


OPEN ACCESS PEER-REVIEWED

RESEARCH ARTICLE

# Exact neural mass model for synaptic-based working memory

Halgurd Taher, Alessandro Torcini, Simona Olmi Version 2 Published: December 15, 2020 • <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1008533>52  
Save36  
Citation3,140  
View22  
Share

## 基于突触的工作记忆的精确神经质量模型

### Exact neural mass model for synaptic-based working memory

作者: Halgurd Taher<sup>1</sup>, Alessandro Torcini<sup>2,3</sup>, Simona Olmi<sup>1,3</sup>

组织: 1.Inria Sophia Antipolis Me´diterrane´e Research Centre, MathNeuro Team, Sophia Antipolis, France.

2.Laboratoire de Physique The´orique et Mode´lisation, Universite´ de Cergy-Pontoise,CNRS, UMR 8089, Cergy-Pontoise, France, 3 CNR

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]

工作记忆的突触理论 (WM) 已经在过去的十年中发展起来, 作为一个可能的替代持续的峰值范式。在这种情况下, 我们开发了一个神经质量模型, 能够精确地再现异质峰值神经网络的动态, 其中包括短期突触可塑性的现实细胞机制。这个种群模型根据发射速率和平均膜电位再现了网络的宏观动力学。后一个量使我们能够深入了解在 WM 任务中测量的局部场电位和脑电图信号, 以表征大脑活动。更具体地说, 突触易化和抑制相互整合, 通过突触重新激活或持续活动有效地模拟 WM 操作。记忆获取和加载与刺激锁定的瞬时振荡有关, 随后是  $\beta - \gamma$  波段的稳态活动, 因此类似于在人类的振动触觉刺激和猴子的物体识别中观察到的情况。记忆杂耍和竞争已经通过只加载两个项目而出现。然而, 通过考虑由多个兴奋群体和一个共同抑制池组成的神经结构, WM 中可以存储更多的项目。记忆容量很大程度上依赖于项目的呈现率, 并达到最佳频率范围。特别地, 我们提供了一个关于最大记忆容量的解析表达式。此外, 平均膜电位被证明是测量记忆负荷的合适代理, 类似于人类实验中的事件驱动电位。最后, 我们证明了  $\gamma$  功率随着加载项目数量的增加, 如许多实验报道, 而  $\theta$  和  $\beta$  功率揭示了非单调行为。特别是,  $\beta$  和  $\gamma$  节律是由抑制活性维持的关键, 而  $\theta$  节律是由兴奋性突触控制的。

## I 引言 [Introduction]

工作记忆 (WM) 允许我们保留最近访问的信息, 可用于操作: 它是从反射性的输入-输出反应传递到目标导向行为的组织 [1-6] 的基础。从 Fuster 和亚历山大 [7] 的开创性工作开始, 一些实验表明, 高阶皮层的神经元, 包括前额叶皮层 (PFC), 其特征是在与 WM 任务相关的记忆延迟期间, 峰值活动水平升高。实验结果似乎表明, WM 的维持通过延迟的峰值活动而增强, 参与与大部分皮层相关的执行功能, 从额叶到后皮层的皮层区域 [8,9]。特别是, 研究表明, 在动眼肌延迟反应任务 [10] 和振动触觉反应任务 [11] 中, PFC 中的神经元对样本线索表现出持续的选择性活动, 并且这种活动对干扰物 [12] 是稳健的。因此, 经典模型提出了持续的峰值, 因为处于活跃状态的神经集合似乎更容易快速处理 [13,14]。这些模型已经能够描述 WM [15] 中的多项目加载和维持, 皮层 [16] 中的空间 WM, 以及两个间隔辨别任务 [17]。

进一步相关方面, 与 WM 操作, 是神经振荡的存在, 增加振荡功率期间 WM 维护和排练已经报道为人类  $\theta$

波段 (4-8 赫兹) [18,19], 以及  $\beta$  (12-25 赫兹) 和  $\gamma$  范围 (25-100 赫兹) [20,21], 而猴子报道  $\theta$  和  $\gamma$  [22,23] 加入减少  $\beta$  波段 [23]。 $\alpha$  活动的结果频段 (8-11 赫兹) 更复杂: 一方面已经表明, 在 WM 保留在人类没有变化可见 [20], 另一方面, 它可以与抑制作用抑制不相关的刺激 [24]。尽管有很多研究, 但振荡在 WM 中的作用仍不清楚; 然而, 数值研究表明, 如果嵌套在较慢的  $\theta$  或  $\beta$  节律 [25-27] 中,  $\gamma$  波段高频振荡的不同周期可以编码一系列记忆项目。此外, 在计算模型中已经表明, 不同频段的振荡强迫可能提供了有效的机制来控制持续的神经种群的活动, 从而执行 WM 任务 [28,29]。

最近, 基于持续状态范式的非一致性, 它在数据处理中受到了批评: 持续活动是特定数据处理的结果神经峰值在时间和试验中的平均水平。特别是, 在各个试验中进行平均可能会产生持续峰值的外观, 即使在个别试验中, 峰值实际上是稀疏的 [30,31]。无论如何, 也有单个神经元的例子在单个试验栅上显示出真正的持续峰值, 但它们代表了一小部分, 而在 WM 延迟 [32,33] 期间, 大部分神经元稀疏地出现峰值。

一项开创性的研究 [34] 显示, PFC 中锥体神经元之间的相互作用显示出持续数百毫秒的突触易化。本研究为基于突触特征的 WM 替代模型的发展铺平了道路。特别是, 记忆项目可以通过峰值诱导的突触权重的变化来存储, 这些项目可以在 WM 中通过短暂的峰值爆发来恢复突触强度 [35-38] 来维持。因此, 从代谢的角度来看, 这种模型更合理, 因为记忆对于持久性活动所需的更少的资源。此外, 不同的神经元种群通过在不同的时间和不同的时间发出短脉冲, 可以同时保持多个记忆项目。这将解决在基于持续峰值的模型中通常可以观察到的问题: 即, 不同存储项目之间的干扰和与新的感觉输入 [38,39] 相关的记忆的中断。

在此背景下, Mongillo 等人在 [35] 中引入了一个基于短期突触可塑性 (STP) 的 WM 基本模型。特别是, 在这个模型中, 基于真实的细胞机制 [40-42], 锥体神经元之间的突触表现出抑制和促进的传递。突触易化允许模型保持在 WM 中存储一定时间的项目, 而不需要增强的峰值活动。此外, 突触抑制是导致种群爆发 (PBs) 出现的原因, 这对应于一个神经元亚群在短时间窗口 [43,44] 内几乎同步放电。这种 WM 机制是在 [35] 的循环网络中实现的, 而使用一个简化的放电率模型来深入了解种群动态。速率模型与文献 [45,46] 中研究的大多数模型一样, 是启发式的, 即宏观描述与微观神经元进化没有精确的对应关系。

最近对灵长类动物 PFC 的研究结果显示, 尽管单个神经元 [47] 表现出复杂和异质的时间动态, 但记忆

刺激是在种群水平上编码的，允许稳定和稳健的 WM 维持。这一分析表明，开发能够再现异质峰值网络宏观动态的种群模型，对于进一步阐明 WM 的机制非常有用。解决这一任务的理想候选方案是一个新一代的神经质量模型，它能够精确地再现尖峰神经网络 [48-50] 的宏观动力学。这种精确的推导对于二次积分和火 (QIF) 神经网络是可能的，它代表了霍奇金的 I 类可兴奋膜 [51] 的正常形式，这要归功于为耦合相位振荡器 [52] 开发的分析技术。这种新一代的神经质量模型最近被用来描述完全耦合网络 [53-56] 和平衡稀疏网络 [57] 中集体振荡 (COs) 的出现。此外，它已被成功地用于揭示嵌套伽马振荡 [58,59] 和慢伽马振荡 [60] 共存的机制。然而，据我们所知，这种模型还没有推广到具有可塑性突触的尖峰网络。

我们的目的是开发一个包含短期突触易化和抑制 [41] 的下一代神经质量模型。该模型将使我们能够修正工作记忆 [35] 的突触理论，特别关注神经振荡的出现及其与 WM 操作的相关性。特别是，新导出的神经质量模型将捕获网络的宏观演化，不仅是在发射率方面，作为标准启发式模型做 [45]，但也做平均膜电位 [50]。这将允许与经常用于表征 WM 过程的电生理学实验的结果进行更直接的比较。事实上，如 [61] 所示，脑电图 (EEGs)、事件相关电位 (ERPs) 和局部场电位 (LFPs) 与平均膜电位具有相同的信息内容。

本文的组织结构如下。首先，我们将报告明确的证据，表明所采用的神经质量模型以极其准确的方式再现了具有 STP 的 QIF 神经元异质网络的宏观动力学。其次，我们将展示，该模型能够模拟 WM 功能所需的基本操作，只要记忆项目是通过自发的和选择性的重新激活或通过持续的活动来保持的。特别是，我们将特别关注的光谱特征出现在这样的操作和他们的类比与实验结果报告脑电图反应振动触觉刺激在人类主要躯体感觉皮层。在这种情况下，我们将展示启发式发射率模型，尽管是专门设计来重现 QIF 网络的平均场动态，但不能维持快速振荡，这通常是 WM 任务中的神经活动。然后，我们将对两个连续加载的记忆项目之间的竞争进行详细的分析，只要记忆的维持是通过突触促进或持续的峰值来实现的。此外，我们还将分析内存容量如何依赖于一系列项目的呈现率，以及在 WM 中多个项目的加载和维护过程中，哪些频带被激发。通过扩展在 [46] 中最近获得的结果，我们还将得到我们的模型的最大工作记忆容量的分析估计。此外，我们将证明平均膜电位可以作为研究记忆负荷和容量的代理，类似于一系列关于人类 [5,63] 中 WM 容量的神经生理学测量的实验。最后，我们将最后讨论所获得的结果及其与神经科学领域

的可能相关性。

## II 结果 [Results]

我们开发了一个 WM 模型，能够通过遵循 [64] 来记忆离散的项目，特别是我们考虑了 Npop 耦合的兴奋种群，每个种群编码一个项目，以及一个连接到所有兴奋神经元的单一抑制种群。最近的实验结果表明，小鼠额叶皮层中的 GABAergic 中间神经元并没有排列在亚群中，它们密集地支配所有的锥体细胞 [65]。抑制的作用是避免异常的同步，并允许一旦存储在兴奋性种群活动中的不同项目的竞争。此外，为了模拟基于突触的 WM，我们假设只有兴奋性-兴奋性突触是可塑性的，显示出短期的抑制和促进性 [35]。

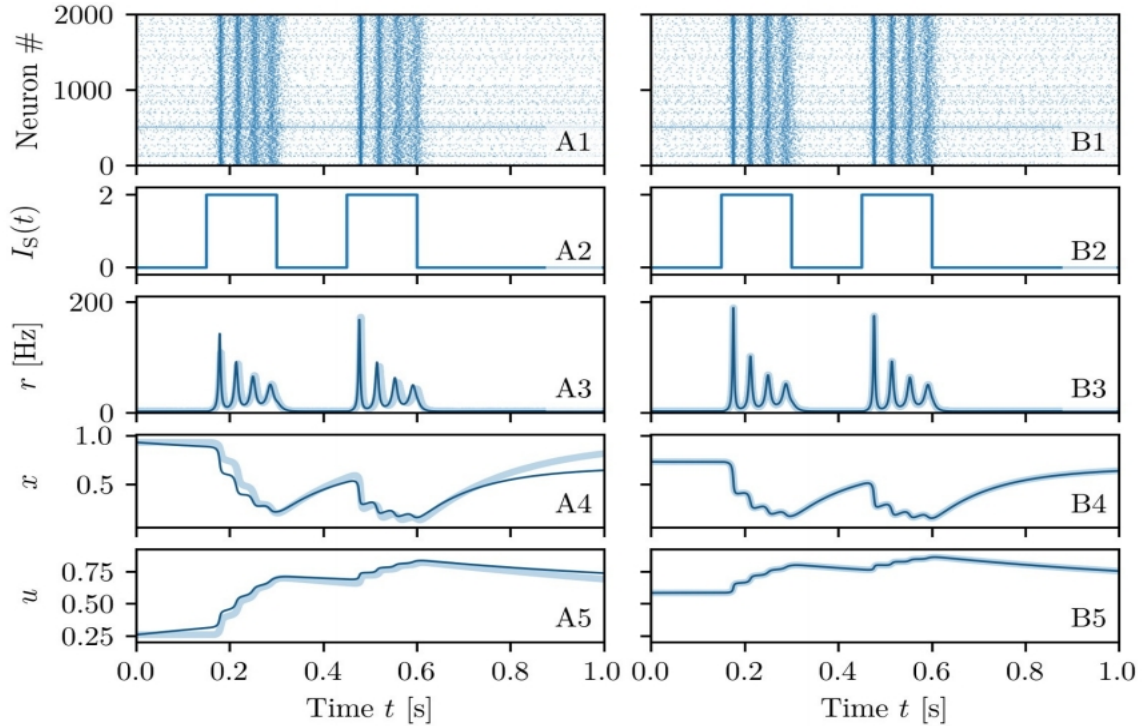
我们开发了一个 WM 模型，能够通过遵循 [64] 来记忆离散的项目，特别是我们考虑了 Npop 耦合的兴奋种群，每个种群编码一个项目，以及一个连接到所有兴奋神经元的单一抑制种群。最近的实验结果表明，小鼠额叶皮层中的 GABAergic 中间神经元并没有排列在亚群中，它们密集地支配所有的锥体细胞 [65]。抑制的作用是避免异常的同步，并允许一旦存储在兴奋性种群活动中的不同项目的竞争。此外，为了模拟基于突触的 WM，我们假设只有兴奋性-兴奋性突触是可塑性的，显示出短期的抑制和促进性 [35]。

$N_{pop}$  兴奋性和一个抑制性种群的宏观活动可以精确地用每个种群  $k$  的种群发射率  $r_k(t)$  和平均膜电压  $v_k(t)$  通过以下一组 QIF [50] 来描述：

$$\tau_m^n \dot{r}_k = \frac{\Delta_k}{\tau_m^n \pi} + 2r_k v_k \quad k = 0, 1, \dots, N_{pop}$$

$$\tau_m^n \dot{v}_k = v_k^2 + H_k - (\pi \tau_m^n r_k)^2 + I_B + I_S^{(k)}(t) + \tau_m^n \sum_{l=0}^{N_{pop}} \tilde{J}_{kl}(t) r_l$$

$\tau_{sm}$  表示膜时间常数兴奋 (抑制)  $n = e (n = i)$  和  $I_B$  是一个恒定的背景电流常见的所有人口，而 (时间依赖) 刺激电流  $I_S^{(k)}(t)$  可能是人口特定。兴奋性群体的特征是  $k > 0$ ， $k = 0$  抑制。在没有 STP 和瞬时突触的突触权重是恒定的时间  $\tilde{J}_{kl}(t) = J_{kl}$  及其符号决定了连接是兴奋性 ( $J_{kl} > 0$ ) 或抑制性 ( $J_{kl} < 0$ )。通过考虑随机分布的神经兴奋性，考虑了神经元的异质性，反映了它们的生物学变异性。特别地，我们假设神经兴奋性的分布是一个洛伦兹分布，其特征是中值  $H_k$  和半宽半最大值 (HWHM)  $\Delta_k^1$ 。这种选择允许我们从尖峰的 QIF 网络中解析地推导出神经质量模型。然而，通过考虑神经兴奋性的其他分布，整体动力学不会发生实质性的变化，如高斯和二项分布 [00, 60]。可塑性使突触能够改变其功效，以响应峰值活动，从而对刺激。与长期可塑性相反，



**图 1:** 神经质量模型与网络模型的比较。将神经质量模型 (实线) 的结果与使用  $\mu$ -STP(柱 a) 和 m-STP(柱 B) 的网络模拟 (阴影线) 进行了比较。(A1-B1) 中报告了 2000 个神经元子集的相应栅格图, (A2-B2) 中的刺激电流  $I_S(t)$ , (A3-B3) 中的瞬时种群发射率  $r(t)$ , (A4-B4) 中的可用突触资源  $x(t)$ , 以及 (A5-B5) 中的利用因子  $u(t)$ 。神经质量模型的变量被初始化为与相应的网络模拟值一致的值。由于  $\mu$ -STP(A 列) 和 m-STP(列 B) 的单兴奋种群的数值实验是独立的, 突触变量的初始值不一致, 即使在两种情况下都可以观察到相似的动态演化。仿真参数为  $\tau_m^e = 15$  ms,  $H = 0$ ,  $\Delta = 0.25$ ,  $J = 15$ ,  $I_B = -1$  和网络大小  $N = 200,000$ 。

STP 发生在短时间尺度上的几百毫秒到几秒。特别是区分了突触抑制, 即减弱和促进, 即突触的增强。新皮层突触的现象学模型, 由 Tsodyks 和马克拉姆复制锥体神经元 [40] 突触抑郁, 假设每个突触的特点是有限的资源: 每个传入突触前峰值激活一小部分资源, 迅速在几毫秒和恢复突触抑郁在更长的时间尺度  $\tau_d$  (~几百毫秒)。随后, Tsodyks、帕韦尔 zik 和马克拉姆 [41] 开发了促进机制的制定: 在这种情况下, 资源的比例在每个突触前峰值处增加, 并以时间常数  $\tau_f \sim 1$  s 恢复到基线值。这些现象学 STP 模型背后的想法是, 突触后电位 (PSPs) 的大小是由可用的突触前资源的相对数量  $X_i \in [0, 1]$  和用于生成 PSP 的这些资源的比例  $U_i \in [0, 1]$  来加权的。当神经元  $i$  发出一个尖突时, 神经递质被释放,  $X_i$  减少, 同时钙在突触前终端积累, 增加下一个尖突发射的神经递质释放概率, 从而增加利用资源的  $U_i$ 。这种形式的 STP 是纯粹的突触前, 也就是说, 抑郁和促进只影响突发出的突触前神经元, 这证明了为什么我们可以假设一个神经元的传出突触的状态我描述只有单个变量  $(X_i, U_i)$  [28]。此外, 最基本的是,  $\tau_f$  的促进时间尺度比抑郁  $\tau_d$  [35] 恢复时间长。通过这种方式, 刺激所提供的信息将被促进

的突触携带在一段时间  $\tau_f$  内。

在峰值网络中包含的抑制和促进 STP 机制反映在进入神经质量模型中的突触权重的修改上 (Eq (1))。特别是, 如果  $k$  和  $l$  都是兴奋性群体, 则它们被重写为  $\tilde{J}_{kl}(t) = J_{kl}u_l(t)x_l(t)$ , 如果  $k$  或  $l$  都是抑制性的, 则简单地重写为  $\tilde{J}_{kl}(t) = J_{kl}$ 。术语  $x_k(t)$  和  $u_k(t)$  分别表示总体  $k$  的平均可用资源和平均利用系数。如果我们忽略了抑郁项的快速失活, 那么  $x_k$  和  $u_k$  的动态演化是由以下 ODEs 调控的

$$\frac{dx_k(t)}{dt} = \frac{1 - x_k(t)}{\tau_d} - u_k(t)x_k(t)r_k(t)$$

$$\frac{du_k(t)}{dt} = \frac{U_0 - u_k(t)}{\tau_f} + U_0(1 - u_k(t))r_k(t) \quad k = 1, \dots, N_{\text{pop}}$$

其中,  $U_0 = 0.2$  为利用率因子的基线值, 而  $\tau_d = 200$  ms,  $\tau_f = 1500$  ms。分别代表抑郁和促进时间尺度。这些参数值对于本文所报道的所有模拟都是固定的。

模型 (1) 和 (2) 描述了一个具有 STP 的抑制性和  $N_{\text{pop}}$  兴奋性耦合神经元种群的种群放电率  $r_k$ 、平均膜电压  $v_k$ 、平均可用资源  $x_k$  和平均利用因子  $u_k$  的动态。关于神经质量模型方程 (1) 和 (2) 的推导和潜在的峰值网络的细节可以在分段峰值神经网络模型、具有 STP 的

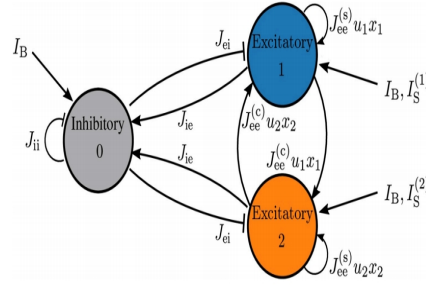


图 2: 两项架构。所报道的网络由两个相同且相互耦合的兴奋性群体和一个抑制性群体组成：这种结构最多可以存储两个 WM 项目，其中有一个兴奋性群体

精确神经质量模型、方法中的多群体模型中找到。

神经质量模型 (1) 在没有 STP 的情况下，在无限尺寸极限下精确地再现了 QIF 尖峰神经网络的种群动态，并在 [50] 中进行了分析证明和数值验证。为了验证这句话是否有效也存在 STP，我们将比较一个兴奋性神经人口的宏观进化方程 (1) 和 (2) 通过考虑 QIF 网络与突触可塑性实现微观 ( $\mu$ -STP) 和介观 (m-STP) 水平。这些比较的结果见图 1:  $\mu$ -STP(m-STP) 的 A (B) 列。

3N 个变量的 N 个神经元的尖峰网络由 3N 个变量的演化来描述，因为每个神经元都是用其膜电压和两个突触变量  $U_i(t)$  和  $X_i(t)$  来解释其 N 个传出突触的动态。在等式 (5)、(9)、和 (10) 中报道了显式的动力学模型。在 m-STP 模型中，所有突触的动力学都被视为一个介观变量，只有两个宏观变量，即  $u(t)$  和  $x(t)$ 。在这种情况下，网络模型简化为一组 N+2ode，即方法中各小节的短期突触可塑性中报道的 Eqs(5) 和 (11)。

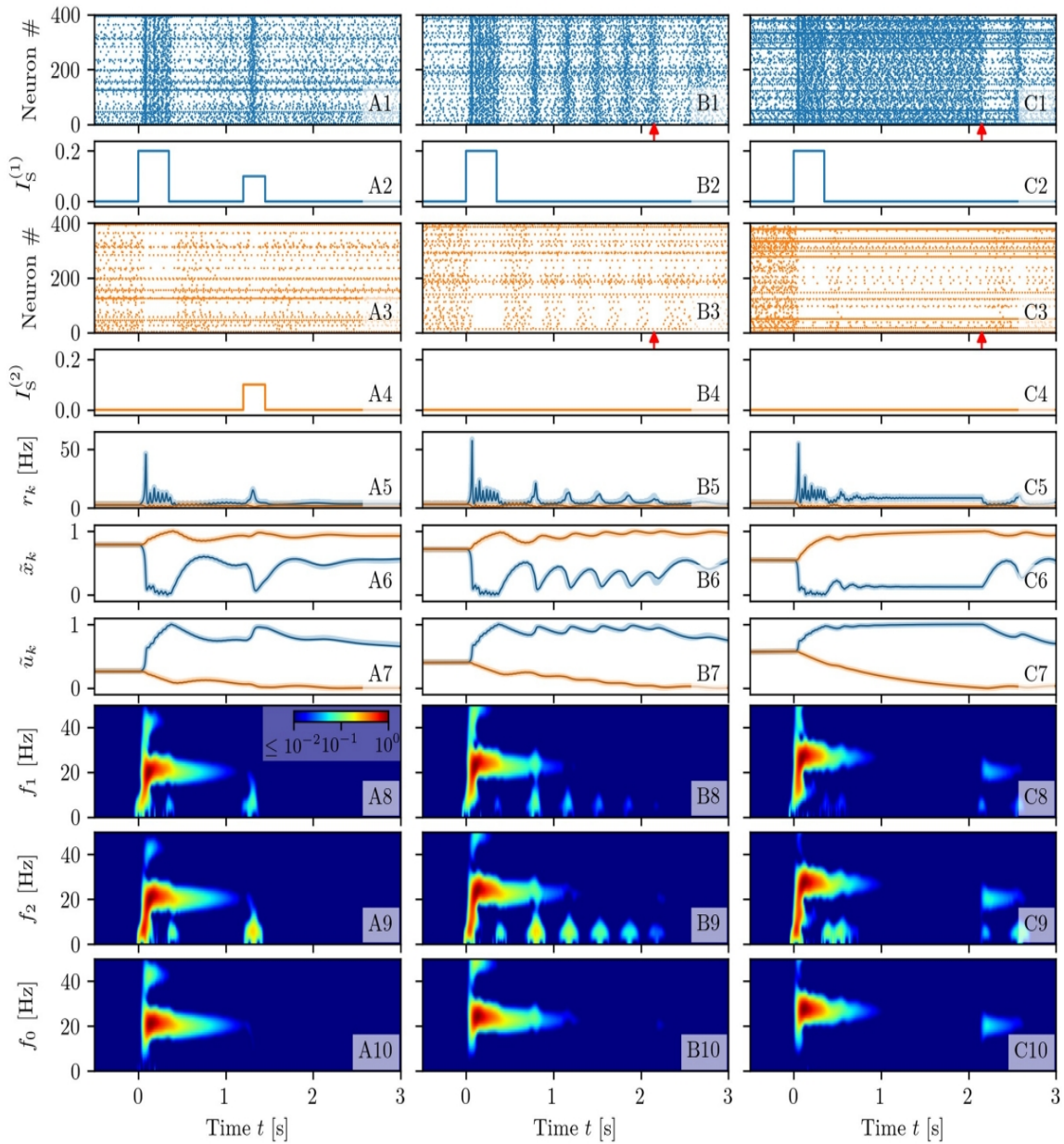
为了比较不同的模型，我们研究了它们对相同传递的刺激  $I_S = 2$  的反应，其中包括两个相同的矩形脉冲，高度为  $I_S = 2$ ，持续时间为 0.15 s，时间间隔为 0.15 s (见图 1(A2-B2))。当系统处于静止状态时，刺激就会出现，即其特征是低发射率。对于这两种比较，神经质量模型从  $r$ 、 $v$ 、 $x$  和  $u$  的初始值开始集成，这是从所考虑的网络的微观状态得到的 (更多解释请参见方法中使用 STP 的精确神经质量模型)。两种网络模型的反应是相同的：在没有刺激的情况下，每个脉冲触发一系列 4 个振幅下降的 PBs，然后是低活动阶段 (见图 1(A1-B1))。如图 1(A3-B3) 所示，由神经质量模型 (实线) 得到的种群发射率  $r(t)$  与  $\mu$ -STP 和 m-STP 的网络模拟结果基本一致 (阴影曲线)。对于所有模型，图 1(A4-B4) 和 1(A5-B5) 中显示的平均突触变量  $x$  和  $u$  揭示了 STP 在兴奋性刺激下的典型时间演变：可用资源  $x$  (利用因子  $u$ ) 由于释放的 PBs 系列而逐步减少 (增加)。此外，在没有刺激的情况下，在  $\tau_d$  和  $\tau_{df}$  分别为  $\mu$ -STP 所决定的时间尺度上， $x$  和  $u$  倾向于恢复到静止值  $x = 1$  和  $u = U_0(x=0.73$  和  $u=0.59)$ 。由

于  $\tau_d \ll \tau_f$ ，突触在突触前资源从抑郁中恢复后的 1 秒时间间隔内仍保持便利。 $x$  和  $u$  的时间过程的神经质量与网络相比，如图 1(A4-B4) 和 1(A5-B5)，显示了一个几乎完美的协议与网络的模拟 m-STP，而一些小的差异是观察与  $\mu$ -STP 网络相比。我们已经验证了这些差异不是由于有限的大小效应。进一步增加了网络的规模，并没有改善协议。相反，这些残留的差异可能是由于微观变量的相关性和波动  $\{X_i\}$  和  $\{U_i\}$ ，不考虑在介观模型 STP[41]，指出 [66] (另见这方面的讨论报道在分段短期突触可塑性的方法)。我们可以得出这个分段通过确认开发的神经质量模型繁殖详细的宏观动态网络 QIF 神经元  $\mu$ -STP 和 m-STP，因此在下面我们可以安全地依赖平均场模拟探索的基础上突触机制的工作。

## 多项目体系结构 [Multi-item architecture]

为了说明在 WM 中用来同时存储多个项目的体系结构，我们将分析我们希望存储两个项目的最简单的不平凡情况。为此，我们考虑了两个使用 STP 的兴奋性群体，它们分别存储一个项目，以及一个抑制性项目，这是允许项目竞争和激发活动的稳态调节所必需的。特别是，我们限制了非重叠的记忆：属于某一兴奋性群体的神经元只编码一个工作记忆项目。此外，关于 WM 项目的输入信息，以外部刺激的形式，只针对编码该项目的兴奋性人群，因此使反应具有选择性。

如前所述，只有兴奋性-兴奋性突触是可塑性的，因此我们对涉及抑制性群体的突触强度没有时间依赖性。此外，WM 项目应该在相同的基础上自由竞争，因此我们假设一个特定类型 (抑制性或兴奋性) 的种群内和同一类型的种群之间的突触耦合是相同的。总之，我们有  $\tilde{J}_{00}(t) = J_{ii}$ ,  $\tilde{J}_{0k}(t) = J_{ie}$ ,  $\tilde{J}_{k0}(t) = J_{ei}$ , for  $k > 0$  ;  $\tilde{J}_{kk}(t) = J_{ee}^{(s)} x_k(t) u_k(t)$ ,  $J_{kj}(t) = J_{ee}^{(c)} x_j(t) u_j(t)$ ,  $\forall k, j > 0$  其中，我们用 i (e) 指数表示抑制性 (兴奋性) 种群。此外，每个兴奋性群体内的突触连接，编码特定的记忆，将比不同兴奋性群体之间的连接更强，因此我们假设



**图 3:** 内存加载, 维护和排练。本文报道了不同背景电流的三个实验结果: 目标群体的选择性重新激活 ( $I_B = 1.2$ , A); 通过目标群体的自发重新激活 ( $I_B = 1.532$ , B) 和通过持续的异步活动 ( $I_B = 2$ , C) 来维持 WM。第一个 (蓝色, A1-C1) 和第二个 (橙色, A3-C3) 兴奋种群的网络活动的栅格图; 这里只显示了超过 200000 个神经元的活动。第一 (A2-C2)(第二 (A4-C4)) 兴奋性种群的刺激电流  $I_S^{(k)}(t)$  图谱。通过对神经质量模型 (实线) 和网络 (阴影) 的模拟, 计算出的兴奋性种群的种群发射率  $I_S^{(k)}(t)$  (A5-C5)、归一化可用资源  $\tilde{u}_k(t)$  (A6-C6) 和归一化利用因子  $\tilde{u}_k(t)$  (A7-C7)。从神经质量模型中获得的平均膜电位  $v_1(t)$  (A8-C8)、 $v_2(t)$  (A9-C9) 和  $v_0(t)$  (A10-C10) 的光谱图; 为了清晰起见, 这三种情况下的频率分别记为  $f_1$ 、 $f_2$  和  $f_0$ 。列 (B) 和列 (C) 中的红色箭头表示背景电流被设置为列 (A) 中使用的值  $I_B = 1.2$  的时间  $t = 2.15$  s 网络模拟是通过考虑三个  $N = 200,000$  个神经元种群 (共 600,000 个神经元) 的结构如图 2 所示而获得的。其他参数:  $\tau_m^e = 15$  ms,  $H^{(i)} = H^{(e)} = 0$ ,  $\Delta^{(i)} = \Delta^{(e)} = 0.1$ ,  $J_{em}^{(c)} = 5\sqrt{a}$ ,  $J_{ea}^{(s)} = 35\sqrt{a}$ ,  $J_a = 13\sqrt{a}$ ,  $J_{ai} = -16\sqrt{a}$ ,  $J_{in} = -14\sqrt{a}$ ,  $a = 0.4$ 。

$J_{ee}^{(s)} > J_{ee}^{(c)}$ 。一个共同的背景输入电流  $I_B$  影响着所有三个种群, 因此在控制网络的操作点方面起着至关重要的作用。通过应用于时间依赖性的外部电流  $I_S^{(k)}(t)$  来模拟传入刺激诱导的记忆项目的选择性存储和提取。所讨

论的多项架构如图 2 所示。

由于每个兴奋性种群与其他种群无法区分, 并且我们只有一个抑制池, 我们设置了清晰度  $H_0 = H^{(i)}$ ,  $H_k = H^{(e)} \forall k > 0$  和  $\Delta_0 = \Delta^{(i)}$ ,  $\Delta_k = \Delta^{(e)} \forall k > 0$ 。此外, 为

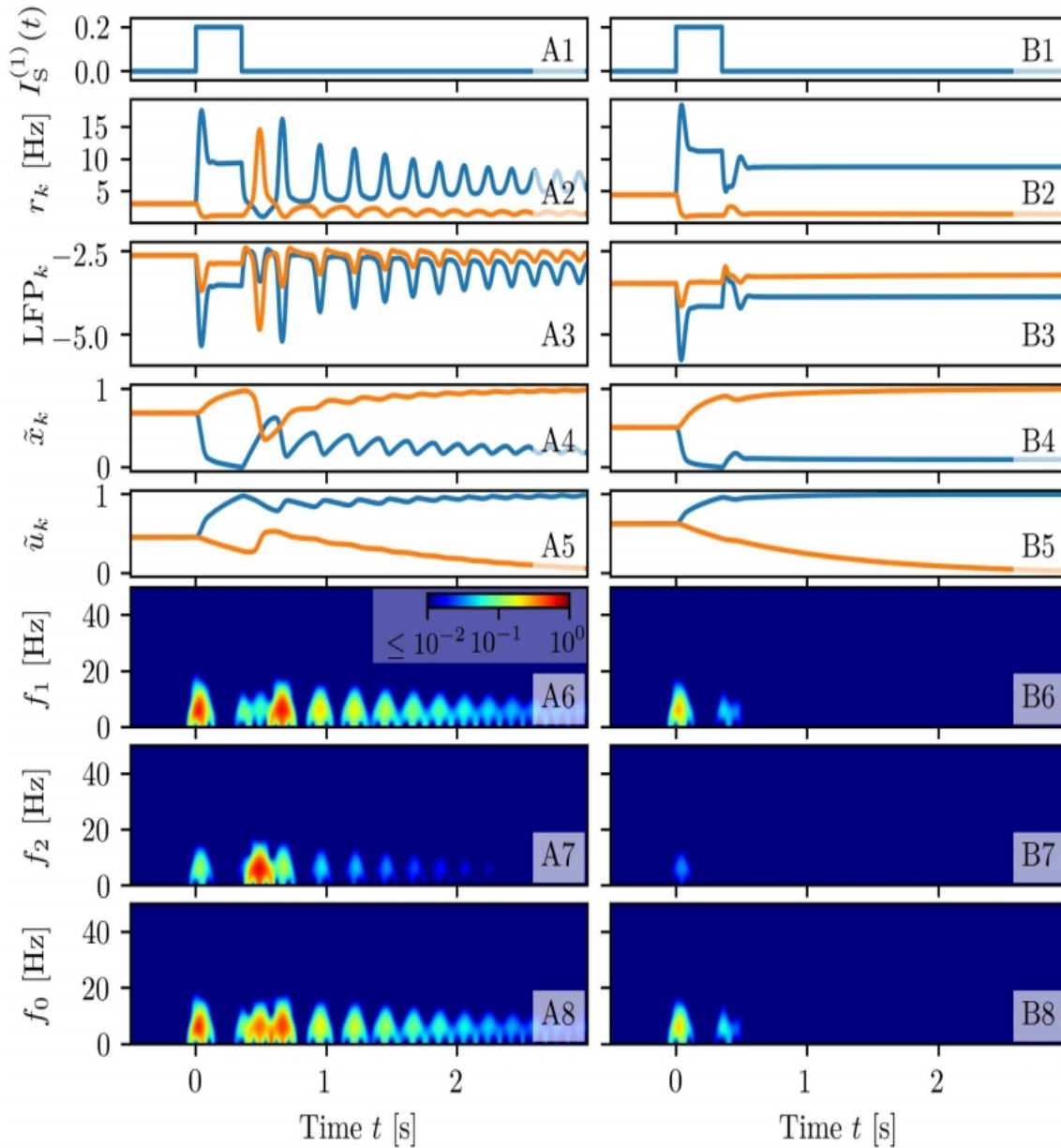


图 4: 一个启发式发射率模型的 WM 操作。本文报道了不同背景电流的两个实验结果：通过自发重新激活目标群体 ( $I_B = 1.520$ , A) 和通过持续的异步活动 ( $I_B = 2.05$ , B)。兴奋性人群 (A1-B1) 的刺激电流  $I_S^{(k)}(t)$  图谱。种群发射率  $r_k(t)$  (A2-B2), Eq(28)(A3-B3) 中定义的局部场势  $LFP_k$ , 归一化可用资源  $\tilde{x}_k(t)$  (A4-C4) 和归一化利用因子  $\tilde{u}_k(t)$  (A5-C6), 通过发射率模型模拟计算 (19), (21)。局部场势的光谱图:  $LFP_1(t)$  (A6 - B6),  $LFP_2(t)$  (A7 - B7)。所有其他参数值如图 3 所示。

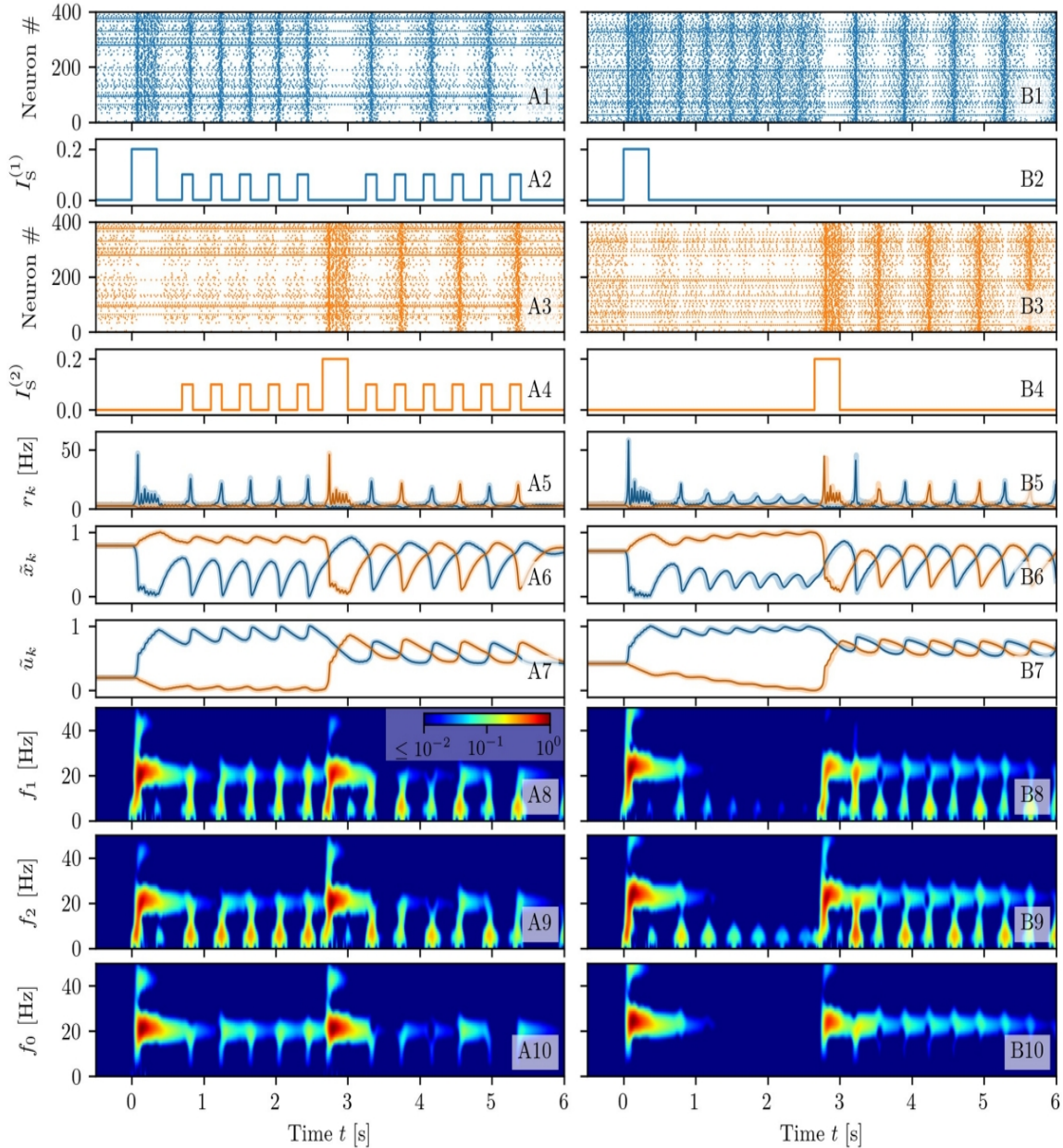
为了更好地突出突触参数的变化, 我们在下面报告了标准化可用资源  $\tilde{x}_k$  和标准化促进因子  $\tilde{u}_k^2$ 。

### 通过突触促进作用来维持记忆 [Memory maintenance with synaptic facilitation]

为了展示我们的模型重现 WM 活动的的能力, 我们在本小节中报告了三个不同的数值实验。特别地, 我们将展示该模型能够重现 WM 所需的特定计算操作: 即

记忆负载、延迟期间的记忆维护、记忆的选择性或自发的重新激活和记忆清除。该分析的结果报告在图 3 中, 我们将其拓扑结构与图 2 所示的拓扑结构进行了比较。更具体地说, 在网络模拟中, 我们考虑了总共 60 万个神经元的三个耦合种群。在图 5 中也报道了一个类似的比较, 其中研究了两个记忆项目之间的竞争。

**选择性重新激活。** 让我们从一个通过非特异性读出信号选择性地重新激活目标项目的例子开始, 针对两



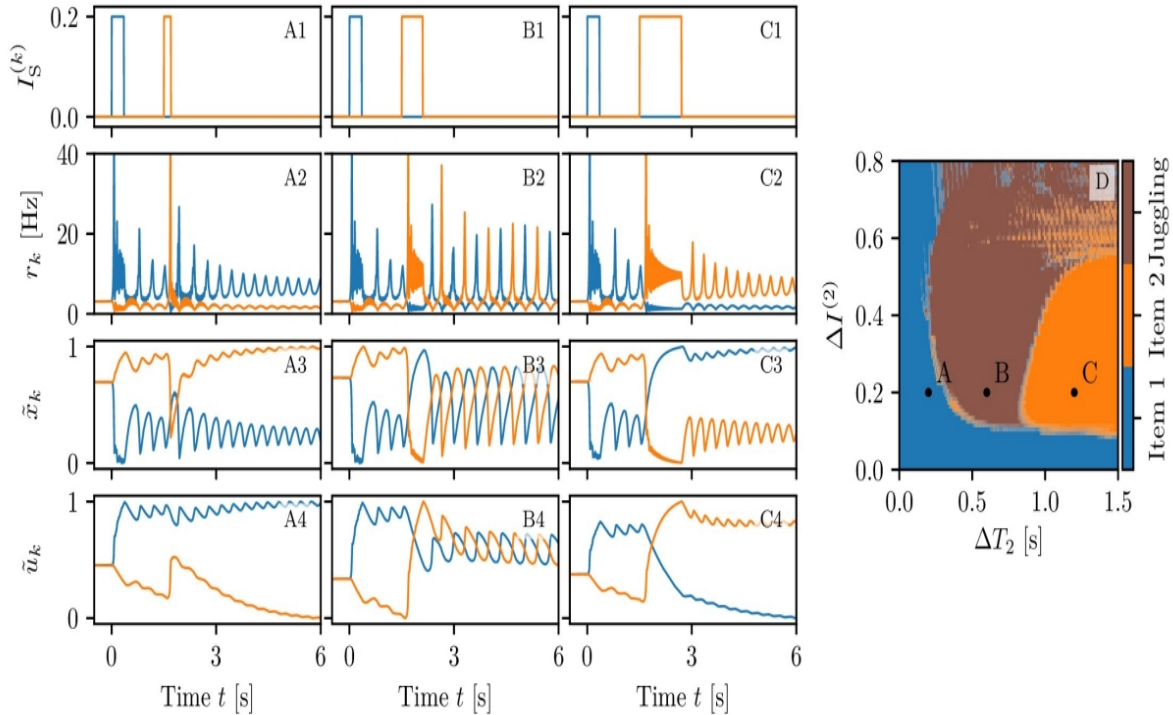
**图 5:** 同时兼顾两个记忆项目。记忆杂耍是在两个具有不同背景电流的实验中获得的：在存在周期性的非特异性刺激下 ( $I_B = 1.2$ , A) 和在自发的 WM 重新激活的情况下 ( $I_B = 1.2$ , A)。第一个 (蓝色, A1-B1) 和第二个 (橙色, A3-B3) 兴奋性人群的网络活动的栅格图。第一 (A2-B2) (第二 (A4-B4)) 兴奋性人群的刺激电流  $I_S^{(k)}(t)$  谱。通过对神经质量模型 (实线) 和网络 (阴影) 的模拟计算出的兴奋性种群的种群发射率  $r_k(t)$  (A5-B5)、归一化可用资源  $\tilde{x}_k(t)$  (A6-B6) 和归一化利用因子  $\tilde{u}_k(t)$  (A7-B7)。从神经质量模型中获得的平均膜电位  $v_1(t)$  (A8-B8)、 $v_2(t)$  (A9-B9) 和  $v_0(t)$  (A10-B10) 的光谱图。所有其他参数值如图 3 所示。

个兴奋性群体，如图 3 的左列 (A) 所示。由于观察到的动态并不依赖于加载项目的种群，在不丧失一般性的情况下，我们总是在种群 1 中加载项目 (由图 3 中的蓝色编码)。系统初始化在一个异步状态的低发射活动共同的人口 (如图 (A5) 所示)，因此突触变量有相同的值 (即  $\tilde{x}_1 = \tilde{x}_2 = 0.79$  和  $\tilde{u}_1 = \tilde{u}_2 = 0.26$ ) 由平均发射率 (见面板 (A6-A7))。

记忆负载在时间  $t = 0$  s 执行，通过以振幅  $\Delta I^{(1)} =$

0.2 和宽度  $\Delta T_1 = 350$  ms 的步长形式将刺激电流仅传递给种群 1 (面板 (A2))。在对这个刺激的反应中，种群显示了 PBs，如面板 (A1) 中的栅格图所示。这些 COs 的频率在  $\beta$  波段 (即  $\approx 21.6$  Hz)，从面板 (A8) 的光谱图中可以明显看出。除此之外，种群 1 中的 PBs 触发抑制种群中的 PBs，延迟  $\approx 1 - 2$  ms，而保持相同的 COs 频率，从面板 (A10) 的抑制种群谱图可以明显看出。因此，PBs 是通过一种类似于锥体神经元间网络 (PING) 一个





**图 6:** 两个记忆项目之间的竞争。通过等振幅的两步电流  $\Delta I^{(1)} = \Delta I^{(2)} = 0.2$  以三种不同的方式加载，第一个在  $t = 0$  传递，第二步在  $t = 1.5$  s 传递。第一步的持续时间始终为  $\Delta T_1 = 0.35$  s；第二步为  $\Delta T_2 = 0.2$  s (A 列)， $\Delta T_2 = 0.6$  s (B 列) 和  $\Delta T_2 = 1.2$  s (C 列)。刺激电流  $I_S^{(k)}(t)$  (A1-C1)、瞬时种群发射率  $r_k(t)$  (A2(橙色)(A2-C2)、归一化可用资源  $\tilde{x}_k(t)$  (A3-C3) 和归一化利用因子  $\tilde{u}_k(t)$  (A4-C4)。最终记忆状态作为刺激的振幅  $\Delta I^{(2)}$  和宽度  $\Delta T_2$  的函数在 (D) 中，三个字母 A、B、C 是指在相应列中检查的状态。面板 (D) 中报告的数据是通过在不同的阶段  $\varphi$  进行相对于第一个种群的 CO 周期的第二次刺激而获得的：考虑了  $\varphi \in [0, 2\pi)$  间隔中的 20 个等距阶段。对于这三种可能的结果中的每一种，图像创建的透明度与测量的次数的比例相对应。这三个图像已经被合并，最终形成了面板 (D)。除  $I_p = 1.532$  外，所有其他参数值如图 3 所示。

[67] 的机制产生的，尽管事实上 COs 的频率现在在  $\beta$  波段。

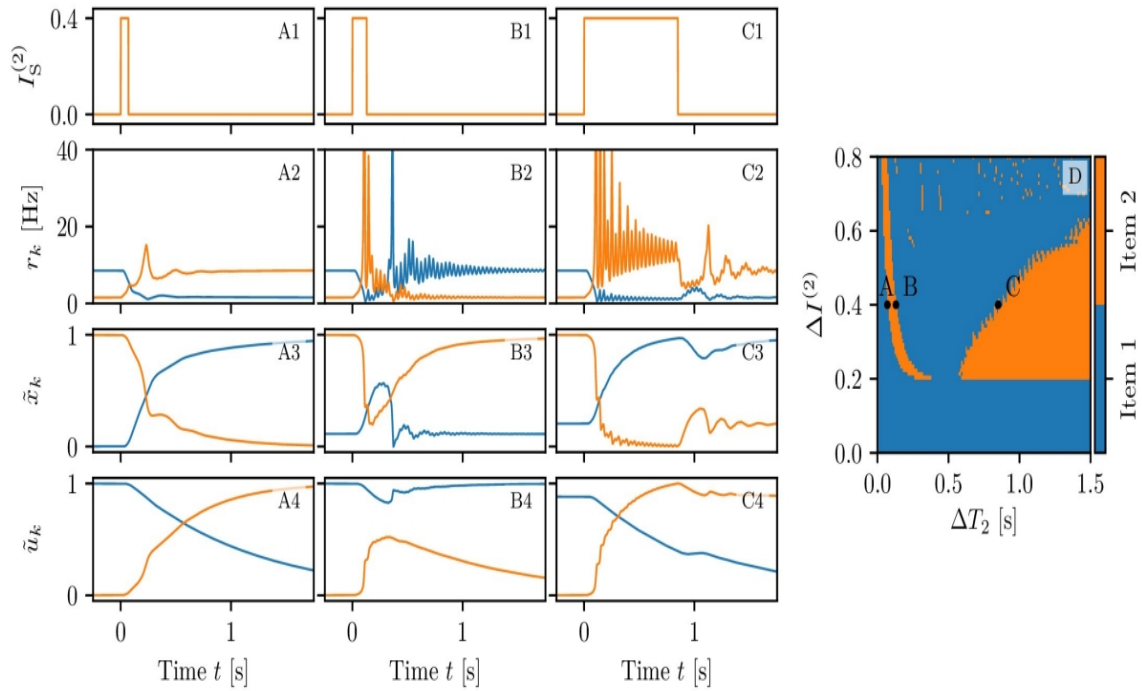
种群 1 中神经元的强烈放电改变了其传出突触的内部状态，从而导致  $x_1(u_1)$  的初始下降 (增加) (面板 (A6-A7))。抑郁在短时间尺度的  $\approx \tau_d$  上盛行，而在较长时间  $t > 0.5$  s 时， $\tilde{x}_1$  几乎恢复到其初始值，突触保持便利， $\tilde{u}_1 > 0.73$ ，持续 1 或 2 秒 (见面板 (A7))。

种群 2 (用图 3 中的橙色表示) 不受到内存加载的特别影响。事实上，种群 2 的异步活性只有轻微的减少，这反映在  $x_2(u_2)$  的小幅增加 (减少) (见面板 (A3) 和 (A6-A7))。这是由于抑制性爆发的作用，它不能支持种群 2 中的 PBs，但足以调节其异步活性，如图 (A9) 中的光谱图所示。

由于关于初始刺激的信息存储在突触的促进过程中，我们预计，通过向两个种群呈现一个微弱的非特异性读出信号，记忆将被重新激活，即使种群的活动回到了自发的水平。事实上，如果延迟一段 1.2 s 从初始内存负载，我们注入一个弱刺激电流振幅 0.1 时间间隔  $\Delta T = 250$  ms 兴奋神经元，我们观察到只有蓝色的神

经元人口响应通过发射 PB 短暂的持续时间。其他与加载项目无关的神经元保持在基线活动水平，尽管有刺激 (面板 (A3))。种群 1 中 PB 的发射也有刷新内存的效果，即在延迟期间下降到初始值的利用因子  $u_1$ ，返回到在加载项时达到的值。因此，内存可以保持更长的时间。

**自发的重新激活。** 在第二个例子中，如图 3 的中心列 (B) 所示，我们考虑了这样一种情况，即即使在没有读出信号的情况下，目标种群也会通过发射一系列规则的 PBs 自发地重新激活。获得这种情况下我们增加背景信号从  $I_B = 1.2$  到  $I_B = 1.532$ ，因此系统在政权的自发低活动状态共存的兴奋人口周期性发出 PBs (更多细节在新兴状态看到分段分岔分析部分内的方法)。在之前的实验中，系统初始化在一个低发射活动状态，其中只有自发活动存在。内存项在填充 1 中加载 (请参见面板 (B1-B5))。在这种情况下，种群 1 通过发射一系列频率稍高的频率 ( $\approx 24.1$  Hz) 来编码项目前一种情况是，由于  $I_B$  的增加，但仍在  $\beta$  范围内 (如面板 (B8-B10) 所示)。经过短时间的延迟后，PBs 以一种自我维持的方式有规律地出现：每次重新激活都会导致  $\tilde{u}_1$  的增加和  $\tilde{x}_1$  的



**图 7:** 具有持续活动的内存项切换。三列 (A-C) 指的是  $\Delta T_2$  的三个值，我们将内存从一个项目切换到另一个项目，这是一个支持持久状态活动的背景电流  $I_B = 2$ 。(A)  $\Delta T_2 = 70$  ms; (B)  $\Delta T_2 = 130$  ms 和 (C)  $\Delta T_2 = 850$  ms。第二个兴奋性人群 (A1-C1) 的刺激电流  $I_S^{(2)}(t)$  图谱。通过神经质量模型模拟计算出的种群放电率  $r_k(t)$  (A2-C2)、归一化可用资源  $\tilde{x}_k(t)$  (A3-C3) 和归一化利用因子  $\tilde{u}_k(t)$  (A4-C4)。最终记忆状态作为刺激的振幅  $\Delta I^{(2)}$  和宽度  $\Delta T_2$  的函数在 (D) 中，三个字母 A、B、C 是指在相应列中检查的状态。其他参数如图 3 所示，除了  $I_B = 2$ 。

减少。两个 PBs 之间的时间间隔由恢复足够的突触资源以释放一个新的 PB 所需的时间决定，即由控制抑郁 [43,44] 的时间尺度  $\tau_d$  决定 (如面板 (B6) 所示)。因此，我们通过突触促进进化来维持记忆，这是由 PBs 更新的。从面板 (B8) 中报告的种群谱图中可以看出，每当 PB 被传递时，在  $\delta$  波段观察到频率为 3Hz 的瞬态振荡。在 WM 任务 [39] 中，当猴子的 PFC 中加载项目时，也观察到类似的瞬态振荡。这些振荡的特征也出现在其他兴奋性群体的光谱图中 (面板 (B9))，但在这种情况下，它们是由于阈下膜电位的调制，而不是 PBs。值得注意的是， $\delta$ -振荡只通过兴奋性种群的活动来维持，因为在抑制光谱图 (面板 (B10)) 中没有它们的痕迹。

PBs 的序列可以通过减少激励  $I_B$  来终止：该操作在初始刺激后的时间  $t = 2.15$  s 进行，并由面板 (B1) 和 (B3) 中的红色箭头表示。同样，在这个实验中，记忆负荷和检索是有选择性的，因为第二个种群活动几乎不受这些操作的影响，因为从面板 (B3) 中报告的栅格图中可以看出。

**持续的活动。** 作为第三个实验，我们考虑了一种情况，即通过目标群体的持续活动来维持记忆项目的情况，如图 3 的右栏 (C) 所示。这是可能的当非特定背景输入

$I_B$  进一步增加，这样我们可以观察多稳定性在三个异步状态：一个对应的自发活动低发射率兴奋性人口和其他两个对应人口一个 (两个) 持续状态增加发射活动和人口两个 (一个) 在自发的活动。更多的细节可以在分岔分析中找到。当时间  $t = 0$  时，内存项在种群 1 中加载时，种群通过在  $\beta-\gamma$  波段发射一系列具有 27.2Hz 频率的 PBs 来响应 (见面板 (C8-C10))。如面板 (C1) 和 (C5) 所示，一旦加载结束，蓝色种群进入持续放电状态，其特征是几乎恒定的放电率  $r_1 \simeq 8.6$  Hz 与突触变量的恒定值相连。特别是，由于神经元的持续放电 ( $\tilde{x}_1 = 0.13$ ) (见面板 C6)。然而，资源的缺乏被相当高的利用因子  $\tilde{u}_1 = 0.98$  (在面板 (C7) 中报告) 所弥补。事实上，在这种情况下，内存会通过持续的峰值活动不断地刷新。在时间  $t = 2.15$  s 时，用面板 (C1) 和 (C3) 中的红色箭头表示， $I_B$  的值被降低到  $I_B = 1.2$ ，并且持续的活动被中断。如果 WM 只基于峰值活动，这将对应于内存清除。相反，在这种情况下，它只代表了持续活动的中断，当促进作用在几秒钟后恢复到其原始值时发生的记忆清除 ( $u_1$  的衰减在面板 (C7) 中很明显)。第二个种群，没有参与记忆加载，始终处于一个低发射率的状态 (面板 (C3) 和 (C5))。

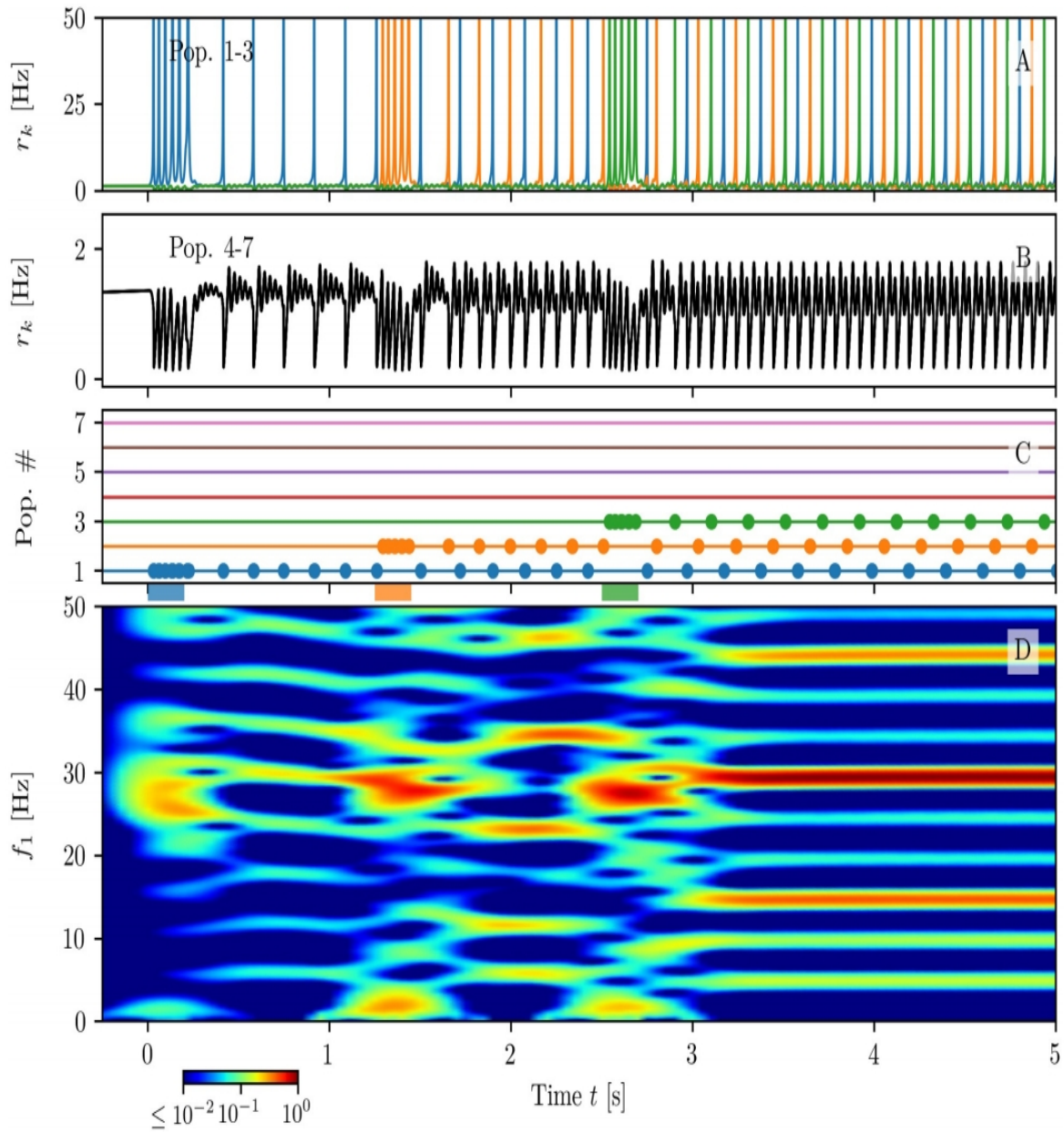
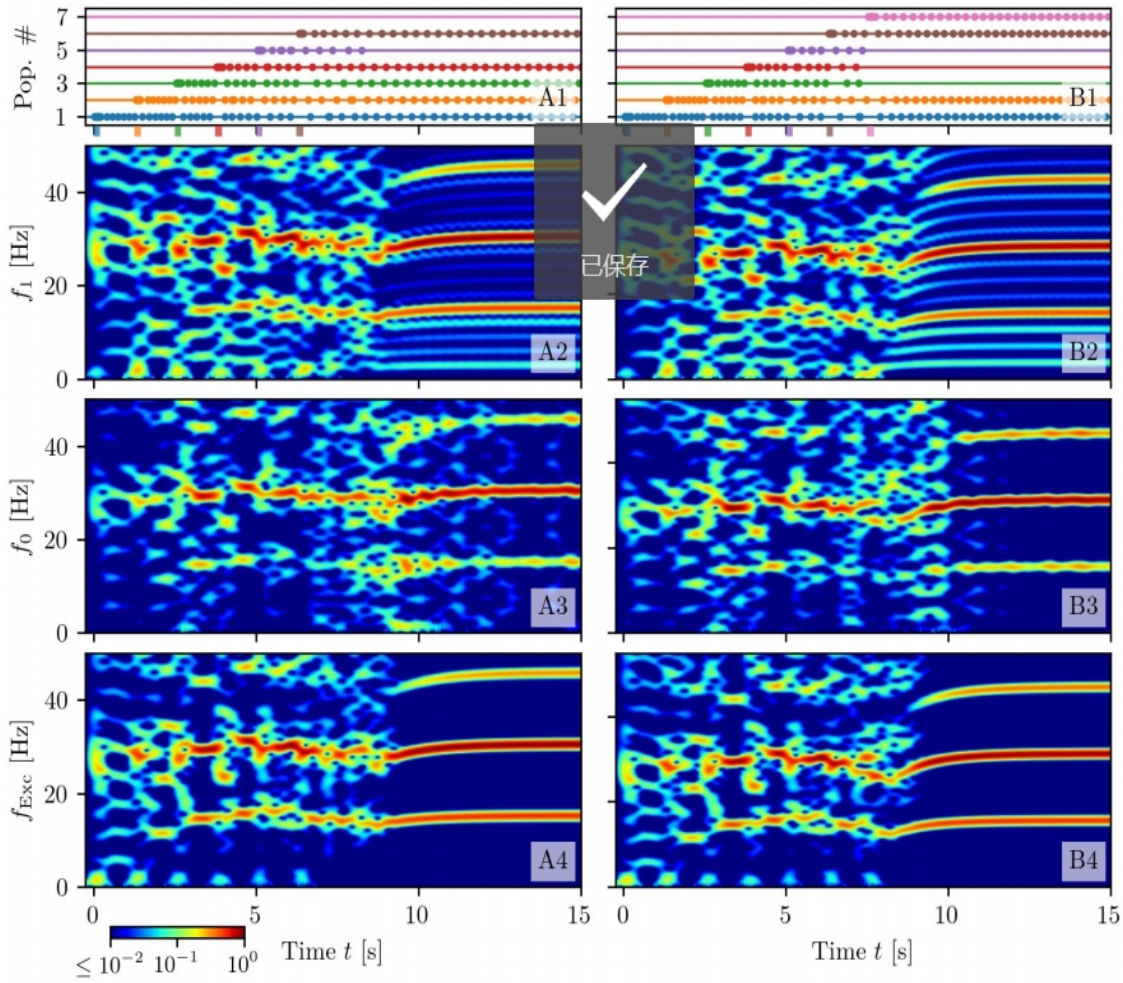


图 8: 多项内存加载。兴奋性种群的放电率  $r_k(t)$ : 蓝色、橙色和绿色曲线对应  $k = 1, 2, 3$  (A), 而黑色曲线对应  $k = 4, \dots, 7$  (B)。兴奋性人群的 PBs 显示在 (C) 中: 没有点的水平线表示低活动状态; 彩色的点表示 PBs 的出现。时间轴上的彩色条表示针对相应人群的刺激脉冲的存在。在本例中, 只有种群  $k = 1, \dots, 3$  被刺激。在面板 (D) 中报道了种群  $v_1(t)$  的平均膜电位的光谱图参数:  $N_{\text{pop}} = 7, \tau_m^e = 15 \text{ ms}, \tau_m^i = 10 \text{ ms}, J_{ee}^{(s)} = 154, J_{ee}^{(c)} = \frac{4}{7} \cdot 18.5, J_{ei} = -26, J_h = \frac{4}{2} \cdot 97, J_{ii} = -60, I_B = 0, H^{(e)} = 0.05, H^{(i)} = -2, \Delta^{(e)} = \Delta^{(i)} = 0.1$ 。

正如预期的那样, 神经质量动力学几乎完美地再现了 m-STP 对所有三个考虑的实验的网络动力学。特别是, 这可以通过阴影线和对应于网络模拟的实体线之间的一致性来理解, 详见图 3(A5-C5)、3(A6-C6) 和 3(A7-C7)。

此外, 需要注意的是, 这三个实验的内存加载都具有相似的光谱特征。如图 3(A8-B8-C8) 和图 3(A9-B9-C9) 所示, 兴奋人群在  $3 - 18 \text{ Hz}$  范围内可观察到短暂

的宽带反应, 与刺激开始锁定, 随后在  $\beta - \gamma$  范围 (即  $21 - 27 \text{ Hz}$ ) 的稳态活动, 持续整个刺激时间。宽带振荡的出现是由于一个基频  $\simeq 2 - 3 \text{ Hz}$  的谐波的激发, 与内存中的一个项目加载有关。类似地,  $\beta - \gamma$  活动是由记忆加载启动的, 在这种情况下, 在受刺激的兴奋种群中诱导了向焦点平衡状态的阻尼振荡: 阻尼振荡由抑制池通过一种类似 ping 的机制维持。令人惊讶的是, 在人类 [62] 的初级躯体感觉皮层中, 刺激锁定的脑电图反应也



**Fig 9. Maximal capacity.** Response of the system when  $N_L = 6$  (column (A)) or  $N_L = 7$  (column (B)) excitatory populations are successively stimulated at a presentation rate of 0.8 Hz. Population bursts of excitatory populations (A1-B1): horizontal lines in absence of dots indicate quiescence phases at low firing rates  $r_k$  for populations  $k = 1, \dots, 7$ . Dots mark PBs of the corresponding population. The coloured bars on the time axis mark the starting and ending time of stimulating pulses, targeting each population. Spectrograms of the mean membrane potential  $v_1(t)$  (A2-B2),  $v_0(t)$  (A3-B3) and of the mean membrane potentials averaged over all the excitatory populations (A4-B4); for clarity the corresponding frequencies have been denoted as  $f_1, f_0$  and  $f_{\text{Exc}}$ . Parameter values as in Fig 8.

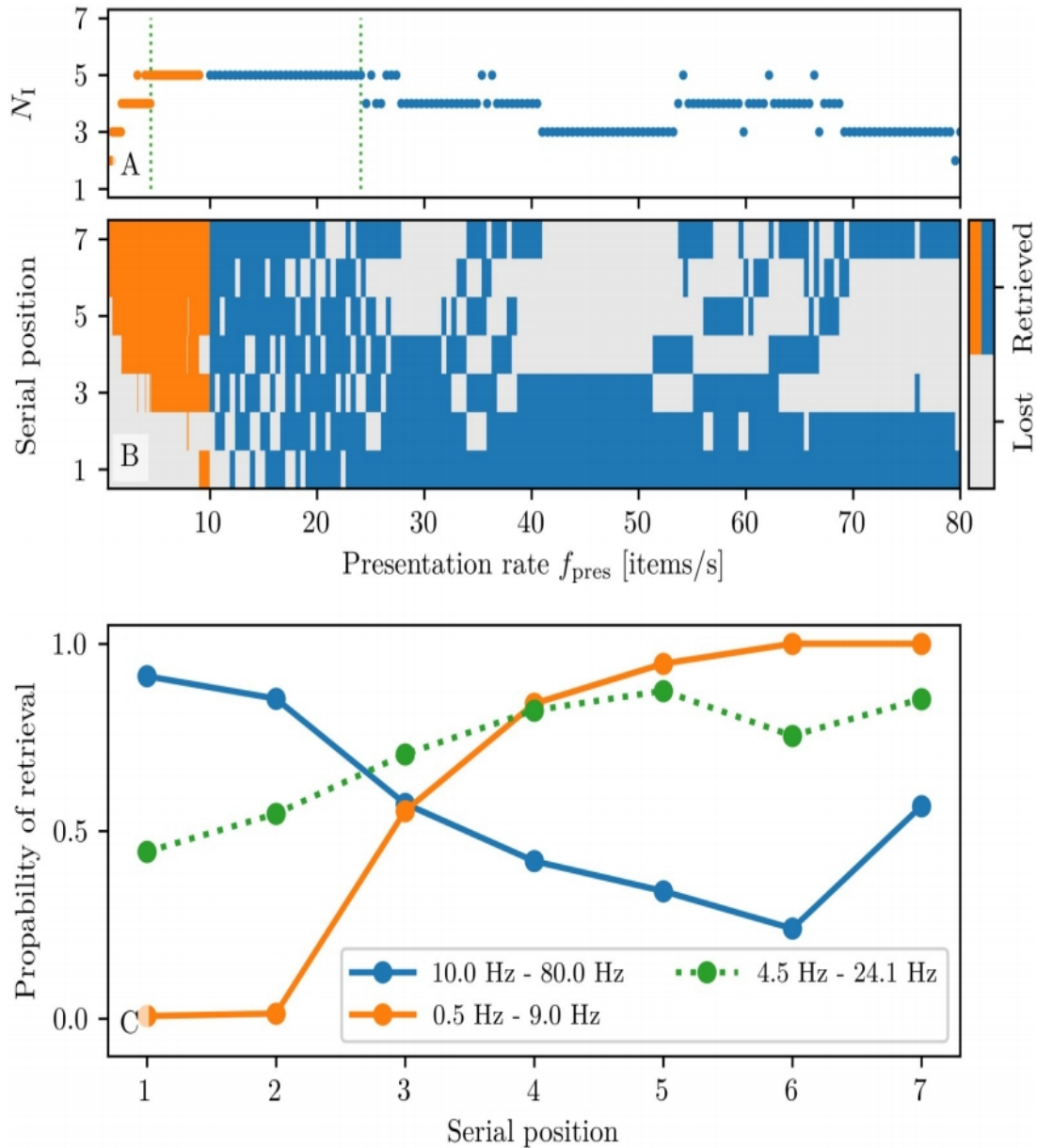
**图 9: 最大容量。** 当  $N_L = 6$  (A 列) 或  $N_L = 7$  (B 列) 兴奋性群体以 0.8 Hz 的呈现率连续被刺激时, 系统的反应。兴奋性种群的种群爆发 (A1-B1): 没有点的水平线表示种群  $k = 1, \dots, 7$  在  $r_k$  的低发射率下的静止阶段。点表示相应种群的 pb。时间轴上的彩色条标记了刺激脉冲的开始和结束时间, 针对每个种群。平均膜电位  $v_1(t)$  (A2-B2)、 $v_0(t)$  (A3-B3) 和所有兴奋种群 (A4-B4) 平均膜电位的谱图, 相应的频率记为  $f_1, f_0$  和  $f_{\text{Exc}}$ 。参数值如图 8 所示。

有类似的诱发功率谱报道。具体见 Ref[62], 如图 1B 所示。刺激开始诱发 4 – 15 Hz 范围内的宽带活动, 然后在振动触觉刺激期间在  $\approx 26$  Hz 的静止活动。

**与启发式发射率模型比较。** 为了结束这个小节, 让我们比较使用 STP 的精确神经质量模型 (公式 (1), (2)) 和一个启发式发射率模型, 该模型开发用来模拟 m-STP QIF 网络的动力学 (更多细节见小节启发式发射率模型)。最近的研究表明, 在这种缺乏可塑性的情况下, 发射率模型无法捕捉到相应的 QIF 网络 [29,53] 所显示的一

些宏观行为。特别是, 它不能复制抑制网络 [53] 中存在的快速 COs, 也不能通过外部  $\beta$  强迫的非线性共振来清除记忆, 这与强迫 [29] 下的尖峰网络相反。在这里, 我们想了解哪些网络的动态最终丢失, 通过使用这样的启发式模型与 STP。

因此, 我们以相同的拓扑结构, 重复了通过自发的再激活和图 3 (B) 和 3 (C) 中先前报道的导致记忆维持的实验。该分析的结果如图 4 所示: 即 (A) 列用于自发再活化, (B) 列用于持续活性。更详细地说, 多种群网络



**图 10:** 记忆容量与呈现率的依赖性。(A) 慢速 ([0.5: 9.0] Hz, 橙色) 和快速呈现率 ([10: 80] Hz, 蓝色) 的检索项目  $N_I$  与呈现频率的总数。两条绿色虚线表示  $N_I$  最大的最优速率区间。(B) 地图显示检索到的项目在一个给定的串行位置, 表示率在间隔 [0.5: 80] Hz。(C) 慢 (橙色) 和快速 (蓝色) 呈现率的检索与序列位置的概率。为了估计这些概率, 在间隔 [0.5: 9] Hz 和 150 英寸的 [10,80] Hz 中考虑了 150 个等距率。绿色虚线表示在 (A) 中两条绿色虚线所包围的速率区间内估计的概率如果相应的人群在最后一次刺激后 20 秒内仍提供 PBs, 则认为该项目为检索。所有其他的参数值如图 8 所示。

在具有异步活动和低发射率的静止状态下初始化 (见面板 (A2-B2)); 在时间  $t=0$  s, 振幅  $\Delta I^{(1)} = 0.2$  和时间宽度  $\Delta T_1 = 350$  ms 的当前步长被注入种群 1 (蓝线), 如面板 (A1-B1) 所示。当选择背景电流  $I_B = 2.05$  时, 一旦刺激被移除, 种群 1 进入一个周期性的 PBs 循环, 每个循环都刷新突触促进并允许记忆维持 (第 (A) 列)。通过将电流增加到  $I_B = 2.05$ , 刺激导致种群 1 进入一种持续的放电活动状态, 这使突触变量保持在几乎恒定的值

(列 (B))。因此, 启发式发射率模型能够再现由精确的神经质量模型所执行的 WM 操作。然而, 当比较发射率时间痕迹 QIF 网络和确切的神经质量模型 (见图 3(B5-C5)) 与对应的启发式发射率模型 (如图 4(A2-B2)), 我们注意到, 开始刺激后, 人口发射率 QIF 网络和确切的神经质量模型表现出快速阻尼成本  $\beta - \gamma$  范围, 完全没有在启发式率模型。这些发现被谱图 3 (比较图 3(B8-B10) 和 3(C8-C10) 与图 4(A6-A8) 和 4(B6-B8)) 证实, 表明在

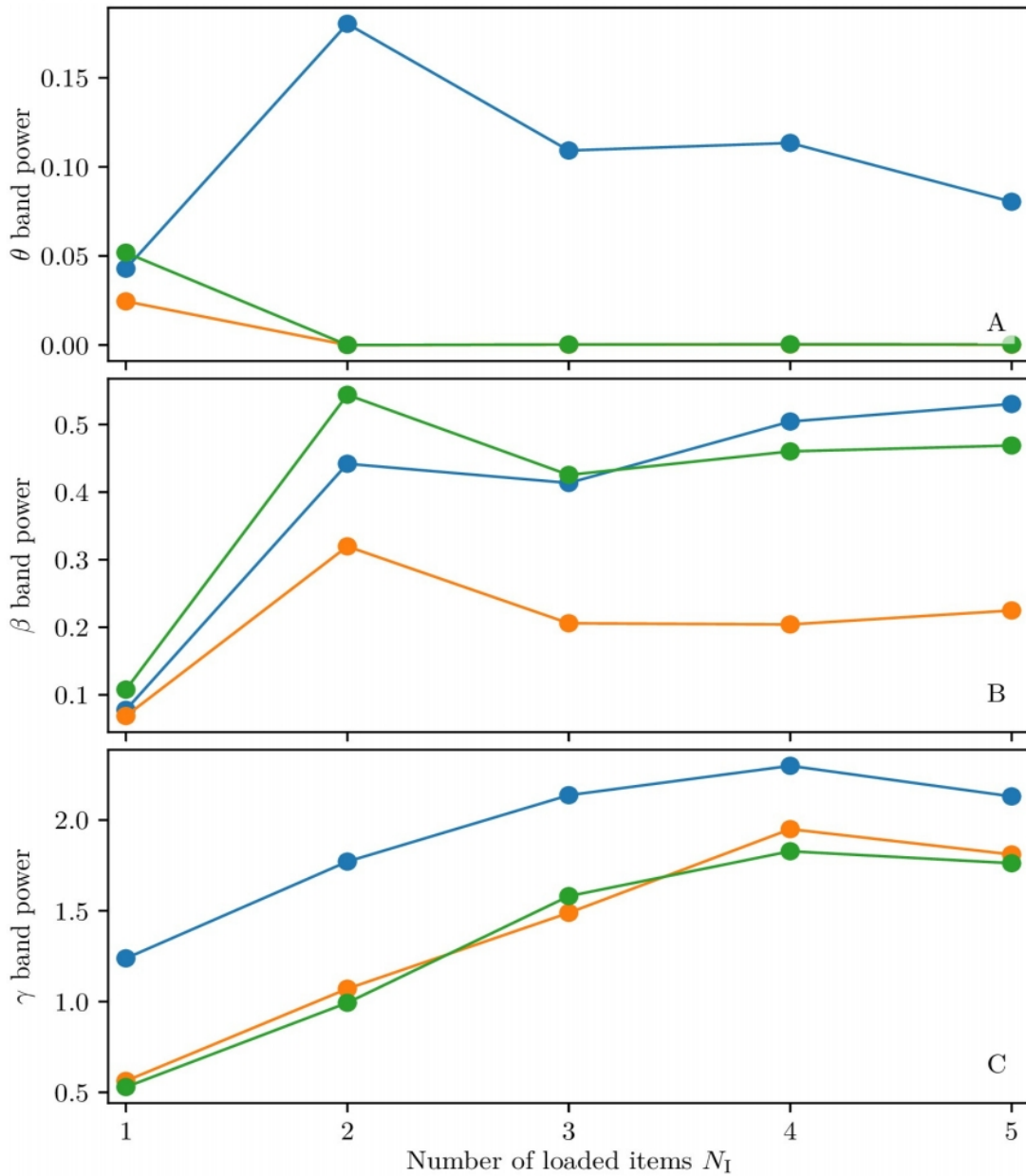


图 11: 电源依赖于加载项目的数量。 $\theta$  波段 (3–11 Hz)(A)、 $\beta$  波段 (11–25 Hz)(B) 和  $\gamma$  波段 (25–100 Hz)(C) 的功率作为加载项目的  $N_L = N_I \leq 5$  数量的函数。指定频带的功率谱积分显示了兴奋人群的平均膜电位  $v_1(t)$ 、抑制人群的平均膜电位  $v_0(t)$ (橙色符号) 和所有兴奋人群的平均膜电位(绿色符号)。功率谱已经在 10 秒的时间窗口内被评估, 在加载  $N_I$  项目后, 当这些项目在 WM 中被杂耍时。参数值如图 8 所示。

两个实验中, 启发式模型的  $\beta - \gamma$  波段的功率非常小。

这种缺失的原因与刺激导致种群处于激发状态有关, 这是一个稳定的节点平衡, 而不是焦点, 对于精确的神经质量模型; 因此, 在这种情况下, 不可能观察到与记忆加载相关的瞬态 PBs。因此, 启发式模型没有显示任何在  $\beta$  和  $\gamma$  波段的活动, 尽管这种活动已经被实验报道在猴子执行 WM 任务 [31] 的 PFC 和在人类的初级躯体感觉皮层由于振动触觉刺激 [62], 并与 [68] 的记忆负荷和回忆相关。此外, 正如我们将在多项内存加载小

节中详细讨论的那样, WM 中许多项的加载通常与  $\gamma$  功率增强有关, 如各种实验 [21,69,70] 所示。虽然这种效应存在于我们的精确神经质量模型中, 在该模型中, 高频振荡由于瞬态振荡朝向焦点平衡的共振机制而增强, 但这方面不能被这个启发式发射率模型清楚地再现。

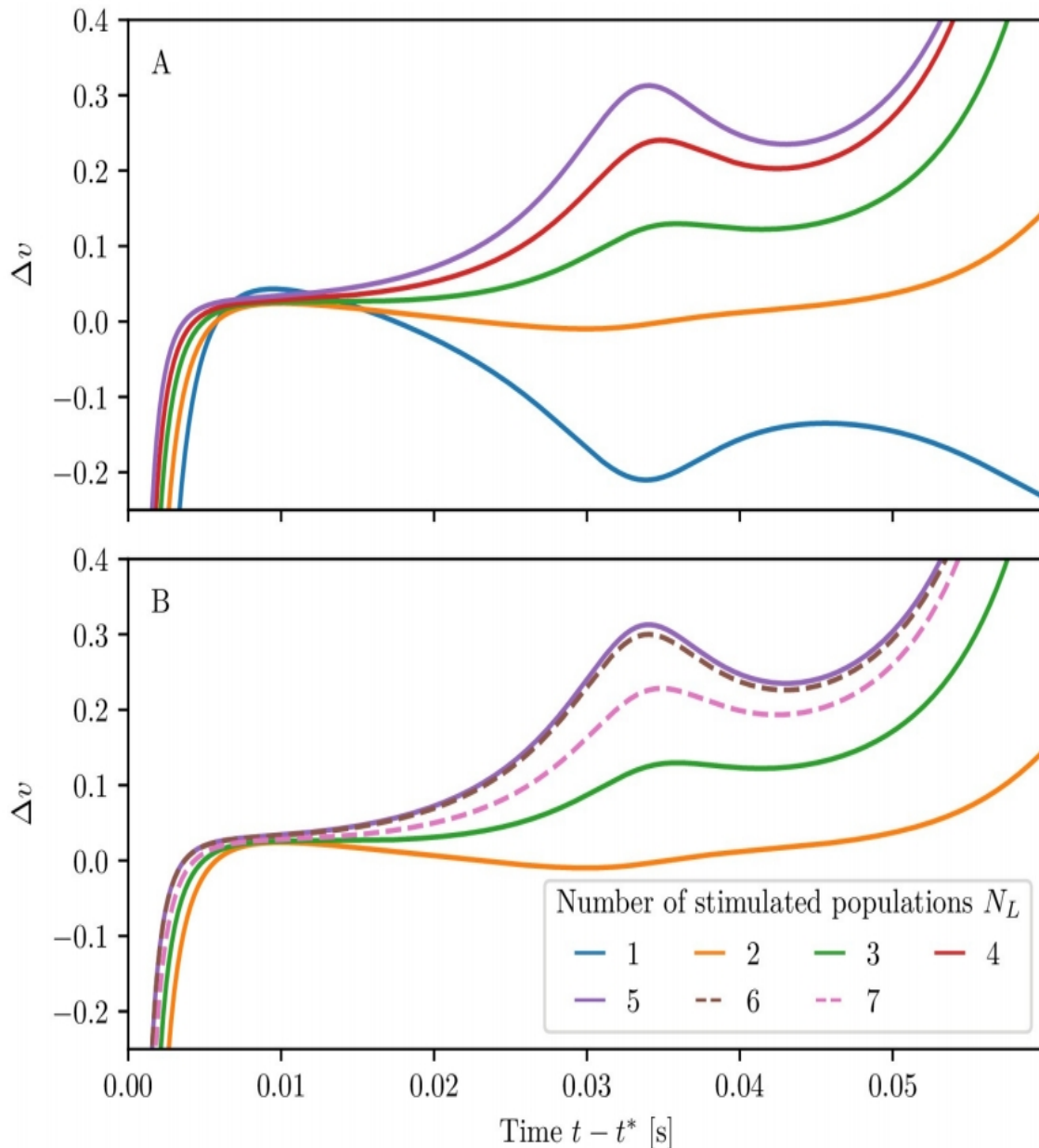


图 12: 膜电位差与加载项目数量的依赖关系。刺激不同数量  $N_L$  时, 膜电位与时间  $\delta v$  的差异。所呈现的时间序列与  $t$  对齐, 这标志着 PB 从种群 1 中释放。用参数值依次刺激种群, 如图 8 所示。

### 两个记忆项目之间的竞争 [Competition between two memory items]

在本小节中, 我们验证了当加载两个记忆项目时, 所研究的设置的稳健性, 每个兴奋性人群都有一个。特别是, 我们将研究两个加载项目之间竞争的可能结果, 并强调导致记忆杂耍 [71] 的机制。更具体地说, 我们将考虑三种不同的操作模式, 其中由于不同的机制, 在 WM 中维护项目: 即在第一种由于周期性刺激; 第二个是由于自我持续的周期性 PBs, 最后一个是由于持续的峰值活动。

**周期性刺激。**首先, 我们分析了在对兴奋性群体存在周期性非特异性刺激时的两项记忆杂耍。如图 5 的左列 (A) 所示, 在时间  $t = 0$  时, 我们通过刺激种群 1 来加载种群 1 中的第一项  $\Delta T_1 = 350$  ms, 兴奋步长幅度为  $\Delta I^{(1)} = 0.2$  (见面板 (A2))。种群 1 通过促进其传出突触来编码该项目。这是一系列通过类似 ping 的机制发射的频率为  $\approx 21.6$  Hz 的结果, 从面板的光谱图 (A8-A10) 的光谱图可以明显看出。随后, 将振幅小、持续时间短的非特异性刺激周期序列传递给两个种群 (即每隔 400 ms 施加振幅值为 0.1、持续时间为 150 ms 的阶电流)。这些足以刷新与种群 1 相关的内存, 每次都有反

应, 通过发出一个简短的 PB 能够恢复  $\tilde{u}_1$  到一个高值 (面板 (A7))。相反, 种群 2 仍然处于低活动状态 (面板 (A3) 和 (A5))。

第二项在  $t = 2.65$  s 加载, 通过向总体 2 呈现等于  $t = 0$  呈现的信号 (面板 (A4))。此外, 该项的加载与  $\beta$  范围内释放的 PBs 有关, 并涉及抑制人群。在展示第二项时, 上一项被暂时禁止。然而, 当非特异性刺激再次呈现给两个种群时, PBs 在两个种群中都被触发, 导致处于反相位, 即在每个读出脉冲时, PBs 在两个种群之间交替。因此, 与每个项目相关的周期是读出信号之间间隔的两倍 (参见面板 (A1) 和 (A3))。这是由于一个兴奋性群体中的 PB 刺激了群体 0 中的抑制性神经元的作用, 从而抑制了另一个兴奋性群体的活动, 导致了在工作记忆中观察到的两个项目之间的杂耍。从面板 (A8-A10) 的光谱图中可以清楚地看出, 兴奋群体的非特异性刺激在其光谱图中在 2–3 Hz 中诱导局部峰, 而不涉及抑制群体。后者反而以频率  $\approx 21.6$  Hz 振荡, 从而诱导了对两个兴奋性群体的神经活动的调节。这就解释了在 20-25 Hz 左右的三个光谱图中出现的一系列峰。

自我维持的人口爆发。现在让我们考虑一个更高的背景电流 (即  $I_B = 1.532$ ), 在那里, 每个兴奋性种群都可以发出自我持续的周期性 PBs。在这种情况下, 没有必要传递非特异性的周期性刺激来刷新突触记忆。这两个项目的加载是通过应用 ( $\Delta I^{(1)} = \Delta I^{(2)} = 0.2$ ,  $\Delta T_1 = \Delta T_2 = 0.35$  s) 之前相同的电流来完成的, 如图 5(B2) 和 5(B4) 所示。内存加载再次通过一系列在  $\beta$  范围内发射的突发, 通过类似 ping 的机制发生。一旦加载, 一系列后续的 PB, 频率为  $\approx 2.90$  Hz (见图 5(B1)、5(B5) 和 5(B8-B10))。

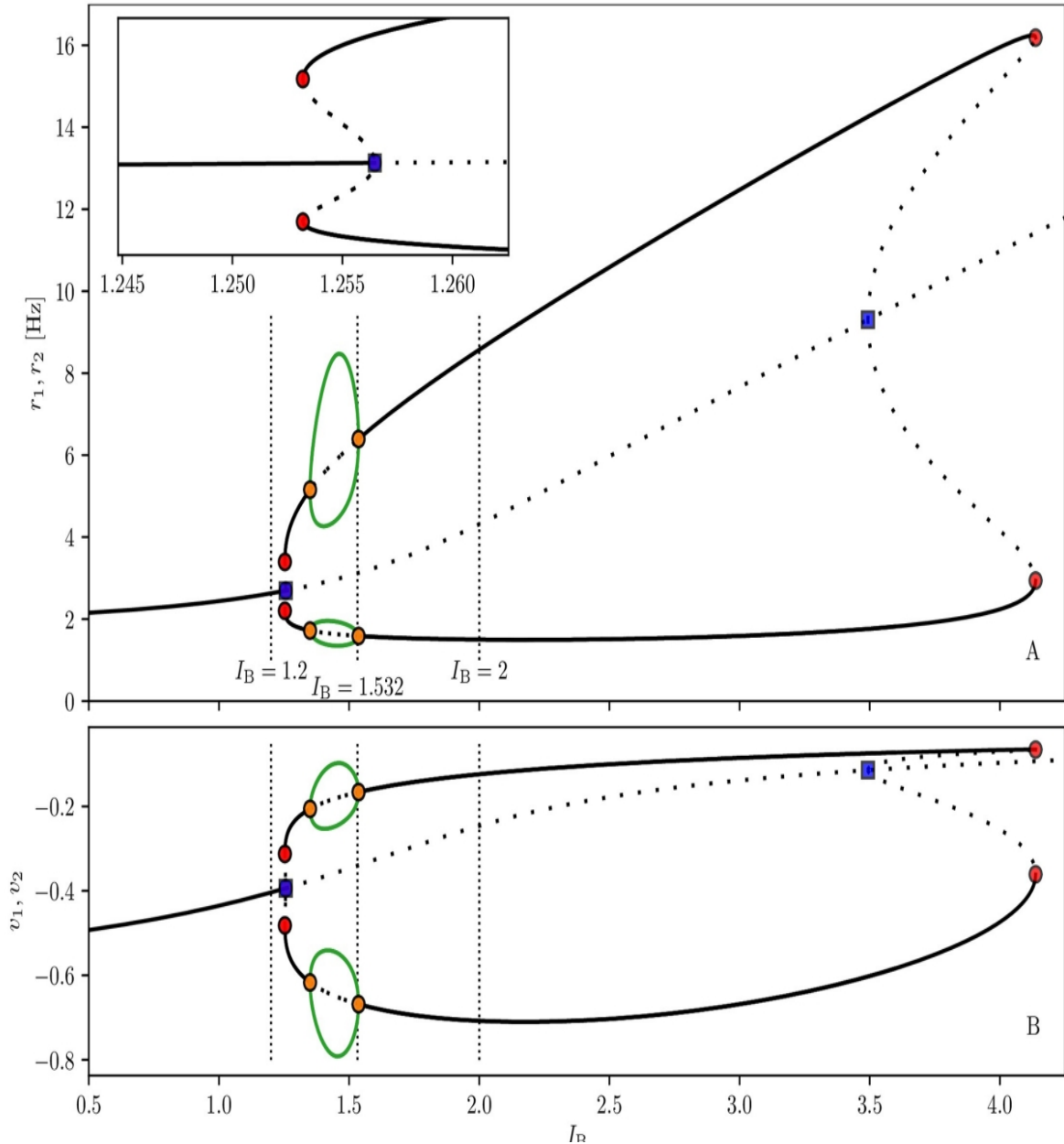
对于图 5 第 (B) 列所分析的设置, 两个记忆项目之间的竞争可以产生不同的最终结果, 这取决于刺激的特征, 即它们的振幅和持续时间。为简单起见, 我们为第一次刺激的这些参数, 并改变第二次刺激参数。如图 6(A-C) 所示, 具有相同振幅  $\Delta I^{(2)} = 0.2$  但脉冲持续时间不同的刺激可能有三种结果: 项目 1 获胜、项目 2 获胜或两者在记忆中共存 (杂耍)。如果  $\Delta T_2$  太短, 则促进  $u_2$  没有时间变得足够大来与种群 1 竞争 (列 A)。因此, 一旦第二个刺激被移除, 种群 1 恢复其振荡活动, 种群 2 返回到低发射的异步活动 (见面板 A2)。在中间持续时间  $\Delta T_2$  中, 在刺激期结束时, 促进作用  $u_2$  达到值  $u_1$  (见面板 B4), 从而导致了两个项目的竞争。事实上, 如图 6(B2) 所示, 这两个种群显示出相同时期的 COs, 但在相位上相反, 与图 5 (B) 中报告的情况类似对第二个种群的刺激抑制了第一个种群的活动, 导致对基线的促进作用的放松。因此, 当  $\Delta T_2$  足够长时, 种群 2 的促进作用优于种群 1 的促进作用 (见面板 (C4)), 最终

结果是, 种群 2 显示 COs, 而种群 1 的活性较低 (面板 (C2))。

图 6(D) 总结了对不同振幅  $\Delta I^{(2)}$  和  $\Delta T_2$  的持续时间的详细分析结果种群 1 在  $t = 0$  ( $\Delta I^{(1)} = 0.2$  和  $\Delta T_1 = 0.35$  s) 时刻总是接收相同的刺激, 而在  $t = 100$  s 时的  $\Delta I^{(2)}$  和  $\Delta T_2$  则不同。特别是, 在间隔  $\Delta I^{(2)} \in [0, 0.8]$  范围内, 振幅的变化幅度为 0.01 s, 而对于  $\Delta T_2 \in [0, 1.5]$  s, 步长的持续时间为 0.01 s。最终状态的分类是在第二次刺激后 3 秒进行的, 通过估计 1 秒内的平均发射率  $\langle r_1 \rangle$  和  $\langle r_2 \rangle$ 。由此我们得到了指示器  $P := \frac{\langle r_1 \rangle}{\langle r_1 \rangle + \langle r_2 \rangle}$ 。如果  $P > 0.7$  ( $P < 0.3$ ) 项目 1 (第二项) 已经被记住, 否则我们将在这两个项目之间进行杂耍。从图 6(D) 中, 我们可以看到, 对于足够小的振幅  $\Delta I^{(2)} < 0.11$  或持续时间为  $\Delta T_2 < 0.2$  s, 第二次刺激不能改变内存状态, 它保留在项目 1 上。这可以理解通过看分岔图如图 1 中所示 13 (B), 很明显, 人口 2, 在低发射政权, 有一个低值的膜电位  $v_2$ , 这样的状态是由高活动政权从障碍  $\Delta v_2$ , 这是顺序的距离鞍 (图中的虚线)。实验的一个常见结果是两个记忆项目之间的共存, 我们在中间脉冲持续时间的一个大参数区域中观察到, 即  $0.2$  s  $< \Delta T_2 < 0.8$  s。对于足够长的扰动,  $\Delta T_2 > 0.8$  s 和中间振幅  $0.11 < \Delta I^{(2)} < 0.53$ , 将记忆第二项。出乎意料的是, 对于较大的振幅, 我们在所有三种可能的结果中观察到多重稳定性。事实是, 振幅、持续时间或传递时间的微小变化可以导致完全不同的结果, 因此表明对于这些参数值, 一些瞬态混沌行为是可观察到的 [72,73]。

**持久状态活动。**我们对更高的电流值  $I_B = 2$  进行了相同的分析, 它支持两个种群中的一个的持续状态活动。我们将初始种群 1 设置为持续状态, 然后以步进电流的形式向种群 2 提供刺激。在这种情况下, 我们只能获得两个可能的最终结果: 项目 1 (2) 项加载对应于持续状态下的种群 1 (2), 而另一项在低活动状态下。在我们的模型中, 没有观察到持续状态下的记忆杂耍。本调查的结果总结在图 7 (D) 中; 对于第二项的最终流行率, 其结果与之前的分析结果相似, 其中该项目被编码为自我维持的周期性 COs。与前一种情况的主要区别是: i) 观察一个项目切换所需的最小扰动振幅, 现在更大了, 即  $\Delta I^{(2)} \approx 0.2$ ; ii) 中窄条纹的存在 ( $\Delta T_2, \Delta I^{(2)}$ ) 平面, 项目 2 最终可以选择短暂的刺激时间。增加的最小  $\Delta v_2$  需要切换到第二项是合理的, 对于  $I_B = 2$ ,  $\Delta v_2$  必须克服访问高发射政权, 比以前高于之前, 明显的相图报告图 13 (B) 条纹的起源可以通过检查图 7 列 A-C 中报告的结果来理解, 对于具有相同的振幅  $\Delta I^{(2)} = 0.4$  的三次刺激和不同的持续时间。刺激的作用是增加种群 2 的活动, 并间接增加对种群 1 的抑制作用。然而, 对于





**图 13:** 两个兴奋性居群的分岔图。分岔图显示了兴奋性种群的瞬时放电率  $r_k$ (A) 和平均膜电位  $v_k$ (B) 作为背景电流  $I_B$  的函数。实线(虚线)的黑线表示稳定的(不稳定的)异步状态, 而绿色的实线表示稳定的集体振荡的最大值和最小值。符号指分叉点: 分支点(蓝色方块)、Hopf 分岔(橙色圆圈)和鞍节点分岔(红色圆圈)。(A) 中的插图显示了分岔图的放大图。(A) 中平衡点的下(上)分支对应于(B) 中的下(上)分支其余所有参数如图 3 所示。继续使用 AUTO-07P [82] 软件执行。

$\Delta T_2 < 70$  ms, 种群 2 的活性不足以使其传出突触强于种群 1 的突触。事实上, 当刺激结束时, 种群 1 就会回到持续状态。对于较长的  $\Delta T_2 \geq 70$  ms, 种群 1 在种群 2 引起 PB 之前无法恢复其资源。种群 2 接管, 动态重新放松, 通过持续的活动来维持 WM 中的项目 2(如图 7 的 (A) 列所示)。对于  $\Delta T_2 \geq 130$  ms, 我们观察到在刺激期间种群 2 中两个或多个连续 PBs 的发射。这些 PBs 显著抑制了  $x_2$ , 在种群 1 之前无法恢复, 其特征是

大量的可用资源  $x_1$ , 发出 PB, 项目 1 接管(见图 7 的 (B) 列)。然而, 对于较长时间的  $\Delta T_2 \geq 850$  ms, 种群 1 中活性的缺失导致了利用因子  $u_1$  的显著降低。事实上, 在刺激期结束时, 最终选择了项目 2(如图 7 的 (C) 列所示)。

综上所述, 当刺激时间限制在较窄的时间间隔内, 足够长时间使种群 2 的传出突触强于种群 1 时, 可以选择第二项, 但不能长时间高度耗尽同一突触的资源。此

外, 当  $\Delta T_2$  足够长, 允许种群 1 的突触易化作用向其基线值衰减时, 可以选择第二项 2。

### 多项内存加载 [Multi-item memory loading]

为了能够在 WM 中加载更多的记忆项目, 我们考虑 m-STP(Eq(1)) 将神经质量模型 (Eq(1)) 排列在一个由  $N_{\text{pop}} = 7$  兴奋性种群组成的更复杂的结构中, 每个兴奋性种群编码一个记忆项目。该系统由处于沉默状态的所有种群进行初始化。然后, 通过发送振幅  $\Delta I^{(k)} = 1$  和持续时间 0.2 s 的兴奋脉冲加载每个项目, 连续项目以 1.25 s 的间隔加载, 如图 8 (C) 所示

让我们首先考虑图 8 中所示的  $N_L = 3$  项的连续加载情况。从 (D) 组报告的光谱图中可以看出, 在加载阶段, 每个受刺激的兴奋种群通过抑制种群介导的 PING 样机制, 发出  $\beta - \gamma$  范围 ( $\approx 27$  Hz) 的 PBs 序列。这与在 2 Hz 左右的  $\delta$  波段的刺激锁定的瞬态振荡有关。此外, 在每个加载期间, 其他种群的活动被中断, 并在刺激结束时恢复。这些结果类似于灵长类动物在短期记忆 [31,39] 中编码对象时的 PFC 中进行的 LFP 测量。特别是, 实验测量的 LFP 功率谱在  $\delta$  范围内显示  $\approx 2 - 4$  Hz 的瞬态振荡, 与刺激呈现锁相, 以及  $\approx 32$  Hz 的主力振荡。

如图 8 (A) 所示, 每个项目的加载后, 受刺激种群在定期时间间隔  $T_c$  中发射 PBs。因此, 在这种情况下, WM 中保留的项目的  $N_I$  数量与加载项目的  $N_L$  数量一致。所有的兴奋种群以一种展开状态排列, 爆发周期  $T_b = T_c/N_I$  [74]。周期  $T_c$  取决于保留项目的数量: 对于  $N_I = 3$ , 我们有  $T_c \approx 0.2035$  s。

非受刺激种群表现出低放电活动, 由兴奋种群中发生的缓慢 PB 发射和快速  $\beta - \gamma$  瞬态振荡维持 (见图 8 (B))。特别是, 我们观察到快速 COs ( $\approx 27$  Hz) 嵌套在慢振荡中, 其特征是频率随着加载项目数量的增加而增加 (从 1 个项目的  $\theta$  波段到 3 个项目的  $\beta$  波段), 在某种程度上与 [25-27] 中显示的类似。

对图 8 (D) 中的光谱图进行更详细的分析显示, 在每个加载阶段后, 基频  $f_c \equiv 1/T_c \approx 5$  Hz 的几个谐波被激发。特别是在完成加载这三个项目后, 最增强的谐波是那些对应于  $3f_c \approx 15$  Hz 和  $6f_c \approx 30$  Hz。这是由于频率  $3f_c = f_b \equiv 1/T_b$  与突发间频率  $f_b$  的重合, 而光谱图中的主峰, 位于 30 Hz 时, 由于与记忆加载过程中出现的 ping 样振荡相关的近端  $\beta - \gamma$  节律相关的共振而特别增强。

有趣的是, 瞬态  $\delta$  振荡相关刺激阶段只支持的兴奋人口动态, 通过比较明显的光谱图  $v_1(t)$  和膜电位平均

兴奋人口 (面板 (A2b2) 和 (A4-B4) 图 9, (B) 和 (D)S1 图) 的抑制人口 (面板 (A3b3) 图 9, 和 (C)S1 图)。另一个重要的方面是, 只有  $f_b \equiv N_I f_c$  的谐波存在于抑制群体的谱图中, 以及与平均兴奋膜电位相关的谐波, 而不是  $f_c$  的所有其他谐波。这与平均兴奋膜电位有关, 在平均兴奋膜电位的平均值中, 所有种群的爆发将有一个周期  $T_b$ , 因此在这个时间信号中没有单个种群的周期性活动的痕迹。这是由于  $T_c \equiv N_I T_b$ 。此外, 在抑制种群的动态中, 所有兴奋种群的活动都以相同的权重反映, 因此在这种情况下也没有基频  $f_c$  的迹象。

**记忆容量。**如果我们继续加载更多项目, 我们会发现 WM 最多加载并保留了 5 个项目 (见 S1(A) 图)。然而, 如果我们加载第六项, WM 能够只维护所有加载的  $N_L = 6$  项目的短时间间隔  $\approx 1$  s, 之后种群 5 停止提供进一步的 PBs。相应的项目不再在 WM 中, 内存加载返回到  $N_I = 5$  (如图 9(A) 所示)。通过加载  $N_L = 7$  项目我们可以诱导更复杂的不稳定性 WM, 事实上实验报告图 9 列 (B) 显示, 最后, 只有  $N_I = 4$  项目可以维护, 这表明太快收购新的内存项目也可以妥协已经存储 WM 项目。事实上, 只有最古老和最新的项目被 WM 保留: 这是一个所谓的首要效应和近因效应的例子, 这已经在许多情况下被报道, 当一个项目列表应该被记忆为 [75,76]。

为了更详细地研究我们的模型的记忆容量, 我们考虑了不同的项目呈现率变化。特别是, 我们连续传递刺激脉冲, 从第一到第七, 呈现率  $f_{\text{pres}}$ ; 每个脉冲的振幅  $\Delta I = 16$  和时间宽度  $\Delta T = 1/f_{\text{pres}}$ 。图 10 显示了 [0.5: 80] Hz 间隔内的呈现率。从面板 (A) 可以看出, 最大容量是 5, 这个值主要可以在最佳范围  $f_{\text{pres}} \in [4.5 : 24.1]$  Hz 内的呈现率, 用面板 (A) 中的绿色虚线分隔以更清晰。对于这些最优速率, 我们估计了检索某一项目的概率与其呈现位置的概率, 如面板 (C) (绿色虚线) 所示。对于 7 个被考虑的项目, 该概率显示出非常有限的变化 ( $\approx 45 - 85\%$ ), 这表明在这个范围内, 一个项目的检索并不强烈地依赖于它在呈现序列中的位置。相反, 对于慢速率 ( $f_{\text{pres}} \leq 9$  Hz), 最后加载的项目结果是保留的 (近因效应), 从面板 (B) 中的橙色符号可以明显看出这可以通过计算面板 (C) (橙色曲线) 中所示的相应序列位置的检索概率来证实, 这是通过考虑间隔 [0.5: 9] Hz 内的 150 个等距速率值得到的。最后, 首要效应和近因效应仅在呈现率超过 9 Hz 的时候才可见 (见面板 (B) 中的蓝色符号), 这由面板 (C) (蓝色曲线) 所示的概率证实, 这是通过考虑 [10: 80] Hz 间隔内的 150 个等距速率得到的。

最近在 [46] 中得到了一种基于短期突触可塑性的 WM 最大容量  $N_c^{\text{max}}$  的理论估计。通过遵循 [46] 中概

述的方法, 我们已经能够得到一个对我们的神经质量模型的  $N_c^{\max}$  的解析表达式, 即

$$N_c^{\max} \simeq \frac{\tau_d}{\tau_m^e} \ln \left[ \frac{\tau_i/\tau_d}{1-U_0} \right] \frac{\sqrt{C}}{\pi}$$

其中  $C = \left[ H^{(e)} + I_B + \tau_m^e (-|J_{ei}| + \bar{J}) \frac{\sqrt{H^{(e)} + I_B}}{\pi} \right]$ ,  $\bar{J} = \left[ J_{ee}^{(s)} + (N_{\text{pop}} - 2) J_{ee}^{(c)} \right] \bar{x}\bar{u}$ . (4) 的显式推导被报告为最大的工作记忆容量。如 [46] 所示,  $N_c^{\max}$  的值本质上由突触资源  $\tau_d$  的恢复时间决定, 对促进时间与抑制时间尺度的比值依赖性较弱 (对数)。此外, 在我们的模型中, 最大容量通过增加  $H^{(e)}$ ,  $I_B$  和自我和交叉兴奋性突触耦合而增加, 而当抑制性到兴奋性群体的耦合加强时, 最大容量就会减少。

通过理论估计 (4), 我们得到了  $N_c^{\max} \in [3.6, 4.8]$ , 与测量的最大容量非常吻合。我们可以根据 [46] 中报告的不同平均场模型的结果来确认这一点, 其中分析预测高估了最大容量的 2 倍。

**内存负载表征。** 在实验中, 在加载或杂耍过程中, 通常研究的一个特征是与不同频带相关的功率。特别是, 最近的一项实验检查了猴子在 WM [77] 中保持多种视觉刺激时, 从皮层区域测量到的 LFPs 的频谱。这些结果表明, 高频功率 (50-100Hz) 随着加载刺激次数的增加而增加, 而低频功率 (8-50Hz) 降低。此外, 受 PFC 结构启发的详细网络模型的分析表明,  $\theta$  和  $\gamma$  的功率随着记忆负荷的增加而增加, 而  $\alpha - \beta$  波段的功率降低了 [36], 这与猴子 [23] 的实验结果一致。然而, 对于人类来说,  $\theta$  [18,19]、 $\beta$  和  $\gamma$  波段 [20,21] 在 WM 保留期间的振荡功率增强, 而在  $\alpha$  波段 [20] 中没有发现相关的变化。

我们考虑了  $N_L \leq 5$  项目的加载, 并估计了相应的功率谱, 在加载所有考虑的项目后, 对于以下变量: i) 兴奋种群 1 的平均膜电位  $v_1(t)$ ; ii) 抑制群体的平均膜电位  $v_0$ ; iii) 所有兴奋群体的平均膜电位。通过对该频率区间内的光谱进行积分, 估计了  $\theta$ ,  $\beta$  和  $\gamma$  波段的功率。图 11 所示的  $1 \leq N_I \equiv N_L \leq 5$  的结果显示对于所有考虑的信号,  $\gamma$  波段的功率基本上随着  $N_I$  的增加而增加, 正如涉及 WM [21,69,70] 的几个脑区的实验报道的那样。此外, 为  $v_0$  获得的  $\gamma$  功率和平均兴奋电位基本一致 (见面板 (C)), 从而证实了抑制通过 PING 机制维持  $\gamma$  振荡的基本作用。此外, 面板 (B) 中报道的  $\beta$  波段的功率在  $v_1$  中几乎单调增加, 而对抑制群体和平均兴奋膜电位表现出非单调行为, 而对  $N_I \geq 3$  则饱和到一个恒定值。更显著的差异出现时考虑  $\theta$  功率 (面板 (A) 所示): 在这种情况下的功率谱  $v_0$  和平均兴奋膜电位显示几乎没有变化, 而  $v_1$  增加通过从一到两个加载项目在饱和之前更大的  $N_I$ 。所观察到的差异可以解释

为基频  $f_c$  及其谐波在  $v_1$  的频谱中存在, 而在  $v_0$  的频谱和平均兴奋膜电位的频谱中都不存在。我们没有观察到任何  $\alpha$ -功率的变化, 类似于在 [20] 中报道的实验报告。

最后, 受一系列报告人类 [5,63] 中 WM 能力的神经生理学测量的实验工作的启发, 我们研究了在我们的背景下是否也可以定义类似的指标。特别是, [5] 的作者测量了正常年轻人执行视觉记忆任务的事件相关电位 (ERPs), 作为视觉记忆能力的神经关联。每个患者都有  $2 \times N_L$  彩色方块的双侧阵列, 他/她被要求只记住两个半场中的一个的  $N_L$  项目。由于视觉系统的组织, 与这种视觉刺激相关的相关 erp 应该出现在控制侧半球。因此, 为了消除任何非特异性的双侧 ERP 活动, 我们测量了控制侧和同侧活动之间的差异。作者观察到, 通过增加  $N_L$  的平方数, ERP 差异也增加, 而通过接近最大容量 (在同一测试中测量) 饱和, 甚至  $N_L > N_c^{\max}$  减小。因此, ERP 的差异可以作为记忆容量的一个可靠的神经生理学预测因子。

为了定义一个类似的指标在我们的情况下, 我们计算膜电位差  $\Delta v$  平均膜电位, 平均人口编码, 保留项目 (其活动报告例如如图 8 (A)) 和一个平均非编码人口 (例如见图 8 (B))。通过测量第一个种群释放 PB 后的  $\Delta v$ , 我们观察到这个数量与所呈现项目的数量明显增长, 如图  $N_L = 1, 2, 3, 4, 5$  的图 12 (A) 所示。然而, 一旦  $N_L > N_c^{\max}$  膜差异  $\Delta v$  几乎饱和的轮廓达到  $N_L = N_c^{\max} = 5$  甚至减少更大的  $N_L$ , 明显从图 12 (B) 我们报告的结果也  $N_L = 6$  和 7 (虚线)。通过考虑相邻火灾种群的平均膜电位, 而不是差异  $\Delta v$ , 也得到了类似的结果。因此, 结果不受所选指标的影响, 而  $\Delta v$  允许更好的表示清晰度。

为了总结这个小节, 我们可以肯定, 平均膜电位可以被使用, 类似于实验 [5,63] 中的 ERP, 作为测量记忆负荷和容量的代理。值得注意的是, 平均膜电位和 ERP 都不能用于发射速率模型。

### III 讨论 [Discussion]

本文介绍了一种基于短期抑郁和易化作用的下一代 WM 神经质量模型。该模型是为了精确地再现具有介观短期可塑性 (m-STP) 的异构 QIF 峰值神经网络在具有洛伦兹分布兴奋性的神经元极限下的宏观动力学。即使兴奋性分布的选择允许对模型进行解析推导, 但它并不限制结果 [50,60] 的通用性。如网络动力学与神经质量演化所示, 神经质量模型不仅能很好地再现了具有 m-STP 可塑性的 QIF 网络动力学, 而且在很大程度

上还再现了在微观水平上实现可塑性的网络动力学 ( $\mu$ -STP)。因此,由成千上万神经元组成的峰值神经网络的宏观动态,突触根据现实的细胞机制进化,可以用四维平均场模型很好地捕捉到。

这个神经质量模型的新颖之处在于,它不仅不是启发式的,而是以一种精确的方式从微观的潜在动力学中推导出来的,因为它再现了种群放电率和平均膜电位的演化。这使我们不仅可以了解同步的峰值活动,还可以了解阈下动态,并提取与 LFP、脑电图和 ERP 相关的信息,这些信息通常在 WM 任务中测量,以在介观/宏观尺度上表征大脑的活动。平均膜电位演化的知识是为了捕获动力学显示的底层微观 QIF 网络,已经在缺乏可塑性。事实上,与下一代神经质量模型不同的是,速率模型不能再现纯抑制网络 [53] 中观察到的快速振荡,也不能再现通过外部  $\beta$  强迫和内在网络振荡 [29] 之间的共振机制获得的记忆清除。如我们所示的分段比较启发式发射率模型,启发式发射率模型,专门设计复制 QIF 网络动态阶段,不显示任何振荡  $\beta$ - $\gamma$  活动范围,与可观察到的峰值网络本身和我们的神经质量模型。应该注意的是,这代表了一个主要缺点当使用发射率模型模拟工作操作,因为  $\beta$ - $\gamma$  节奏的出现与短期记忆活动密切相关,在一些实验显示在人类和猴子 [20-23,31,39]。

我们开发的宏观模型非常灵活,因为根据操作点的不同,它可以模拟 WM 的维持,以持续的峰值活动,或选择性和自发的再激活。特别是,短期抑郁和促进作用相互补充,获得了一个基于突触再激活的有效 WM 模型。便利化允许我们保持存储在 WM 中的已加载项目的跟踪,而抑郁则负责刷新 WM 内容的爆发性活动。

在任何操作条件下,记忆加载的特征是在  $\beta$ - $\gamma$  波段的频率为 22-28 Hz 的集体振荡 (PBs)。这些振荡在所考虑的模型中自发出现,这是由于一种类似于脉冲的机制,该机制由选择性刺激的兴奋性种群的瞬态振荡触发,并由共同的抑制池维持。记忆负荷也会诱发刺激锁定的瞬态振荡,涉及到一个基频的谐波 (2-3 Hz)。这些结果与在人类和猴子执行 WM 任务的实验中观察到的光谱特征非常相似。特别有趣的是,人类的初级躯体感觉皮层对振动触觉刺激 [62] 的反应,以及在由猴子 [31,39] 执行的物体识别行为任务中测量的 PFC 的种群活动。在第一个实验中,我们测量了刺激锁定的脑电图信号,显示了 4-15 Hz 范围内的瞬态宽带活动,然后是在刺激 [62] 持续的 26 Hz 的静止活动。这些发现与我们的模型在一个记忆项目加载时所显示的光谱特征非常相似,见图 3。在灵长类动物的实验中,对 LFP 谱图的分析显示了 2-4 赫兹左右的诱发反应和 32HZ [31,39] 左右的强力振荡,因此类似于我们在图 8 和图 9 中获得的多项目记忆加

载的功率谱。

在基于突触的模型中,记忆的维持是通过在几秒钟的时间尺度内的促进来确保的,即使没有峰值活动。由于存储该物品的兴奋性群体的突触资源的重新激活,记忆可以被刷新,因此可以维持一段更长的时间。一方面,这可以通过对所有兴奋性人群进行短暂的非特异性刺激来获得,类似于在人类 [37] 中实现的单脉冲经颅磁刺激对潜在工作记忆的重新激活。特别是,为了保持长时间的记忆间隔,刺激的传递时间应该小于促进作用的衰减时间。另一方面,由于对加载项目的兴奋性群体编码所传递的周期性 PBs 的自发出现,可以实现长时间的记忆维持。

我们调查的一个有趣的方面,是在非重叠种群中加载的两个项目之间的竞争。当 WM 加载已经包含一个项目时由一个兴奋性群体编码,对其他群体的刺激可以被视为一种干扰物。如果将项目存储为重复 PBs,我们可以观察到三种结果:对于短暂刺激,干扰物对 WM 没有影响,第一项保持加载;对于足够长的刺激,第二项加载在 WM 中;对于中间情况,两个项目都保持在 WM 中。在后一种情况下,两个种群都提供反相排列的 PBs 序列。这种行为可以被看作是 WM [71] 中两个杂耍的神经相关。对于足够长且强大的刺激,我们观察到一个混乱的场景 [73],最终结果可以是上述三种中的任何一种,它取决于扰动释放的微小差异。我们的发现有助于阐明在 [71] 中报告的结果,其中已经表明,当一个参与和一个无人看管的项目长时间被处理时,无人看管的项目会占上风,导致存储记忆的丢失。

如果项目以持久状态存储在 WM 中,那么内存杂耍就不再可见。与前一种情况一样,对于足够长的刺激,第二项替代了 WM 中的第一项。然而,由于突触抑制和易化,即使是短时间的刺激,当刺激的振幅足够大时,短时间的刺激也会导致第二项的加载。这表明有最佳的刺激策略来确保快速在 WM 中的新项目的学习。

通过考虑一个由多个兴奋性群体和一个共同的抑制池组成的神经结构,在 WM 中可以同时保持更多的项目作为 PBs 的周期序列。这是可以观察到的,尽管兴奋群体之间可能允许直接相互作用,由于它们之间存在的耦合,而不仅仅是通过抑制池,就像文献 [46] 中考虑的类似结构。所有编码存储项目的种群都遵循相同的周期动态,但它们在均匀移动的阶段传递 PBs,类似于全局耦合兴奋神经网络 [74] 观察到的扩展状态。当加载超过 2 个项目时,两个连续 PBs 的突发间隔接近于一个值  $T_b \approx 65ms$ 。这显然导致了在  $f_b \approx 15Hz$  的  $\beta$  波段的平均膜电位的功率谱中出现了一个峰值。然而,由于  $f_b$  的二次谐波与  $\beta$ - $\gamma$  范围内抑制种群的振荡发生

共振，光谱中最显著的峰在 30Hz 左右。这些振荡与兴奋性种群向焦点平衡的阻尼振荡有关，由一个记忆项目的加载引起，并通过一种 ping 样机制由抑制池维持。所考虑的架构允许维护 WM 中的多个项目，这多亏了它们的自发重新激活，而没有基于持续峰值 [38] 的模型经常报告的破坏性或干扰效应。此外，不同项目的记忆与整个系统的集体极限环行为的优先阶段相关，其特征是一个周期  $T_c = N_I T_b$ ，其中 NI 是保留项目的数量。在 [39] 中已经报道了猴子 PFC 中物体的相位依赖性神经编码的实验证据。

我们的模型的内存负载  $N_I$  依赖于一系列内存项的呈现率  $f_{\text{pres}}$ ，但是它总是被限制在  $3 \leq N_I \leq 5$  之间，类似于许多关于 WM 容量 [78,79] 的分析报告。特别是，对于慢速呈现率 ( $f_{\text{pres}} \leq 8$  Hz)，我们观察到  $N_I$  与  $f_{\text{pres}}$  成比例增长，只有最后呈现的项目被保留在记忆中。最大容量  $N_c^{\text{max}} = 5$  主要可以在呈现率的最佳范围内达到，即 [4.5:21.4] Hz。这些速率对应于与模型的 PB 动态相关的特征频率，因为  $N_I > 2$  的突发性频率为  $f_b \simeq 12 - 16$  Hz，而单个种群的振荡频率为  $f_c \simeq 3 - 5$  Hz。在这个最佳范围内，对内存中保留的项目及其在加载序列中的串行位置没有明显的偏好。更快的频率  $f_{\text{pres}} > 25$  Hz，项目之间的破坏性干扰导致  $N_I$  的降低：这一机制在 [79] 中被认为是容量降低的起源。对于足够快的速率为  $f_{\text{pres}} \leq 10$  Hz，可以观察到首要和近因效应 [75,76]，第一个加载的项目被保留。

为了更好地理解我们的模型的容量限制，我们按照 [46] 中概述的方法，导出了最大容量  $N_c^{\text{max}}$  的解析表达式。最大容量本质上由可用突触资源  $\tau_d$  的恢复时间与兴奋种群的膜时间常数的比值控制；相反，它揭示了对促进时间和抑制时间尺度的依赖性较弱。 $N_c^{\text{max}}$  也受到兴奋性和抑制性驱动的控制。事实上，对于我们的参数，我们得到的  $N_c^{\text{max}} \simeq 4 - 5$  与测量的最大容量非常一致。

此外，我们观察到  $\gamma$  波段 (25-100 Hz) 的功率随着加载项目  $N_I$  的数量的增加而增加，这与与 WM [21,69,70] 相关的几个实验研究一致。有趣的是，对于  $\gamma$  节律，抑制池和兴奋性群体对其产生的贡献相同，这证实了它的起源与一种 ping 样机制有关。相反， $\gamma$  波段的功率揭示了  $N_I$  的非单调行为，其特征是从 1 到 2 个项目快速增加，从 2 到 3 个项目小幅下降，而  $N_I \geq 3$  基本保持不变。 $\theta$  波段的活动只与单个兴奋性种群的动态相关，因为抑制性种群并不参与单个项目的记忆维持。在  $\alpha$  波段没有观察到  $N_I$  的变化，类似于 [20] 记忆保留期间的人类实验。

最后，我们定义了一个根据在 PB 释放后测量的平均膜电位来测量记忆容量的方法。这个数量随着  $N_I <$

5 的加载项数量的增加而增加，而  $N_I \geq 5$  则达到饱和。这些结果与在执行视觉记忆任务 [5,63] 的年轻人中检测到的 erp 的结果相似。这一分析表明，在我们的神经质量模型中，平均膜电位的值可以用来测量记忆负荷和容量，类似于 [5,63] 中定义的神经理论学指标。

然而，我们的神经质量模型从生物学的角度提出了一些简化，如脉动相互作用或没有传输延迟，因此在未来的发展中应该包括更现实的方面。如图所示的下一代神经质量模型，缺乏可塑性，包含时间尺度的上升和衰减的突触后电位可能诱发新的振荡节奏 [53,55] 的出现，而延迟突触传递可能导致更复杂的宏观行为 [80]。在可塑性方面，我们希望通过包括平均场公式中微观突触变量的相关性和波动，进一步改善神经质量模型和网络动力学之间的一致性，类似于在 [66] 中所做的。

WM 的一个基本方面，不包括在我们的模型中，是意志控制，这是一种认知功能，允许从环境中控制行为，并将其转向我们的内部目标 [2]。一种灵活的皮层振荡频率控制最近被提出作为一种统一的机制，用于快速和控制不同计算操作 [13,29,68] 之间的过渡。特别地，作者认为 WM 是一个神经相关的双稳态网络与共存的持续和静息状态，外部周期调制可以从一个操作模式驱动到另一个操作模式，这取决于强迫的频率。然而，在 [29] 中，有人认为强迫项，为了被认为更现实，应该以网络动力学的形式自我出现，而不是从外部施加。在我们的基于突触的 WM 模型中，我们已经证明了一些 WM 操作与以不同频率传递的 PBs 有关：即，项目加载和回忆与  $\delta$  波段的瞬态振荡，如 [29]，加入了  $\beta - \gamma$  波段的突发性振荡，如 [68]； $\beta - \gamma$  波段谐波的多项维护。因此，我们相信，我们的 STP 神经质量模型可以代表开发 WM 统一控制机制的第一个构建块，依赖于自我出现的 PBs 序列的释放频率。然而，向现实的神经结构发展需要设计一个多层网络拓扑来再现浅层和深层皮质层 [38] 之间的相互作用。

## 方法 [Methods]

### 尖峰神经网络模型 [Spiking neuronal network model]

在大小为 N 的网络中，第 i 个 QIF 神经元的膜电位动力学可以写为

$$\tau_m \dot{V}_i = V_i^2(t) + \eta_i + I_B + I_S(t) + \tau_m \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \tilde{J}_{ij}(t) S_j(t) \quad , \quad i = 1, \dots, N$$

其中  $\tau_m = 15$  ms 膜时间常数和  $\tilde{J}_{ij}(t)$  直接突触的强度从神经元  $j$  我, 在缺乏可塑性, 我们假定是常数和所有相同的, 即  $\tilde{J}_{ij}(t) = J$ 。J 的迹象决定了神经元兴奋 ( $J > 0$ ) 或抑制 ( $J < 0$ )。此外,  $\eta_i$  代表神经元的兴奋性,  $I_B$  为恒定的背景直流电流,  $I_S(t)$  为外部刺激, 右侧的最后一项为由于与突触前神经元的反复连接而产生的突触电流。对于瞬时突触后电位 (对应于  $\delta$ -尖峰), 神经元  $j$  的神经活动  $S_j(t)$  读取为

$$S_j(t) = \sum_{t_j(k) < t} \delta(t - t_j(k)),$$

式中,  $S_j(t)$  为第  $j$  个神经元产生的峰值序列,  $t_j(k)$  表示该序列中的第  $k$  个峰值时间。我们考虑了一个没有自触的完全耦合网络, 因此每个神经元除  $\mathcal{O}(1/N)$  阶修正外的突触后电流将是相同的。

在没有突触输入、外部刺激和  $I = 0$  的情况下, QIF 神经元表现出两种可能的动态, 这取决于  $\eta_i$  的符号。对于负的  $\eta_i$ , 神经元是可兴奋的, 对于任何初始条件  $V_i(0) < \sqrt{-\eta_i}$ , 它渐近达到静息值  $-\sqrt{-\eta_i}$ 。另一方面, 当初始值大于兴奋性阈值,  $V_i(0) > \sqrt{-\eta_i}$  时, 膜电位呈无界增长, 必须引入一种重置机制来描述神经元的尖峰行为。当  $V_i(t)$  达到阈值  $V_p$  时, 神经元  $i$  传递一个峰值, 其膜电压被重置为  $V_r$ , 对于 QIF 神经元  $V_p = -V_r = \infty$ 。对于正  $\eta_i$ , 神经元在阈值上, 它提供一个频率为  $\nu_0 = \sqrt{\eta_i}/\pi$  的规则峰值序列。

如前所述, 当可兴奋性  $\{\eta_i\}$  遵循洛伦兹分布时, 可以进行神经质量模型的解析推导

在没有突触输入、外部刺激和  $I_B = 0$  的情况下, QIF 神经元表现出两种可能的动态, 这取决于  $\eta_i$  的符号。对于负  $\eta_i$ , 神经元是可兴奋的, 对于任何初始条件

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

以  $H$  和 HWHM  $\Delta$  为中心。特别是, 兴奋性值  $\eta_i$  已经产生通过以下表达式确定  $N$  个神经网络

$$\eta_i = H + \Delta \tan \left[ \frac{\pi}{2} \frac{2i - N - 1}{N + 1} \right].$$

采用时间步长为  $\Delta t = 10^{-4}\tau_m$  的欧拉方案对 QIF 网络进行了数值模拟。此外, 在进行数值实验时, 类似于 [50] 中的方法, 阈值和复位值已经近似于  $V_p = -V_r = 100$ , 并引入了一个不应期来处理这种近似。在更多的细节, 当神经元我达到  $V_i \geq 100$ , 其电压重置  $V_i = -100$  和电压保持不变复位值时间间隔  $\frac{2\tau_m}{100}$ , 占所需的时间从  $V_i = 100$  达到  $V_i = \infty$  和从  $V_i = -\infty$  到  $V_i = -100$ 。神经元  $i$  的尖峰发射记录在不应期的一半。

## 短期突触可塑性 [Short-term synaptic plasticity]

通过遵循 [35] 来重现 PFC 中的 WM 机制, 我们假设兴奋性到兴奋性突触表现出抑制和促进传递, 这由 Markram、Tsodyks 和合作者 [40-42] 开发的 STP 现象学模型描述。在这个模型中, 每个突触前的峰值都会耗尽神经递质的供应, 同时也会耗尽细胞内钙的浓度。钙离子的积累是导致下一个峰值发射时神经递质释放概率的增加。每个突触在  $\tau_d$  上表现出时间尺度  $\tau_d$  上的抑郁, 以及在时间尺度  $\tau_f$  上的促进, 这与钙浓度和释放概率的增加有关。对 PFC 中促进兴奋性突触的实验测量表明,  $\tau_f \simeq 1$  s 和  $\tau_f \gg \tau_d$  [81]。

正如在之前的分析 [28] 中所做的那样, 为了简单起见, 我们还假设一个给定神经元的所有传出突触都遵循相同的动态进化, 因此它们可以用突触前神经元的指数来表征。特别是, 抑制机制是通过假设, 在特定的时间  $t$ , 每个突触都有可支配的  $X_i(t)$  突触资源, 并且每个突触前峰值使用这些资源的一部分  $U_i(t)$  来模拟的。在没有发射峰值的情况下, 突触将在时间尺度  $\tau_d$  上恢复其资源的完全可用性, 即  $X_i(t \gg \tau_d) \rightarrow 1$ 。相反, 促进机制导致在每个峰值处使用的资源的分数  $U_i(t)$  增加一个数量  $U_0(1 - U_i)$ 。在峰值排放之间,  $U_i$  将在时间尺度上恢复到基线值  $U_0$ 。突触变量  $X_i(t)$  和  $U_i(t)$  的动力学由以下常微分方程决定:

$$\begin{aligned} \dot{X}_i &= \frac{1 - X_i(t)}{\tau_d} - X_i(t)U_i(t)S_i(t) \\ \dot{U}_i &= \frac{U_0 - U_i(t)}{\tau_f} + U_0(1 - U_i(t))S_i(t). \end{aligned}$$

在这个框架中,  $U_i X_i$  表示用于产生突触后电位的资源量, 因此, 在 STP 存在时, 在 Eq (5) 中进入的突触耦合  $\tilde{J}_{ij}(t)$  将被修改如下:

$$\tilde{J}_{ij}(t) = J U_j(t) X_j(t) \quad \forall i.$$

具有微观 STP ( $\mu$ -STP) 的峰值网络模型 (公式 (5)、(9) 和 (10)) 由  $3N$  个微分方程组成: 一个用于膜电压, 两个用于每个神经元的突触变量。为了减少系统尺寸的影响, 并获得精确的仿真再现神经质量动力学, 需要非常大的网络规模, 即  $N > 100,000$ 。

对于这些网络模拟, 需要大量的数值资源, 但是在假设每个神经元发出的脉冲序列是泊松 [41,66] 的情况下, 通过在介观水平上处理 STP, 可以显著降低突触动力学的复杂性。在这个框架中, 突触的介观描述可以写

成

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \frac{1-x(t)}{\tau_d} - u(t)x(t)A(t) \\ \dot{u} &= \frac{U_0-u(t)}{\tau_f} + U_0(1-u(t))A(t),\end{aligned}$$

其中,  $x = \langle X_i \rangle$  和  $u = \langle U_i \rangle$  代表整个种群的微观变量  $\{X_i\}$  和  $\{U_i\}$  的平均值, 而  $A(t) = \langle S_j(t) \rangle$  是平均神经活动 Eq (5) 中的突触耦合现在变成:

$$\tilde{J}_{ij}(t) = Ju(t)x(t) \quad \forall i, j$$

具有介观 STP(m-STP) 的 QIF 网络的动力学由  $N+2$  给出, 即具有  $\tilde{J}_{ij}(t)$  的方程式 (5) 和 (11) 给出, 因此我们可以得到比  $\mu$ -STP 网络模型更大的系统规模。

需要注意的是, 同一突触的突触变量  $X_i(t)$  和  $U_i(t)$  是相关的, 因为它们都是由神经元  $i$  传递的同一峰值序列  $S_i(t)$  驱动的。这些相关性在  $\mu$ -STP 模型的推导中被忽略了, 因此可以写出  $\langle U_i(t)X_i(t) \rangle = \langle U_i(t) \rangle \langle X_i(t) \rangle = u(t)x(t)$ 。这种近似在 [41] 中是合理的, 因为两个变量  $U_i$  和  $X_i$  的变异系数对于促进突触特别小。实际上, 有可能为 STP 编写一个随机介观模型, 其中包括  $U_i$  和  $X_i$  的二阶矩, 即它们的相关性和波动 [66]。

在我们的模拟中, 我们固定了  $\tau_d = 200$  ms,  $\tau_f = 1500$  ms 和  $U = 0.2$ , 并采用时间步长为 0.0015 ms 的标准欧拉格式集成了网络方程。

### 精确的神经质量模型与 STP[Exact neural mass model with STP]

对于具有瞬时突触的异构 QIF 网络 (Eqs (5) 和 (6)), 在 [50] 中导出了一个精确的没有 STP 的神经质量模型。当固有频率 (这里对应于可激性  $\{\eta_i\}$ ) 按照中位数  $H$  和 HWHM  $\Delta$  的洛伦兹分布时, 奥特-安东森 Ansatz [52] 适用于相位振荡网络的洛伦兹分布时, QIF 峰值网络的解析推导是可能的。特别是, 这个神经质量模型允许一个精确的宏观描述种群动力学, 在热力学极限  $N \rightarrow \infty$ , 对于只有两个集体变量, 即平均膜电压  $v(t)$  和瞬时总体率  $r(t)$ , 如下所示

$$\tau_m \dot{r}(t) = \frac{\Delta}{\tau_m \pi} + 2r(t)v(t)$$

$$\tau_m \dot{v}(t) = v^2(t) + H + I_B + I_S(t) - [\pi \tau_m r(t)]^2 + \tau_m \tilde{J}(t)r(t);$$

突触强度被认为是相同的所有神经元和瞬时突触缺乏可塑性  $\tilde{J}(t) = J$ 。然而, 通过包括一个动态突触进化, 因此额外的集体变量, 这个神经质量模型可以扩展到任何通用的突触后潜力, 看到例如 [53] 指数突触或 [55]  $\alpha$ -突触。

在我们的例子中, 介观水平上的突触演化由上述的

m-STP 模型给出, 因此, 只要在模型中包含 m-STP 的动态演化 (13), 即可获得具有 STP 的 QIF 峰值网络的精确神经质量模型。在更详细的细节中, 我们考虑了 m-STP 动态的方程式 (11) 和 (12), 我们用瞬时发射率  $r(t)$  代替种群活动  $A(t)$ , 这对应于它在极限  $N \rightarrow \infty$  中的粗粒度估。此外, 进入 Eq(13) 中的突触耦合将成为  $\tilde{J}(t) = Ju(t)x(t)$ , 完整的神经质量模型读取为

$$\tau_m \dot{r}(t) = \frac{\Delta}{\tau_m \pi} + 2r(t)v(t)$$

$$\tau_m \dot{v}(t) = v^2(t) + H + I_B + I_S(t) - [\pi \tau_m r(t)]^2 + J \tau_m u(t)x(t)r(t)$$

$$\dot{x}(t) = \frac{1-x(t)}{\tau_d} - u(t)x(t)r(t)$$

$$\dot{u}(t) = \frac{U_0-u(t)}{\tau_f} + U_0(1-u(t))r(t).$$

将神经质量模型 (14) 和基于  $\mu$ -STP 和 m-STP 的 QIF 网络生成的宏观动力学与神经质量演化进行了比较。特别是, 为了比较获得的价值模拟神经质量模型 (14) 与微观网络的积分, 我们评估以下瞬时人口平均从微观变量  $v(t) = \langle V_i(t) \rangle$ ,  $x(t) = \langle x_i \rangle$  和  $u(t) = \langle u_i \rangle$ 。为了估计在 (14) 中出现的瞬时种群发射活动  $r(t)$ , 从微观模拟中得出的结果则更为复杂。这个估计是基于峰值计数, 即在一个时间窗  $W$  内计算网络中发射的所有峰值  $N_s(W)$ 。然后将发射率估计为  $r(t) = N_s(W)/W$ ,  $W = 0.01\tau_m$ 。采用自适应多曼德-王子方法对神经质量模型进行了数值积分, 其绝对公差和相对公差均为  $10^{-12}$ 。

### 多群体模型 [Multi-populations models]

所讨论的模型可以很容易地扩展到解释多个相互关联的神经元种群。在下面, 我们将此扩展限制为具有 m-STP 的 QIF 网络和相应的神经质量模型, 因为我们对具有  $\mu$ -STP 的 QIF 网络进行的模拟仅限于单个种群。

我们考虑一个由一个抑制性和  $N_{\text{pop}}$  兴奋性相互作用的神经群组成的网络, 每个群体都由  $N_k$  神经元组成。因此, 第  $k$  个种群 ( $k = 0, \dots, N_{\text{pop}}$ ) 的第  $i$  个 QIF 神经元的膜电位  $V_{i,k}(t)$  和兴奋性种群 ( $k > 0$ ) 的介观突触变量 ( $u_k(t), x_k(t)$ ) 的动态可以写如下

$$\tau_m \dot{V}_{i,k} = V_{i,k}^2(t) + \eta_{i,k} + I_B + I_S^{(k)}(t) + \tau_m^n \sum_{l=0}^{N_{\text{pop}}} \frac{\tilde{J}_{kl}(t)}{N_l} \sum_{j(l)=1}^{N_l} S_{j,l}(t)$$

$$i = 1, \dots, N_k$$

$$\dot{x}_k = \frac{1-x_k(t)}{\tau_d} - u_k(t)x_k(t)A_k(t)$$

$$\dot{u}_k = \frac{U_0-u_k(t)}{\tau_f} + U_0(1-u_k)A_k(t);$$

其中,  $I_S^{(k)}(t)$  是应用于种群  $k$  的刺激电流,  $A_k(t)$  是第  $k$  个种群的种群活动。指数  $j$  表示该神经元属于由  $N_l$  神

经元组成的种群 1。我们假设突触耦合  $\tilde{J}_{kl}$  依赖于种群指数  $k$  和  $l$ ，而不依赖于神经元指数；此外，我们假设神经元在种群内和种群间水平上都是全局耦合的。兴奋性-兴奋性连接的突触耦合是可塑性的，因此它们可以被写成

$$\tilde{J}_{kl}(t) = J_{kl}u_l(t)x_l(t)$$

而如果其中一个群体  $k$  或  $l$  是抑制性的，则突触耦合的表达将被简单地设置为  $\tilde{J}_{kl}(t) = J_{kl}$ 。如果它是兴奋性(抑制性)  $J_{kl} > 0$  ( $J_{kl} < 0$ )，则该符号是由突触前群体 1 决定的。在本文中我们一直认为一个抑制人口索引  $k = 0$  和  $N_{\text{pop}}$  兴奋性人群积极指数，通常假设  $\tau_m^n = 15$  ms 兴奋性和抑制性人群，除了分段多项内存加载，我们设置  $\tau_m^e = 15$  ms 和  $\tau_m^i = 10$  ms。对于每个种群，我们总是考虑  $N_k = 200,000$  个神经元

相应的多种群神经质量模型可以直接写为

$$\tau_m^n \dot{r}_k = \frac{\Delta_k}{\tau_m^n \pi} + 2r_k(t)v_k(t) \quad k = 0, 1, \dots, N_{\text{pop}}$$

$$\tau_m^n \dot{v}_k = v_k^2(t) + H_k + I_B + I_S^{(k)}(t) - (\pi \tau_m^n r_k(t))^2 + \tau_m^n \sum_{l=0}^{N_{\text{pop}}} \tilde{J}_{kl}(t) x_l(t)$$

$$\dot{x}_l = \frac{1 - x_l(t)}{\tau_d} - u_l(t)x_l(t)r_l(t)$$

$$\dot{u}_l = \frac{U_0 - u_l(t)}{\tau_f} + U_0(1 - u_l(t))r_l(t) \quad l = 1, \dots, N_{\text{pop}}$$

兴奋性-兴奋性种群的相互作用为

$$\tilde{J}_{kl}(t) = J_{kl}u_l(t)x_l(t) \quad ;$$

当种群  $k$  或  $l$  是抑制性的  $\tilde{J}_{kl}(t) = J_{kl}$  时。

## 分岔分析 [Bifurcation analysis]

为了举例说明在 STP 存在下维持不同项目的动力学机制，我们分析了具有三个种群的模型 (17) 的分岔图。特别地，我们研究了在由两个兴奋和一个抑制群体组成的网络中发生的不同动态状态的出现，这些群体对应于分段多项结构中引入的网络结构。

由于突触耦合和动态 eq(17) 结构中的对称性，这两个兴奋性网络的宏观动力学将是等价的。因此，我们将显示分岔图的瞬时发射率  $r_k(t)$  和平均膜电位  $v_k(t)$  的两个兴奋人口 ( $k > 0$ ) 功能的共同背景电流  $I_B$  通过固定所有其他参数模型 (17) 如图 3 所示。图 13 所示的相图显示，在低背景电流值 ( $I_B \leq I_{\text{sn}}^{(1)} \simeq 1.2532$ ) 时，存在一个稳定的不动点，具有异步的低发射动态。这在  $I_{\text{bp}}^{(1)} \simeq 1.25647$  失去稳定性，产生两个具有异步动态的稳定不动点：一个是自发的低发射率在网络中的活动和一个在高发射率对应的持续状态。如图 13 (A) 所示，有一个小区域  $I_B \in [I_{\text{sn}}^{(1)}, I_{\text{bp}}^{(1)}]$ ，在那里我们可以有这三

种稳定的异步状态共存。

在  $I_B \equiv I_{\text{hb}}^{(1)} \simeq 1.34998$  中，我们观察到通过超临界 Hopf 分岔在低和高发射速率下出现共存的集体振荡(周期性 PBs)。这些振荡存在于一个相当有限的参数范围内，即  $I_B \in [I_{\text{hb}}^{(1)}, I_{\text{hb}}^{(2)}]$ ，它们消失在  $I_{\text{hb}}^{(2)} \simeq 1.5363$ 。在这个参数值之外，我们再次有一个持续状态与低发射活动状态共存，这些状态最终在  $I_{\text{sn}}^{(2)} \equiv 4.13715$  处被两个不稳定的不动点分支湮灭。

通过了解图 13 所示的分岔图，我们可以解释在突触促进的记忆维护小节中讨论的数值实验，如图 3 所示。

让我们考虑第一个实验，在图 3 的 (A) 列中报告，并显示了通过非特异性读出信号对 WM 项目的选择性重新激活。该项目首先通过振幅为  $\Delta I^{(1)}(t) = 0.2$  的特定步进电流加载到种群 1 中，时间间隔为  $\Delta T_1 = 350$  ms。通过将振幅  $\Delta I^{(1)}(t) = \Delta I^{(2)}(t) = 0.1$  的非特异性读出信号应用于两个群体的所有兴奋性神经元，即  $\Delta T_1 = N_{\text{pop}} \Delta T_2 = 250$  ms，获得目标的选择性再激活。在这个数值实验中，我们固定了  $I_B = 1.2 < I_{\text{sn}}^{(1)}$ ，因此唯一可能的稳定状态是一个低放电的异步活动。项目加载到人口增加，在有限的时间窗口，背景电流只为这个人口水平  $I_B + \Delta I^{(1)} > I_{\text{hb}}^{(1)}$ ，从而导致一系列的排放，其最终影响是强烈促进人口的传出突触。随后应用非特异性读出信号相当于有效地将它们共同背景电流增加到超过  $I_{\text{bp}}^{(1)}$  的值，其中持续状态与低发射活动共存。事实上，在读出刺激过程中，由于其突触的便利状态，种群 1 表现出一波高活动，而种群 2 基本上不受读出信号的影响。一旦刺激被移除，系统就会回到自发活动的状态。

第二个实验，如图 3 的 (B) 列所示，涉及到通过集体振荡(周期性 PBs)对 WM 项目的自发重新激活。在这种情况下，背景电流被设置为  $I_B = 1.532$ ，以使两个对应于周期脉冲的稳定极限环共存。整个系统在自发活动的异步状态下初始化(这对于  $I_B$  值是不稳定的)；当刺激呈现给种群 1 时，将项目加载到内存后，它会跳到上限循环。一旦刺激被移除，由于周期性的突触恢复，种群 1 通过发出周期性的 PBs 序列自发地重新激活，该 PBs 通过将  $I_B$  降低到小于  $I_{\text{sn}}^{(1)}$  的值而终止。

图 3 第 (C) 列所示的最后一个实验是指与持续状态活动相关的记忆的自发重新激活。在这种情况下，我们设置了  $I_{\text{hb}}^{(2)}$ ，因此系统处于在  $I_{\text{hb}}^{(2)}$  之外的异步状态，在  $I_{\text{hb}}^{(2)}$  之外存在持续和低发射活动共存。与之前的实验一样，系统在异步不稳定状态下进行初始化。在短暂的刺激下，种群 1 处于高活动持续状态。将背景电流降低到  $I_B = 1.2$  可停止持续活动。



## 启发式发射速率模型 [Heuristic firing rate model]

放电率模型已经被开发出来，用相关的放电率  $r$  来启发式地描述一个神经元种群的动态；其中最著名的例子之一是威尔逊-Cowan 模型 [45]。这些模型通常被写成 [83]

$$\tau_m \dot{r} = -r + \Phi(I),$$

其中  $I$  表示种群中每个神经元接收到的总输入电流， $\Phi(I)$  为稳态放电率解，或激活函数。这个函数通常被假设为一个 s 型函数，它是根据所考虑的种群中的神经元的动力学特征来确定的。如 [53] 所述，这些放电率模型，尽管对模拟大脑动力学非常有用，但没有考虑到阈下电压动力学引起的同步现象。因此，这些发射率模型在再现在抑制网络中观察到的快速振荡，而不添加其动态的特别时间延迟。这些集体振荡反而被 [50] 中引入的神经质量模型所捕获，并在本文中加以考虑。

通过在 [53] 中的分析，我们可以得到一个与精确的神经质量 ode(13) 相对应的发射率模型。更具体地说，通过考虑相应的稳态解  $(v^*, r^*)$ ，可以推导出一个由尖峰神经元组成的 QIF 网络的启发式放电率

$$\begin{aligned} 0 &= \frac{\Delta}{\tau_m \pi} + 2r^* v^* \\ 0 &= (v^*)^2 - (\pi \tau_m r^*)^2 + I \end{aligned}$$

其中  $I = H + I_B + I_S + \tau_m \tilde{J} r^*$ 。这导致了一个稳态发射速率的自治方程，由  $r^* = \Phi(I)$  给出，其中

$$\Phi(I) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\tau_m}} \sqrt{I + \sqrt{I^2 + \Delta}}.$$

该方程式 (19) 和 (21) 表示了一个对应于具有 m-STP 的 QIF 峰值网络的发射速率模型。为了对 WM 维护进行数值实验，并与启发式发射率模型进行了比较 (见图 4)。

## 最大工作记忆容量型 [Maximal working memory capacity]

通过遵循 [46]，我们可以给出用 m-STP (2) 估计我们的神经质量模型 (1) 的最大记忆容量。最大容量可以估计为两个时间间隔的比值

$$N_c^{\max} \simeq \frac{T_c^{\max}}{T_b}$$

其中， $T_c^{\max}$  为网络极限环的最大周期， $T_b$  为两个连续 PBs 之间的突发间隔。在 [46] 中， $T_c^{\max}$  被估计为一个普通种群  $k$  的突触效能  $u_k(t)x_k(t)$  恢复到最大值所需的时间。由于所有的兴奋性种群之间与抑制性种群是相同的，这一次并不依赖于所考虑的种群。在 [46] 中报告的

近似表达式如下

$$T_c^{\max} \simeq \tau_d \ln \frac{\tau_f/\tau_d}{1 - U_0}$$

如预期的那样，恢复时间基本上由抑郁时间量表  $\tau_d$  决定。

可以表明， $T_b$  有三个组件，即先前的兴奋性 PB 的时间宽度，抑制性爆发的延迟引发的兴奋性 PB，加上它的时间宽度，需要下一个活跃的时间兴奋性人口恢复抑制和引起 PB。在我们的模型框架中，我们可以忽略前两个时间间隔，并限制我们自己来估计后一个时间。

让我们将下一个发射种群表示为第  $m$  个种群；我们可以假设在  $T_b$  期间，连接强度变化不大，发射速率本质上是常数。因此，我们可以改写 (1) 中出现的平均膜电位的时间演化，如下：

$$\tau_m \dot{v}_k = v_k^2 + \left[ H^{(e)} - (\pi \tau_m \bar{r}^{(e)})^2 + I_B + \tau_m^e \left( -|J_{ei}| \bar{r}^{(i)} + \bar{J} \bar{r}^{(e)} \right) \right] = 0$$

其中  $\bar{J} = \left[ J_{ee}^{(s)} + (N_{\text{pop}} - 2) J_{ee}^{(c)} \right] \bar{x} \bar{u}$  以有效的方式考虑了所有兴奋性突触的突触效能， $\bar{r}^{(i)}$  和  $\bar{r}^{(e)}$  是抑制性和兴奋性种群率， $C$  是右边方括号内的常数量。通过注意到二次项可以忽略不计，并且假设兴奋性和抑制性放电率相似，可以进一步简化  $C$  的表达式。此外，通过假设在  $T_b$  期间，兴奋性神经元几乎被解耦，我们可以得到：

$$C = \left[ H^{(e)} + I_B + \tau_m^e \left( -|J_{ei}| + \bar{J} \right) \frac{\sqrt{H^{(e)} + I_B}}{\pi} \right]$$

其中  $\bar{r}^{(i)} = \bar{r}^{(e)}$  和  $\bar{r}^{(e)} = \frac{\sqrt{H^{(e)} + I_B}}{\pi}$  对于一个由平均兴奋性和背景电流驱动的孤立的 QIF 神经元。

因此，平均膜电位从由抑制性神经元的放电决定的初始负值  $v_m(0) = V_0$  到 PB 开始被传递的阈值  $V_{th}$  所需的时间，由

$$T_b = \frac{\tau_m^e}{\sqrt{C}} \left[ \arctan \frac{V_{th}}{\sqrt{C}} - \arctan \frac{V_0}{\sqrt{C}} \right] \simeq \frac{\tau_m^e \pi}{\sqrt{C}}$$

在方程的右边，我们最后假设了什么位置  $V_{th} \gg 1$  和  $V_0 \ll -1$ 。

由此得到了最大容量的以下表达式

$$N_c^{\max} \simeq \frac{\tau_d}{\tau_m^e} \ln \left[ \frac{\tau_f/\tau_d}{1 - U_0} \right] \frac{\sqrt{C}}{\pi}.$$

参数采用分段多项内存加载我们获得以下理论值  $T_c^{\max} \simeq 447$  ms,  $T_b \simeq 93 - 126$  ms 取决于  $0.5 \leq \bar{x} \bar{u} \leq 1.0$ ，因此  $3.6 \leq N_c^{\max} \leq 4.8$  的测量值  $N_c^{\max} = 5$ 。

## 光谱图估计 [Spectrogram estimation]

为了生成图 3、图 4、图 5、图 8、图 9 和图 S1 所示的光谱图，我们使用了 SciPy 文库 [84] 中的信号包。子程序 stft(短时间傅里叶变换, STFT) 生成傅里叶变换

$\mathcal{F}[s(t)](t, f)$ ; 在时间  $t$  时长度为  $\Delta T_{\text{win}}$  的运行时间窗口内的信号  $\mathcal{F}[s(t)](t, f)$ 。STFT 是在整个工作过程中使用重叠的窗口 (95% 的重叠) 来执行的。对于图 3、4 和 5, 窗口长度设置为  $\Delta T_{\text{win}} = 0.2$  s, 在时间和频率上有足够好的分辨率。对于图 8、9 和 S1, 设置为  $\Delta T_{\text{win}} = 0.2$  s, 得到更好的频率分辨率和时间分辨率。光谱图中的颜色编码归一化功率谱密度  $|\mathcal{F}[v_k(t)](t, f)|^2 / \left( \max |\mathcal{F}[v_k(t)](t, f)|^2 \right)$  来自不同种群的电压信号  $v_k$ 。为了更好的可见性, 使用  $\log 10$  比例, 并将值  $< 10^{-2}$  设置为  $10^{-2}$ 。

由于发射速率模型 (19) 和 (21) 的平均膜电位是不可获得的, 在这种情况下, 我们使用模拟的局部场势  $\text{LFP}_k$  来估计光谱图。通过 [85], 我们估计了图 2 所示的多项结构中出现的三个种群的局部场势为绝对之和刺激每个种群的突触输入的值:

$$\begin{aligned} \text{LFP}_0 &= - [|J_{\text{ie}}| (r_1 + r_2) + |J_{\text{ii}}| r_0] \\ \text{LFP}_1 &= - \left[ \left| J_{\text{ee}}^{(\text{s})} \right| x_1 u_1 r_1 + \left| J_{\text{ee}}^{(\text{c})} \right| x_2 u_2 r_2 + |J_{\text{ei}}| r_0 \right] \\ \text{LFP}_2 &= - \left[ \left| J_{\text{ee}}^{(\text{s})} \right| x_2 u_2 r_2 + \left| J_{\text{ee}}^{(\text{c})} \right| x_1 u_1 r_1 + |J_{\text{ei}}| r_0 \right] \end{aligned} \quad (1)$$

其中, 我们忽略了恒流分量来计算 LFPs, 因为它们对频谱没有贡献。此外, 为了能够与高 (低) 活性状态对应于 LFPs 的最小 (最大) 值的实验测量值进行比较, 我们在 (28) 中反转了突触输入的符号。which is part of the SciPy library [84], is used. The subroutine stft (short time Fourier transform, STFT) generates Fourier transforms  $\mathcal{F}[s(t)](t, f)$  of a signal  $s(t)$  within a running time window of length  $\Delta T_{\text{win}}$  at time  $t$ . The STFT is performed using overlapping windows (95% overlap) throughout this work. For Figs 3, 4 and 5 the window length is set to  $\Delta T_{\text{win}} = 0.2$  s, leading to a resulting in a better frequency resolution and decrease of time-resolution. The colours in the spectrograms code the normalized power spectral density  $|\mathcal{F}[v_k(t)](t, f)|^2 / \left( \max |\mathcal{F}[v_k(t)](t, f)|^2 \right)$  obtained from voltage signals  $v_k$  of different populations. For better visibility a  $\log 10$  scale is used and values  $< 10^{-2}$  set to  $10^{-2}$ .

## 参考文献 [References]

1. Just MA, Carpenter PA. A capacity theory of comprehension: individual differences in working memory. *Psychological review*. 1992; 99(1):122.
2. Goldman-Rakic PS. Cellular basis of working memory. *Neuron*. 1995; 14(3):477-485.
3. Engle RW, Tuholski SW, Laughlin JE, Conway AR. Working memory, short-term memory, and general fluid in-

telligence: a latent-variable approach. *Journal of experimental psychology: General*. 1999; 128 (3):309.

4. Fuster JM. *Memory in the cerebral cortex: An empirical approach to neural networks in the human and non-human primate*. MIT press; 1999.

5. Vogel EK, Machizawa MG. Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*. 2004; 428(6984):748-751.

6. Chatham CH, Badre D. Multiple gates on working memory. *Current opinion in behavioral sciences*. 2015; 1:23-31.

7. Fuster JM, Alexander GE. Neuron activity related to short-term memory. *Science*. 1971; 173 (3997):652-654. <https://doi.org/10.1126/science.173.3997.652>

8. Miller EK, Cohen JD. An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual review of neuroscience*. 2001; 24(1):167-202.

9. Lara AH, Wallis JD. The role of prefrontal cortex in working memory: a mini review. *Frontiers in systems neuroscience*. 2015; 9:173.

10. Funahashi S, Bruce CJ, Goldman-Rakic PS. Mnemonic coding of visual space in the monkey's dorsolateral prefrontal cortex. *Journal of neurophysiology*. 1989; 61(2):331-349.

11. Romo R, Brody CD, Hernández A, Lemus L. Neuronal correlates of parametric working memory in the prefrontal cortex. *Nature*. 1999; 399(6735):470-473.

12. Miller EK, Erickson CA, Desimone R. Neural Mechanisms of Visual Working Memory in Prefrontal Cortex of the Macaque. *Journal of Neuroscience*. 1996; 16(16):5154-5167.

13. Dipoppa M, Szwed M, Gutkin BS. Controlling working memory operations by selective gating: the roles of oscillations and synchrony. *Advances in cognitive psychology*. 2016; 12(4):209.

14. Constantinidis C, Funahashi S, Lee D, Murray JD, Qi XL, Wang M, et al. Persistent spiking activity underlies working memory. *Journal of Neuroscience*. 2018; 38(32):7020-7028.

15. Amit DJ, Brunel N. Model of global spontaneous activity and local structured activity during delay periods in the cerebral cortex. *Cerebral cortex (New York, NY)*. 1997; 7(3):237-252.

16. Compte A, Brunel N, Goldman-Rakic PS, Wang XJ. Synaptic mechanisms and network dynamics underlying spatial working memory in a cortical network model.

Cerebral cortex. 2000; 10(9):910-923.

17. Machens CK, Romo R, Brody CD. Flexible control of mutual inhibition: a neural model of two-interval discrimination. *Science*. 2005; 307(5712):1121-1124.
18. Gevins A, Smith ME, McEvoy L, Yu D. High-resolution EEG mapping of cortical activation related to working memory: effects of task difficulty, type of processing, and practice. *Cerebral cortex (New York, NY: 1991)*. 1997; 7(4):374-385.
19. Jensen O, Tesche CD. Frontal theta activity in humans increases with memory load in a working memory task. *European journal of Neuroscience*. 2002; 15(8):1395-1399.
20. Tallon-Baudry C, Bertrand O, Peronnet F, Pernier J. Induced  $\gamma$ -band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *Journal of Neuroscience*. 1998; 18(11):4244-4254.
21. Howard MW, Rizzuto DS, Caplan JB, Madsen JR, Lisman J, Aschenbrenner-Scheibe R, et al. Gamma oscillations correlate with working memory load in humans. *Cerebral cortex*. 2003; 13(12):1369-1374.
22. Pesaran B, Pezaris JS, Sahani M, Mitra PP, Andersen RA. Temporal structure in neuronal activity during working memory in macaque parietal cortex. *Nature neuroscience*. 2002; 5(8):805-811.
23. Wimmer K, Ramon M, Pasternak T, Compte A. Transitions between multiband oscillatory patterns characterize memory-guided perceptual decisions in prefrontal circuits. *Journal of Neuroscience*. 2016; 36 (2):489-505.
24. Sauseng P, Klimesch W, Heise KF, Gruber WR, Holz E, Karim AA, et al. Brain oscillatory substrates of visual short-term memory capacity. *Current biology*. 2009; 19(21):1846-1852.
25. Lisman JE, Idiart MA. Storage of 7+/-2 short-term memories in oscillatory subcycles. *Science*. 1995; 267(5203):1512-1515.
26. Jensen O, Lisman JE. Novel lists of 7+/-2 known items can be reliably stored in an oscillatory short-term memory network: interaction with long-term memory. *Learning & Memory*. 1996; 3(2-3):257-263.
27. Kopell N, Whittington MA, Kramer MA. Neuronal assembly dynamics in the beta1 frequency range permits short-term memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011; 108(9):3779-3784.
28. di Volo M, Livi R, Luccioli S, Politi A, Torcini A. Synchronous dynamics in the presence of short-term plasticity. *Physical Review E*. 2013; 87(3):032801.
29. Schmidt H, Avitabile D, Montbrió E, Roxin A. Network mechanisms underlying the role of oscillations in cognitive tasks. *PLoS computational biology*. 2018; 14(9):e1006430.
30. Shafi M, Zhou Y, Quintana J, Chow C, Fuster J, Bodner M. Variability in neuronal activity in primate cortex during working memory tasks. *Neuroscience*. 2007; 146(3):1082-1108.
31. Lundqvist M, Rose J, Herman P, Brincat SL, Buschman TJ, Miller EK. Gamma and beta bursts underlie working memory. *Neuron*. 2016; 90(1):152-164.
32. Hussar CR, Pasternak T. Memory-guided sensory comparisons in the prefrontal cortex: contribution of putative pyramidal cells and interneurons. *Journal of Neuroscience*. 2012; 32(8):2747-2761.
33. Fujisawa S, Amarasingham A, Harrison MT, Buzsáki G. Behavior-dependent short-term assembly dynamics in the medial prefrontal cortex. *Nature neuroscience*. 2008; 11(7):823.
34. Wang Y, Markram H, Goodman PH, Berger TK, Ma J, Goldman-Rakic PS. Heterogeneity in the pyramidal network of the medial prefrontal cortex. *Nature neuroscience*. 2006; 9(4):534-542.
35. Mongillo G, Barak O, Tsodyks M. Synaptic Theory of Working Memory. *Science*. 2008; 319 (5869):1543-1546.
36. Lundqvist M, Herman P, Lansner A. Theta and gamma power increases and alpha/beta power decreases with memory load in an attractor network model. *Journal of cognitive neuroscience*. 2011; 23 (10):3008-3020.
37. Rose NS, LaRocque JJ, Riggall AC, Gosseries O, Starrett MJ, Meyer EE, et al. Reactivation of latent working memories with transcranial magnetic stimulation. *Science*. 2016; 354(6316):1136-1139.
38. Miller EK, Lundqvist M, Bastos AM. Working Memory 2.0. *Neuron*. 2018; 100(2):463-475.
39. Siegel M, Warden MR, Miller EK. Phase-dependent neuronal coding of objects in short-term memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009; 106(50):21341-21346.
40. Tsodyks MV, Markram H. The neural code between neocortical pyramidal neurons depends on neurotransmitter release probability. *Proceedings of the national academy of sciences*. 1997; 94(2):719-723.
41. yks M, Pawelzik K, Markram H. Neural networks

- with dynamic synapses. *Neural computation*. 1998; 10 (4):821-2017; p. 505-517.
- 835.
42. Markram H, Wang Y, Tsodyks M. Differential signaling via the same axon of neocortical pyramidal neurons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1998; 95(9):5326-5328.
43. Tsodyks M, Uziel A, Markram H. Synchrony generation in recurrent networks with frequency-dependent synapses. *J Neurosci*. 2000; 20(1):825-835.
44. Luccioli S, Ben-Jacob E, Barzilai A, Bonifazi P, Torcini A. Clique of functional hubs orchestrates population bursts in developmentally regulated neural networks. *PLoS Computational Biology*. 2014; 10(9).
45. Wilson HR, Cowan JD. Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons. *Biophysical journal*. 1972; 12(1):1-24.
46. Mi Y, Katkov M, Tsodyks M. Synaptic correlates of working memory capacity. *Neuron*. 2017; 93 (2):323-330.
47. Murray JD, Bernacchia A, Roy NA, Constantinidis C, Romo R, Wang XJ. Stable population coding for working memory coexists with heterogeneous neural dynamics in prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2017; 114(2):394-399. <https://doi.org/10.1073/pnas.1610149114>
48. Luke TB, Barreto E, So P. Complete classification of the macroscopic behavior of a heterogeneous network of theta neurons. *Neural computation*. 2013; 25(12):3207-3234.
49. Laing CR. Derivation of a neural field model from a network of theta neurons. *Physical Review E*. 2014; 90(1):010901. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.90.010901>
50. Montbrió E, Pazó D, Roxin A. Macroscopic Description for Networks of Spiking Neurons. *Phys Rev X*. 2015; 5:021028.
51. Ermentrout GB, Kopell N. Parabolic bursting in an excitable system coupled with a slow oscillation. *SIAM Journal on Applied Mathematics*. 1986; 46(2):233-253. <https://doi.org/10.1137/04460178>
52. Ott E, Antonsen TM. Low dimensional behavior of large systems of globally coupled oscillators. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*. 2008; 18(3):037111.
53. Devalle F, Roxin A, Montbrió E. Firing rate equations require a spike synchrony mechanism to correctly describe fast oscillations in inhibitory networks. *PLoS computational biology*. 2017; 13(12):e1005881.
54. Laing CR. Phase oscillator network models of brain dynamics. *Computational models of brain and behavior*.
55. Coombes S, Byrne A. Next generation neural mass models. In: Corinto F, Torcini A, editors. *Nonlinear Dynamics in Computational Neuroscience*. Springer; 2019. p.
56. Dumont G, Gutkin B. Macroscopic phase resetting-curves determine oscillatory coherence and signal transfer in inter-coupled neural circuits. *PLoS computational biology*. 2019; 15(5):e1007019.
57. di Volo M, Torcini A. Transition from asynchronous to oscillatory dynamics in balanced spiking networks with instantaneous synapses. *Physical review letters*. 2018; 121(12):128301.
58. Segneri M, Bi H, Olmi S, Torcini A. Theta-nested gamma oscillations in next generation neural mass models. *Front Comput Neurosci*. 2020; 14(47).
59. Ceni A, Olmi S, Torcini A, Angulo-Garcia D. Cross frequency coupling in next generation inhibitory neural mass models. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*. 2020; 30(5):053121.
60. Bi H, Segneri M, di Volo M, Torcini A. Coexistence of fast and slow gamma oscillations in one population of inhibitory spiking neurons. *Physical Review Research*. 2020; 2(1):013042. <https://doi.org/10.1103/PhysRevResearch.2.013042>
61. Okun M, Naim A, Lampl I. The subthreshold relation between cortical local field potential and neuronal firing unveiled by intracellular recordings in awake rats. *Journal of neuroscience*. 2010; 30(12):4440-4448.
62. Spitzer B, Wacker E, Blankenburg F. Oscillatory correlates of vibrotactile frequency processing in human working memory. *Journal of Neuroscience*. 2010; 30(12):4496-4502.
63. Vogel EK, McCollough AW, Machizawa MG. Neural measures reveal individual differences in controlling access to working memory. *Nature*. 2005; 438(7067):500-503. <https://doi.org/10.1038/460171a>
64. Amit DJ, Brunel N. Model of global spontaneous activity and local structured activity during delay periods in the cerebral cortex. *Cerebral cortex (New York, NY)*. 1997; 7(3):237-252.
65. Fino E, Yuste R. Dense inhibitory connectivity in neocortex. *Neuron*. 2011; 69(6):1188-1203.
66. Schmutz V, Gerstner W, Schwalger T. Mesoscopic population equations for spiking neural networks with synaptic short-term plasticity. *The Journal of Mathematical Neu-*

rosience. 2020; 10(1):1-32.

67. Tiesinga P, Sejnowski TJ. Cortical enlightenment: are attentional gamma oscillations driven by ING or PING? *Neuron*. 2009; 63(6):727-732.

68. Dipoppa M, Gutkin BS. Flexible frequency control of cortical oscillations enables computations required for working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2013; 110(31):12828-12833.

69. van Vugt MK, Schulze-Bonhage A, Litt B, Brandt A, Kahana MJ. Hippocampal gamma oscillations increase with memory load. *Journal of Neuroscience*. 2010; 30(7):2694-2699.

70. Roux F, Wibral M, Mohr HM, Singer W, Uhlhaas PJ. Gamma-band activity in human prefrontal cortex codes for the number of relevant items maintained in working memory. *Journal of Neuroscience*. 2012; 32(36):12411-12420.

71. Lewis-Peacock JA, Norman KA. Competition between items in working memory leads to forgetting. *Nature Communications*. 2014; 5(1):1-10.

72. Lai YC, Tél T. Transient chaos: complex dynamics on finite time scales. vol. 173. Springer Science & Business Media; 2011.

73. Cortes JM, Desroches M, Rodrigues S, Veltz R, Muñoz MA, Sejnowski TJ. Short-term synaptic plasticity in the deterministic Tsodyks-Markram model leads to unpredictable network dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2013; 110(41):16610-16615.

74. Olmi S, Politi A, Torcini A. Stability of the splay state in networks of pulse-coupled neurons. *The Journal of Mathematical Neuroscience*. 2012; 2(1):12.

75. Postman L, Phillips LW. Short-term temporal changes in free recall. *Quarterly journal of experimental psychology*. 1965; 17(2):132-138.

76. Morrison AB, Conway AR, Chein JM. Primacy and recency effects as indices of the focus of attention. *Frontiers in human neuroscience*. 2014; 8:6. 77. Kornblith S, Buschman TJ, Miller EK. Stimulus load and oscillatory activity in higher cortex. *Cerebral Cortex*. 2016; 26(9):3772-3784.

78. Cowan N. The magical number 4 in short-term memory: A reconsideration of mental storage capacity. *Behavioral and brain sciences*. 2001; 24(1):87-114.

79. Cowan N. The magical mystery four: How is working memory capacity limited, and why? *Current directions in psychological science*. 2010; 19(1):51-57.

80. Devalle F, Montbrió E, Pazó D. Dynamics of a large system of spiking neurons with synaptic delay. *Physical Review E*. 2018; 98(4):042214.

81. Wang Y, Markram H, Goodman PH, Berger TK, Ma J, Goldman-Rakic PS. Heterogeneity in the pyramidal network of the medial prefrontal cortex. *Nature neuroscience*. 2006; 9(4):534-542. 82. Doedel EJ, Fairgrieve TF, Sandstede B, Champneys AR, Kuznetsov YA, Wang X. AUTO-07P: Continuation and bifurcation software for ordinary differential equations; 2007.

83. Dayan P, Abbott LF. *Theoretical neuroscience: computational and mathematical modeling of neural systems*. Computational Neuroscience Series; 2001.

84. Virtanen P, Gommers R, Oliphant TE, Haberland M, Reddy T, Cournapeau D, et al. *SciPy 1.0: Fundamental Algorithms for Scientific Computing in Python*. *Nature Methods*. 2020; 17:261-272.

85. Mazzoni A, Panzeri S, Logothetis NK, Brunel N. Encoding of Naturalistic Stimuli by Local Field Potential Spectra in Networks of Excitatory and Inhibitory Neurons. *PLOS Computational Biology*. 2008; 4(12):120.