

神经科学中的动力学原理

Mikhail I. Rabinovich, Pablo Varona, Allen I. Selverston, Henry D. I. Abarbanel

神经系统和脑功能的动态建模在过去的半个世纪中具有成功的历史。这包括，例如，对神经节律行为的一些特征的解释和预测。在过去的二十年中，已经提出了许多基于生理学实验的有趣的学习和记忆动力学模型。现在存在着甚至意识的动力模型。通常这些模型和结果基于传统方法和非线性动力学范式，包括动态混沌。然而，神经系统是非线性动力学的一个不寻常的主题，原因如下：(i) 即使是只有少数神经元和突触连接的最简单的神经网络，也有大量的变量和控制参数。这些使神经系统具有适应性和灵活性，并且对其生物功能至关重要。(ii)：与众所周知的基本原理描述的传统物理系统相比，控制神经系统动力学的第一原理是未知的。(iii)：许多不同的神经系统表现出相似的动态，尽管它们具有不同的架构和不同的复杂程度。(iv)：网络架构和连接强度通常不详细，因此在某种意义上，动态分析必须是概率性的。(v)：由于神经系统能够基于感觉输入来组织行为，因此这些系统的动态建模必须解释时间信息到组合或组合时间码的转换；对于记忆和识别，反之亦然。在这篇综述中，这些问题在解决刺激性问题的背景下进行了讨论：神经科学可以从非线性动力学中学到什么，以及非线性动力学可以从神经科学中学到什么？

内容

I. 原则是什么？

A. 导言

B. B.神经系统的经典非线性动力学方法

C.矛盾问题的新范例

II. 微电路的动态特性：适应性和稳健性

A.个体神经元和突触的动态特性

1.神经元模型

2.神经元适应性和多稳态性

3.突触可塑性

4.个体神经元和突触的协同动力学的例子

B.小微电路中的稳健性和适应性

C.电路间协调

D.混沌和适应性

III. 信息神经动力学

A.时间和神经代码

1.时间码

2.时空代码

3.代码共存

4.时间 - 时间信息

转换：工作记忆

B.信息生产和混乱

1.依赖刺激的运动动力学

2.混沌和信息传输

C.突触动力学和信息处理

D.绑定和同步

IV. 瞬态动力学：序列的生成和处理

A.为什么产生序列？

B.空间有序网络

1.刺激依赖模式

2.局部化的同步波

C.无胜利者竞争原则

1.刺激依赖性竞争

2.自组织 WLC 网络

3.稳定的异宿序列

4.与实验的关系

D.序列学习

E.具有随机连接的复杂系统中的序列

F.顺序活动的协调

五，结论

致谢

词汇表

References

“充分了解大脑的生理学的数学家以及了解数学理论的神经生理学家们的有效合作是可能的吗？” -Jacques Hadamard

I. 原理是什么？

A. 简介

建立动力学模型来研究行为的神经基础有着悠久的传统。(Ashby,

1960; Block, 1962; Rosenblatt, 1962; Freeman, 1972, 2000)。控制行为神经控制的基本思想是已经发展了数十亿年的神经系统的三步结构，可以在其中阐述最简单的形式如下：专门的神经元将环境刺激转化为神经代码。这种编码信息沿着特定的途径传播到大脑或由数十亿神经细胞组成的中枢神经系统，并与其他信息相结合。然后决定对传入的信息采取行动不同的运动指令集，以产生我们认为是行为的适当的定时肌肉活动。这些步骤的成功是其生存的本质。

鉴于目前关于大脑的知识状态，不可能像可以应用于其他物理系统（例如电子电路）那样，对其功能应用严格的数学分析；然而，我们可以构建我们感兴趣的现象的数学模型，考虑已知的神经系统并使用该信息来构建和约束模型。目前的知识允许我们做出许多假设并将它们变成数学形式。本论述的很大一部分将讨论非线性动力学建模作为一个特别合适和有用的数学框架可以应用于这些假设，以模拟神经系统的不同组件的功能，将模拟与实验结果进行比较，并显示它们如何用于预测目的。

通常，神经科学采用两种主要的建模方法：自下而上和自上而下的模型。

自下而上的动力学模型从对单个神经元及其突触连接的描述开始；也就是说，来自公认的事实，这些事实是关于实验数据产生的一些简化的细节（图 1）。使用这些解剖学和生理学数据，重建电路中连接的特定模式，同时考虑到突触行动的强度和极性（兴奋性或抑制性），使用由此获得的接线图以及神经元和突触的动态特征，自下而

上的模型已经能够预测神经回路的功能特性及其在动物行为中的作用。

自上而下的动力学模型从对动物行为的那些方面的分析开始，这些方面是健壮的，可重复的，并且对于生存是重要的。自上而下的方法是一种更具投机性的大图观，历史上导致大脑研究中的不同分析水平。虽然这种等级划分使不同层次处于平等地位，但自上而下方法隐含的不确定性不应该最小化。构建这种大规模模型的第一步是确定引发特定行为的刺激类型；然后，这些知识被用来构建关于可能对其组织负责的动力学原理的假设。该模型应预测行为如何随着不断变化的刺激所代表的不断变化的环境而演变。

即使不了解神经解剖学的细节和相应神经系统的神经生理学，也可以建立一个足够逼真的神经回路模型来表达动力学原理。这些模型的成功取决于根本动力学原理的普遍性。幸运的是，从感觉到中枢和运动处理等神经系统中使用的基本动力学机制中存在惊人的大量相似性。

神经系统在经典的非线性动力学理论中以非常规的方式利用诸如同步，竞争，间歇性和共振的现象。一个原因是神经模块或微电路的非线性动力学通常是非自治的。这些电路由不同类型的信号连续地或偶尔地强制施加，例如来自变化环境的感觉输入或来自大脑其他部分的信号。这意味着当我们处理神经系统时，我们必须考虑刺激依赖同步，依赖于刺激的竞争等。这与经典非线性动力学的考虑背道而驰。神经元动力学的另一个非常重要的特征是神经活动有着不同的

时间尺度，例如，在大脑里 θ 节律 4-8 ， γ 节律 40-80Hz 。

我们在这篇综述中的目标之一是从非线性动力学的角度理解为什么神经系统是非常具体的，并讨论这些特殊性对神经回路功能的重要性。我们将以特定主题为例，讨论神经科学与非线性动力学之间的关系。我们不打算在这里回顾一下对于神经系统分析很重要的方法或非线性动力学工具，因为它们已在许多评论和书籍中进行了广泛讨论。（Guckenheimer and Holmes, 1986; Crawford, 1991; Abarbanel et al., 1993; Ott, 1993; Kaplan and Glass, 1995; Abarbanel, 1997; Kuznetsov, 1998; Arnold et al., 1999; Strogatz, 2001; Izhikevich, 2006.）

B. 神经系统的经典非线性动力学方法

让我们谈谈经典动力学理论的作用。乍一看，神经活动的无限多样性使其具有动态性描述一个毫无希望，甚至毫无意义的任务。然而，在这里可以利用古典动力学理论中积累的知识，特别是安德罗诺夫在 1931 年提出的关于动力学模型的结构稳定性和它们的分岔研究的观点（Andronov, 1933; Andronov 和 Pontryagin, 1937 年; Andronov 等, 1949 年。）这些想法的要点可以追溯到庞加莱（庞加莱, 1892 年; 戈罗夫, 1992 年），在他的书“La Valeur de la Science”，Poincaré（1905）里庞加莱写道：“我们对数学物理方程做的主要事情就是调查它们可以和应该改变的东西。”Andronov 对理解动力系统的卓越方法包含三个要点：

- 只有表现出不随参数微小变化而变化的活动的模型才能被认为非常适合描述实验。他称它们为结构稳定的模型或动力系统。

- 为了深入了解系统的动态，有必要在所有可能的初始条件下表征其所有主要行为类型。这导致了 Andronov 对相图分析（状态空间）方法的喜爱

- 考虑到整个系统的行为允许人们引入动力系统的拓扑等价的概念，并且需要理解动态的局部和全局变化，例如分叉是由于控制参数变化了。

保留动态系统的相位图的拓扑结构对应于系统的稳定运动，其中控制参数的变化很小。将动力系统的参数空间划分为具有不同相空间行为的区域，即找到分叉边界，然后提供动态模型的潜在行为的完整图像。是否有可能将这种美妙的方法应用于生物神经网络分析？答案是肯定的，至少对于小型自治神经系统而言。然而，即使在这些简单的情况下，我们也面临一些重要的限制。

神经动力学非常耗散。源自生化源的能量用于驱动神经活动，在动作电位产生和传播中具有显著的能量损失。耗散系统的相空间中的几乎所有轨迹都被称为吸引子的一些轨迹或轨迹集吸引。这些可以是固定点（对应于稳态），极限环（周期性活动）或奇怪的吸引子（混沌动力学）。具有吸引子的动力系统的行为通常在结构上是稳定的。严格来说，一个奇怪的吸引子本身在结构上是不稳定的，但它在系统状态空间中的存在是一种结构稳定的现象。这对于实施 Andronov 的想法非常重要。

对神经模型和体外实验中分叉的研究是理解许多参与神经信息处理和行为组织的单神经元和电路现象的动力学起源的基石。图 2 说

明了一些典型的局部分叉（包括一个平衡点或周期轨迹 - 参见 Arnold 等人的详细定义（1999 年））和一些在神经系统中观察到的周期性方案全局分岔（包含一组无限的轨道）。在实验和模型中都观察到许多这些分叉，特别是在基于电导的分叉中 Hodgkin-Huxley 型方程式（Hodgkin 和 Huxley, 1952），考虑了传统的神经元建模框架，以及网络稳定性分析和可塑性。

基于经典动力系统理论的神经科学中最引人注目的结果来自自下而上的模型。这些结果包括对单个神经元和突触中动力学多样性的描述（Koch, 1999; Vogels 等, 2005）具有不同类型连接的小组神经元的时空协同动力学（Selverston 等, 2000; Selverston, 2005），以及具有动态突触的网络中的同步原理（Loebel 和 Tsodyks, 2002; Elhilali 等, 2004; Persi 等, 2004）

一些自上而下的模型也尝试了经典的非线性动力学方法。许多这些模型与认知功能的理解和描述有关。近半个世纪以前，阿什比假设认知可以被建模为一个动态过程（Ashby, 1960）。神经科学家花了相当大的努力以实际的方式实施动态方法。最广泛研究的认知型动力学模型的例子是多吸收网络：基于能量函数概念的联想记忆模型或具有许多吸引子的动力系统的 Lyapunov 函数（霍普菲尔德, 1982, 另见 Cohen 和 Grossberg（1983）沃等人（1990 年）Doboli 等人）。这种网络中的动态过程通常被称为“带吸引子的计算”。该想法是在学习阶段期间，在存储器网络相空间中设计一组吸引器，每个吸引器对应于特定输出。具有吸引子的神经计算涉及给定输入刺激的变换，其定义一个吸引子的吸引盆内的初始状态，导致固定的期望输出。

神经系统中的计算或信息处理是动态过程的想法今天被广泛接受。在过去的几年中，出现了许多自下而上和自上而下类型的动态模型，它们将神经信息的编码和解码作为非自治网络的输入依赖动态。然而，我们对学习和记忆的实际生物过程的了解仍然存在巨大差距，使得对这些机制的精确建模成为一个遥远的目标。有关评论，请参阅 Arbib 等（1997 年）和威尔逊（1999）

经典的非线性动力学为神经集合的分析提供了一些基础，即使网络中的大量神经元被组织成几乎相同的神经元层。该公式的一个要素是在非常高维的相空间中发现稳定的低维流形。这些流形是合作活动模式的数学图像，例如，在非平衡介质中传播波（Rinzel 等，1998）。这种模型对于分析体内和体外实验观察到的皮层活动中的螺旋波也很有意义（Huang 等，2004）。通过使用模型的相位纵向和分叉分析以及考虑吸引子和其他渐近解来解决了许多有趣的问题。然而，可能需要新的方向来解决神经系统功能的重要复杂性。

C. 矛盾问题的新范式

人脑含有大约 10^{11} 个神经元，典型的神经元与 10^4 个其他神经元相连。神经元在形态学和生理学方面表现出广泛的多样性（见图 3）。各种细胞内和网络机制影响活神经回路的活动。如果我们考虑到即使单个神经元经常表现出混乱，我们也可能会认为这样一个复杂的系统很可能表现得像是一个湍流的流体动力学流动。然而，这不是观察到的。尽管存在内在和外部噪声，但大脑动力学或多或少有规律和稳定。自然界使用什么原则来组织这种行为，以及可以利用哪些数学方法来描述它们？这些是我们需要解决的非常棘手的问题。

神经系统与传统动力系统的区别在于几个重要特征：

- 系统的架构、个体神经细胞、特定神经元动力学的细节以及神经元之间的联系通常不详细，因此我们只能以概率的方式描述它们。

- 尽管复杂神经系统中的许多单元并行工作，他们中的许多神经元具有不同的时间尺度，并且对来自外部的相同非平稳事件做出不同反应。但是，对于整个系统，时间是统一和连贯的。这意味着神经系统不仅仅在空间架构上是分层组织的，在时间上也是分层组织的。行为事件是下一个时间窗口的初始条件。神经系统最有趣的现象是不存在吸引子动力学而存在非平稳行为。吸引子动力学假定从初始条件的长时间演变；我们必须考虑瞬态响应。

- 神经回路的结构原则上是由遗传决定的；然而，它仍然没有固定，可以随着经验（学习）并通过神经调节而改变。

我们可以扩展这个列表，但所提到的事实已经表明，神经系统是经典非线性应用的一个非常特殊的领域，现在很清楚为什么神经动力学需要新的方法和新观点。

我们使用以下观点来支持关于在神经科学中寻找动力学原理的乐观观点：

- 复杂的神经系统是进化的结果，因此它们的复杂性不是任意的而是遵循一些普遍的规则。一个这样的规则就是组织中枢神经系统（CNS）是分层的，基于神经模块。

- 值得注意的是，许多模块在不同物种中的组织方式非常相似。这些单元可以很小，如中央模式发生器（CPGs），也可以很复杂，如感

觉系统。特别地，最古老的感觉系统之一（嗅觉系统）的结构在无脊椎动物和脊椎动物中或多或少相同，并且可以通过类似的动力学模型来描述。

- 将神经系统视为相互连接单元集合的可能性是其子系统高度自治的结果。自治程度取决于自我调节的程度。神经系统各级神经单元的自我调节，包括单个神经元，是决定分层神经网络动力学的关键原则。

- 以下猜想似乎是合理的：网络的每个特定的动态行为(例如，行波)仅由系统(例如神经调节器)的许多参数中的一些参数控制，并且这些相关参数独立地影响特定的细胞或网络动力学。这个想法可以用于网络动力学的数学分析，也可以帮助建立一个近似的分岔理论。该理论的目标是在参数的低维控制子空间中基于分叉分析来预测特定动力学的变换。

- 为了理解神经动力学的主要原理，现象学自上而下的模型非常有用，因为即使是具有不同架构和不同复杂程度的不同神经系统，如果它们执行类似的功能，也会表现出相似的动力学。

在本综述的主要部分，我们讨论了神经系统的两个关键功能特性，乍一看似乎不相容：稳健性和灵敏度。寻找这些明显矛盾的解决方案将有助于我们制定生物神经网络组织的一些通用动力学原理。我们注意到两个例子。

许多神经系统，尤其是传感系统，必须能够抵抗噪声，同时必须对输入非常敏感。一个能够应对这种基本矛盾存在的新范式是无赢的竞

争（WLC 原理，Rabinovich 等，2001） 根据这一原理，如果刺激是固定的，具有非对称抑制连接的神经网络能够表现出结构上稳定的动态，并且如果刺激被改变则定性地改变其动态。 这种能力基于信号和噪声的不同特征，以及它们影响系统动态的不同方式。

另一个例子是瞬态行为的显著再现性。因为瞬态行为与吸引子的长期稳定静止活动相反，取决于初始条件，很难想象这种行为如何从实验到实验可再现。 这个悖论的解决方案与全局和局部抑制的特殊作用有关，它构成了初始条件。

从动力学的角度来看，这篇综述的逻辑与神经系统的特异性有关。在第二节我们考虑神经微电路中稳健性和灵敏度的可能动力学起源。第三节考虑了神经网络中信息处理的动态。第四节，与其他动力学概念一起，我们关注神经动力学的新范式：在序列生成，感觉编码和学习背景下的无赢竞争原则。

II 微型网络的动态特征：适应性和稳健性

A. 个体神经元和突触的动态特性

1. 神经元模型

神经元接收图案化的突触输入，并通过将这些突触输入模式转换为尖峰的输出序列来计算和通信。为什么形成尖峰？ 由于尖峰波形是相似的，因此在尖峰序列中编码的信息主要依赖于峰峰间隔。依靠时间而不是动作电位波形的细节增加了内部通信的可靠性和再现性。从一个神经元传递到另一个神经元的神经信号的分散和衰减改变了动作电位的波形，但保留了它们的定时信息，再次允许依赖于峰峰间隔的可靠性。

尖峰序列生成和转化的性质主要取决于神经元细胞膜中许多电压门控离子通道的特性。神经元的细胞体产生两种过程：短树突和一个或多个长管状轴突。树突像树一样分枝，接收来自其他神经元的传入信号。在某些情况下，突触输入位点在树突棘上，其中数千个可以覆盖树突状乔木。该输出过程即轴突将神经元产生的信号传递给网络中的其他神经元或效应器官。尖峰是快速的，瞬态的，全有效的二进制，脉冲持续时间约为 1 毫秒（见图 1）。在大多数情况下，它们在轴突起源的特定区域开始并沿着轴突传播而没有变形。在它的末端，管状轴突分成通过突触连接到其他神经元的分支。

当突触前神经元发出的尖峰到达其轴突的末端时，它会触发突触间隙中化学发射器的发射（一个几十纳米的小间隙，在突触处将两个神经元分开）。这些发射器与突触后神经元中的受体结合，在其膜中引起去极化或超极化，分别激发或抑制突触后神经元。这些膜相对于细胞外空间的极化变化被动地从树突上的突触传播到细胞体上。它们的效果是一体化的，并且当有足够大的去极化时，会产生新的动作电位（Kandel 等，2000 年）。被称为间隙连接的其他类型的突触用作两个细胞的膜之间的欧姆电连接。尖峰之后通常是短暂的恢复期，在此期间同一神经元不会再发出尖峰。

神经元是非常复杂的生物物理和生物化学实体。为了理解神经元和神经网络的动力学，现象学模型必须要发展。H-H 模型是神经活动的现象学描述中最重要的。有几类神经模型具有不同程度的复杂性。我们总结了表 I 中生物网络发展中最常考虑的神经模型。有关

这些模型的更详细描述参见 (Koch,1999, Gerstner 和 Kistler,2002, 以及 Izhikevich, 2004)。

详细的基于电导的神经元模型考虑了流过膜的离子电流 (Koch, 1994)。细胞膜可能含有几种电压依赖性钠, 钾和钙通道的类型。这些通道的动力学还可以取决于特定离子的浓度。此外, 氯离子有泄漏电流。这些电流的流动导致膜两端的电压变化。一种离子通道打开的概率非线性地取决于膜电压和通道的当前状态。这些依赖性导致一组描述细胞电活动的几个耦合非线性微分方程。内在膜电导可以使神经元产生不同的尖峰模式, 包括不同持续时间的高频脉冲, 这些脉冲通常在各种运动神经回路和脑区域中观察到 (见图 3-b2) 尖峰生成的生物物理机制使得各个神经元能够将不同的刺激特征编码成不同的尖峰模式。尖峰和不同持续时间的尖峰簇发、不同刺激特征的代码, 可以在没有关于这些特征的先验假设的情况下量化 (Kepecs 和 Lisman, 2003)。

为了使神经动力学模型具有生物学上的真实性和保证计算易处理, 对神经元或突触的描述要有多详细? 根据建模的总体目标, 将神经元模型分成两类是合理的。例如, 如果我们希望了解具有随机连接的神经系综中的抑制性兴奋性突触的比例如何影响整个网络的活动, 则使用仅保留神经元行为的主要特征的简单模型是合理的。尖峰阈值的存在和输出尖峰率随输入的增加而增加可能就足够了。另一方面, 如果我们的目标是解释像 CPG 这样的小型网络对不断变化的环境的灵活性和适应性, 离子通道动力学的细节可能至关重要 (Prinz et al 2004b)。在许多情况下, 基于简化范例的神经模型导致更详细的基于电导的模

型, 这些电导模型基于相同的动力学原理但是使用更多生物物理现实机制来实现。如果模型能够以与实验中观察到的主要分岔相同的参数再现, 则说明明智地选择了描述级别。

2. 神经元适应性和多稳态性

动力系统中的多稳态性意味着在相空间中以系统参数的相同值分离的多个吸引子的共存。在这样的系统中, 动态的定性变化可以由初始条件的变化引起。一个充分研究的案例是与亚临界 Andronov-Hopf 分岔相关的双稳态 (Kuznetsov, 1998)。当延迟大于系统的响应时间时, 在延迟反馈系统中可能出现多稳态振荡模式。在神经系统中, 多稳态可以成为人工 (Sompolinsky 和 Kanter, 1986) 和生物神经回路 (Canavier 等, 1993) 中的人工存储器和时间模式识别的机制。在生物神经系统中经常发现涉及两个或多个神经元的复发环, 并且在记忆重要的皮质区域中特别普遍。多稳定性在这些循环中很容易出现, 例如, Foss 等人推导了尖峰神经元的延时复发环表现出多重性的条件(1996年); 该研究使用了一个简单的累积发放神经元和 H-H 神经元, 这些神经元的反复输入是其输出尖峰序列的延迟版本。作者表明, 存在两种关于初始尖峰函数的多稳态性, 这取决于在没有反馈的情况下神经元是可激发还是重复激发。

继 Hebb 之后 (1949), 大多数关于学习和记忆潜在机制的研究都集中在改变突触功效上。学习与改变网络中的连接性有关。然而, 网络动力学还取决于固有膜性质, 突触强度和膜电压时间变化之间的复杂相互作用。此外, 神经元活动本身不仅修改了突触功效, 还修改了神经元的内在膜特性。Marder 和 Turrigiano 等人的论文表明双

稳态神经元可以提供仅依赖于内在神经元特性的短期记忆机制。虽然不是将突触可塑性替换为强大的学习机制，但这些例子表明，网络中的记忆可能是由于突触功效的变化与内在神经元特性之间的持续相互作用所致。

为了理解这种计算性质的生物学基础，我们必须检查离子电流的动力学和神经元形态的几何学。

3. 突触可塑性

突触和神经元是动态非线性设备。尽管 CNS 中的突触共享许多特征，但它们也具有不同的特性。他们使用以下事件序列进行操作：在细胞体附近的轴突中启动尖峰，它沿轴突传播，并到达突触前终端，电压门控钙通道允许钙进入，这会触发囊泡融合和神经递质释放。释放的神经递质然后与受体结合关于突触后神经元并改变它们的传导性（Nicholls 等，1992; Kandel 等，2000）。这一系列事件以多种方式进行调节，使突触具有适应性和可塑性。

特别是突触传导的强度根据其活动实时变化，正如卡茨多年前观察到的那样（Fatt 和 Katz，1952 年;卡茨 1969 年）。1949 年 Hebb 对这种可塑性进行了描述。他提出“当细胞 A 的轴突足够刺激细胞 B 并反复或持续地参与其中时，一些生长过程或者代谢变化发生在一个或两个细胞中，使得 A 作为发射 B 的细胞之一的效率增加。通过一系列证明突触可塑性的经典实验，这种神经生理假设从此成为神经科学的核心概念。这些实验表明突触传递在神经系统中的功效是活性依赖性的并且不断改变。这种调整的例子是长期增强和抑制（LTP 和 LTD）这涉及两个神经元之间的突触连接的电导率分别增加或减少，导致活性

随时间增加或减少。假设长期增强和抑制通过差异促进刺激和反应之间的关联来产生学习。LTP 和 LTD（如果有的话）在产生更复杂的行为方面的作用与特定的刺激关系和特定指示认知不那么紧密，并且尚未得到很好的理解。

长期增强首先在海马结构中报道 (Bliss 和 Lomo, 1973)，LTP 引起的变化可持续数天。长期以来，人们一直认为 LTP 和 LTD 是短期记忆形成和学习的潜在机制。事实上，该假设在学习和记忆研究中被广泛接受，即在记忆形成期间在适当的突触处诱导活动依赖性突触可塑性，并且对于由大脑区域介导的记忆类型所依据的信息存储是必要且充分的。观察到可塑性（参见 Martin 等人的评论 2000），Hebb 在 1949 年没有预料到 LTD，但是与 LTP 一起，它被认为在“重新布线”生物网络中起着关键作用。

关于 Hebbian 可塑性的巧合要求的概念得到了 LTP 和 LTD 的经典研究的支持，这些研究使用了突触前刺激和延迟突触后去极化（例如，参见 Malenka 和 Nicoll, 1999）。然而，巧合地定义了数百毫秒到几十秒的时间分辨率，远大于以持续几毫秒的尖峰为特征的典型神经元活动的时间尺度。在自然环境中，突触前和突触后神经元将尖峰作为其功能输出。为了诱导突触修正模型，这种尖峰活动必须一致吗？解决这一关键问题的实验导致了尖峰定时依赖性突触可塑性的发现（STDP）。在突触激活后的短时间窗口期间，尖峰在突触后神经元中启动一系列复杂的生化过程。确定 LTP 和 LTD 背后的详细分子过程仍然是一个复杂且具有挑战性的问题。有充分的证据表明，它包括将

磷酸基从突触后受体上转移 (LTD) 和放置 (LTP), 或增加或减少树突棘中这种受体的数量之间的竞争。人们还普遍认为 NMDA 受体对于 LTP 或 LTD 的发展至关重要, 钙离子流入突触后细胞对 LTP 和 LTD 都至关重要。

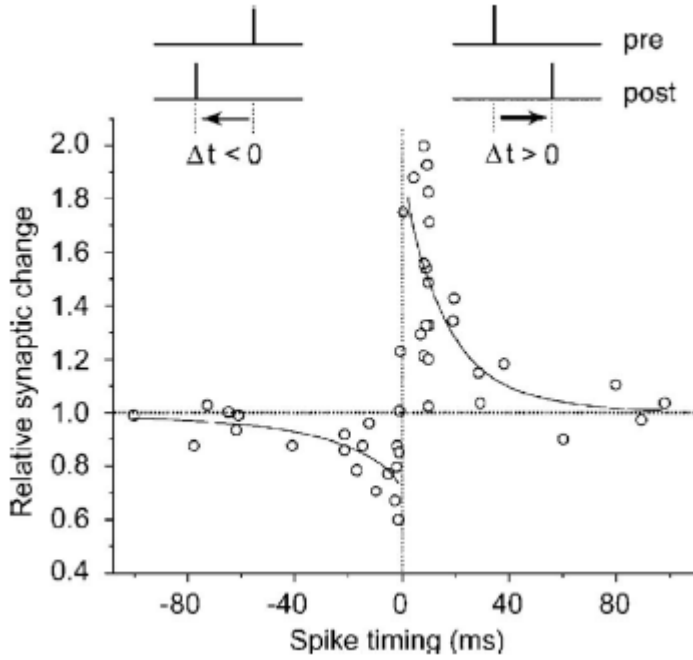
关于海马谷氨酸能神经元之间兴奋性突触的突触修正的实验 (Bi 和 Poo, 1998,2001) 表明如果突触前尖刺到达时间 t_{pre} 并且在 t_{post} 观察或诱发突触后尖峰, 那么当 $\tau = t_{pre} - t_{post}$ 为正数, 突触强度的增量百分比增加表现为

$$\frac{\Delta g}{g} = \alpha_p e^{-\beta_p \tau}$$

其中 $\beta_p \approx \frac{1}{16.8} ms$ 。当 $\tau < 0$, 突触强度减少的百分比为

$$\frac{\Delta g}{g} = \alpha_D e^{\beta_D \tau}$$

其中 $\beta_D \approx \frac{1}{33.7} ms$, α_p 和 α_D 都是常数。参考图4



图四 在海马神经元中观察到的依赖于尖刺的突触可塑性。每一个数据点代表重复使用突触前和突触后尖刺，固定尖刺时间 Δt 后诱发突触后电流振幅的相对变化，定义为每对突触后和突触前尖刺之间的时间间隔。LTP 和 LTD 的窗口都具有指数函数。

许多生化因素对 LTP 和 LTD 在不同突触中的贡献不同。 在这里，我们讨论突触可塑性的现象学动力学模型（Abarbanel 等人，2002 年），这对于模拟神经可塑性非常有用；它的预测与几个实验结果一致。该模型引入了两个与任何生化成分的浓度没有直接关系的动态变量 $P(t)$ 和 $D(t)$ ， 这些变量之间的非线性竞争模仿突触后细胞中的已知竞争。 这些变量满足以下简单的一阶动力学方程：

$$\frac{dP(t)}{dt} = f(V_{\text{pre}}(t))[1 - P(t)] - \beta_P P(t),$$

$$\frac{dD(t)}{dt} = g(V_{\text{post}}(t))[1 - D(t)] - \beta_D D(t),$$

函数 $f(V)$ 和 $g(V)$ 是典型的逻辑或 S 形函数，当它们的参数超过某个阈值时，它从零上升到一个数量级。这些驱动或输入功能简化了强

制每个动态过程的详细方式。 $P(t)$ 过程与特定的相关联时间常数 $\frac{1}{\beta_p}$

而 $D(t)$ 过程与不同的时间常数 $\frac{1}{\beta_D}$ 相关联。实验表明 $\beta_D \neq \beta_p$ ，这是在

许多观察中看到的两种不同时间尺度的主要体现。两个时间常数是扩散和泄漏过程的粗粒度表示，它们会衰减并终止活动。突触前电压活动用于以常规方式释放神经递质，这反过来诱导 $P(t)$ 的突触后作用，其具有由时间常数 β_p^{-1} 确定的时间过程。类似地，突触后电压，恒定或变化的，可以与 $D(t)$ 的诱导相关联处理。

$P(t)$ 和 $D(t)$ 竞争产生突触强度的变化 $\Delta g(t)$

$$\frac{d\Delta g(t)}{dt} = \gamma [P(t)D^\eta(t) - D(t)P^\eta(t)]$$

这里 $\eta > 1, \gamma > 0$ 。这个动态模型再现了一些关键的 STDP 实验结果，例如，如图 4 所示。它还解释了突触后细胞去极化同时向其提供突触前尖峰序列的情况。

4 个体神经元和突触的协同动力学的例子

为了说明塑性突触的动态意义，我们考虑两个神经元的同步：一个活的神经元和通过 STDP 或反 STDP 电子突触耦合的电子模型神经元。使用模型电子神经元和生物神经元的混合电路对神经动力学来说是一种强大的分析方法 (Pinto 等, 2000; Szücs 等, 2000; LeMasson 等, 2002; Prinz 等, 2004a)。使用计算机计算突触对指定突触前输入的反应的突触输入表示名为“动态钳” (Robinson 和 Kawai, 1993; Sharp 等人, 1993。) 它已经在模拟和实验中得到证明 (Nowotny, Zhigulin, et al., 2003; Zhigulin

等, 2003)。通过塑料电子突触的耦合导致神经同步, 或者更准确地说, 夹带比由恒定强度的连接介导的同步更快速, 更灵活并且更加稳健地抵抗噪声。在这些实验中, 神经回路由指定的突触前信号, 通过动态钳位的模拟突触和来自 *Aplysia* 腹神经节的突触后生物神经元组成。突触前神经元是尖峰发生器, 其在预定时间产生预定形式的尖峰。在 100 μ s 的每个更新周期中, 获取突触前电压, 更新尖峰发生器电压, 根据学习规则确定突触强度, 并计算得到的突触电流并通过电流注入电极注入活神经元。由于多次呈现突触前信号, 突触传导从一个固定值变为另一个固定值, 具体取决于突触前信号。

计算出的突触电流是尖峰发生器的突触前电压 $V_{pre}(t)$ 和生物神经元突触后电位的函数 $V_{post}(t)$ 的函数。它是根据以下模型计算的。突触电流线性地取决于突触后电位 $V_{post}(t)$ 与其反转电位 V_{rev} 之间的差异, 激活变量 $S(t)$ 及其最大电导 $g(t)$:

$$I_{syn}(t) = g(t)S(t)[V_{post}(t) - V_{rev}]$$

激活变量 $S(t)$ 是突触前膜电位 $V_{pre}(t)$ 的非线性函数, 并且表示停靠在突触后细胞上的神经递质相对于可停靠的最大值的百分比。它有两个时间尺度: 停靠时间和脱离时间。我们用它来满足动力学方程

$$\frac{dS(t)}{dt} = \frac{S_{\infty}(V_{pre}(t)) - S(t)}{\tau_{syn}[S_1 - S_{\infty}(V_1(t))]} \quad (6)$$

$S_{\infty}(V)$ 是一个 S 型函数,

$$S_{\infty}(V) = \begin{cases} \tanh[(V - V_{th})/V_{slope}] & \text{for } V > V_{th} \\ 0 & \text{otherwise.} \end{cases} \quad (7)$$

时间尺度是 $\tau_{syn}(S_1-1)$ 用于神经递质对接和 $\tau_{syn}S_1$ 用于解除对接。对于 AMPA 兴奋性受体，对接时间约为 0.5 毫秒，脱离时间约为 1.5 毫秒。最大电导 $g(t)$ 由下面讨论的学习规则决定。在实验中，突触电流更新于 10 kHz。

为了确定在模拟的 STDP 突触中最大突触传导 $g(t)$ ，使用了附加的 STDP 学习规则。如果所呈现的尖峰对之间的时间与该对中的尖峰之间的时间相比较长，则这是准确的。为了避免失控行为，将附加规则应用于中间，然后通过 S 形函数进行过滤。特别是，突触强度的变化是由下式给出的

$$\Delta g_{raw}(\Delta t) = \begin{cases} A_+ \frac{\Delta t - \tau_0}{\tau_+} e^{-(\Delta t - \tau_0)/\tau_+} & \text{for } \Delta t > \tau_0 \\ A_- \frac{\Delta t - \tau_0}{\tau_-} e^{(\Delta t - \tau_0)/\tau_-} & \text{for } \Delta t < \tau_0, \end{cases} \quad (8)$$

其中 $\Delta t = t_{post} - t_{pre}$ 是突触后和突触前尖峰时间之间的差异。参数 τ_+ 和 τ_- 分别确定用于增强和抑制的学习窗口的宽度，并且幅度 A_+ 和 A_- 确定每个尖峰对的突触变化的幅度。移位 τ_0 反映了信息通过突触传输的有限的时间。

从图 5 中可以看出，突触后神经元与突触前尖峰发生器快速同步，其产生具有间隙间隔的尖峰（ISI）的 255 毫秒（顶部）突触强度不断适应突触后神经元的状态，有效地抵消适应和其他调节系统（底部）。这导致非零相位滞后的非常精确和稳健的同步。同步的精确度表现为同步状态中突触后 ISI 的小波动。在图 5 中不能直观地看到稳健性和相位滞后。与尖峰定时相关的可塑性是一种机制，能够使具

有显着不同固有频率的神经元同步，如图 6 所示。与突触可塑性相关的同步方案的显着增加是令人欢迎的，可能是令人惊讶的结果，并且解决了上面提出的关于神经回路中的同步的稳健性的问题。

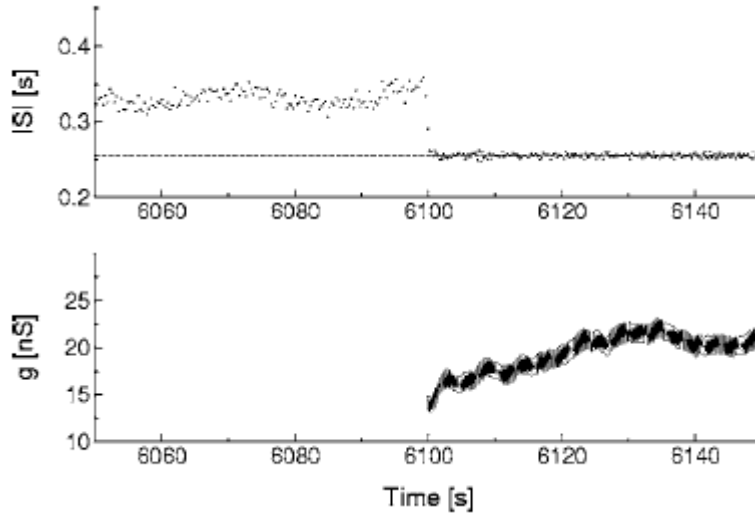


FIG. 5 同步实验的例子。顶端：突触后生物神经元的峰峰间距 ISI 。底部：突触强度 $g(t)$ 。

将 ISI 为 $255ms$ 的突触前尖峰呈现给在 ISI 为 $330ms$ 的周期性振荡的突触后神经元，在与突触前尖峰发生器耦合之前，生物神经元在其固有的 ISI 为 $330ms$ 处出现强直的尖峰。在 $6100s$ 时，以 $g(t=0)=15ms$ 开启耦合，可以看到突触后神经元与突触前尖峰发生器（顶部，虚线）快速同步。突触强度持续地适应突触后神经元的状态，有效地对抗系统的适应和其他调节。这导致在非零相位滞后的非常精确和健壮的同步。同步的精度表现在突触后 ISI 在同步状态下的小波动。稳健性和相位滞后不能直接看到。

B. 小微电路的稳健性和适应性

单个神经元的动力学与整个哺乳动物大脑之间的精确关系仍然非常复杂和模糊。其中一个重要原因是缺乏对详细的细胞间连接模式的了解以及缺乏对单个细胞特性的了解。尽管经常尝试对这种情况进行大规模建模，但是只能估计诸如突触连接的数量和种类之类的参数。通过使用无脊椎动物较不复杂的微电路 (MCs)，可以更详细地了解神经回路动力学。

中央模式发生器是小 MC，可以产生没有节奏感觉或中心输入的刻板循环输出（Marder 和 Calabrese, 1996, Stein 等, 1997。）；因此，CPG 是振荡器，并且它们在相应系统状态空间中的活动图像是当振荡是周期性的极限周期和更复杂情况下的奇怪吸引子。中央模式发生器是产生大多数运动命令的基础，这些命令用于执行有节奏的动物活动，如运动，呼吸，心跳等。CPG 输出是一种时空模式，在对应于不同运动单位的时间序列之间具有特定的相位滞后（见下文。）

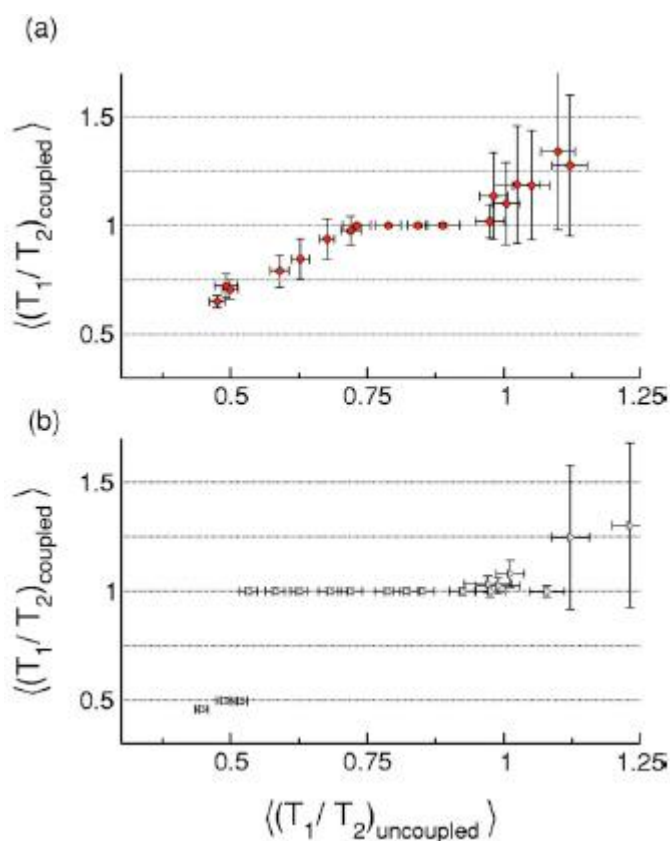


FIG. 6.在耦合之前，突触前信号发生器呈现一个周期性的尖峰序列，其 ISI 为 T_1 ，到达突触后神经元，ISI 为 T_2^0 。当神经元耦合时， $T_2^0 \rightarrow T_2$ 。我们画出耦合后的这些周期的比率，作为耦合之前比率的函数 (a)，对于具有常数 g 的突触，对于遵循文本规则的突触连接 gt ，我们画出这些周期的比率。在后一种情况中，单音同步的扩展域非常清楚，并且如错误栏大小的变化所示，同步效果更好。当噪声被添加到突触前信号和未示出的突触动作时，该结果仍然存在。

CPG 神经元和突触的网络结构和主要特征比任何其他大脑电路都要

好得多。典型无脊椎动物的例子 CPG 网络如图 7 所示。许多 CPG 电路的共同点是电子和抑制连接以及它们神经元的尖峰爆发活动。由 CPG 产生的时空模式的特征，例如突发频率，相位，长度等，由每个单独神经元的固有特性，突触的特性和电路的结构决定。

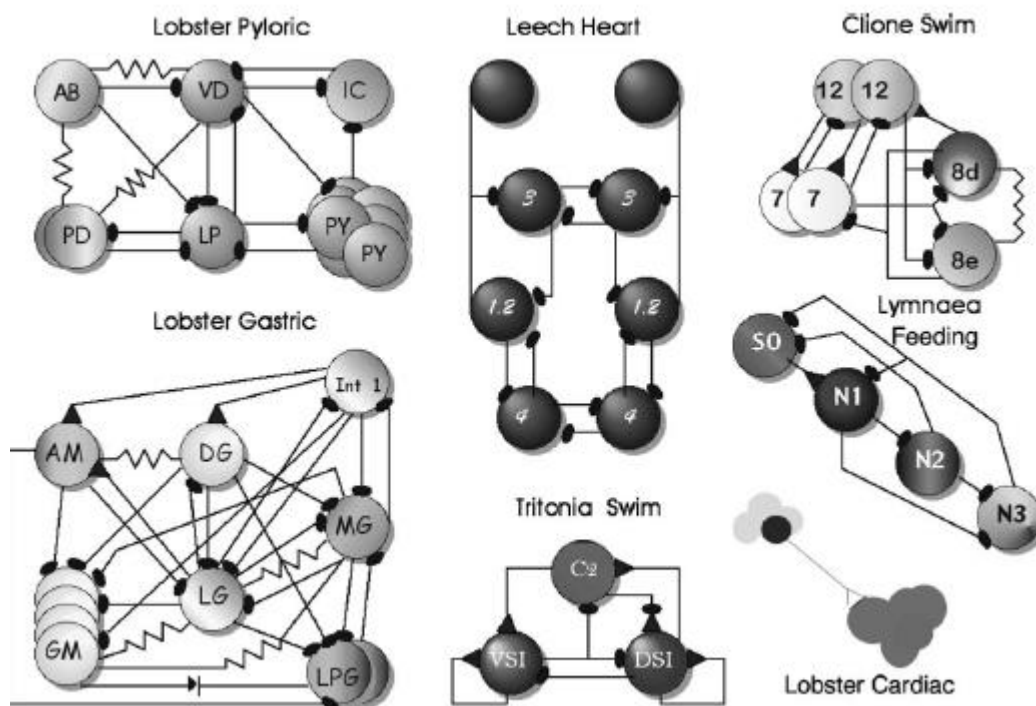


FIG. 7. 从节肢动物、软体动物和环节动物制剂的无脊椎动物 CpG 微电路的例子。当由非图案化输入激活时，都会产生有节奏的时空运动模式。黑点代表化学抑制性突触。电阻器代表电气连接。三角形是化学兴奋性突触，二极管是整流性突触，电流只在一个方向上流动。单个神经元从一种制剂到另一种制剂是可识别的。

CPG 产生的运动模式分为两类：持续运作的运动模式，如呼吸（Ramirez 等，2004），心跳（Cymbalyuk et al., 2002），以及间歇性产生的那些如运动（Get, 1989）或咀嚼（塞尔弗斯顿，2005 年）尽管 CPG 自主地建立了正确的节奏发射模式，但它们受到来自较高中心的下行纤维和局部反射通路的持续监督。这些输入允许动物不断地使其行为适应直接环境，这表明动物系统的动态具有相当大的灵活性。此外，现在有相当多的信息显示解剖学定义的小神经回路可以通过血液中

的神经调节物质以更一般的方式重新配置，或者在突触释放，以便它们在功能上被改变以产生不同的稳定时空模式，这必须是在逐个周期的基础上灵活应对感官输入。例如，参考 Simmers 和 Moulines(1988)

中心模式生成器与大脑中的神经 MCs 具有相似性(Silberberg 等, 2005; Solis 和 Perkel, 2005 年; Yuste 等, 2005) 并经常被研究为神经网络函数模型。特别是，脊椎动物脊髓 CPG 和新皮质微电路之间存在重要的相似性，Yuste 等人已经强调了这一点。CPG 相互动态地调节振荡，基本上是抑制性的。此外，促进双稳态和振荡的亚阈值激活的电压依赖性细胞电导也促进与特定相位滞后的同步。新皮质神经元中也存在相同的细胞特性，并且是皮层中观察到的振荡同步的基础(II)。脊髓 CPG 中的神经元显示出双稳态膜动力学，其通常被称为平台电位。

1. 双稳态膜行为的相关性，在这种情况下被称为“向上”和“向下”状态，在体内和体外的纹状体和新皮质中也被描述过。
2. 目前尚不清楚这种双稳态是由于内在的还是电路机制还是由两者组合而产生的。
3. CPG 和皮质微电路都表现出吸引子动力学和瞬态动力学。
4. 感觉输入和神经调节器的调制也是 CPG 和皮质电路之间共有的共同特征。CPG 中的例子包括振荡频率的调制，不同神经元群体之间的时间协调，网络活动的幅度，以及 CPG 输入和输出的门控。在 CPG 操作的不同状态之间切换（例如，为不同的运动模式切换协调的电机模式）是在感觉传入和神经化学调节控制下。这使得 CPG 具有多功能性和动态塑性。皮质活动状态之间的转换也受到调节控制，例如，通过神经递质多巴胺在猴子的工作记忆中的作用（Goldman-Rakic,

1995)。因此，调制重新配置微电路动态并转换活动状态以修改行为。

CPG 概念是围绕以下观点构建的：行为相关的时空循环模式由神经细胞群产生，无需来自较高中心的节奏输入或来自正在移动的结构反馈。如果被激活，分离的无脊椎动物制剂可以产生这样的节律数小时，因此在试图理解许多细胞和突触参数之间的同时协同相互作用如何产生稳健和稳定的时空模式方面极为重要（参见图 8-d。）三个神经元 CPG 相位像图的一个例子示于图 8（a）-8（c）。超极化电流的影响导致图案的变化，如图 8（b）-8（c）

神经振荡是通过神经元之间的相互作用（基于网络的机制）或通过个体神经元中的电流之间的相互作用（起搏器机制）产生的。一些 CPG 使用这两种机制。在最简单的情况下，具有固有爆发活动的一个或多个神经元充当整个 CPG 电路的起搏器。固有电流可以是组成型活性的，或者它们可能需要通过神经调节剂激活，即所谓的条件性爆发。突触连接通过在适当的时间激发或抑制其他神经元来确定模式。这种网络非常强大，并且通常被认为存在于节奏活动全部或大部分时间活跃的系统。在第二种情况下，它是产生节律活动的非神经神经元之间的突触相互作用，并且已经提出了许多用于实现此目的所必需的连接类型的方案。通常，相互抑制作为拮抗神经元中产生突发的基础，并且在以这种方式连接的图案产生微电路中有许多细胞的例子（见图 7）。这种类型的电路通常用于间歇性的行为，并且需要比基于起搏器细胞的行为更大程度的灵活性。

生理学家知道振荡神经元之间的相互抑制关系可以通过竞争产生

神经元的顺序活动和节律性的时空模式。然而，即使对于仅由三个神经元组成的相当简单的 MC，也没有定量描述。如果连接是对称的，则 MC 可以到达吸引子。假设非对称抑制连接对于保持每个周期具有两个以上相位的模式的顺序是合理的是合理的。然后可以解决前面提到的鲁棒性和灵活性之间的矛盾，因为外部信号可以修改连接的有效拓扑，因此可以针对不同的刺激具有功能上不同的网络。

基于无赢竞争原则的 MCs 的理论分析和计算机实验（IV.C）表明充足的条件确实存在顺序活动的产生，允许的非对称抑制连接的范围相当广泛。我们使用 Lotka-Volterra 神经元活动的速率描述来说明这一点：

$$\frac{da_i(t)}{dt} = a_i(t) \left(1 - \sum_{j=1}^N \rho_{ij}(S_i) a_j(t) \right) + S_i, \quad i = 1, \dots, N,$$

在每个 N 神经元的速率是 $a_i(t)$ 的情况下，连接矩阵是 ρ_{ij} 并且刺激 S_i 在这里是常数。该模型可以证明如下的速率神经模型，第 i 个神经元的发放速率 $a_i(t)$ 和膜电位 $V_i(t)$ 可以描述为：

$$a_i(t) = G(v_i - \theta), \quad (10)$$

$$\frac{dv_i(t)}{dt} = -\lambda v_i(t) + I_i(t), \quad (11)$$

$G(v_i - \theta)$ 是一个增益函数， θ 和 λ 是常数，对于神经元 i 的输入电流 $I_i(t)$ 是由其他神经元的生成的：

$$I_i(t) = S_i - \sum_j \rho_{ij} a_j(t). \quad (12)$$

这里 S_i 是输入，而 ρ_{ij} 是从神经元 j 到神经元 i 的抑制性突触的强度。

我们假设 $G(x)$ 是一个 S 形函数：

$$G(x) = G_0/[1 + \exp(-\beta x)]. \quad (13)$$

那么让我们做两个假设：(i) 发射率总是远小于其最大值 G_0 ；和(ii) 系统是强烈耗散的（这是合理的，因为我们正在考虑抑制网络） 基于这些假设，在组合和重新调整方程（10- 13），我们获得 Lotka-Volterra 费率描述（9）在右侧有一个额外的正项，可以用常数代替（详情见 Fukai 和 Tanaka, 1997）

WLC 是否在减少的幽门 CPG 电路中运行的测试如图 9 所示。该研究使用了图 9 所示突触强度的估计值。 这里的一些关键问题是这些：

(i) 从幽门扩张 PD 神经元或 AB 组到 VD 神经元的抑制性突触的最小强度是多少，从而存在 WLC？(ii) 在没有获胜条件的情况下从竞争中获得的连通性是否会产生在幽门 CPG 中观察到的激活顺序？(iii) 这种动态是否因为系统的强烈扰动不会改变序列从而能够抵抗噪声？如果将 ρ_{ij} 的强度视为：

$$\rho_{ij} = \begin{pmatrix} 1 & 1.25 & 0 \\ 0.875 & 1 & 1.25 \\ X/80 & 0.625 & 1 \end{pmatrix},$$

WLC 公式意味着如果 $X \geq 160$ ，则满足可靠和稳健的循环序列的充分条件。具有噪声的速率模型的激活序列如图 9 所示，类似于在幽门 CPG 中实验观察到的。 当将加性高斯噪声引入速率方程时，神经元的激活顺序不会被破坏，但极限循环的周期取决于扰动水平。 因此，循环竞争序列是稳健的并且可以与在真实 MC 中看到的突触连接相关。 如果 MC 中的单个神经元不振荡，可以考虑可以形成振荡单元的小的

神经元亚组并将 WLC 原理应用于这些单元。关于对小抑制电路的节律活动进行建模的一个重要问题是各个神经元的特定动态如何影响网络节律的产生。图 10 表示三维（3D）投影具有与图 9 所示相同结构的电路的多维相位肖像，但使用 Hodgkin-Huxley spikingbursting 神经元模型。在速率模型中看到的开关动态如图 9 所示，并且当加入噪声时该电路是稳健的。

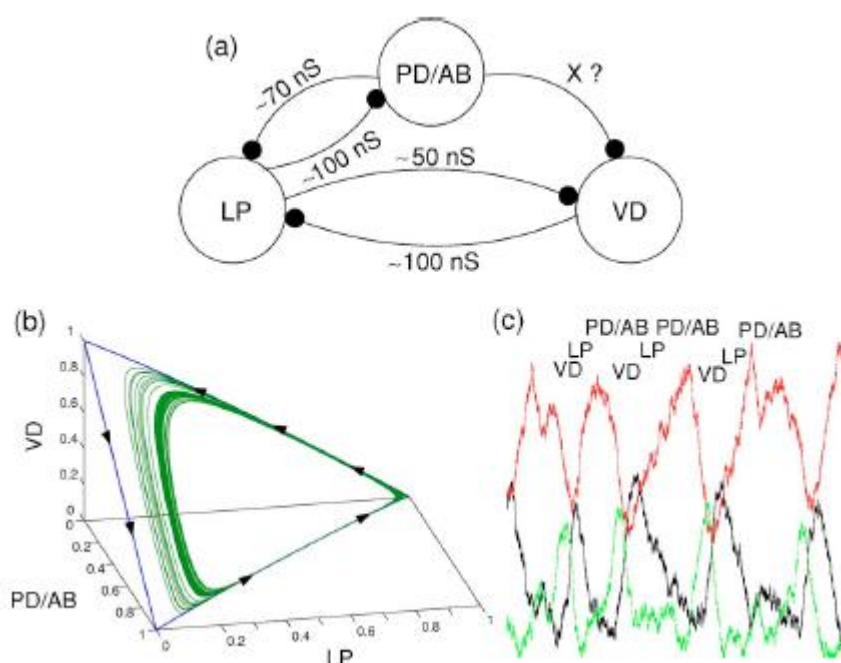


图 9 幽门螺杆菌 CGG 模型中无胜者的竞争。(a) 用于速率建模的三神经网络的示意图。黑点表示化学抑制性突触，其强度为纳秒级($X > 160$)。b 模型的相图：与节奏活动相对应的极限环是 2002 年的 2D 单形 Zeeman 和 Zeeman。c 存在噪声时的稳健性：引入模型中的噪声对每种类型的神经元的激活顺序没有影响。由 R. Huerta 提供的数字。

成对的神经元可通过抑制，兴奋或电突触相互作用，产生基本形式的神经活动，可作为用于 MC 动态的基础。也许是最常见的并且经过深入研究的 CPG 相互作用由相互抑制组成，这种排列产生一种节奏性的爆发模式，其中神经元大约彼此异相激发，这称为半中心振荡器。它发生在两个神经元的某种形式的激发足以引起它们的发射和某种形式的衰减机制以减缓高发射频率时。爆发活动的动态范围随突触

强度而变化，并且在某些情况下实际上可以产生同相爆发。通常是互惠的兴奋性连接（如果太大则不稳定）或是能够减少神经元的内在不规则性的相互兴奋抑制性连接（Varona, Torres, Abarbanel 等，2001）

电耦合神经元的建模研究也产生了非直观的结果，虽然通常认为电耦合在神经元之间提供同步，但在某些条件下，两个神经元可能会彼此异相突发，见图 11，还有 Chow 和 Kopell（2000）和 Lewis 和 Rinzel（2003）。一个有趣的三个神经元模型研究（Soto-Trevino 等，2001）具有活动依赖性的突触发现突触强度在不同组合中自我调整以产生相同的三相节律。有许多脊椎动物 MCs 的例子，其中神经元的集合可以在概念上被隔离以执行特定的功能或代表特定大脑区域的规范或模块化电路（参见 Shepherd，1998）

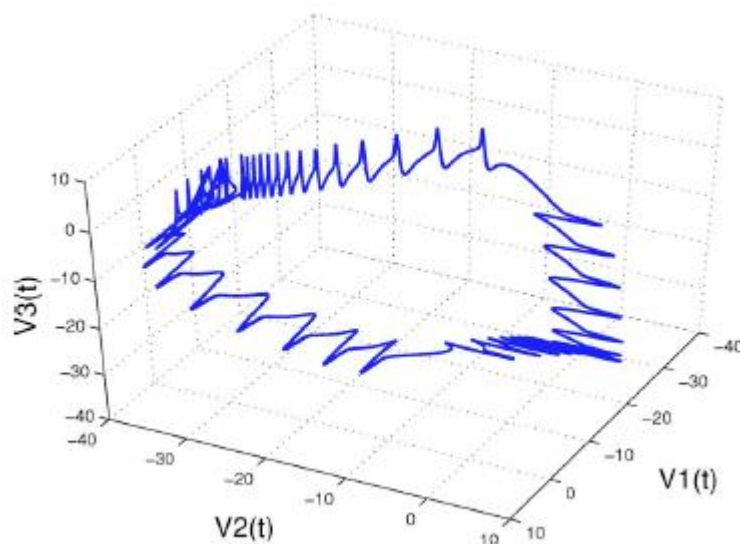


图 10. 使用霍奇金-赫胥黎(Hodgkin-Huxley)尖峰-爆发神经元模型，对具有与图 9 所示相同结构的电路的多维相图进行三维投影。

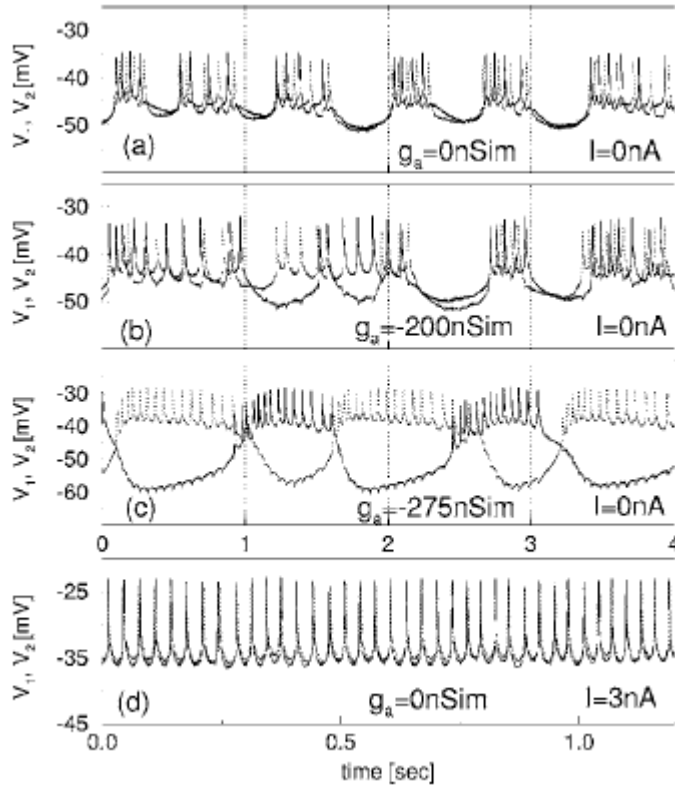


图 11. 甲壳动物胃神经节中两个活着的混沌 PD 细胞之间的人工电耦合可以显示同步和异步的活动状态。在这种情况下，人工电突触建立在两个 PD 细胞之间存在的自然耦合之上。在这种情况下，人工电突触建立在两个 PD 细胞之间存在的自然耦合之上。这显示了不同的同步水平 a - d 作为人工耦合 g_a 和注入其中一个电池中的直流电流 I 的函数。(a) 与它们的自然耦合 $g_a = 0$ ，两个单元同步并显示不规则的尖峰爆裂活动。(b) 通过改变电流 $g_a = 200 \text{ nS}$ 的符号，从而补偿自然耦合的人工电耦合，两个神经元独立地工作。(c) 增加负电导会导致一个规则的反相尖峰活动模仿相互抑制突触。(d) 没有人工耦合，但增加直流电流，两个神经元同步，显示补钉扣球活动。

C. 电路间协调

通常情况是，或多或少独立的 MC 必须同步才能执行某些协调功能。有越来越多的文献表明这一点大脑中的大量神经元同步振荡活动以实现连贯性。这可能是一种将认知功能的不同方面结合成一个整体的机制 (Singer, 2001)，我们将在第二节讨论。III.D. 然而，检查电动机电路中的电路间协调更有说服力，其中不同节段或肢体的相位实

际上控制运动。例如，幽门和胃回路可以通过更高水平的调节神经元在甲壳动物口腔胃系统中协调胃磨节律中关键细胞的幽门节律是否更快。在螃蟹口腔胃 MC 中，胃磨周期约为 10 秒，而幽门周期约为 1 秒。当一个确定的调节投射神经元（MCN1，图 12）如果激活，则胃磨模式主要由 MCN1 与胃神经元 LG 和 Int 1 之间的相互作用控制。当 Int 1 被刺激时，AB 到 LG 的突触（见图 12-b）在确定胃循环周期和两个节律之间的协调中起主要作用。这两个节律变得协调，因为 LG 爆发开始在触发幽门输入开始后以恒定的潜伏期发生。这些结果表明，电路间突触可以使振荡电路控制较慢的振荡电路的速度，并提供一种用于电路间协调的机制。

在节段 CPG 之间发生另一种类型的电路间耦合。在小龙虾中，称为游泳蛙的腹部附属物以从后到前的同步节律跳动，具有约 90° 的频率独立相位滞后。像大多数此类节奏一样，相位滞后必须在不同频率上保持不变。在 Jones 等人的理论和实验研究中显示出，如果做出正确的联系，这种相位恒定性可以通过上升和下降来实现兴奋性和抑制性突触。将有节奏的 MC 视为具有许多内在反馈的循环网络似乎是现实的连接使得关于完整时空模式的信息包含在电路中仅少数神经元的长期活动中的数量，因此，协调节律所需的电路间连接远小于 MC 中神经元的总数。

为了研究协调一组神经元的两个元素，可以研究在动态钳位中实现的各种耦合如何运作在两个幽门 CPG 的合作行为。这是大脑区域之间更复杂的相互作用的混合和简化模型，其协调活动可用于实现各种

功能。 我们现在描述这样一组实验。

使用动态钳夹人工连接来自两个不同动物的幽门 CPG 的神经元可能导致不同类型的协调，这取决于哪些神经元连接以及使用什么类型的突触。 将起搏器组与电突触连接可以实现同相同步；将它们与抑制性突触连接起来提供了更好的协调但异相。两个幽门电路(13) 是代表由耦合起搏器神经元驱动的电路通过分级和常规化学相互作用相互通信。 但是，虽然以这种方式形成单位 CPG 模式，但协调纤维必须仅使用尖峰介导的突触后电位。

因此，知道在电路中输入这些连接的位置变得很重要，以便在协调整个电路和确保不同频率的相位恒定性方面实现最大效率。简单地将 PD 电耦合在一起是相当无效的，尽管突发（不是尖峰） 即使在高耦合强度下也能完全同步。两个 PD 通常以略微不同的频率运行的事实导致两个神经元中的混乱，即规则性的降低。 更加有效当起搏器组在经典的半中心配置中以中等强度的相互抑制性突触连接在一起时发生同步。 两个 CPG 中的突发当然是 180° 异相，但频率实际上是相同的。 当 LP 与具有抑制性突触的对侧 PD 耦合时，获得最佳的同相同步（图 13）。

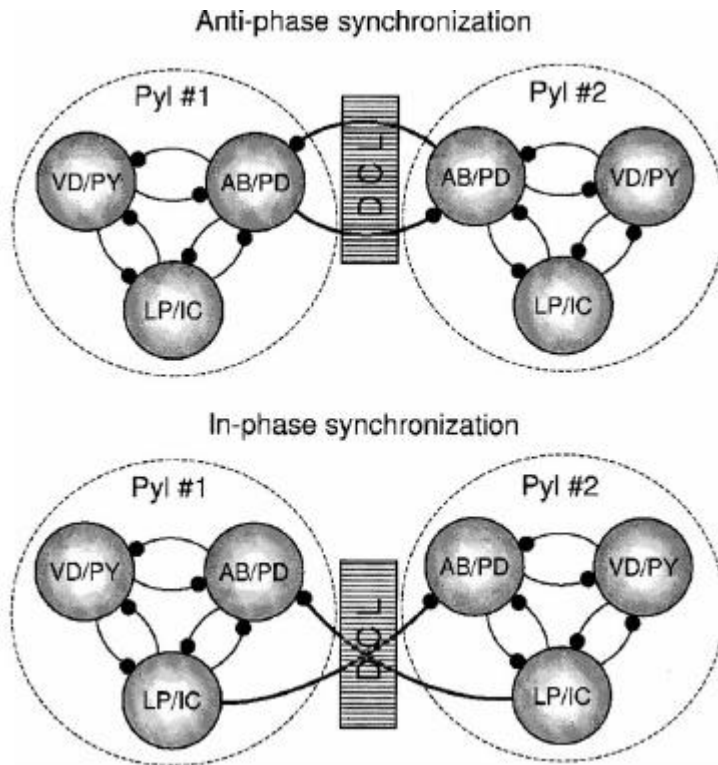


FIG. 13. 通过动态钳位人工抑制突触耦合两种生物幽门螺杆菌 CPGs Pyl 1 和 Pyl 2。动态夹具有用 DCL 表示。在起搏器组 AB 和 PD 之间的相互抑制耦合导致反相位同步，而 LPs 的非互反耦合产生同相同步。图由 A. Szucs 提供。

D. 混乱和适应性

在过去的几十年里，有许多关于混沌观察的报告，这些报告分析了从简单到复杂的各种神经系统的各种时间过程的数据（Glass，1995；Korn 和 Faure，2003 年）也许这些观测的突出特点不是混沌的存在，而是作为在许多情况下观察到的光谱宽带非周期信号的起源的低维动力系统的出现。所有混沌振荡都发生在系统的有界状态空间区域。该状态空间由与神经尖峰生成相关联的动态自由度矢量的多变量时间过程捕获。这些自由度由膜电压和特性组成电池中的各种离子电流。使用非线性动力学工具，可以通过使用非线性动力学工具重建神经元的数学忠实代理状态空间膜电压及其延时值作为状态空间的坐标（见图 14）

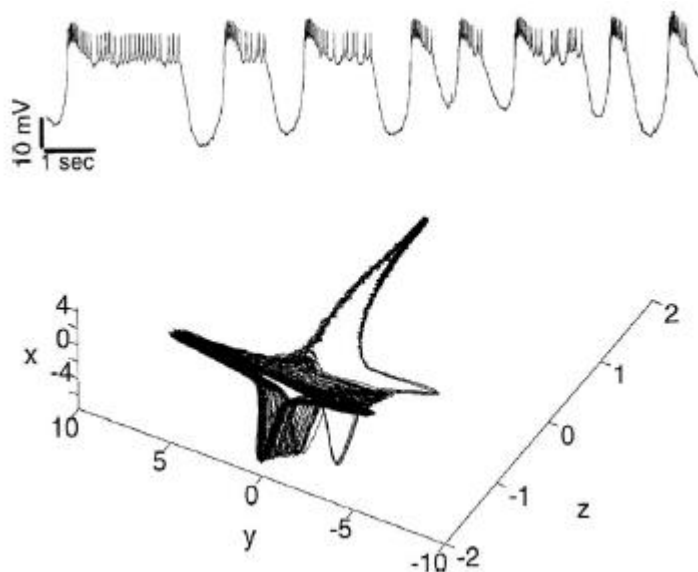


FIG. 14. 孤立的 CPG 神经元的混沌尖峰簇发放活动。上面：幽门 CPG 区突触孤立 LP 神经元的混沌膜电位时间序列。

底部：利用延迟坐标 $[x(t), y(t), z(t)] = [V(t), V(t-T), V(t-2T)]$ ，由上面所示的 LP 神经元的电压测量重建的状态空间吸引子这个吸引子的特征是两个李雅普诺夫指数为正。来自 Rabinovich 和 Abarbanel, 1998 年。

在由许多简单或稍微复杂的子系统组成的自然系统中，混沌似乎几乎是不可避免的。只要有三个或更多维度，混沌运动在广义的数学意义上是通用的。因此，神经元本质上是一个混乱的手，可能别无选择，只能使用它。接受混乱或多或少是唯一的选择，我们可以问一下神经活动的稳健性和适应性会带来什么好处。混沌本身对于生命系统可能不是必不可少的。然而，可以在由其自身可能混乱的元素组成的动力系统中完成的大量常规操作制度产生了自然可用于组织神经组件的基本原理。换句话说，混乱不是对各种神经结构的工作负责，而是因为这些结构在不稳定的边缘起作用，并且经常超出它。通过将系统状态空间中的混沌运动识别为不稳定但有界，这种几何概念使人们相信系统不稳定的其他缺乏吸引力的想法。混沌运动中固有的不稳定性，或者更准确地说是混沌系统的非线性动力学，有助于神经系统

的非凡能力适应，在环境改变时从一种行为模式转换到另一种行为模式，从而创造出丰富多样的模式。从而混沌提供了一种方法，可以在环境变化时探索系统可用的机会，并作为生命系统适应性，可靠和稳健行为的先驱。

在整个进化过程中，神经系统已经开发出不同的自我控制或自组织方法。一方面，这些方法保留了个体神经元的复杂行为所有优点，例如允许调节操作方案之间转换的时间段，以及调节任何给定制度的操作频率。它们还保留了各种各样的周期性和非周期性行为制度的可能性；见图 11 和埃尔森等。（1988 年）和瓦罗纳，托雷斯，Huerta，等（2001 年）。另一方面，这些控制或组织技术提供了神经组件中行为模式所需的可预测性。

通过与电、抑制和兴奋连接相关的适当布线来组织混沌神经元似乎允许这种组件的基本上规则的操作（Huerta 等，2001）。作为一个例子，我们提到模仿水蛭心跳 CPG 的人工微电路的动力学（Calabrese 等，1995）。这个 CPG 模型由六个混沌神经元组成，它们用 Hindmarsh-Rose 方程相互实现通过抑制性突触与他们的邻居相连。建模表明，尽管各个神经元的混沌振荡伴随着协同动力学是有规律的，最重要的是，合作动力的破裂时期敏感地依赖于抑制性联系的价值（Malkov 等，1996，见图 15）。这个例子显示了由混乱元素组成的网络的高度适应性。

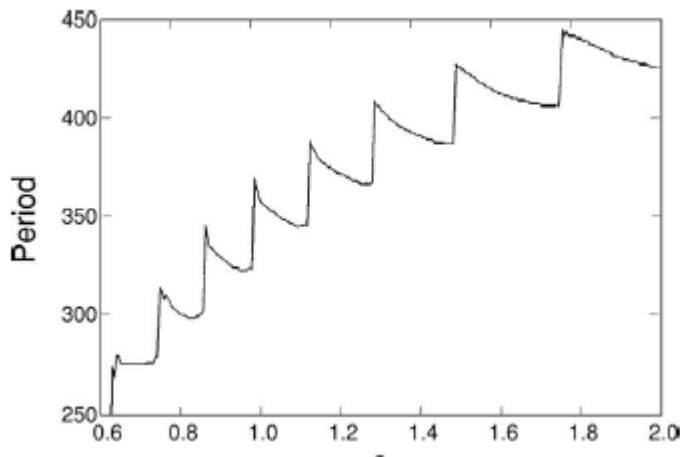


FIG. 15 模型心跳 CPG 活性的平均爆裂周期与抑制耦合作用有关。修改自马尔科夫等人，1996。

混沌信号具有许多归因于噪声的传统特性。在目前的背景下，我们认识到混乱和噪音都能够把个体神经元或神经组件的不规则行为组织起来。但主要区别在于动态混沌是一种可控的不规则性，在状态空间中具有结构，而噪声是动力系统的不可控制的动作。这种区别对于信息处理非常重要，如下所述（参见第 2 节。III.B.2 及其最后的评论）。

在神经网络研究中，噪声有几种可能的函数，甚至被视为高维度基本不可预测的混沌运动。在这里由许多耦合非线性振荡器组成的高维系统中，可能存在小的吸引盆，其中原则上系统可能被捕获。噪声会模糊盆地边界，并消除主要吸引器可能意外遗漏的可能性以及高度功能同步状态因神经元活动而丧失。一些噪声可能会持续存在于神经元的动力学中，以平滑混沌动力学的作用，从而创建稳健，适应性强的网络。

混沌不应该被误认为是噪声，因为前者具有相空间结构，可以用于同步，信息传输和网络正规化以执行关键功能。在下一节中，我们将讨论混沌在信息处理和信息创建中的作用。

III 信息神经动力学

大脑中的信息流从感知系统被捕获和编码到中枢神经系统，在那里它被进一步处理到生成响应信号。在中枢神经系统中，命令信号被产生并传输到肌肉以产生运动行为。中枢神经系统中，命令信号被产生并传输到肌肉以产生运动行为。在所有这些阶段，需要进行特定表示的学习和记忆过程。因此，神经系统必须在不同的信息传输，存储和使用水平上使用不同的编码策略就不足为奇了。已经提出了不同的代码转换来分析大脑中的尖峰活动。细节取决于所研究的特定系统，但在分析空间，时间和时空代码的框架中可以进行一些概括。有许多与这些不同形式的信息编码之间的合作有关的未知因素。一些关键问题如下：(i) 神经信号如何从一个编码空间转换到另一个编码空间而不会丢失信息？(ii) 什么动力机制负责在内存中存储时间？(iii) 神经系统能否根据感官输入产生新信息？在本节中，我们将讨论一些重要的实验结果和有助于解决这些问题的新范例。

A. 时间和神经代码

来自感觉系统的信息作为光强度或温度的模拟变化或气味剂或皮肤的化学浓度到达感觉神经元。这些模拟数据在内部神经回路动力学中表示，并通过从感觉接收器传递的动作电位序列进行计算更高阶的大脑过程。神经代码保证了所需神经计算的效率，可靠性和稳健性。

1. 时间码

理解神经系统中信息处理动态的两个核心问题是如何编码信息以及编码空间如何依赖于时间依赖性刺激。

神经系统的生物物理背景中的代码是在神经元上操作或由神经元

创建的信息的特定表示。代码需要一个单位信息。然而，这已经是一个有争议的问题，因为正如我们之前所讨论的，信息通过化学和电子突触，神经调节剂，激素等传递，这使得很难指出单一的通用信息单元。对于许多神经系统有效的细胞水平的经典假设是尖峰是一种全有或全无的事件，因此至少在计算意义上是信息单元的良好候选者。这不是分析第一种方法的神经代码所需的唯一简化。编码方案需要确定编码空间并考虑时间。

一个常见的假设是考虑所有神经元的通用时间。虽然这是我们在这一讨论的方法，但我们提醒读者这也是一个可论证的问题，因为神经元可以通过许多不同的方式感知时间：它们的内在活动（亚细胞动力学）或通过外部输入（突触和网络动态）。内部和外部（网络）时钟不一定是同步的，并且可以具有不同的精度，时间尺度和绝对参考。一些动力机制可以有助于使神经时间统一和连贯。

一方面，当我们只考虑单个神经元，作为信息单元的尖峰和通用时间，我们可以讨论两种不同类型的编码：发射频率可以在速率代码中编码关于刺激的信息；另一方面，尖峰的确切时间发生可以在精确的定时码中编码刺激及其响应。这两种编码方案在图 16 中示意性地表示。在这种情况下，精确的定时或时间码是一个代码，其中相对尖峰定时（而不是尖峰计数）对信息处理至关重要。几个实验记录显示在神经网络中存在两种类型的单细胞编码(Adrian 和 Zotterman, 1926; 巴洛, 1972 年; Abeles, 1991; McClurkin 等, 1991; Softky, 1995; Shadlen 和 Newsome, 1998 年)。特别是，在许多细胞类型中报道了尖峰动态的精细时间精度和可靠性(Segundo 和 Perkel, 1969; Mainen 和 Sejnowski, 1995 年; deCharms and

Merzenich, 1996; de Ryter van Steveninck 等, 1997; Segundo 等, 1998; Mehta 等, 2002; Reinagel 和 Reid, 2002 年) 单个神经元可以在不同情况下显示这两个代码。

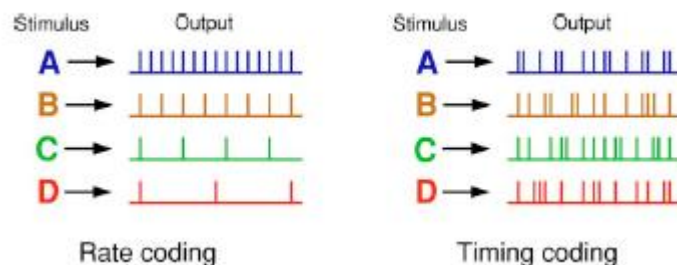


FIG. 16. 单个神经元活动的两种可能的密码。在速率代码中，不同的输入 a - d 被转换成不同的输出峰值速率。在时序代码中，不同的输入被转换成具有精确时序的不同尖峰序列。

2. 时空码

耦合神经元群可以具有与各个编码机制的总和不同的编码方案。神经元之间的相互作用即它们的协作动态，通过突触连接，允许更复杂的编码范例。有许多实验证据表明存在所谓的人口代码，它们比单个神经元更好地共同表达复杂的刺激。（例如，Georgopoulos 等, 1986 年；威尔逊和麦克诺顿, 1993 年；菲茨帕特里克等人, 1997 年；Pouget 等人, 2000）。人口编码的功效主要是通过建模工作中的互信息测量来评估的（Seung 和 Sompolinsky, 1993; Panzeri 等人, 1999; Sompolinsky 等, 2001）

两个元素可用于建立人口代码：神经元身份（即神经元空间）以及神经事件发生的时间（即尖峰）。因此，关于物理世界的信息可以在时间或空间上组合编码，或这两者的组合：尖峰时间可以代表物理时间（纯时间代码），尖峰时间可以代表物理空间，神经元空间可以代表物理时间（纯空间代码），神经元空间可以代表物理空间（Nádasdy, 2000）当我们考虑一群神经元时，信息代码可以是空间的，时间的或时空的。

人口编码也可以表征为独立或相关的 (deCharms 和 Christopher, 1998)。在独立的代码中, 每个神经元代表一个单独的信号: 可以从单个神经元单独获得可从单个神经元获得的所有信息, 而无需参考其他神经元的活动。对于相关或协调编码, 消息至少部分地由来自神经元群的信号的相对定时携带。

在若干实验中已经证实了网络编码的存在, 即进入消息的时空动态表示。举个例子, 我们在这里讨论海马体内情节体验的时空表征 (Lin et al., 2005)。个别海马神经元对各种外部刺激有反应 (Wilson 和 McNaughton, 1994; Dragoi 等人, 2003 年)。个体神经元水平的反应变异性对理解大脑如何实现刺激的强大实时神经编码构成了障碍 (Lestienne, 2001)。通过刺激作用下许多神经元的动态相互作用产生的时空模式对感觉或其他网络输入进行可靠的编码可以解决这个问题 (Hamilton 和 Kauer, 1985; 劳伦特, 1996 年; Vaadia 等人, 1999 年)。

Lin et al 等人 (2005 年) 表明, 助记符短时间发作 (一种一次性学习的形式) 可以触发一组具有特定时空关系的 CA1 海马神经元的激发变化。在动物的中枢神经系统中找到这种表示是极其困难的实验和计算问题。因为参与特定刺激的表示并且在不同试验中形成时间神经簇的各个神经元可以是不同的, 所以有必要同时测量大量神经元的活动。此外, 由于个体神经元反应的可变性, 不同试验的时空模式也可能看起来不同。因此, 为了显示刺激的时空表示的功能重要性, 读者必须使用复杂的数据分析方法。Lin et al

等人（2005 年）开发了 96 通道阵列进行记录。在各种令人惊怵发作期间（吹气，电梯跌落和地震震动），同时记录小鼠海马中多达 260 个单个神经元的活动模式。他们使用多判别分析(Duda 等,2001)并且表明，即使各个神经元在不同的试验中表达不同的时间模式（参见图 17），也可以识别 CA1 神经组件中的功能编码单元（参见图 18）。

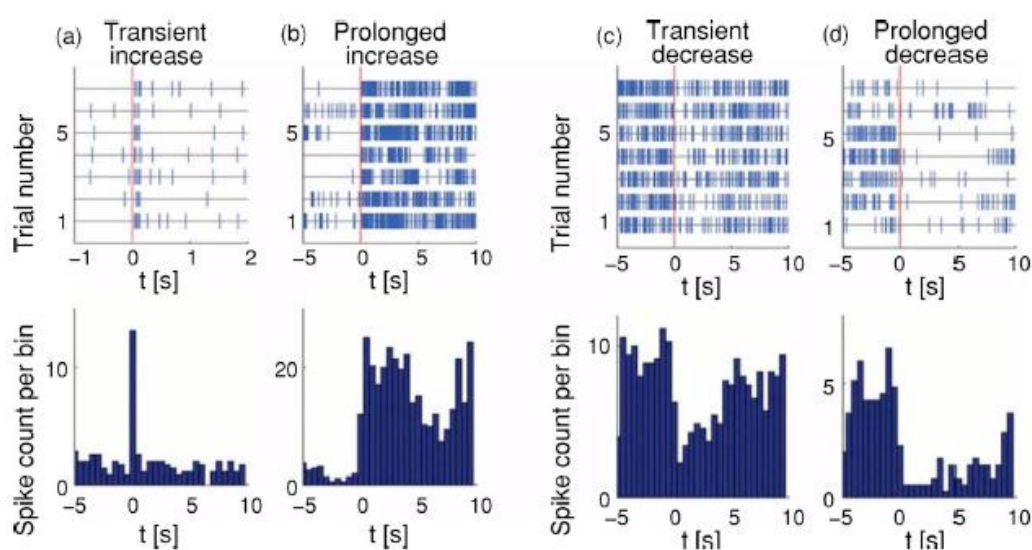


FIG. 17. 海马 CA1 神经元对“惊人”事件的响应时间动态。脉冲光栅图 a-d 上，每个重复 7 次，相应的事件直方图 d 下，显示四种主要发射类型的单位的箱宽为 500 毫秒观察到的变化:a 瞬变增加，b 延长增加，c 延长减少，d 延长减少。林等人，2005 年

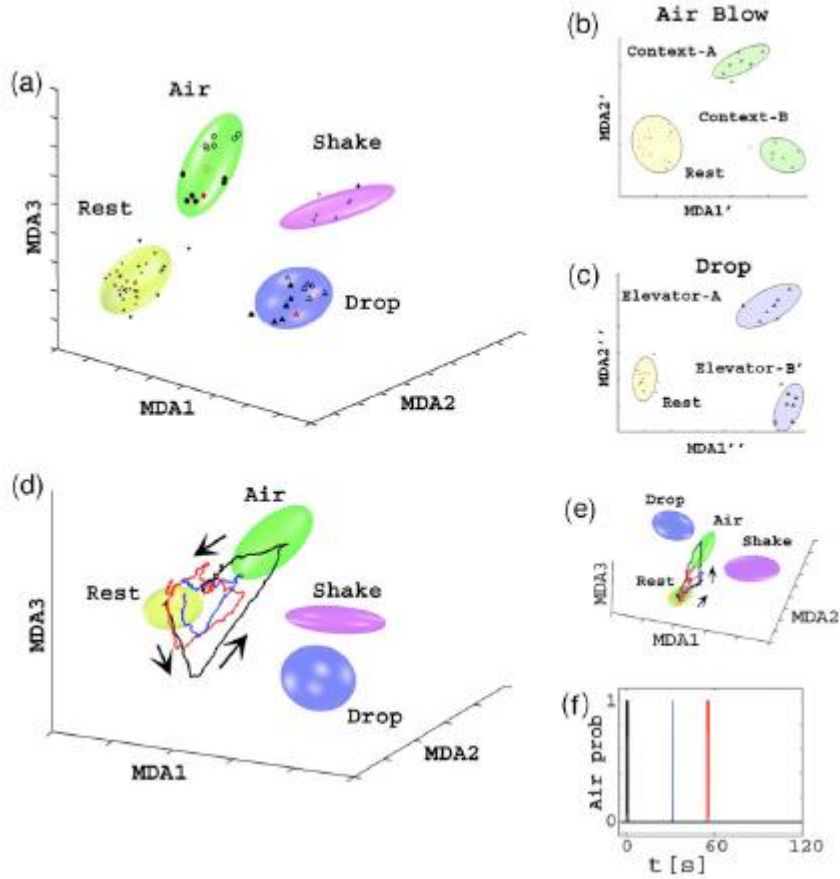


FIG. 18. 多分辨分析 MDA 方法对惊吓事件 CA1 集成表示进行分类、可视化和动态解码。将 MDA 用于小鼠 a 的三维空间投影后，显示静止、吹、降、振等放电模式；MDA1-MDA3 表示鉴别轴。显示了训练黑暗符号和测试数据。其中发生惊吓的空气吹上下文 b 和电梯下降 c。d 动态监测集成活动和惊吓表征的自发重新激活。三维子空间轨迹的种群活动在两分钟后，一个打击惊吓小鼠 A 显示。对吹气黑线的初始响应之后是两个大的自发偏移蓝/暗线和红/光线，特征是共面，几何相似的低振幅轨迹方向箭头指示。从不同的 3D 角度，得到与 a 相同的轨迹。f 在黑 $t=0$ s 的实际惊吓后，分别标记为蓝/暗/红/光的两次再激活的时间 $t_1=31.6$ s 和 $t_2=54.8$ s。垂直轴表示吹气分级概率。林等人，2005 年。

非平稳感觉信息（例如视觉刺激）的表示可以使用时间转换为空间代码。对具体的认可神经特征可以通过尖峰的重合检测将空间代码转换为时间代码来实现。空间表示可以转换为时空表示，以同时为系统提供更高的容量和稳健性和灵敏度。最后，时空代码可以在与学习和记忆相关的过程中转换为空间代码。这些可能性总结在图 19 中。

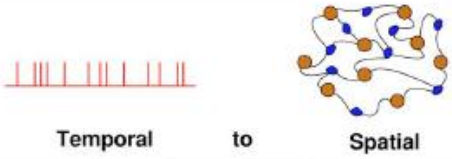
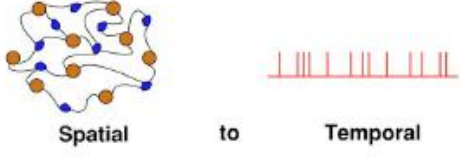
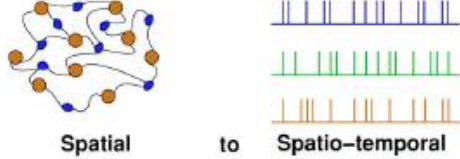
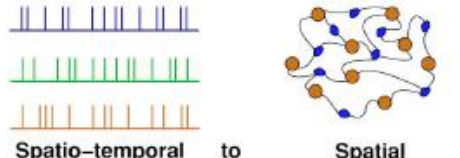
Transformation of codes	What for	Dynamical mechanism
 Temporal to Spatial	Representation of nonstationary sensory information Learning and memory	Context-sensitivity synaptic plasticity
 Spatial to Temporal	Labeling for recognition	Coincidence detector
 Spatial to Spatio-temporal	Capacity robustness sensitivity	Winnerless competition principle (WLC)
 Spatio-temporal to Spatial	Learning and memory	Spike-time dependent synaptic plasticity

FIG. 19 代码转换的可能场景的总结，它们的功能含义，以及所涉及的动态机制。

在某些情况下，神经连接的形态学约束强加了特定的空间或时间代码。例如，投影神经元通过将输入地形保留为输出处的神经元特异性，沿着平行路径在大脑区域之间传递信息。在许多情况下，输入地形被转换为保留的不同地形；例如，主要视觉区域的视网膜图和体感和运动区域的躯体图。其他转换不保留拓扑。这些包括海马体中的细胞转化和听觉皮层中的 tonotopic 表现。在某些变换中，投影的高度收敛和分歧可能是计算上最优化的设计（Garcia-Sanchez 和 Huerta, 2003）。在大多数这些变换中，刺激的时间维度由尖峰定时或发射率瞬变的开始编码。

在蝗虫的嗅觉系统中发现了将时空代码转换为纯空间代码的示例，并且由（Nowotny, Rabinovich, 2003 和诺沃特尼等人, 2005 年）建

模。图 20 给出了所涉及连接的图形说明。触角叶中投射神经元瞬时同步组序列的复杂时空码 (Laurent et al., 2001) 在下一个处理层, 蘑菇体 (Perez-Orive 等, 2002) 中, 通过前馈抑制和重合检测将活动切片成活动的时间快照。这个快照代码可能会在蘑菇体的下一个阶段随时间整合, 完成将触角叶中的时空代码转换为纯空间代码。模拟结果表明, 在下游时间整合中可能丢失的触角叶活动序列的时间信息可以通过蘑菇体内的慢侧向激发来恢复 (Nowotny, Rabinovich 等, 2003)。这已经通过实验报道了 (Leitch 和 Laurent, 1996) 通过这个额外的功能, 从时空代码转换为纯空间代码变得没有信息丢失。

3. 代码共存

神经信息处理的不同阶段难以孤立地研究。在许多情况下, 很难区分什么是输入的编码和什么是静态或动态的, 也许是对该输入的响应是非线性的。这是一个经常被遗漏的重要观察。编码和解码可能是也可能不是一个动态的过程。但是, 信息的创建 (将在下一节讨论) 以及空间代码向时间或时空的转换代码总是动态的过程。

关于编码的另一个但不太常见的问题是单个单元信号中是否存在多种编码 (Latorre 等, 2006)。这可能发生, 因为多功能网络可能需要多个共存代码。CPG 神经元间隙间隔的神经特征提供了一个例子 (Szűcs 等, 2003)。每个神经元活动的个体指纹特征与尖峰爆发节律的频率和相位中的信息编码共存。这是一个示例, 表明代码可以是非排他性的。在爆破活动中, 编码可以存在于慢波中, 但

也可以同时存在于尖峰活动中。

在大脑中，特定的神经群体通常通过投射向几个信息“用户”发送消息。很难想象它们都以相同的方式解码输入信号。在神经科学中，编码器和解码器之间的关系不是一对一的映射，而是可以是基于不同动态的从发送器到不同接收器的许多同时映射。这与香农经典的信息理论形成背道而驰（Fano, 1961; 加拉格, 1968 年）例如，鸟类中的耳蜗传入分叉到大脑的两个不同区域，具有不同的解码属性。一个区域从穗列车中提取有关相对时间的信息，而另一个区域提取平均发射率（Konishi, 1990）。

3. 时间 - 时间信息转换：工作记忆

这里还有另一个重要的代码转换：将有限数量的时间信息转换为持久的慢时间代码：秒，分钟或小时。我们能够记住刚给我们打电话的人的电话号码。持续动态是这种现象的机制之一，通常被称为短期记忆（STM）或工作记忆；它是大脑的基本功能。与很可能在神经回路需要分子（膜）或结构（连接）的变化的长期记忆相比，工作记忆是一个动态的过程。工作记忆的动力起源可能有所不同。

一个看似合理的想法是，STM 是在持续发射的互连神经簇中主动混响的结果。自 1938 年以来微电路中的混响活动的概念化 (deNó; Hebb, 1949), 它在许多建模论文中都被探索过 (Grossberg, 1973; Amit 和 Brunel, 1997a; Durstewitz 等, 2000; Seung 等, 2000; 王, 2001)。用培养的神经网络进行的实验表明，在没有预先存在的解剖学特征的电路

中可以引起反射活动（Lau 和 Bi, 2005）。混响主要由复发性突触激发驱动，而不是复杂的个体神经元动力学，如双稳态。混响活动所需的电路可以是网络自组织化的结果。持续的反射活动甚至可以存在于最简单的电路中，即具有抑制性自反馈的兴奋性神经元（Connors, 2002; Egorov 等, 2002）。在这种情况下，混响取决于异步发射器释放和细胞内钙储存，如图 21 所示。

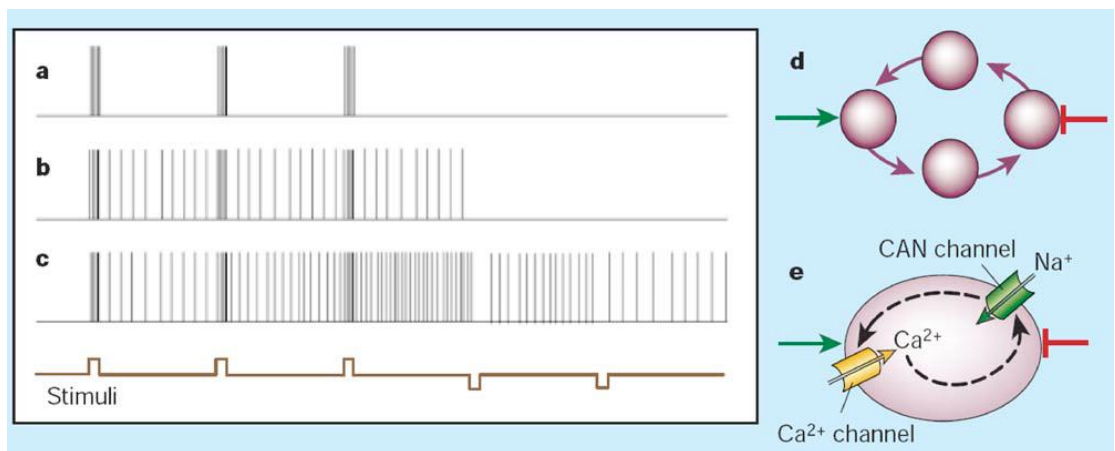


FIG. 21 混响是最小电路工作记忆的动力来源。(a) 大多数神经元对兴奋性刺激的反应都是向上走 c 以下的直线，只要每次刺激持续，它们就会停止跳动。(b) 非常罕见的神经元是双稳态的:短暂的兴奋导致持续的尖峰，总是以相同的速率;c 以下直线向下的短暂抑制可以使其关闭。(c) 多稳态神经元在重复的短暂刺激下持续增加或减少它们在一系列频率范围内的突起率。(d) 在文中讨论的短期记忆的混响网络模型中，左箭头的兴奋刺激导致相互连接的神经元的递归活动。右侧的抑制性刺激可以抑制活性。(e) Egorov 等人 2002 年提出在单个神经元中，如在 c 中，分级的持续活动可能由通过电压门控通道进入的内部 Ca^{2+} 离子脉冲触发;然后， Ca^{2+} 激活钙依赖的非特异性阳离子通道，通过该通道，主要由 Na^{+} 离子组成的内向电流进入，持续刺激神经元。正反馈环断裂箭头可能包括许多离子通道的活性。从康纳斯修改，2002。

大自然似乎使用不同的动力学机制来持续微电路活动：许多相互连接的神经元的合作，单个神经元的持续动态，或两者兼而有之。这些机制各有明显的优点。例如，网络机制可以快速打开和关闭（McCormick 等, 2003, 布鲁内尔和王, 2001）。大多数具有持续活动的动力学模型与具有局部反馈激发的微电路分析有关，主要神经元之间的局部反馈激发由突触反馈抑制控制。这种基本电路自发地产

生两种不同的模式：相对静止和持续活动。模式之间的触发由输入信号控制。Brunel（2003 的评论）考虑了持久动力学的几种基本模型，包括仅具有激励的双稳态网络和用于具有结构化激励和全局抑制的离散图像集的工作记忆的多稳态模型。

工作记忆用于计划，组织，排练和动作准备等任务。功能磁共振成像实验揭示工作记忆动态的某些方面（例如，见 Diwadkar 等，2000；和 Nystrom 等人，2000）。值得注意的是，工作记忆的容量有限，大约有四到七项（Cowan，2001；Vogel 和 Michizawa，2004 年）。归因于工作记忆的一个基本特征是其表示的不稳定和瞬态性质。因为这种表征涉及来自皮层区域的许多耦合神经元（Curts 和 D'Esposito，2003），将工作记忆建模为大型神经网络的时空动力学是很自然的。

一个流行的想法是用吸引子模拟工作记忆。吸引子在工作记忆中表示项目可以保证其稳健性。虽然坚固耐用是工作记忆系统的重要必备条件，其瞬态特性也很重要。考虑一个动物使用视觉输入捕捉猎物的觅食任务（Nakahara 和 Doya，1998），如果猎物落在灌木丛中并且感官提示暂时不可用，则将猎物的位置存储在动物的工作记忆中是有帮助的。然而，记忆不应该永远保留，因为猎物可能实际上已经消失或者可能被另一只动物吃掉了。此外，如果动物附近出现更多的猎物，动物应该迅速将新猎物的位置加载到其工作记忆中而不受旧记忆的干扰。

此示例说明工作存储器系统的要求多于强健维护。首先，应保持活动但不会太久。其次，当需要存储新颖的感官提示时，应

该快速重置活动。换句话说，为目标导向行为工作记忆所涉及的神
经动力学应该具有长期维护和快速切换的特性。 Nakahara 和 Doya
(1998) 提出了一个基于“近似节点”分岔动力学的相应模型。 作
者分析了由下图描述的模型神经元网络的动力学（见图 22）：

$$y_i(t_{n+1}) = F\left(\alpha y_i(t_n) + b + \sum_{j \neq i} \rho_{ij} y_j(t_n) + \gamma_i I_i(t_n)\right), \quad (14)$$

这里 $y_i(t_n)$ 是第 i 个单位在时间 t_n 的激发率， $F(z) = \frac{1}{1 + \exp^{-z}}$ 是一
个 sigmoid 函数， α 是自连接权重， ρ_{ij} 是横向连接权重， $I_i(t)$ 是外部
输入。 b 是偏差， γ_i 是用来缩放输入 $I_i(t)$ 的常数。随着偏差 b 的增
加，不动点的数量依次从 1 到 2, 3, 2，然后回到 1。当稳定过渡曲线
 $y(t_{n+1}) = F(Z)$ 与不动点 $y(t_{n+1}) = y(t_n)$ 相切时发生鞍节点分岔，如图 22
所示。就在鞍节点分叉附近，系统显示出持续的活动。这意味着它在
等分线和乙状结肠激活曲线之间的狭窄通道中停留了很长一段时间，
然后迅速到达不动点。这种动力学行为让人想起 1987 年的著名物理
学家 Landau 和 Lifshitz 的间歇性现象。由于方程 14 中横向和外部
输入之和的影响相当于偏差的变化，因此该机制可能满足工作记忆对
目标导向行为(长期维护和快速切换)的命名需求。

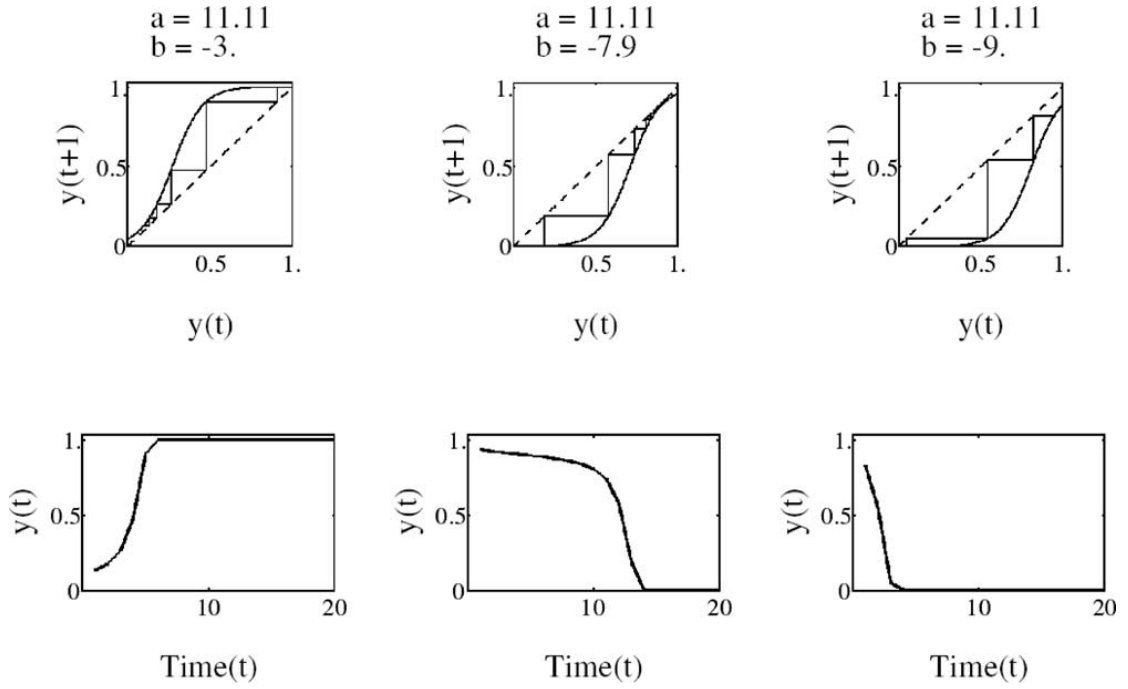


FIG. 22 自复发单位的时间反应: $a = 11.11$, $b = -7.9$ (中心面板) 近岸节点分叉; 增加偏差, $b = -3.0$ (左图) 减少偏差 $b = -9.0$ (右图) 改编自 Nakahara 和 Doya, 1998 年。

工作记忆的另一个合理模型包括具有刺激依赖性抑制连接的竞争网络（如公式 9 所示）。这种模型的一个优点是能够兼顾工作记忆和刺激歧视。这个想法是由 Machens, Romo 等人提出的（2005 年），与额叶神经结构有关。网络首先感知到刺激，然后将其保存在工作记忆中，最后通过将刺激与另一刺激进行比较来做出决定。该模型集成了工作记忆和决策，因为稳定的固定点的数量和吸引子的盆的大小由连接矩阵 $\rho_{ij}(s)$ 控制。这取决于工作记忆阶段对应于分叉边界，即 $\rho_{ij} = \rho_{ji} = \rho_{ii}$ 。在动力学模型的状态空间中，这个阶段由一个称为“连续吸引子”的稳定流形表示。这是一个由连续的固定点组成的吸引子（参见 Amari, 1977; 和 Seung, 1998）。因此，刺激创造了一个特定的固定点，并在下一阶段，工作记忆（连续吸引）保持它。在比较和决策阶段期间，第二刺激被映射到与另一吸引子相同的状态空间。

决策者的标准反映在分隔不同刺激的吸引盆地的分隔符的位置，即固定点（参见 Rabinovich 和 Huerta 的另一种方法，2006）。

我们认为负责单个神经元持续活动的机制与具有局部或非局部复发的网络活动的交集提供抗噪声和扰动的稳健性，同时使工作记忆更灵活。

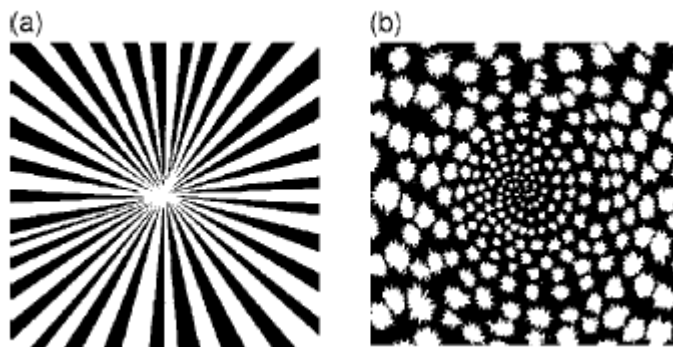


FIG. 23. LSD 产生的幻觉是没有输入刺激的视觉皮层内部活动的动态表现的一个例子。图中显示了漏斗形幻觉和螺旋形幻觉的例子。修改自 Bressloff, 等人, 2001。

B. 信息生产和混乱

神经系统中的信息处理涉及多于输入信息的编码，转换和转换以产生相应的信息响应。在许多情况下，神经信息是由刺激和个体神经元和网络动态的联合作用产生的。钢琴即兴创作或写新诗等创造性活动部分源于新信息的制作。这些信息是由大脑中的神经回路产生的，并不直接依赖于环境。

时间依赖性视觉幻觉是神经系统产生的信息的一个例子，在这种情况下，视觉皮层，他们自己。这种幻觉包括看到不在视野中的东西。有一些有趣的模型，从 Ermentrout 和 Cowan（1979）的开创性论文开始，解释了大脑视觉皮层的内在电路如何产生幻觉的基础活动模式。这些幻觉模式通常采用棋盘格，蜂窝，隧道，螺旋和蜘蛛网的形式。

式（参见图 23 中的两个例子）。因为视觉皮层是一种可激发的介质，所以可以使用时空振幅方程来描述这些模式的动态变化（请参阅下一节）。这些模型基于大脑解剖学和生理学的进步，揭示了视觉皮层神经元之间强烈的短距离连接和较弱的远程连接。幻象模式可以是准静态的，周期性可重复的，或在低维对流湍流中可混沌重复；查看评论 Rabinovich 等（2000）。幻觉序列中特定模式的不可预测性（电影）意味着信息的产生原则上可以通过信息的价值来表征（Kolmogorov-Sinai entropy（Scott, 2004））。

新信息的创造或产生是一个在理论神经科学中被忽视的主题，但它是一个具有挑衅性和挑战性的观点，我们在本节讨论。如前所述，信息生成或创建必须是一个动态过程。下面我们讨论一个强调神经系统从信息不良输入产生信息丰富输出的能力的例子。

1. 刺激依赖的运动动力学

我们可以用来讨论新信息创建的简单网络是海洋软体动物 *Clione limacina* 的重力感知神经网络。*Clione* 是一种盲目的浮游动物，负浮力，必须保持连续的运动活动，以保持其首选的抬头方向。它的运动活动是由机翼 CPG 和尾部运动神经元控制的，这些神经元使用来自其重力感应器官的信号，即囊状细胞（Panchin 等，1995）。已经建立了具有突触抑制的六受体神经网络模型来描述单个静脉窦（Varona, Rabinovich 等，2002；见图 24）。这是一个小球体，其中一个石块，一个石头结构，根据引力场移动。静脉受压通过压下它们来激发神经受体。当受激时，受体将信号发送到负责机翼跳动和尾部定向的神经

系统。

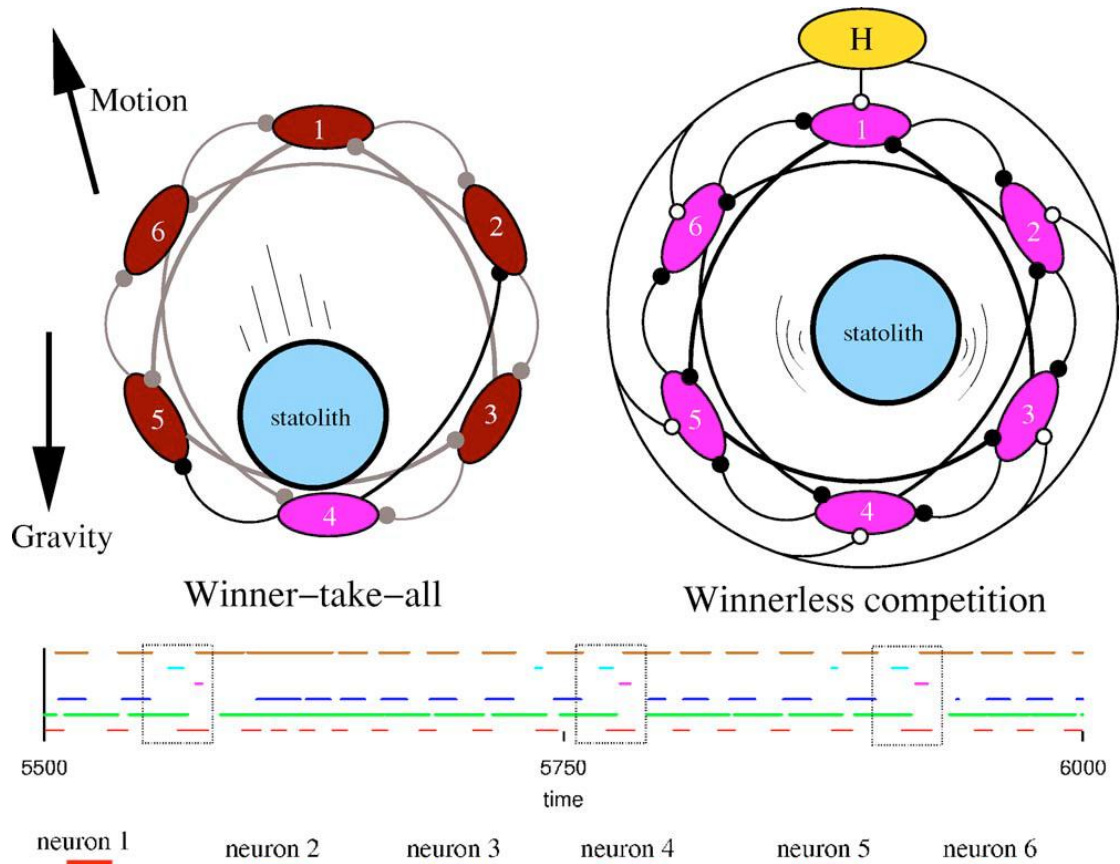


FIG. 24 双重感觉网络动力学。顶部面板:一个单一结构囊的双重作用的示意图,该结构囊是软体动物群的重力感觉器官。在正常的游泳过程中,一个石头状的结构,即平衡石,会撞击对这种兴奋做出反应的机械感受器神经元。在克里昂的狩猎行为中,他的囊泡受体接收到额外的信号从大脑狩猎神经元 H 产生的兴奋在它们之间产生了一种没有赢家的竞争。底部面板:在一个六受体网络模型中,在狩猎模式中,由静止囊的活动显示的混乱顺序切换。这个面板显示了每个神经元激活 $\Delta t = 0.03$ 的时间间隔。每个神经元用不同的颜色表示。点状矩形表示在每个网络中所有六个神经元都处于活动状态的时间窗口中,在给定的时间间隔内处于活动状态的单元之间的激活序列锁。

statule 具有双重作用 (Levi 等, 2004,2005)。在正常游泳期间,只有被静石激发的神经元才是活跃的。这导致了网络中抑制性连接导致的赢家通吃动态模式 (Winner-take-all 动态与前面讨论的基于吸引子的计算思想基本相同)。然而,当 Clione 正在寻找它的食物时,脑狩猎神经元会激发静石的每个神经元(见图 24),这会触发所有 statocyst 神经元之间的竞争,这些神经元的信号参与动物用来扫描直接空间直到它找到猎物的复杂运动的产生(Levi et al., 2004,2005,见图 25)以

下 Lotka-Volterra 型动力学可用于描述该网络的活动：

$$\frac{da_i(t)}{dt} = a_i(t) \left(\sigma(H, S) - \sum_{j=1}^n \rho_{ij} a_j(t) + H_i(t) \right) + S_i(t), \quad (15)$$

其中 $a_i(t) \geq 0$ 代表平衡胞神经元的瞬时加标率， $H_i(t)$ 代表从脑狩猎中间神经元到神经元 i 的兴奋刺激， $S_i(t)$ 表示静脉对它所按压的受体的作用，并且 ρ_{ij} 是非对称的平衡胞连接矩阵。当没有来自狩猎神经元的刺激， $H_i = 0$ ，或者静态时， $S_i = 0$ ，则 $\sigma(H, S) = -1$ 并且所有神经元都是静止的。当狩猎神经元有效时， $H_i \neq 0$ 和/或中性结构正在按下其中一个受体， $S_i \neq 0, \sigma(H, S) = +1$ 。

在狩猎期间 $H_i \neq 0$ ，我们假设狩猎神经元的作用优先于静止物的作用，因此 $S_i \approx 0$ 。作为竞争的结果，受体显示出高度不规则的，实际上是混乱的切换活动。在这种行为模式中，平衡胞模型的混沌动力学的相空间图像是一个奇怪的吸引子（等式中相位空间中的异宿环（等式 15）变得不稳定；见第二节 IV.C）我们已经展示了六种受体（Varona, Rabinovich 等，2002），观察到的动态混沌的特征是两个正的 Lyapunov 指数。

图 24 中的底部是受体的非稳态切换活动的图示。该图中可以看到一个有趣的现象，并且在图 26 中也指出了。虽然每个活动的时间是不规则的，但是对于那些在给定时间窗口处活跃的神经元，在 statocyst 受体之间切换的顺序是相同的。图 24 中的虚线矩形指出了这一事实。尽管开关动力学的时间非常不规律，并且可以用于运动协调的特征，但是 statocyst 受体神经元之间的激活序列锁定出现

了 (Venaille 等, 2005)。

在这个例子中, 无赢的竞争是由对所有平衡胞受体的持续激发引发的 ($H_i = c_i$; 请参阅 Varona, Rabinovich 等人的详细信息, 2002)。因此, 刺激具有低信息含量。尽管如此, 平衡胞受体网络可以使用这种活动来产生具有正 Kolmogorov-Sinai 熵的信息丰富的信号。该熵等于动态运动中编码的新信息的值。因此, 平衡胞感觉网络是多功能的并且可以产生用于运动协调的复杂时空模式, 即使在其动力学不是由重力引起时, 如在狩猎期间。

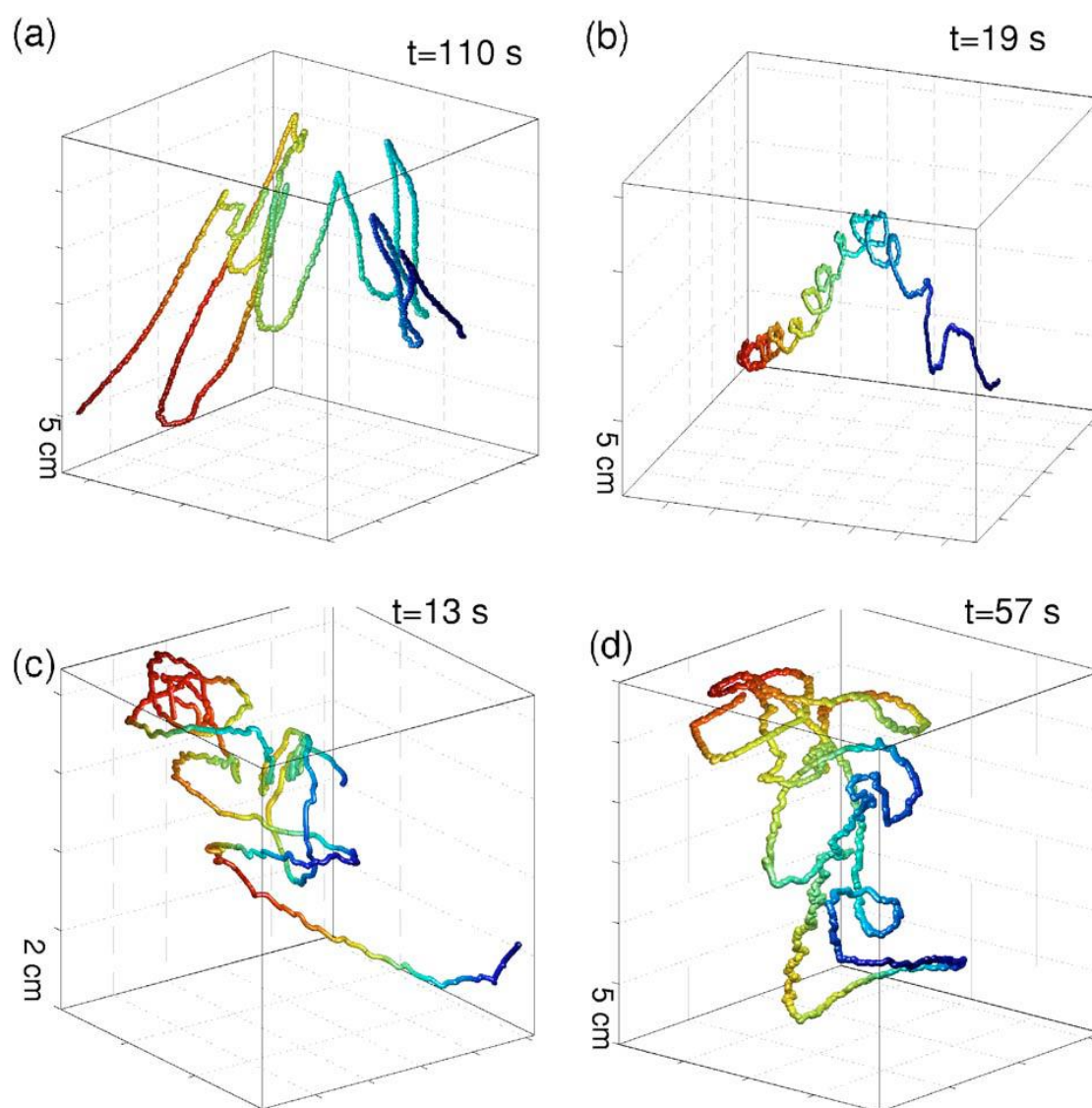


FIG. 25. Clione 在不同情况下的游泳轨迹。(a) 日常游泳的三维轨迹。在这里和下面的图中,

我们使用不同颜色的灰度调来强调轨迹的三维感知，并根据 x 轴变化。指定的时间 t 是轨迹的持续时间。(b) 游泳经手术切除的环内囊肿的运动轨迹。(c) 与猎物接触所引发的狩猎行为中游泳的轨迹。(d) 在药理学上唤起狩猎的溶液中浸泡 Clione 后的游泳轨迹。李维等人，2004 年修改。

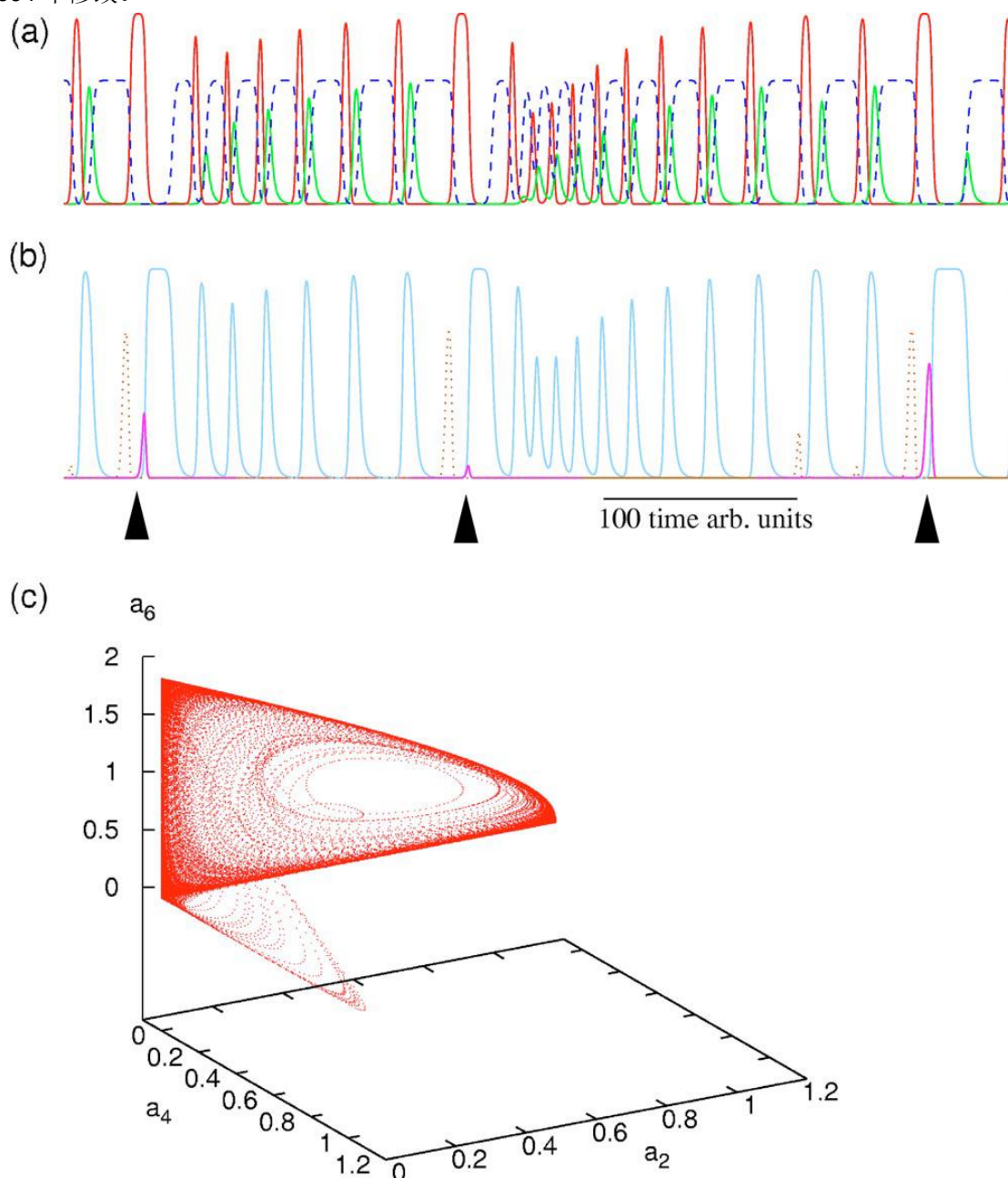


FIG. 26 六种结构囊受体网络中的不规则切换。神经元 1、2、3 分别在(a)中；神经元 4、5、6 在 (b) 中显示。注意，一个神经元沉默一段时间后，其活动以与其他神经元相同的顺序重新出现，如图 24 所示。c 三维空间中奇异吸引子相像的投影;看到模型 15。

2. 混乱和信息传播

为了说明混沌在信息传递中的作用，我们以劣质橄榄（IO）为例，它是小脑的输入系统。IO 的神经元可能会混乱地将其输入所携带的

高频信息重新编码为混乱的低速率输出（Schweighofer 等，2004）。IO 已经被提出作为一个系统，通过其神经元的内在振荡特性和它们的电气互连的性质来控制 and 协调不同的节奏（Llinás 和 Welsh, 1993; de Zeeuw 等人，1998 年）。它也与运动学习有关（Ito, 1982），并且将预期和实现的运动任务作为误差信号的发生器进行比较（Oscarsson, 1980）。

实验记录显示 IO 电池电耦合并显示亚阈值振荡和尖峰活动。亚阈值振荡对于具有广泛电耦合的系统的环境中的信息处理具有相关作用。在这样的系统中，尖峰活动可以通过网络传播，此外，超极化膜电位的微小差异在相邻细胞之间传播。

一项建模研究表明，IO 神经元中的电耦合可能会引起混乱；这将允许信息丰富，但低发射率的错误信号到达小脑皮质中的个别浦肯野细胞。这将为小脑皮层提供有效学习的基本信息，而不会干扰正在进行的运动控制。混乱的触发导致产生具有不同时序的 IO 尖峰。由于 IO 的发射率较低，因此会产生准确的误差信号仅在重复试验后才能用于个别 Purkinje 细胞。电耦合可以提供在 IO 网络中引起混沌共振的无序源（Schweighofer 等，2004）。这种共振通过在偶发的，不规则的和非锁相的尖峰上分布误差输入的高频分量而导致信息传输的增加。

单神经元模型由两个隔室组成，包括低阈值钙电流 (I_{Ca_l})，异常内向整流电流 I_h ，一个 Hodgkin-Huxley 型钠电流 I_{Na} ，在体细胞室（见表 I）中的延迟整流钾电流 I_{Kd} ，树枝状隔室含有钙激活的钾电流 I_{KCa} 和高阈值钙电流 I_{Ca_h} 。该隔间还接收来自邻近神经元的电连接。快速离

子通道位于体细胞中，慢通道位于树突状区室中。一些渠道传导依赖于钙浓度。单个神经元的每个区室的方程可以概括为：

$$C_M \frac{dV(t)}{dt} = -(I_{ion} + I_l + I_{inj} + I_{comp}), \quad (16)$$

其中 C_M 是膜电容， I_l 是漏电流， I_{inj} 是注入的激励电流， I_{comp} 连接隔室， I_{ion} 是每个隔室上方电流的总和。另外，树枝状隔室具有电耦合电流 $I_{ec} = g_c \sum_i [V(t) - V_i(t)]$ ，其中指数 i 在每个神经元的邻域上运行，并且 g_c 是电耦合电导。

每个 IO 神经元由常微分方程系统（ODE）表示，并且网络是通过电耦合电流 I_{ec} 耦合的一组这些系统。检查的网络由 2×2 , 3×3 和 9×3 个神经元组成，其中细胞连接到它们的两个，三个或四个邻居，这取决于它们的在网格中的位置。

这是一个复杂的网络，即使它只有 2×2 ，也必须选择动态的一个重要特征来表征它的行为。最大的 Lyapunov 网络的指数是一个很好的选择，因为它独立于初始条件，并告诉我们网络中的信息流。图 27 显示了最大的每个网络的 Lyapunov 指数作为电耦合电导的函数。我们还在图 27 中看到，产生最大 Lyapunov 指数的 g_c 产生通过网络的最大信息传递，被评估为每个尖峰的平均互信息。

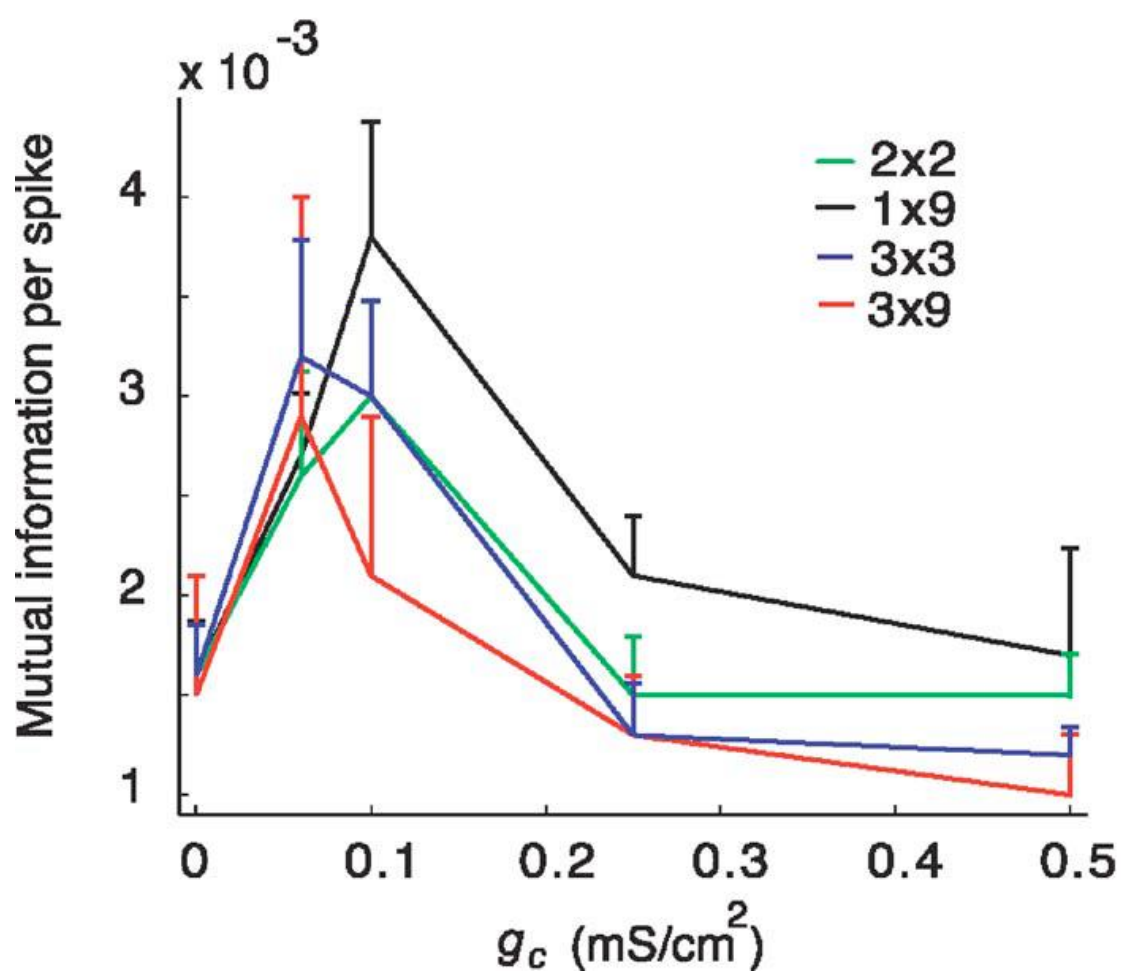
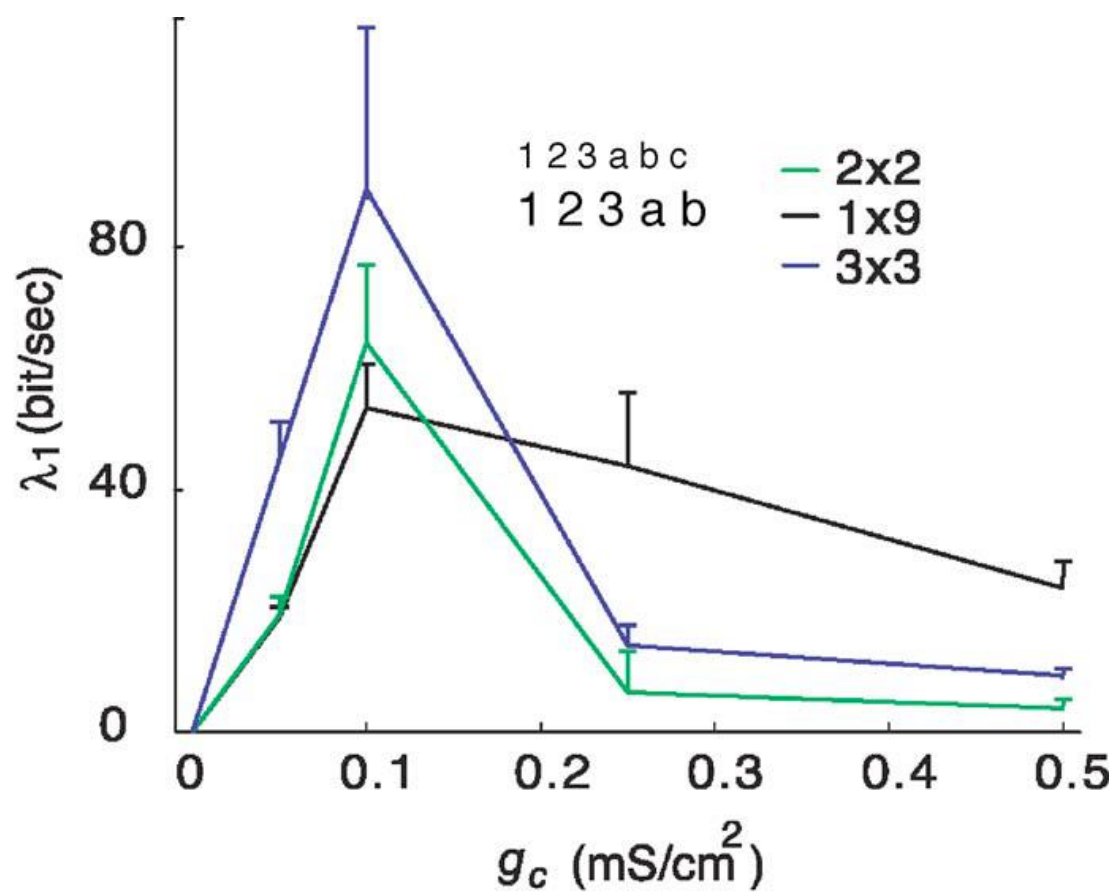


FIG. 27. 混沌动力学增加了 IO 模型中的信息传输。顶部面板:最大的李雅普诺夫指数作为电子耦合强度 g_c 的函数, 用于不同的 IO 网络的不同单元。底部面板:作为 g_c 的函数, 网络平均每个峰值的相互信息。Schweighofer 等人, 2004 年修改。

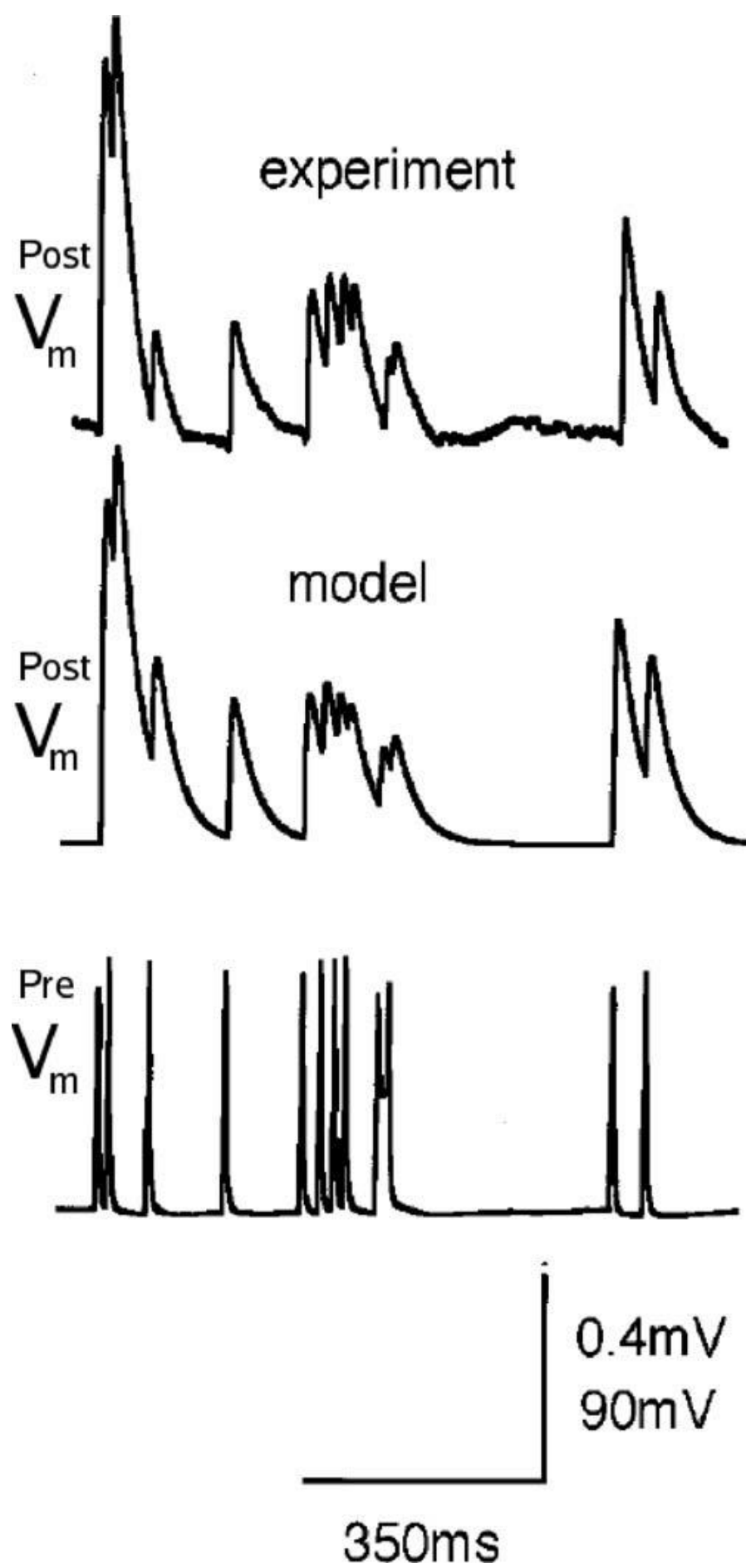


FIG. 28 动态突触暗示着突触传递依赖于之前的突触前活动。这显示了在一个锥体神经元的顶部和一个压抑的突触中央痕迹的模型中,对突触前尖刺序列的底部痕迹所产生的平均突触后活动。突触后电位模型中计算多维距离特征向量之间使用一个被动膜机制/ $\tau_m \left(\frac{dV}{dt} \right) = -V + R_i I_{syn}(t)$, R_i 输入电阻。Tsodyks 和 Markram 的修改, 1997 年。

在比 I0 更通用的框架中,值得注意的是,单个神经元的混沌活动出乎意料地具有更高的灵活性,同时在其神经动力学中具有更高的准确性和精确度。这种现象的起源是耦合神经元与混沌行为同步其活动并产生节律的潜在能力,其周期取决于耦合强度或其他网络参数(有关综述,请参阅 Rabinovich 和 Abarbanel, 1998; 和爱原, 2002 年) 具有许多混沌神经元的网络可以产生有趣的瞬态动力学,即混沌的一致性(CI, Tsuda, 1991; Rowe, 2002)。混沌的概率是由吸引子中的弱不稳定性引起的,即吸引子集中的邻域中存在不会进入吸引子的轨迹(Milnor 型吸引子),开发的 CI 运动需要许多神经元和非常高水平的互连。这与传统的吸引子计算概念形成对比(Hopfield, 1982)。混沌产生瞬态计算轨迹;特别是,在无赢的竞争动态中,可能会出现分离的运动(Sec. IV.C)。虽然 CI 是一个有趣的现象,用它来解释和预测感觉系统的活动(Kay, 2003),以及任何非自主神经回路动力学,提出了一个尚未得到回答的问题:CI 如何可以重现和强大噪音,同时对刺激敏感?

总结本节有必要强调,混沌在真实神经系统中的功能作用问题的答案仍然不清楚。尽管这些想法很吸引人:(i) 混乱使神经回路更灵活,更具适应性,(ii) 混乱的动态创造信息,并可以帮助存储它(见上文),和(iii) 生理数据的非线性动力学分析,(例如,脑电图时间序列)对于病理性神经状态的预测或控制可能是重要的,在体内甚至体外实验

中直接证实这些想法是极其困难的。特别是，有三个障碍可以从根本上阻碍数据分析的力量：(i) 有限的统计波动，(ii) 外部噪音和(iii) 神经回路活动的非平稳性(参见，例如，Laier et al. 2003)。

C. 突触动力学和信息处理

神经系统的许多网络中的突触传递是动态的，意思是突触后反应的大小取决于突触前活动的历史（Thompson 和 Deuchars，1994；Fuhrmann 等，2002）。这种现象独立于（或者除了）突触的可塑性机制（第二节讨论的突触 II. A. 3）；突触的作用通常被认为是对突触前细胞活动的突触后神经元的简单通知。然而，电生理学记录表明，突触传递可能意味着响应突触前尖峰序列的活动依赖性变化。根据突触前信号的特定时间分布，突触后电位的大小可以从一个尖峰快速变化到另一个尖峰。因此，每个单突触后响应可以编码关于突触前信号的时间特性的信息。

突触后反应的幅度由突触前活动的间隙间隔和神经递质释放的概率性质决定。在抑制突触时，突触前尖峰之间的短暂间隔之后是小的突触后反应，而长突触前的间隔间隔之后是大的突触后反应。促进突触倾向于产生随着连续突触前尖峰而生长的反应。在这种情况下，一些理论上的努力试图探索动态突触的单一响应的能力，以编码关于突触前事件的时间的时间信息。

动力学突触的理论模型是基于从突触前末端释放的神经递质部分的时间变化 $R(t)$ ， $0 \leq R(t) \leq 1$ 。当突触尖峰发生在时间 t_{sp} 时，可用神经递质的分数 U 和恢复时间常数 τ_{rec} 确定资源的返回率 $R(t)$ 到可用的突

触前池。在抑制的突触中， U 和 τ_{rec} 是不变的。一个简单的模型描述了可用于传播的突触资源的比例，如（Fuhrmann 等，2002）。

$$\frac{dR(t)}{dt} = \frac{1 - R(t)}{\tau_{rec}} - UR(t)\delta(t - t_{sp}), \quad (17)$$

并且在时间 t_{sp} 时突触后反应的幅度与 $R(t_{sp})$ 成比例。

对于兴奋性突触， U 成为时间 $U(t)$ 的函数；当没有突触前活动时，每次突触前峰值增加并衰减到基线水平：

$$\frac{dU(t)}{dt} = -\frac{U(t)}{\tau_{facil}} + U_1[1 - U(t)]\delta(t - t_{sp}), \quad (18)$$

其中 U_1 是一个常数，决定了 $U(t)$ 的增加和 τ_{facil} 是促进的松弛时间常数。

动态突触建模的其他方法包括概率模型，以解释神经递质的突触前释放的波动。在与 N 个发布站点的突触连接中，我们可以假设在每个站点最多可以存在一个可用于释放的囊泡，并且每个站点的释放是独立事件。当在时间 t_{sp} 产生突触前尖峰时，每个含有囊泡的部位将以 $U(t)$ 相同的概率释放它。一旦发布，可以在时间间隔 dt 期间以概率 $\frac{dt}{\tau_{rec}}$ 重新填充站点。概率释放和恢复可以通过概率 $P_v(t)$ 来描述。因为囊泡可以随时释放 t ：

$$\frac{dP_v(t)}{dt} = \frac{1 - P_v(t)}{\tau_{rec}} - U(t)P_v(t)\delta(t - t_{sp}). \quad (19)$$

图 28 显示了该公式如何允许准确描述响应于指定的突触前尖峰序列的抑制突触。

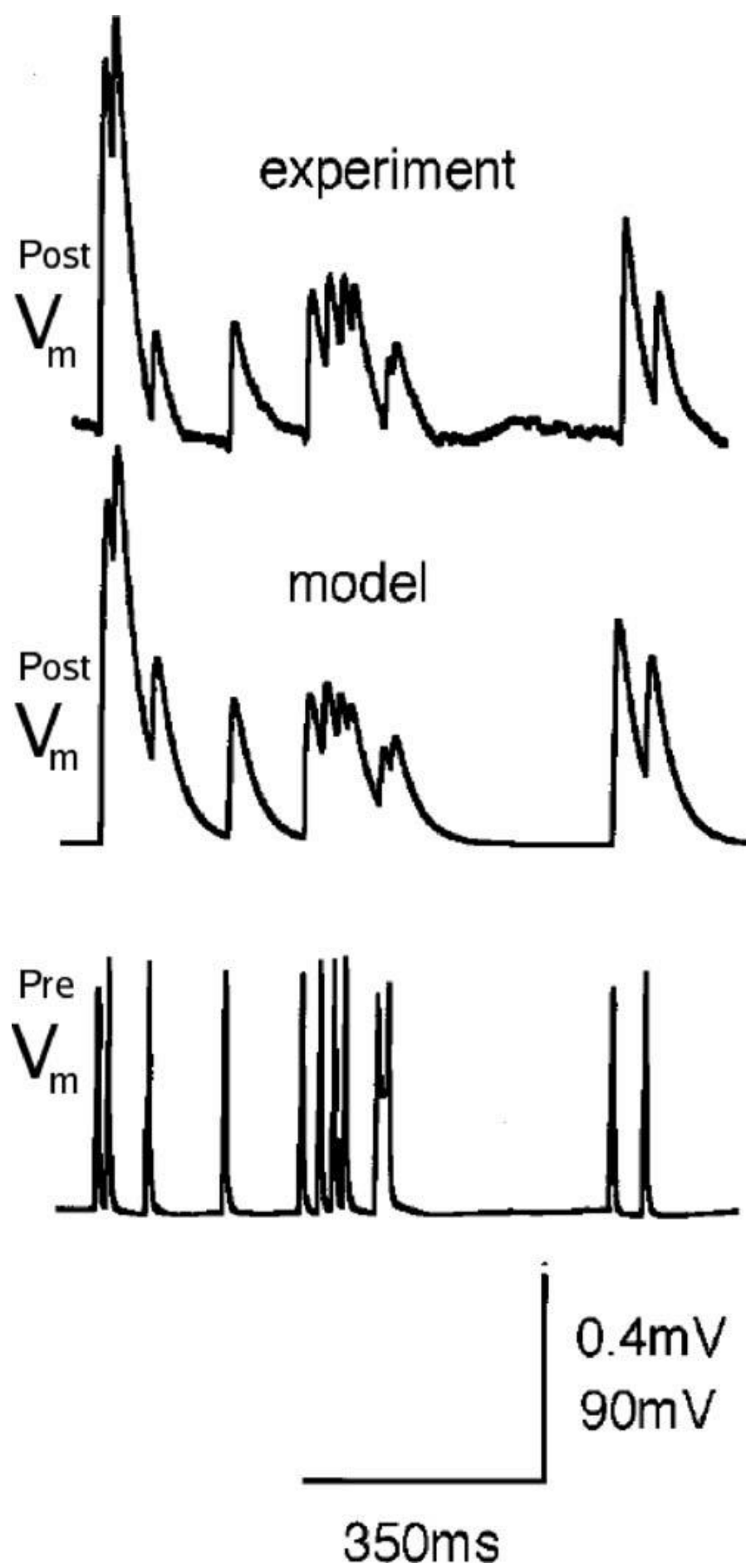


FIG. 28 态突触暗示着突触传递依赖于之前的突触前活动。这显示了在一个锥体神经元的顶部和一个压抑的突触中央痕迹的模型中,对突触前尖刺序列的底部痕迹所产生的平均突触后活动。突触后电位模型中计算多维距离特征向量之间使用一个被动膜机制 $\frac{dV}{dt} = -\frac{V}{\tau} + \frac{R_i}{C_m} \sum I_i$ 在哪里输入电阻。Tsodyks 和 Markram 的修改, 1997 年。

通过神经通信通道将感觉信息从环境传输到决策中心需要来自异构的高度可靠性和灵敏度、不准确和有时不可靠组件的网络。假设传感器准确, 通道本身的属性必须比工程应用中研究的传统通道更丰富。这些通道是无源的, 当高质量时, 可以准确地将输入传递给接收器。神经通信信道由能够进行复杂自主振荡的动态有源元件组成。单独地, 混沌神经元可以以类似于具有不稳定轨迹的非线性系统的方式创建信息: 由于只能进行有限分辨率观测, 系统的两种状态难以区分, 可能通过非线性动力学的不稳定性的作用发现它们在未来在状态空间中被广泛分离, 因此是可区分的。有关一次不可用的不同状态的信息可能会在以后提供。

由于突触的固有非线性动力学, 生物神经通信路径能够从隐藏的编码空间恢复信息并将信息从一个时间尺度传递到另一个时间尺度。作为一个例子, 我们讨论一个非常简单的神经信息通道, 由一个尖峰列车形式的感觉输入组成, 它到达一个模型神经元, 然后通过一个真实的动态突触移动到第二个神经元, 其中初始感觉信号中的信息是 (阅读 Eguia 等, 2000)。模型神经元是 Hindmarsh-Rose 神经元的四维推广, 并且使用源自一级动力学的化学突触模型。四维模型神经元具有丰富的动态行为, 包括周期性爆发, 混沌爆发, 连续尖峰和多稳态。对于这些方案中的许多方案, 可以调整化学突触的参数, 以便可以通过突触的动态活动恢复关于刺激的信息, 该刺激对于路径中的第一神

神经元是不可读的，并且第二神经元可以读取（见图 29）。

通过计算平均交换信息 $I(S, N_1)$ ， $I(S, N_2)$ 来对这种意外现象进行定量描述。其中 $I(S, N_1)$ 刺激 S 和第一神经元 N_1 的反应， $I(S, N_2)$ 是刺激和第二神经元 N_2 的反应。图 29 所示例子的结果是 $I(S, N_2) > I(S, N_1)$ 该结果表明沿着通信通道作为输入和输出系统的非线性突触和神经元如何能够恢复显然隐藏在该通路中的早期突触连接中的信息。这里使用的信息传输的度量是元素之间的平均互信息，并且因为信道是活动的和非线性的，所以感觉源和最终神经元之间的平均互信息可能大于在中间神经元中发现的平均互信息的频道（但不大于原始信息）。信息处理，尤其是学习中涉及的另一种形式的突触动力学是 STDP，已在第二节中讨论过（II. A. 3）信息传递受 STDP 的影响（Chechik, 2003; Hopfield 和 Brody, 2004），它在绑定和同步中也起着重要作用。

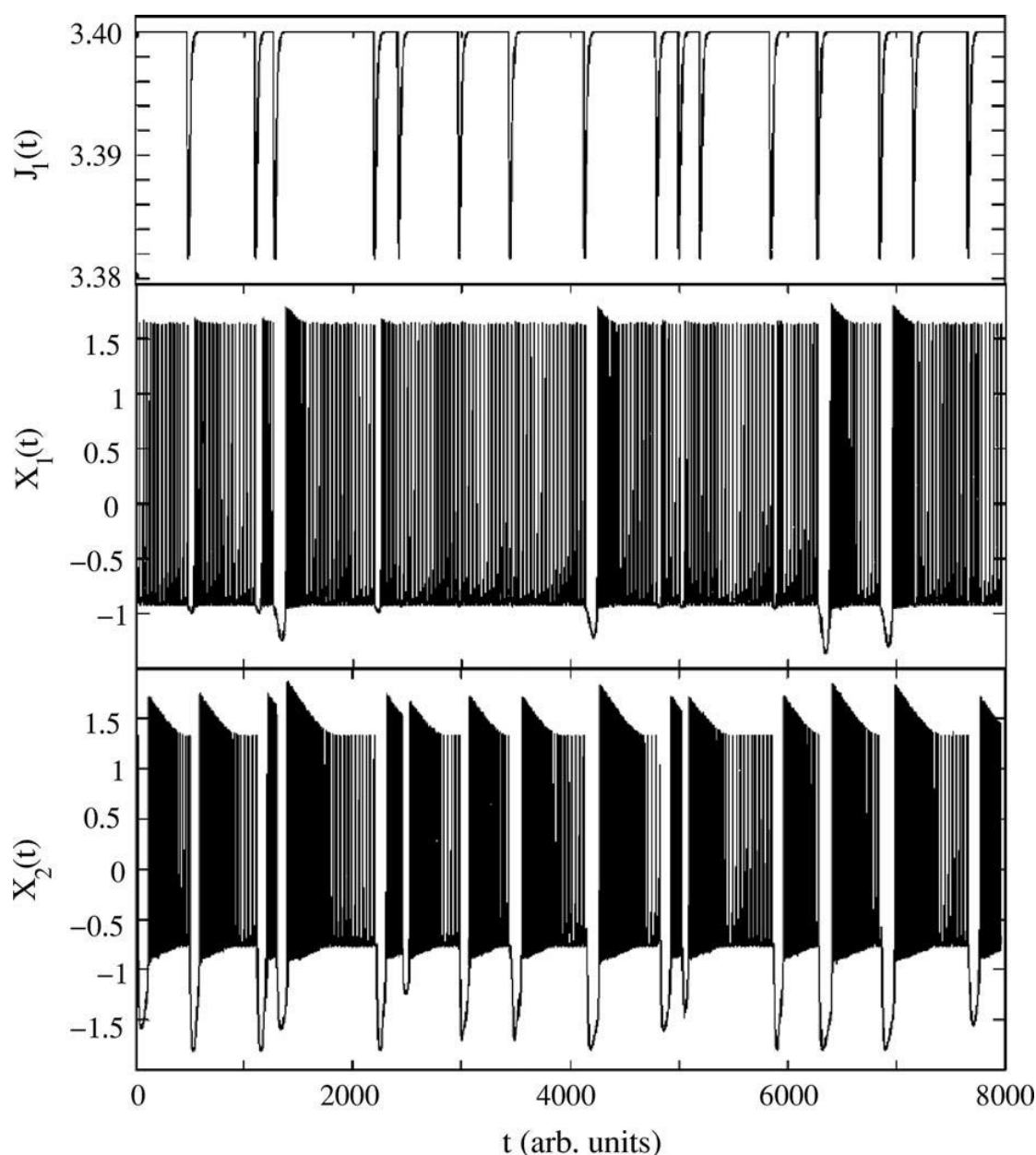


FIG. 29 神经通道中隐藏信息的恢复实例。突触前细胞接收指定的输入并通过动态突触连接到突触后细胞。上面板:突触前细胞 $J_1(t)$ 突触输入的时间序列;中间板:第一个冲击神经元 $X_1(t)$ 的膜电位;下面板:第二突神经元 $X_2(t)$ 的膜电位。注意输入的特性在响应中隐藏的在 $X_1(t)$ 响应中被恢复,在响应中跟随一个动态突触 $X_2(t)$ 注意到 X_2 的超极化区域。Eguia 等人, 2000 年修改。

D. 绑定和同步

我们已经讨论了神经元类型的多样性和神经活动的可变性。神经处理需要不同神经子系统中许多神经元的快速相互作用。有几种动

力机制有助于神经系统执行的信息的复杂整合。其中，神经活动的同步是最受关注的。神经活动的同步也是讨论神经科学中广泛提出问题的解决方案之一：绑定问题，我们在本节中简要介绍。

绑定问题最初是由 von der Malsburg 在 1981 年提出的一个理论问题（参见 von der Malsburg 的评论，1999 和 Roskies, 1999）。但是，Rosenblatt（1962）已经提出了对于视觉系统绑定的例子（对于视觉中的约束问题的回顾，参见 Singer, 1999，以及 Wolfe 和 Cave, 1999）。绑定问题被公式化为对所有特征的所有社会的联合所提供的对象的连贯表示的需要，或者绑定允许对对象的统一感知。绑定问题是神经网络的一个普遍任务，因为它试图从其组成部分重建任何总体感知。还存在与认知识别和记忆相关的认知结合问题。毫无疑问，与生物学中的许多其他问题一样，结合问题有多种解决方案。这些解决方案很可能通过使用动态机制来控制神经活动来实现。

为解决绑定问题而提出的最广泛研究的机制是时间同步性或时间相关性（辛格和格雷，1995 年）。它是由 von der Malsburg 和 Schneider 提出来的（1986 年）。同步是感知绑定的基础。然而，仍然存在对时间约束假设的批评（Ghose 和 Maunsell, 1999; Riesenhuber 和 Poggio, 1999 年）。显然，神经振荡和同步信号在大脑中无处不在，神经系统可以利用这些现象来编码，学习和创建有效的输出。有几行实验证据表明同步和活动相关用于绑定任务。图 30 显示了神经同步如何与复杂视觉模式在不同的空间重叠表面

中的感知分割相关联的示例（Castelo Branco 等，2000。有关详细信息，请参见图标题）实际上，建模研究表明，在这些过程中涉及时间可以导致不同特征的结合。这个想法是利用不同神经元的动力学中某些事件的重合来进行约束。通常这种动态结合由同步神经元或与外部场同相的神经元。然而，诸如相位或频率变化的动态事件通常不是非常可再现且稳健的。如下一节所讨论的，假设显示神经活动的顺序切换的脑电路使用这种切换的重合来实现不同 WLC 网络的动态绑定是合理的。

任何时空编码都需要不同神经元群体之间神经活动的时间协调来提供（i）更好地识别特定功能，（ii）更快的处理，（iii）更高的信息容量，以及（iv）特征绑定。在整个神经系统中已经观察到神经同步，特别是在感觉系统中，例如在嗅觉系统中（Laurent 和 Davidowitz, 1994）和视觉系统（格雷等人，1989 年）。从动力系统理论的角度来看，瞬态同步是将神经元绑定到装配体中的理想机制，原因如下：（i）同步神经元不一定是邻居；（ii）同步事件取决于神经元和刺激的状态，并且可以是非常有选择性的，即来自相同网络的神经元可以是不同时刻的不同细胞集合的时间成员；（iii）基本的脑节律能够同步负责处理来自不同感觉输入的信息的神经元；（iv）甚至在具有强烈不同频率的神经振荡器之间也可以进行同步（Rabinovich 等，2006）。

在早期视觉处理中，编码复杂视觉特征的神经元通过伽马频率同步在功能组件中相关联（恩格尔等人，2001 年）。当感知刺激被

感知或特意选择，并且各个神经元被束缚在一起以提高它们的显著性时，这些神经元之间的伽马频率同步也被增强。 γ 介导的耦合及其通过注意的调制不仅限于视觉系统：它们也存在于听觉中（Tiitinen et al., 1993）和躯体感觉域（Desmedt 和 Tomberg, 1994）。伽马振荡允许后脑区和中央大脑区域之间的视觉运动结合（Rodriguez 等, 1999）并参与短期记忆。作为动态地将神经元结合到组件中的手段，伽马频率同步似乎是随着时间推移稳定神经组件的成员之间的皮质连接的主要机制。另一方面，神经元可以根据它们的激活（STDP）的精确重合来增加或减少它们的突触连接的强度，并且伽马频率同步提供所需的时间精度。

Hatzopoulos 等（2003）和杰克逊等人（2003）揭示了运动系统内神经同步和相关性的功能意义。大脑行动中的卓越之处必须是不同尖峰模式的聚合，以形成空间和时间上连贯的神经编码，然后驱动 α 运动神经元及其相关的肌肉。基本上，运动结合似乎准确地描述了哺乳动物大脑的运动结构：提供简单和复杂的自发运动的高水平协调。具有相似功能输出的神经元具有增加的表现神经同步的可能性。

与经典的同步相比（Pikovsky 等, 2001），CNS 中的同步总是短暂的。瞬态同步的相空间图像可以是系统花费有限时间的鞍极限周期。或者，它可以是限制周期，其吸引力盆地随时间减少。在这两种情况下，系统都能够在特定的处理阶段完成后离开同步区域并继续下一个任务。这是一个广泛的领域，问题和方法尚未解决，

因此它提供了创新思想解释这一现象的机会。

总结本节，我们注意到同步在 CNS 中的功能作用以及尖峰时序编码的重要性仍然是具有争议的。一方面，可以构建使用尖峰的动态模式进行神经计算的模型，例如表示，识别和决策。Hopfield 和 Brody 讨论了这种基于尖峰定时的计算模型的例子。在这项工作中，作者特别表明，在神经元之间没有直接的突触相互作用，通过相位锁定到共同的潜在振荡电位，可以实现跨越许多神经元的尖峰同步(如伽马振荡，如前所述)。另一方面，这些理论模型与体内实验的真实联系尚未建立(参见 Fell 等人, 2003; 和 O'Reilly 等人, 2003)。

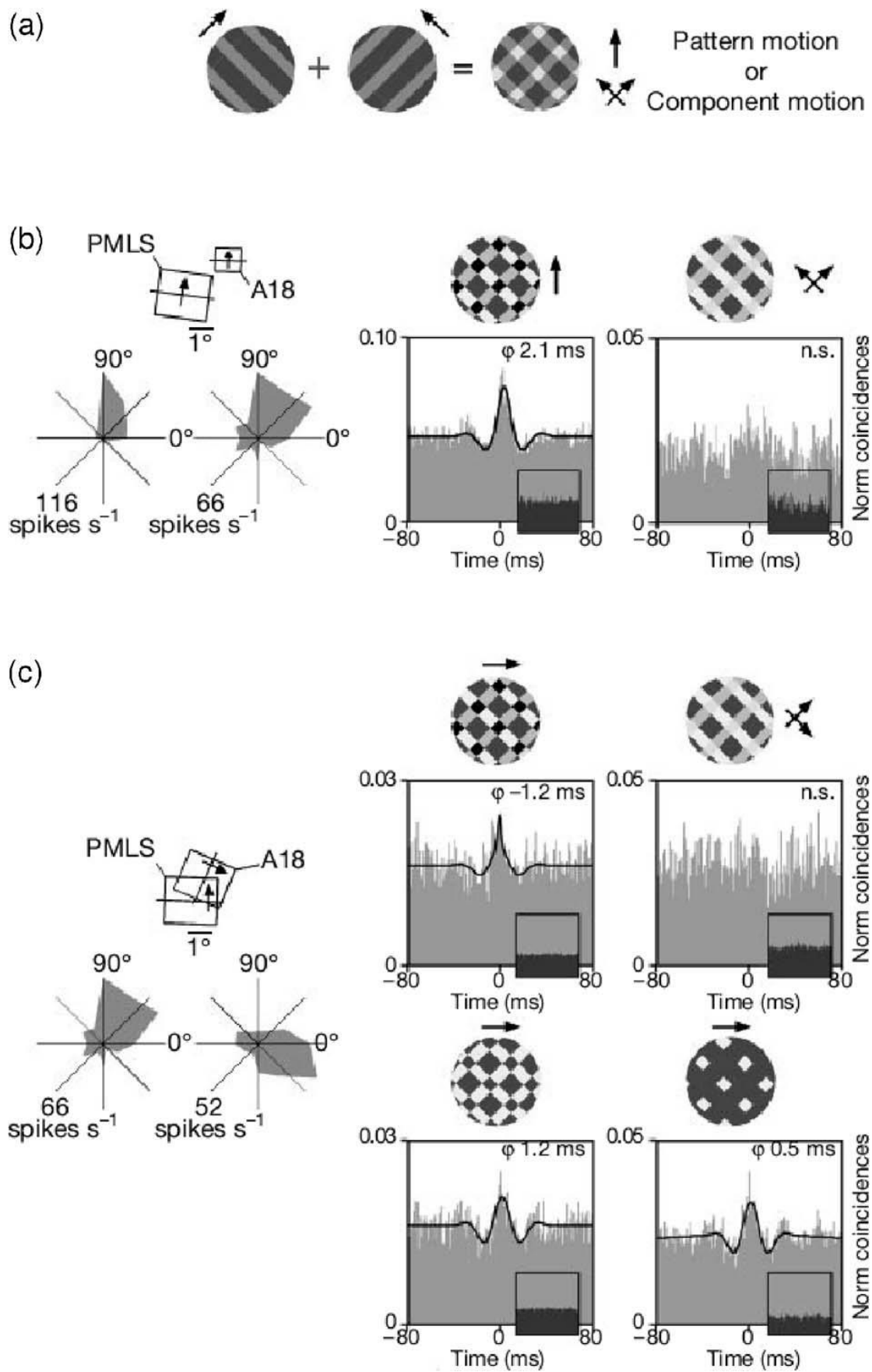


FIG. 30 合的一个例子显示同步依赖于透明度条件和接受场 RF 配置在猫视觉皮层。一

个刺激配置。从 cat 视觉皮层的 A18 区和 pml 区记录到的具有不重叠 RFs 和相似方向偏好的神经元之间的同步。左、射频星座及调谐曲线;对, 交叉相关图向非透明的左侧和透明的格子向右移动, 向单元格的首选方向移动。光栅亮度是不对称的, 以提高感知透明度。小的暗相关图是移位预测器。从 A18 极图和 RF 图中记录的具有不同方向偏好的神经元之间的 c 同步。顶部, 由一个不透明的左边和一个透明的引起的反应的相关图右格纹向细胞偏好的中间方向移动。左下为非透明格子图案, 左下为反向对比, 右下为相交运动所定义的平面。极地图上的比例尺:以尖峰每秒为单位的放电速率。相关图比例尺:横坐标, 移动间隔, 1 ms, 每次试验的巧合数量, 标准化。来自 Castelo-Branco 等人, 2000。

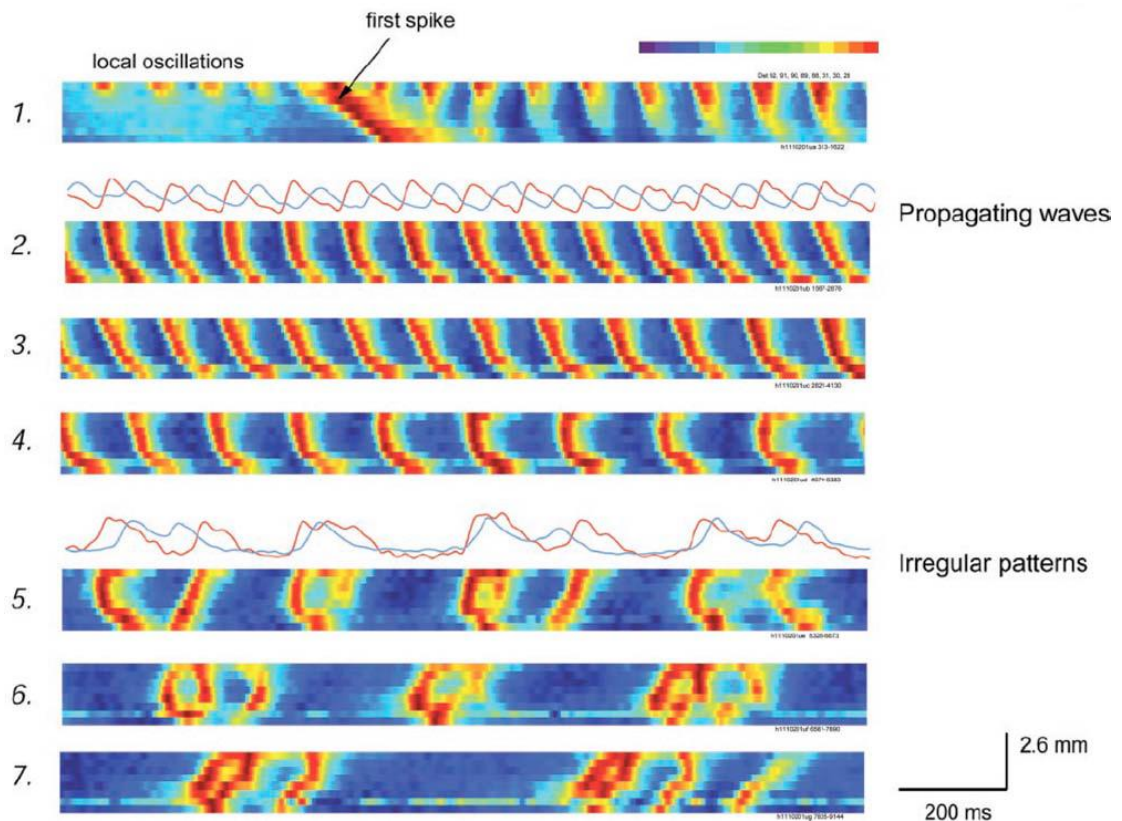


FIG. 31. 在 carbachol 的作用下观察到体外新皮层的自发时空模式。由八个水平排列的探测器记录的光信号组成的图像。在此期间, 每个检测器发出的光信号都被归一化到检测器上的最大值这个周期和归一化值是根据右上角的线性色标来分配颜色的。上面的图像 2 和 5 是两个光学探测器的光信号, 标记为这个色标。图像的 x 方向代表时间 12s, 图像的 y 方向代表皮层组织中 2.6 mm 的空间。还需要注意的是, 第一个穗状花序的振幅很高, 但在组织中的传播速度较慢。由包和吴修改, 2003 年。

IV。瞬态动力学：序列的生成和处理

A. 为什么产生序列？

序列的产生和控制动物生命的许多方面都至关重要。工作记忆, 鸟歌, 在迷宫中寻找食物在岸上从一块石头跳跃到另一块石头 - 所有这些都是神经系统产生的连续活动的结果。Lashley 将组

成行为的协调问题称为有组织的顺序时空模式的动作语法问题 (Lashley, 1960)。如下所述, 序列的生成对于中间信息处理也很重要。

序列可以是循环的, 就像 CPG 产生的许多脑节律和时空模式一样。它们也可以是不规则的, 如新皮质 θ 振荡 (4-10 赫兹), 它是在皮质网络中自发产生 (鲍和吴, 2003 年, 见图 31)。序列在时间上是有限的, 就像在感觉系统中在外部输入的作用下由神经回路产生的序列一样。从物理学家的角度来看, 任何具有功能意义的可重复的有限序列都来自于相应的神经系综或单个神经元的协同瞬态动力学。甚至脑节律也表现出瞬态动力学, 因为电路的周期性活动由非平稳的传感输入或来自外围的信号调制。重要的是要强调抑制的基本作用神经系统中序列的产生和控制。

在本节中, 我们将重点放在序列生成的起源以及 MC 的可重复性, 灵敏度和功能重组的机制上。在非线性动力系统的标准研究中, 注意力集中在系统的长期行为上。这通常不是神经科学中的相关问题。在这里, 我们必须解决对神经系统外部刺激的瞬态响应, 并且必须考虑可能来自不同感觉输入的响应集合的短期结合, 以促进针对运动系统的动作命令。如果您尝试拍苍蝇, 它不会要求您多次执行此操作, 以便它可以对您的操作进行平均, 从而允许它执行一些标准的最佳响应。想要重复这种重复的苍蝇很少会存活下来。

B. 空间有序网络

1. 刺激依赖模式

许多神经系统在解剖学上被组织为略微不均匀的可兴奋媒体。这种介质的例子是视网膜 (Tohya 等, 2003), IO 网络 (Leznik 和 Llinas, 2002), 皮层 (Ichinohe et al., 2003), 和丘脑皮质层 (Contreras et al., 1996)。所有这些都是神经元晶格, 其化学或电连接主要发生在邻居之间。在这种空间有序网络中存在序列生成的一些通用动力机制。这些机制通常与波模的存在有关, 例如图 31 所示的波模, 它们由外部输入或刺激调制。

在视觉系统中发现了许多重要的观测和建模结果。视觉系统为不同种类的动物组织不同。例如, 哺乳动物视觉皮层具有若干地形上组织的视野表示, 皮层中相邻点的神经元受到在视野的相邻区域呈现的刺激而兴奋。这表明, 1979 年存在视野坐标到大脑皮层 van Essen 坐标的连续映射。与此相反, 例如, 从视野到乌龟的视皮层的映射连接更加复杂: 视野中的局部点以有序的方式激活皮层中的许多神经元。因此, 乌龟视觉皮层的兴奋是分布式的, 而不是局部的, 这暗示了若干相互作用的膜模式的时间动力学 (见图 32)。在哺乳动物皮层中, 运动刺激唤起局部化的波前或波前; 而在海龟视觉皮层中, 差异移动的刺激以不同的方式调制皮层模式的时间相互作用, 并且由它们之间的不同顺序切换来表示。

为了理解波模式的动态性, 即稳定性、对刺激的敏感性、对神经调节剂的依赖性等, 人们必须建立一个模型, 该模型是基于这些模型保持实验中观察到的拓扑空间结构的可能性的实验信息。在许

多相似的情况下，可以引入合作或人口变量，这些变量可以解释为取决于时间的这种模式的振幅。相应的振幅方程基本上是模式形成交叉的动力学理论和霍恩贝格的广泛研究的演化方程，（1993；Rabinovich 等人，2000。）

为了分析海龟视觉皮层的波型动力学，Senseman 和 Robbins 1999 使用 Karhunen-Loeve 分解， $t=t^0$ 时刻的时空模式快照可以表示为基本模式 $M_i(x,y)$ 混合的加权与图像上的坐标 (x,y) ：

$$u(x,y,t^0) = \sum_i^N a_i(t^0) M_i(x,y), \quad (20)$$

其中 $u(x,y,t)$ 表示这些模式的合作动态。不同的视觉刺激的表现，例如视场中不同点的光斑，产生由相空间 $\alpha_1(t), \alpha_2(t), \dots, \alpha_n(t)$ 中的不同轨迹表示的时空模式。Du 等表明通过第二次 Karhunen-Loeve 分解可以减小波模的维数，它在 (α_i) 空间中的某个时间窗中映射到低维空间中的点（见图 33）。观察到的瞬态动力学与无脊椎动物嗅觉系统中不同气味表现的实验结果相似，（见图 46 和 Galan 等, 2004）。纽纳迪克等（2002 年），利用海龟视觉皮层的大规模计算机模型定性地再现了这些实验中所见到的皮层模式动力学特征。

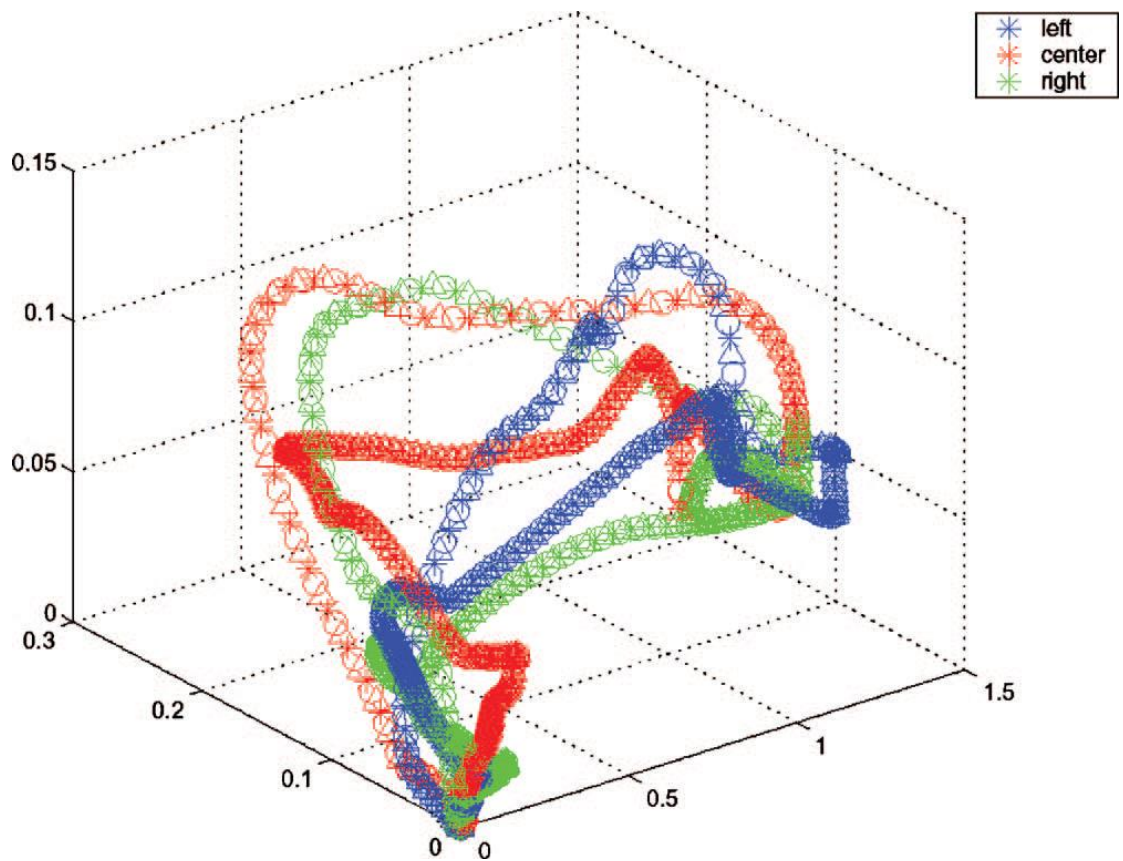


FIG. 33. 乌龟视觉皮层对左、中、右刺激反应的空间表现。Du 等人，2005 年。

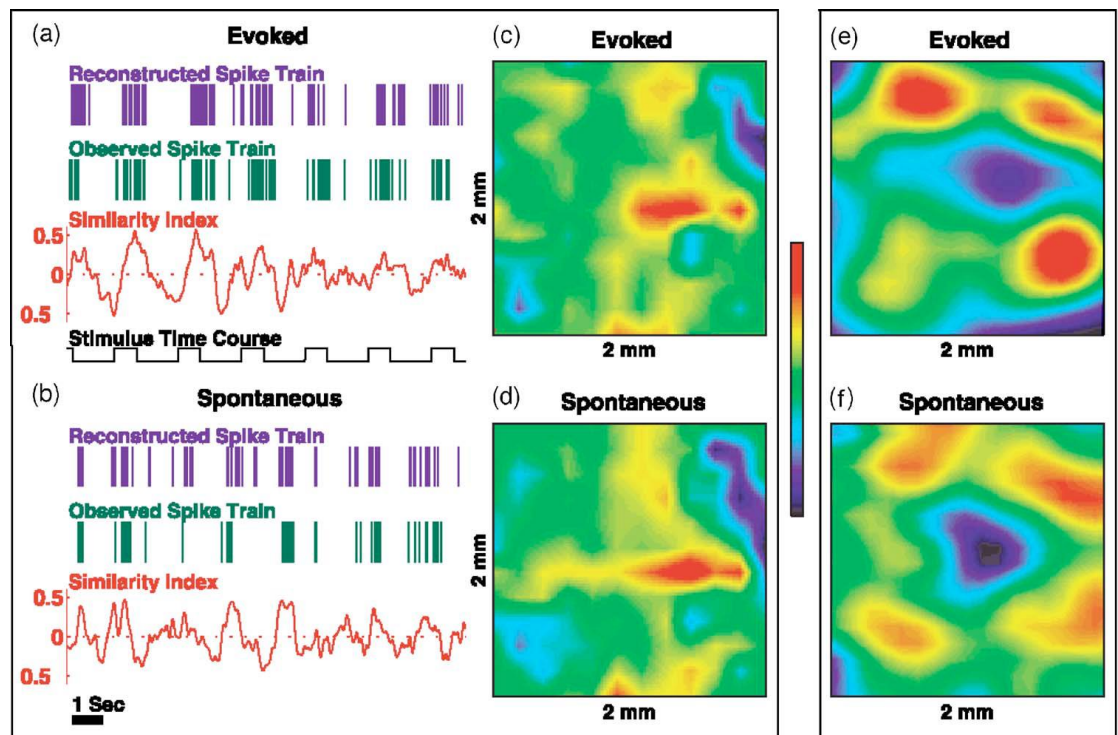


FIG. 34 单个神经元的脉冲活动与皮层网络的总体状态的关系。a 自下而上:刺激时间过程;群体活动的瞬时快照与空间模式的相关系数通过对所有观察到的模式进行平均得到,这些模式对应于被称为神经元优先皮层状态 PCS 模式的刺激的最佳方向所引起的峰值;观察诱发活性的脉冲序列该神经元的最佳定位;重建高峰火车。重建的和观测到的道钉列

车有明显的相似之处。此外，每当神经元发出动作电位的脉冲时，相关系数的值就会显著上升。每一次强烈的爆炸之后，相关系数的值都会显著下降。**b** 同样是 **a**，但对于一个自发的活动记录，从同一个神经元闭上眼睛。**c** 神经元的 PCS，在诱发活动时计算，用于获得与自发动作电位相对应的 **a**、**b**、**d** 皮质状态。两种模式的相关系数几乎相同，为 0.81。**e** 和 **f** 是神经元 PCS 之间相似性的另一个例子高分辨率成像系统相关系数 0.74 得到不同 cat 自发活动 **f** 对应的皮质状态。Tsodyks 等人，1999 年修改。

值得注意的是，不仅由直接刺激引起的时空模式看起来像波模式，而且感觉皮层中的甚至自发活动也组织得很好，并且与湍流 Falayeli 等非常不同（1996）。这意味着关于神经网络中相邻神经元随机且不相关的自发活动的常见假设（参见，例如，van Vreeswijk 和 Sompolinsky 1996；Amit 和 Brunel 1997b）并不经常是对的。来自单个神经元的局部场电位和记录表明存在高度同步的活动模式或波形（见图 34）原则上，与其他神经元相连的单个神经元的自发活动可以使用网络活动的诱发模式重建（Tsodyks 等人，1999 年）。

这里有一些说明性的波模模型。1977 年，Amari 在由单层耦合的兴奋率和抑制率神经元组成的网络模型中发现了高神经活性“突起”的空间定位区域。莱因等人将 Amari 的结果推广到非单调连接函数“Mexican.”，该函数具有图 35 所示的摆动尾巴和两个空间维度的神经层：

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x,y,t)}{\partial t} = & -u(x,y,t) \\ & + \int_{\Omega} \int \omega(x-q,y-p)f(u(q,p,t))dq dp, \end{aligned} \quad (21)$$

$$f(u) = 2e^{-\tau/(u-th)^2} \Theta(u-th), \quad (22)$$

$$\omega(x,y) = e^{-b\sqrt{x^2+y^2}} [b \sin(\sqrt{x^2+y^2}) + \cos(\sqrt{x^2+y^2})]. \quad (23)$$

在图 36 中示出了具有局部激励和长程抑制的这种神经介质中典型的局部化模式的例子。具有不同数量的凸点的不同模式可以通过瞬态外部刺激从一个切换到另一个。多个项目可以存储在这个模型中，因为振荡尾巴的有效连接强度。这是神经元之间兴奋性和抑制性连接的共同活动的结果。抑制对局域模的稳定性起着至关重要的作用（Lain 等人，2002）。

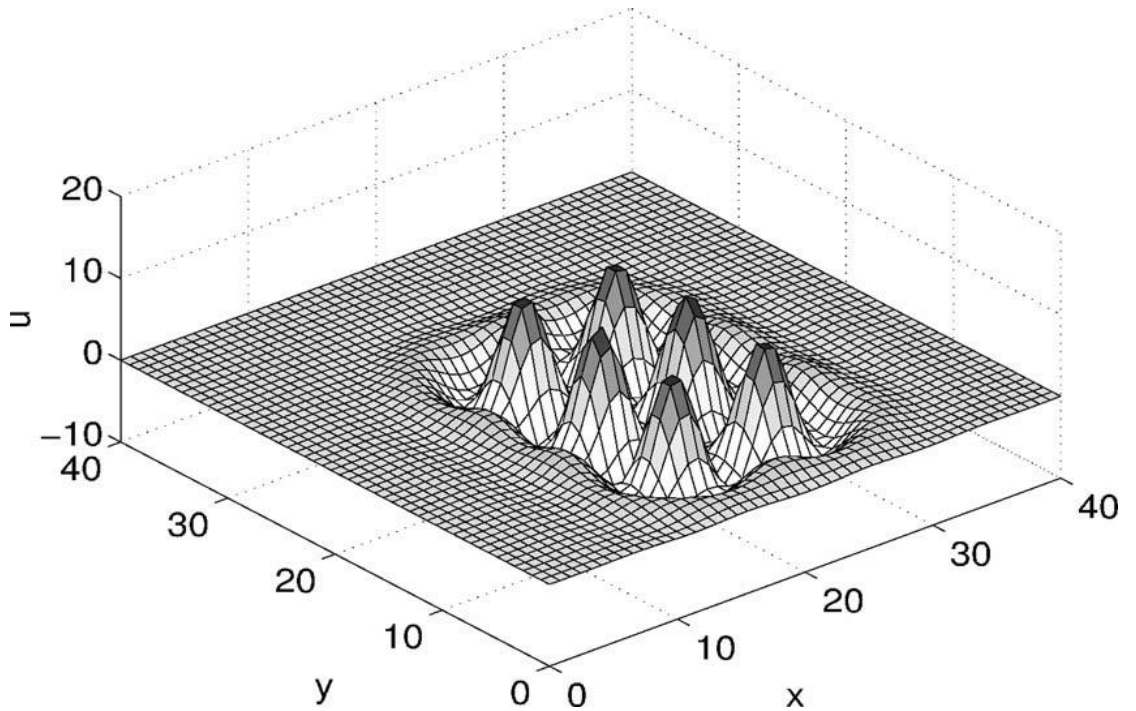


FIG. 36. 模型 21-23 的六泡稳定解: $b=0.45$, $\tau=0.1$, $th=1.5$ 。Laing 等人，2002 年修

改。

具有不同数量的凸点的局部化模式使人想起耗散非平衡介质中的复杂的局部化模式 (Rabinovich 等, 2000)。基于这个类比, 有理由假设不同的模式可以共存于神经层中, 并且它们的相互作用和湮灭可以解释顺序。不同事件的有效性。这表明他们可以是顺序工作记忆的模型 (见下文)。

大脑的许多节律可以采取波的形式: 在睡眠开始时看到的 7-14Hz 的纺锤波 (Kim 等人, 1995 年)、深度睡眠的较慢的 δ 节律、癫痫发作期间的同步放电 (Connors 和 Amitai, 1997 年)、与感觉处理有关的兴奋波、40Hz 振荡等。在丘脑皮质网络中, 相同的神经元簇负责不同的节奏活动模式。这种多功能性的动态起源是什么? 对于这个问题没有唯一的答案, 并且有几种不同的机制可以对此负责 (我们已经针对小型无脊椎动物网络讨论了这个问题; 参见 Sec. B)。Terman 等 (1996) 研究了纺锤波和 δ 睡眠节律之间的转换。作者认为, 这两种节律对丘脑网状细胞产生的快抑制和慢抑制的作用是不同的。这两种类型的抑制分别通过 GABA (A) 和 GABA (B) 受体介导在皮质中 (Schutter, 2002; Tams 等人, 2003)。

上面讨论的波动模式方程对于物理学家来说很熟悉, 并且可以写成, 当神经元群之间的相互作用是均匀的和各向同性的 (Ermentrout, 1998), 以及当神经层被划分成像猫和灵长类动物的初级视觉皮层 (V1) 那样的区域或超柱时, 该皮层具有毫米长度的晶体状结构 (2002 年, Bressloff 和 Cowan)。

在下一节中, 我们将讨论同步活动模式沿空间有序神经网络的

传播。

2 局域合成波

听觉和视觉感觉系统具有非常高的时间分辨率。例如，视网膜能够以毫秒范围内的精度来解析连续的时间模式。感觉信息从外周到皮质的传递是否保持如此高的分辨率？如果答案是肯定的，那么什么是动力机制呢？这些问题仍然是开放的。

有几个神经生理实验表明神经系统在几个处理水平上以高精度传输临时调制的感觉网络响应的能力。例如，同时记录丘脑内的视网膜细胞中继神经元和皮质神经元之间的交叉相关表明，振荡图案以毫秒范围内的分辨率可靠地传输到皮质。Kimo 等人（2003 年）观察到了类似的现象，他通过鸟类大脑中神经控制回路的多个步骤为保持的尖峰活动时间提供了证据。这种独立于速率波动的精确信息传播的动态起源通常归因于整个电路中的许多神经元的同步化（Abeles, 1991; Dimman 等人, 1999）。

我们现在简单地讨论神经放电同步波的动力学问题，即同步火波。一项模拟研究（Diesmann 等人, 1999 年）显示，局部同步放电波的稳定传播，即短暂的持续同步放电活动，可能沿着前馈皮层网络中的一系列层或神经元池传播，例如图 37 所示。泳池成员之间的尖峰时间的时间精确度决定了随后的泳池是否能够再现（或甚至提高）这个准确度（图 38a），或者对于截击中较小数量的尖峰，同步激励是否分散并最终消失，如图 38b 所示。因此，在 synfire 网络功能的上下文中，定时的质量取决于同步尖峰是否持续，或者

同步尖峰是否消失。

Diesmann 等人 (1999)、Cateau and Fukai (2001), Kistler and de Zeeuw (2002), and Nowotny and Huerta (2003) 已经表明, 如果池的大小大于由层之间的连通性确定的临界值, 那么在第一个池启动的波活动从一个池传播到下一个池, 形成合成波。Nowotny 和 Huerta (2003) 已经从理论上证明了除了 Reyes (2003) 的实验中显示的同步或非同步截击之外不存在其他状态。

synfire 前馈链(图 37)是分析 synfire 波的一个过于简化的模型, 因为在现实中, 任何具有 synfire 链的网络都嵌入一个更大的皮层网络中, 该皮层网络还具有抑制性神经元和许多复发性连接。

这个问题是由 Avielet 等人详细讨论的(2003)。

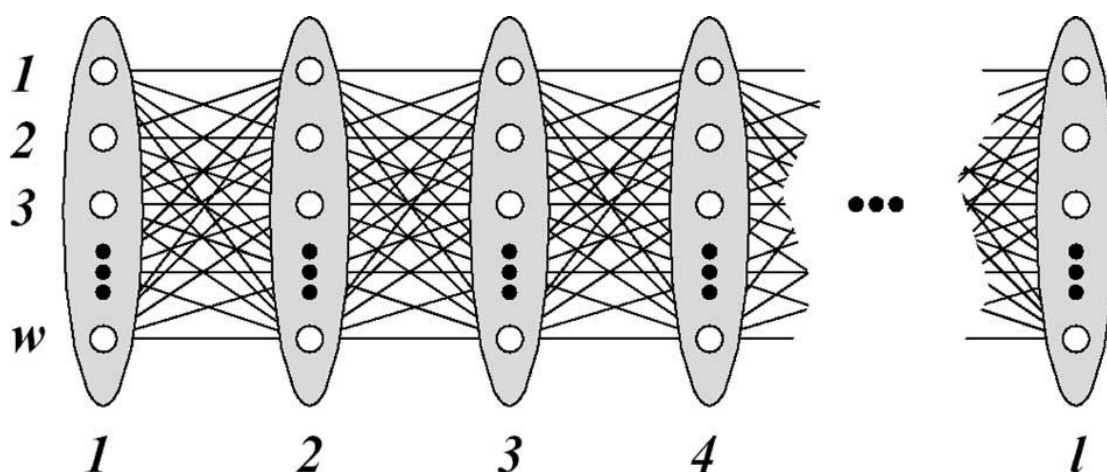


FIG. 37. 兴奋性神经元池序列, 通过所谓的发散性和收敛性连接以前馈方式连接。如果网络支持同步峰值模式的传播, 则称为同步链。Gewaltig 等人, 2001 年修改。

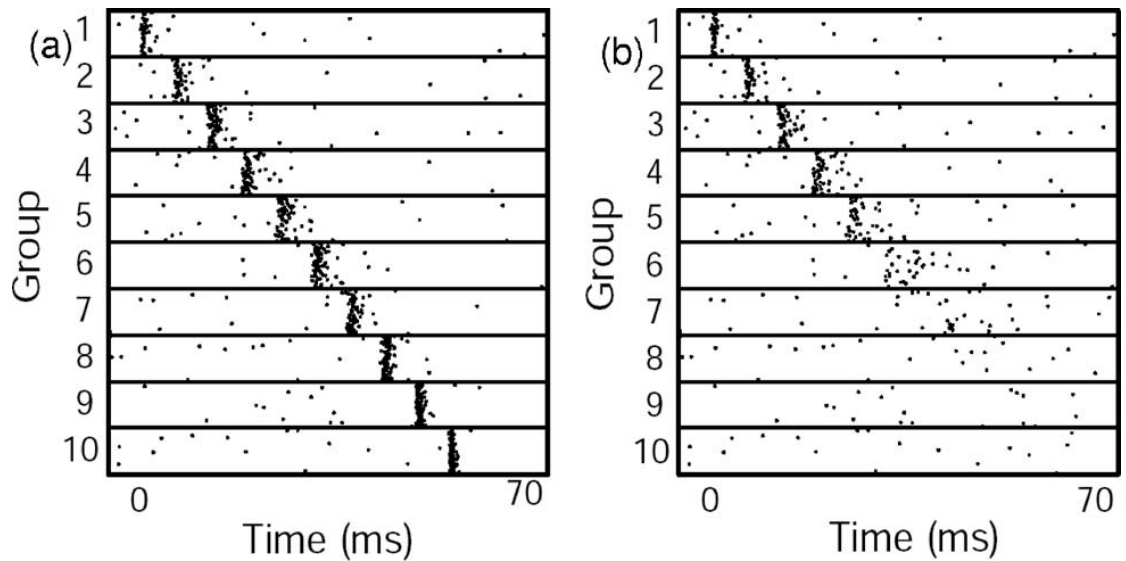


FIG. 38. 同步发射链中发射活动的传播。皮层网络模型中同步脉冲的不稳定和传播。在完全连接的同步发射链上传播的钉截击的光栅显示。面板显示了连续 10 组 100 个神经元的峰值，每个突触延迟任意设置为 5 毫秒。最初的凌空抽射没有显示是完全同步的，包含一个 50 或 b48 峰值。迪斯曼等人，1999 年修改。

C. Winnerless 竞争原理

1 刺激依赖竞争

这里我们考虑一个不依赖于物理空间中神经系统的几何结构的序列生成范例。例如，它可以是具有邻居之间连接的二维层或具有稀疏随机连接的三维网络。该范式有助于解释和预测具有兴奋性和抑制性突触连接的神经网络中的许多动力学现象。这种范式被称为无竞争的竞争原则。我们已经触及了 WLC 网络的一些方面，在这里，我们扩展了它们的特性及其在神经科学中的可能应用。

“适者生存”是一个陈词滥调，通常与术语竞争有关。然而，竞争不仅仅是决定胜利者的手段，如赢家通吃网络。它也是一种多功能的仪器，自然在神经层级的各个层次使用。竞争也是维持神经动力学最高水平的可变性和稳定性的机制，即使它是一种瞬态行为。

二百多年前数学家博达和 de Condorcet 对法国皇家科学院多

次选举这个过程感兴趣。他们考虑了三个候选人 A、B 和 C 的投票动态。如果 A 在面对面的竞争中击败 B 和 B 在面对面的竞争中击败 C, 那么我们可以合理地预期 A 将击败 C。因此预测选举结果很容易。然而, 情况并非总是如此。可能发生的是, C 打败了 A, 产生了所谓的 Condorcet 三角形, 并且在这样的竞争过程中没有真正的赢家 (Borda, 1781; Saari, 1995)。这个例子也被称为“投票悖论”。这种现象的动态图像是一个稳健的异宿循环(图 39)。在某些特定情况下, 异宿旋回甚至在结构上稳定 (Guckenheimer 和 Holmes, 1988; Krupa, 1997; Stone 和 Armbruster, 1999; Ashwin 等人, 2003; Postlethwaite 和 Dawes, 2005)

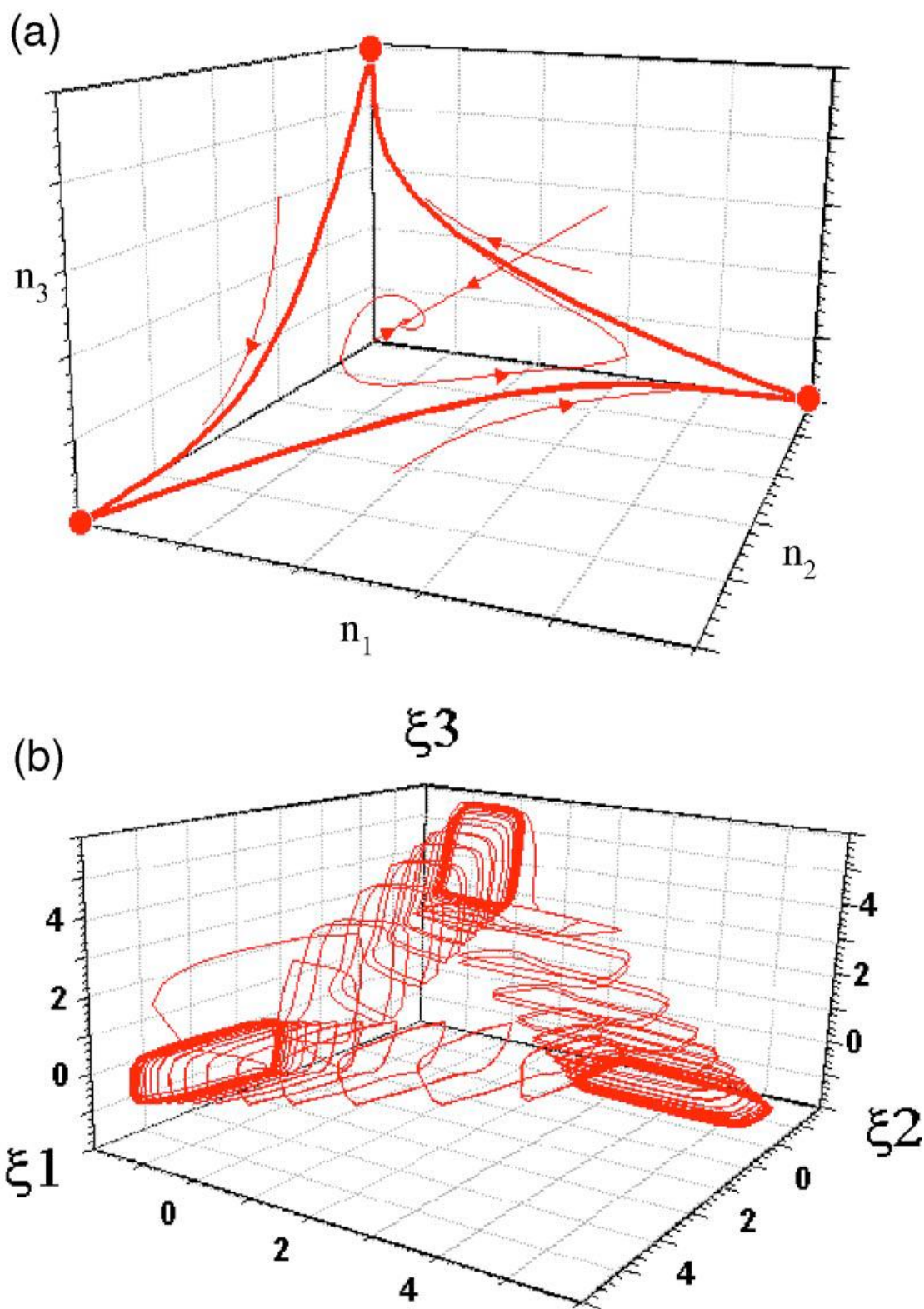


FIG. 39. 说明 WLC 动力学。上面板:对应于三维情况下的自主 WLC 动力学的相位人像。底部面板:三个抑制性耦合 FitzHugh-Nagumo 尖刺神经元在三维空间的九维异临床轨道投影变量 1,3,3 为线性组合系统的实际相变量。Rabinovich 等人, 2001 年。

没有赢家的竞争在流体力学中也是已知的: Busse 和海克斯发

现对流。旋转平面层中的轧辊图案由于具有不同轧辊取向的图案之间的竞争而呈现出轧辊方向的顺序变化。没有模式成为赢家，系统表现出周期性或混沌的开关动力学 (Busse 和 Hikes, 1980), 为查看 Rabinovich 等 (2000)。在遗传系统中也发现了同样的现象，即用三个转录调节剂 Elowitz 和 Leibler 的合成网络进行的实验 (2000 年)。具体而言，这些作者描述了三个抑制基因 A、B 和 C，它们以单向抑制性连接形成封闭链，使得 A、B 和 C 相互竞争。这个网络的行为像一个时钟：它周期性地诱导绿色荧光蛋白的合成，作为时间尺度上单个细胞状态的指示器。

在神经系统中，这种时钟竞争动力学可以由神经元之间的抑制性连接引起。例如，杰弗里斯等人 (1996 年) 的研究表明，海马和新皮层相互抑制的中间神经元网络在兴奋时产生集体的 40Hz 节律 γ 振荡。另一个没有赢家的神经竞争的例子是由 ErMeCutOUT (1992) 讨论的。作者研究了连接到小团松散耦合兴奋细胞的单个抑制神经元的动态观察通过异宿循环的极限环的出现。对于没有赢家的自治动力系统竞争是众所周知的现象。

我们使用术语 WLC 原理来研究接受外部刺激的神经系统的非自治瞬态动力学，并且展现出时间优胜者之间的顺序切换。WLC 原理的主要观点是基于神经元集合的内在切换动力学将输入转换为时空输出 (见图 40)。在网络的相空间中，这种切换动力学由异宿序列表示，异宿序列的体系结构取决于激励。这样的序列由许多鞍平衡或鞍循环和许多连接它们的异宿轨道，即许多分界线组成。如果

每个半稳定集只有一个不稳定方向，则序列可以作为吸引集（参见 Ashwin 和 Timme 2005）。

WLC 网络的关键点如下：（i）对应于特定切换顺序的依赖于刺激的异宿序列具有很大的吸引域，即序列是稳健的；（ii）异宿序列的拓扑敏感地依赖于入射信号，即 WLC 动力学具有高分辨率。

这种方式，依赖于刺激的神经元或神经元群组的顺序切换能够解决感觉识别中的敏感性和鲁棒性之间的基本矛盾。原则上，任何类型的顺序活动都可以通过具有依赖于刺激的非对称抑制连接的网络来编程。它可以是运动活动的时空模式的创建、空间信息到时空信息的转换以便成功识别（参见图 40）以及许多其他计算。

在分析注重节奏活动的 CpGS-SEC 的动力学时，已经讨论了抑制网络中的序列的产生。在图中所示的节奏顺序切换的相空间中的数学图像 8 和 9 是异宿轮廓附近的极限环。

WLC 动力学可以在不同层次的神经模型的框架中描述。这些模型可以是速率模型、H-H 模型，甚至简单的映射模型（参见表 I）。对于具有不对称侧抑制的网络中的尖峰神经元或同步尖峰神经元组，WLC 可能导致活性状态和非活性状态之间的切换。这种转换活动的数学图像也是异向环，但在这种情况下，分隔膜不连接鞍平衡点（图 39a），而是连接鞍极限环，如图 39b 所示。如图 41 所示，CASADO2003 已经报道了基于神经元的 MAP 模型的类似结果。

WLC 网络的一个重要优点是，它们可以响应不同的刺激产生不同的时空模式，并且显著地，神经元自发地形成同步簇，尽管没有

兴奋性突触连接。对于与抑制同步的讨论，可看 Vreeswijk 等和埃尔森等人（2002）

最后，WLC 网络还具有以可区分的方式表示许多不同模式的显著不同的容量或能力。在 Hopfield 变种的吸引子计算网络中，具有 N 个吸引子的网络已被证明具有大约 $N/7$ 的容量。在一个简单的具有 N 个节点的 WLC 网络中，这种容量已经被显示为（Rabinovich 等人，2001）阶为 $(N-1)!$ ！这是一个显著的容量增益。

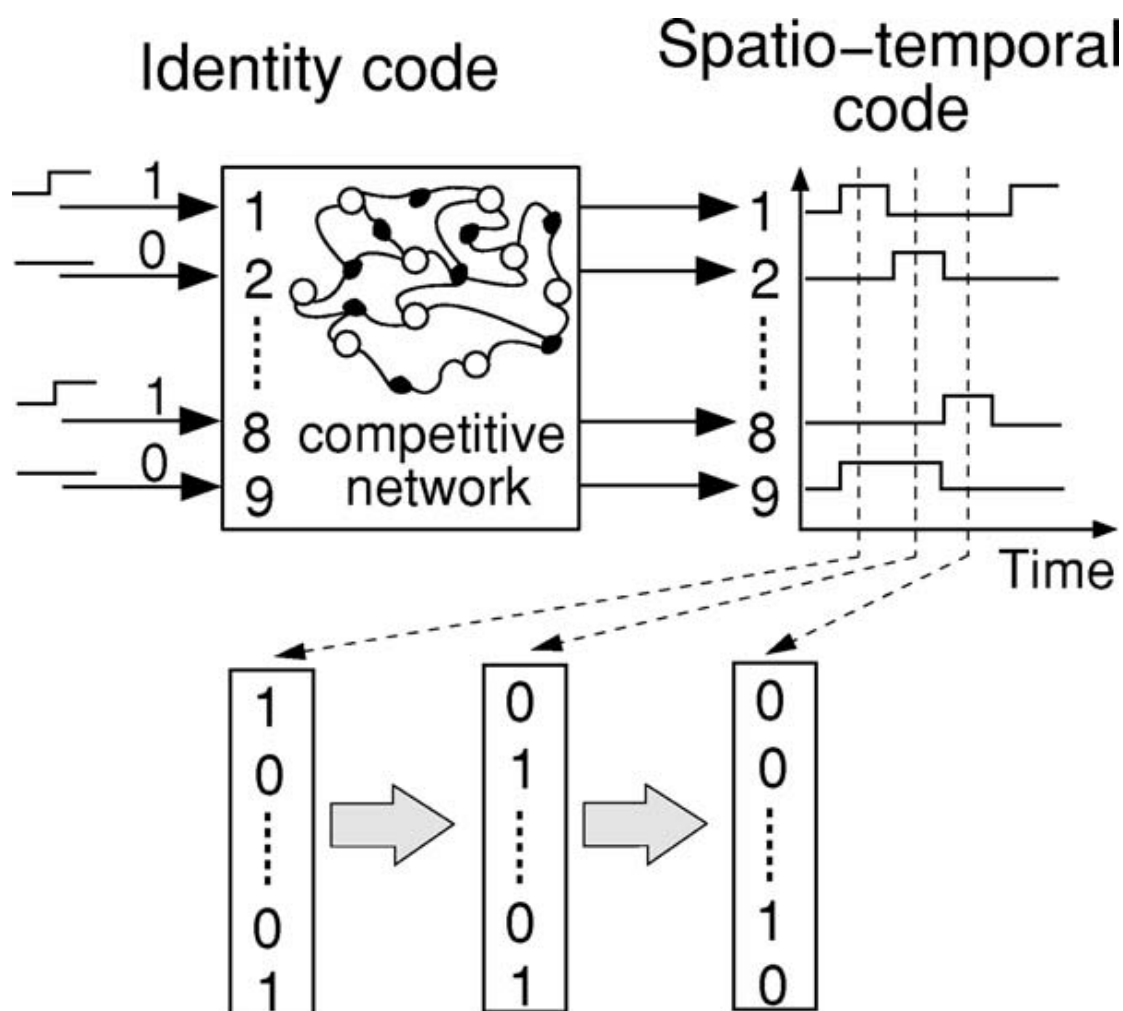


FIG. 40. 基于 WLC 神经系统集成的内在序列动力学，将身份空间输入转换为时空输出。

2 自组织 WLC 网络

人们普遍认为，没有足够的基因信息来解释大脑中所有的突触

连接。那么，如何在开发过程中生成 WLC 电路的功能体系结构呢？

韦尔塔和 Rabinovich 找到了一个可能的答案。从一个由 100 个速率模型神经元组成的模型电路出发，随机地与弱抑制突触连接，在弱噪声的存在下，使用 HEBB 学习规则计算连接的新突触强度。神经元率 $a_i(t)$ 满足 Lotka-Volterra 模型，这与我们先前的讨论相类似。在这种情况下，矩阵 $\rho_{ij}(t)$ 是一个动态变量：

$$\frac{da_i(t)}{dt} = a_i(t) \left(\sigma(S) - \sum_j \rho_{ij}(t) a_j(t) \right) + \xi_i(t). \quad (24)$$

$\sigma(S)$ 是依赖于刺激 S 的函数， $\rho_{ij}(t)$ 是由一些学习规则决定的抑制连接的强度。 $\xi_i(t)$ 学习是用方程描述的：

$$\frac{d\rho_{ij}(t)}{dt} = \rho_{ij}(t) g(a_i(t), a_j(t), S) - [\rho_{ij}(t) - \gamma], \quad (25)$$

其中 $g(a_i, a_j, S)$ 表示作为外部刺激 S 的函数从神经元 i 到神经元 j 相互作用的加强。该参数表示神经元之间耦合强度的下界。图 42 显示了用该模型构建的网络中代表神经元的活动。自组织阶段之后，该网络显示 WLC 切换。

无赢的竞争动力学也可能是 HH 模型神经网络中的局部自组织的结果，该模型神经元显示具有抑制性突触连接的 STDP，如图 43 所示。如 Nowotny 和 Rabinovich 所示，这种自构化机制可以适用于不仅产生节律活性而且产生瞬时异宿序列的网络。

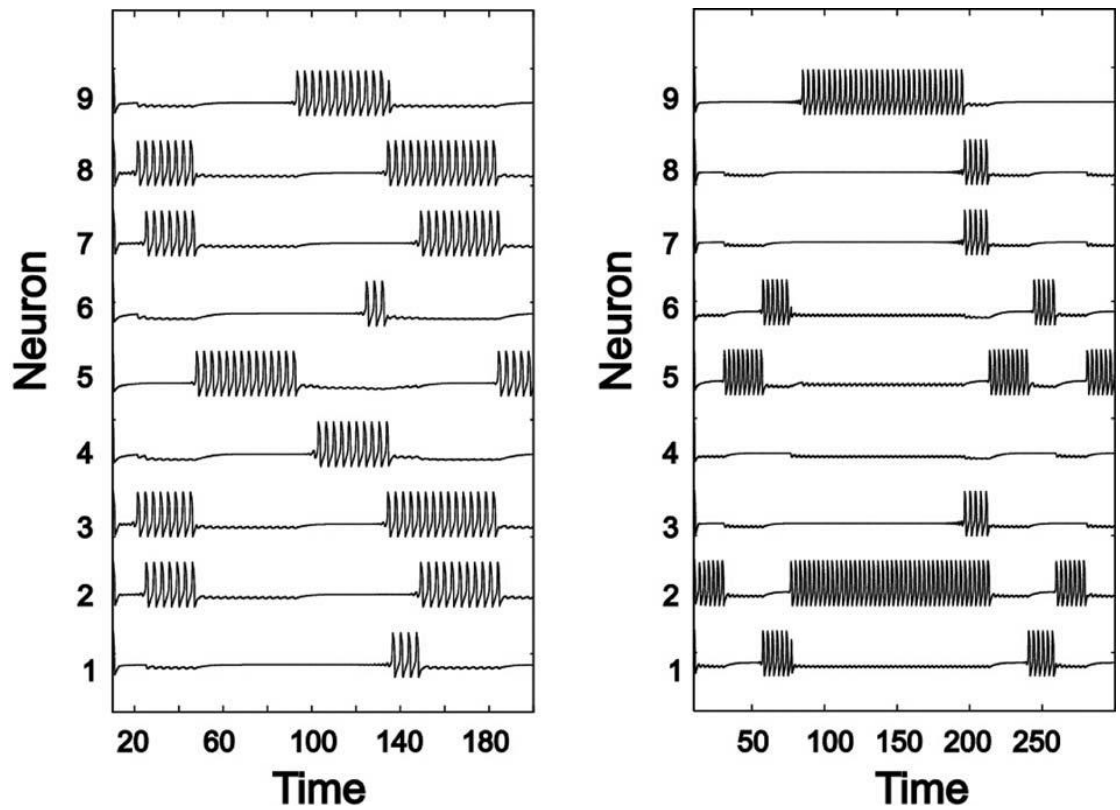


FIG. 41. 由九个具有抑制性连接的 FitzHugh-Nagumo 神经元组成的网络产生的时空模式。左右面板对应两种不同的刺激。Rabinovich 等人，2001 年。

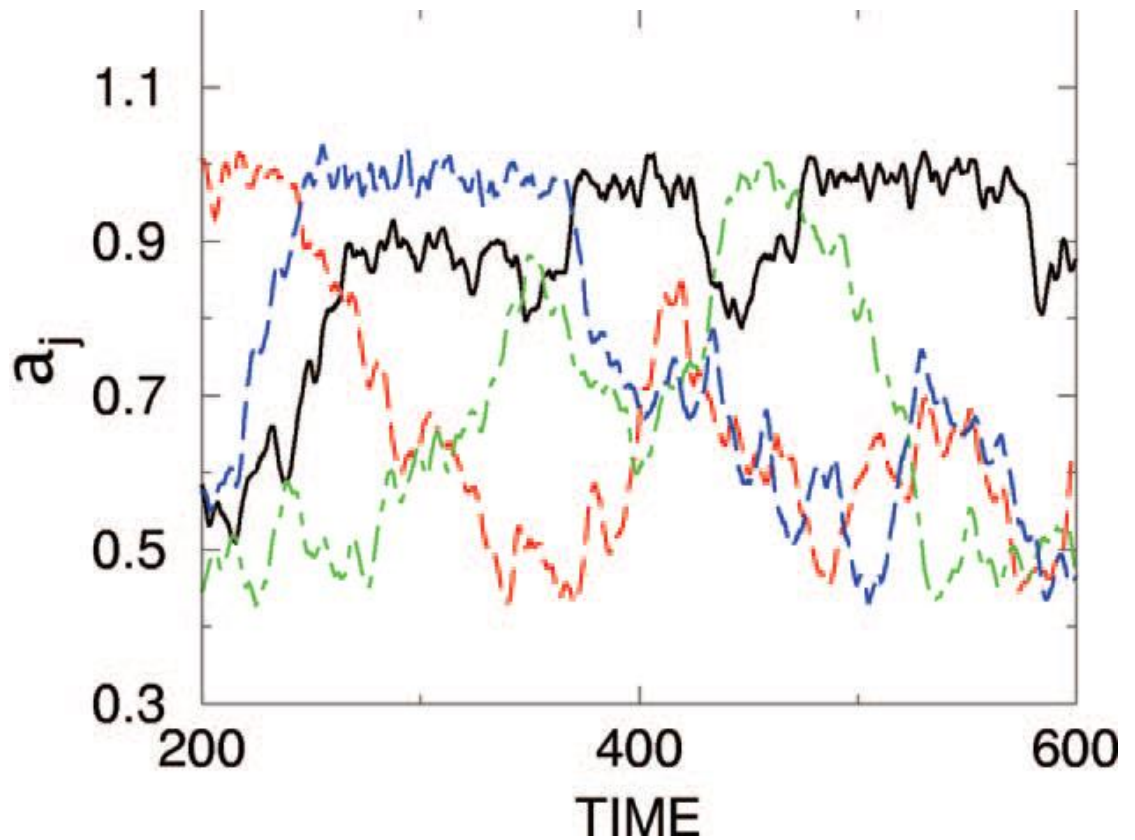


FIG. 42. 结果模拟 100 个神经网络的学习规则, $a_j = a_{iaj}10 \tanh a_j - a_i + 1$ 。该网络中代表性神经元的活性以不同颜色表示。系统从连接的随机初始条件开始。噪声级=0.01。为

了简单起见，只显示了 100 个神经元中的 4 个的开关活动。

三 稳定异宿序列

非节律 WLC 动力学的相空间图像是系统状态空间中稳定异宿序列 SHS 附近的轨迹。这种序列（见图 44）是一条由一维分隔膜连接的马鞍固定点的开放链，该分隔膜在其附近保留了附近的轨迹。WLC 动力学的灵活性是由它们对参与的神经刺激簇的身份的依赖性提供的。神经元链状或类层网络中的序列生成可能是由前述波在前缀波中传播的合成波链引起的。相反，WLC 动力学不需要网络的特定空间组织。然而，波的图像是有用的，因为在 WLC 的情况下，神经活动的波沿着 SHS 在状态空间中传播。这种波是由刺激引起的。顺序切换的速度取决于噪声水平。噪声控制由系统和 SHS 实现的轨迹之间的距离。对于更接近 SHS 的轨迹，系统花费在半稳定状态鞍点附近的时间，即切换之间的间隔变得更长（见图 44）。

Aframovich, Zhigulin, 等人已经分析了神经活动瞬态序列再现机制（参见图 44）。这是非常普遍的，不依赖于神经元模型的细节。神经网络相空间中的鞍点可以用鞍点极限环或甚至更详细地描述神经活动的混沌集来代替，如在典型的尖峰或尖峰爆发模型中。这个特征对于神经建模很重要，因为它可能有助于在神经竞争和尖峰同步的概念之间架起一座桥梁。

我们可以建立 WLC 网络连通性的必要条件，这些必要条件必须满足，以便网络沿异宿链呈现可再现的顺序动力学。与以前一样，我们讨论的是利率模型。

$$\frac{a_i(t)}{dt} = a_i(t) \left(\sigma_i(\vec{S}^l) - \sum_j^{N^l} \rho_{ij}(\vec{S}^l) a_j(t) \right) + \xi_i(t), \quad (26)$$

其中 $\xi_i(t)$ 是一个外部高斯噪声。在这个模型中假设刺激 $\vec{S}^l$ 影响矩阵 ρ_{ij} ，量 i 只在子网络 $N1$ 中。每个增量 i 控制初始指数增长的时间常数，从静止状态为 0。如 Aframovich, Zhigulin 等人所示，2004 年保证 SHS 在系统 26 的相空间中，必须满足以下不等式：

$$\frac{\sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}} < \rho_{i_{k-1}i_k} < \frac{\sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}} + 1, \quad (27)$$

$$\frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} - 1 < \rho_{i_{k+1}i_k} < \frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}}, \quad (28)$$

$$\rho_{ii_k} > \rho_{i_{k-1}i_k} + \frac{\sigma_i - \sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}}. \quad (29)$$

σ_{i_m} 是不稳定流形为一维的第 m 鞍的增量； $\rho_{i_{k+1}i_k}$ 是抑制邻近马鞍在 heteroclinic 链之间的联系。图 45 为满足 27-29 参数网络的计算机建模结果。

在下一节中，我们将讨论一些支持 SHS 范式的实验。

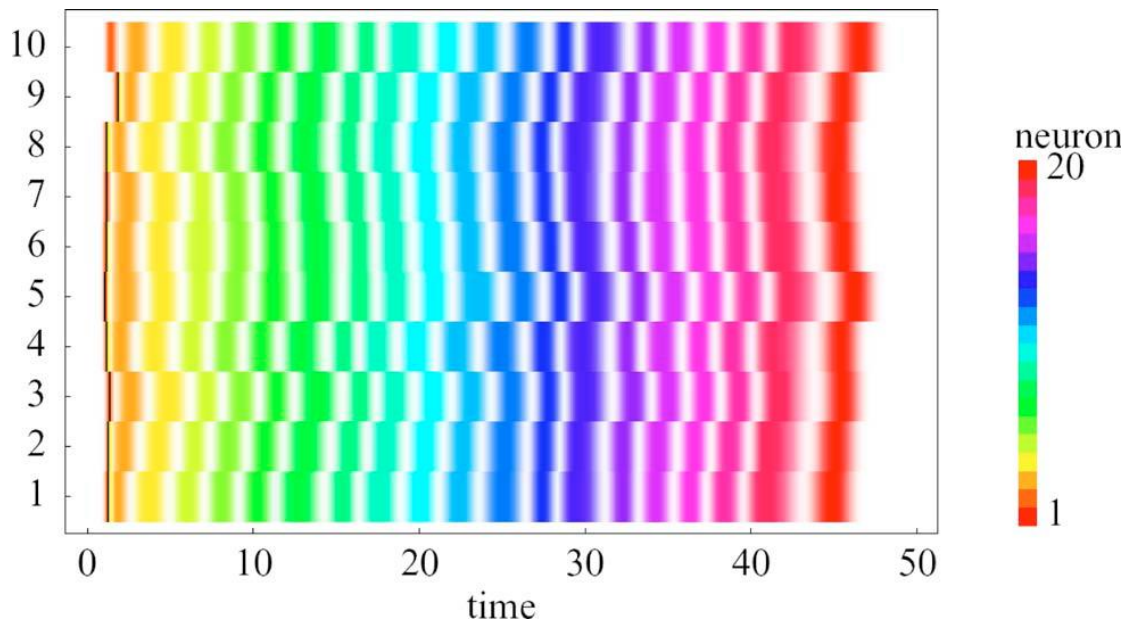


FIG. 45 在 10 个试验中，WLC 网络的活动时间序列仅显示 20 个神经元:每个试验的模拟都是从不同的随机初始条件开始的。在这个图中，每个神经元都用不同的颜色表示，它的活跃程度由颜色的饱和度决定。来自 Afraimovich, Zhigulin 等人，2004 年。

4 实验关系

嗅觉系统可以作为神经系统的一个例子，它产生瞬态的，但试验性的。嗅觉系统可以作为神经系统的一个例子，该神经系统产生能够用 WLC 原理解释的瞬时但试验可重复的神经元活动序列。昆虫触角叶 AL 的复杂本征动力学将静态感觉刺激转化为神经活动的时空模式。关于瞬态时空 AL 动力学可再现性的几个实验结果已经发表在 (Stopfer 等人，2003; Galan 等人，2004; Mazor 和 Laurent, 2005) (见图 46)。在加兰等人所描述的实验中。用不同的气味呈现 2004 只蜜蜂，用钙成像记录 AL 中的神经活动。对投影神经元活动空间中的瞬态轨迹进行了分析。发现具有相同气味刺激的不同试验的轨迹非常相似。结果表明，在 800ms 左右的时间间隔之后，不同的气味在相空间中由不同的静态吸引子表示，即瞬态时空模式收敛到不同的活动空间模式。然而，作者强调，由于瞬态动力学的可再

现性,一些气味在气味呈现开始后 300ms 即被识别为早期瞬态阶段。很可能在这些实验中观察到的瞬态轨迹代表 SHS 的实现。

可再现序列的生成在鸣禽系统 (Hahnloser 等人, 2002 年) 的高声中心 HVC 中也起着关键作用。就像 CPG 一样, 这个神经系统能够在体外没有任何节律刺激的情况下产生稀疏的时空模式 (Solis 和 Perkel, 2005)。在向运动前核 RA 的投射中, HVC 在清醒的歌唱鸟类中发送稀疏的高频信号脉冲, 每个音节一次。这些脉冲的间隔大约为 2 毫秒, 在 100-200 毫秒的音节时间范围内持续约 8 毫秒。图 47 显示了几个 HVC_RA 投射神经元的脉冲。HVC 还含有许多抑制性中间神经元 (Paulter, 2005) 与 RA 投射的 HVC 神经元在单个精确时间点爆发形成对照, 中间神经元在整个发声过程中密集地爆发。一个可能的假设是 HVC 的突触连接是非对称的, WLC 可能是歌曲的神经时空模式产生的机制。这将为 HVC 接收到歌曲命令刺激时可再现的图案化输出提供基础。

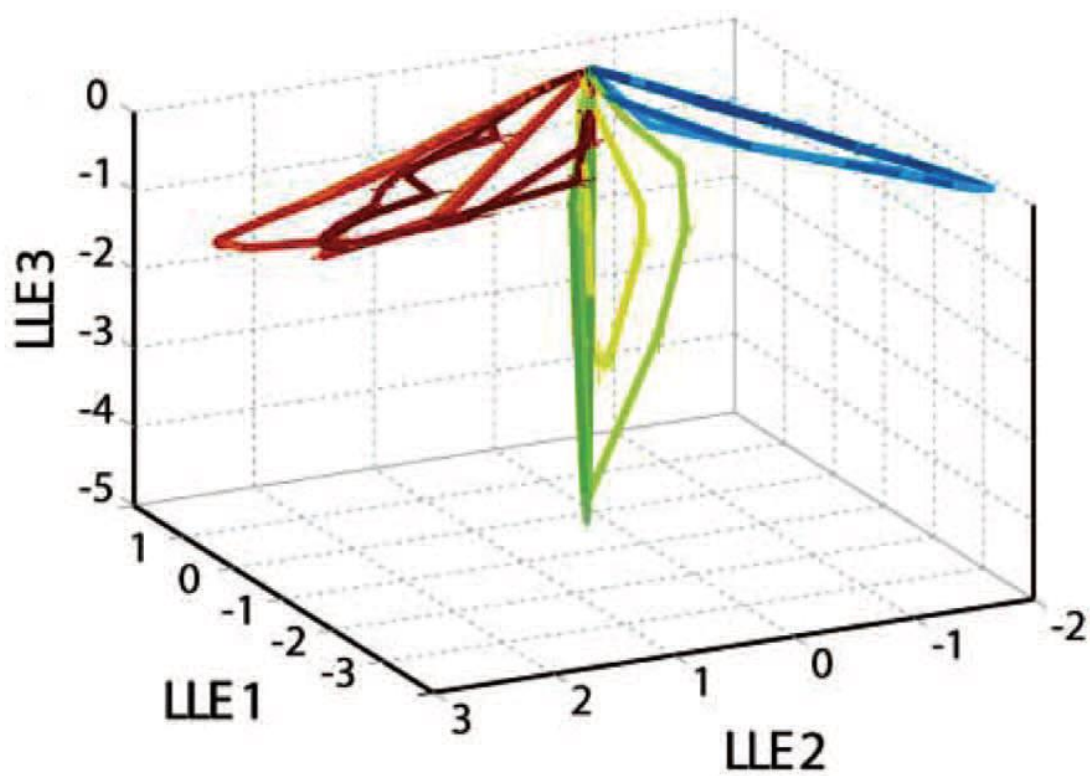
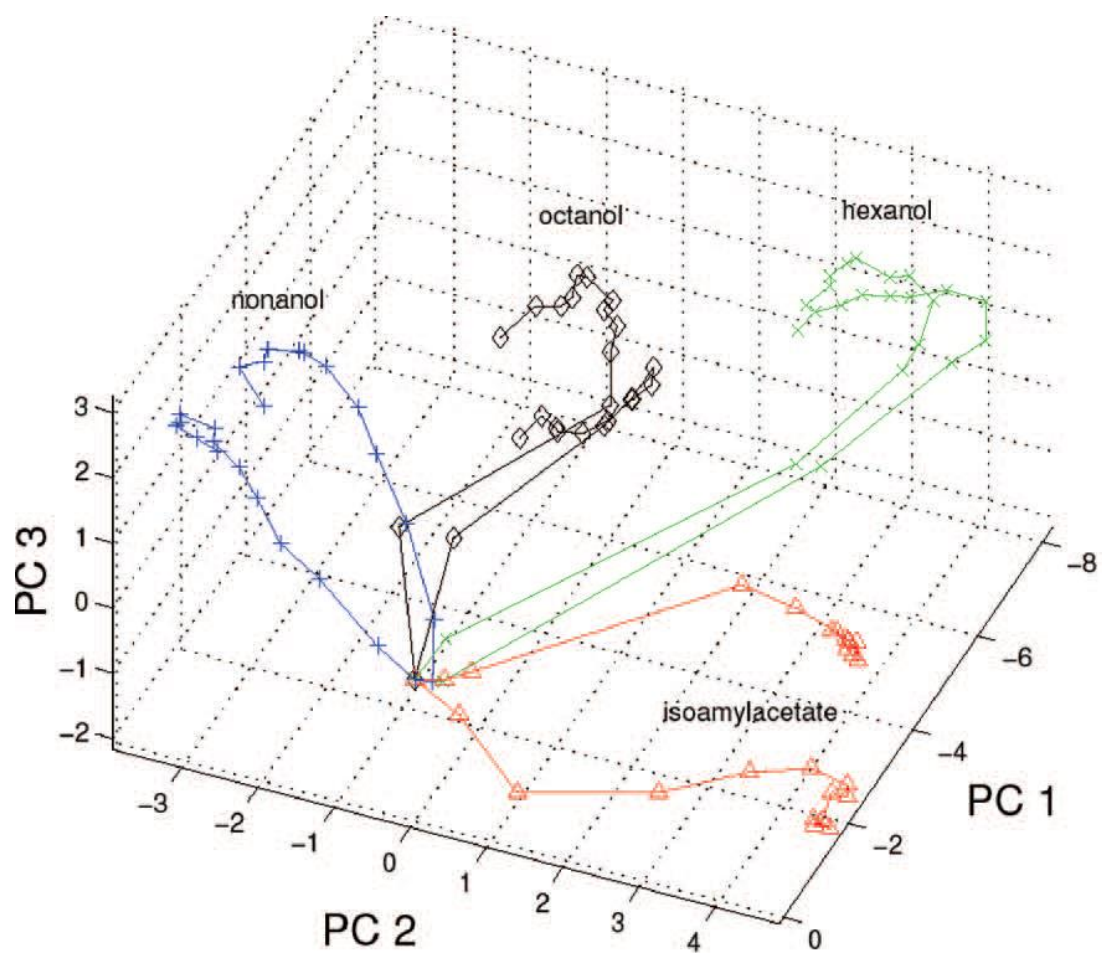


FIG. 46. 瞬态动力学。上图:一只蜜蜂刺激后放松时的触角叶活动轨迹。来自 Galan 等

人, 2004 年。底部面板:蝗虫 PN 种群随时间变化的轨迹可视化。从 110 PN 响应到 4 个浓度 0.01 计算时间切片点, 三种气味的 0.05,0.1,1, 使用局部线性嵌入投影到三维空间, 一种计算高维输入的低维、邻接保持嵌入的算法, Roweis 和 Saul, 2000。Stopfer 等人, 2003 年修改。

D. 序列学习

序列学习和记忆作为序列生成需要系统中的时间不对称性。这种不对称性可由网络连接的特定性质引起, 特别是连接的不对称, 或可由单个神经元和突触的动态特征的时间不对称引起, 或两者兼有。序列学习的具体动力学机制取决于该神经系统需要学习的序列的时间尺度。快速序列的学习, 需要 20 到 30 毫秒和更快, 需要精确地同步神经波的尖峰或相位。一种可能的机制可以是学习同步火波。对于慢序列, 像自主重复行为, 最好是学习通常以数百毫秒或更慢的时间尺度发生的相关行为事件以及它们之间的切换。基于 WLC 的动态网络能够完成这样的工作。这里我们考虑慢序列学习和空间顺序记忆 SSM。

其思想是序列记忆被编码在具有 SHS 的多维动态系统中。每一个鞍点表示记住的序列中的事件。。一旦系统的状态接近表示某个事件的一个固定点, 它就沿着不稳定的分隔线向下一个固定点被绘制, 并且该机制重复自身。必要的连接是在学习阶段由不同的感觉输入形成的顺序事件。

Seligier et al. 2003 已经讨论了海马中 SSM 的模型。众所周知, 海马在获取和处理与物理空间中的运动相关的信息方面起着中心作用。这种作用最引人注目的表现是存在所谓的位置细胞, 当动物处于某一空间位置时, 这些细胞会反复激发 (O'Keefe 和 Dostrovsky,

1971 年)实验研究还支持基于存储片段的链接集合的空间记忆的替代概念 (Wilson 和 McNaughton, 1993)。每一集包括一系列事件,除了空间位置之外,还包括环境取向、气味、声音等的其他特征。用人口模型描述相应的学习是合理的,通过速率编码来表示神经活动。塞利格等人 (2003 年)提出了 SSM 的两层动力学模型,该模型能够回答以下关键问题:(i)在突触连接的结构中记录的特定事件,例如环境的图像,是如何在多个感觉神经元 SN 和单个主神经元之间被记录的(学习过程中的神经元 PN)(ii)以与环境的特定快照序列相对应的方式,哪种协作动态迫使单个 PN 顺序发射(iii)为了在不混合不同事件或存储假事件的情况下存储一定数量的不同情节,这个网络应该有多复杂。

SSM 模型的两层结构让人想起了标准形式投影算法 NFPA 的投影网络实现;参见 Baird 和 Eeckman (1993)。在 NFPA 模型中,网络的动力学是根据标准形方程来铸造的,该方程是针对对应于系统中存储的不同模式的某些标准形的振幅而编写的。正常形式的动态可以选择遵循一定的动态规则。贝尔德和 Eekman 1993 已经表明,使用这种方法可以建立具有改进容量的 Hopfield 型网络。此外,Baird 和 Eeckman, 1993 年提出,对于正规型动力学,耦合矩阵的具体选择可以导致比简单不动点更复杂的吸引集之间的多重稳定性,例如极限环甚至混沌吸引子。例如,准周期振荡可以用对应于多个 Hopf 分叉(Guckenheimer 和 Holmes, 1986 年)的标准形式来描述。如下所示,学习完成后的 SSM 模型可被视为 NFPA 的变体,具有对应于

不同模式之间无赢竞争的特定范式动力学选择。

为了说明这些想法，考虑 NS SNS XIT 和 NP 主神经元 AIT 的两级网络。人们可以合理地假设感觉神经元没有它们自己的复杂动力学，在学习或存储机制中受外部刺激或在检索机制中受制于 PN。在学习模式中， $x_i(t)$ 是由 0 和 1 组成的二进制输入模式，在检索阶段， $x_i(t) = \sum_{j=1}^{N_p} P_{ij} \alpha_j(t)$ 。其中 P_{ij} 是 SN 和 PN 之间连接的 $N_s \times N_p$ 投影矩阵。

PN 在学习阶段由 SN 驱动，但它们也有自己的动力学由抑制性互连控制。当学习完成时，从 SNS 直接驱动断开。PN 速率 AIT 读出方程

$$\frac{da_i(t)}{dt} = a_i(t) - a_i(t) \sum_{j=1}^{N_p} V_{ij} a_j(t) + \alpha a_i \sum_{j=1}^{N_s} P_{ij}^T x_j(t) + \xi(t), \quad (30)$$

其中，在学习阶段中的 $\alpha \neq 0$ ，在检索阶段中 $\alpha = 0$ ，而 P_{ij}^T 是投影矩阵。SNS 与 PNs 之间的耦合是双向的。方程式 30 右边的最后一个术语表示小的正外部扰动，它可以输入来自大脑控制学习和检索动态的其他部分的信号。

对模型呈现一定模式之后，感觉刺激根据投影规则 $a_{it} = \sum_{j=1}^{N_s} P_{ij} x_{jt}$ 重置 PN 层的状态，但是根据等式 30 重置 a 的状态。

SNS 和 PNs 在学习和检索阶段的动力学有两个学习过程：(i) 形成投影矩阵 P_{ij} ，该投影矩阵 P_{ij} 负责将与特定存储模式相对应的第一层的一组感觉神经元连接到表示 PN 级别上的该模式的单个 PN；(ii) 学习竞争矩阵 V_{ij} ，它负责时序存储器的时序逻辑排序。

投影矩阵的慢速学习动力学由以下方程控制：

$$\dot{P}_{ij} = \epsilon a_i (\beta x_j - P_{ij}) \quad (31)$$

假设我们想在投影矩阵中记住某个模式 A。我们应用一组输入 A_i 对应到 SNS 的模式 A。如前所述，我们假设外部刺激使 SNS 处于两种状态之一：兴奋， $A_i = 1$ ，静止， $A_i = 0$ 。PN 层的初始状态完全激发： $\alpha_i(0) = \sum_j P_{ij} A_j$ 。根据 PN 之间在短暂的瞬态之后相互作用的竞争性质，它们中只有一个，即对应于最大的神经元 A 保持兴奋，而其他神经元变得静止。哪个神经元对模式 A 负责，实际上是随机的，因为它取决于初始投影矩阵 P_{ij} 。从 EQ 31 可知，抑制 PNS 的小突触不改变，而单个兴奋神经元的突触进化，使得兴奋的 SNS 和 PNS 神经元之间的连接向 1 扩增，兴奋的 PNS 和静止 SNS 之间的连接衰减到零。结果，第一输入模式将被记录在矩阵 P_{ij} 行之一，而其他行将保持几乎不变。现在假设我们想要记录与第一个不同的第二个模式。我们可以重复上述过程，即，向 SN 应用与模式 B 相关联的外部刺激，将它们投影到 PN 层的初始状态， $\alpha_i(0) = \sum_j P_{ij} B_j$ ，并让系统演进。由于第一种模式抑制的 SN 到神经元 A 的突触连接已经被消除，所以与模式 B 相对应的一组新的刺激将比其他大多数刺激更弱地刺激神经元 A，并且竞争将导致选择一种不同于神经元 A 的 PN B。可以记录与 PNS 一样多的模式。

在投影网络中记录的图案的顺序由竞争矩阵 V_{ij} (30) 确定。最初，它被设置为当 $i \neq j$ 时， $V_{ij} = V_0 > 1$ ，和对应于赢者全取竞争的 $V_{ii} = 1$ 。顺序空间学习的目的是以抑制竞争矩阵元素 VBA 的形式记录模式 A

到模式 B 的转变。我们假设竞争矩阵的非对角元的慢动力学是由时滞微分方程控制的：

$$\dot{V}_{ij} = \epsilon a_i(t) a_j(t - \tau)(V_1 - V_{ij}), \quad (32)$$

其中 T 是常数。方程 32 表明，只有与 a_{it0} 和 a_{jt_0} 相对应的矩阵元素正朝向与期望的转变相对应的渐近值 V_{11} 变化。因为大部分时间，除了短暂的瞬变，只有一个 PN 被激发，在任何时间只有一个连接 V_{ij} 正在改变。结果，可以记录任意的、非重复的模式序列。

当测试图案 T 被呈现到感觉层时， $X_{i0} = T_i - A_{i0} = I_{PIJTJ}$ ，并且 T 类似于所记录的模式之一，这将启动对应于网络中先前记录的序列的周期性模式序列。图 48 示出了不同的初始模式类似于不同的数字后主神经元的行为。在这两种情况下，系统快速地解决与给定测试模式相关联的循环生成模式。在任何给定时间，除了模式之间的短暂过渡时间之外，只有一个 PN 是对应于特定模式的。

E. 具有随机连接的复杂系统的序列

神经系统中的细胞和网络复杂程度导致人们要问：进化和遗传学如何构建复杂的大脑？新皮质的比较研究表明，早期哺乳动物新皮质仅由少数皮质区组成，而在灵长类动物中，新皮质显着扩张；皮质区域的数量增加，它们之间的连通性变得非常复杂。在细胞与细胞的连接方面，哺乳动物新皮层的微电路结构仍然很大程度上未知。然而，由于新的解剖学技术和切片技术的使用，神经元组与其他组的联系正在变得更好理解。新皮层的许多部分在严格的遗

传控制下发育为具有从动物到动物的类似联系的精确网络。科索洛基等(2001)讨论了这种情况下的视觉网络。然而，由于经验依赖的可塑性和自组织(Chklovskii 等人)，局部连接可以是概率的或随机的。特别是，单个锥体神经元的成像(在 Maravall 等人)的小鼠桶皮层中显示，感觉经验驱动突触的形成和消除，这些变化可能是神经回路自适应重塑的基础。

因此，大脑表现为现有遗传约束和适应需求之间的折衷，即网络由遗传和活动依赖性 or 自组织机制形成。这使得很难确定网络体系结构的原理和建立能够预测复杂神经系统对环境变化的反应的合理的动力学模型；我们必须考虑到即使是自组织网络在基因控制下，但在不同的意义上。例如，遗传学可以控制兴奋性突触连接和抑制性突触连接之间的平均平衡、连接的稀疏性等。婴儿大脑皮层不是一个完全有组织的机器的观点是基于以下假设：这个 DNA 控制着每一个神经元和每一个突触。这个想法是由 Alan Turing 于 1948 年首先制定的。

一个简单的计算表明，人类基因组的总大小可以指定约 10^5 个神经元的连通性。人类大脑实际上包含大约 10^{11} 个神经元。让我们假设我们有 N 个神经元。每个神经元都需要 $N^p \log_2 N$ 位来完全指定其连接，其中 P 是连接的平均数目。因此，我们至少需要 $N^2 P \log_2 N$ 比特来指定 N 个神经元的整个开关连接矩阵。如果连通度 P 不是非常稀疏，那么我们只需要 N^2 位。因此，如果我们用 1% 的连通度求解人类基因组中的 $\min N^2, N^2 p \log_2 N = 3.3 \times 10^9$ 碱基对，我

们获得最大 105 个完全指定的神经元。因为我们不知道有多少基因组用于大脑连接，所以不可能缩小估计。然而，期望全基因组指定大脑中的所有连接是没有意义的。这个简单的估计表明，学习和突触可塑性在确定大脑回路的连通性方面具有非常重要的作用。

复杂网络模型的动态性是很难理解的。在低维系统中对应的局部和全局分岔的映射已被广泛研究。在高维系统中执行这种分析是非常苛刻的，如果不是不可能的话。平均测量值，例如平均激发速率、平均膜电位、相关性等，可以帮助我们理解网络的动态特性。使用 MaMefield 方法的第一个模型之一是 Wilson Cowan 模型 Wilson 和考恩，1973。模型中的个体神经元类似于具有膜整合时间和难治性周期 r 。Wilson 和 Cowan 的主要假设是，不可靠的个体反应，当组合在一起时，可以导致更可靠的操作。Wilson Cowan 形式论可以简化为下列方程：

$$\begin{aligned} \mu \frac{\partial E(x,t)}{\partial t} = & -E(x,t) + [1 - rE(x,t)] \\ & \times \mathcal{L}_e \left[\int E(y,t) w_{ee}(y,x) dy \right. \\ & \left. - \int I(y,t) w_{ei}(y,x) dy + S_e(x,t) \right], \end{aligned} \quad (33)$$

$$\begin{aligned} \mu \frac{\partial I(x,t)}{\partial t} = & -I(x,t) + [1 - rI(x,t)] \\ & \times \mathcal{L}_i \left[\int E(y,t) w_{ie}(y,x) dy \right. \\ & \left. - \int I(y,t) w_{ii}(y,x) dy + S_i(x,t) \right], \end{aligned} \quad (34)$$

其中， $E(x,t)$ 和 $I(x,t)$ 是兴奋和抑制群体中放电神经元的比例，坐标 x 是表示皮质表面位置的连续变量， w_{ee} , w_{ei} , w_{ie} 和 w_{ii} 是连接权重， s_e, s_i 分别是紧张和抑制种群的外部输入。增益函数 ζ_e 和 ζ_i 基本上反映了每单位时间至少接收阈值激发的兴奋性和抑制性神经元的预期比例。在推导该模型时使用的一个微妙技巧是通过突触连接引入膜整合时间。以这种形式表达的模型试图通过根据具有可靠共同响应的神经元分组来消除单个神经元的不确定性。我们仍然面临的问题是什么期望在一个网络中随机连接到彼此。这里我们将更详细地讨论它。

在兴奋和抑制神经元的随机网络中，发现振荡活性并不罕见，（Jin, 2002; Huerta 和 Rabinovich, 2004）。然而，研究神经递归网络的暂态行为更为有趣。这是快速的行为和重要的感官处理和控制电机指令。在研究这个问题时，需要解决两个主要问题：（i）是否有可能始终如一地找到具有随机连接的网络，用类似于方程 33 和 34 描述定期行为。（ii）在这些网络中的瞬时行为是否可再现。

Huerta and Rabinovich (2004)显示，使用 Wilson Cowan 形式主义，周期性序列活动极限环更可能在区域中发现。抑制和兴奋性突触轻微失衡的控制参数空间。然而，在远离平衡激励和抑制的参数空间区域，更容易发现可再现的瞬态动力学。特别是，作者对模型进行了研究。

$$\mu \frac{dx_i(t)}{dt} = \Theta \left(\sum_{j=1}^{N_E} w_{ij}^{EE} x_j(t) - \sum_{j=1}^{N_I} w_{ij}^{EI} y_j(t) + S_i^E \right) - x_i(t), \quad (35)$$

$$\mu \frac{dy_i(t)}{dt} = \Theta \left(\sum_{j=1}^{N_E} w_{ij}^{IE} x_j(t) - \sum_{j=1}^{N_I} w_{ij}^{II} y_j(t) + S_i^I \right) - y_i(t), \quad (36)$$

其中， $x(t)$ 和 $y(t)$ 分别代表兴奋和抑制群组*i*中活性神经元的分数。兴奋性和抑制性簇的数目是 N_E 和 N_I 。标签 E 和 I 用于表示与兴奋性或抑制性种群相关的量。人口总数为零时，外部输入 $s_{E,I}$ 瞬时踢作用于总人数的一小部分。

$$\text{增益函数是 } \theta(z) = \frac{\left\{ \tanh \left[\frac{(z-b)}{\sigma} \right] + 1 \right\}}{2},$$

阈值 $b=0.1$ 低于单个连接的兴奋性和抑制性突触强度。通过选择 $\sigma=0.01$ ，簇具有兴奋性非常尖锐的阈值。有广泛的值产生类似的结果。时间标度由 Wilson 和 Coan1973 设定， $u=10\text{ms}$ 。连接矩阵 w_{ij}^{xy} 具有从 Bernoulli 过程 Huerta 和 Rabinovich, 2004 中抽取的条目。这个问题的主要控制参数是从人口到人口的联系概率。

现在我们可以回答以下问题：一个具有多个神经元和随机连接的网络能产生什么样的活动？直觉表明答案必须是一个复杂的多维动态。然而，图 49 的情况并非如此：大多数可观察到的依赖刺激的动力学更简单和可再现；周期性、瞬时或混沌也低维。

这对于理解涉及许多复杂网络单元或微电路的协同活动的皮层动力学是非常重要的。从功能角度来看，皮层的刺激依赖性动力

学可以看作是具有很低维瞬态动力学的许多单元的协调行为。这是皮质新方法的基础。模型命名为“液体状态机”（MAAS 等人，2002）。

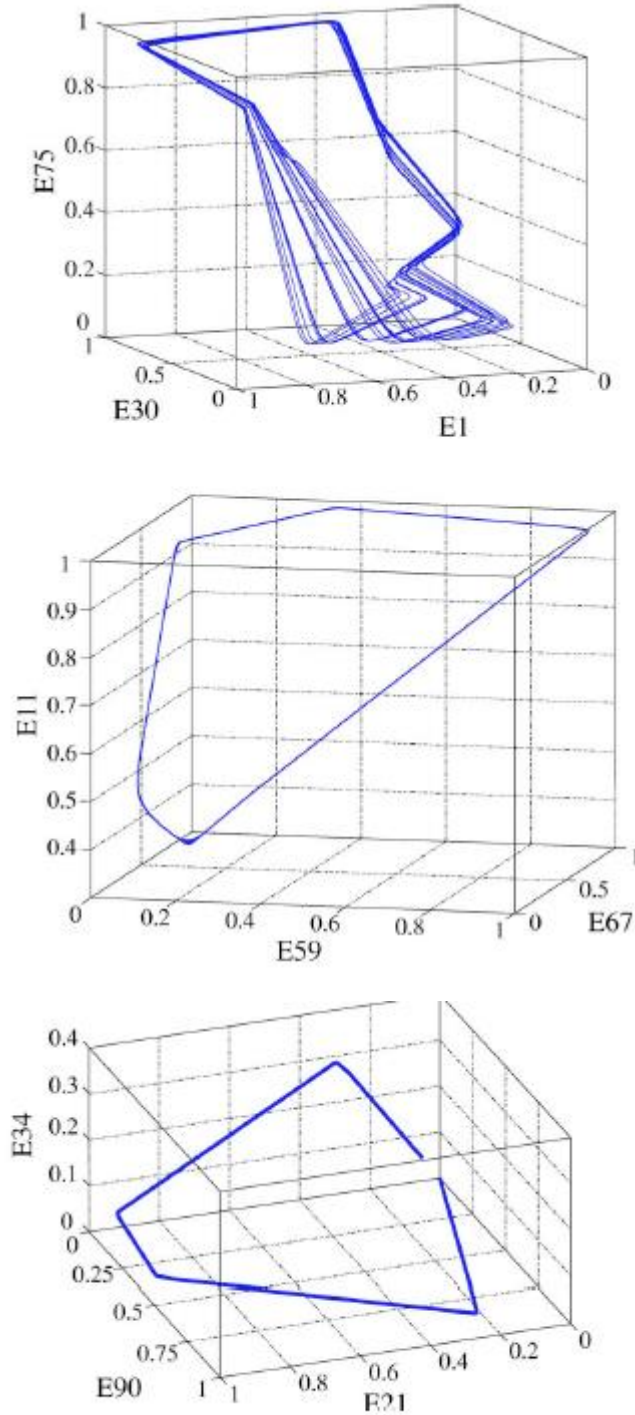


FIG. 49 拟 200 个神经元随机网络的三维投影。为了便于说明，我们展示了由随机网络产生的三种动力学类型:顶部混沌，中间极限循环既在接近平衡的参数空间区域，又在远离平衡的底部瞬态动力学区域。

F. 顺序活动的协调

不同顺序行为的协调对生存是至关重要的。从建模的角度来看，这是一个非常复杂的问题。IO（一个网络已经在 SEC III. B. 2 中讨论过）被认为是一个协调涉包括几个同时节奏的自愿运动的系统。这里展示了亚阈振荡如何以一种相称的方式协调不同的不公度节律。在 IO 中，神经元和它们的近邻被电耦合。它们的活性以阈下振荡和尖峰活性为特征（见图 50）。在多个不相称输入的作用下，IO 的合作动力学已经由瓦罗纳、阿吉雷等人建模（2002）。这些大网络模拟的结果表明，IO 神经元的电耦合产生准同步的亚阈值振荡。因为尖峰活动只能在这些振荡的上方发生，所以非公度输入可以产生具有不同公度尖峰频率的区域。在这些网络中，几个尖峰频率能够共存。不同节奏的共存与时空格局的不同聚类有关。

与多个顺序行为协调有关的另一个重要问题涉及动力学原理，它可以作为快速神经元规划和对变化环境的反应的基础。人们可能认为 WLC 原理可以推广，以便根据所学的技能 and 动态感觉输入组织顺序切换。相应的数学模型可能类似于方程（26—29）以及类似于方程（25）的学习规则。刺激 S1 顺序变化，每个步骤的定时系统（从一个鞍座附近移动到下一个鞍座附近的时间；参见图 51）应与环境变化的时间相协调。在递归网络中，作为学习的结果，刺激可以顺序地到达存在于模型的相空间中的许多这样的序列中的最优异宿序列的特定目标。重要的是，与此同时，即在选择运动计划的其余部分的同时，执行运动活动计划的已经存在的部分。

刚刚讨论的两个概念可以应用于小脑电路，它是复杂递归网络

的一个例子，参见图 52。为了给小脑皮层的复杂性留下印象，我们注意到它被组织成三层：分子层、浦肯野细胞层和颗粒细胞层。只有两个重要的输入到达小脑皮质：苔藓纤维和攀援纤维。苔藓纤维占多数的 4:1，携带丰富的多种形态的感觉和上下文信息。它们在被成为“肾小球”的结构中具有特殊的兴奋性突触，其中有许多颗粒细胞的树突。颗粒细胞轴突形成平行纤维在分子层中横向运动，与浦肯野细胞形成兴奋性突触。每个浦肯野细胞接收 150 个 000 突触。这些突触被认为是在运动学习过程中获得的信息的主要存储位点。浦肯野细胞轴突提供小脑皮质的唯一输出。这是通过小脑深核。每个浦肯野细胞只接收来自下橄榄的一个爬行纤维输入，但是这个输入非常强大，因为它涉及几百个突触接触。攀登纤维被认为在小脑的教学中起着一定的作用。高尔基体细胞由苔藓纤维和颗粒细胞激发，并对颗粒细胞活性进行抑制性反馈控制。星状和篮状细胞被平行纤维激发，以便对浦肯野细胞提供前馈抑制作用。

大量抑制神经元和小脑网络的结构支持广义 WLC 协调机制 (DeZeeuw 等人, 1998 年)。一个被广泛讨论的假设是，IO、小脑皮层和小脑深部核的特定电路称为慢回路 (见图 52)，可以用作动态工作记忆或作为具有 100 毫秒循环时间的神经元时钟，这很容易做到将其连接到行为时间尺度 (Kistler 和 de Zeuw, 2002; MelMaD 等人, 2004)。

时间协调，尤其是神经活动的同步，是一种强健的现象，经常在具有不同膜特性和固有频率的神经元群体中观察到。鉴于这种多

样性，如何在异构网络中实现精确同步是一个关键问题。已经提出了几种机制，其中许多机制需要不合理的高度网络同质性或非常强的连通性以实现连贯的神经活动。如上所述（SEC. II. A. 4），在由两个突触耦合的神经元组成的网络中，STDP 在突触处导致突触电导的动态自适应，达到对突触后神经元的夹带来说最佳的值。已经表明，与通过静态突触刺激相比，受到 STDP 突触介导的刺激时，这种网络的相干程度高得多。观察到的现象取决于被刺激神经元的数目、电耦合的强度以及异质性的程度。在现实中，长期可塑性不仅取决于尖峰时序 STDP，而且取决于不同神经元输入（Sjström 等人，2001 年）的放电速率和它们之间的协同性。这使得建模自组织和学习更具挑战性。

如前所述，在非平稳或复杂环境中的真实行为需要在不同的顺序活动之间切换。詹克等（2000）已经识别出大脑皮层不同部分的分布区域，这些区域参与顺序运动之间的转换。对于动态建模来说，这种简单的重复运动没有看到这种不同的激活模式是很重要的。因此，这样的动作太简单而不能引起额外的激活。这意味着，旨在描述一般顺序行为的动力学模型必须正确地描述从低维子空间到高维状态空间的转换，反之亦然。对于具有这种瞬态但可再现动力学的多维耗散非线性系统，目前还没有通用的描述方法。我们认为，WLC 原则可能是朝这个方向迈出的第一步。

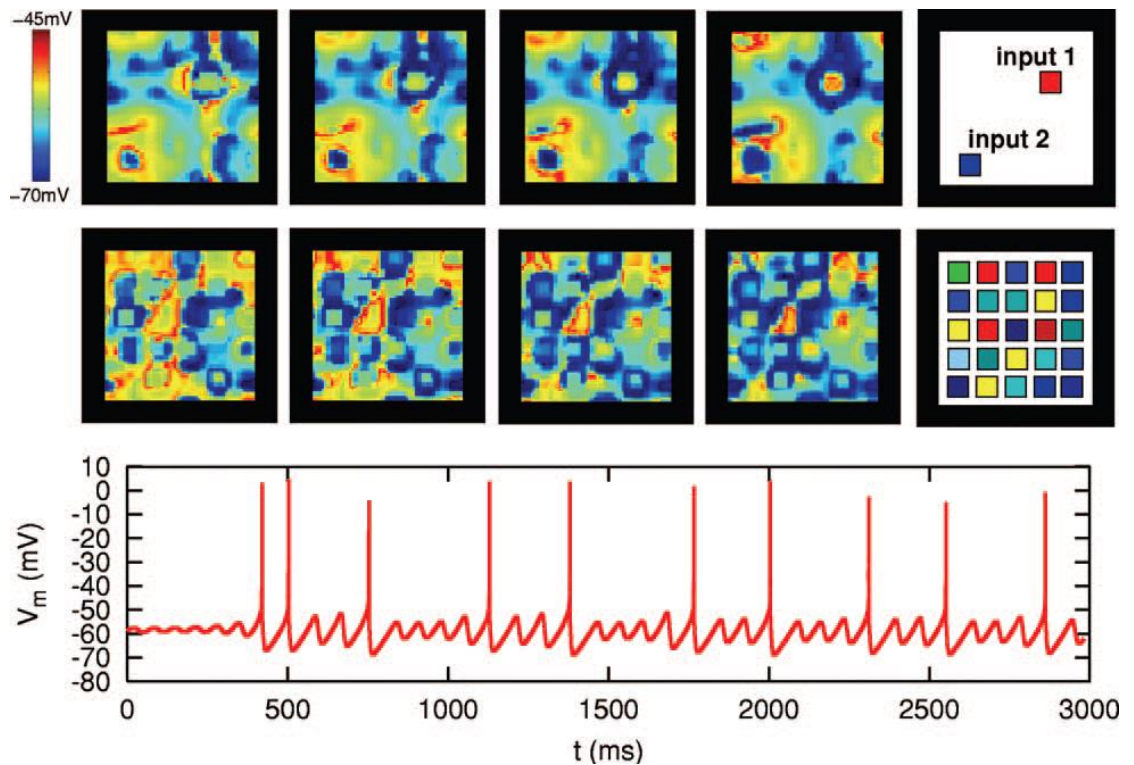


FIG. 50. 下橄榄模型中由刺激引起的协调节奏的时空模式。几个不同频率的结构可以同时共存，在多个刺激出现的情况下，它们以相同的频率出现。在网络的不同簇中以电流注入的形式引入了不相称的刺激。右边的面板显示输入集群的位置。些电流注入在神经元中诱导不同的尖峰频率。这些面板中的颜色代表不同的电流注入，因此输入集群中不同的尖峰频率。最上面一行显示具有两个不同输入集群的网络的活动。下面一行显示了具有 25 个不同输入集群的网络的活动。序列从左到右随时间发展。具有相同颜色的区域具有同步行为。颜色条描绘了膜电位。红色对应飙升神经元-45 mV 高于发射阈值模型中。深蓝色表示过极化活性。底部面板显示阈下振荡和尖峰活动的单个神经元的活动。arona, Aguirre 等人，2002 年修改。

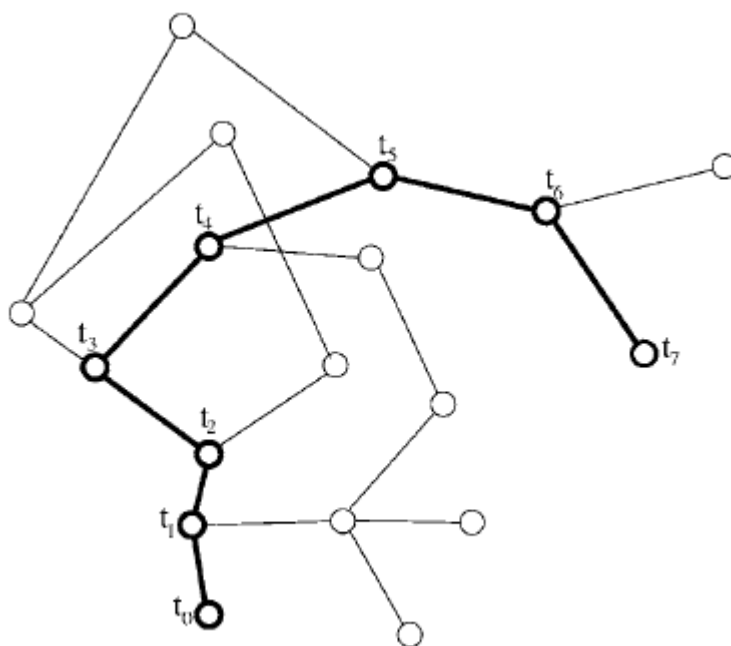


FIG. 51 在循环网络中学习顺序交换的 WLC 动力学图解:细线,可能学习的序列;粗线,顺序切换选择在线的动力刺激。

五、结论

物理学家、数学家和生理学家都同意,任何中枢神经系统活动动力学模型的一个重要属性是,它不仅应该能够拟合可用的解剖学和生理学数据,而且还应该能够解释功能和预测行为。然而,一方面物理学家和数学家,另一方面生理学家使用建模的方式是基于他们自己的经验和观点,因此是不同的。在这篇综述中,我们试图使这些不同的观点更紧密地联系在一起,并且使用来自感觉、运动和中枢神经系统的许多例子,仅仅讨论了一些原则,如再现性、适应性、稳健性和敏感性。

让我们回到评论开始时提出的问题:

- 非线性动力学能从神经科学学到什么?
- 神经科学可以从非线性动力学中学到什么?

阅读本篇文章后,我们希望读者能加入我们的演讲中。也许我们可以提供紧凑的配方。

解决非线性动力学可以从神经科学学到的第一个问题:

●神经元系统最重要的活动是短暂的,不能仅仅通过分析吸引子动力学来理解。这些需要通过状态空间中的依赖于刺激的瞬态运动的可靠描述来增强。包括大多数神经生物学活性的心脏。然而,由于现实的神经元模型的动力学是强耗散的,它们的依赖于刺激的瞬态行为强烈地被吸引到嵌入在一些低维流形中。神经网络的高维状态空间。这是一个强大的刺激非线性动力学发展一个理论的合理

的低维瞬态活动，特别是要考虑局部和全局分叉的对象同宿和异宿轨迹。

对于神经科学的许多动力学问题，与传统动力学方法相比，初始条件至关重要。持续的神经元活动，即动态记忆，刺激依赖性短暂竞争，刺激依赖性瞬时同步和刺激依赖性突触可塑性是这方面的所有方面。显然，解决这些重要现象需要扩大我们的动力系统的办法。

解决神经科学可以从非线性动力学中学习的第二个问题：

动力学模型证实抑制在神经元系统中的关键作用。抑制的功能不仅仅是为了稳定网络而组织与兴奋的平衡，还有更多：(a) 抑制网络可以产生节律，如 CPG 中的可再现的和自适应的运动节律，或 γ 大脑中的节奏；(b) 它们负责将身份感觉代码转换为时空代码，这对于在声学杂波环境中更好地识别非常重要；(c) 由于抑制，神经系统可以同时对其输入非常敏感并且对噪声具有稳健性。

动态混沌不仅是一个基本现象，而且对于生物的生存也是重要的。神经元系统可能使用混沌来组织非平凡的行为，例如克利昂不规则的狩猎-游泳，以及组织更高的大脑功能。

多电极记录的产量、稳定性和寿命的提高，新的成像技术，结合新的数据处理方法，已经允许神经生理学家描述大脑活动作为在一些虚拟空间。我们认为这是在短暂的大规模脑活动和动物行为之间架起桥梁的基础。

最后，当我们继续研究神经科学中的动力学原理时，我们希望

最终不要把这两个问题分开来看待，而是把它们看成是解决深层和复杂科学问题的综合方法。

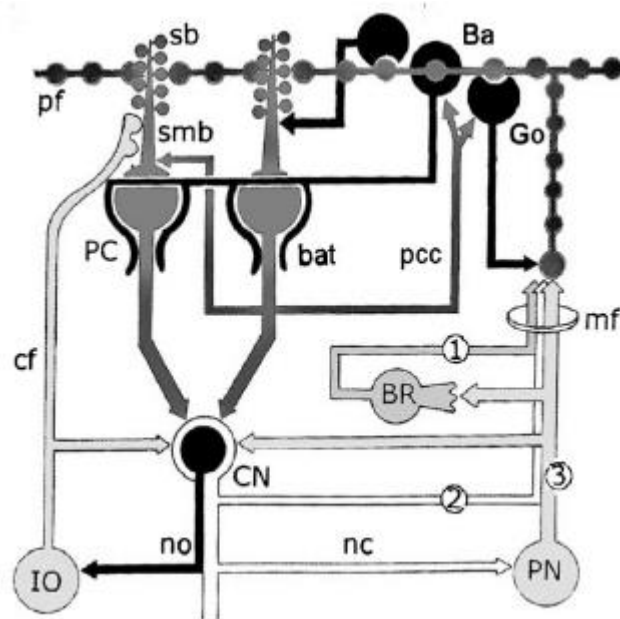


FIG. 52. 哺乳动物小脑回路的示意图。箭头指示穿过每个突触的传播方向。苔藓纤维来源:Ba, 篮细胞;BR,刷细胞;cf,攀登纤维;CN,小脑核;去,高尔基细胞;IO,劣质橄榄油;mf、苔藓纤维;pf,平行纤维;PN,桥的核;P 细胞树突的 sb 和 smb、多刺和光滑分枝;电脑,浦肯野细胞;蝙蝠,篮细胞终端;pcc, P 细胞侧支;不,nucleo-olivary 通路;核中继单元的侧支。修改自 Voogd 和 Glickstein, 1998。

