

Open Access | Published: 01 July 2009

Correlations in spiking neuronal networks with distance dependent connections

Birgit Kriener , Moritz Helias, Ad Aertsen & Stefan Rotter

Journal of Computational Neuroscience 27, 177–200 (2009) | [Cite this article](#)

1638 Accesses | 28 Citations | [Metrics](#)

Abstract

Can the topology of a recurrent spiking network be inferred from observed activity dynamics? Which statistical parameters of network connectivity can be extracted from firing rates, correlations and related measurable quantities? To approach these questions, we analyze distance dependent correlations of the activity in small-world networks of neurons with current-based synapses derived from a simple ring topology. We find that in particular the distribution of correlation coefficients of subthreshold activity can tell apart random networks from networks with distance dependent connectivity. Such distributions can be estimated by sampling from random pairs. We also demonstrate the crucial role of the weight distribution, most notably the compliance with Dale's principle, for the activity dynamics in recurrent networks of different types.

Download PDF 

Sections

Figures

References

[Abstract](#)

[Introduction](#)

[Neuronal dynamics and synaptic input](#)

[Structural properties of small-world networks](#)

[Activity dynamics in spiking small-world networks](#)

[Distance dependent correlations in a shot-noise fra...](#)

[Distribution of correlation coefficients in ring and r...](#)

[Discussion](#)

[Notes](#)

[References](#)

[Acknowledgements](#)

[Author information](#)

[Additional information](#)

[Appendices](#)

距离依赖连接的尖峰神经网络的相关性

Correlations in spiking neuronal networks with distance dependent connections

Author: Birgit Kriener, Moritz Helias, Ad Aertsen, Stefan Rotter

Keywords: 尖峰神经网络, 小世界网络, 成对相关性, 相关系数的分布.

Dates: Received: 10 July 2008 / Revised: 11 December 2008 / Accepted: 31 December 2008 /
Published online: 1 July 2009

Translated by Ke He, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10827-008-0135-1>

J. Comput. Neurosci.(2009) 27:177–200

2022年10月13日

Correlations in spiking neuronal networks with distance dependent connections

Birgit Kriener, Moritz Helias, and Ad Aertsen

Bernstein Center for Computational Neuroscience,

Albert-Ludwig University, Freiburg, Germany and

*Neurobiology and Biophysics, Faculty of Biology, Albert-Ludwig University, Freiburg, Germany**

Stefan Rotter

Bernstein Center for Computational Neuroscience,

Albert-Ludwig University, Freiburg, Germany and

Computational Neuroscience, Faculty of Biology, Albert-Ludwig University, Freiburg, Germany

从观察到的活动动力学可以推断出循环峰值网络的拓扑结构吗？从发射速率、相关性和相关的可测量量中可以提取出哪些网络连通性的统计参数？为了解决这些问题，我们分析了小世界神经网络中基于电流的突触的活动的距离相关关系，这些突触来源于一个简单的环拓扑结构。我们发现，特别是阈值下活动的相关系数分布可以区分随机网络和具有距离依赖连通性的网络。这种分布可以通过随机对的抽样来估计。我们还证明了权重分布的关键作用，最显著的是遵守戴尔斯原则，在不同类型的循环网络的活动动力学。

关键词：峰值神经网络，小世界网络，成对相关，相关系数分布。

Contents

1. 引言	2
2. 神经元动力学和突触输入	2
2.1. 参数	3
3. 小世界网络的结构特征	3
4. 尖峰小世界网络中的动力学	4
5. 射击-噪声框架下的距离相关	5
5.1. 环形图	7
5.2. 小世界网络	9
6. 在环形及随机网络中，相关系数的分布	11
7. 讨论	12
8. 参考文献	17

* kriener@nld.ds.mpg.de

1. 引言

平衡随机网络的集体动力学被广泛研究，假设不同的神经元模型作为组成的动力单位 (van Vreeswijk and Sompolinsky 1996, 1998; Brunel and Hakim 1999; Brunel 2000; Mattia and Del Giudice 2002; Timme et al 2002; Mattia and Del Giudice 2004; Kumar et al 2008b; Jahnke et al 2008; Kriener et al 2008)。

其中一些模型的共同点是，它们假设随机网络拓扑具有稀疏连接 $\epsilon \approx 0.1$ 对于一个局部的，但很大的神经网络，嵌入到一个“外部”人口，提供非特定的白噪声驱动到局部网络。这些系统被认为是约 1 毫米³ 体积的皮层网络的最小模型，因为它们可以显示与在体内观察到的活动状态类似的活动状态，如异步不规则的峰值。然而，正如最近的报道 (Song et al 2005; Yoshimura et al 2005; Yoshimura and Callaway 2005)，局部皮层网络的特征是电路，它是特定的，因此，即使在小空间尺度上也是非随机的。由于还不可能通过实验揭示神经网络的整个耦合结构，因此有必要从其活动动力学中推断出它的一些特征。例如，研究了处于固定锁相状态的 N 个耦合相位振荡器的网络。在这些网络中，通过对不同驾驶条件下的稳态进行轻微扰动并分析网络响应，可以重构网络耦合矩阵的细节 (即拓扑和权重)。在这里，我们专注于统计水平上的峰值神经网络的网络结构和活动动力学。我们考虑了从严格的距离依赖连接到随机拓扑的几个抽象模型网络，并通过数值模拟和定量分析的方法研究了它们的活动动力学。我们关注的是排列在规则环、随机网络和所谓的小世界网络上的整合和激活神经元 (Watts 和 Strogatz 1998)。小世界结构似乎是快速和有效的区域间信息传输的最佳大脑结构，由于低特征路径长度 l ，潜在的低代谢消耗和布线成本。(Chklovskii et al 2002)，同时，它们可以通过高循环计算 (高聚类系数 C ，对于一般定义 l 和 C ，(Watts and Strogatz 1998)，Albert 和 Barabasi(2002))。同样，在区域内水平上，皮层网络可能具有明显的小世界特征，正如 Sporns 和 Zwi(2004) 的模拟所显示的那样，他们假设了局部皮层网络的局部高斯连接概率和均匀的远程连接概率，这些假设与实验观察相符 (Hellwig 2000; Stepanyants et al. 2007)。然而，网络拓扑只是神经网络耦合的一个方面。在这里，我们还展示了权重分布的关键作用，特别是关于所

有抑制性神经元只投射超极化突触到它们的突触后目标，而兴奋性神经元只投射去极化突触的概念。这个假设有时被称为戴尔原则 (Li and Dayan 1999; Dayan and Abbott 2001; Hoppensteadt and Izhikevich 1997)。引人注目的是，这对随机网络的动态状态已经有很强的影响 (Kriener et al, 2008 年)。然而，目前的研究主要集中在相关系数的距离相关性和总体分布上。特别是阈值下活动的联合统计，即神经元整合的传入电流之间的相关性和相干性，已被证明包含有关网络参数的难以捉摸的信息，例如随机网络中的平均连通性 (Tetzlaff et al 2007)。

本文的结构如下: 在第 2 节中，我们给出了神经元模型的细节和整个论文使用的仿真参数的简短描述。在第 3 节中，我们介绍了小世界网络的概念，在第 4 节中，我们讨论了依赖于拓扑的活动动力学的特征。在环网络和小世界网络中，相邻神经元群体的峰值往往高度同步，而在随机网络中，种群动态是异步-不规则的。为了理解种群动态中这种差异的来源，我们分析了神经元输入在网络拓扑依赖性中的相关性。第 5 节专门讨论了我們用于计算稀疏环 (第 5.1 节) 和小世界网络 (第 5.2 节) 中对距离依赖的输入相关性的理论框架。在第 6 节中，我们最后推导了环网络和随机网络的相关系数的完整分布。随机网络具有以平均相关系数为中心的较窄分布，而稀疏环和小世界网络具有重尾分布。这是因为，如果神经元是拓扑近邻，那么共享一个共同输入伙伴的概率就很高，而如果它们相距很远，那么共享一个共同输入伙伴的概率就非常低，从而产生了几个高相关系数和许多小相关系数的分布。这提供了一种潜在的方法，通过统计水平上的次阈值活动动态来区分随机拓扑和具有小世界特征的拓扑。

2. 神经元动力学和突触输入

网络中大小为 N 的神经元被建模为具有基于电流的突触的渗漏的积分-放电点神经元。膜电位动力学 $V_k(t)$, $k \in 1 \dots N$ 由以下式子确定:

$$\tau_m \dot{V}_k = -V_k(t) + RI_k(t) \quad (1)$$

与膜阻力 R 和膜时间常数 τ_m 有关。当 $V_k(t)$ 达到阈值 θ 时，会产生脉冲， $V_k(t)$ 重置为 V_{res} ，神经元在 τ_{res}

的一段时间内保持不反应。突触输入为：

$$RI_{loc,k} = \tau_m \sum_{i=1}^N J_{ki} \sum_l \delta(t - t_{il} - \Delta) \quad (2)$$

来自局部网络的电流被建模为 δ -电流。只要前突触神经元 i 在 t_{il} 时刻发放动作电位，该神经元会引起具有以下振幅的后突触电位 (PSP)：

$$J_{ki} = \begin{cases} J & \text{若 } i \rightarrow k \text{ 为兴奋性突触,} \\ -gJ & \text{若 } i \rightarrow k \text{ 为抑制性突触,} \\ 0 & \text{若 } i \rightarrow k \text{ 无突触链接} \end{cases} \quad (3)$$

在传输延迟 Δ ，这对所有的突触都是一样的。注意，在这个框架中，两个神经元之间的多个连接和自我连接被排除在外。除了局部输入外，每个神经元还接收外部泊松电流 $I_{ext,k}$ 模仿来自其他皮层区域或皮层下区域的输入。因此，总输入由以下式子表示：

$$I_k(t) = I_{loc,k}(t) + I_{ext,k}(t). \quad (4)$$

2.1. 参数

神经元参数设为 $\tau_m = 20ms, R = 80M\Omega, J = 0.1mV, \Delta = 2ms$ 。放电阈值 θ 为 20 mV，复位电位 $V_{res} = 0mV$ 。在出现尖峰后，神经元在 $\tau_{ref} = 2ms$ 内保持不应反应。若无特别声明，下列参数均保持不变，网络大小 $N = 12,500, N_E = 10,000, N_I = 2,500$ 。我们设置兴奋性神经元在网络中的比例为 $\beta_E/N = 0.8$ 。连接设置为 $\epsilon = 0.1$ ，使得每个神经元都能收到 $k = \epsilon N$ 个输入。因此，对于 $g = 4$ ，抑制在局域网络中平衡了刺激性，而对于 $g > 4$ ，局域网络被净抑制所支配。这里，我们选择 $g = 6$ 。外部输入建模为 $K_{ext} = \epsilon N_E$ 独立泊松信号源，频率为 v_{ext} 。所有网络模拟都使用 NEST 模拟工具 (Gewaltig 和 Diesmann 2007) 进行，时间分辨率为 $h = 0.1ms$ 。有关模拟技术的详细信息，请参见 Morrison 等人 (2005)。

3. 小世界网络的结构特征

许多现实世界的网络，包括皮层网络 (Watts and Strogatz 1998; Strogatz 2001; Sporns 2003; Sporns

and Zwi 2004) 拥有所谓的小世界特征。在 Watts 和 Strogatz(1998) 最初研究的框架中，小世界网络是由大小为 N 的环图构建的，其中所有节点都连接到它们的 $\kappa \ll N$ 个最近的邻居 (“箱体占地面积”)，通过概率为 p_r 的连接随机重新布线 (参见图 1(a), (b))。Watts 和 Strogatz(1998) 用两种图论度量方法来表征小世界体系，即高聚类系数 C 和低特征路径长度 ℓ (见图 1(c))。聚类系数 C 度量连接的传递性，即假设节点 i 和 j 之间有连接，节点 j 和 k 之间也有连接，那么节点 i 和 k 之间也有连接的可能性有多大。另一方面，特征路径长度 ℓ 量化了从网络中的某个节点到任何其他节点平均需要多少步。下面我们将分析峰值神经元的小世界网络。网络可以用 $A_{ki} = 1$ 的邻接矩阵 A 表示，如果节点 i 连接到 k ，则 $A_{ki} = 0$ 。我们忽略了自连接，即对于 $k \in 1 \dots N, A_{kk} = 0$ 。在 Watts 和 Strogatz(1998) 的原始论文中，研究了无向网络。神经元之间的连接，即突触，是一般定向的。我们定义有向网络¹的聚类系数 C 为：

$$C_i = \frac{\sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^N A_{ki} A_{ji} (A_{jk} + A_{kj})}{\left(\sum_{k=1}^N A_{ki}\right) \left(\left[\sum_{k=1}^N A_{ki}\right] - 1\right)} \quad (5)$$

其中

$$C = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N C_i \quad (6)$$

在该定义中， C 度量两个神经元之间有连接的可能性，假设它们有一个共同的输入神经元，因此它在相邻的神经元 1 和 k 之间直接与共享输入 $\sum_{i=1}^N W_{ki}$ 的数量直接相关，其中 W_{ki} 是从神经元 i 到神经元 k 的加权连接 (参见第 2 节)，即：

$$W_{ki} = \begin{cases} JA_{ki} & \text{若 } i \text{ 为兴奋性神经元} \\ -gJA_{ki} & \text{若 } i \text{ 为抑制性神经元} \\ 0 & \text{无突触连接} \end{cases} \quad (7)$$

网络图的特征路径长度 ℓ 为：

$$\ell = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \ell_i, \quad \ell_i = \frac{1}{N-1} \sum_{j \neq i} \ell_{ij}, \quad (8)$$

其中 ℓ_{ij} 是神经元 i 和 j 之间的最短路径， $\ell_{ij} = \min_{n \in \mathbb{Z}} \{(A^n)_{ij} > 0\}$ (Albert and Barabasi 2002)。聚类

¹ 聚类系数的值在预期中并不依赖于我们所要求的三元连通性的确切选择。

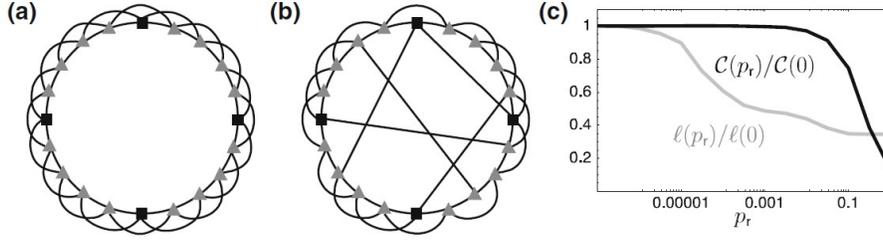


Fig. 1 A sketch of (a) the ring and (b) a small-world network with the neuron distribution we use throughout the paper for the Dale-conform networks (*gray triangle*: excitatory neuron, *black square*: inhibitory neuron, ratio excitation/inhibition = $N_E/N_I = 4$). The footprint κ of the ring in this particular example is 4, i.e. each neuron is connected to its $\kappa = 4$ nearest neighbors, irrespective of the identity. To derive the small-world network

we rewire connections randomly with probability p_r . Note, that in the actual studied networks all connections are directed. (c) The small-world regime is characterized by a high relative clustering coefficient $C(p_r)/C(0)$ and a low characteristic path length $l(p_r)/l(0)$ (here $N = 2,000$, $\kappa = 200$, averaged over 10 network realizations)

系数是图的局部性质，而特征路径长度是一个全局量。这导致了在连接的逐渐重新布线过程中聚类系数的相对稳定，因为局部特性几乎不受影响，而随机捷径的引入极大地降低了平均最短路径长度（参见图 1(c)）。

4. 尖峰小世界网络中的动力学

在环图中，直接相邻的神经元接收到的输入基本相同，这可以从较高的聚类系数 $C(0) = 3(\kappa-2)/4(\kappa-1) \approx 0.75^2$ 看出，这与无向环网络相同 (Albert and Barabasi 2002)。这导致了临近神经元群的高相关性和同步放电 (图 2(a))。随着越来越多的连接重新连接，局部同步减弱，我们观察到一个过渡到相当异步的全局活动 (图 2(b), (c))。对应随机图的聚类系数 $C(1) = \kappa/N = \epsilon$ ($\epsilon = 0.1$)，因为连接的概率总是 ϵ 对于任意两个神经元，独立于神经元的邻接性 (Albert 和 Barabasi, 2002)。这与在这些网络中观察到的输入相关性的强度相对应 (Kriener 等, 2008 年)。然而，即使网络是随机的 ($p_r = 1$, 图 2(c))，种群活动仍然在 $1/4\Delta$ 附近显示明显的波动 (传输延迟 $\Delta = 2$ ms, 见第 2 章)。如果我们违反戴尔原理，即任何神经元只能去极化或超极化所有突触后目标，但不能同时去极化或超极化，这些波动就会急剧减少。我们将后者称为神经元同时投射兴奋性和抑制性突触的混合场景 (Kriener et al 2008)。Ren 等

(2007) 认为，小鼠视觉皮层 2/3 层中约 30% 的锥体细胞对通过轴突谷氨酸受体介导的抑制中间神经元神经末梢的兴奋，具有有效的强可靠的短潜伏期抑制偶联，从而绕过相关中间神经元的树突、体细胞和轴突干。这些可以被解释为真实神经组织中的杂交样耦合。

所有四个网络的平均速率几乎不受网络的底层拓扑或权重分布的影响 (参见表 1)，而种群活动的方差则非常不同。这反映在各自的 Fano 因子 $FF[n(t; h)] = \text{Var}[n(t; h)]/E[n(t; H)]$ 的人口峰值计数 $n(t; N) \sum_{i=1}^N n_i(t; h)$, $h = 0.1\text{ms}$ ，其中 $n_i(t; h) = \int_t^{t+h} S_i(s) ds = \int_t^{t+h} \delta(s - s_{il}) ds$ 是神经元 i 在时间点 s_l 在区间 $[t, t+h]$ 发出的尖峰数量 (参见附录 A)。如果种群峰值计数 $n(t; h)$ 是独立平稳泊松随机变量 $n_i(t; H)$ 带参数 $v_0 h$ ，我们有：

$$\begin{aligned} FF[n(t; h)] &= \frac{\text{Var}[n(t; h)]}{E[n(t; h)]} \\ &= \frac{\sum_{i,j=1}^N \text{Cov}[n_i(t; h), n_j(t; h)]}{\sum_{i=1}^N E[n_i(t; h)]} \quad (9) \\ &= \frac{N v_0 h}{N v_0 h} = 1, \end{aligned}$$

因为对所有 $i \neq j$ ，协方差 $\text{Cov}[n_i(t; h), n_j(t; h)] = E[n_i(t; h)n_j(t; h)] - E[n_i(t; h)]E[n_j(t; h)]$ 都为零，且方差等于方差的和。如果它大于 1，则表明个体神经元的峰值活动之间存在正相关关系 (参见附录 A) (Papoulis 1991; Nawrot 等 2008; Kriener et al 2008)。我们可以看到 (参见表 1)，对于符合 dale 的环网络，它的确是最大的，仍然明显大于符合 dale 的随机网络，对于环和随机情况的混合网络，它大约是 1。在所有四种情况下，Fano 因子的数量差异可以用两两穗列相关性的不同数量来解释 (参见附录 A, 第 6 节)。这说明了违反

² 反之则不然，我们可以在没有高聚类系数的情况下在网络中拥有大量的共享输入。一个例子是星形图，其中一个中央神经元投射到 N 个其他神经元，而这些神经元又互不相连。

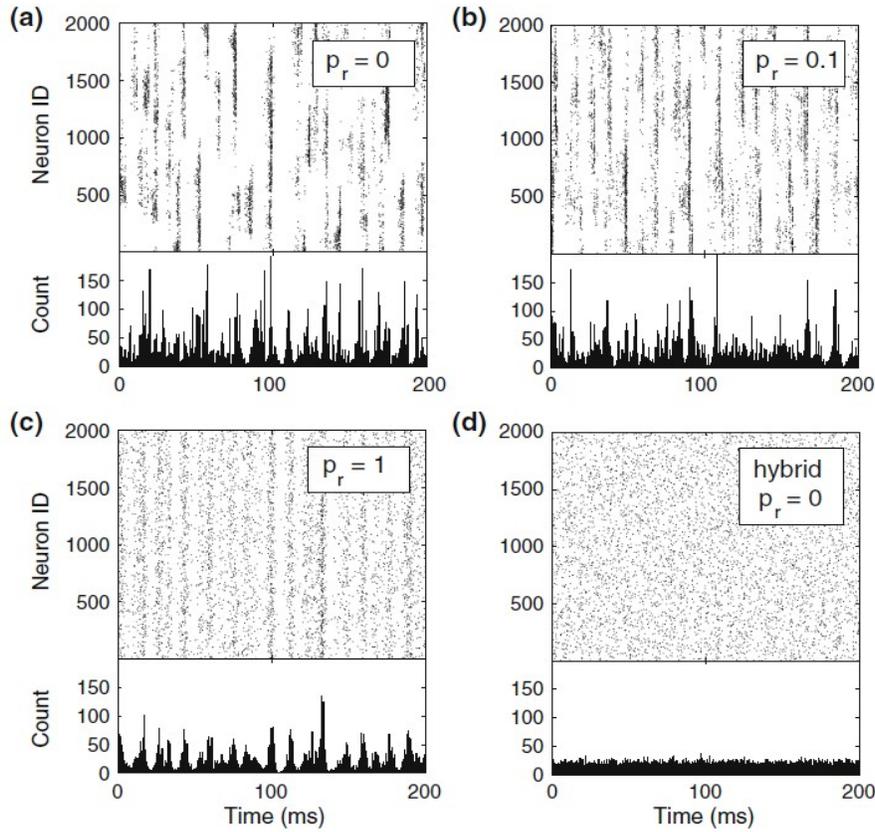


Fig. 2 Activity dynamics for (a) a ring network, (b) a small-world network ($p_r = 0.1$) and (c) a random network that all comply with *Dale's principle*. (d) shows activity in a ring network with hybrid neurons. In the Dale-conform ring network (a) we observe synchronous spiking of large groups of neighboring neurons. This is due to the high amount of shared input: neurons next to each other have basically the same presynaptic input neurons. This local synchrony is slightly attenuated in small-world networks

(b). In random networks the activity is close to asynchronous-irregular (AI), apart from network fluctuations due to the finite size of the network (c). Networks made of hybrid neurons have a perfect AI activity, even if the underlying connectivity is a ring graph (d). The simulation parameters were $N = 12,500$, $\kappa = 1,250$, $g = 6$, $J = 0.1$ mV, with $N_I = 2,500$ equidistantly distributed inhibitory neurons and $K_{\text{ext}} = 1,000$ independent Poisson inputs per neuron of strength $v_{\text{ext}} = 15$ Hz each (cf. Section 2)

Table 1 Mean population rates v_o and Fano factors $\text{FF}[n(t; h)] = \text{Var}[n(t; h)]/\text{E}[n(t; h)]$ of population spike count $n(t; h)$ per time bin h (10 s of population activity, $N = 12,500$, bin size $h = 0.1$ ms) for the random Dale and hybrid networks and the corresponding ring networks

Network type	Mean rate v_o	Fano factor FF
Random, Dale	12.9 Hz	9.27
Random, Hybrid	12.8 Hz	1.25
Ring, Dale	13.5 Hz	26.4
Ring, Hybrid	13.1 Hz	1.13

Dale 原理如何稳定并实际上启用异步不规则活动，即使在邻接关系（即仅无加权连接）表明高度相关活动的网络中也是如此，就像 Dale 符合环（图 2(A)）和小世界网络（图 2(b)）一样。

为了理解不同网络类型中不同相关强度的起源，以及依赖于权重分布和重连接概率的不同峰值动态和种群活动，我们将在以下部分中将 Kriener 等人 (2008) 介绍的分析扩展到环网络和小世界网络。

5. 射击-噪声框架下的距离相关

我们假设所有尖峰列 $S_i(t) = \sum_l \delta(t - t_{il})$ 是由平稳相关泊松过程相对应的点过程的实现的，使得下式成立：

$$\text{E}[S_i(t)S_j(t + \tau)] := \psi_{ij}(\tau) = c_{ij}\sqrt{v_i v_j}\delta(\tau), \quad (10)$$

其中，尖峰列系数 $c_{ij} \in [-1, 1]$ ，平均速率 v_i, v_j (参见图 4(d))。穗列既可以来源于本地神经元 $i \in \{1, \dots, N\}$ ，也可以来源于外部神经元 $i \in \{N+1, \dots, N + NK_{\text{ext}}\}$ ，其中我们假设每个神经元从 K_{ext} 神经元接收外部输入，对于所有 N 局部神经元，这些输入是不同的。我们将模型神经元 k 的总突触输入 $I_k(t)$ 描述为线性滤波后的突触前尖峰序列的和（即尖峰序列与滤波器核 $f_{ki}(t)$ 卷积），也称为脉冲噪声 (Papoulis

1991;Kriener et al 2008):

$$I_k(t) = I_{\text{loc},k}(t) + I_{\text{ext},k}(t) = \sum_{i=1}^N (S_i * f_{ki})(t) + \sum_{i=N+1}^{N+NK_{\text{ext}}} (S_i * f_{ki})(t). \quad (11)$$

$I_k(t)$ 可以表示例如加权输入电流, 突触输入电流 ($f_{ki}(t) =$ 单位突触后电流, PSC), 或游离膜电位 ($f_{ki}(t) =$ 单位突触后电位 (PSP))。所有的突触在动力学上都是相同的, 只有强度不同, 因此我们可以这样写:

$$f_{ki}(t) = W_{ki}f(t). \quad (12)$$

其中 $s_i(t) := (S_i * f)(t)$, 式 (11) 可以重写为:

$$I_k(t) = \sum_{i=1}^N W_{ki}s_i(t) + \sum_{i=N+1}^{N+NK_{\text{ext}}} W_{ki}s_i(t) \quad (13)$$

输入 I_k, I_l 的方差函数为:

$$\begin{aligned} \text{Cov}[I_k(t)I_l(t+\tau)] &= \sum_{i=1}^{N+NK_{\text{ext}}} \sum_{j=1}^{N+NK_{\text{ext}}} \\ &\times W_{ki}W_{lj} \text{Cov}[s_i(t)s_j(t+\tau)] \end{aligned} \quad (14)$$

求和运算可以分解为:

$$\begin{aligned} \text{Cov}[I_k(t)I_l(t+\tau)] &= \sum_{i=1}^{N+NK_{\text{ext}}} W_{ki}W_{li} \text{Cov}[s_i(t)s_i(t+\tau)] \\ &+ \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i}^N W_{ki}W_{lj} \text{Cov}[s_i(t)s_j(t+\tau)] \end{aligned} \quad (15)$$

式 (15) 的第一个求和公式 (i) 包含滤波后的输入穗列的自协方差函数 $\text{Cov}[s_i(t)s_i(t+\tau)]$ 的贡献, 即来自公共输入神经元 $i \in \{1, \dots, N\}$ ($W_{ki}W_{li} \neq 0, W_{ki}^2$)。式 (15) 的第二个求和公式 (ii) 构成了过滤尖峰列的交叉方差函数 $\text{Cov}[s_i(t)s_j(t+\tau)]$, 其中这些尖峰列来自突触前神经元 $i \neq j, i, j \in \{1, \dots, N\}$, 其中我们已经考虑到外部尖峰源是不相关的, 因此 $\text{Cov}[s_i(t)s_j(t+\tau)]$ 对于所有 $\tau] = 0$ 对于所有的 $i, j \in \{N+1, \dots, N+NK_{\text{ext}}\}$ 均成立。很明显, 在环和小世界拓扑结构中, 高度的共享输入应该在神经元之间输入相关性的空间结构中表现出来。两个神经元 k 和 l 在环上的位置越近, 它们共享的突触前神经元 i 就越多。这将导致第一个和的

优势, 除非在第二个和中占比的穗列协方差的一般强度太高, 而第二个和主导结构放大, 因为它对神经元数量的贡献是二次的。如果由于突触前池的结构重叠而导致的输入协方差占主导, 那么这种输入相关性的一部分也应该出现在神经元的输出侧, 即穗列协方差 c_{ij} 也应该是神经元间距离的函数。我们将在下面看到的确实是这样。

因此, 我们将假设所有传入的脉冲序列相关性 c_{ij} 一般依赖于神经元 i, j (神经元沿顺时针方向在环上标记) 的成对距离 $D_{ij} = |i-j|$ 和重连概率 p_r 。利用 Campbell 的射击噪声定理 (Papoulis 1991;Kriener et al 2008), 有 (16) 式成立 (如下页所示):

其中

$$E_t[\cdot] = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2T} \int_{-T}^T (\cdot) dt.$$

这里 $\phi(\tau) = \int_{-\infty}^{\infty} f(t)f(t+\tau)dt$ 代表滤波核 $f(t)$ 的自相关。

我们现在想推导零时滞输入协方差, 即自协方差 a_{in} 和 I_k, I_l 的交叉协方差 c_{in} , 定义为:

$$\text{Cov}[I_k(t)I_l(t)] =: \begin{cases} a_{in,k}(p_r) & \text{for } k = l \\ c_{in,kl}(D_{kl}, p_r) & \text{for } k \neq l \end{cases} \quad (17)$$

$a_i^s(0), c_{ij}^s(0, D_{ij}, p_r)$ 的自协方差和交叉协方差依赖性中, 得到输入相关系数:

$$C_{in}(D_{kl}, p_r) = \frac{c_{in,kl}(D_{kl}, p_r)}{\sqrt{a_{in,k}(p_r) a_{in,l}(p_r)}}. \quad (18)$$

根据 Eq.(16) 的定义, 零时滞下的输入自协方差函数 $a_{in,k}(p_r)$, 即输入 I_k 的方差显式等于:

$$\begin{aligned} a_{in,k}(p_r) &= \sum_{i=1}^N W_{ki}^2 a_i^{s,\text{loc}}(0) \\ &+ \sum_{i=N+1}^{N+NK_{\text{ext}}} W_{ki}^2 a_i^{s,\text{ext}}(0) \\ &+ \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i}^N W_{ki}W_{kj} c_{ij}^s(0, D_{ij}, p_r) \end{aligned} \quad (19)$$

而输入电流 $c_{in}(D_{ij}, p_r)$ 的互协方差为:

$$\begin{aligned} c_{in,kl}(D_{kl}, p_r) &= \sum_{i=1}^N W_{ki}W_{li} a_i^{s,\text{loc}}(0) \\ &+ \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i}^N W_{ki}W_{lj} c_{ij}^s(0, D_{ij}, p_r). \end{aligned} \quad (20)$$

$$\begin{aligned}
E_t [s_i(t)] &= v_i \int_{-\infty}^{\infty} f(t) dt \quad \forall i \in \{1, \dots, N\}, \\
\text{Cov} [s_i(t) s_j(t + \tau)] &= E_t [s_i(t) s_j(t + \tau)] - E_t [s_i(t)] E_t [s_j(t + \tau)] \\
&=: \begin{cases} a_i^{s, \text{loc}}(\tau) = (\psi_{ii} * \phi)(\tau) & \text{if } i = j, i \in \{1, \dots, N\} \\ a_i^{s, \text{ext}}(\tau) = (\psi_{iN+1} * \phi)(\tau) & \text{if } i = j, i \in \{N + 1, \dots, N + NK_{\text{ext}}\} \\ c_{ij}^s(\tau, D_{ij}, p_r) = (\psi_{ij} * \phi)(\tau) & \text{if } i \neq j \text{ and } i, j \in \{1, \dots, N\} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (16)
\end{aligned}$$

为了评估零滞后射击噪声协方差 $a_i^s(0)$ 和 $c_{ij}^s(0, D_{ij}, p_r)$, 我们用式 (10), (16) 进行推导:

$$\begin{aligned}
&\text{Cov} [s_i(t), s_j(t)] \\
&= \begin{cases} a_i^s(0) = v_i \phi(0) & \text{若 } i = j \\ c_{ij}^s(0, D_{ij}, p_r) = c_{ij}(D_{ij}, p_r) \sqrt{v_i v_j} \phi(0) & \text{若 } i \neq j \end{cases} \quad (21)
\end{aligned}$$

假设所有 $i \in \{1 \dots, N\}$ 为 $v_i = v_0$, 其中 v_0 表示神经元的平均静止速率, $v_i = v_0$ 对于所有的 $i \in \{N + 1 \dots, N + NK_{\text{ext}}\}$ 成立, 其中 v_{ext} 表示外部神经元的速率。因此, $a_i^{s, \text{loc}}(0) = v_0 \phi(0)$, 以及 $a_i^{s, \text{ext}}(0) = v_{\text{ext}} \phi(0)$ 对于所有的神经元 $i \in \{1, \dots, N\}$, 及 $i \in \{N + 1, \dots, N + NK_{\text{ext}}\}$ 也分别成立。对于交叉协方差函数, 我们类似地有 $c_{ij}^s(0, D_{ij}, p_r) = v_0 c_{ij}(D_{ij}, p_r) \phi(0)$ 。我们定义 H_k 为炮点噪声方差 a^s 对输入的方差 a_{in} 的贡献 (参见图 3(a))。

$$H_k := a^{s, \text{loc}}(0) \sum_{i=1}^N W_{ki}^2 + a^{s, \text{ext}}(0) \sum_{i=N+1}^{N+K_{\text{ext}}} W_{ki}^2, \quad (22)$$

以 G_{kl} 作为炮点噪声方差 a^s 对输入的交叉协方差 c_{in} 的贡献 (参见图 3(c)):

$$G_{kl}(D_{kl}, p_r) := a^{s, \text{loc}}(0) \sum_{i=1}^N W_{ki} W_{li} \quad (23)$$

L_k 作为炮点噪声交叉协方差 c^s 对输入的自协方差 a_{in} 的贡献 (参见图 3(b))

$$L_k(p_r) := \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i}^N W_{ki} W_{kj} c_{ij}^s(0, D_{ij}, p_r) \quad (24)$$

M_{kl} 作为炮点噪声交叉协方差 c^s 对输入的交叉协方差

c_{in} 的贡献 (参见图 3(d))

$$M_{kl}(D_{kl}, p_r) := \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i}^N W_{ki} W_{lj} c_{ij}^s(0, D_{ij}, p_r). \quad (25)$$

最后, 如果我们假设输入结构同质性, 即这些个体贡献的期望值不依赖于 k 和 l , 而只依赖于相对距离 D_{kl} 和重新布线概率 p_r , 则可以将式 (18) 重写为:

$$\begin{aligned}
C_{\text{in}}(D_{kl}, p_r) &= \frac{c_{\text{in}}(D_{kl}, p_r)}{a_{\text{in}}(p_r)} \\
&= \frac{G(D_{kl}, p_r) + M(D_{kl}, p_r)}{H + L(p_r)}, \quad (26)
\end{aligned}$$

接下来的两节将专门讨论环网络和小世界网络的这些表达式的计算。

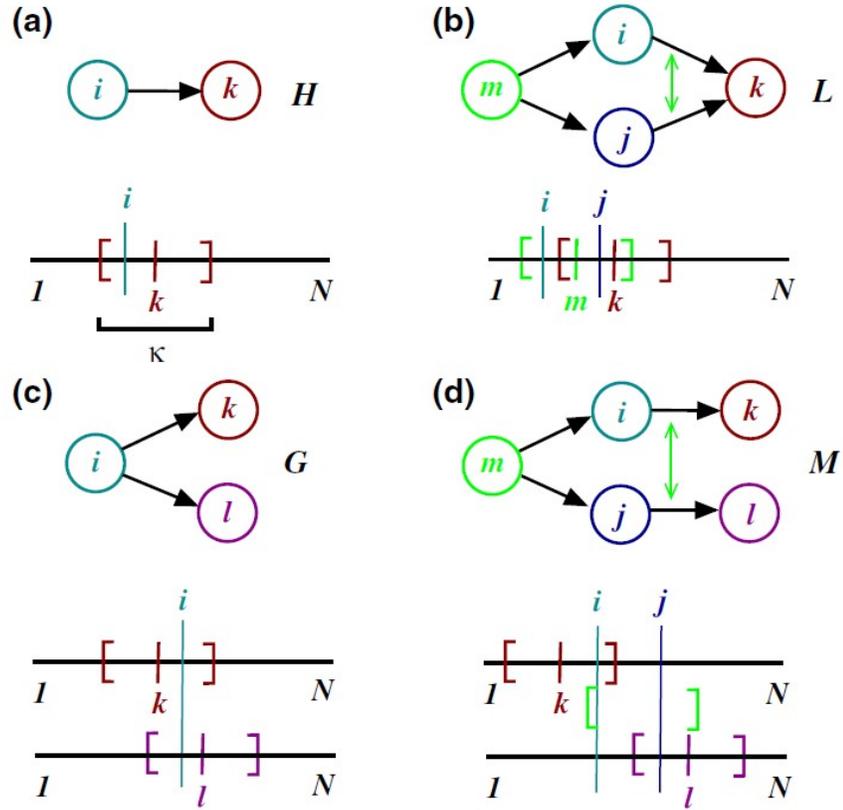
5.1. 环形图

首先我们考虑 dale - compliance 环网络的情况, 即 $p_r = 0$ 。在神经元 k 的局部输入池中, 突触前神经元 i 中的 β_{κ} 的一小部分是兴奋性的, 并且每一次尖峰使突触后神经元去极化 $W_{ki} = J$, 而 $(1 - \beta)\kappa$ 突触前神经元是抑制性的, 每一次尖峰使目标神经元 k 超极化 $W_{ki} = -gJ$ (参见第 2 节)。此外, 每个神经元从外部神经元池接收 K_{ext} 兴奋性输入, $W_{ki} = J$ 。因此, 对于神经元 $k \in \{1, \dots, N\}$ 我们可得到式 (22) 图 3(a) 中的输入变量 $H_k = H$:

$$\begin{aligned}
H &= a^{s, \text{loc}}(0) \sum_{i=1}^N W_{ki}^2 + a^{s, \text{ext}}(0) \sum_{i=N+1}^{N+K_{\text{ext}}} W_{ki}^2 \\
&\stackrel{\forall k}{=} (\kappa J^2 (\beta + g^2(1 - \beta)) v_0 + K_{\text{ext}} J^2 v_{\text{ext}}) \phi(0). \quad (27)
\end{aligned}$$

由于箱体足迹的存在, 单个经过过滤的 spike 串的自协方差 $a^s(0)$ 对输入交叉协方差 $G_{kl}(D_{kl}, 0)$ Eq.(23) 的

Fig. 3 Sketch of the different contributions to the input correlation coefficient $C_{in}(D_{kl}, 0)$, cf. Eq. (26) for the ring graph. The variance $a_{in}(0)$, Eq. (17) of the input to a neuron k is given by the sum of the variances H (panel (a)), Eq. (22) and the sum of the covariances $L(0)$ (panel (b)), Eq. (24) of the incoming filtered spike trains s_i from neurons $i \neq j$ with $W_{ki}W_{kj} \neq 0$. The cross-covariance $c_{in}(D_{kl}, 0)$, Eq. (17) is given by the sum of the variances of the commonly seen spike trains s_i with $W_{ki}W_{li} \neq 0$, $G(D_{kl}, 0)$ (panel (c)), Eq. (23) and the sum of the covariances of the spike trains s_i from non-common input neurons $i \neq j$ with $W_{ki}W_{lj} \neq 0$, $M(D_{kl}, 0)$, Eq. (25). We always assume that the only source of spike train correlations $c_{ij}(D_{ij}, 0)$ stems from presynaptic neurons sharing a common presynaptic neuron m (green)



贡献基本与 H 相同，只是按神经元 k 和 l 的两个突触前神经元池各自的重叠量进行缩放。这种重叠只取决于 k 和 l 之间的距离 D_{kl} ，如图 3(c) 所示。因此，对于所有 $k, l \in \{1 \dots, N\}$:

$$G(D_{kl}, 0) = a^{s,loc}(0) \sum_{i=1}^N W_{ki}W_{li} = \Theta[\kappa - D_{kl}] (\kappa - D_{kl}) J^2 (\beta + g^2(1 - \beta)) v_0 \phi(0), \quad (28)$$

由于排除了自耦合和抑制神经元相对于车厢足迹的相对位置，这些轻微的调制，但对于较大的 κ ，这些修正可以忽略不计。 $\Theta[x]$ 是 Heaviside 阶跃函数，如果 $x \geq 0$ 则等于 1，如果 $x < 0$ 则等于 0。如果所有来自局部神经元的脉冲序列都是不相关的泊西尼的，并且外部驱动是直流电，那么完整的输入协方差来源于结构（即共输入）相关系数 $C_{struc}(D_{kl}, p_r) := \frac{G(D_{kl}, p_r)}{H}$ ，然后可以写成：

$$C_{struc}(D_{kl}, 0) = C_{in}(D_{kl}, 0)|_{c^s=0} = \frac{c_{in}(D_{kl}, 0)}{a_{in}(0)} \Big|_{c^s=0} = \frac{G(D_{kl}, 0)}{H} = \left(1 - \frac{D_{kl}}{\kappa}\right) \Theta[\kappa - D_{kl}]. \quad (29)$$

然而，穗列相关性 $c_{ij}(D_{ij}, 0)$ 显示出明显的距离依赖性衰减，并达到不可忽略的振幅，高达 $c_{ij}(1, 0) \approx 0.04$ (图 4(c))。下面我们将使用 $c_{ij}(D_{ij}, 0)$ 的距离依赖性的两种近似，一种是线性关系，一种是指数关系。我们首先假设在区间 $(0, \kappa]$ 上的线性衰减 (图 4(c)，黑色)。这种选择是由两个假设驱动的。首先，我们假设峰值相关性的主要来源来自结构输入相关性 $C_{struc}(D_{ij}, 0)$ ，式 (29)，对于单独输入神经元 i, j ，即两个输入尖峰序列 S_i 和 S_j 之间的相关性强度取决于它们的突触前输入池的重叠，由它们的神经元间距离 D_{ij} 决定。类似于前面导致共同输入相关性 $G(D_{kl}, 0)/H$ ，式 (29) 的推理，因此，如果 $D_{ij} \geq \kappa$ ，神经元 i 和 j 之间的输出峰串相关性将为零。此外，当神经元 i 和 j 在 k 和 l 的输入电流之间的距离为 $\kappa/2$ ，即 $D_{ki} < \kappa/2$ 和 $D_{lj} < \kappa/2$ 时，它们才会对 k 和 l 的输入电流做出贡献。因此，对于 $S_i, S_j, i \neq j$ 对神经元 k 和 l 的输入协方差的相关性，必须在 $\kappa + 2\kappa/2 = 2\kappa$ 的范围内。此外，我们假设公共输入相关函数 $C_{struc}(D_{ij}, 0)$ 以相同的传输增益 $\gamma := c_{ij}(1, 0)/C_{struc}(1, 0)$ 线性传输到 i 和 j 的输出侧。因此，我们对经过过滤的从神经元 i 到 k 和从神经元 j 到 l 的输入尖峰序列之间的距离相关函数做了以下的

ansatz(我们总是用 $|_{kl}$ 表示对 k 和 l 的依赖性):

$$\begin{aligned} C_{\text{struc}}(D_{kl}, 0) &= C_{\text{in}}(D_{kl}, 0)|_{c^s=0} = \frac{c_{\text{in}}(D_{kl}, 0)}{a_{\text{in}}(0)} \Big|_{c^s=0} \\ &= \frac{G(D_{kl}, 0)}{H} = \left(1 - \frac{D_{kl}}{\kappa}\right) \Theta[\kappa - D_{kl}]. \end{aligned} \quad (30)$$

对于 Eq.(19) 中的第三个和, 将得到所以 $k \in 1 \dots, N$, 均有以下式子成立:

$$\begin{aligned} L_k^{\text{lin}}(0) &= \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i}^N W_{ki} W_{kj} c_{ij}^{s, \text{lin}}(0, D_{ij}, 0) \\ &\stackrel{\forall k}{=} \frac{\gamma J^2}{3} (2\kappa - 1)(\kappa - 1)(\beta - g(1 - \beta))^2 \nu_0 \phi(0). \end{aligned} \quad (31)$$

对于式子 (20) 中的第二项, 有:

$$M^{\text{lin}}(D_{kl}, 0) = \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i}^N W_{ki} W_{lj} c_{ij}^{s, \text{lin}}(0, D_{ij}, 0), \quad (32)$$

这同样只取决于距离, 所以我们去掉了 M 的下标。它在附录 B 中推导出来, 由式 (67) 明确给出。用 ansatz Eq.(30) 计算 $L^{\text{lin}}(0)$ 和 $M^{\text{lin}}(D_{kl}, 0)$ 后, 绘制 $C_{\text{in}}(D_{kl}, 0)$ 作为距离的函数, 得到如图 4(a) 所示曲线。很明显 (图 4(c)), 作为距离的函数, 线性拟合过高估计了峰值序列相关性, 相关性传输随着神经元间距离的增加而降低, 即输入相关性 C_{in} 的强度是非线性的 (De la Rocha et al 2007; Shea-Brown 等人, 2008)。这导致了对于距离 $D_{kl} \geq \kappa$ 的总输入相关性的高估 (图 4(a))。如果我们用一个在 $D_{kl} = \kappa$ 处有截止点的衰减指数函数来拟合神经元 i 和 j 的穗列相关性的距离依赖性:

$$c_{ij}^{\text{exp}}(D_{ij}, 0) = \gamma e^{-\eta D_{ij}} \Theta[\kappa - D_{ij}] \quad (33)$$

并将相应的参数 γ 和 η 拟合到由模拟得到的值, 即方程 (31)(32) 中的和。仍然可以简化为简单的术语 (参见方程 (69), (70)), 在整个距离范围内, 与观测到的输入相关性的对应关系变得非常好 (图 4(b))。我们得出结论, 由于 dale-一致性环网络的结构特性, 相邻神经元的强公共输入相关性 C_{struc} 主要导致大小为 $\sim \kappa$ 的神经元群的时空相关峰值

然而, 我们看到 (参见图 2(d)), 如果我们放松戴尔的原理并考虑混合神经元, 环网络中的峰值活动将变得高度异步不规则。由于兴奋性、抑制性和外部突触的数量对所有神经元来说都是相同的, 因此混合神

经元的 $H, L^{\text{lin}}(0)$ 和 $M^{\text{lin}}(D_{kl}, 0)$ 的表达式也是相同的, 但共同的输入相关性变为 (期望值 E_W 是关于网络实现的)。

$$\begin{aligned} \frac{E_W [G^{\text{hyb}}(D_{kl}, 0)]}{\nu_0 \phi(0)} &= \Theta[\kappa - D_{kl}] \\ &\times (\kappa - D_{kl}) J^2 (\beta^2 + g^2(1 - \beta)^2 - 2g\beta(1 - \beta)) \end{aligned} \quad (34)$$

因此, G^{hyb} 和 G 的比值对应于随机网络的报告 (Kriener et al 2008), 对于这里使用的参数等于 0.02。这与混合环网络的平均输入相关性一致 (图 4(e))。因此, 在符合 dale 的环网络中, 它们的相关性只有大约一半 (图 4(c))。如果我们假设最高可能的输入相关的相关传输与 Dale 情况 ($\gamma \approx 0.04$) 相同, 我们估计的穗列相关数量级为 $c_{ij} \sim 10^{-4}$ 。从模拟中测量的平均值确实给出了该范围的相关性 (图 4(f)), 因此, 与混合随机网络 (Kriener et al 2008) 的顺序相同。正如我们将在第 6 节中所展示的, 输入相关系数 $C_{\text{in}}^{\text{hyb}}(D_{kl}, 0)$ 中的分布以接近零为中心, 在零处有一个峰值, 并且有负贡献和正贡献。然而, 在符合 dale 的环网络中, 我们只观察到接近 1 的正相关系数 (如果我们对所有神经元施加相同的外部输入, 它只能达到 $C_{\text{in}}(1, 0) = C_{\text{struc}}(1, 0) = 1$)。这转移到峰值生成过程中, 从而解释了由于混合网络中公共输入的去相关, 两种网络类型中种群峰值计数的不同 Fano 因素 (参见附录 A 表 1), 以及显著不同的全局峰值行为。

5.2. 小世界网络

如前所述, 聚类系数 C (cf. Eq.(5)) 与两个神经元 l 和 k 之间的共享输入量 $\alpha \sum_{i=1}^N W_{ki} W_{li}$ 直接相关, 因此也与距离相关的强度有关。当它接近随机图值时, 就像 $p_r > 0.3$ 的情况一样, 输入相关性也变得类似于相应的平衡随机网络 (参见图 5)。如果我们通过重新连接小部分 p_r 连接来逐步随机化网络, 输入方差 H 不受影响。然而, 由共同输入 $G(D_{kl}, p_r)$ 引起的输入协方差不仅取决于距离, 还取决于 p_r 。环网络的箱车足迹在重新布线过程中会被稀释, 因此距离 $D_{kl} < \kappa$ 不再意味着两个箱车重叠 ($\kappa - D_{kl}$) 内的所有神经元都投射到两个或任意一个神经元 k, l (cf. 附录 B, 图 8(B))。与此同时, 在重新布线过程中, 接收车厢外神经元输入的可能性也会增加。这些贡献与成对距离无关。尽

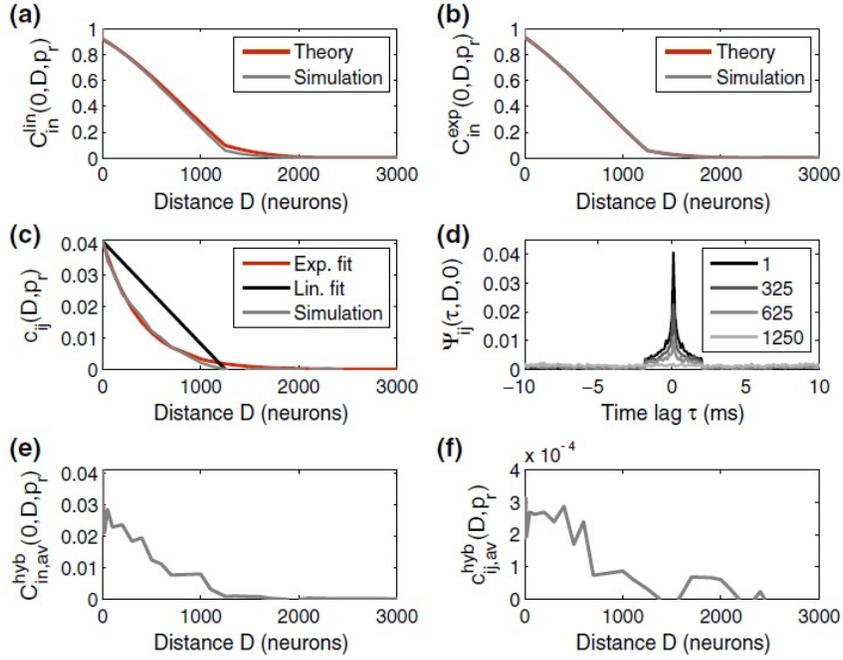


Fig. 4 Input current (a, b, e) and spike train (c, f) correlation coefficients as a function of the pairwise interneuronal distance D for a ring network of size $N = 12,500$, $\kappa = 1,250$, $g = 6$, $J = 0.1$ mV with βN equidistantly distributed inhibitory neurons and $K_{\text{ext}} = 1,000$ external Poisson inputs per neuron of strength $\nu_{\text{ext}} = 15$ Hz each. (a) depicts the input correlation coefficients Eq. (18) derived with the assumption that the spike train correlation coefficients $c_{ij}(D, 0)$ go linearly like $c_{ij}^{\text{lin}}(D, 0) = 0.0406(1 - D/\kappa)\Theta[\kappa - D]$, cf. Eq. (30), and (b) fitted as a decaying exponential function $c_{ij}^{\text{exp}}(D, 0) = 0.0406 e^{-0.0025 D}$ (red). The gray curves show the input correlations estimated from simulations. (c) shows the spike train correlation coefficients estimated from simulations (gray), and both the linear (black) and exponential

fit (red) used to obtain the theoretical predictions for the input correlation coefficients in (a) and (b). (d) shows the measured spike train cross-correlation functions $\psi_{ij}(\tau, D, 0)$ for four different distances $D = \{1, 325, 625, 1250\}$. (e) shows the average input correlation coefficients (averaged over 50 neuron pairs per distance) and (f) the average spike train correlation coefficients measured in a hybrid ring network (for the full distribution cf. Fig. 7(c)). Note, that the average input correlations in (e) are even smaller than the spike train correlations in (c). For each network realization, we simulated the dynamics during 30 s. We then always averaged over 50 pairs for the input current correlations and 1,000 pairs for the spike train correlations with selected distances $D \in \{1, 10, 20, \dots, 100, 200, \dots, 6,000\}$

管如此，只要 $p_r < 1$ ，两个具有 $D_{kl} < \kappa$ 的神经元 k, l 从 (稀释的) 箱车重叠区域内的普通神经元中获得输入的概率总是高于从网络其余部分的普通神经元中获得突触的概率：那些未被选择重新布线的输入突触坚持在箱车的足迹上，同时箱车在随机重新布线过程中重新获得其突触的一小部分。所以，如果 $D_{kl} < \kappa$ 对于两个神经元 k 和 l 的公共输入有三个不同的来源我们必须考虑到：神经元在输入箱卡的重叠，还有或重新建立他们的突触 k 和 l (可能在区域在图 8(b) 中的 a 区域)，那些没有任何突触 k 或 l ，但项目 k 和 l 后重新布线 (可能在图 8(b) 的区域 c)，和那些在一个神经元的货车车厢足迹 k 和随机 l 之外的另一个中枢神经元的货车车厢足迹 (可能在在图 8 (b) 的 b 区域)。这意味着，在重新连接后，神经元可以由于“b”和“c”区域的共同输入而相互关联，即使它们的距离比 κ 还要远。这些仅由随机重接线引起的相关性与 k 和 l 之间的距离无关。所有这些对总公共输入协方差 $G_{kl}(D_{kl}, p_r)$ 的

贡献的概率在附录 B 中详细推导。忽略由排除自连接所引起的微小改动，对于所有的 $k, l \in \{1, \dots, N\}$ ，有：

$$\begin{aligned}
 G(D_{kl}, p_r) &= \mathbb{E}_W \left[\sum_{i=1}^N W_{ki} W_{li} v_i^{s, \text{loc}}(p_r) \right] \\
 &\Rightarrow \frac{G(D_{kl}, p_r)}{J^2 (\beta + g^2(1 - \beta)) \nu_0 \phi(0)} \\
 &= \begin{cases} p_1^2 (\kappa - D_{kl}) + p_2^2 (N - \kappa - D_{kl}) \\ \quad + 2p_1 p_2 D_{kl} & \text{若 } D_{kl} < \kappa \\ p_2^2 (N - 2\kappa) + 2p_1 p_2 \kappa & \text{其他} \end{cases} \quad (35)
 \end{aligned}$$

其中 $P_1(p_r), P_2(p_r)$ 的推导详见附录 B:

$$p_1(p_r) = (1 - p_r) + \frac{p_r^2 \kappa}{N - (1 - p_r) \kappa} \quad (36)$$

$$p_2(p_r) = \frac{p_r \kappa}{N - (1 - p_r) \kappa} \quad (37)$$

由于我们总是假设穗列相关 $c_{ij}(D_{ij}, p_r)$ 仅仅是由传递到输出的公共输入相关引起的，即它们

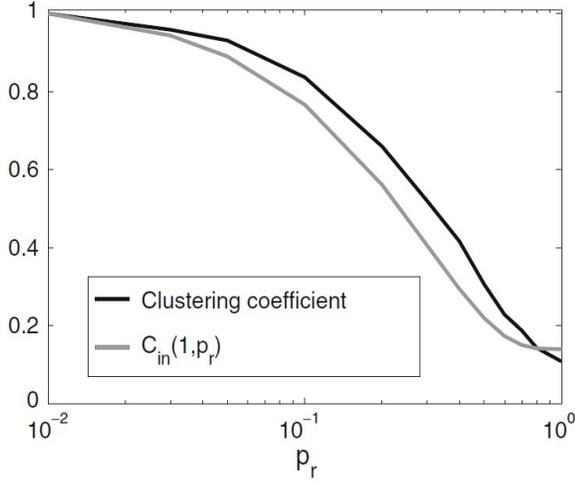


Fig. 5 Clustering coefficient $C(p_r)/C(0)$ (black) versus the normalized input correlation coefficient $C_{in}^{dale}(1, p_r)/C_{in}^{dale}(1, 0)$ (gray) estimated from simulations and evaluated at its maximum at distance $D = 1$ in a semi-log plot. $C_{in}^{dale}(1, p_r)/C_{in}^{dale}(1, 0)$ decays slightly faster with p_r than the clustering coefficient, but the overall shape is very similar. This shows how the topological properties translate to the joint second order statistics of neuronal inputs

是 $C_{struc}(D_{ij}, p_r)$ 的某个函数，为了函数形式 $c_{ij}^s(0, D_{ij}, p_r)$ ，在 ansatz 中，我们必须考虑的考虑到这一点。同样，如果 $D_{kl} < 2\kappa$ ，这些穗序列相关性导致输入 I_k, I_l 的交叉协方差。通过线性距离相关假设，我们得到下式 (38)(参见附录 B):

并且对于所有的 $k, l \in \{1, \dots, N\}$ ，有以下式子成立:

$$\begin{aligned} L^{lin}(p_r) &= \mathbb{E}_W \left[\sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i}^N W_{ki} W_{kj} c_{ij, lin}^s(0, D_{ij}, p_r) \right] \\ &= \gamma(p_r) J^2 (\beta - g(1 - \beta))^2 \frac{(\kappa - 1)}{3} v_0 \phi(0) \times \dots \\ &\times (p_1^2(2\kappa - 1) + p_2(2p_1(\kappa + 1) + p_2(3N - 4\kappa - 1))) \end{aligned} \quad (39)$$

其中，我们分别假设所有神经元和神经元对的峰值序列的速率、自协方差和交叉协方差是相同的。 $M_{lin}(D_{kl}, p_r)$ 可以像以前一样进行计算。因此，与 $p_r = 0$ 时相同的程序给出了 $p_r \neq 0$ 时各自的距离相关输入相关性 (参见附录 B)。与观测曲线的对应关系很好 (图 6)。另一方面，如果我们应用截止指数拟合:

$$c_{ij}^{exp}(D_{ij}, p_r) = \gamma(p_r) e^{-\eta(p_r)D_{ij}} \Theta[\kappa - D_{ij}], \quad (40)$$

在距离相关的脉冲序列协方差函数中，炮点噪声协方差为下式 (41) 所示: 有了这个 ansatz，预测的和测量

的输入相关性 $C_{in}(D_{kl}, p_r)$ 的对应关系几乎是完美的，就像环图 (图 6) 的情况一样。对于随机网络，峰值相关性 $c_{ij}(D_{ij}, 1)$ 与距离无关，并与网络连接成正比 ϵ (参见 Kriener et al(2008))，即 $c_{ij}(D_{ij}, 1) = \epsilon\gamma(1)$ 这确实是线性 ansatz 的情况，我们可以很容易地用 $p_1(1) = p_2(1) = \kappa/N$ 来检验。参见式 (36),(37)。

对于用指数拟合的穗列相关关系， $p_r \rightarrow 1$ 时相关长度 $1/\eta(p_r)$ 实际上是发散的，式 (41) 给出了 $D_{kl} < 2\kappa$ 的错误极限。从图 6(b) 中可以看到，当网络离开小世界区域 ($p_r > 0.3$) 时，峰值相关的距离依赖性接近线性关系，线性模型变得更加合适 (30)。

6. 在环形及随机网络中，相关系数的分布

在推导了不同神经网络类型中输入的距离相关系数之后，我们现在可以求相关系数的分布。在下文中，我们将定量分析限制在加权输入电流的相关性上，但定性结果也适用于不同的线性突触滤波器核 $f_{ki}(t)$ ，参见第 5 节。注意，平均结构输入相关系数 $\bar{c}_{struc}^{dale/hyb}$ 与环形或随机拓扑无关，在 Dale 和混合模式情况下，分布则有显著差异 (图 7)。

环网络

$$\bar{c}_{struc, ring}^{dale} = \sum_{D=1}^{\kappa-1} P(D) \left(1 - \frac{D}{\kappa}\right) = \frac{\kappa - 1}{N} \approx \epsilon \quad (42)$$

其中承兑距离的分布 $P(D) = \frac{2}{N} \Theta[\frac{2}{N} - D]^3$ ，并且:

$$\begin{aligned} \bar{C}_{struc, ring}^{hyb} &= \sum_{D=1}^{\kappa-1} P(D) \left(1 - \frac{D}{\kappa}\right) \frac{(\beta - g(1 - \beta))^2}{\beta + g^2(1 - \beta)} \\ &= \frac{\kappa - 1}{N} \frac{(\beta - g(1 - \beta))^2}{\beta + g^2(1 - \beta)} \approx \epsilon \frac{(\beta - g(1 - \beta))^2}{\beta + g^2(1 - \beta)} \end{aligned} \quad (43)$$

³ 距离 D 中的神经元密度一般表现为 $P(D) \sim D^{dim-1}$ ，维数为 dim

$$\begin{aligned} \left. \frac{c_{ij}^{s,lin}(0, D_{ij}, p_r)}{\nu_0 \phi(0)} \right|_{kl} &= c_{ij}^{lin}(D_{ij}, p_r)|_{kl} = \gamma(p_r) C_{\text{struc}}(0, D_{ij}, p_r)|_{kl} \\ &= \begin{cases} \frac{\gamma(p_r)}{\kappa} \Theta[\kappa/2 - |i - k|] \Theta[\kappa/2 - |j - l|] \Theta[\kappa - |i - j|] \\ \times (p_1^2 (\kappa - D_{ij}) + p_2^2 (N - \kappa - D_{ij}) + 2p_1 p_2 D_{ij}) & \text{若 } D_{kl} < 2\kappa \\ \frac{\gamma(p_r)}{\kappa} (p_2^2 (N - 2\kappa) + 2p_1 p_2 \kappa) & \text{其他} \end{cases} \end{aligned} \quad (38)$$

$$\begin{aligned} \left. \frac{c_{ij}^{s,exp}(0, D_{ij}, p_r)}{\nu_0 \phi(0)} \right|_{kl} &= c_{ij}^{exp}(D_{ij}, p_r)|_{kl} \\ &= \begin{cases} \gamma(p_r) \Theta[\kappa/2 - |i - k|] \Theta[\kappa/2 - |j - l|] \Theta[\kappa - |i - j|] \\ \times \left(p_1^2 e^{-\eta(p_r) D_{ij}} + p_2^2 \frac{N - \kappa - D_{ij}}{\kappa} + 2p_1 p_2 \frac{D_{ij}}{\kappa} \right) & \text{若 } D_{kl} < 2\kappa \\ \gamma(p_r) (p_2^2 \frac{N - 2\kappa}{\kappa} + 2p_1 p_2) & \text{其它} \end{cases} \end{aligned} \quad (41)$$

随机网络 (Kriener et al. 2008)

$$\bar{C}_{\text{struc, rand}}^{\text{dale}} = \frac{\epsilon^2 (\beta + g^2(1 - \beta))}{\epsilon (\beta + g^2(1 - \beta))} = \epsilon, \quad (44)$$

并且:

$$\bar{C}_{\text{struc, rand}}^{\text{hyb}} = \frac{\epsilon^2 (\beta - g(1 - \beta))^2}{\epsilon (\beta + g^2(1 - \beta))} = \epsilon \frac{(\beta - g(1 - \beta))^2}{\beta + g^2(1 - \beta)}, \quad (45)$$

其中 $(1 - \beta)$ 和 β 是每个神经元抑制和兴奋输入的分数 (每个对所有神经元都是一样的)。

给出了随机戴尔网络中结构相关系数的分布:

$$\begin{aligned} P(C_{\text{struc}}^{\text{dale}} = c) &= \sum_{Q_E, Q_1} \delta_{c, C_{\text{struc}}^{\text{dale}}(Q_E, Q_1)} P(Q_E | N_E, K_E) P(Q_1 | N_1, K_1) \\ &= \sum_{Q_1=0}^{K_1} P(c \cdot \zeta - g^2 Q_1 | N_E, K_E) P(Q_1 | N_1, K_1) \end{aligned} \quad (46)$$

其中 $\zeta = K_E + g^2 K_1 Q$ 为共同抑制输入数, Q_E 为兴奋输入数,

$$C_{\text{struc}}^{\text{dale}} = \frac{Q_E + g^2 Q_1}{K_E + g^2 K_1}, \quad (47)$$

以及:

$$P(Q_{E/I} | N_{E/I}, K_{E/I}) = \frac{\binom{K_{E/I}}{Q_{E/I}} \binom{N_{E/I} - K_{E/I}}{K_{E/I} - Q_{E/I}}}{\binom{N_{E/I}}{K_{E/I}}}. \quad (48)$$

注意 $P(Q_{E/I} \text{ mid } N_{E/I} \text{ } K_{E/I}) = 0$ 对于非整数 $Q_{E/I}$ 随机混合网络的相关系数分布推导于附录 D。

对于环图结构相关系数分布 $P(C_{\text{struc}}(D, 0))$ 在原点处的概率质量为 $\frac{N-2\kappa}{N}$, 离散开放区间 $(0, 1)$ 的概率质量为 $\frac{2}{N}$, 在 1 处的概率质量为 $\frac{1}{N}$, 如果我们包括距离 $D = 0$ 的方差。然而, 由于不可忽略的峰值序列相关性 $c_{ij}(D, 0)$, 实际测量的输入相关性 $c_{in}(D, 0)$ dale 具有相当不同的分布, 由于正输入相关性直到距离 $\sim 2\kappa$, 在 0 处质量较小。它们可以用完整的理论很好地描述, 该理论具有第 5.1 节中所述的峰串相关的指数 ansatz, Eq.(41)。这两种极限情况强调了输入 (次阈值) 相关性的分布可能提供了关于是否存在高度局部共享输入 (重尾概率分布 $P(C_{\text{struc}})$) 的有价值的信息, 或者它是否是 Dale-conform 网络中的随机连接所期望的。

7. 讨论

我们分析了具有环形、小世界和随机拓扑结构的稀疏神经网络的活动动力学。在具有高聚类系数的网络中, 如环网络和小世界网络, 相邻的神经元倾向于高度同步地放电。随着随机性的增加, 受重新布线概率 p_r 的控制, 活动变得更加异步, 但即使在随机网络中, 我们也观察到种群峰值计数的高 Fano 因子 FF,

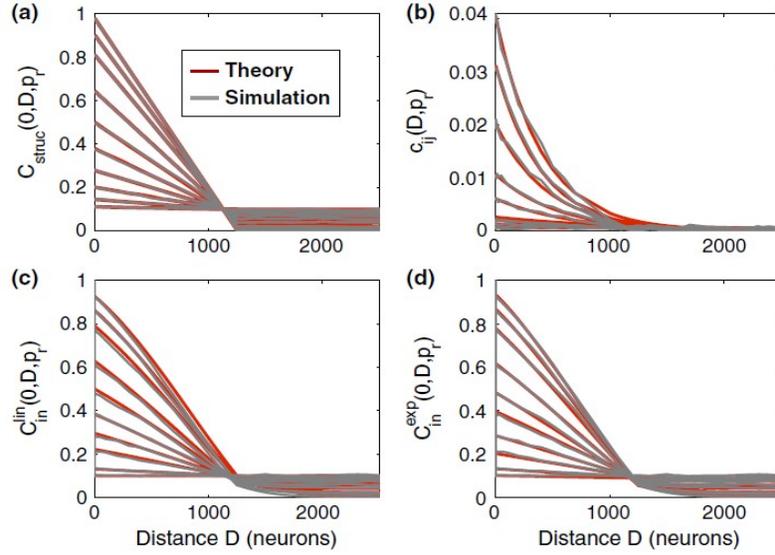


Fig. 6 Structural (a), spike train (b), and input (c, d) correlation coefficients as a function of the rewiring probability p_r and the pairwise interneuronal distance D for a ring network of size $N = 12,500$, $\kappa = 1,250$, $g = 6$, $J = 0.1$ mV with βN equidistantly distributed inhibitory neurons and $K_{\text{ext}} = 1,000$ external Poisson inputs per neuron of strength $v_{\text{ext}} = 15$ Hz each. (a) The structural correlation coefficients $C_{\text{struct}}(D, p_r) = \frac{G(D, p_r)}{H}$. For $p_r = 0$ they are close to one for $D = 1$ and tend to zero for $D = 1,250$. These would be the expected input correlation coefficients, if the spike train correlations were zero and the external input was DC. (b) shows the spike train correlations $c_{ij}(D, p_r)$ as estimated from simulations (gray) and the expo-

ponential fits $c_{ij}^{\text{exp}} \sim c_{ij}(1, p_r)e^{-\eta(p_r)D}$ (red) we used to calculate $C_{\text{in}}(D, p_r)$ as shown in panel (d). (c) shows the input correlation coefficients $C_{\text{in}}(D, p_r)$ (gray) estimated from simulations and the theoretical prediction (red) using linear fits of the respective $c_{ij}^{\text{lin}}(D, p_r)$. (d) shows the same as (c), but with $c_{ij}^{\text{exp}}(D, p_r)$ fitted as decaying exponentials as shown in panel (c). For each network realization, we simulated the dynamics for 30 s. We then always averaged over 50 pairs for the input current correlations and 1,000 pairs for the spike train correlations with selected distances $D \in \{1, 10, 20, \dots, 100, 200, \dots, 6000\}$ and rewiring probabilities $p_r \in \{0, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8\}$, always shown from top to bottom

表明其剩余同步。⁴如 Kriener 等人 (2008) 所示, 在同时具有兴奋性和抑制性突触投射的混合神经元中, 这些波动被强烈减弱。

在这里, 我们证明了混合神经元的引入会导致高度异步 ($\text{FF} \approx 1$) 的种群活动, 即使是在环形拓扑的网络中。最近的实验数据表明, 锥体细胞之间存在大量快速可靠的耦合, 这些耦合是有效抑制的 (Ren et al 2007), 可能被解释为杂交样耦合。然而, 混合概念与一般范式相矛盾, 即锥体细胞去极化所有突触后靶点, 而抑制性中间神经元超极化它们, 这一范式被称为戴尔原理 (Li and Dayan 1999; Dayan and Abbott 2001; Hoppensteadt and Izhikevich 1997)。正如我们在这里所展示的, 严重违反 Dale 原理将使网络拓扑的细节变得毫无意义, 甚至可能阻碍功能上潜在的重要过程, 例如环形网络中的模式形成或线吸引子 (参见 Ben-Yishai 等, 1995; Ermentrout 和 Cowan 1979), 或循环皮层网络中同步活动的传播 (Kumar et al 2008a)。

我们证明了 Dale-conform 和混合网络中种群活动波动幅度的差异可以从两种网络类型的输入相关结构的差异来理解。我们将 Kriener 等人 (2008) 提出的 ansatz 扩展到具有环形和小世界拓扑结构的网络, 并导出了神经元成对距离和重新连接概率依赖性的输入相关性。由于环网络和小世界网络中相邻神经元的输入池有很强的重叠, 在稀疏平衡随机网络中证明的不同神经元的穗列不相关的假设不再有效。我们拟合了距离相关的瞬时峰值序列相关性, 并充分考虑了它们。这导致了对输入相关性的高度精确的预测。

然而, 对相关性的完全自治处理超出了本文所介绍的分析范围。正如我们在 5.1 节中看到的, 在戴尔一致性环图中, 神经元基本上覆盖了几乎为 1 (取决于不相关的外部输入的方差水平) 和 0 之间的正输入相关强度的整个谱, 作为对距离 D 的函数。如果我们观察输入和输出相关强度之间的比值, 我们看到它不是恒定的, 但相关性越强, 增益越高。这种非线性相关传输的确切机制需要进一步分析。De la Rocha 等人 (2007) 和 Shea-Brown 等人 (2008) 最近对整合-激活神经元中相关转移的分析表明, 在 $C_{\text{in}} \in [0, 0.3]$ 很小的情况下, 刺串相关可以写成输入相关的线性函数。对于较大的

⁴ 这是由于网络的有限规模。当网络规模 $N \rightarrow \infty$ 时, 异步不规则状态变为稳定状态。

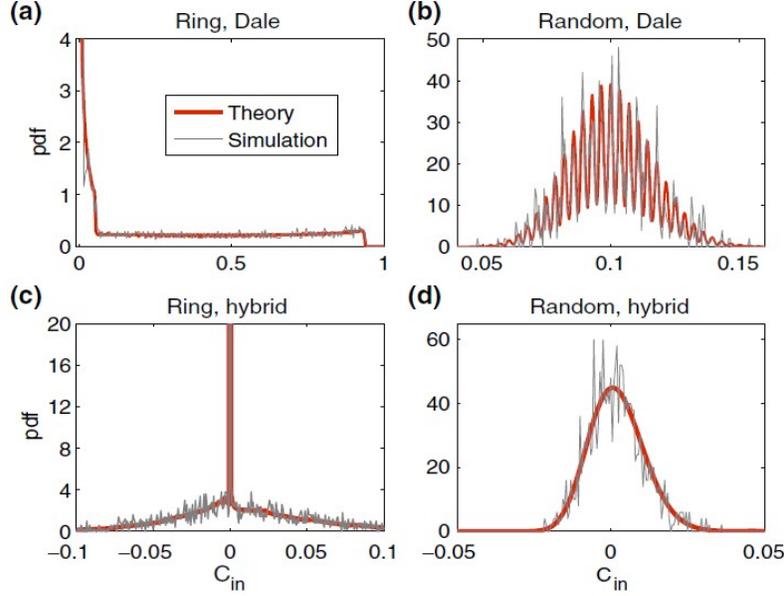


Fig. 7 Estimated (gray) and predicted (red) input correlation coefficient probability density function (pdf) for a Dale-conform (a) ring and (b) random network, and for a hybrid (c) ring and (d) random network. ($N = 12,500$, $\kappa = \epsilon N = 1,250$, $g = 6$, estimation window size 0.005). The estimated data (gray) stem from 10s of simulated network activity and are compared with the structural input correlation probability mass functions $P(C_{\text{struc}})$ in (b), (c), and (d) as derived in Eq. (46), Eq. (73), and Appendix D (red, binned with the same window as the simulated data), and compared to the full theory including spike correlations in (a, red). In (b), (c), and (d) the spike correlations are very small and hence close to the distributions predicted from the structural correlation C_{struc} (red). For the ring network, however,

the real distribution differs substantially, due to the pronounced distance dependent spike train correlations. To obtain the full distribution in (a) and (c), we recorded from 6,250 subsequent neurons. Both have their maxima close to zero, we clipped the peaks to emphasize the less trivial parts of the distributions (the maximum of the pdf in (a) is 142 in theory and 136 in the estimated distribution; the maximum of the pdf in (b) is 160 in theory and 156 in the estimated distribution). For the random networks (b, d), we computed all pairwise input correlations of a random sample of 50 neurons. The oscillations of the analytically derived pdf in (b, red) are due to the specific discrete nature of the problem, cf. Eq. (46)

C_{in} (De la Rocha et al 2007; 然而, Shea-Brown 等人 2008) 报告了超线性相关传递。通过一种使用相关高斯过程的替代方法 (Tchumatchenko 等, 2008 年), 也可以观察到这种相关传输特性, 并对任意输入相关强度进行解析推导。这些结果都符合我们观察到的输入相关强度对穗序列相关性的非线性依赖, 并通过神经元间距离的指数衰减拟合。

我们看到相关性在被转移到神经元的输出端时被削弱, 但正如预期的那样, 在环网络中相邻神经元的相关性要高得多, 就像在接受或多或少不相关的外部输入的同质相关随机网络中一样。穗列协方差函数是三角型的假设无疑是一种过度简化, 特别是在符合 dale 的环形网络中 (参见 $\Phi_{ij}(\tau D, 0)$, 图 4(D) 的穗列互相关函数例子)。如果穗数单位大小 h 增加, 协方差函数的时间宽度会导致穗串相关性的估计增加。在符合 dale 的环图中, 我们发现当 $h = 0.1\text{ms}$ 时, $c_{ij}(1, 0) \leq 0.041$ (参见图 4(c), (d))。对于 $h = 10\text{ms}$, 膜时间常数 τ_m 量级的时间窗, 我们观察到 $c_{ij}(1, 0) \leq 0.25$ (未显示)。这涵盖了实验研究中报告的相关性谱, 范围从

0.01 到约 0.3 (Zohary et al 1994; Vaadia et al 1995; Shadlen and Newsome 1998; Bair et al . 2001)。然而, 对于混合网络, 无论拓扑结构如何, 两两关联在零附近有一个狭窄的分布。这就解释了混合神经网络中高度异步的动态。

最后, 我们认为, 随机选择的细胞内记录神经元的成对相关系数分布可能提供了一种区分不同神经网络拓扑结构的方法。然而, 真正的神经元具有基于电导的突触, 它们的过滤强烈依赖于膜去极化 (Destexhe et al 2003; Kuhn 等人 2004)。此外, 峰值是时间上延伸的事件, 通常具有不同的突触时间尺度, 传输延迟是分布的, 可能取决于神经元之间的距离。这些影响, 以及其他影响, 可能会扭曲这里给出的结果。尽管如此, 尽管细胞内记录在技术上比细胞外记录更复杂, 但它们基本上是模拟信号, 因此与从低速率峰值神经元估计成对峰值序列相关性相比, 需要更短的记录时间来获得足够好的统计数据 (Lee et al 2006)。因此, 膜电位相关的钟形分布可能暗示着一个潜在的随机网络结构, 而重尾分布应该观察到具有局部受限邻域的网络。自然

地, 这种分布将取决于采样区域和感兴趣的神经元类型的足迹之间的关系。对于模型和真实的神经元组织都是如此。关于潜在的输入足迹的一些想法, 例如从轴突和树突乔木的重建 (Hellwig 2000;Stepanyants et al 2007), 可以帮助估计必须覆盖的空间距离。这也是人们感兴趣的空间尺度问题: 如果人们最感兴趣的是非常小的、小于 $200\mu\text{m}$ 的本地网络, 这种网络的连接概率可能被认为是近似均匀的 (Hellwig 2000;Stepanyants et al 2007), 相关系数分布将类似于随机拓扑。然而, 如果采样数毫米, 由于弱相关神经元对的相对数量增加, 分布可能更倾向于重尾形状。在这种尺度下, 二维上的径向不均匀性 (例如由于轴向斑块 (Lund et al 2003)) 或三维上皮层层内部和之间的不同连接概率 (Binzegger et al 2004) 也必须考虑在内, 因为它们将扭曲此处所作的过度简化的连通性假设。总之, 我们认为, 本文提出的研究方向的进一步延伸可能提供一种通过分析输入统计数据来访问神经网络结构特征的方法。这最终可能有助于将由于网络结构的特殊性而产生的相关性与由于来自其他领域的相关输入 (如感官输入) 而产生的相关性区分开来, 并提供对结构和功能之间关系的洞察。

致谢

We thank Benjamin Staude, Marc Timme, and two anonymous reviewers for their valuable comments on an earlier version of the manuscript. We gratefully acknowledge funding by the German Federal Ministry of Education and Research (BMBF grants 01GQ0420 and 01GQ0430) and the European Union (EU Grant 15879, FACETS). All network simulations were carried out with the NEST simulation tool (<http://www.nest-initiative.org>).

开源

This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Noncommercial License which permits any noncommercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the

original author(s) and source are credited.

附录

附录 A-D 及详细推导过程请参见原文。

<https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/s10827-008-0135-1.pdf>

8. 参考文献

- [1] Albert, R., & Barabasi, A. (2002). Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, 74, 47–97.
- [2] Bair, W., Zohary, E., & Newsome, W. (2001). Correlated firing in Macaque visual area MT: Time scales and relationship to behavior. *Journal of Neuroscience*, 21(5), 1676–1697.
- [3] Ben-Yishai, R., Bar-Or, R., & Sompolinsky, H. (1995). Theory of orientation tuning in visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, 3844.
- [4] Binzegger, T., Douglas, R. J., & Martin, K. A. C. (2004). A quantitative map of the circuit of cat primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 39(24), 8441–8453.
- [5] Bronstein, I. N., & Semendjajew, K. A. (1987). *Taschenbuch der Mathematik* (23rd ed.). Thun und Frankfurt/Main: Verlag Harri Deutsch.
- [6] Brunel, N. (2000). Dynamics of sparsely connected networks of excitatory and inhibitory spiking neurons. *Journal of Computational Neuroscience*, 8(3), 183–208.
- [7] Brunel, N., & Hakim, V. (1999). Fast global oscillations in networks of integrate-and-fire neurons with low firing rates. *Neural Computation*, 11(7), 1621–1671.
- [8] Chklovskii, D. B., Schikorski, T., & Stevens, C. F. (2002). Wiring optimization in cortical circuits. *Neuron*, 34, 341–347.
- [9] Dayan, P., & Abbott, L. F. (2001). *Theoretical neuroscience*. Cambridge: MIT.
- [10] De la Rocha, J., Doiron, B., Shea-Brown, E., Kresimir, J., & Reyes, A. (2007). Correlation between neural spike trains increases with firing rate. *Nature*, 448(16), 802–807.
- [11] Destexhe, A., Rudolph, M., & Pare, D. (2003). The highconductance state of neocortical neurons in vivo. *Nature Reviews. Neuroscience*, 4, 739–751.
- [12] Ermentrout, G. B., & Cowan, J. D. (1979). A mathematical theory of visual hallucination patterns. *Biological Cybernetics*, 34, 137–150.
- [13] Gewaltig, M.-O., & Diesmann, M. (2007). NEST (Neural simulation tool). *Scholarpedia*, 2(4), 1430.
- [14] Hellwig, B. (2000). A quantitative analysis of the local connectivity between pyramidal neurons in layers 2/3 of the rat visual cortex. *Biological Cybernetics*, 2(82), 111–121.
- [15] Hoppensteadt, F. C., & Izhikevich, E. M. (1997). *Weakly connected neural networks*. New York: Springer.
- [16] Jahnke, S., Memmesheimer, R., & Timme, M. (2008). Stable irregular dynamics in complex neural networks. *Physical Review Letters*, 100, 048102.
- [17] Kriener, B., Tetzlaff, T., Aertsen, A., Diesmann, M., & Rotter, S. (2008). Correlations and population dynamics in cortical networks. *Neural Computation*, 20, 2185–2226.
- [18] Kuhn, A., Aertsen, A., & Rotter, S. (2004). Neuronal integration of synaptic input in the fluctuation-driven regime. *Journal of Neuroscience*, 24(10), 2345–2356.
- [19] Kumar, A., Rotter, S., & Aertsen, A. (2008a). Conditions for propagating synchronous spiking and asynchronous firing rates in a cortical network model. *Journal of Neuroscience*, 28(20), 5268–5280.
- [20] Kumar, A., Schrader, S., Aertsen, A., & Rotter, S. (2008b). The high-conductance state of cortical networks. *Neural Computation*, 20(1), 1–43.
- [21] Lee, A., Manns, I., Sakmann, B., & Brecht, M. (2006). Whole-cell recordings in freely moving rats. *Neuron*, 51, 399–407.
- [22] Li, Z., & Dayan, P. (1999). Computational differences between asymmetrical and symmetrical networks. *Network: Computing Neural Systems*, 10, 59–77.
- [23] Lund, J. S., Angelucci, A., & Bressloff, P. C. (2003). Anatomical substrates for functional columns in macaque monkey primary visual cortex. *Cerebral Cortex*, 12, 15–24.

- [24] Mattia, M., & Del Giudice, P. (2002). Population dynamics of interacting spiking neurons. *Physical Review E*, 66, 051917.
- [25] Mattia, M., & Del Giudice, P. (2004). Finite-size dynamics of inhibitory and excitatory interacting spiking neurons. *Physical Review E*, 70, 052903.
- [26] Morrison, A., Mehring, C., Geisel, T., Aertsen, A., & Diesmann, M. (2005). Advancing the boundaries of high connectivity network simulation with distributed computing. *Neural Computation*, 17(8), 1776-1801.
- [27] Nawrot, M. P., Boucsein, C., Rodriguez Molina, V., Riehle, A., Aertsen, A., & Rotter, S. (2008). Measurement of variability dynamics in cortical spike trains. *Journal of Neuroscience Methods*, 169, 374-390.
- [28] Papoulis, A. (1991). *Probability, random variables, and stochastic processes* (3rd ed.). Boston: McGraw-Hill.
- [29] Ren, M., Yoshimura, Y., Takada, N., Horibe, S., & Komatsu, Y. (2007). Specialized inhibitory synaptic actions between nearby neocortical pyramidal neurons. *Science*, 316, 758-761.
- [30] Shadlen, M. N., & Newsome, W. T. (1998). The variable discharge of cortical neurons: Implications for connectivity, computation, and information coding. *Journal of Neuroscience*, 18(10), 3870-3896.
- [31] Shea-Brown, E., Josic, K., de la Rocha, J., & Doiron, B. (2008). Correlation and synchrony transfer in integrate and fire neurons: Basic properties and consequences for coding. *Physical Review Letters*, 100, 108102.
- [32] Song, S., Per, S., Reigl, M., Nelson, S., & Chklovskii, D. (2005). Highly nonrandom features of synaptic connectivity in local cortical circuits. *Public Library of Science, Biology*, 3(3), 0507-0519.
- [33] Sporns, O. (2003). Network analysis, complexity and brain function. *Complexity*, 8(1), 56-60.
- [34] Sporns, O., & Zwi, D. Z. (2004). The small world of the cerebral cortex. *Neuroinformatics*, 2, 145-162.
- [35] Stepanyants, A., Hirsch, J., Martinez, L. M., Kisvarday, Z. F., Ferecsko, A. S., & Chklovskii, D. B. (2007). Local potential connectivity in cat primary visual cortex. *Cerebral Cortex*, 18(1), 13-28.
- [36] Strogatz, S. H. (2001). Exploring complex networks. *Nature*, 410, 268-276.
- [37] Tchumatchenko, T., Malyshev, A., Geisel, T., Volgushev, M., & Wolf, F. (2008). Correlations and synchrony in threshold neuron models. <http://arxiv.org/pdf/0810.2901>.
- [38] Tetzlaff, T., Rotter, S., Stark, E., Abeles, M., Aertsen, A., & Diesmann, M. (2007). Dependence of neuronal correlations on filter characteristics and marginal spike-train statistics. *Neural Computation*, 20, 2133-2184.
- [39] Timme, M. (2007). Revealing network connectivity from response dynamics. *Physical Review Letters*, 98, 224101.
- [40] Timme, M., Wolf, F., & Geisel, T. (2002). Coexistence of regular and irregular dynamics in complex networks of pulscoupled oscillators. *Physical Review Letters*, 89(25), 258701.
- [41] Vaadia, E., Haalman, I., Abeles, M., Bergman, H., Prut, Y., Slovin, H., & Aertsen, A. (1995). Dynamics of neuronal interactions in monkey cortex in relation to behavioural events. *Nature*, 373(6514), 515-518.
- [42] van Vreeswijk, C., & Sompolinsky, H. (1996). Chaos in neuronal networks with balanced excitatory and inhibitory activity. *Science*, 274, 1724-1726.
- [43] van Vreeswijk, C., & Sompolinsky, H. (1998). Chaotic balanced state in a model of cortical circuits. *Neural Computation*, 10, 1321-1371.
- [44] Watts, D. J., & Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of small-world networks. *Nature*, 393, 440-442.
- [45] Yoshimura, Y., & Callaway, E. (2005). Fine-scale specificity of cortical networks depends on inhibitory cell type and connectivity. *Nature Neuroscience*, 8(11), 1552-1559.
- [46] Yoshimura, Y., Dantzker, J., & Callaway, E.

(2005). Excitatory cortical neurons form fine-scale functional networks. *Nature*, 433(24), 868-873.

[47] Zohary, E., Shadlen, M. N., & Newsome, W.

T. (1994). Correlated neuronal discharge rate and its implications for psychophysical performance. *Nature*,

370, 140-143.