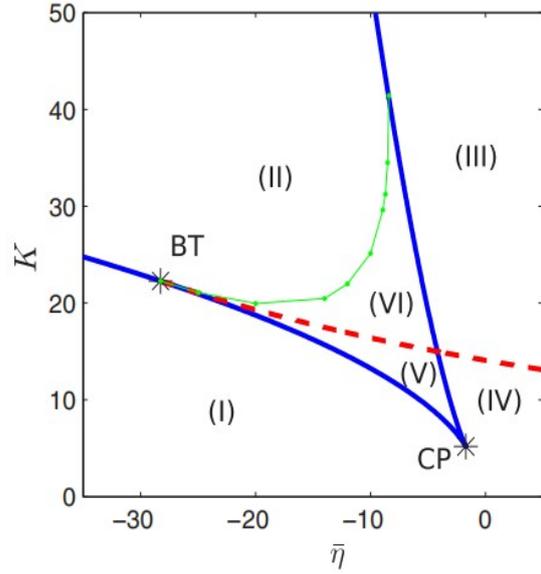


图 9: 宏观模型 (21) 的双参数分岔图。固定参数 $V_{th} = 50$ 和 $V_s = 75$ 在参数空间 $(\tilde{\eta}K)$ 中的分岔。所有表示均与图 2 中相同。

的简化方程的结果，与微观方程的直接数值模拟结果非常吻合；即使对于只有 1000 个神经元组成的网络，也能得到很好的一致性。因此，简化的模型可以很好地预测有限大小网络的行为，并允许我们更好地理解由大脑或心脏细胞中的神经元组成的活跃和非活跃单元的真实网络的特性、功能和鲁棒性。

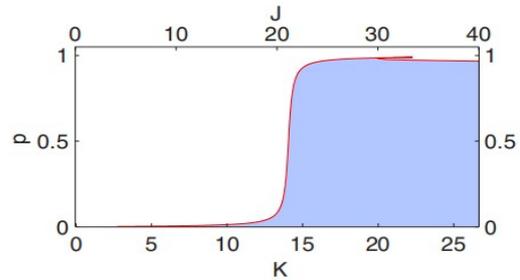


图 10: 宏观模型 (21) 在 (K, p) 平面上的分岔图。上轴为重新调整后的耦合强度 $J = KV_s/V_{th}$ 的值，以便与图 7 中所示的结果进行比较。彩色区域对应于发射速率和平均膜电位的宏观振荡。用红色实心曲线表示的该区域的边界定义了鲁棒性参数 p_c 对耦合强度 k 的依赖关系。所有参数如图 9 所示。

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

微观模型等式的直接数值积分 (6) 或等式 (23) 是有问题的，因为 QIF 神经元的膜电位在神经元触发时趋于

无穷大。这个问题可以通过改变变量来避免

$$V_j = \tan(\theta_j)/2$$

这将 QIF 神经元转化为 theta 神经元，其中 θ_j 第 j 个神经元的阶段。然后，在 θ 表示法中的模型 (6) 显示：

$$\dot{\theta}_j = (1 - \cos(\theta_j)) + (1 + \cos(\theta_j))[\eta_j + KV_s S(t)] - K \sin(\theta_j) S(t)$$

突触变量 $S(t)$ 由等式定义 (5) 和替换 (A1)。当 QIF 神经元被触发时，它的细胞膜势接近无穷 $V_j \rightarrow \infty$ ，然后它的值被重置为负无穷 $V_j \rightarrow -\infty$ 。在 theta 表示中，这意味着相位 θ_j 只是简单地跨越了值 π 。theta 表示法中的系统 (23) 内容如下：

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

因此，而不是模拟方程式 (6) 和 (23) 对于 QIF 神经元，我们对等效方程式 (A2) 和 (A3) 的等效系统进行了数值模拟。分别为 theta 神经元。后一个方程采用欧拉法与时间步长 $dt = 10^{-4}$ 进行积分。N 个 theta 神经元的数量具有洛伦兹分布的等式 (18) 使用 $\eta_j = \bar{\eta} + \Delta \tan[(\pi/2)(2j - N - 1)/(N + 1)]$ 确定性生成，其中 $j = 1, \dots, N$ 和 $\Delta = 1$ 。这样的神经元计数意味着指数为 $j < j_c = (N + 1)/2 - (2N + 1) \arctan(\bar{\eta})/\pi$ 的自由神经元是可兴奋的，而指数为 $j > j_c$ 的神经元是尖峰的。

在方程式 (A2) 或 (A3) 积分的每一步中，突触变量 (5) 估计为 $S(t) = dN_s/N$ ，其中 dN_s 是阶段处于 $\theta \in [2 \arctan(V_{th}), \pi]$ 。同样地，方程式 (A2) 的发射率。估计为 $r = dN_r/(Ndt)$ ，其中 dN_r 是相位位于间隔 $\theta \in (\pi - 2dt, \pi)$ 的神经元数量。这一估计是基于时间步长 dt 很小的假设，因此接近放电阶段 $\theta = \pi$ 的神经元的相位速度可以近似为 $\dot{\theta}_j \approx 2$ 。由于 dN_r 量随时间波动，发射率变化不平稳。在图 5 中，该函数通过使用大小为 $\delta t = 10^{-2}$ 的移动平均值进行平滑。

简化系统方程式 (21) 和 (22) 的初始条件。来自于 theta 神经元的方程式 (A2) 和 (A3) 的初始条件。通过计算 Kuramoto 阶数参数

$$Z = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \exp(i\theta_j)$$

利用 Z 与发射率量 $W \equiv \pi r + iv$ ：

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

其中， Z^* 表示 Z 的复共轭 (cf. 裁判员 [24] 以了解更多细节)。因此，可以利用方程式 (A4) 和 (A5) 从各相 θ_j 的初始分布中提取出发射速率 r 和平均膜电位 v 的初始值。

附录 B：原模型的分岔图和老化过渡 [APPENDIX B: BIFURCATION DIAGRAM AND THE AGING TRANSITION FOR THE ORIGINAL MODEL]

这里我们给出了原始宏观模型方程 (21) 的分岔图，描述了 QIF 神经网络方程式 (6)。突触耦合考虑了反转电位的有限值。不像由宏观方程式 (22) 定义的简化耦合情况，这里的分析处理是不可能的。用数值方法得到的方程式 (21) 的分岔图。如图 9 所示。利用 MatCont 计算了鞍节点和安多诺夫霍夫分岔的曲线。而用射击法 [38] 估计了同斜分岔的曲线。比较了图中所示的分岔图。我们可以得出这样的结论：它们在质量上是相似的。因此，简化后的模型 (22) 可以很好地捕捉到原始模型 (21) 的主要特征。

此外，在图 10 中，我们显示了原始系统 (21) 的老化行为。将此图与图 7 进行比较，我们可以看到简化模型 (22) 和原始模型 (21) 的定性等效性也是守恒的。唯一的区别是，定义鲁棒性的特征曲线移到耦合强度 J 的较大值。

- [1] A. Pikovsky, M. Rosenblum, and J. Kurths, *Synchronization: A Universal Concept in Nonlinear Sciences* (Cambridge University Press, Cambridge, 2001).
- [2] S. H. Strogatz, *Physica D* 143, 1 (2000).
- [3] J. A. Acebrón, L. L. Bonilla, C. J. Pérez Vicente, F. Ritort, and R. Spigler, *Rev. Mod. Phys.* 77, 137 (2005).
- [4] F. Dörfler and F. Bullo, *Automatica* 50, 1539 (2014).
- [5] K. Wiesenfeld, P. Colet, and S. H. Strogatz, *Phys. Rev. Lett.* 76, 404 (1996).
- [6] M. Rohden, A. Sorge, M. Timme, and D. Witthaut, *Phys. Rev. Lett.* 109, 064101 (2012).
- [7] L. Glass, *Nature* 410, 277 (2001).
- [8] G. Bard Ermentrout and D. H. Terman, *Mathematical Foundations of Neuroscience* (Springer, New York, 2010).
- [9] A. T. Winfree, *J. Theor. Biol.* 16, 15 (1967).
- [10] Y. Kuramoto, *Lecture Notes in Physics, International Symposium on Mathematical Problems in Theoretical Physics*, edited by H. Araki, Vol. 39 (Springer-Verlag, New York, 1975); *Chemical Oscillations, Waves and Turbulence*, Vol. 39 (Springer-Verlag, New York, 1984).
- [11] E. Ott and T. M. Antonsen, *Chaos* 18, 037113 (2008).
- [12] E. Ott and T. M. Antonsen, *Chaos* 19, 023117 (2009).
- [13] E. A. Martens, E. Barreto, S. H. Strogatz, E. Ott, P. So, and T. M. Antonsen, *Phys. Rev. E* 79, 026204 (2009).
- [14] E. Ott, B. R. Hunt, and T. M. Antonsen, *Chaos* 21, 025112 (2011).
- [15] A. Pikovsky and M. Rosenblum, *Physica D* 240, 872 (2011).
- [16] H. Hong and S. H. Strogatz, *Phys. Rev. Lett.* 106, 054102 (2011).
- [17] M. Wolfrum, S. V. Gurevich, and O. E. Omel'chenko, *Nonlinearity* 29, 257 (2016).
- [18] T. B. Luke, E. Barreto, and P. So, *Neur. Comput.* 25, 3207 (2013).
- [19] P. So, T. B. Luke, and E. Barreto, *Physica D* 267, 16 (2014).
- [20] T. B. Luke, E. Barreto, and P. So, *Front. Comput. Neurosci.* 8, 1 (2014).
- [21] C. R. Laing, *Phys. Rev. E* 90, 010901 (2014).
- [22] C. R. Laing, *SIAM J. Appl. Dynam. Syst.* 14, 1899 (2015).
- [23] D. Pazó and E. Montbrió, *Phys. Rev. X* 4, 011009 (2014).
- [24] E. Montbrió, D. Pazó, and A. Roxin, *Phys. Rev. X* 5, 021028 (2015).
- [25] H. Daido and K. Nakanishi, *Phys. Rev. Lett.* 93, 104101 (2004).
- [26] D. Pazó and E. Montbrió, *Phys. Rev. E* 73, 055202 (2006).
- [27] H. Daido and K. Nakanishi, *Phys. Rev. E* 75, 056206 (2007).
- [28] H. Daido, *Europhys. Lett.* 84, 10002 (2008).
- [29] H. Daido, A. Kasama, and K. Nishio, *Phys. Rev. E* 88, 052907 (2013).
- [30] G. Tanaka, K. Morino, H. Daido, and K. Aihara, *Phys. Rev. E* 89, 052906 (2014).
- [31] B. Thakur, D. Sharma, and A. Sen, *Phys. Rev. E* 90, 042904 (2014).
- [32] M. C. Antle, D. K. Foley, N. Foley, and R. Silver, *J. Biol. Rhythms* 18, 339 (2003).
- [33] S. J. Aton and E. D. Herzog, *Neuron* 48, 531 (2005).
- [34] E. Miake, J. Marbán, and H. B. Nuss, *Nature* 419, 132 (2002).
- [35] Y. Hu, J. F. Dawkins, H. C. Cho, E. Marbán, and E. Cingolani, *Sci. Transl. Med.* 6, 245 ra94 (2014).
- [36] J. Sneyd, ed., *Proceedings of Symposia in Applied Mathematics*, Vol. 59 (American Mathematical Society, Providence, Rhode Island, 2002).
- [37] A. Roth and M. C. W. van Rossum, in *Computational Modeling Methods for Neuroscientists*, edited by E. D. Schutter (The MIT Press, Cambridge, London, 2009), Chap. 6, pp. 139-159.
- [38] A. C. Scott, *Neuroscience: A Mathematical Primer* (Springer, New York, 2002).
- [39] A. Dhooge, W. Govaerts, and Y. A. Kuznetsov, *ACM Trans. Math. Softw.* 29, 141 (2003).