

 OPEN ACCESS  PEER-REVIEWED

RESEARCH ARTICLE

Cross-scale excitability in networks of quadratic integrate-and-fire neurons

Daniele Avitabile , Mathieu Desroches , G. Bard Ermentrout

Version 2  Published: October 3, 2022 • <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1010569>

二次整合和放电神经网络中的跨尺度兴奋性

Cross-scale excitability in networks of quadratic integrate-and-fire neurons

作者: Daniele Avitabile^{1,2}, Mathieu Desroches², Jordi Garcia-Ojalvo, and Giulio Ruffini³

组织: 1. Department of Mathematics, Vrije Universiteit Amsterdam, Amsterdam, The Netherlands,

2 MathNeuro Team, Inria at Universite Cote d'Azur, Sophia Antipolis, France,

3 Department of Mathematics, University of Pittsburgh, Pittsburgh, Pennsylvania, United States of America

时间: Received: April 12, 2022; Accepted: September 13; 2022, Published: October 3, 2022

Translated by Xinxin Qie, School of Mathematics, SCUT.
Link to the Journal: [PLOS COMPUTATIONAL BIOLOGY](#)

摘要 [Abstract]

从神经元和心肌细胞的动作电位到卵母细胞中钙信号的放大，兴奋性在许多生物信号传递过程的标志。近年来，单细胞的兴奋性与多时间尺度动力学有关，这是决定全反应或无反应的有效阈值的特殊解。然而，在大规模人群中出现的兴奋性仍然是一个开放的问题。在这里，我们展示了大型网络中的兴奋性机制和耦合二次积分-火 (QIF) 单元的平均场描述反映了单个组件的兴奋性机制。我们首先利用奥特-安东森·安萨茨来推导耦合网络的低维动力学，并利用它通过慢周期强迫来描述运河的结构。我们证明，种群放电的起始和偏移的阈值可以以与单细胞相同的方式找到。我们结合理论分析和数值计算，开发了一个新的和全面的大种群兴奋性框架，不仅适用于适用于 Ott-Anthonen 简化的模型，也适用于没有封闭形式平均场极限的网络，特别是稀疏网络。

引言 [Introduction]

兴奋性是包括神经元在内的许多活细胞的全或全的基本特性。为了简单起见，我们描述了神经元的兴奋性，但这个概念超出了膜生物物理学。它表现为一个非常非线性响应足够强大的外部输入，导致发射的动作电位在回到休息状态之前，而任何较弱的输入没有影响细胞除了一个小波动的膜电位的平衡值。兴奋性的概念是生物学家们众所周知的，特别是通过在响应空间中存在一个不可观察的边界，标志着从静止到峰值的突变。然而，虽然 [1] 对单细胞兴奋性的几何结构有很好的理解，但群体兴奋性 (例如耦合神经网络) 的研究却少得多。是什么使人群反应正常 (如工作记忆任务 [2]) 或不正常 (如癫痫发作和其他病理 [3]) 是神经科学中的一个关键问题。

大多数 ii 类膜模型 [4]——Hodgkin-Huxley, FitzHugh-Nagumo, Morris-Lecar——都具有慢速结构，兴奋性阈值由所谓的鸭嘴鸭解 [5-7] 给出。在单细胞中，鸭嘴鱼溶液支持复杂的生物节律 [8]，组织从静息状态 [9] 到峰值状态 [9] 的过渡，以及从峰值到爆发状态的过渡 [10]。

典型的 I 类可兴奋系统，如 QIF 神经元模型 [11]，在本质上并不具有多个时间尺度。然而，缓慢的周期性强迫可以在 theta 神经元中产生爆发的节奏，爆发动力学的阈值再次由鸭嘴解 [12] 形成。QIF 神经元的网络能够在周期性输入 [13,14] 下产生类似的爆发节奏，因此在这种情况下，网络兴奋性与阈值相关的问题很自然。

在这篇文章中，我们提供了一种新的方法来解决种

群兴奋性问题，表明微观水平上的兴奋性几何可以扩展到大型网络，涉及与系统的慢-快性质相关的类似关键对象。单个神经元的兴奋性是通过研究模型如何响应小扰动外部输入或初始条件：可兴奋的系统全或无响应映射在参数和相空间，通过仔细选择扰动之间的边界明显不同的行为显示自己 [4,15,16]。将这种研究从单个神经元转移到群体兴奋性的一个主要障碍是，通常不清楚如何将用于单个神经元的小扰动转化为网络和平均场水平。在本文中，我们证明了这样的步骤对于典型的 I 类神经元的 QIF 网络是可能的和自然的，并且标准解是兴奋性阈值的结构，从单个神经元到平均场描述。解剖这种转变是重要的，兴奋性是皮层的一个基本方面提供一个基底的传播信息从一个位置到另一个：在单细胞水平 (通过动作电位) 和在网络层面，通过传播波 (例如，看到最近的评论 [17,18] 网络模型)。

最初，我们建立在蒙布里奥等人 [13] 的结果 (扩展了 Ott 和安东森 [19] 之前的工作)，在 QIF 神经元的密集 (全到全) 网络的情况下，随机分布的常数输入遵循重尾 (洛伦兹) 分布。对于这个网络，有几个小组研究了一个简单的平均场极限的存在性 [13,20-24]。我们表明，在这种类型的大型网络中，兴奋性是通过运河组织的，与平均场极限相同，我们通过展示大小为 $N = 10^5$ 大小的网络的网络阈值的精确近似来计算这些结果。

更重要的是，我们将这种方法扩展到更广泛的 QIF 神经网络，包括：具有异质权值的网络，稀疏连接的网络，具有网络电学和化学突触耦合，具有不对称尖峰神经元的网络，以及结合上述任何一种特征的多种群网络。

在所有这些 QIF 神经网络中，兴奋性的几何形状在不同尺度上持续存在，具有很大的普遍性。对于足够大的网络 (并达到平均场极限)，一旦我们考虑了正确的宏观变量，即发射率和平均膜电位，这种持久性就会显现出来。这与单神经元水平相反，在单神经元水平上，具有这种可兴奋的几何形状的慢速变量只包含膜电位。

我们证明，上述类型的系统，在任何尺度上，在缓慢的 (外部的) 周期性强迫下，支持从非破裂解到破裂解的连续路径。这个连续路线访问谣言解决方案，形成一个接口可兴奋的过渡，从网络状态 (神经人口沉默阶段) 网络爆发 [13] 中观察到但没有解释阈值过渡以及双重过渡网络状态 (神经人口紧张发射) 网络爆发之前没有报道，涉及相同的谣言几何和动力学。

如上所述，这种几何形状是通过一个缓慢的周期强迫而出现的。虽然大脑皮层中最著名的慢速调节节律是频率为 5 到 8 赫兹的 theta 振荡，但这并不是唯一的调节大脑皮层活动的慢速节律。有一个整体振荡，组织皮

层在低于 1Hz 的活动，并导致从向下状态（不活跃）到向上状态（活动）的过渡。这种缓慢的振荡出现在睡眠和麻醉期间（见 [25] 最近的一篇综述，以及 [26,27]）。此外，还存在缓慢的“增量”振荡，其频率范围为 0.5–4 Hz。这些信号已经被证明可以调节清醒小鼠的胡须桶状皮层中的伽马振荡，并与呼吸作用 ([28]) 相耦合。这些振荡调节了兴奋性，允许伽马振荡和其他高频振荡。

在本文中，我们遵循了一种教学的方法，即首先在 [13] 中由 Montbrio, Pazo 导出的原始平均场 QIF 网络上进行计算，我们在其中添加一个突触变量作为 [21] 中考虑的同一组。此后，我们将这个模型表示为 MPR 网络。通过这个例子，我们发展了直觉和所有的技术成分来描述鸭嘴鸭种群阈值。然后，我们将展示如何将这种方法扩展到更一般的情况下。

本文的组织如下：在第 1 节中，我们介绍了 MPR 模型，介绍了单细胞和网络水平上的兴奋性和爆发路径；在第 2 节中，我们提出了通过折叠鞍管研究兴奋性的数学工具，我们使用它们来解释网络兴奋性，我们在 105 个神经元的网络中进行了数值展示；在第 3 节中，我们解释了这种方法如何自然地推广到 QIF 网络；在第 4 节中，我们证明了在对网络没有精确的平均场极限的情况下，稀疏网络中存在相同的连续破裂路径；我们在第 5 节中进行总结。

1 MPR 网络中的人口阈值 [Population threshold in MPR networks]

i QIF 网络模型 [QIF Network model]

我们研究了 N 个全对全耦合的 QIF 神经元的网络。第 i 个神经元具有膜电位 V_i ，突触变量 s_i ，并同时受背景电流 η_i 和外部零平均电流 $I(t) = A \sin(\epsilon t)$ 的影响，导致

$$V_i' = V_i^2 + \eta_i + I(t) + \frac{J}{N} \sum_{j=1}^N s_j, \quad s_i' = -s_i/\tau_s,$$

对于 $1 \leq i \leq N$ ，我们将 $K_i = \eta_i + I(t)$ 作为第 i 个单元格的（外部）输入。上面的 ode 保持在两个连续的发射时间之间：这是网络中的膜电位发散到 $+\infty$ 的有限的、可计算的时间。每次 V_i 满足这个条件时，我们会发现：(i) 停止模拟，(ii) 将 V_i 重置为 $-\infty$ ，(iii) 向所有突触发送一个峰值，这些突触的值瞬间增加 $1/N$ ；(iv) 从这些更新的初始条件重新启动系统 (1) 的模拟。 $+\infty$ 处的电压阈值显然是非物理的，但通常通过两种方式来解决

这个问题。首先，可以利用变换后的维 $V_i = \tan \theta_i/2$ 得到

$$\theta_i' = 1 - \cos \theta_i + (1 + \cos \theta_i) \left[I(t) + \eta_i + \frac{J}{N} \sum_{j=1}^N s_j \right],$$

$$s_i' = -s_i/\tau_s;$$

然后，当 θ_i 从下面越过值 $\pi/2$ 时，我们将计算一个触发事件。其次，在 $V_i = \infty, V_r = -\infty$ 处的电压可以被有限的、大值的 $V_i = -V_r$ 所取代。下面我们将介绍两种类型的数值模拟：对于 $N = 1$ ，我们使用上面的变换，因此阈值在 $V \rightarrow \infty$ ；对于 $N > 1$ ，我们使用第二种策略来代替。 θ 中 $N = 1$ 的模拟与有限阈值和重置的 $N = 1$ 的模拟没有明显的差异。

该系统非常适合于研究跨尺度的兴奋性，因为：(i) 我们可以分析和比较单细胞动力学、 $N = 1$ 、网络动力学 $N \gg 1$ 和平均场动力学 $N \rightarrow \infty$ ；(ii) 人们可以从恒定的输入电流 ($\epsilon = 0$) 转换为缓慢变化的振荡电流 ($0 < \epsilon \ll 1$)，以揭示不同细胞状态之间的转换。

ii 单神经元兴奋性 [Single-neuron excitability]

让我们设置 $N = 1$ ， $\epsilon = 0$ ，并检查一个具有自耦合突触 [29] 的 QIF 神经元，受一个恒定的输入电流 $K_1 = \eta_1$ ，如图 1a 和 1e 所示。当 $0 < \tau_s \ll 1$ 和 $J\tau_s$ 足够大时，细胞支持两个共存的吸引态：平衡（下态）和具有紧张激发（上态）的周期解，由中间不稳定平衡分开。平衡点属于当输入 K_1 为零时折叠的曲线；当 $K_1 = h$ 时，周期解与同宿分岔处的不稳定平衡点发生碰撞。顺便说一下，我们注意到在图 1a、1b、1e、1f 只是分岔图的示意图，没有单位或尺度，这就是为什么它们在坐标上具有“状态”的特征。这与图 1c、1d、1g 和 1h 相反，后者显示了计算轨迹的电压。

当 $\epsilon = 0$ 和 $\eta_1 \in (h, 0)$ 在本质上处于双稳态状态时，见图 1a，初始条件决定了电压是被吸引到向下状态还是向上状态；阈值由中间不稳定状态给出。当 $\eta_1 > 0$ 时，唯一的吸引子是周期解，因此细胞本质上是强直的，图 1e。我们感兴趣的是细胞（以及后来的网络）如何从静止状态过渡到重复发射状态，以及这两种状态如何连接在一起形成爆发状态。在一个标准的 QIF 模型没有突触 ($J = 0$)，没有双稳态性（右状态的折叠）：这改变了一些波形支持的细胞，但不是我们旨在描述的机制，即下和上状态 [12] 之间的破裂过渡。

为了研究这些转变，一个集合 $\epsilon > 0$ 很小，因此检查了缓慢的强迫 [1,4]，如图 1b 和 1f 所示。这将导致输入

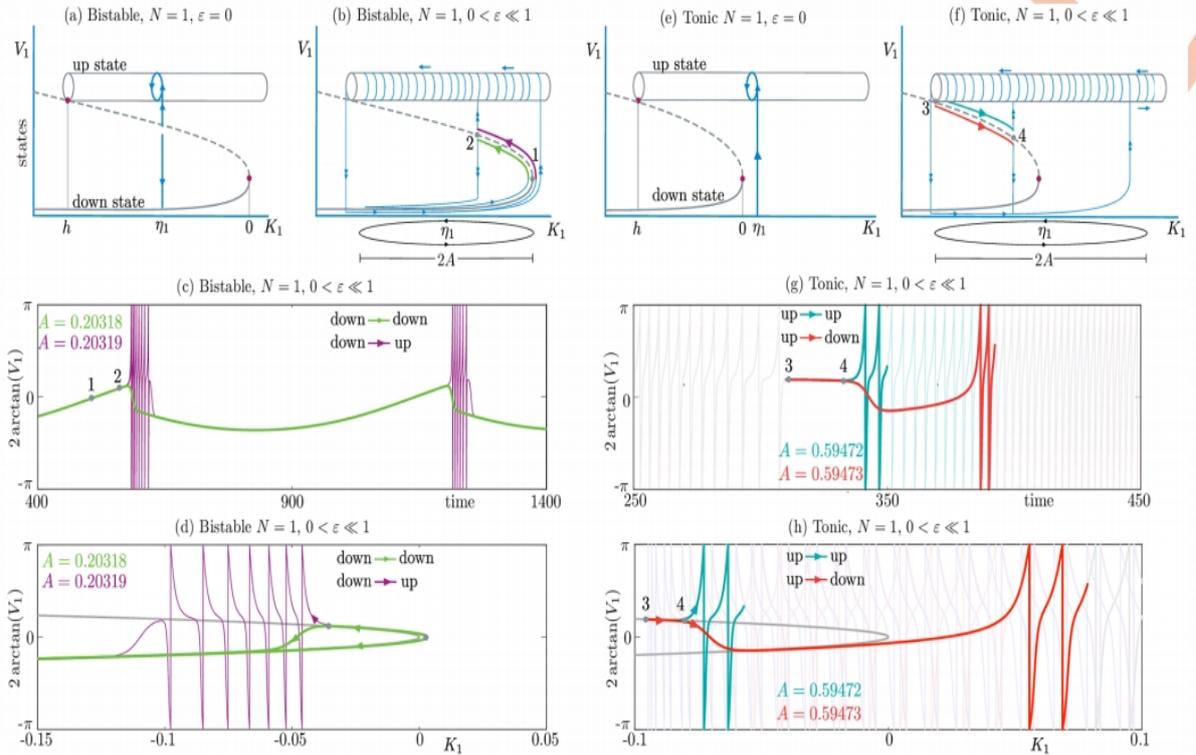


图 1: 单个 QIF 神经元 (Eq(1)) 中的 $N = 1$ 在双稳态 (a)-(d) 中的动力学, 以及在紧张态 (e)-(h) 中的动力学。(a): 单个受恒定输入 $K_1 = \eta_1$ ($\varepsilon = 0$) 影响的 QIF 神经元的稳态 (曲线) 和周期解 (圆柱体) 的分岔图示意图 (不按比例绘制)。一个稳定的静止状态 (向下状态) 与一个稳定的紧张性激发溶液 (向上状态) 共存, 由一个不稳定的平衡状态 (虚线曲线) 分开。当 $K_1 = h$ 时, 存在同斜分岔。在这种本质上的双稳态状态下 ($K_1 = \eta_1 \in (h, 0)$) 中, 细胞根据初始条件选择向上或向下的状态。(b): 当 $0 < \varepsilon \ll 1$, $K_1(t) = \eta_1 + A \sin(\varepsilon t)$ 成为一个缓慢变化的量, 在振幅 A 的 η_1 值 (K_1 轴上的椭圆) 值附近振荡, 向上和下相之间的过渡成为可能。阶段之间的开始是由一系列鸭嘴式解 1-2 (见文本) 决定的; 在双稳态状态中, 它们出现在向下 (绿色) 和向下 (紫色) 的过渡中。(c): 具有慢输入 (V_1, K_1) 的系统的两个解决方案的时间分布, 显示一个向下和向下向上的过渡, 包含一个鸭嘴动脉段 (1-2)。(d): (c) 中的解绘制在变量 (V_1, K_1) 中, 并叠加在 $\varepsilon = 0$ 系统的平衡曲线 (灰色抛物线) 上, 提供了鸭行为的证据 (1-2), 部分轨道呈灰色以提高能见度。参数: $\varepsilon = 0.01, J = 6, \tau_s = 0.3, \eta_1 = -0.2$; 面板中报告了 A 值。(e): 张力体系 $k_1 = \eta_1 > 0$ 中恒输入稳态和周期解的分岔图 ($\varepsilon = 0$)。在这种情况下, 细胞只显示点火溶液 (向上状态)。(f): 当 $0 < \varepsilon \ll 1$ 时, 向上和向下阶段之间的过渡成为可能, 鸭嘴式解决方案可能是向上和向下过渡 (3-4), 但反之亦然。(g): 两个解在紧张状态下的时间分布, 缓慢输入 $K_1(t)$, 显示一个向上和向下的过渡, 包含一个鸭嘴段 (3-4)。(h): (f) 中的解被绘制在变量 (V_1, K_1) 中, 并叠加在 $\varepsilon = 0$ 系统的平衡曲线 (灰色抛物线) 上, 提供了鸭翼行为的证据 (3-4), 部分轨道呈灰色以提高能见度。参数: $\varepsilon = 0.01, J = 6, \tau_s = 0.3, \eta_1 = 0.5$; 面板中报告了 A 值。

在平均值 η_1 周围振荡 (参见水平轴上的椭圆)。系统的确切动力学取决于 A 、输入振荡的振幅和 η_1 的符号。通过改变这两个参数, 我们可以构造各种上下状态交替的解。有些轨迹之所以突出, 是因为它们标志着一个相位的开始或结束。根据图 1b, 平均 $\eta_1 \in (h, 0)$ 的小振幅强迫导致细胞围绕其静止状态振荡; 这些是阈下振荡, 始终保持向下状态; 在增加振幅 A (见 η_1 周围的椭圆), 当 $\eta_1 + A \approx 0$, 即 $A \approx -\eta_1$; 在这个值附近, 有轨迹跟随不稳定状态的分支越来越长的时间, 然后跳到向下状态或向上状态 (段 1-2)。图 1c 给出了溶液跳跃的时间轮廓, $A = 0.20318, \varepsilon = 0.01$ (绿色); 图 1c 中, $A = 0.20319$ (紫色曲线)。在 $A = 0.20318$ 和 $A = 0.20319$ 之间的参数空间区域包含整个解族, 在 $\varepsilon = 0$ 系统平衡的排斥分支附近花费 $O(1)$ 次。这是令人惊讶的: 当 ε 很小时, 人

们会期望 $\varepsilon = 0$ 分析发挥作用, 因此轨迹会以指数速度排斥不稳定分支; 相反, 这里我们考虑的是长时间接近不稳定分支的轨迹。具有这种特征的轨道, 比如图 1 中标记为 1-2 (和 3-4) 的轨道被称为轨道。

这些反直觉的谣言 (解决方案在图 1b 中用颜色和数字标记), 构成了阈下振荡 (下轨道) 和之间的可计算界面爆炸状态 (向下向上轨道)。图 1b 中的分叉段在图 1c 的时间轮廓中标记, 在图 1d 的相平面投影中也可见。在后者中, 使用了变量 (V_1, K_1), 并叠加在 $\varepsilon = 0$ 系统的平衡曲线 (灰色抛物线) 上, 提供了鸭嘴鸭行为的证据 (1-2)。

裂缝发生在如此小的参数空间范围内, 这一事实使人们怀疑它们在自然界中是否可检测和有用。正如我们将在下面看到的, 鸭嘴解决方案确定了模型中全反应或

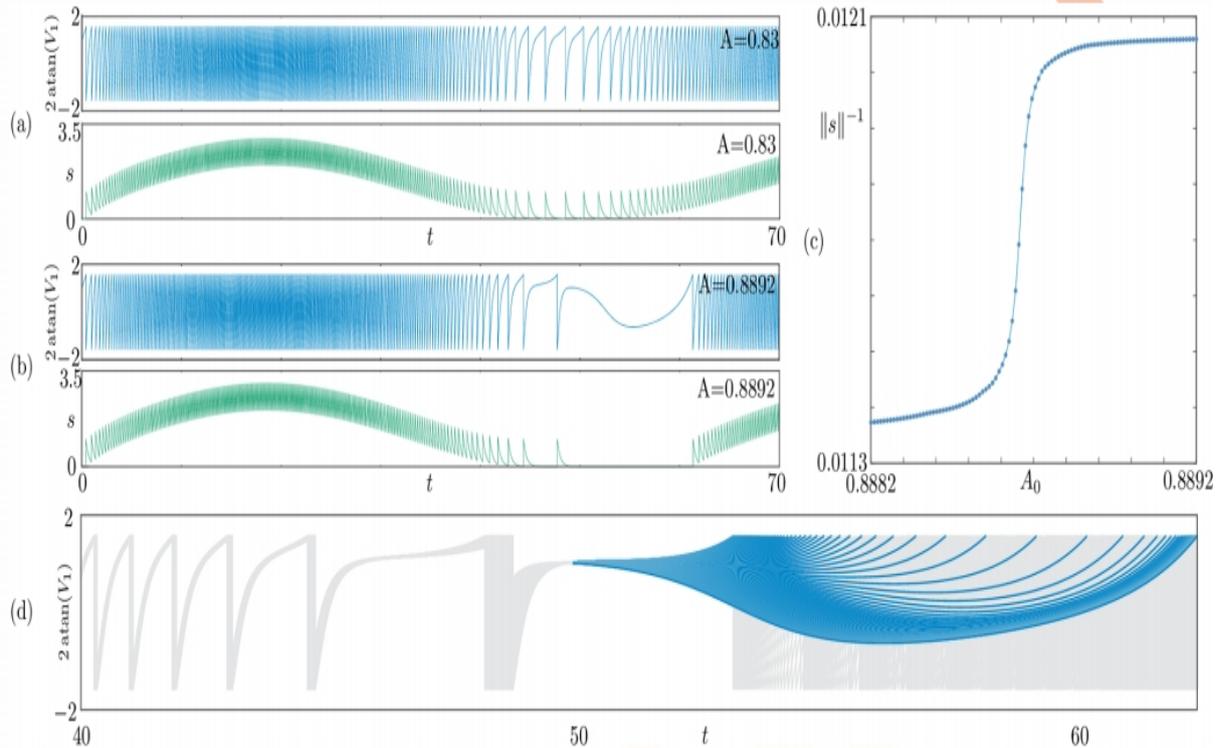


图 2: 在缓慢强迫的 A 振幅的增加条件下, 从非爆发的 (a) 到爆发的 (b) 状态的连续上下路径。(a): 当 $A = 0.83$ 时, 非爆发状态可见; 细胞表现出一种慢频率调制的强直状态, 因为溶液悬停在图 1f 的顶部分支上, 而没有跳下来。(b): 当强迫振幅略有增加时 ($A = 0.8892$), 我们观察到一个破裂, 从图 1f 的顶部跳到底部的分支。(c): 连续路径连接 (a, b) 中的轨道, 因为 a 在一个较窄的值带内变化; 图中显示了 $t \in [0, 70]$ 中 $s(t)$ 的积分 $\int s(t) dt$ 作为 A 的函数的倒数; 急剧增加是典型的鸭形跃迁。(d): 我们沿着 (c) 中的路径绘制 100 个解, 接近急剧增加; 轨迹 (灰色) 叠加, 音标段用蓝色突出显示; 参考图 1h, 溶液从向上到向上转变, 同时生长 3-4 型的音标段。参数: $\varepsilon = 0.1, J = 6, \tau_s = 0.3, \eta_1 = 0.5$ 。

无反应的有效阈值; 它们作为兴奋性阈值, 其生物学相关性已很好地建立为 [4,15,30], 尽管隔离这些阈值在实验中可能具有挑战性。要在实验中观察一个鸭, 需要获取类似图 1b 和 1f 的相平面信息, 但大多数电生理实验只记录一个可观察的时间轨迹, 比如膜电位, 这不允许相平面解释。然而, 时间轨迹可以显示鸭状签名, 如图 1c 和 1g 所示, 在实验 [31] 中也发现了类似的特征, 特别是在讨论发射 [32] 的延迟开始时。此外, 设计用来再现兴奋性的模拟电路显示出清晰的鸭行为, 因为它们提供了对实验相位平面数据 [33] 的访问。

然后我们移动到内在的紧张状态, 对于 $\eta_1 > 0$, 图 1e-1h。我们在图 1f-1h 中发现了带有裂缝的向上和向下轨道, 而可以证明向下和向下向上的轨道不存在, 也就是说, 褶皱处的过渡是一个跳跃。这就是为什么在这个场景中, 我们有 3-4 型的片段, 而不是 1-2 型的片段。在图 1g 和图 1h 中显示了许多峰值, 其中大多数是灰色的, 以提高鸭嘴动脉段的可见性。顺便说一下, 我们注意到, 3-4 型的片段也出现在双稳态场景中, 但为了简洁起见, 我们不在单个单元中讨论它们。

上述轨道捕获了单细胞水平上的兴奋性跃迁。发展

对这些特殊轨道的数学理解是至关重要的, 因为鸭作为不同细胞反应之间的盆地边界: 生物物理和理想的单细胞模型支持一般连续的鸭介导的过渡 [7,9], 我们将举例说明。这些转换非常尖锐, 但可以是连续的, 即使它们在运行模拟时可能显得不连续。本文的主要贡献是表明, 这种情况也普遍地和稳健地发生在 i 型神经元的网络中, 其中 QIF 是普遍的原型。

此外, 谣言从非破裂过渡状态网络 QIF 神经元转移跨规模: 在一个孤立的 QIF 细胞, 以及 QIF 细胞的网络, 存在一个连续的路线从非爆炸破裂状态, 这条路径是由解决方案的谣言片段如图 1 所示。

图 2 显示了在紧张状态下的单个细胞中这种转变的一个例子。当 $\varepsilon = 0$ 时, 自然解是纯主音的: 它锁定在图 1e 的上分支上。根据图 1f, 我们期望观察到, 当一个缓慢的强迫 $\varepsilon \neq 0$ 被打开时, 可以观察到从非爆发状态到爆发状态的转变, 包括带有鸭嘴段 3-4 的解。当作用力的振幅为 $a = 0.83$ 时, 细胞呈现出一种慢频率调制的强直状态, 如图 2a 所示。该解是一种非爆发状态, 由于解停留在图 1f 的顶部分支上, 由变周期轨道组成, 因此存在周期调制。当强迫略有增加时, $A = 0.8892$, 我

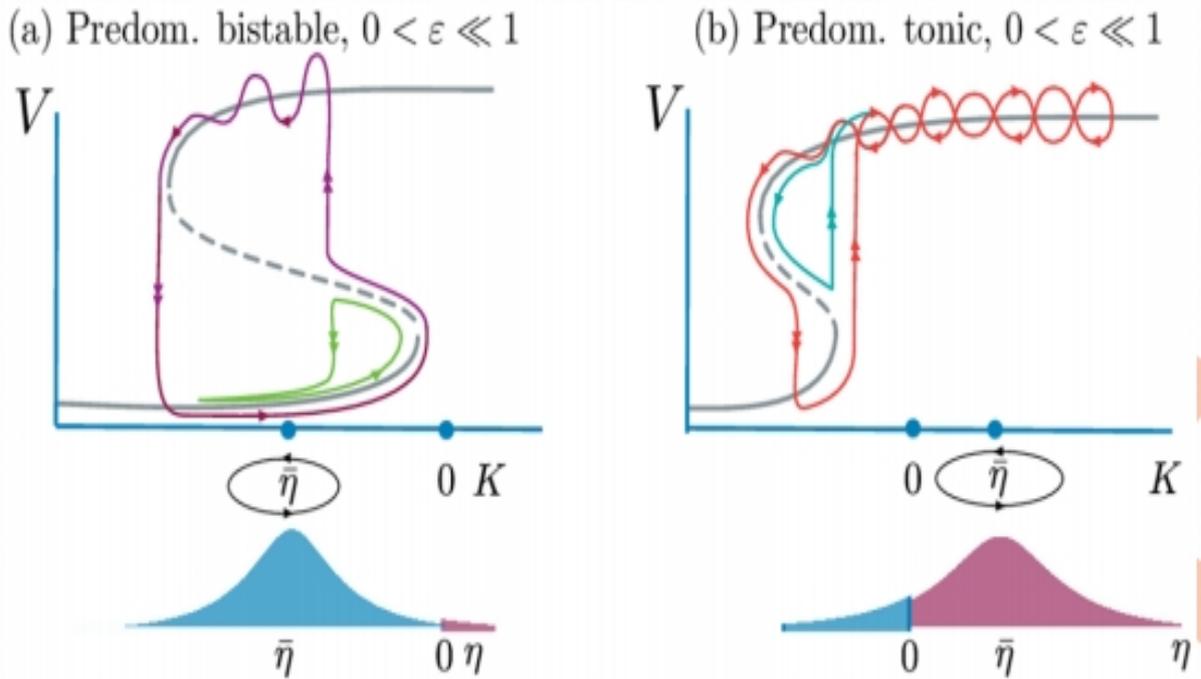


图 3: 随机分布的 η_i (底部面板) 的网络平均场的分岔图 (不是比例, 顶部面板); 一些神经元是双稳态的 (蓝色), 另一些是主音的 (红色), 分布以 $\bar{\eta}$ 为中心。 $\epsilon = 0$ 平衡位于 s 形曲线 (灰色) 上, 其折叠发生在严格的负值。现在是高压、高速率平衡。当 $\epsilon \ll 1$ 和 $K(t)$ 在 $\bar{\eta}$ 附近缓慢振荡时, 兴奋性的几何形状持续存在。(a): 主要是双稳态分布的向下和向下向上转换 ($\bar{\eta} < 0$)。 (b): 主要是紧张性分布的 Up-up 和上下转变 ($\bar{\eta} > 0$)。

们观察到一个破裂溶液, 将一个紧张性尖峰相连接到一个静止相; 见图 2b。

图 2c 显示了连接非破裂 (图 2a) 到破裂 (图 2b) 状态的连续路径的一部分, 因为 a 在一个狭窄的值频带内变化。在图中, 我们使用随着 A 的变化, $\|s\| = \int s(t) dt$ 的 s 的积分的倒数来监测状态。沿着分支的急剧增加是典型的鸭式介导的过渡, 它被称为鸭式爆炸。

在图 2d 中, 我们绘制了沿路径的 100 个解。轨迹以灰色叠加, 但我们用蓝色突出鸭段: 参考图 1h, 溶液从向上变形为向上变形, 同时生长 3-4 型的鸭段。

我们将上面的场景标记为走向崩溃的上下路线。当 η 发生变化时, 也可能有其他的破裂路径 (例如, 从下到上的状态)。我们没有对单个 QIF 细胞的破裂路径进行分类, 但我们将对平均场网络进行分类, 在证明了连续的破裂路径在 $N \rightarrow \infty$ 。

iii 网络兴奋性 [Network excitability]

现在让我们考虑网络 (1) 以及受随机背景电流影响的复位条件: η_i 取自密度的洛伦兹分布 $g(\eta) = \Delta / (\pi(\eta - \bar{\eta})^2 + \pi\Delta^2)$, 因此该网络是异质的, 一些神经元处于双稳态, 而另一些神经元处于强直状态。然而, 发

行版的中心 *bareta* 将发挥作用。如果 $\bar{\eta} < 0$ ($\bar{\eta} > 0$), 我们说分布或网络主要是双稳态 (补品)。对于 $\rightarrow \infty$, 耦合系统有一个众所周知的平均场极限 [13, 21]:

$$\begin{aligned} r' &= \Delta/\pi + 2rv, \\ v' &= v^2 - \pi r^2 + Js + \bar{\eta} + I(t), \\ s' &= (-s + r)/\tau_s, \end{aligned}$$

其中, r, v, s 分别为平均放电率、平均膜电位和平均突触输入。外部输入现在由 $K(t) = \bar{\eta} + I(t)$ 给出。回想一下微观上的情况水平背景电流是恒定的, 但不均匀 (η_i , 从洛伦兹分布采样), 而在平均场极限, 它是常数的和均匀的 (等于 $\bar{\eta}$)。

注意, QIF 网络的 Ott-anton QIF 减少使用复值阶参数的振幅和相位来代替平均电压和速率 [20,23]。顺序参数和速率-电压描述通过保形映射 [13] 联系起来。

值得注意的是, 平均场极限引入了一个新的量, 即种群发射率, r [21], 它不是单一或有限方程组的一部分。它以 $N \rightarrow \infty$ 个微观模型 (1)。如图 3 所示, 当 $\epsilon = 0$, 也就是 $K(t) \equiv \bar{\eta}$ 时, 系统的平衡位于 S 形曲线上。更准确地说, 可以看出, 该曲线没有褶皱或 2 个褶皱 ([34], Eq 12 和图 2(c))。此后, 我们将假设 J 足够大, 以保证 2 个折叠的存在, 这必须发生在 K 的负值。

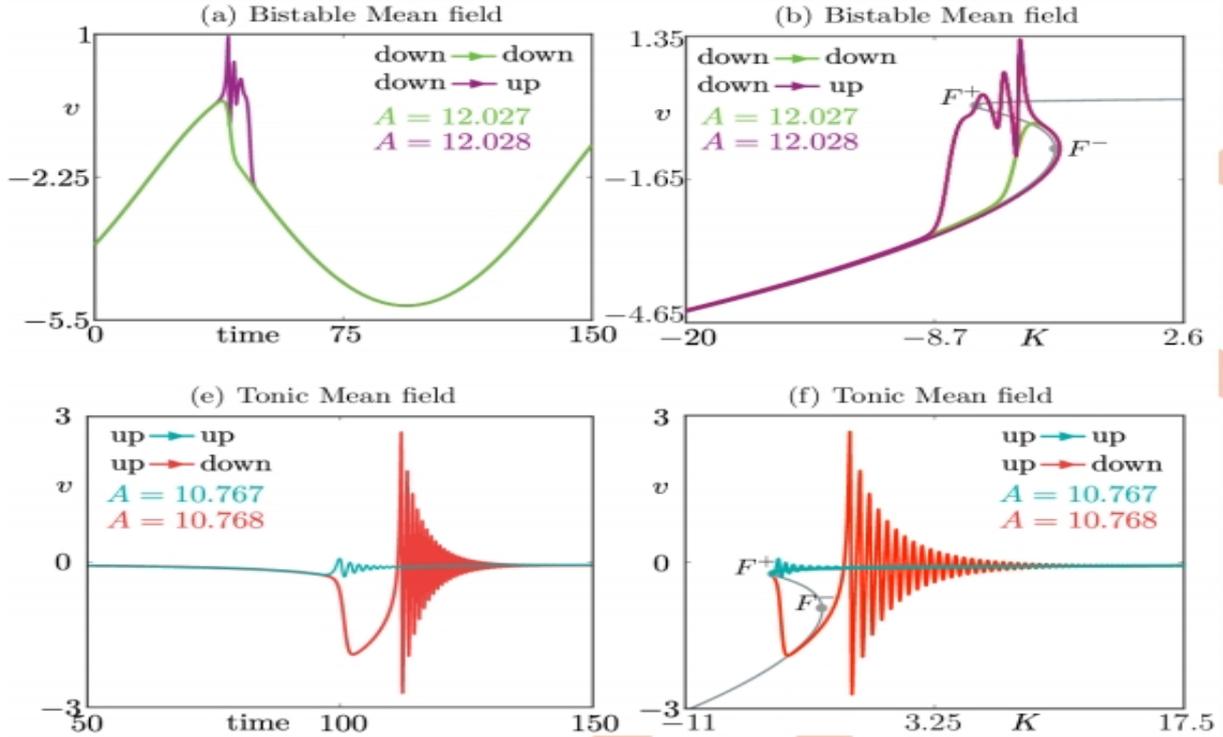


图 4: 当输入缓慢变化时, 系统 (2) 的平均场动力学。顶部 (底部) 面板显示了双稳态 (主音) 状态, 通过两种警告情况达到种群爆发, 分别向下和向上。(a, c): 平均电压的时间轨迹, 分别显示出类似于图 1e 和图 1g 中的单细胞电压的平均场跃迁。(b, d), 与 (a, c) 中相同的数据, 绘制在变量 (v, K) 中, 其中 $K = \bar{\eta} + I(t)$, 叠加在折叠的临界流形 (灰色) 上; 这些图分别类似于图 1f 和图 1h。参数为: $\Delta = 1$, $J = 15$, $\tau = 0.002$, $\varepsilon = 0.05$, 和 (a, b) $\bar{\eta} = 5$

在下行状态下, 所有神经元都接近静止 (静止网络状态), 而上行状态对应于异步网络紧张性放电, 这是图 1e-1f 中紧张性状态的平均版本。向上的状态可以是一个远离折叠的稳定焦点, 并具有复杂的特征值。在这两个稳定不动点之间是一个不稳定 (鞍形) 点, 它作为两个稳定状态之间的分隔线。值得注意的是, 当 $0 < \varepsilon < 1$ 时, 兴奋性的几何形状仍然存在于此宏观描述中, 而跃迁现在由 Z 处的分布峰决定。我们现在表明, 平均场和网络的轨道直接平行于单神经元模型的过渡, 涉及相同的鸭类型。

图 4b 显示了 $\varepsilon = 0.05$, $\bar{\eta} = -15.1$ 对刺激最大振幅 A 的模拟, 叠加在 $\varepsilon = 0$ 的 S 形平衡曲线上 (灰色)。一条轨迹 (绿色) 沿着向下的状态, 沿着底部的分支。轨迹拥抱固定点的不稳定分支 (鸭段), 通过折叠 F^- , 然后跳下来。 A 的微小变化会导致从向下 (绿色) 到向下 (紫色) 状态的发散。

这两种行为之间的定性差异在两条曲线的时间轨迹上更为显著, 如图 4a 所示, 其中向向上状态的过渡伴随着一个突发, 而对于较小的输入, 只有一个阈下振荡。爆发的原因是, 上升状态是一个输入值范围内的稳定螺旋。当 $A \gg -\bar{\eta}$ 时, 如预期的那样, 网络从异步触

发跳跃到同步触发), 遵循图 3a 和 4b 中 s 形曲线的上分支。

综上所述, 图 4a 和图 4b 所示的轨迹是双稳态状态下单细胞轨迹的平均场等量, 分别如图 1c 和 1d 所示。它们经历了类似的从向下到向下的转变, 鸭嘴鸭是阈值。

图 4c 和图 4d 模拟了紧张性情况 ($\eta = 5$)。类似的情况也发生在这种情况下, 但动力学围绕上褶皱 F^+ , 并以上下轨道为特征。

2 折叠鞍鸭的行为 [Folded-saddle canard behavior across scales]

我们现在推导了本文的三个中心结果: 首先, 我们使用几何奇异扰动理论 [35] 的标准方法来描述上述平均场转换 (系统 (2)); 其次, 我们利用这个特征来推断网络水平 (系统 (1)) 鸭行为的存在, 并提供这一现象的数值证据; 第三, 我们探索鸭介导的爆裂路径, 这一特征从单个神经元水平持续存在。后一种结果是显著的和新颖的, 因为在大型网络中的谣言行为还没有被深入探索, 特别是对于具有重置和随机数据的系统。

正如预期的那样, 我们首先提出了上述网络的理论,

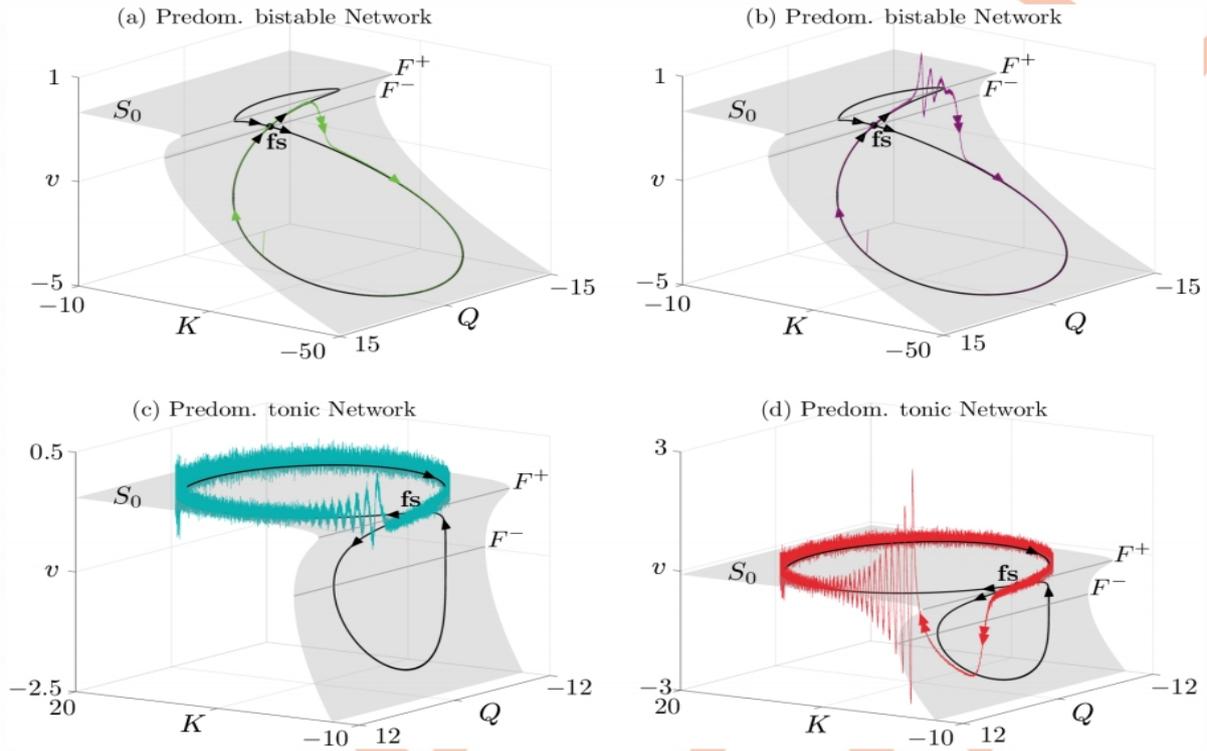


图 5: 当输入在双稳态 (a, b) 和紧张性 (c, d) 状态中缓慢变化时, 具有 $N = 10^5$ 个神经元的网络系统 (1) 的动态。图中显示的是网络中向下 (绿色) 到向下 (紫色) 和向上 (青色) 到上下 (红色) 的转变, 这反映了图 4 中的平均场解, 以及图 1 中的单细胞解。为了便于比较网络模拟和平均场鸭嘴动脉理论 (见文本), 网络轨道显示在三维相空间 (K, Q, v) , 其中 $Q = I'$ 。我们将它们叠加到 $\varepsilon = 0$ 平均场平衡、 S_0 和折叠线 F^\pm 的 (灰色) 表面上 (也如图 4b 和 4d 所示)。在表面上可以看到折叠的鞍形奇点 (fs) 及其相关的角板 (黑色)。该网络非常好地遵循了平均场理论预测的标准轨道。参数为 $\Delta = 1, J = 15, \tau = 0.002, \varepsilon = 0.05, V_t = 100 = -V_n A$, 如图 4 所示, 以及 $\bar{\eta} = -15.1$ 。

然后将这些结果应用于更一般的网络。为了研究 (2) 对小 $\varepsilon > 0$ 的行为, 我们扩展了两个描述 $K(t)$ 振荡动力学的 ode 系统, 即

$$\begin{aligned} K' &= \varepsilon Q, \\ Q' &= -\varepsilon(K - \bar{\eta}). \end{aligned}$$

注意, 在 [13,24] 中, 平均场极限模型假设瞬时突触处理, 这相当于在方程中取 $\tau_s = 0$, 用 r 替换 v 。然而, 假设 $0 < \tau_s \ll 1$, 即一个快速突触, 不会改变下面的阈值分析的任何内容, 同时使其更通用。

既然我们已经用二阶谐波方程来表示电流 I 的慢动力学, 我们用方程 (2) 和 (3) 重新缩放时间, 以便通过慢时间 $\tau = t/\varepsilon$ 参数化它们, 就像在 [36] 中所做的那样, 并得到

$$\begin{aligned} \varepsilon \dot{r} &= \Delta/\pi + 2rv, \\ \varepsilon \dot{v} &= v^2 - \pi r^2 + Js + K, \\ \varepsilon \dot{s} &= (-s + r)/\tau_s, \\ \dot{K} &= Q, \\ \dot{Q} &= -(K - \bar{\eta}). \end{aligned}$$

为了进一步阐明平均场从低速率 (下) 状态到高速

率 (上) 状态的转变, 当强迫速度 ε 趋于 0 时, 考虑 (4) 的缓慢极限是关键。因此, 我们在 (4) 中设置了 $\varepsilon = 0$, 得到了三个代数约束

$$s = r, \quad r = -\frac{\Delta}{2\pi v}, \quad v^2 - \pi r^2 + Js + K = 0,$$

在 ε 系统中 $\varepsilon \rightarrow 0$ 极限时, 系统变量 (r, v, s, K, Q) 在 \mathbb{R}^5 中的一个三维流形上演化, 即所谓的临界流形, 由

$$\begin{aligned} S_0 &= \left\{ s = r = -\frac{\Delta}{2\pi v}, \quad 0 = K + \psi(v) \right\}, \\ \psi(v) &= v^2 - \Delta^2/(4\pi v^2) - J\Delta/(2\pi v). \end{aligned}$$

S_0 中的下标是指通过在 (4) 中设置 $\varepsilon = 0$ 来找到这个流形。本文所讨论的跃迁发生在 S_0 折叠时, 它是两个吸引子流形和一个排斥子流形的并集。这些情况通常发生: 对于参数 J, Δ 和 $\bar{\eta}$ 的常见选择 (见 [13], 图 1(a)), 我们发现 S_0 有两个折叠位点 (两条折叠线), F^+ 和 F^- , 对应于集合 $\{D\psi(v) := \psi'(v) = 0\}$ 。在图 4b 和 4d 中可以看到流形 S_0 在 (K, v) 平面上的投影, 其中折叠线投影到点 F^\pm 上; 与图 5 相比, S_0 投影到 (K, Q, v) 空间上, 折叠线完全可见。

上面介绍的 $\varepsilon \rightarrow 0$ 极限对应于一个微分代数问题, 称为原始方程的慢子系统, 在目前的情况下, 它被简化

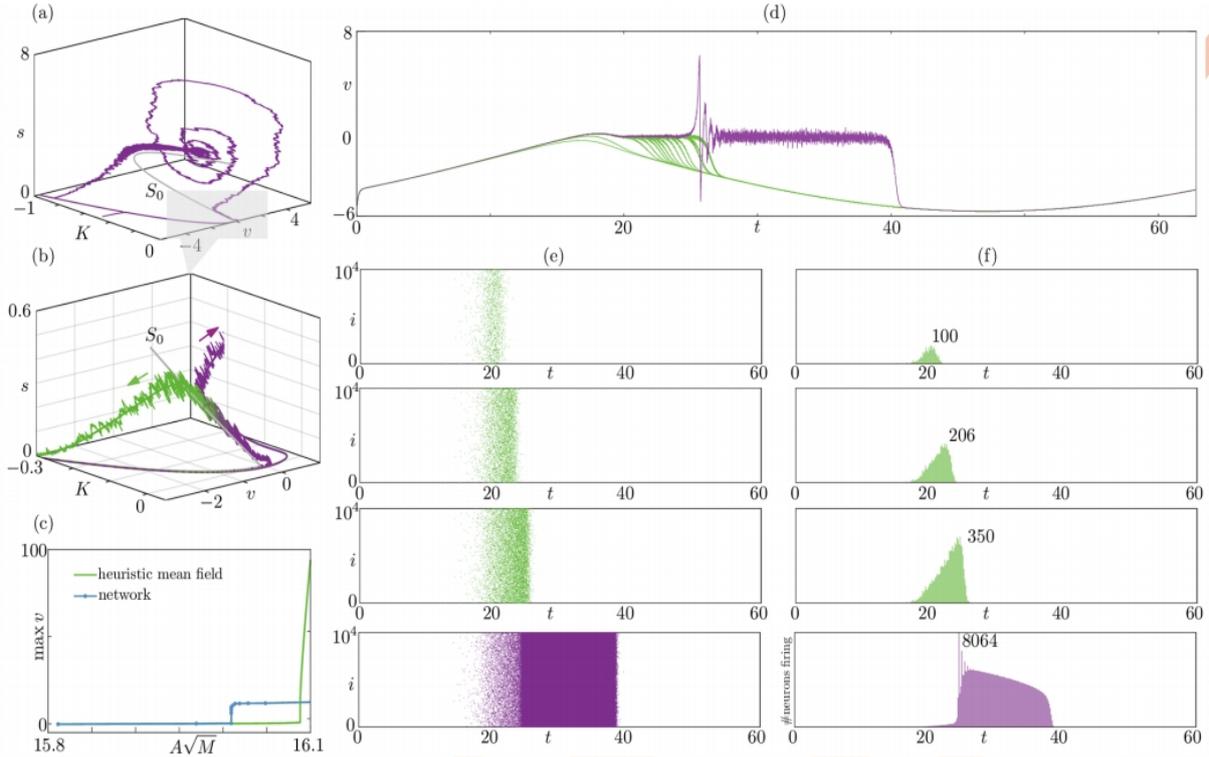


图 6: 具有随机分布电流和随机分布连通性的稀疏网络 (16) 的动力学。面板 (a) 显示了在三维相空间 (K, v, r) 中绘制的网络破裂解, 以及启发式平均场系统 (17) 的临界流形 S_0 。在灰色区域可以看到向下的鸭嘴段。(b): 面板 (a) 的放大视图; 除了 S_0 和面板 (a) 紫色 ($A = 16.009453593274596/\sqrt{M}$), 我们展示了一个轨道向下段的轻微扰动值, 绿色 ($A = 16.009453593274599/\sqrt{M}$); 我们还叠加了启发式平均场系统的解, 其曲线没有波动。面板 (a, b) 构成了数值证据, 表明在这个网络中存在一个向下向上的鸭嘴鸭介导的破裂过渡, 如面板 (c-f) 所示。(c): 网络中爆破的上下路径 (蓝色) 和启发式平均场 (绿色); 除了正文中讨论的一些差异外, 两个分支都包含了典型的鸭音动力学的准垂直段, 在非爆发状态和爆发状态之间的桥梁。(d) 代表网络解决方案沿着面板 (d) 的垂直分支, 在 $A = 15.8113883008419/\sqrt{M}$ 和 $A = 16.0094535932746/\sqrt{M}$ 之间, 在电压 v 的时间序列中显示; 这个解决方案显示了一个明显的向下过渡, 从非爆裂 (绿色) 到爆裂 (紫色) 轨道拥有瓣段 (接近 $v = 0$); 这些稀疏网络鸭解的特点是, 在鸭区中快速增加, 而平均电压保持近似不变, 在面板 (e, f) 中证明。(e): (d) 选择的下 (绿色) 和下 (紫色) 网络解决方案的光栅格图, 鸭号段在光栅格图中表现出来: 它们的开始与尖峰的开始一致, 它们的终止与跳跃到静止阶段 (绿色) 或主音阶段 (紫色) 的开始一致; 沿着这段, 网络建立速率 (如 (f) 所示)。(f): t 和 $t + \Delta t$ 之间的发射事件直方图, $\Delta t = 0.15$; 沿着音标段, 解增加了发射率 (段越长, 绿色直方图中的最大速率越高); 紫色图与绿色图的比例不同, 它代表一个破裂解。参数: $N = 10^4, M = 10^3, J = 1, \tau_s = 0.015, \Delta_\gamma = 0.3, \varepsilon = 0.1, \bar{\eta} = -0.5, \Delta = 10^{-4}, v_t = -v_r = 100$ 。

为

$$\begin{aligned} 0 &= K + \psi(v), \\ \dot{K} &= Q, \\ \dot{Q} &= -(K - \bar{\eta}). \end{aligned}$$

(6) 中的代数约束隐藏了 v 在这个缓慢极限中的动态。为了揭示它, 我们将根据时间对约束进行区分, 并得到下面的 ode 集定义为 $(v, K, Q) \in S_0$

我们可以将系统 (7) 与图 5 中所示的曲线联系起来: 我们正在考虑 $\varepsilon = 0$ 动力学, 因此我们关注 S_0 上的黑色曲线, 并以图 5a 中的曲线为例。看来系统 (7) 在 $\psi'(v) = 0$ 的点处崩溃, 即沿着折叠集 F^\pm 。沿着这样的褶皱, 第一个方程减少到 $Q = 0$, 因此 (7) 在沿着褶皱的点是未定义的。然而, 对图 5a 的检查显示, 该流

动在一个特定的点上被很好地定义了, 这被称为折叠奇异点, 并被标记为 (fs)。事实上, 在 F^+ 上还有另外两个点, 轨迹似乎跨越了褶皱。然而, 这些与鸭翼动力学没有关联, 而且流动也没有通过褶皱, 因为系统 (7) 在这些点是奇异的

正是在这一点上, 鸭嘴兽的解诞生了, 因为轨迹通过 (fs) 从一个吸引到一个 S_0 的排斥片。我们还注意到, 对于 $\varepsilon \ll 1$ 的这种行为持续 (图 5a 中的绿色曲线): 慢-快理论预测 [37], $\varepsilon = 0$ 的裂缝在足够小的 $\varepsilon > 0$ 下存活, 我们将在下面看到, 它们组织了 QIF 网络的可激结构。

因此, 我们更精确地研究了通过 (fs) 的通道: 直观地说, 在 $\psi'(v) = 0$ 和 $Q = 0$ 处, 因此商 $Q/\psi'(v)$ 保持有限, 并且 (7) 的流被很好地定义了。我们通过以下方

法形式化这一步：(i) 设计 (7) 进行时间缩放，(ii) 确定 (fs) 作为设计问题的平衡点，(iii) 对平衡类型进行分类，这反过来又决定了原始系统中的鸭号类型 (如在 [36] 中所做的)

在步骤 (i) 中，我们设计了系统 (7)，并通过 $-\psi'(v)$ 重新调整时间，这消除了 i 的前因子，并规范了问题，导致设计的简化系统 (DRS)。

$$\begin{aligned} v' &= Q, \\ Q' &= -\psi'(v)(\bar{\eta} + \psi(v)). \end{aligned}$$

一个重要的微妙之处是， $-\psi(v(t))$ 的时间缩放依赖于状态变量 v ，因此时间方向依赖于 S_0 上的位置。事实上，将简化系统 (7) 转化为脱硫简化系统 (8) 的时间调整是这样的，两个系统中的流动在 S_0 的吸引片上具有相同的方向，但在其排斥片上方向相反。

在步骤 (ii) 中，我们寻找 (8) 的平衡点，它满足 $\psi'(v) = 0$ 和 $Q = 0$ ，因此它们在几何上与 (fs) 重合。这种平衡点的形式是 $(v, Q) = (v, 0)$ ，其中 v 满足 $\psi'(v) = 0$ 。

在步骤 (iii) 中，我们研究了这些平衡点的线性稳定性，它是由雅可比矩阵决定的

$$J = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -\psi''(v_*)\psi(v_*) & 0 \end{bmatrix},$$

特征值为

$$\lambda = \pm\sqrt{-\psi''(v_*)\psi(v_*)}.$$

因此，平衡 $(v, 0)$ 要么是一个鞍，要么是一个中心：在前一种情况下，点 (fs) 称为折叠鞍，并产生折叠鞍角；在后一种情况下 (fs) 是一个折叠中心；众所周知，这个奇点不会引起裂缝，而是一个不连续的过渡。快速计算表明：(1) 在双稳态状态下，当 $\bar{\eta} < 0$ 时，有两个 (fs) 点，一个在 F^+ 上，一个在 F^- 上，都是折叠鞍；图 4b 中 (投影) 可见 F^+, F^- ，而只有后者如图 5a 和 5b 所示。(2) 在主音状态下，当 $\bar{\eta} > 0$ 时， F^+ 上的奇异点仍然是折叠鞍，而 F^- 上的奇异点是折叠中心，在图 4d 中均可见；我们在图 5c 和 5d 中只显示折叠的鞍为 (fs)。顺便说一下，我们注意到，这些发现对于更大的网络类别和平均场限制仍然有效，正如我们将在下面所示。

图 5 显示了系统 (7) ($\varepsilon = 0$, 黑色) 叠加在 (1) 与 $N = 10^5$ ($\varepsilon > 0$, 彩色) 的动态，包括阈下和阈上强迫。图 5a 以绿色表示，A 略低于阈值时 $N = 10^5$ 的全网络轨道。一个鸭嘴段是可见的，其中轨迹拥抱折叠上的黑色曲线，然后下降到向下状态。图 5b 显示了相同的投影，但对于稍大的 A；在这种情况下，轨迹在下降之前跳到向上状态。平均场理论预测的折叠鞍形 (黑色) 与网络的行为非常一致，并且与图 4a、4b、1c 和 1d 中类似颜色的平均场跃迁的对应关系是显著的。这些解决方案定义了单

个神经元模型的下和下状态的模拟场景，但它们在网络的水平上表现出来。有趣的是，在单细胞水平上，我们有一个双稳态神经元 ($\bar{\eta} < 0$)，而在网络水平上，一些神经元将是紧张性的，但网络主要是双稳态的 ($\bar{\eta} < 0$)。类似的考虑也适用于主要的紧张性网络场景，如图 5c 和 5d 所示，并对应于图 4c、4d、1g 和 1h。

i 持续通往爆破的路线 [Continuous routes to bursting]

我们现在将表明，对于 $\bar{\eta}$ 的任何值，在增加输入振幅时，网络稳健地支持从非爆发状态到爆发状态的连续路径；这种过渡涉及到鸭式爆炸，如图 2 所示。

对于足够大的耦合值 J ，临界流形 S_0 为 s 形，在 $\eta_+ < \eta_- < 0$ 处发生褶皱。如图 6a 所示，存在 4 种不同的场景，仅依赖于 $\bar{\eta}$ 的值相对于 fold 值 η_{\pm} 和它们之间的中点 $\eta_0 = (\eta_+ + \eta_-)/2$ 。这是由于在 $\bar{\eta}$ 周围的强迫振幅的对称性。

案例一： $\bar{\eta} < \eta_+$ 。由于强迫在 $\bar{\eta} < \eta_+$ 附近振荡，当一个低振幅的强迫被打开时，网络只能在 S_0 的底部分支附近振荡 (图 6b 中的轨道 1)。随着强迫振幅的增加，轨道到达褶皱，并拥抱 S_0 的中间不稳定分支 (图 6b 中的轨道 2)。现在网络访问了带有鸭翼段的连续轨道：在图 6b 中 $(A, \Delta r)$ 图中可见的爆发过渡中，解的分支几乎是垂直的，因为 a 在参数空间的一个小区域内变化。当我们爬上分支时，我们从一个向下到下的溶液 (绿色，标记为 2) 传递到一个有鸭段的向下组溶液 (紫色，标记为 3)。通过垂直分支，我们得到了一个完全发展的破裂解 (4)。图 6b 中的解决方案分支揭示了从非破裂到破裂网络解决方案的连续向下向上的路径。在这种情况下，所有带有鸭嘴鸭节段的解决方案都是向下到上或向下的类型，可见绿色和紫色。

案例二： $\eta_+ < \bar{\eta} < \eta_0$ 。由于我们进入了 S_0 的双稳态区域，我们可以分别在下、上分支的两个起始点附近打开强迫。如果从较低的分支开始，与情况 I 相同的考虑是有效的，并且我们有一个连续的向下-向上的路线 (见图 6c 中的绿色分支)。从上分支开始，低振幅强迫产生的状态悬停在上分支附近 (图 6c 中的解决方案 a))。当强迫振幅增加时，轨道从上褶皱 F_+ (解 b) 开始增加一个鸭嘴段。然而，由于 $\bar{\eta}$ 和 F_+ 之间的接近，分支只能将运河向上生长到标记为 c 的溶液，并在显示溶液 d-f 时折叠回自身。因此，在案例 II 中，有一个持续的向下向上 (没有向上向下) 过渡到破裂。

案例三： $\eta_0 < \bar{\eta} < \eta_-$ 。这个场景是案例 II 的镜像。网络具有连续的向下向上的过渡，但没有向下向上的过

渡，这被中断(图 6c)。在下面的情况 IV 中解释了连续的过渡。

案例四: $\bar{\eta} > \eta_-$ 。当强迫量很小时，溶液只能停留在 S_0 的上分支附近(图 6e 中的溶液 1)。我们仍然可以通过从 F_+ 附近开始的裂缝，从这个非破裂方案连续地过渡到破裂方案(方案 4)。这个案例反映了案例 I，但涉及到向上和向上向下类型的章节。

3 扩展到一般的 QIF 网络 [Extension to general QIF networks]

i 具有非均匀电流的网络 [Networks with heterogeneous currents]

现在让我们考虑 MPR 网络 (1) 和平均场极限 (2) 的推广，对于上面描述的兴奋性场景仍然成立。我们将只在平均场的水平上讨论推广，并参考现有的文献来描述相应的微观网络。

起点是以下对 MPR 平均场 (2) 的一般化

$$\begin{aligned} r' &= \Delta/\pi + 2rv + (\Gamma/\pi - g)s \\ v' &= v^2 - \pi^2 r^2 + (J + g \ln a)s + \bar{\eta} + I(t) \\ \tau_s s' &= (-s + r) \end{aligned}$$

式中: $I(t) = A \sin(\epsilon t)$ 是像以前一样缓慢的零平均周期强迫; $\Delta, J, \bar{\eta}$ 和 τ_s 和前面一样是参数; Γ, g 和 a 是附加参数。这种推广包含了 QIF 网络的各种精确的平均场极限，包括:

1. 具有非均匀背景电流的 MPR 网络 η_i 采样采用柯西分布，峰值在 $\bar{\eta}$ ，半宽在半最大值 (HWHM) Δ 。要从 (9) [13,22] 中恢复此模型，请设置 $\Gamma = 0, g = 0, \tau_s = 0$ 。

2. 为 $\Gamma \neq 0, g = 0, \tau_s = 0$ 获得的具有异质(全对全)突触耦合 [13] 的 MPR 网络。

3. 具有一级快或慢突触的 MPR 网络具有 [14,21] 特征时间 τ_s ，对应于 $\Gamma = 0, g = 0, \tau_s \neq 0$ 。需要注意的是，上面对 (1) 的分析假设了 $0 < \tau_s \ll 1$ (快速突触)，但它仍然对 $\tau_s = O(1)$ (慢突触) 有效，因为折叠鞍结构只需要缓慢周期强迫的存在 (3)。这种动态也持续存在于二阶突触中。

4. 由 [24] 改进的带电耦合的 QIF 网络，对应于 $\Gamma = 0, g \neq 0, a = 1, \tau_s = 0$ 。

5. 在 [38] 中研究了改进的 QIF 网络的电耦合和非对称尖峰，这与之前的情况不同，只有 6/41。

在进一步扩展可用所提出的形式进行分析的网络之前，让我们使用广义系数 $\tilde{\Gamma}(\Gamma, g) = \Gamma/\pi - g, \tilde{J}(J, g, a) =$

$J + g \ln a$ 来重写 (9):

$$\begin{aligned} r' &= \Delta/\pi + 2rv + \tilde{\Gamma}s := \rho(r, v, s) \\ v' &= v^2 - \pi^2 r^2 + \bar{\eta} + \tilde{J}s + I(t) := v(r, v) + \tilde{J}s + I(t) \\ s' &= (-s + r)/\tau_s := \sigma(r, s). \end{aligned}$$

很明显，我们可以分析这个系统的慢速结构，就像我们对系统 (4) 所做的一样，用一个立方形状临界流形由

$$S_0 = \{s = r = -\Delta/(\pi(2v + \tilde{\Gamma})), 0 = K + \psi(v)\},$$

其中 ψ 在 (5) 中相同，使用 \tilde{J} 而不是 J 。很明显，相同的折叠鞍动力学组织了相应的平均场模型的可激发结构，并且可以在相关的足够大的广义 QIF 网络中观察到。

我们没有进行这种分析，而是首先引入了进一步的推广，即我们考虑 QIF 网络中 p 个突触耦合种群的精确平均场极限，为简单起见，我们假设只有一个种群 (第 k 个种群) 受到缓慢的外部周期强迫。耦合方程读取

$$\begin{aligned} \epsilon \dot{r}_i &= \rho_i(r_i, v_i, s_i), \\ \epsilon \dot{v}_i &= v_i(r_i, v_i) + \sum_{j=1}^p \tilde{J}_{ij} s_j + K \delta_{ik}, \\ \epsilon \dot{s}_i &= \sigma_i(s_i, r_i), \\ \dot{K} &= Q, \\ \dot{Q} &= -(K - \bar{\eta}_k), \end{aligned}$$

对于 $i = 1, \dots, p$ ，其中 δ 是克罗内克符号， ρ_i, v_i, σ_i 是系统 (10) 中定义的函数，用于参数 $\tilde{\Gamma}_i, \Delta_i, \bar{\eta}_i$ 和 $(\tau_s)_i$ 的种群特定选择。临界流形系统 (11) 的定义是由代数约束来定义的

$$\Psi_i(v_1, \dots, v_p) := v_i \left(-\frac{\Delta_i/\pi}{2v_i + \tilde{\Gamma}_i}, v_i \right) - \sum_{j=1}^p \tilde{J}_{ij} \frac{\Delta_j}{\pi(2v_j + \tilde{\Gamma}_j)} = 0.$$

其中

$$r_i = s_i = -\frac{\Delta_i/\pi}{2v_i + \tilde{\Gamma}_i}$$

对于 $i = 1, \dots, p$ 。因此，临界流形 S_0 可以紧凑地写为

$$S_0 = \{(v_1, \dots, v_p, K, Q) \in \mathbb{R}^{p+2} :$$

$$0 = \Psi_i(v_1, \dots, v_p) + K \delta_{ik}, \quad i = 1, \dots, p\}$$

S_0 的表达式在 \mathbb{R}^{p+2} 中包含 p 个独立的代数条件，因此临界流形确实是一个曲面，这与系统 (11) 有两个慢变量的事实是一致的。因此，我们可以将与 (11) 相关联的简化系统写入该形式

$$\begin{aligned} 0 &= \Psi_i(v_1, \dots, v_p) + K \delta_{ik}, \quad i = 1, \dots, p \\ \dot{K} &= Q \\ \dot{Q} &= -(K - \bar{\eta}_k) \end{aligned}$$

上述系统反映了单种群 MPR 网络中的受约束系统 (6)。就像在单种群的情况下，我们区分代数约束与时间，并

将得到的极限系统投影到 (v_k, Q) 平面上得到

$$-\partial_{v_k} \Psi_k(v_1, \dots, v_p) \dot{v}_k = Q,$$

其中, v_1, \dots, v_p 满足定义临界流形的代数约束, 即 (14) 中的第一个 p 方程。对于系统 (15), 我们在一个总体平均场极限中承认了与 (7) 相同的形式。我们注意到起始系统有 $p+2$ 方程, 但约简系统 (15) 只有 2 个方程, 它在第 k 个总体系统的折叠集上是奇异的, 由条 $\partial_{v_k} \Psi_k(v_1, \dots, v_{k*}, \dots, v_p) s_i' = -s_i$ 0。

二维系统 (15) 沿着这个褶皱是奇异的, 它可以像在单种群问题中那样被设计出来。在这种情况下, 折叠鞍型和折叠中心型的分类继续进行。因此, 我们可以得出结论, 同样的鸭嘴诱导的兴奋情况出现在上述的一般 p 种群情况。

4 稀疏网络中跨尺度的鸭转换 [Canard transitions across scales in sparse networks]

前一节中揭示的慢-快场景在具有精确平均场限制的各种 (全耦合) QIF 网络中都是有效的。我们现在提出的证据表明, 这种现象仍然存在于稀疏网络中, 而迄今为止还没有推导出确切的平均场极限。

我们提出这种扩展有两个主要原因: 一方面, 我们展示了前一节讨论的机制进一步扩展到稀疏网络; 另一方面, 我们想强调的是, 平均场描述的可用性并不是严格必要的, 这是由有限规模的 QIFs 通用网络系统支持的。在第 (1.3) 节中, 我们研究了具有精确平均场的网络: 因为有一个 ODE 描述, 对于案例 $N \rightarrow \infty$, 我们使用这些 ode 来预测参数空间中鸭嘴动力学发生的区域, 并对组织过渡的折叠奇点进行分类。然而, 有限尺寸的网络也支持鸭式介导的过渡, 如图 2 和图 4 所示, 其中轨道分别是计算一个非常小的 ($N = 1$) 和一个非常大的 ($N = 10^5$) 网络的。

通过对 S_0 及其折叠线的研究, 我们使用平均场描述有助于确定参数空间的区域; 此外, 大型神经元网络拥有的鸭嘴解与平均场解几乎无法区分。然而, 在有限大小的网络中存在鸭式介导的转换 (并且可以记录下来), 即使平均场是不精确的, 或以封闭的形式不可用。

为了证实这一说法, 我们研究了 N 个突触耦合的 QIF 神经元的稀疏网络。对于类似的网络, 提出了一种基于稀疏标度参数 [22,39] 的启发式平均场描述方法。启发式平均场的形式是 (10), 因此折叠鞍型的分支是由这组 ode 支持。然而, 这个意味着领域并不是确切的限制

网络 QIF 神经元, 和平均场近似的程度有限尺寸网络也是无形的发现运河: 我们将看到, 启发式平均场和有限尺寸网络运河中介路线破裂, 即使两个模型不同意在某些区域的参数空间。

$$V_i' = V_i^2 + \eta_i + I(t) + \frac{J}{N\sqrt{M}} \sum_{j=1}^N W_{ij} s_j,$$

对于 $1 \leq i \leq N$, 其中 M 是一个整数, 控制一个神经元连接的期望数量。更准确地说, 带有 W_{ij} 的连通矩阵 W 是一个二进制稀疏矩阵: 第 i 个神经元接收随机选择的神经元的输入; γ_i 也是随机的, 由

$$\gamma_i = [k_i] \chi_{[0,2M]}(k_i), \quad k_i^{\text{i.i.d}} \frac{\Delta_\gamma \sqrt{M}}{(k-M)^2 + \Delta_\gamma^2 M},$$

其中, χ 为指示器函数。在实践中, 建立的连通性矩阵如下: 从中心为 M 和 $\text{HWHM} \Delta_\gamma \sqrt{M}$ 的柯西分布中提取候选度 k_i , 如果位于区间 $[0, 2M]$, 则四舍五入到最接近的下整数, 得到 γ_i ; 矩阵 W 的第一行 γ_i 随机选择的项等于 1, 其余 $N - \gamma_i$ 项等于 0。

在该模型中, 突触输入尺度为 $1/\sqrt{M}$, 外力由 $I(t) = A\sqrt{M} \sin(\varepsilon t)$ 给出, 背景电流 η_i , 峰值分布在 $\bar{\eta}\sqrt{M}$ 和 $\text{HWHM} \Delta_\gamma \sqrt{M}$ 。顺便说一下, 我们注意到了 $\Delta_\gamma \neq \Delta$ 。最后, 重置变量 v_i 和 s_i , 作为上述其他网络实例。

利用变量 \mathbf{M} 的这些缩放, 最近提出了一个启发式的近似平均场描述 [22,39], 用于没有强迫 ($I(t) \equiv 0$)、均匀电流 ($\eta_i \equiv \eta$) 和类似的连接模式的抑制性神经元系统。以类似的方式进行推理, 我们得到以下候选的近似平均场

$$\begin{aligned} \varepsilon \dot{r} &= \Delta/\pi + 2rv + J\Delta_\gamma s/\pi \\ \varepsilon \dot{v} &= v^2 + \sqrt{M}(K + Js) - (\pi r)^2 \\ \varepsilon \dot{s} &= (-s + r)/\tau_s \\ \dot{K} &= Q \\ \dot{Q} &= -(K - \bar{\eta}). \end{aligned}$$

与 [22,39] 不同的是, 上述模型除了具有稀疏的、非均匀的连接性外, 还具有非均匀的电流。我们还考虑了兴奋性神经元群, 而不是抑制性神经元群。[22,39] 中考虑的抑制群体, 在 v 方程中有 $J = 1$ 和项 $-Js$, 不适合研究兴奋性和不向破裂过渡, 因为临界流形不折叠。顺便说一下, 我们注意到抑制在这个特定的模型中抑制了鸭性行为, 但在其他模型中没有: 3 中给出的 MPR 网络的推广对于兴奋性和抑制性网络的耦合群体是有效的, 这一般支持鸭性行为。

在图 7a, (v, K, r) 空间中可以看到一个具有 $N = 10^4$ 神经元的网络的破裂轨道。这个模拟是为一个具有

急剧峰值电流分布的网络 ($\Delta \ll 1$) 完成的, 它产生了一个特殊的爆发模式, 我们现在将讨论。

假设启发式平均场描述近似于网络模拟, 我们可以像标准 MPR 网络那样解释: 突发是由于立方临界流形上分支上的焦点家族(图中灰色可见)。从图中可以看出, 候选平均场的流形 S_0 很好地捕捉了破裂轨道的几何形状, 特别是沿 S_0 的击退分支的鸭段。

对 S_0 的进一步检查发现, 由于 Δ 很小, S_0 的两个折叠 F^\pm 都出现在 r 的极小值处。我们在网络和启发式平均场中观察到向下到下和下到上的轨道(见图 7b), 这表明了连续向下到向上的爆破路径的可能性。

值得注意的是, 附近向下和向上解的存在本身就足以得到鸭存在的提示; 在这种情况下, 我们也有一个可计算流形 S_0 的近似启发式平均场描述, 这清楚地帮助我们找到附近存在上下解存在的参数值; 然而, 接下来的考虑适用于有限大小的网络, 即使我们从图 7a 和 7b 中以及上面的讨论中删除 S_0 。

为了揭示网络中连续的破裂路径, 我们计算了系统在 $A = 15.8113883008419/\sqrt{M}$ 和 $A = 16.0094535932746/\sqrt{M}$ 之间的变化; 当变化时, 我们保持连通性矩阵 W 不变, 也就是说, 我们提取一次, 然后重复使用。结果如图 7c-7f 所示。在图 7d 中, 我们显示了电压分布图。正如预期的那样, 这个网络的鸭翼结构是特殊的, 因为电流几乎均匀分布: 这些轨道上的鸭翼段沿着 $v = 0$ 延伸; 然而, 在这个过渡过程中, 速率急剧增加, 如图 7e 和图 7f 的直方图所示。这意味着该网络的兴奋性阈值发生在恒定电压和逐渐较大的速率的状态下, 这之前提出的情况不同。这是由于系统 (17) 和系统 (4) 之间的临界流形 S_0 是不同的事实引起的。前者是对后者的一项的扰动与 s 成正比, 它产生一个非常尖锐的褶皱, 然后是一个中间分支, 沿着 v 几乎保持不变。这种效应在图 7a 中可见。

在图 7c 中, 我们比较了网络和候选平均场的爆破路径。我们发现在阈下制度下有一个很好的一致性, 以及存在的鸭嘴过渡在两个系统中, 标记为准垂直分支段。

我们还注意到了两种类型的差异。首先, A 在准垂直直段的值在 $N = 10^4$ 和平均场中略有不同; 这是可以预料的, 因为平均场只是启发式的。然而, 两种系统中沿鸭爆炸的溶液类型非常相似。其次, 我们注意到最大电压 v 的差异, 这是为网络选择的解决措施, 特别是在爆破状态下。此类型的差异并不意外: 在有限大小的网络中, 每个神经元的电压最多等于复位值, 因此网络中的最大平均电压被限制; 另一方面, 启发式平均场支持具有非常大的最大电压的解。

5 结论 [Conclusions]

在单个神经元和相关系统中, 兴奋性和向爆发性行为过渡的几何形状是由鸭嘴道解控制的, 它作为阈值, 决定了系统对减缓参数变化的响应。我们已经证明了这种结构在大量可兴奋细胞的平均场极限中, 以及在大型有限系统中都持续存在。

在这些情况下, 种群的平均电压与单个细胞的电压起着相同的作用, 一个明确的速率作为一个新的宏观变量出现。如果在单个单元水平上的外部输入和电压之间存在时间尺度的分离, 则这种分离持续在网络水平上、输入和耦合的平均电压和速率之间

在网络层面上发现了两个主要的结果: (i) 一大类 QIF 神经网络受到柯西分布的背景电流, 在强迫振幅增加时, 经历了持续的爆发(向上或向下); 据我们所知, 这一说法适用于目前文献中推导的 Ott-安东森减少的 QIF 网络, 即可表示为系统 (9)。(ii) 在稀疏网络中也存在鸭式介导的爆破路径, 但没有精确的限制; 获得近似平均场极限便于比较网络轨迹和低维流形, 但它不是严格必要的, 事实上在小网络中也存在连续的爆破路径。

由于 QIF 神经元是 i 型神经元的一般代表, 我们预计类似的特性将在更真实的细胞网络中存活, 直到它们的平均场极限, 这不一定是 ODE。抑制网络的引入可以提供这项工作和平衡网络的概念之间的联系, 在平衡网络中, 根据连接强度的细节, 发射要么是由平均输入(类似于我们的紧张行为)驱动, 要么是由波动(类似于可兴奋的情况)驱动。另一个开放的有趣的研究方向是研究其分布不对称的异构网络, 从而违反了奥特-安东森精确平均场推导所需的假设: 如果没有平均场, 我们仍然可以观察到动力学收缩到低维流形, 以及鸭式介导的兴奋性阈值。除了连续粗粒度网络 [36,40] 之外, 目前还没有针对这种情况的理论, 但对平均电压和突触变量的数值探索可能揭示潜在的低维结构, 类似于在空间扩展神经场模型中发现的。

6 参考文献 [References]

1. Rinzel J, Ermentrout GB. Analysis of neural excitability and oscillations. In: Koch C, Segev I, editors. *Methods in neuronal modeling: From synapses to networks*, 2nd ed. Cambridge (MA), USA: MIT Press; 1988. p. 251-291.
2. Compte A, Brunel N, Goldman-Rakic PS, Wang XJ. Synaptic mechanisms and network dynamics underlying

- ing spatial working memory in a cortical network model. *Cereb Cortex*. 2000; 10(9):910-923.
3. Kramer MA, et al. Human seizures self-terminate across spatial scales via a critical transition. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2012; 109(51):21116-21121.
 4. Izhikevich EM. *Dynamical systems in neuroscience*. MIT press; 2007.
 5. Desroches M, Krupa M, Rodrigues S. Inflection, canards and excitability threshold in neuronal models. *J Math Biol*. 2013; 67(4):989-1017. <https://doi.org/10.1007/s00285-012-0576-z> PMID: 22945512
 6. Mitry J, McCarthy M, Kopell N, Wechselberger M. Excitable neurons, firing threshold manifolds and canards. *J Math Neurosci*. 2013; 3(1):1-32. <https://doi.org/10.1186/21908567-3-12> PMID: 23945278
 7. Wechselberger M, Mitry J, Rinzel J. Canard theory and excitability. In: *Nonautonomous dynamical systems in the life sciences*. vol. 2102 of *Lect. Notes Math*. Springer; 2013. p. 89-132.
 8. Vo T, Kramer MA, Kaper TJ. Amplitude-Modulated Bursting: A Novel Class of Bursting Rhythms. *Phys Rev Lett*. 2016; 117:268101.
 9. Moehlis J. Canards for a reduction of the Hodgkin-Huxley equations. *J Math Biol*. 2006; 52(2):141-153.
 10. Kramer MA, Traub RD, Kopell NJ. New dynamics in cerebellar purkinje cells: torus canards. *Phys Rev Lett*. 2008; 101(6):68103.
 11. Ermentrout GB, Kopell N. Parabolic bursting in an excitable system coupled with a slow oscillation. *SIAM J Appl Math*. 1986; 46(2):233-253.
 12. Desroches M, Krupa M, Rodrigues S. Spike-adding in parabolic bursters: The role of folded-saddle canards. *Phys D*. 2016;331:58-70.
 13. Montbrío E, Pazó D, Roxin A. Macroscopic description for networks of spiking neurons. *Phys Rev X*. 2015; 5(2):021028.
 14. Schmidt H, Avitabile D, Montbrío E, Roxin A. Network mechanisms underlying the role of oscillations in cognitive tasks. *PLoS Comput Biol*. 2018; 14(9):e1006430.
 15. Ermentrout B, Terman DH. *Mathematical foundations of neuroscience*. vol. 35. Springer; 2010.
 16. Gerstner W, Kistler WM, Naud R, Paninski L. *Neuronal Dynamics: From Single Neurons to Networks and Models of Cognition*. Cambridge: Cambridge University Press; 2014.
 17. Muller L, Chavane F, Reynolds J, Sejnowski TJ. Cortical travelling waves: mechanisms and computational principles. *Nature Reviews Neuroscience*. 2018; 19(5):255-268.
 18. Moldakarimov S, Bazhenov M, Feldman DE, Sejnowski TJ. Structured networks support sparse traveling waves in rodent somatosensory cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018; 115(20):5277-5282.
 19. Ott E, Antonsen TM. Low dimensional behavior of large systems of globally coupled oscillators. *Chaos*. 2008; 18(3):037113.
 20. Laing CR. Exact neural fields incorporating gap junctions. *SIAM J Appl Dyn Syst*. 2015;14(4):18991929. <https://doi.org/10.1137/15M1011287>
 21. Devalle F, Roxin A, Montbrío E. Firing rate equations require a spike synchrony mechanism to correctly describe fast oscillations in inhibitory networks. *PLoS Comput Biol*. 2017; 13(12):e1005881.
 22. di Volo M, Torcini A. Transition from Asynchronous to Oscillatory Dynamics in Balanced Spiking Networks with Instantaneous Synapses. *Phys Rev Lett*. 2018; 121:128301.
 23. Coombes S, Byrne A. Next generation neural mass models. In: *Nonlinear Dynamics in Computational Neuroscience*. Springer; 2019. p. 1-16.
 24. Pietras B, Devalle F, Roxin A, Daffertshofer A, Montbrío E. Exact firing rate model reveals the differential effects of chemical versus electrical synapses in spiking networks. *Phys Rev E*. 2019; 100:042412.
 25. Sanchez-Vives MV. Origin and dynamics of cortical slow oscillations. *Current Opinion in Physiology*. 2020; 15:217-223.
 26. Neske GT. The slow oscillation in cortical and thalamic networks: mechanisms and functions. *Frontiers in neural circuits*. 2016; 9:88.
 27. Niethard N, Ngo HVV, Ehrlich I, Bom J. Cortical circuit activity underlying sleep slow oscillations and spindles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018; 115(39):E9220-E9229.
 28. Ito J, Roy S, Liu Y, Cao Y, Fletcher M, Lu L, et al. Whisker barrel cortex delta oscillations and gamma power in the awake mouse are linked to respiration. *Nature communications*. 2014; 5(1):1-10.
 29. Börgers C, Takeuchi RM, Rosebrock DT. On rhythms in neuronal networks with recurrent excitation. *Neural Comput*. 2018; 30(2):333-377.

30. Prescott SA, De Koninck Y, Sejnowski TJ. Biophysical basis for three distinct dynamical mechanisms of action potential initiation. *PLoS computational biology*. 2008; 4(10):e1000198.
31. Deschênes M, Paradis M, Roy J, Steriade M. Electrophysiology of neurons of lateral thalamic nuclei in cat: resting properties and burst discharges. *Journal of neurophysiology*. 1984; 51(6):1196-1219.
32. Zhao ML, Wu CF. Alterations in frequency coding and activity dependence of excitability in cultured neurons of *Drosophila* memory mutants. *Journal of Neuroscience*. 1997; 17(6):2187-2199.
33. Itoh M, Tomiyasu R. Experimental Study of the Missing Solutions Canards. *IEICE Transactions (1976/1990)*. 1990; 73(6):848-854.
34. Schmidt H, Avitabile D. Bumps and oscillons in networks of spiking neurons. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*. 2020; 30(3):033133.
35. Jones CKRT. Geometric singular perturbation theory. In: *Dynamical Systems*. vol. 1609 of *Lect. Notes Math*. Springer-Verlag; 1995.p. 44-118.
36. Avitabile D, Desroches M, Knobloch E. Spatiotemporal canards in neural field equations. *Phys Rev E*. 2017; 95(4):042205.
37. Krupa M, Szmolyan P. Relaxation oscillation and canard explosion. *Journal of Differential Equations*. 2001; 174(2):312-368.
38. Montbrió E, Pazó D. Exact mean-field theory explains the dual role of electrical synapses in collective synchronization. *Phys Rev Lett*. 2020; 125(24):248101.
39. Bi H, Segneri M, Di Volo M, Torcini A. Coexistence of fast and slow gamma oscillations in one population of inhibitory spiking neurons. *Phys Rev Res*. 2020; 2(1):013042.
40. Avitabile D, Desroches M, Veltz R, Wechselberger M. Local theory for spatio-temporal canards and delayed bifurcations. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*. 2020; 52(6):5703-5747.