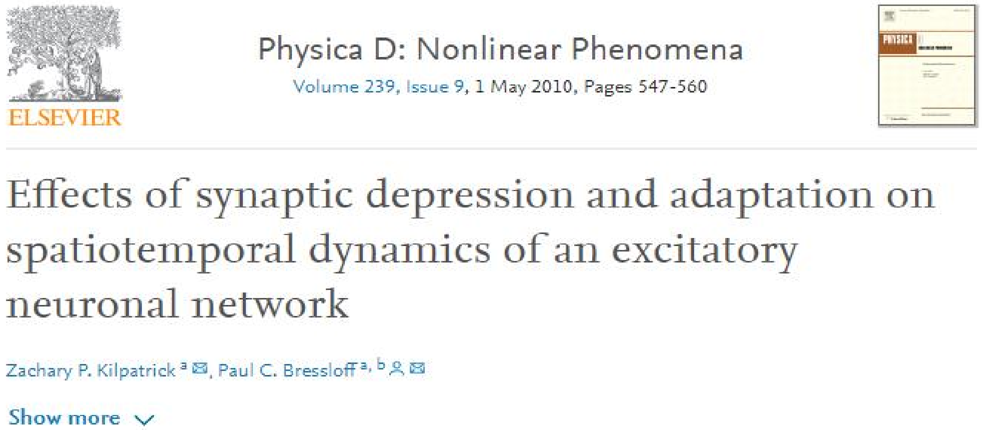
Physica D: Nonlinear Phenomena
Volume 239, Issue 9, 1 May 2010, Pages 547-560

Effects of synaptic depression and adaptation on spatiotemporal dynamics of an excitatory neuronal network

Zachary P. Kilpatrick [a], Paul C. Bressloff [a, b]

Show more

突触抑制和适应对兴奋性神经元网络时空动力学的影响

Effects of synaptic depression and adaptation on spatiotemporal dynamics of an excitatory neuronal network

Author: Zachary P. Kilpatrick, Paul C. Bressloff

Keywords: 兴奋性神经元网络, 突触抑制, 尖峰频率适应, 自持续振荡.

DOI: 10.1016/j.physd.2009.06.003

Dates: Available online 13 June 2009

Translated by Ke He, School of Mathematics, SCUT.
Link to the Journal: https://doi.org/10.1016/j.physd.2009.06.003

Physica D 239 (2010) 547-560

2022 年 10 月 13 日

Effects of synaptic depression and adaptation on spatiotemporal dynamics of an excitatory neuronal network

Zachary P. Kilpatrick

Department of Mathematics, University of Utah, Salt Lake City, UT 84112, USA[*]

Paul C. Bressloff

Department of Mathematics, University of Utah, Salt Lake City, UT 84112, USA[*] *and Mathematical Institute, University of Oxford, 24-29 St. Giles', Oxford OX1 3LB, UK*[†]

我们分析了一个积分-微分方程系统的时空动力学，该系统描述了具有突触抑制和峰值频率适应的一维兴奋性神经元网络。生理暗示被用于这两种类型的负反馈。我们还考虑了使用两种不同类型的放电率函数，Heaviside 阶梯函数和分段线性函数的影响。我们首先推导了在 Heaviside 阶跃发射速率的情况下旅行前沿和脉冲存在的条件，并表明自适应在决定旅行波的特性方面起着相对较小的作用。然后，我们推导出静止脉冲或凸点存在和稳定的条件，并表明带有突触抑制的纯兴奋性网络不能支持稳定凸点。然而，在适应环境的情况下，凸起并不存在。最后，在分段线性发射速率函数的情况下，我们从数值上证明了该网络还支持上升和下降状态之间的自持续振荡，其中空间局域振荡核心在每个周期周期性地发射脉冲。

Contents

* kilpatri@math.utah.edu

† bresslof@math.utah.edu

1. 引言

大规模神经元网络在体内和体外可以表现出许多空间结构的活性状态，这可以通过多电极阵列或电压敏感染料成像 [1] 进行实验观察。当体外培养的新皮层或海马切片用抑制性神经递质拮抗剂 (如 biccusuline) 处理，有效地消除抑制，局部电流刺激唤起种群活动。这种活动可能以空间定位的神经元群的形式出现，其群体活动在 1-10Hz 左右振荡 [2,3]，每个振荡周期可能发出升高的活动，并以旅行脉冲 [2,4,5] 甚至螺旋波 [6] 的形式传播。在体内，各种感官刺激都与波的传播有关。例如，许多关于脊椎动物和无脊椎动物嗅球的研究表明，气味刺激可以引起振荡和传播波 [7,8]。同样，一个小的视觉刺激可以在视觉皮层中引起一个传播波 [9-12]，刺激一个胡须可以在大鼠的桶状皮层中引发一个波 [13]。时空活动不仅是感官刺激的神经关联，而且可以先于运动指令。例如，在猴子运动皮层中发现了在运动准备和执行 [14] 过程中的诱发波。最后，在工作记忆任务 [15] 中发现了既不传播也不振荡的持久性空间活动的固定波或肿块。

振荡和行波也可能是某些大脑病理的特征，如癫痫 [3]。电生理学已被用于研究人类和动物的癫痫模型，癫痫通常伴随着可测量的结构化人群活动。事实上，脑电图记录的这种结构化群体活动的性质可以指示癫痫发作机制 [16] 的性质。与皮质切片研究一样，一些癫痫发作具有标志性的电活动痕迹，包括发出移动脉冲 [3] 的聚焦局部同步振荡。因此，了解大规模神经网络中群体振荡和行波背后的机制是有用的，因为它们具有重要的功能和病理意义。已经有人提出了许多这种时空活动的组织机制，包括单个起搏器振荡器激励可激励网络中的连续邻节点，或耦合振荡器在空间中传播逐渐的相位延迟 [17,5]。

在许多切片实验中，抑制连通性在药理上被阻断，因此网络中的任何负反馈都可能在单细胞水平上产生，原因包括峰频率适应或突触抑制等机制。脉冲频率适应导致神经元放电速率衰减到次最大水平，并在钾电流 (可能是由细胞内钙升高激活的) 使细胞膜超极化时发生 [18-20]。实验和建模研究都表明，这种所谓的后超极化电流具有 40-120 ms 左右的时间常数，并将发射速率降低约 1/3[18-22]。突触抑制是指突触前钮扣 [23] 的资源被耗尽的过程。这些资源可能是参与胞吐的支架蛋白、突触囊泡或谷氨酸等兴奋性神经递质。它们消耗的时间常数与膜时间常数相当，约为 10 毫秒，但在 200-800 毫秒的间隔内，它们恢复得要慢得多 [24-27]。在 100 毫秒内，神经元接受持续输入的放电速率可降低至初始速率的 5%-10%[24,25,28]。这两种形式的负反馈的细节，包括它们相关的时间常数，在确定空间结构活动状态 (如行波、驻波或聚焦振荡) 的存在和稳定性的条件方面可能很重要。

近期关于负反馈在神经网络时空动力学中的作用的理论研究，主要基于 Pinto 和 Ermentrout[29,30,6,31-39] 介绍的线性负反馈神经场模型:

$$\frac{\partial u(x,t)}{\partial t}=-u(x,t)+\int_{-\infty}^{\infty}w\left(x,x'\right)H\left(u\left(x',t\right)-\theta\right)\mathrm{d}x'-a(x,t)+I(x,t), \tag{1.1}$$

$$\epsilon\frac{\partial a(x,t)}{\partial t}=\gamma u(x,t)-a(x,t), \tag{1.2}$$

式中，u 为突触输入电流，ω 表示神经元之间的突触权重，H 为 Heaviside 放电速率函数，θ 为放电阈值，$I(x,t)$ 为外部输入，a 为缓慢的局部负反馈分量，ϵ 和 γ 分别是反馈的时间常数和强度。Pinto 和 Ermentrout 发现，当零输入和足够大的负反馈时，旅行脉冲是存在的。这项工作的最新扩展已经探索了时空振荡发生的各种情况。例如，Folias 和 Bressloff 已经证明，在局域高斯输入 I 的存在下，静止和移动的活动脉冲可以转变为空间局域振荡器或呼吸器，然后它们可以充当波发射器 [31-33]。另一方面，Troy 和 Shusterman[36] 已经表明，对于足够大的负反馈 γ，低活度状态对应于方程 (1.1) 和 (1.2) 的齐次不动点，对于 $I=0$ 具有导致多脉冲解的复特征值。在二维模拟时，空间扩展系统支持一个可重入的局部转子，该转子周期性地发射目标波 (另见 [6,35])。在随后的研究中，他们表明，使 γ 更大可以导致低活度状态 [38] 附近的稳定极限环。因此，在一维上，周期性振荡在每

个周期发出一个移动脉冲，模拟癫痫发作的脑电图数据 [3]。Coombes 和 Owen 最近引入了一个负反馈的非线性模型 [40]，在该模型中，发射阈值 θ 被视为适应变量，并表明这导致了各种时空动力学，包括呼吸器和更奇异的解。

2. 具有突触抑制和峰值频率适应的神经域模型

我们考虑了一个包含两种负反馈形式的神经网络模型: 突触抑制 [26,41 - 43] 和峰值频率适应 [18-20]。与空间扩展神经场中通常的 Pinto-Ermentrout 负反馈公式不同 [29,36,39]，我们的负反馈解释了两种独立的生理机制，它们都依赖于输出放电速率 f。因此, 方程 (1.1) 和 (1.2) 根据下列方程组进行修正:

$$\mu \frac{\partial u(x,t)}{\partial t} = -u(x,t) + \int_{-\infty}^{\infty} w\left(x,x'\right) q\left(x',t\right) f\left(u\left(x',t\right) - a\left(x',t\right)\right) \mathrm{d}x', \tag{2.1a}$$

$$\frac{\partial q(x,t)}{\partial t} = \frac{1-q(x,t)}{\alpha} - \beta q(x,t) f(u(x,t)-a(x,t)), \tag{2.1b}$$

$$\epsilon \frac{\partial a(x,t)}{\partial t} = -a(x,t) + \gamma f(u(x,t)-a(x,t)) label Zb. \tag{2.1c}$$

方程 (2.1a) 描述了在突触抑制和峰值频率适应条件下，突触电流 $u(x,t)$ 的演化，其形式是根据 Eq. (2.1b) 演化的突触比例因子 $q(x,t)$ 和根据 Eq. (2.1c) 演化的外向超极化适应电流 $a(x,t)$。因子 $q(x,t)$ 可以被解释为可用的突触前资源的度量，这些资源以 βf[26,41,43] 的速度消耗，并在一个由常数 α 指定的时间尺度上恢复，实验表明 α 为 200-800ms[24-26]。假设我们修改参数，使 f 被解释为最大发射速率的分数，即 $0 \leq f \leq 1$。如果我们假设一个突触的强度随着速率 $f=1$[24] 的持续输入而降低了其最大值的 $\eta=0.05-0.4$，那么一个简单的稳态计算表明，在 α 的给定值范围内，$\beta \approx (1-\eta)/(\eta\alpha) \approx 0.003-0.1(\text{ ms})^{-1}$。适应电流 $a(x,t)$ 由强度 γ 和时间常数 ϵ 激活 (实验显示为 40-120 ms[19,20])。根据 Benda 和 Herz[18] 的通用适应电流，峰值频率的适应是作为神经元放电速率[1]

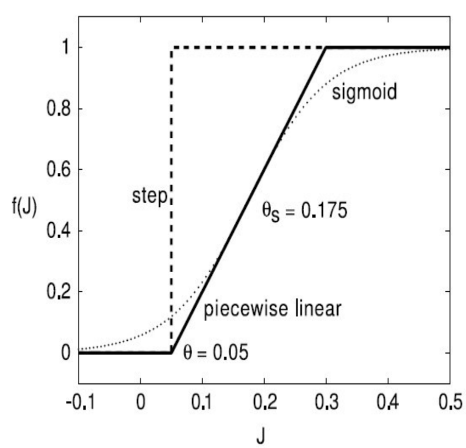

图 1. 阶跃、分段线性和 sigmoid 发射速率函数的比较。参数值 $\theta=0.05$ $\sigma=4$。sigmoid 函数与分段线性函数在其平均值处具有相同的斜率和值。与 sigmoid 函数相比，很明显，分段线性函数的真实阈值由 $\theta_s=0.175$ 给出，而不是 θ，非零点放电发生的点。

继 Amari 关于标量网络 [44] 的原始工作之后，Pinto-Ermentrout 模型的大多数分析研究都将非线性发射速

---

[1] 我们的适应模型不同于 Coombes 和 Owen[40]，他们固定 κ，将方程 (2.1c) 的非线性部分，以形式 $\gamma f(u(x,t)-\kappa)$ 的线性函数开启的。

率函数 f 作为 Heaviside 阶跃函数 [29,30,38,31 - 33,36,39](尽管参见 [45] 关于具有光滑非线性的神经场模型的泛函分析研究):

$$f(J)=H(J-\theta)=\begin{cases}0, & J\in(-\infty,\theta)\\ 1, & J\in[\theta,\infty)\end{cases} \tag{2.2}$$

我们将使用这样的函数来研究行波和凸点的存在性和稳定性 (见第 3 和 4 节)。然而，正如我们在第 5 节所示，只有考虑更一般的发射速率函数 (如分段线性函数)，具有突触抑制的网络才能支持自我持续的振荡 (见图 1)。

$$f(J)=\begin{cases}0, & J\in(-\infty,\theta)\\ \sigma(J-\theta), & J\in(\theta,\theta+\sigma^{-1})\\ 1, & J\in[\theta+\sigma^{-1},\infty)\end{cases} \tag{2.3}$$

(也可以考虑一个放电率函数，它的步长是线性增长的 [46,47])。这里 σ 指定射击速率函数的斜率或增益，以便在 $\sigma\to\infty$ 的极限中，我们恢复阶跃函数 (2.2)。需要注意的是，将发射速率设为接近阈值的线性函数与峰值频率自适应倾向于使发射频率-输入电流曲线线性化的观察结果是一致的 [21,22]。重要的一点是，即使触发阈值 θ 在 eq 中是相同的。(2.3) 和 (2.2)，分段线性函数更直观的阈值应该与通常为 sigmoidal 函数定义的半高度阈值 θ_S 相匹配

$$f_\sigma(J)=\frac{1}{1+\mathrm{e}^{-\sigma(J-\theta_{\mathrm{S}})}} \tag{2.4}$$

如图 1 所示。将 Heaviside 函数作为 sigmoid 的高增益极限也意味着 $H(0)=1/2$。Heaviside 函数在零处的值在凸点的稳定性分析中起着微妙但关键的作用，因为凹陷变量的稳态分布是不连续的 (见第 4 节)。

最后，我们取刺激性权重函数 w 为归一化指数，

$$w\left(x,x'\right)=\frac{1}{2d}\mathrm{e}^{-\left|x-x'\right|/d}, \tag{2.5}$$

其中 d 为兴奋性分布的有效范围。我们通过设置 $\mu=1,d=1$ 来固定网络的时间和空间尺度。膜时间常数通常约为 10 ms，而突触连接的长度通常为 1 mm。由于权函数是对称的，只依赖于欧氏距离，我们可以表示为 $w\left(x,x'\right)=w\left(\left|x-x'\right|\right)$。

3. 行波

一些去抑制皮层切片和体内皮层区域的实验研究显示了超阈值活性的移动前沿和脉冲 [2,5,6,10]。兴奋性网络的神经场模型试图从动力系统的角度对这种现象给出启发式解释 [29,31,32,40,36,38,39]。在本节中，我们将介绍我们所知的第一个在空间扩展网络中行波的神经场研究，其中包括突触抑制和峰值频率适应的生理学合理术语。在步进发射速率函数 (2.2) 的情况下，我们可以沿着与之前建模研究相似的路线进行分析。我们寻找系统 (2.1) 的解，$u(x,t)=U(\xi),q(x,t)=Q(\xi),a(x,t)=A(\xi)$，其中 $\xi=x-ct$ 是行波坐标。

3.1. 向前

在我们的神经场模型中，我们指定行进前沿的条件如下。总电流 $J(\xi)=U(\xi)-A(\xi)$ 必须恰好在一点上越过激活函数的阈值 θ。由于平移不变性，我们可以方便地将这一点固定为 $\xi=0$。为具体起见，我们将当前 J 作为

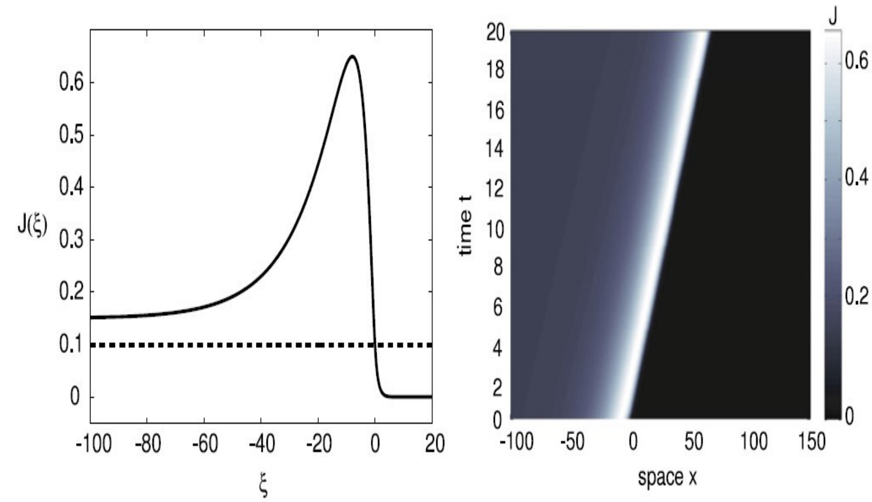

图 2. (左) 分析前解轮廓 $J(\xi)=U(\xi)-A(\xi)$，参数值 $\theta=0.1$ $\alpha=20$ $\beta=0.2$ $\epsilon=5$，$\gamma=0.05$。波速 c_+ 由式 (3.15) 指定。注意:as $\xi\to-\infty, J(\xi)\to 1/(1+\alpha\beta)$ $-\gamma$。(右) 以解析前沿解为初始条件，对系统 (2.1) 进行数值求解，得到行进前沿对应的空时图。

$\xi=0$ 左 (右) 的超阈值 (亚阈值) 来考虑右移动锋。然后, 我们有:

$$J(\xi)=U(\xi)-A(\xi)=\theta, \quad \text{at } \xi=0, \tag{3.1}$$

$$J(\xi)=U(\xi)-A(\xi)\geqslant\theta, \quad \text{for } \xi\leqslant 0, \tag{3.2}$$

$$\{U(\xi),Q(\xi),A(\xi)\}\to\{0,1,0\}, \quad \text{as } \xi\to\infty \tag{3.3}$$

$$c\leq 0 \tag{3.4}$$

由我们的模型系统 (2.1) 可知，这样的行进锋将根据以下式子进行演化：

$$-cU'(\xi)=-U(\xi)+\int_{-\infty}^{0}Q\left(\xi'\right)w\left(\left|\xi-\xi'\right|\right)\mathrm{d}\xi', \tag{3.5}$$

$$-c\alpha Q'(\xi)=1-Q(\xi)-\alpha\beta Q(\xi)\Theta(-\xi), \tag{3.6}$$

$$-c\epsilon A'(\xi)=-A(\xi)+\gamma\Theta(-\xi), \tag{3.7}$$

其中

$$\Theta(\xi)=\begin{cases}1, & \xi\geq 0,\\ 0, & \xi<0.\end{cases} \tag{3.8}$$

式可求解为以下显式：

$$Q(\xi)=\begin{cases}1, & \text{for } \xi>0,\\ \frac{1}{1+\alpha\beta}\left(1+\alpha\beta\mathrm{e}^{(1+\alpha\beta)\xi/(c\alpha)}\right), & \text{for } \xi\leq 0\end{cases} \tag{3.9}$$

以及：

$$A(\xi)=\begin{cases}0, & \text{for } \xi>0,\\ \gamma\left(1-\mathrm{e}^{\xi/(c\epsilon)}\right), & \text{for } \xi\leq 0.\end{cases} \tag{3.10}$$

将 (3.9) 式带回 (3.5):

$$-cU'(\xi) = -U(\xi) + F(\xi), \tag{3.11}$$

$$F(\xi) = \frac{1}{1+\alpha\beta}\int_{-\infty}^{0}\left(1+\alpha\beta \mathrm{e}^{(1+\alpha\beta)\xi'/(c\alpha)}\right) w\left(|\xi-\xi'|\right)\mathrm{d}\xi'. \tag{3.12}$$

在指数权重函数的情况下，我们可以显式计算 $F(\xi)$，从而在施加适当的渐近行为后求解 Eq.(3.11)。阈值条件 $J(0) = U(0) - A(0) = \theta$ 则导致前速度 c 和阈值 θ 之间的关系如下:

$$\theta = \frac{(c\alpha+1)}{2(c+1)(c\alpha+(1+\alpha\beta))}. \tag{3.13}$$

其中一个前解如图 2 所示。

通过求二次方程的根，我们可以从 (3.13) 中得到由其他参数表示的波速 c 的显式表达式：

$$2\alpha\theta c^2 + (2\theta(\alpha+(1+\alpha\beta)) - \alpha)c + 2\theta(1+\alpha\beta) - 1 = 0, \tag{3.14}$$

其中

$$c_{\pm} = \frac{1}{4\alpha\theta}(\alpha - 2\theta(\alpha+(1+\alpha\beta)) \pm \sqrt{D}), \tag{3.15}$$

$$\mathscr{D} = \alpha^2 - 4\alpha\theta(\alpha+(1+\alpha\beta)) + 4\theta^2(\alpha+(1+\alpha\beta))^2 - 16\alpha\theta^2(1+\alpha\beta) + 8\alpha\theta. \tag{3.16}$$

为了使一个波速为 $c_{\pm}$ 的前面像我们构造的那样存在，$c_{\pm}$ 必须是实数且非负的。没有适配参数 ϵ 或 γ 进入到 front 的色散关系中。然而，为了使前端存在，我们还必须满足 $J(\xi) > \theta$ 对于 (3.2) 给出的 $\xi < 0$，以确保前端的后缘不会越过低于在 [36] 中类似分析中确定的阈值。因此，我们提出了必要条件：

$$\lim_{\xi\to-\infty}[U(\xi) - A(\xi)] = \frac{1}{1+\alpha\beta} - \gamma > \theta \Longrightarrow \gamma < \frac{1}{1+\alpha\beta} - \theta, \quad \beta < \frac{1}{\alpha(\gamma+\theta)} - \frac{1}{\alpha}. \tag{3.17}$$

否则，锋面的后缘下降到阈值以下，超阈值区域宽度有限，因此剖面演化为脉冲。我们在图 3 中量化了波速 c 对突触抑制参数的依赖性。

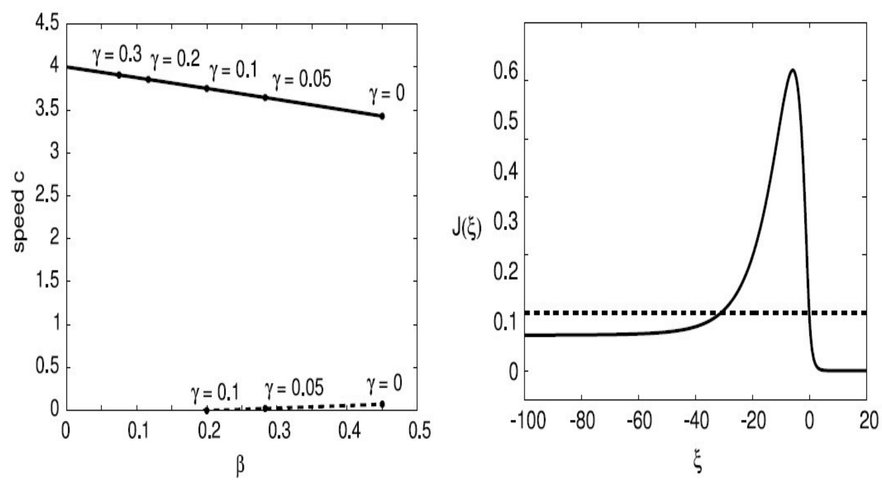

图 3. (左) 波速 c_+(实心) 和 c_-(虚线) 随降压强度 β 的频散曲线。数值结果表明，快速锋 (c_+) 是稳定的，慢速锋 (c_-) 是不稳定的。满足超阈值条件 (3.17) 的 β 的最大值由某一特定 γ 值在每条色散曲线上的一个点给出。参数为 $\theta = 0.1, \alpha = 20, \epsilon = 5$。(右) 一个违反超阈值条件 (3.17) 的前沿，尽管它的构造由所有其他条件指定。在这样的初始条件下，对系统 (2.1) 进行数值求解时，解稳定为一个行脉冲。

3.2. 脉冲

对于一个移动脉冲，总电流 $J(\xi)=U(\xi)-A(\xi)$ 必须在恰好两个点越过激活函数的阈值 θ。再次，将这些点固定为 $\xi=-\Delta, 0$。总电流 J 必须是这两点之间的超阈值，否则是次阈值。加上合理的边界条件，我们有：

$$J(\xi)=U(\xi)-A(\xi)=\theta, \quad \text{at } \xi=-\Delta, 0, \tag{3.18}$$

$$J(\xi)=U(\xi)-A(\xi)>\theta, \quad \text{for } \xi \in(-\Delta, 0), \tag{3.19}$$

$$J(\xi)=U(\xi)-A(\xi)<\theta, \quad \text{for } \xi \in(-\infty,-\Delta) \cup(0, \infty), \tag{3.20}$$

$$U(\xi)-A(\xi) \rightarrow 0, \quad \text{as } \xi \rightarrow \pm \infty, \tag{3.21}$$

$$Q(\xi) \rightarrow 1, \quad \text{as } \xi \rightarrow \pm \infty, \tag{3.22}$$

因此，由我们的系统 (2.1) 可知，这样的运动脉冲将根据:

$$-cU^{\prime}(\xi)=-U(\xi)+\int_{-\Delta}^{0} Q\left(\xi^{\prime}\right) w\left(\left|\xi-\xi^{\prime}\right|\right) \mathrm{d} \xi^{\prime} \tag{3.23}$$

$$-c \alpha Q^{\prime}(\xi)=1-Q(\xi)-\alpha \beta Q(\xi)(\Theta(-\xi)-\Theta(-\xi-\Delta)) \tag{3.24}$$

$$-c \epsilon A^{\prime}(\xi)=-A(\xi)+\gamma(\Theta(-\xi)-\Theta(-\xi-\Delta)) \tag{3.25}$$

和前面的例子一样，我们可以通过解等式来解方程组。分别为 (3.24) 和 (3.25)，然后将 $Q(\xi)$ 代回 Eq.(3.23)。利用积分因子，我们发现:

$$Q(\xi)=\begin{cases}1, & \xi>0, \\ \frac{1}{1+\alpha \beta}\left(1+\alpha \beta \mathrm{e}^{(1+\alpha \beta) \xi /(c \alpha)}\right), & \xi \in(-\Delta, 0) \\ 1-\frac{\alpha \beta}{1+\alpha \beta}\left(\mathrm{e}^{(\Delta+\xi) /(c \alpha)}-\mathrm{e}^{(1+\alpha \beta) \xi /(c \alpha)}\right), & \xi<-\Delta\end{cases} \tag{3.26}$$

并且

$$A(\xi)=\begin{cases}0, & \xi>0, \\ \gamma\left(1-\mathrm{e}^{\xi /(c \epsilon)}\right), & \xi \in(-\Delta, 0), \\ \gamma\left(\mathrm{e}^{\Delta /(c \epsilon)}-1\right) \mathrm{e}^{\xi /(c \epsilon)}, & \xi<-\Delta .\end{cases} \tag{3.27}$$

将 (3.26) 带入 (3.23)，可得：

$$-cU^{\prime}(\xi)=-U(\xi)+G(\xi) \tag{3.28}$$

$$G(\xi)=\frac{1}{1+\alpha \beta} \int_{-\Delta}^{0}\left(1+\alpha \beta \mathrm{e}^{(1+\alpha \beta) \xi /(c \alpha)}\right) w\left(\left|\xi-\xi^{\prime}\right|\right) \mathrm{d} \xi^{\prime}. \tag{3.29}$$

注意，在 $\Delta \rightarrow \infty$ 的极限中，我们恢复了前面的 $U(\xi)$ 的方程。当 $w\left(\left|\xi-\xi^{\prime}\right|\right)$ 被取为指数权函数时，我们同样可以找到 $U(\xi)$ 的显式解。阈值条件 $J(-\Delta)=J(0)=\theta$ 则导致了以下两个关于波速 c 和脉宽 Δ 的方程。

$$\theta=K_{0}-K_{1} \mathrm{e}^{-\Delta}-K_{2} \mathrm{e}^{-(1+\alpha \beta) \Delta /(c \alpha)} \mathrm{e}^{-\Delta}, \tag{3.30}$$

$$\theta=L_{0}+L_{1} \mathrm{e}^{-\Delta}+L_{2} \mathrm{e}^{-(1+\alpha \beta) \Delta /(c \alpha)}-L_{3} \mathrm{e}^{-\Delta / c}+\gamma \mathrm{e}^{-\Delta /(c \epsilon)}, \tag{3.31}$$

其中：

$$K_0 = \frac{(c\alpha+1)}{2(c+1)(c\alpha+(1+\alpha\beta))}, \quad K_1 = \frac{1}{2(c+1)(1+\alpha\beta)},$$
$$K_2 = \frac{\beta c\alpha^2}{2(c+1)(1+\alpha\beta)(c\alpha+(1+\alpha\beta))},$$
$$L_0 = \frac{2c+1}{2(c+1)(1+\alpha\beta)} - \gamma, \quad L_1 = \frac{(c\alpha-1)}{2(c-1)(c\alpha-(1+\alpha\beta))},$$
$$L_2 = \frac{\beta c^2\alpha^4}{(1+\alpha\beta)\left(c^2\alpha^2-(1+\alpha\beta)^2\right)(\alpha-(1+\alpha\beta))} - \frac{\beta(c+1)(1+\alpha\beta)(c\alpha+(1+\alpha\beta))}{2\,(c\alpha^2},$$
$$L_3 = \frac{1}{1+\alpha\beta}\left[1+\frac{c^2\alpha^4}{\left(c^2\alpha^2-(1+\alpha\beta)^2\right)(\alpha-(1+\alpha\beta))}\right] + \frac{c^2\alpha^2(1+\beta)-(1+\alpha\beta)}{(c^2-1)\left(c^2\alpha^2-(1+\alpha\beta)^2\right)}.$$

脉冲解如图 4 所示。

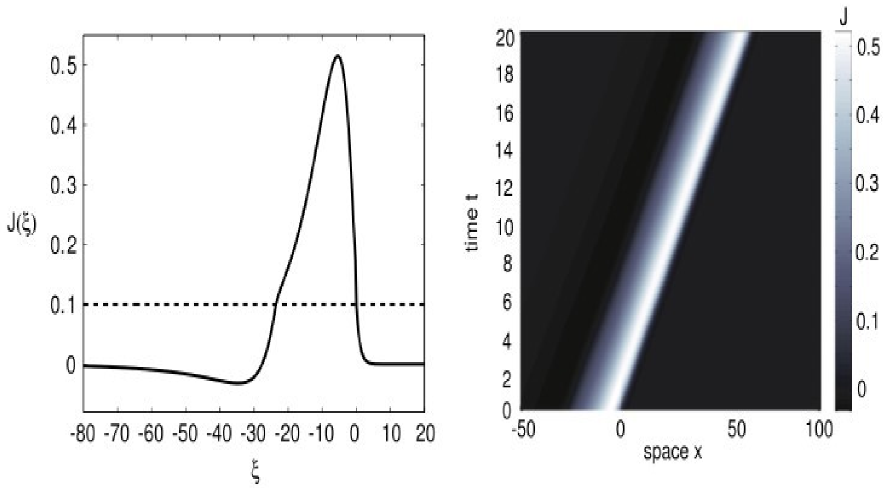

图 4. (左) 脉冲溶液轮廓 $J(\xi) = U(\xi) - A(\xi)$。注意，解决方案保持在区域 $\xi \in (-\Delta, 0)$ 的阈值以上。(右) 以解析解为初始条件，通过数值求解 (2.1) 得到的旅行脉冲对应时空图。参数是 $\alpha = 20$ $\beta = 0.4$ $\epsilon = 5$，和 $\gamma = 0.1$。

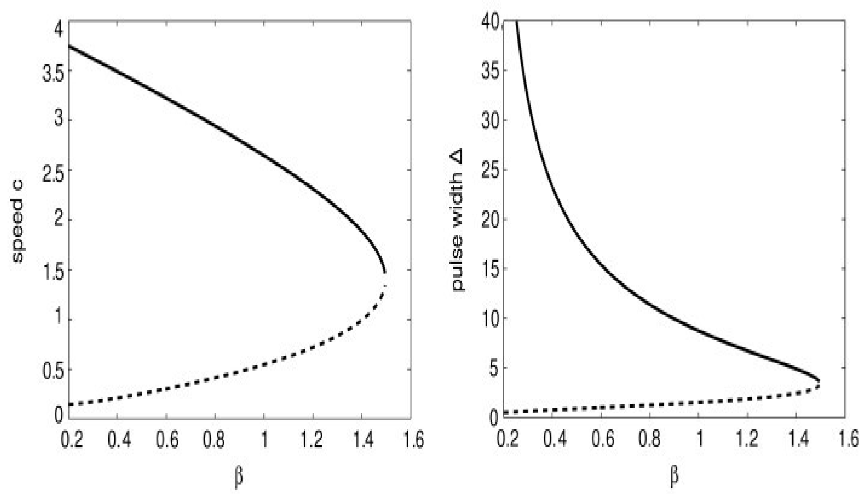

图 5. 系统 (2.1) 在 (左)(β, c) 和 (右)((β Δ) 平面上存在行脉冲的分岔曲线。存在一个稳定的快/宽脉冲分支 (实线) 和一个不稳定的慢/窄脉冲分支 (虚线曲线)，它们湮没在鞍-节点分岔中。参数值为 $\theta = 0.1, \alpha = 20, \epsilon = 5, \gamma = 0.1$。

我们无法从 (3.30) 和 (3.31) 推导出 (c, Δ) 的显式表达式，但我们可以使用寻根算法从数值上求解它们。注

意，适应参数确实进入了这个系统，因为它们在活动回落到阈值以下水平的速度方面发挥了作用。我们在图 5 中绘制了移动脉冲的存在曲线，作为 β 的函数。稳定的旅行脉冲存在于足够小的压抑强度 β。在线性适应 [29] 的情况下，存在一个稳定的快/宽脉冲分支和一个不稳定的慢/窄脉冲分支。我们在图 6 中显示了类似的时间常数 α 的函数存在曲线。在这里，稳定的移动脉冲存在于足够慢的突触抑制。一般来说，波速 c 和脉宽 Δ 对 γ 或适应时间常数 ϵ 的变化相当不敏感，尽管它们出现在色散关系中。就像移动锋面的情况 (第 3.1 节) 一样，除了稍微改变存在区域外，适应似乎对行波的特性几乎没有影响。

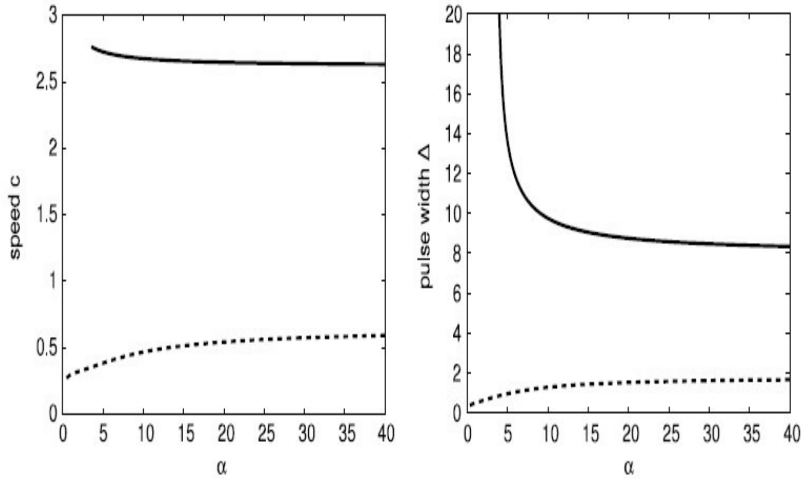

图 6. (左)(α，c) 和 (右)(α，Δ) 平面上 (2.1) 系统存在行脉冲的对应分岔曲线。稳定 (不稳定) 的分支用实心 (虚线) 曲线表示。参数值为 $\theta = 0.1, \beta = 0.9, \epsilon = 5, \gamma = 0.1$。

4. 固定脉冲或碰撞

与之前的连续神经场模型一致，我们证明了突触抑制形式的负反馈不能在均匀兴奋网络中产生稳定的平稳脉冲或碰撞。因此，需要某种形式的侧抑制 [44,30,40] 或外部输入 [31,32] 来稳定肿块。(Rubin 和 Bose 已经证明，对于具有突触抑制的 I 型振荡子的离散网络，固定的突起也可以稳定下来，但他们没有探索连续的情况 [48])。

4.1. 存在性

在静止的 (时间无关的) 碰撞解的情况下，总电流 $J(x) = U(x) - A(x)$ 两次越过阈值 θ。由于平移不变性，我们可以将这些点固定为 $x = -\Delta, 0$。总的当前 J 必须是这两个点之间的超阈值和子阈值，否则。然而，由于抑郁和适应是由一个不连续函数 $f \equiv H$ 激活的，任何阈值的跨越都会导致 $a(x)$ 的不连续变化，驱使内部的一部分回到阈值以下。在第 3 节中，我们证明了自适应在描述系统 (2.1) 的行波解时所起的作用很小。在这里，稳定的平稳凸点在数值模拟中被任意少量的自适应所破坏。因此，我们设置 $\gamma = 0$，并确定在仅突触抑制的情况下是否可以发生稳定的碰撞。我们对凹凸解的条件如下:

$$U(x) = \theta, \text{ at } x = -\Delta, 0, \tag{4.1}$$

$$U(x) > \theta, \text{ for } x \in (-\Delta, 0), \tag{4.2}$$

$$U(x) < \theta, \text{ for } x \in (-\infty, -\Delta) \cup (0, \infty) \tag{4.3}$$

$$U(x) \to 0, \text{ as } x \to \pm\infty, \tag{4.4}$$

$$Q(x) \to 1, \text{ as } x \to \pm\infty. \tag{4.5}$$

具有 $\gamma = 0$ 的系统 (2.1) 的时间无关版本简化为一对方程:

$$U(x) = \int_{-\Delta}^{0} Q(x') \, w(|x - x'|) \, \mathrm{d}x', \tag{4.6}$$

$$Q(x) = 1 + \left[\frac{1}{1+\alpha\beta} - 1\right] H(U(x) - \theta) \tag{4.7}$$

$H(0) = 1/2$。将 (4.7) 代入 (4.6) 并使用指数权函数得到解:

$$U(x) = \begin{cases} \frac{1-\mathrm{e}^{-\Delta}}{2(1+\alpha\beta)} \mathrm{e}^{-x}, & x > 0 \\ \frac{2-\mathrm{e}^{x}-\mathrm{e}^{-x-\Delta}}{2(1+\alpha\beta)}, & x \in (-\Delta, 0) \\ \frac{\mathrm{e}^{\Delta}-1}{2(1+\alpha\beta)} \mathrm{e}^{x}, & x < -\Delta \end{cases} \tag{4.8}$$

应用阈值条件 $U(-\Delta) = U(0) = \theta$，我们得到凹凸宽度 Δ 的隐式表达式:

$$\frac{1 - \mathrm{e}^{-\Delta}}{2(1+\alpha\beta)} = \theta, \tag{4.9}$$

可以显式求解 Δ:

$$\Delta = -\ln[1 - 2\theta(1+\alpha\beta)]. \tag{4.10}$$

为了使 Δ 是实数和正数，我们要求

$$\beta < \frac{1}{\alpha}\left(\frac{1}{2\theta} - 1\right). \tag{4.11}$$

脉冲宽度随参数　和　的变化如图 7 所示。给出了各种凸点的轮廓。注意颠簸总是与前方共存的。平稳脉冲的存在已经在 Pinto-Ermentrout 模型中得到了证明 [31,36]，但这种碰撞总是不稳定的，除非也施加持续的非均匀输入 [31]。现在我们将证明，在具有突触抑制的同质兴奋网络中，突起也是不稳定的。

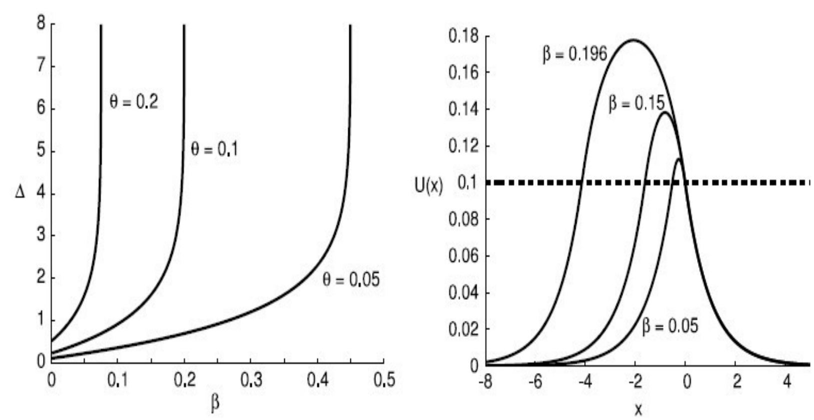

图 7. (左) 使用 Eq.(4.10) 将凹凸宽度 Δ 与突触抑制振幅 β 对应的不同阈值 θ 的关系图。在每条曲线的垂直渐近线 β 值之外，θ 的特定值不存在凸起。更改 α 仅仅是反向缩放与特定宽度相关的 β; 这里 $\alpha = 20$。(右) 当 $\theta = 0.1$ 和 $\alpha = 20$ 的不同值 β 时碰撞配置文件。满足所有阈值条件的光滑凸起要求不存在自适应 ($\gamma = 0$)。

4.2. 稳定性

为了分析线性算子的谱，我们不再只考虑沿 Amari[44] 线的阈值交叉点的扰动，而是对凸解进行形式上的线性化。然而，在进行这种“线性化”时必须相当小心，因为稳态下降变量 $Q(x)$ 是 x 的不连续函数。特别地，我们必须处理形式为 $H'(x)H(x)=\delta(x)H(0)$ 的 Heaviside 函数的乘积，因此 $H(0)$ 的值起着重要的作用。这里我们选择 $H(0)=1/2$，以确保存在一个零特征值，且特征解 $(U'(x)\ Q'(x))$，根据翻译对称的要求。然而，基于奇异扰动理论可以发展出一种更严格的处理方法，其中 Heaviside 函数被视为 sigmoid 函数 (2.4) 的高增益极限，使得 $H(x)=\lim_{\sigma\to\infty} f_\sigma(x)$ 与 $f_\sigma(0)=1/2$。最后，注意使用不连续射击速率函数的另一个后果是，数值碰撞解对空间离散化的影响很敏感，这倾向于稳定碰撞。首先，写出 $u(x,t)=u(x)+\psi(x,t)$ 和 $q(x,t)=q(x)+\varphi(x,t)$，并将 (2.1) 与 $\gamma=0$ 展开到 (ψ,φ) 中的一阶，得到线性方程：

$$\frac{\partial\psi(x,t)}{\partial t}=-\psi(x,t)+\int_{-\infty}^{\infty}w\left(\left|x-x'\right|\right)\left\{Q\left(x'\right)H'\left(U\left(x'\right)-\theta\right)\psi\left(x',t\right)+\varphi\left(x',t\right)H\left(U\left(x'\right)-\theta\right)\right\}\mathrm{d}x', \tag{4.12}$$

$$\frac{\partial\varphi(x,t)}{\partial t}=-\frac{\varphi(x,t)}{\alpha}-\beta\left\{Q(x)H'(U(x)-\theta)\psi(x,t)+\varphi(x,t)H(U(x)-\theta)\right\}. \tag{4.13}$$

我们假设 $\psi\ \varphi\in L^1(\mathbf{R})$。通过取 $\psi(x,t)=\mathrm{e}^{\lambda t}\psi(x)$ 和 $\varphi(x,t)=\mathrm{e}^{\lambda t}\varphi(x)$ 并利用恒等式求相关线性算符的谱

$$\frac{\mathrm{d}H(U(x))}{\mathrm{d}U}=\frac{\delta(x)}{|U'(0)|}+\frac{\delta(x+\Delta)}{|U'(-\Delta)|}, \tag{4.14}$$

其中

$$U'(x)=\frac{1}{1+\alpha\beta}[w(|x+\Delta|)-w(|x|)] \tag{4.15}$$

$U'(-\Delta)=-U'(0)>0$, 带入 (4.12) 及 (4.13) 可得：

$$(\lambda+1)\psi(x)=\frac{1}{|U'(0)|}\{Q(0)\psi(0)w(|x|)+Q(-\Delta)\psi(-\Delta)w(|x+\Delta|)\}+\int_{-\infty}^{\infty}H\left(U\left(x'\right)-\theta\right)w\left(\left|x-x'\right|\right)\varphi\left(x'\right)\mathrm{d}x', \tag{4.16}$$

$$\left(\lambda+\frac{1}{\alpha}\right)\varphi(x)=-\frac{\beta}{|U'(0)|}\{Q(0)\psi(0)\delta(x)+Q(-\Delta)\psi(-\Delta)\delta(x+\Delta)\}-\beta\varphi(x)H(U(x)-\theta). \tag{4.17}$$

让我们首先考虑解 $\psi(x)$ 在 $x=-\Delta,0$ 时消失，因此方程 (4.16) 和 (4.17) 化简为简式：

$$(\lambda+1)\psi(x)=\int_{-\Delta}^{0}w\left(\left|x-x'\right|\right)\varphi\left(x'\right)\mathrm{d}x', \tag{4.18}$$

$$\left(\lambda+\frac{1}{\alpha}+\beta H(U(x)-\theta)\right)\varphi(x)=0. \tag{4.19}$$

然后有三种可能性:$\lambda=-1$ 和 $\varphi(x)\equiv 0;\lambda=-1/\alpha$ and $\varphi(x)=0$ for $x\in[-\Delta,0]$ that $\psi(x)\equiv 0$; $x\notin(-\Delta,0)$, $\lambda=-1/\alpha-\beta$ 和 $\varphi=0$. 这些解属于基本谱，因为它们具有无限的多重性，不导致任何不稳定性。从物理上讲，它们对应于碰撞解的扰动，不改变阈值交叉点。现在假设 $\psi(0)\neq 0\ \psi(-\Delta)\neq 0$，这样 bump 的边界就被打乱了。Eq.(4.17) 表明 $\varphi(x)$ 是 $\delta(x)$ 和 $\delta(-\ delta)$ 的线性组合，因此 $\varphi(x)H(U(x)-\theta)=\varphi(x)H(0)$。因此:

$$\left(\lambda+\frac{1}{\alpha}+H(0)\beta\right)\varphi(x)=-\frac{\beta}{|U'(0)|}\{Q(0)\psi(0)\delta(x)+Q(-\Delta)\psi(-\Delta)\delta(x+\Delta)\}.$$

将方程 (4.16) 中的 $\varphi(x)$ 替换，并使用方程 (4.7) 得到特征值方程:

$$\left(\lambda+\frac{1}{\alpha}+H(0)\beta\right)(\lambda+1)\psi(x)=\frac{(\lambda+1/\alpha)(1+\alpha\beta[1-H(0)])}{(1+\alpha\beta)\,|U'(0)|}[w(|x+\Delta|)\psi(-\Delta)+w(|x|)\psi(0)] \tag{4.20}$$

式 (4.20) 有两类解。第一个方程的解形式为 $\psi(x)=B[w(|x+\ |)-w(|x|)]$，其中 B 为常数系数，λ 由方程的根给出:

$$\left(\lambda+\frac{1}{\alpha}+H(0)\beta\right)(\lambda+1)=\left(\lambda+\frac{1}{\alpha}\right)(1+\alpha\beta[1-H(0)]). \tag{4.21}$$

我们使用 $|U'(0)|=(1+\alpha\beta)^{-1}(w(0)-w(|\Delta|))$。上面的方程有 $\lambda_-=0$ 作为解，条件是 $H(0)=1/2$。需要零特征值，因为整个方程组 (2.1) 相对于空间平移是等变的，也就是说，凹凸中心的位置是任意的。另一个解决方案是:

$$\lambda_+=(\alpha-1)\frac{\beta}{2}-\frac{1}{\alpha}. \tag{4.22}$$

因此，碰撞稳定的必要条件是 $\lambda_+<0$ 或

$$\beta<\frac{1}{2\alpha(\alpha-1)}.$$

另一种解是 $\psi(x)=B[w(|x+\Delta|)+w(|x|)]$，其中 λ 由方程的根给出

$$\left(\lambda+\frac{1}{\alpha}+\beta/2\right)(\lambda+1)=\Gamma\left(\lambda+\frac{1}{\alpha}\right)(1+\alpha\beta/2), \tag{4.23}$$

其中我们设 $H(0)=1/2$，且：

$$\Gamma=\frac{w(|0|)+w(|\Delta|)}{w(|0|)-w(|\Delta|)}>1. \tag{4.24}$$

这将产生特征值对 $\lambda=\ widdehat\lambda_\pm$，其中

$$\widehat{\lambda}_\pm=\frac{1}{2}\left(\Gamma\left(1+\frac{\alpha\beta}{2}\right)-\left(1+\frac{1}{\alpha}+\frac{\beta}{2}\right)\pm\sqrt{\left(\Gamma\left(1+\frac{\alpha\beta}{2}\right)-(1+1/\alpha+\beta/2)\right)^2+4\left(\frac{1}{\alpha}+\frac{\beta}{2}\right)(\Gamma-1)}\right). \tag{4.25}$$

由于 $\Gamma>1$，它遵循 $\ widdehat\lambda_\pm$ 与 $\widehat{\lambda}_+>0$ 是实数，因此，碰撞总是不稳定的。不稳定的碰撞形成了活跃和非活跃的齐次稳态之间的分离矩阵，并通过一对反传播锋面演变成这些状态之一。如图 8 所示。

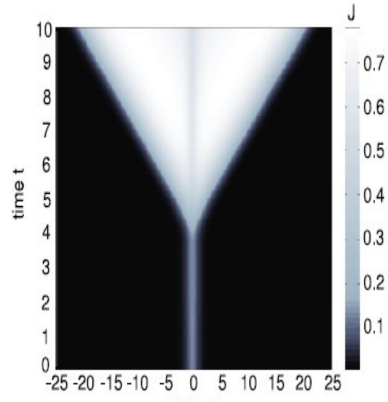

图 8. 一个不稳定的静止碰撞的数值模拟，它失去稳定性的一对反传播锋面。这种不稳定性是通过在时间 $t=3$ 时对整个介质施加一个振幅为 $\zeta=0.01$ 的空间不相关高斯噪声爆发而引起的。(由于数值模拟中使用的晶格的离散性，需要弱噪声来使凹凸不稳定。) 参数是 $\theta=0.1,\alpha=20$, $\beta=0.1$。

5. 同步振荡

Shusterman 和 Troy[38] 最近证明，在负反馈 γ 强度足够高的情况下，有节奏的活动可以发生在具有线性适应和 Heaviside 发射速率函数的神经场模型中，见方程式。(1.1) 和 (1.2)。在这样的参数范围内，这些方程的空间夹紧版本表现出双稳定性，其中稳定的静止状态与稳定的极限环共存。相应的空间扩展网络的局部刺激可以导致向外扩展的同步振荡的出现，最终导致整个网络的同步化。然而，由于 Pinto-Ermentrout 模型中假定的线性适应形式与适应的生理模型没有直接关系，因此很难确定较大的 γ 值是否合理。实际上，Benda 和 Herz[18] 的分析表明负反馈应该与发射速率成正比，这在 Heaviside 发射速率函数的情况下是非线性的。当包含非线性适应时，也可能产生振荡，尽管似乎有必要为适应电流和峰值 [40] 引入不同的激活阈值。在这里，我们展示了具有或不具有峰值频率适应的突触抑制如何在 Eq.(2.1) 给出的系统中产生振荡。当发射速率函数被视为分段线性激活函数 (2.3) 而不是 Heaviside 函数时，就会出现这种振荡。

5.1. 相空间分析

作为确定系统振荡行为的一种手段，我们考察了空间夹紧系统的平衡 [43,41,49]。

$$
\begin{aligned}
\dot{u}(t) &= -u(t) + q(t)f(u(t)-a(t)),\\
\alpha\dot{q}(t) &= 1 - q(t) - \alpha\beta q(t)f(u(t)-a(t)),\\
\epsilon\dot{a}(t) &= -a(t) + \gamma f(u(t)-a(t)),
\end{aligned}
\tag{5.1}
$$

其中 f 现在被认为是图 1 所示的分段线性激活函数 (2.3)。为了计算 (5.1) 的平衡，我们考虑分段函数 $f(J)$ 的三个域上的可能解。我们发现在 $\theta > 0$ 的下定域 $(u - a < \theta)$ 上存在低活动或 Down 状态，使得 $(u, q, a) = (0, 1, 0)$。这个 Down 状态的稳定性是由雅可比矩阵的特征值决定的：

$$
g(0,1,0) = \begin{pmatrix} -1 & 0 & 0 \\ 0 & -1/\alpha & 0 \\ 0 & 0 & -1/\epsilon \end{pmatrix}
\tag{5.2}
$$

因此对所有实际参数都是稳定的。通过求解 f 的中上部畴 (5.1)，我们找到了附加的平衡。在中间定义域 $(\theta \le u - a \le \theta + \sigma^{-1})$ 上，其中 $f(J) = \sigma(J - \theta)$，我们有

$$
u = \sigma(u - a - \theta)q,
\tag{5.3}
$$

$$
q = 1/(1 + \sigma\alpha\beta(u - a - \theta)),
\tag{5.4}
$$

$$
a = \sigma\gamma(u - a - \theta),
\tag{5.5}
$$

$$
\theta \le u - a \le \theta + \sigma^{-1},
\tag{5.6}
$$

有以下解:

$$
u = \frac{\phi - (1+\phi)\gamma - \phi\theta\alpha\beta \pm \sqrt{D}}{\alpha\beta(\phi + (1+\phi)\gamma - \phi\theta\alpha\beta \pm \sqrt{D})}
\tag{5.7}
$$

$$q = \frac{2(1+\phi)\gamma}{\phi + (1+\phi)\gamma - \phi\theta\alpha\beta \pm \sqrt{D}} \tag{5.8}$$

$$a = \frac{\phi - (1+\phi)\gamma - \phi\theta\alpha\beta \pm \sqrt{D}}{2(1+\phi)\alpha\beta} \tag{5.9}$$

$$\mathcal{D} = (\phi - (1+\phi)\gamma - \phi\theta\alpha\beta)^2 - 4\phi\gamma\theta(1+\phi)\alpha\beta, \quad \phi = \sigma\gamma \tag{5.10}$$

假设 $\mathscr{D} \geq 0$ 且条件 (5.6) 满足。稳定性由雅可比矩阵的特征值决定:

$$g(u,q,a) = \begin{pmatrix} -1+\sigma q & \sigma(u-a-\theta) & -\sigma q \\ -\beta\sigma q & -(1/\alpha + \beta\sigma(u-a-\theta)) & \beta\sigma q \\ \gamma\sigma/\epsilon & 0 & -(1+\gamma\sigma)/\epsilon \end{pmatrix}. \tag{5.11}$$

我们发现，在较宽的参数范围内，中间区域包含两个平衡态，其中一个是马鞍平衡态，另一个是稳定或不稳定螺旋平衡态。后者对应于高活性或 Up 状态。对于足够快的抑制和/或适应，Up 状态的失稳可以通过 Hopf 分岔导致稳定极限环的形成，见图 9 和图 10。在不存在螺旋平衡的参数体系中，向上状态发生在上定域 $(u-a>\theta+\sigma^{-1})$，其中 $f(J)=1$，由

$$u = 1/(1+\alpha\beta), \tag{5.12}$$

$$q = 1/(1+\alpha\beta), \tag{5.13}$$

$$a = \gamma. \tag{5.14}$$

其稳定性由以下 Jacobian 矩阵的特征根决定：

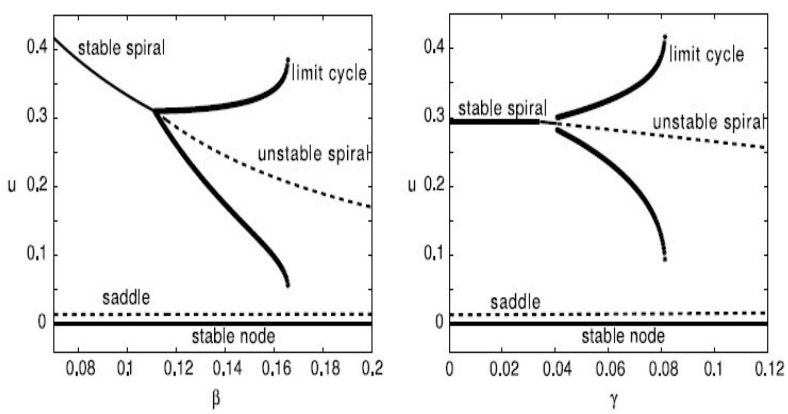

图 9. (左) 显示系统 (5.1) 不动点 u 作为 β 的函数的分岔图。其他参数是 $\gamma=0.05, \epsilon=5, \alpha=20, \theta=0.01$ 和 $\sigma=4$。利用 (5.11) 给出的雅可比矩阵的特征值确定线性稳定性。稳定 (不稳定) 的分支显示为实心 (虚线) 曲线，而稳定的极限环显示为粗实心曲线。(右) 对应的分岔图，显示 u 作为 γ 的函数，当 $\beta=0.12$ 时

$$g(u,q,a) = \begin{pmatrix} -1 & 1 & 0 \\ 0 & -(1/\alpha+\beta) & 0 \\ 0 & 0 & -1/\epsilon \end{pmatrix} \tag{5.15}$$

这保证了向上的状态总是稳定的。

在图 11 中，我们展示了对支持极限环的参数选择的空间夹紧网络的模拟。参数值与生理测量值和先前的模

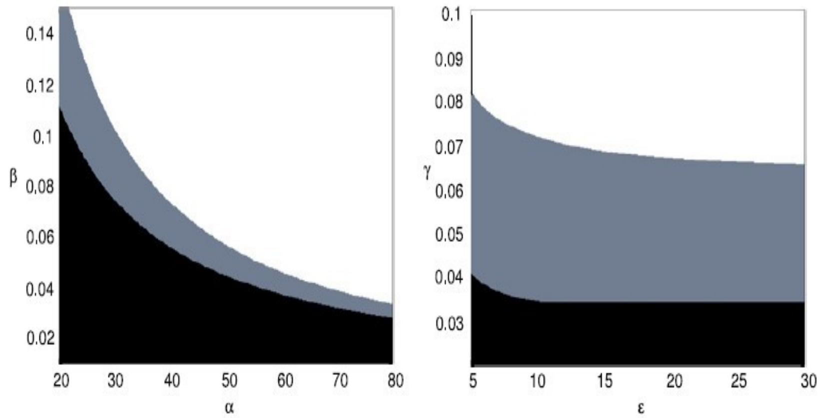

图 10. (左)(α,β) 平面的稳定性图，显示 Up 状态是一个稳定螺旋 (黑色)，一个被稳定极限环包围的不稳定螺旋 (灰色)，或一个没有极限环的不稳定螺旋 (白色)。(右)(ϵ,γ) 平面。其他参数如图 9 所示。

型一致，其中突触抑制时间常数 α 在 200-800 ms 之间 [24,25]，适应时间常数 ϵ 在 20-80 毫秒范围内 [18-20]。注意，所有变量的振荡周期约为 30 个时间单位或 300 毫秒，这与切片和体内癫痫事件的时间尺度很好地相关 [2,6,38,3]。它还表明，突触抑制的时间尺度决定了我们模型中的振荡周期。事实上，在这个模型中实现的峰值频率自适应在产生振荡中并不起主要作用。事实上，该网络可以在没有自适应 ($\gamma=0$) 的情况下支持自持续振荡，如图 12 所示。与带大负反馈的 Pinto-Ermentrout 模型的一个主要区别是，我们模型中的平衡螺旋与上升状态相关，而不是与下降或静止状态 [36] 相关。

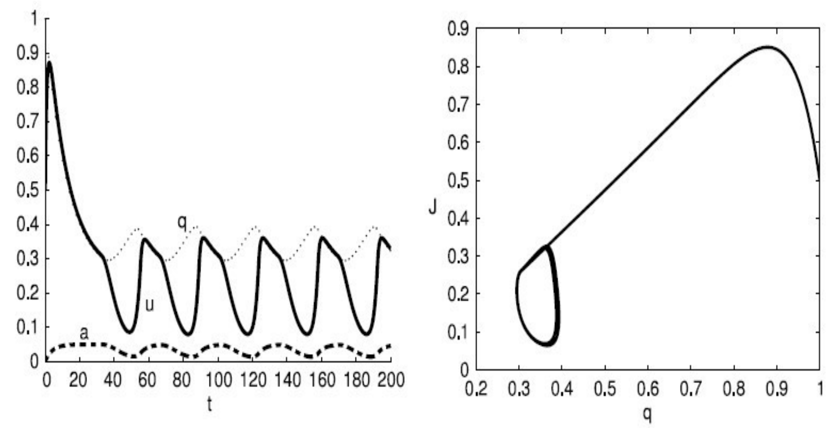

图 11. 使用参数 $\theta=0.01$ $\sigma=4$ $\alpha=50$ $\beta=0.06$ $\epsilon=4$ 和 $\gamma=0.05$ 对空间夹紧系统 (5.1) 进行数值模拟。(左)u,q 和 a 的时间轨迹图。根据线性稳定性分析预测，该解在 Up 状态附近进入极限环。(右) 相位平面 (q,J) 的图形，其中 $J=u-a$ 是发射速率函数 $f(J)$ 的总电流输入。注意，在它的最低点，J 下降到与 f : $(J,f(J))=(0.135,0.5)$。

5.2. 空间扩展模型

先前的许多研究表明，具有突触抑制的空间夹紧系统可以支持种群活动的振荡 [43,41]。然而，据我们所知，在这样一个系统中，自我持续振荡在空间和时间上的演化还没有被探索过。因此，我们通过检查在分段线性激活函数 (2.3) 的情况下整个系统 (2.1) 的行为，以及与空间痉挛情况相同的凹陷和适应参数值范围，来扩展上一

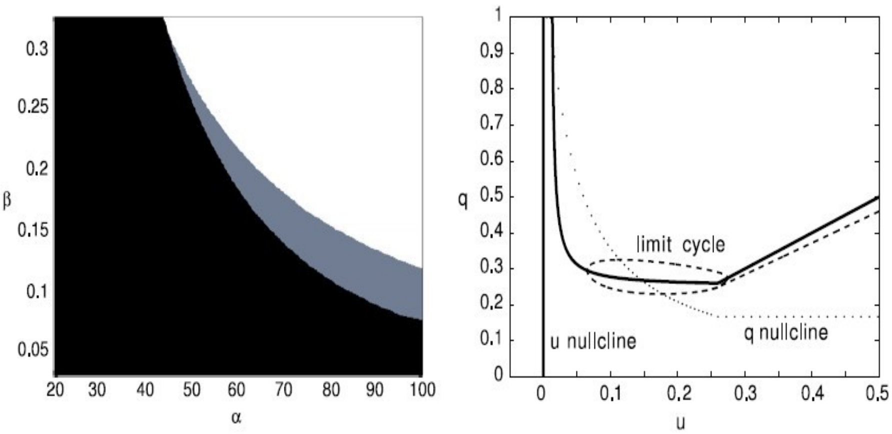

图 12. (左) 无自适应 ($\gamma = 0$) 情况下空间夹紧系统 (5.1) 的稳定性图，显示了参数空间中 Up 状态为稳定螺旋 (黑色)、被稳定极限环包围的不稳定螺旋 (灰色) 或没有极限环的不稳定螺旋 (白色) 的区域。其他参数是 $\theta = 0.01$，$\sigma = 4$。(右) 使用参数 $\theta = 0.01$ $\sigma = 4$ $\alpha = 50$ $\beta = 0.06$ 和 $\gamma = 0$ 进行 (5.1) 不适应的数值模拟。给定初始条件 $(u, q) = (1, 1)$，我们绘制 q 与 u(虚线) 的轨迹。即使不存在自适应，系统也支持一个稳定的极限环。

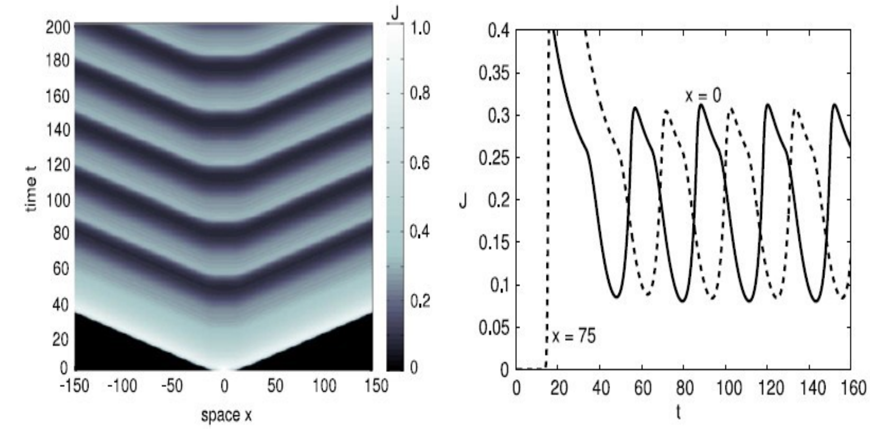

图 13. 空间中的自我持续振荡。(左) 射速为分段线性函数 (2.3) 时系统 (2.1) 的数值模拟。最初的高斯活性分布演化为发射向外传播脉冲的振荡活性的核心。这些活动脉冲是由于邻近细胞的空间相移振荡而产生的。虽然基线电流在不引起放电速率的意义上不是阈值以下，但与脉冲幅值相比，它是相对较小的。我们用伪彩色绘制输入电流 J 的演变，作为空间 x 和时间 t 的函数。请注意，在这段较长的时间间隔内，振荡的核心相对受到限制，几乎不向外扩展。参数是 $\theta = 0.01, \alpha = 50, \beta = 0.05, \epsilon = 4$，和 $\gamma = 0.05$。(右) 当前 J 在两个空间位置的对应轨迹。

节的结果。我们取一个高斯函数形式的初始条件:

$$(u(x, 0), q(x, 0), a(x, 0)) = \left(l\mathrm{e}^{-x^2/\zeta^2}, 1, 0\right), \tag{5.16}$$

其中 $\ell = 0.5$ 和 $\zeta = 15$ 是高斯函数的振幅和宽度。我们使用时间步 $\Delta t = 0.01$ 的四阶龙格-库塔 (Runge-Kutta) 数值求解 (2.1)，并在 4000 格点上对卷积项进行黎曼积分，验证了时间和空间步足够小，因此它们不会影响定性行为。边界点自由演化，并且选择足够大的域使振荡核心不受边界的影响。在图 13 中，我们展示了一个模拟，其中振荡的活动核心产生向外传播的脉冲。注意，这种自我维持的活动不需要连续的输入 [31]，也不需要非量纲化的突触输入电流低于零 [38,36,39]。如图 14 的快照所示，振荡的核扩展非常缓慢，在数秒的时间尺度上停留在初始输入的区域。如上所述，在没有峰值频率自适应 ($\gamma = 0$) 的情况下，网络支持类似的行为，如图 15 所示。注意 (2.1) 在分段线性激活函数 (2.3) 的情况下，系统 (2.1) 也支持孤行脉冲。然而，这种脉冲并不存在于与同步振荡相同的参数范围内。虽然我们不能推导出旅行脉冲存在的严格条件，就像我们在第 3.2 节中对 Heaviside 发射速率函数所做的那样，但我们可以对一对反向传播波进行如图 15 所示的数字模拟旅行脉冲。与图 4 所示的

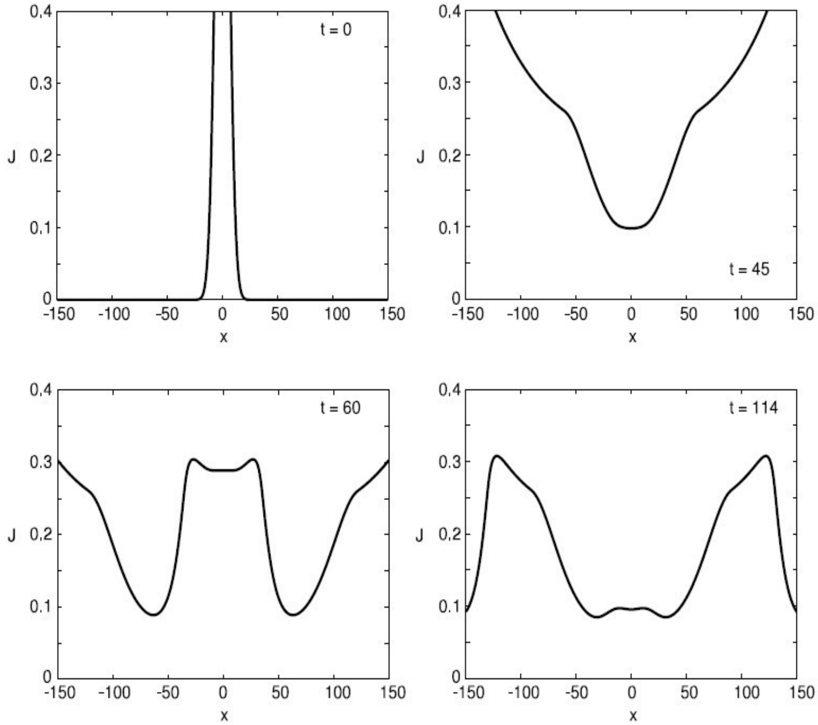

图 14. 总输入电流 $J(x,t)$ 的快照作为空间 x 的函数乘以 (左上)$t=0$;(右上角)$t=45$;(左下)$t=65$; 和 (右下)$t=139$。振荡核心以 $x=0$ 为中心，在初始移动锋面之后周期性地发出活动脉冲。

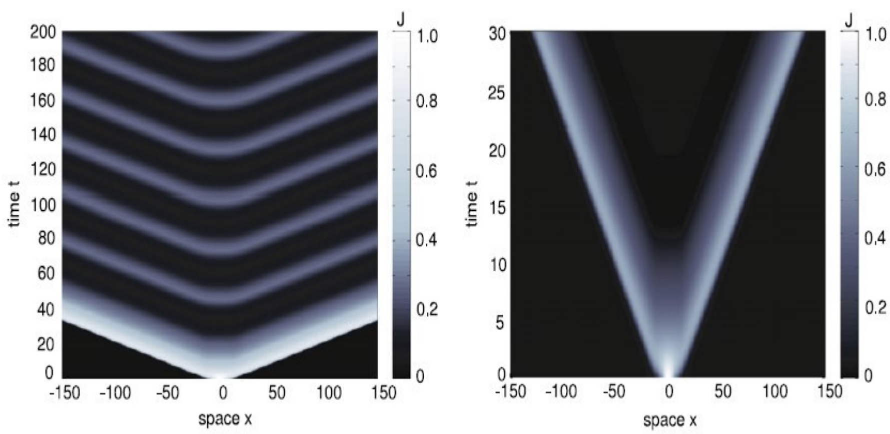

图 15. (左) 没有适应性的自我持续振荡。如图 13 所示，我们发现了一个同步振荡的脉冲发射核心，在这种情况下，不需要适应来维持这些动态。我们用伪彩色绘制输入电流 J 的演变，作为空间 x 和时间 t 的函数。参数是 $\theta=0.01$ $\alpha=50$ $\beta=0.1$，和 $\gamma=0$。(右) 在激活函数 f 分段线性如 (2.3) 定义的情况下，系统 (2.1) 支持的两个反传播脉冲。初始条件取 (5.16) 中定义的高斯。参数是 $\alpha=20$ $\beta=0.2,\gamma=0.1,\epsilon=5,\theta=0.01$, 和 $\sigma=4$。

移动脉冲类似，脉冲由 $J(\xi)\geq\theta$ 和 $J(\xi)<\theta$ 否则的区域定义。因此，尽管 Heaviside 发射速率函数对于在神经场模型中进行时空动力学的详细分析非常有用，但当考虑更现实的发射速率函数时，它不能捕获所有产生的解。

6. 讨论

在本文中，我们分析了具有两种基于生理学的非线性负反馈形式的兴奋性神经元网络的时空动态——突触抑制和峰值频率适应。凹陷和适应都是动态演化的变量，依赖于输出发射速率。我们表明，在一个合理的参数

范围内，移动前沿和脉冲存在，而适应性在决定波速和脉冲宽度方面起着很少或根本没有作用。如果不去适应，也会有固定的脉冲或碰撞，但对于单纯的兴奋性网络来说，它们是不稳定的。最后，当发射速率函数取分段线性时，空间扩展网络中存在自持续振荡。同步活动的局部区域在每次振荡时重复地发出移动脉冲。在真实的神经组织中 (切片 [2,3] 和活体 [3,38]) 都观察到了自持续振荡和平稳超阈值活动。虽然振荡频率似乎与实验中观察到的很好匹配 (1-10 Hz)，但发射的旅行脉冲的空间尺度似乎更长。也就是说，假设突触连接的范围为 1mm，那么脉冲的宽度在 5 - 30mm 之间，而切片脉冲的宽度往往在 1mm 左右 [29,10,5]。

我们的分析提出了几个未来的方向。首先，我们可以利用奇异摄动理论分析在 s 型发射速率函数在高增益极限的情况下凸包的稳定性。这将避免一些与本文中强调的不连续有关的问题。其次，我们可以在二维上检验站立凸点的行为以及自持续振荡解。在之前的工作中，傅里叶分析被用来预测圆形凸点在受到扰动时对称性是如何被打破的 [33,50,51]。Troy 和 Shusterman 已经证明，当环波的对称性被打破时，Pinto-Ermentrout 模型在二维上支持自持续振荡。我们可以看看在我们的模型中是否存在类似的机制，并探索在上态而不是下态具有复杂特征值的影响。最后，在只有突触抑制的空间夹紧模型中，噪声提供了上下状态之间的过渡手段 [41]。在我们的模型中包含适当形式的噪声可以在空间扩展的情况下产生有趣的行为。

致谢

This work was supported by the NSF (DMS 0813677 and RTG 0354259). We would like to thank Bill Troy (University of Pittsburgh) for highlighting the issue of finding a physiological interpretation of negative feedback in the Pinto-Ermentrout model, which partly motivated the current work.

7. 参考文献

[1] G. Buzsaki, Rhythms of the Brain, Oxford University Press, Oxford, 2006.

[2] J.-Y. Wu, L. Guan, Y. Tsau, Propagating activation during oscillations and evoked responses in neocortical slices, J. Neurosci. 19 (12) (1999) 5005-5015.

[3] J. Milton, P. Jung, Epilepsy as a Dynamic Disease, Springer, Berlin, 2003.

[4] R.D. Chervin, P.A. Pierce, B.W. Connors, Periodicity and directionality in the propagation of epileptiform discharges across neocortex, J. Neurophysiol. 60 (5) (1988) 1695–1713. [5] J.-Y. Wu, Propagating waves of activity in the neocortex: What they are, what they do, Neuroscientist 14 (5) (2008) 487-502.

[6] X. Huang, W.C. Troy, Q. Yang, H. Ma, C.R. Laing, S.J. Schiff, J.-Y. Wu, Spiral waves in disinhibited mammalian neocortex, J. Neurosci. 24 (44) (2004) 9897-9902.

[7] Y.W. Lam, L.B. Cohen, M. Wachowiak, M.R. Zochowski, Odors elicit three different oscillations in the turtle olfactory bulb, J. Neurosci. 20 (2) (2000) 749-762.

[8] K. Delaney, A. Gelperin, M. Fee, J. Flores, R. Gervais, D. Tank, Waves and stimulus-modulated dynamics in an oscillating olfactory network, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91 (1994) 669-673.

[9] J.C. Prechtl, L.B. Cohen, B. Pesaran, P.P. Mitra, D. Kleinfeld, Visual stimuli induce waves of electrical activity in turtle cortex, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94 (14) (1997) 7621-7626.

[10] W. Xu, X. Huang, K. Takagaki, J.-Y. Wu, Compression and reflection of visually evoked cortical waves, Neuron 55 (1) (2007) 119-129.

[11] A. Benucci, R. Frazor, M. Carandini, Standing waves and traveling waves distinguish two circuits in visual cortex, Neuron 55 (2007) 103-117.

[12] F. Han, N. Caporale, Y. Dan, Reverberation of recent visual experience in spontaneous cortical waves, Neuron 60 (2) (2008) 321-327.

[13] C.C.H. Petersen, A. Grinvald, B. Sakmann, Spatiotemporal dynamics of sensory responses in layer 2/3 of rat barrel cortex measured in vivo by voltage-sensitive dye imaging combined with whole-cell voltage recordings and neuron reconstructions, J. Neurosci. 23 (4) (2003) 1298-1309.

[14] D. Rubino, K.A. Robbins, N.G. Hatsopoulos, Propagating waves mediate information transfer in the motor cortex, Nat. Neurosci. 9 (12) (2006) 1549-1557.

[15] X.J. Wang, Synaptic basis of cortical persistent activity: The importance of NMDA receptors to working memory, J. Neurosci. 19 (21) (1999) 9587-9603.

[16] U. Lee, S. Kim, K.-Y. Jung, Classification of epilepsy types through global network analysis of scalp electroencephalograms, Phys. Rev. E 73 (4) (2006) 041920.

[17] G.B. Ermentrout, D. Kleinfeld, Traveling electrical waves in cortex: Insights from phase dynamics and

speculation on a computational role, Neuron 29 (1) (2001) 33–44.

[18] J. Benda, A.V.M. Herz, A universal model for spike-frequency adaptation, Neural Comput. 15 (11) (2003) 2523–2564.

[19] D.V. Madison, R.A. Nicoll, Control of the repetitive discharge of rat CA1 pyramidal neurones in vitro, J. Physiol. 354 (1984) 319–331.

[20] M. Stocker, M. Krause, P. Pedarzani, An apamin-sensitive Ca2+-activated K+ current in hippocampal pyramidal neurons, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 96 (8) (1999) 4662–4667.

[21] B. Ermentrout, Linearization of f-I curves by adaptation, Neural Comput. 10 (7) (1998) 1721–1729.

[22] X.J. Wang, Calcium coding and adaptive temporal computation in cortical pyramidal neurons, J. Neurophysiol. 79 (3) (1998) 1549–1566.

[23] R.S. Zucker, W.G. Regehr, Short–term synaptic plasticity, Ann. Rev. Physiol. 64 (2) (2002) 355–405.

[24] L.F. Abbott, J.A. Varela, K. Sen, S.B. Nelson, Synaptic depression and cortical gain control, Science 275 (5297) (1997) 220–224.

[25] M.V. Tsodyks, H. Markram, The neural code between neocortical pyramidal neurons depends on neurotransmitter release probability, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94 (2) (1997) 719–723.

[26] M. Tsodyks, K. Pawelzik, H. Markram, Neural networks with dynamic synapses, Neural Comput. 10 (4) (1998) 821–835.

[27] C. Stevens, J. Wesseling, Activity-dependent modulation of the rate at which synaptic vesicles become available to undergo exocytosis, Neuron 21 (1998) 415–424.

[28] S. Brenowitz, L.O. Trussell, Minimizing synaptic depression by control of release probability, J. Neurosci. 21 (6) (2001) 1857–1867.

[29] D.J. Pinto, G.B. Ermentrout, Spatially structured activity in synaptically coupled neuronal networks: I. Traveling fronts and pulses, SIAM J. Appl. Math. 62 (1) (2001) 206–225.

[30] D.J. Pinto, G.B. Ermentrout, Spatially structured activity in synaptically coupled neuronal networks: II. Lateral inhibition and standing pulses, SIAM J. Appl. Math. 62 (1) (2001) 226–243.

[31] S.E. Folias, P.C. Bressloff, Breathing pulses in an excitatory neural network, SIAM J. Appl. Dyn. Syst. 3 (3) (2004) 378–407.

[32] S.E. Folias, P.C. Bressloff, Stimulus-locked traveling waves and breathers in an excitatory neural network, SIAM J. Appl. Math. 65 (6) (2005) 2067–2092.

[33] S.E. Folias, P.C. Bressloff, Breathers in two-dimensional neural media, Phys. Rev. Lett. 95 (20) (2005) 208107.

[34] S. Coombes, Waves, bumps, and patterns in neural field theories, Biol. Cybern. 93 (2) (2005) 91–108.

[35] C.R. Laing, Spiral waves in nonlocal equations, SIAM J. Appl. Dyn. Syst. 4 (3) (2005) 588–606.

[36] W.C. Troy, V. Shusterman, Patterns and features of families of traveling waves in large-scale neuronal networks, SIAM J. Appl. Dyn. Syst. 6 (1) (2007) 263-292.

[37] Z.P. Kilpatrick, S.E. Folias, P.C. Bressloff, Traveling pulses and wave propagation failure in inhomogeneous neural media, SIAM J. Appl. Dyn. Syst. 7 (1) (2008) 161-185.

[38] V. Shusterman, W.C. Troy, From baseline to epileptiform activity: A path to synchronized rhythmicity in large-scale neural networks, Phys. Rev. E 77 (6) (2008) 061911.

[39] W.C. Troy, Traveling waves and synchrony in an excitable large-scale neuronal network with asymmetric connections, SIAM J. Appl. Dyn. Syst. 7 (4) (2008) 1247-1282.

[40] S. Coombes, M.R. Owen, Bumps, breathers, and waves in a neural network with spike frequency adaptation, Phys. Rev. Lett. 94 (14) (2005) 148102.

[41] E. Bart, S. Bao, D. Holcman, Modeling the spontaneous activity of the auditory cortex, J. Comput. Neurosci. 19 (3) (2005) 357-378.

[42] V. Matveev, X.J. Wang, Implications of all-or-none synaptic transmission and short-term depression beyond vesicle depletion: A computational study, J. Neurosci. 20 (4) (2000) 1575-1588.

[43] J. Tabak, W. Senn, M.J. O’Donovan, J. Rinzel, Modeling of spontaneous activity in developing spinal cord using activity-dependent depression in an excitatory network, J. Neurosci. 20 (8) (2000) 3041-3056.

[44] S. Amari, Dynamics of pattern formation in lateral-inhibition type neural fields, Biol. Cybern. 27 (2) (1977) 77-87.

[45] O. Faugeras, R. Veltz, F. Grimbert, Persistent neural states: Stationary localized activity patterns in nonlinear continuous n-population, q-dimensional neural networks, Neural Comput. 21 (2009) 147-187.

[46] Y. Guo, C.C. Chow, Existence and stability of standing pulses in neural networks: I. Existence, SIAM J. Appl. Dyn. Syst. 4 (2) (2005) 217-248.

[47] Y. Guo, C.C. Chow, Existence and stability of standing pulses in neural networks: II. Stability, SIAM J. Appl. Dyn. Syst. 4 (2) (2005) 249-281.

[48] J. Rubin, A. Bose, Localized activity patterns in excitatory neuronal networks, Network 15 (2) (2004) 133-158.

[49] B.B. Vladimirski, J. Tabak, M.J. ODonovan, J. Rinzel, Episodic activity in a heterogeneous excitatory network, from spiking neurons to mean field, J. Comput. Neurosci. 25 (2008) 39-63.

[50] M.R. Owen, C.R. Laing, S. Coombes, Bumps and rings in a two-dimensional neural field: Splitting and rotational instabilities, New J. Phys. 9 (2007) 378.

[51] C.R. Laing, W.C. Troy, PDE methods for nonlocal models, SIAM J. Appl. Dyn. Syst. 2 (3) (2003) 487-516