

## Dynamics of a large system of spiking neurons with synaptic delay

Federico Devalle, Ernest Montbrío, and Diego Pazó  
Phys. Rev. E **98**, 042214 – Published 22 October 2018



# 一个具有突触延迟的峰值神经元系统的动力学

## Dynamics of a large system of spiking neurons with synaptic delay

作者: Federico Devalle<sup>1</sup>, Ernest Montbrío<sup>2</sup>, and Diego Pazó<sup>3</sup>

组织: 1. Neuronal Dynamics Group, Department of Information and Communication Technologies, Universitat Pompeu Fabra, 08018 Barcelona, Spain

2. Department of Physics, Lancaster University, Lancaster LA1 4YB, United Kingdom

3. Instituto de Física de Cantabria (IFCA), CSIC-Universidad de Cantabria, 39005 Santander, Spain

时间: Received 21 August 2018; published 22 October 2018

Translated by Xinxin Qie, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: [PHYSICAL REVIEW E](#)

## 摘要 [Abstract]

我们分析了一个大系统的异质二次整合-发射 (QIF) 神经元的突触耦合。该模型被精确地简化为一个发射率方程系统, 用于研究完全同步、部分同步和非相干状态的存在性、稳定性和分岔。结合此分析, 我们对 QIF 神经元的原始网络进行了广泛的数值模拟, 并确定了部分同步状态的宏观和微观状态之间的关系。结果总结为两个相图, 对于均质和异质种群, 这是在很大程度上的分析得到。对于兴奋性耦合, 相图与具有时间延迟的库拉本模型非常相似, 尽管这里的稳定边界扩展到参数空间中神经元不是自维持振荡器的区域。相比之下, 抑制耦合的边界结构是不同的, 并且对于同质网络已经揭示了在库拉本模型中不存在各种部分同步状态的存在: 集体混沌、准周期部分同步 (QPS), 以及一种我们称之为调制-QPS (M-QPS) 的新状态。在异质性的存在下, 部分同步的状态下, QPS 和 M-QPS 持续存在。此外, 异质性的存在极大地放大了激发和抑制的非相干稳定边界之间的差异。最后, 我们将我们的结果与传统的具有时间延迟的模型 (Wilson Cowan-type) 发射率模型的结果进行了比较。传统发射率模型的振荡不稳定性仅对具有强非均匀性的抑制性耦合定性地与我们的结果一致。

## I 引言 [INTRODUCTION]

自从霍奇金和赫胥黎 [1] 的开创性工作以来, 尖峰神经元模型已经成为研究神经网络集体动力学的标准数学工具。这些模型解释了神经元的基本特性——阈下电压动力学、尖峰和不连续的突触相互作用——因此, 尖峰神经元的网络在生物学上被认为是现实的。然而, 尖峰神经元的网络模型通常不易于分析, 因此大多是一个计算工具。

另外, 研究人员使用简化的模型来描述细胞群中平均活动的一些测量方法, 通常作为放电率 [2]。这种平均场模型 (这里我们称之为“传统的放电率模型”或简单的“放电率模型”) 忠实地捕获了在大量异步峰值神经元中观察到的主要定性动态状态, 并可以使用微分方程的标准技术进行数学分析; 参见, 例如, 参考文献 [3-6], 尽管它们的流行, 传统的发射率模型有两个主要的局限性, 这强烈地限制了它们在神经科学中的适用性范围。首先, 这些模型在描述集体状态的动态方面并不准确, 其中有相当大一部分神经元同步触发峰值。第二, 发射率模型没有通常表示对原始网络的适当的数学缩减, 而是启发式的。因此, 传统的放电率模型中的参数与整个峰值神经网络中的参数之间一般没有精确的关系,

因此网络的宏观状态与组成神经元的微观动力学之间没有明确的联系。

传统放电率模型应用的一个重要例子是出现在分析具有时滞的神经网络中。众所周知, 突触和树突突的处理, 以及轴突的传播, 在神经元的相互作用中产生不可避免的时间延迟, 从而深刻地塑造了尖峰神经网络的振荡动力学。对具有时间延迟的尖峰神经元的大型网络的研究是复杂的, 在这种情况下, 对放电率描述的数学和数值分析特别富有成效; 例如, 参考文献 [7-25]。然而, 使用传统的放电率描述, 可以捕获多少由具有突触延迟的峰值神经元组成的大型网络的实际动态呢?

在本文中, 我们研究了一个具有突触延迟的异质二次积分-发射 (QIF) 神经元的大系统的集体动力学。为了进行分析, 我们利用了一种新的低维放电率模型, 该模型可以精确地从 QIF 神经元 [26] 的种群中得到。因此, 我们使用了一个发射率方程系统 (FRE), 与传统的发射率模型相比, 它忠实地再现了网络的所有可能的集体状态。这个通过对 FRE 的数学分析, 我们可以得到齐次网络和异构网络中异步状态稳定性边界的精确公式。结合此分析, 我们对相应的 QIF 神经网络进行了数值模拟, 以研究与 FRE 宏观动力学相关的微观状态。这一综合分析揭示了存在大区域的振荡状态, 这是无法达到使用传统的发射率模型。其中一些状态特别有趣, 我们对它们进行详细的调查。它们已经出现在相同的抑制性神经元种群中, 在完全同步和异步状态都不稳定的参数区域。因此, 在这些政权中, 该系统介于完全秩序和无序之间, 在一个通常被称为“部分同步” [27] 的状态下。相同单元网络中的这种部分同步状态是自组织的集体状态, 其中平均场的属性不能从单元的内在动力学中简单地推断出来, 而是网络的一种突现属性。在这里, 我们发现了三种不同类型的部分同步状态 (具有周期、准周期和混沌平均场动力学), 并研究了这些状态如何随着神经元的异构性而变化。

我们的工作主要建立在两位作者 [28] 关于相同的、自振荡的 QIF 神经网络动力学的结果上。这里我们扩展了参考文献 [28] 中的结果。在几个方面:

(1) 该分析并不局限于自振荡的 QIF 神经元, 而是扩展到可兴奋的 QIF 神经元的网络。

(2) 在李亚普诺夫指数的系统计算的支持下, 我们对部分同步状态及其分岔进行了详细的数值探索。这使得我们能够发现一个到一个新状态的过渡, 我们称之为调制准周期部分同步 (MQPS), 以及到集体混沌的“准周期路径”。此外, 我们还研究了部分同步状态是如何随着神经元的异质性而转换的。据我们所知, 这个问题在以前研究相同振荡器 [29-41] 的不同种群中的部分同

步的工作中还没有得到解决。

(3) 我们得到了异质性 QIF 神经元种群对应的相图。异质性放大了抑制性网络和兴奋性网络之间的动态差异。最后将相图与传统的发射率模型进行了比较, 并从文献 [26] 中得到的精确 FRE 中得到。两种发射速率模型的振荡不稳定性仅在具有较强异质性的抑制性网络中定性一致。

本文的组织结构如下。在第二部分, 我们提出了所研究的时滞 QIF 网络模型。在第三部分, 我们介绍并讨论了在大系统尺寸极限下, 从 QIF 网络推导出的低维 FRE。在第四部分, 我们用部分同步状态 (QPS, M-QPS, 集体混沌) 的数值模拟来补充 FRE 的理论分析。在第五部分中。我们分析了系统动力学中异质性的影响。最后, 在第六部分我们讨论了我们的结果, 并将其与使用传统的发射率描述获得的结果进行了比较。

## II 模型描述 [MODEL DESCRIPTION]

我们考虑一个由  $N \gg 1$  全对全耦合的 QIF 神经元组成的网络。神经元的膜电位由以下二次微分方程 [42] 控制:

$$\tau \dot{V}_j = V_j^2 + I_j \quad j = 1, \dots, N,$$

其中,  $\tau$  是一个时间常数。每当一个神经元的膜电位达到一个上阈值  $V_{th} \gg 1$  时, 它就会被触发。显然, 除了等式 (1), 必须定义一个峰值重置条件:

$$\text{If } V_j > V_{th}, \text{ then } V_{reset} \leftarrow V_j.$$

在我们的理论分析中, 我们考虑了  $V_{th} = -V_{reset} \rightarrow \infty$ , 它在数值模拟中忠实地再现: 首先, 我们考虑  $V_{th} = -V_{reset} = 500$ 。然后, 在放电后, 我们在  $2\tau/V_{th}$  后将神经元设置为  $V_{reset}$ 。这是一个神经元需要从  $V_{th}$  到达  $+\infty$  并从  $-\infty$  返回到  $V_{reset}$  [43] 的大约时间。

在等式中的输入 (1) 由两个不同的贡献决定:

$$I_j = \eta_j + J_s(t).$$

第一项代表了熄灭的异质性, 对于振荡状态下的神经元 ( $\eta_j > 0$ ), 它决定了内在的峰间间隔 (ISI),

$$T_j = \pi\tau/\sqrt{\eta_j}.$$

第二项对应于平均场耦合, 其中  $J$  为耦合强度,  $s(t)$  为平均突触激活量。我们考虑了具有延迟、平均场耦合的尖峰神经网络,

$$s(t) = \frac{\tau}{N\tau_s} \sum_{j=1}^N \sum_k \int_{t-D-\tau_s}^{t-D} \delta(t' - t_j^k) dt',$$

式中,  $t_j^k$  为神经元  $j$  的第  $k$  个峰值的时间,  $\tau_s$  为突触时间常数。在采用热力学极限  $N \rightarrow \infty$  后, 我们取极限  $\tau_s \rightarrow 0$ , 使其  $s$  与  $t - D$  时的瞬时种群平均发射率成正比:

$$\lim_{\tau_s \rightarrow 0} \lim_{N \rightarrow \infty} s(t) = \tau r(t - D) \equiv \tau r_D.$$

最后, 我们假设淬灭非均质性的洛伦兹 (柯西) 分布,

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

## III 低维描述: 发射率方程式 [LOW-DIMENSIONAL DESCRIPTION: FIRING RATE EQUATIONS]

在热力学极限下, QIF 神经元的网络可以简化为一个有限的 FRE [26,44] 集。假设条件神经元密度  $\rho(V | \eta, t)$  是所有  $\eta$  值 [26] 的洛伦兹值, 这在数学上等价于引用所谓的 Ott-Antonsen(OA) 理论 [45]。

具体来说, 奥特和安东森的原始工作适用于仓本模型, 这表明该模型承认库本阶参数 [45] 的精确低维描述。同样的理论也适用于大量的全局脉冲耦合振荡器 [46], 特别是对于  $\theta$  神经元 [47-52] 的集合。 $\theta$ -神经元相位模型可以转换为基于电压的描述, 即 QIF 模型 [53]。类似地, 对  $\theta$  神经元网络的宏观描述 (根据仓本序参数) 转化为对 QIF 神经元集合的更自然的描述, 在神经科学中特别相关的两个平均场量: 平均放电率和平均膜电位 [26]。

这种对 QIF 神经元集合的放电率的描述非常简单, 并且易于进行数学分析。这促使人们最近将 QIF 神经元的 FRE 扩展到许多不同的设置 [54-61]。特别是, 考虑到第二部分中的 QIF 模型, FRE 由发射率  $r$  和平均膜电位的两个延迟微分方程组组成,

$$v = \int_{-\infty}^{\infty} d\eta g(\eta) \left[ \lim_{R \rightarrow \infty} \int_{-R}^R dV \rho(V | \eta, t) V \right],$$

其中 [26, 28]

$$\begin{aligned} \tau \dot{r} &= \frac{\Delta}{\pi\tau} + 2rv, \\ \tau \dot{v} &= v^2 + \bar{\eta} - (\pi\tau r)^2 + J\tau r_D. \end{aligned}$$

这些 FRE 从 QIF 神经元等式 (1) 种群的放电率  $r$  和平均膜电位  $v$  两方面描述了无限多个尖峰神经元种群的演化。方程 (7) 有 5 个参数, 通过无量纲化可以简化为三个参数。在参考文献 [28] 中的 FRE 方程式 (7) 在限制性  $\bar{\eta} > 0$  下进行分析, 并进行相应的重新缩放。这种重

新缩放可以系统地改变时滞参数  $D$  (包括情况  $D = 0$ ), 并便于与经典的和经过充分研究的具有延迟 [62-66] 的仓本模型进行比较。

或者, 在这里我们考虑一个新的无量纲化, 它允许我们研究 FRE 方程 (7) 的动力学。在整个  $\bar{\eta}$  范围内, 因此大多数神经元可以是自振荡的 ( $\bar{\eta} > 0$ ), 也可以是静止/兴奋的 ( $\bar{\eta} < 0$ )。具体来说, 我们用  $D$  和  $\tau$  将时间和  $v$  重新调整为

$$\tilde{t} = D^{-1}t, \quad \tilde{v} = D\tau^{-1}v,$$

因此, 新的, 无维速率是  $\tilde{r} = Dr$  的动力学可以完全探索, 而不损失 = 博士, 然后的通用性, 考虑重新调整的参数

$$\tilde{J} = D\tau^{-1}J, \quad \tilde{\eta} = D^2\tau^{-2}\bar{\eta}, \quad \tilde{\Delta} = D^2\tau^{-2}\Delta,$$

并在方程式 (7) 中设置  $\tau = D = 1$ 。具体地说, 我们研究了无维的方程组

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{r}}{d\tilde{t}} &= \frac{\tilde{\Delta}}{\pi} + 2\tilde{r}\tilde{v}, \\ \frac{d\tilde{v}}{d\tilde{t}} &= \tilde{v}^2 + \tilde{\eta} - (\pi\tilde{r})^2 + \tilde{J}\tilde{r}_{D=1}. \end{aligned}$$

为了减轻符号的重量, 我们在后面删除这些符号 (也在图形标签中)。

## IV 相同神经元群体

### [POPULATIONS OF IDENTICAL NEURONS]

正如我们之前讨论的, 参考文献 [28] 中研究了相同振荡神经元的情况。使用需要  $\bar{\eta} > 0$  的重放。这里我们采用等式中的缩放 (8), 这允许我们通过系统地改变参数  $\bar{\eta}$  来对系统的动力学进行详尽的研究。

在开始分析之前, 我们强调洛伦兹 ansatz (或等效的 OA ansatz) 对于相同的振子不是严格有效的。在这种情况下, 系统是部分可积的, 它的相空间由一个不变流形的连续体组成, 即洛伦兹式的一个特定的流形。实际上, 对于相同神经元 ( $\Delta = 0$ ) 的情况, 正确的方法是诉诸所谓的 [67] 理论 [67], 而不是 [60,68]。然而, 从物理角度来看, OA/洛伦兹分析是非常重要的, 因为任何少量的噪声和/或异质性都会破坏简并性, 至少对目前为止分析的系统来说, 密度收敛到 OA 流形 [69] 附近。

因此, 在接下来的文章中, 我们将分析相同的情况, 考虑到一旦系统中添加了少量的噪声或异质性, 它的重要性就完全成立。然而, 为了避免积分算法中包含噪声/异质性, 我们在所有相同 QIF 神经元集合 (1) 的数

值模拟中使用了洛伦兹流形的初始条件。

### A 分析结果: 非相干状态和完全同步状态 [Analytical results: The incoherent and the fully synchronized states]

#### a 非相干状态 [The incoherent state]

式 (9) 最多有四个固定点。在某些参数值中, 其中一个点位于负速率区域 ( $r < 0$ ), 我们称之为“非物理的”。此外, 对于  $\Delta = 0$ , 轴  $r = 0$  是不变的, 因此由  $r(0) > 0$  启动的解始终保持正。方程式 (9) 的平衡点可分为两组固定点:

(1) 第一对不动点位于  $(r, v)$  平面上

$$\mathbf{a}_{\pm} = \left( \frac{J \pm \sqrt{J^2 + 4\pi^2\bar{\eta}}}{2\pi^2}, 0 \right).$$

对于  $J > 0$ , 这些不动点出生在位于

$$J_{sn} = 2\pi\sqrt{-\bar{\eta}}.$$

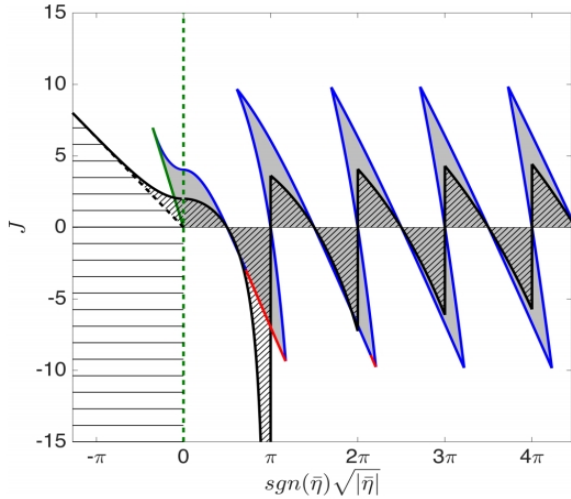
这条线在图 1 中部分表示为实绿色直线, 位于  $\bar{\eta} < 0$  区域。请注意, 对于  $\bar{\eta} > 0$ , 固定点  $\mathbf{a}_{-}$  是非物理的, 而只有当  $\bar{\eta} > 0$  时, 对于  $J < 0$  才存在  $\mathbf{a}_{+}$ 。如下图所示, 不动点  $\mathbf{a}_{+}$  在很大的参数值范围内都是稳定的。我们将把  $\mathbf{a}_{+}$  称为非相干状态, 或异步状态。对于有限网络, 一个  $\mathbf{a}_{+}$  变成了所谓的扩展状态, 所有神经元都以相同的 ISI 触发, 每个  $ISI/N$  时间单元触发。

(2) 第二对不动点,

$$\mathbf{q}_{\pm} = (0, \pm\sqrt{-\bar{\eta}}),$$

仅存在于  $\bar{\eta} < 0$ 。它们对应于静止状态, 并与单个 QIF 神经元的固定点重合。因此,  $\mathbf{q}_{-}$  (分别为  $\mathbf{q}_{+}$ ) 是非常稳定的 (不稳定的)。  $\bar{\eta} = 0$  处的分岔 (图 1 中的绿色虚线) 有点特殊, 因为它不是像预期的那样是  $\mathbf{q}_{+}$  和  $\mathbf{q}_{-}$  的简单鞍节点分岔。对于  $J > 0$ , 它涉及到与  $-$  的同时碰撞, 而对于  $J < 0$ , 它与  $\bar{\eta} > 0$  的  $\mathbf{a}_{+}$  的出现重合。

only exists for  $\bar{\eta} < 0$ . They correspond to quiescent states, and coincide with the fixed points of an individual QIF neuron. Hence,  $\mathbf{q}_{-}$  (respectively,  $\mathbf{q}_{+}$ ) is trivially stable (unstable). The bifurcation at  $\bar{\eta} = 0$  (green dashed line in Fig. 1) is somewhat peculiar because it is not a simple saddle-node bifurcation of  $\mathbf{q}_{+}$  and  $\mathbf{q}_{-}$  as expected. For  $J > 0$ , it involves the simultaneous collision with  $\mathbf{a}_{-}$ , while for  $J < 0$  it coincides with the appearance of  $\mathbf{a}_{+}$  for  $\bar{\eta} > 0$ . 接下来, 我们研究了不动点的线性稳定性。非相干态  $\mathbf{a}_{-}$  总是不稳定的, 而对高活性、异步态  $\mathbf{a}_{+}$  的线性稳定性分析显示了一些有趣的特征。在等式 (9) 线性化中施加



**图 1:** 相同神经元的相位图,  $\Delta = 0$ 。阴影区域: 异步状态 ( $\mathbf{a}_+$ ) 是稳定的。横向孵化区域: 完全同步是不稳定的。水平阴影区域: 完全同步状态不存在, 唯一的吸引子是全局静止状态  $\mathbf{q}_-$ 。完全同步的自持续振荡的轨道创建在虚线 ( $\bar{\eta} < 0$ ), 等式 (14) 蓝线和红线是不相干方程 (10) 的亚临界和超临界类 hopf 不稳定性的轨迹。实绿色线: 鞍节点分叉。垂直的绿色虚线将 QIF 神经元的振荡状态与可兴奋状态分开。

边际稳定性  $\lambda = i\Omega$  条件, 我们发现一个振荡不稳定族在

$$J_H^{(n)} = \pi (\Omega_n^2 - 4\bar{\eta}) \times \begin{cases} (6\Omega_n^2 + 12\bar{\eta})^{-1/2}, & \text{odd } n, \\ (2\Omega_n^2 - 4\bar{\eta})^{-1/2}, & \text{even } n, \end{cases}$$

其中,  $\Omega_n = n\pi$ 。我们指出, 这些不稳定性 (在图 1 的相图中用蓝色和红线表示) 实际上是类似于 Hopf 的, 而不是 Hopf, 因为有两个事实: (i) 在 [28] 的补充材料中计算的振幅方程是退化的。(ii) 在超临界情况下, 我们发现新出现的极限环有一个周期  $2\pi/\Omega_n$ , 当一个人离开阈值时保持不变。这显然与方程式的可逆性质有关。(9) 对于  $\dot{\Delta} = 0$  (注意不变性  $t \rightarrow -t, v \rightarrow -v$ ) 正如在参考文献 [28] 中所述。当  $D$  为非零时, 稳定具有固定周期的对称轨道。

## b 完全同步状态 [The fully synchronized state]

除了异步状态的稳定边界外, 我们还可以解析地确定完全同步的边界,  $V_j = V(t), \forall j$ 。自由等式 (9) 不适合这种分析, 因为完全同步状态对应于沿  $v$  轴的简并无限轨迹。因此, 我们使用原始的方程式 (1) 来研究完全同步。如参考文献 [28] 中所示, 对于振荡动力学 ( $\bar{\eta} > 0$ ), 完全同步的稳定区域受曲线族为界

$$J_s^{(n')} = 2\sqrt{\bar{\eta}} \cot\left(\frac{\sqrt{\bar{\eta}}}{n'}\right) \quad \text{with } n' = 1, 3, \dots,$$

并通过均匀间隔的线  $\sqrt{\bar{\eta}} = m\pi$  其中  $m = 1, 2, 3, \dots$ 。然而, 在  $\bar{\eta} < 0$  的情况下, 我们强调术语“完全同步”不能被严格使用, 因为神经元是可兴奋的, 而不是自我持续的振荡器。然而, 为了简化符号, 在下面我们将  $\bar{\eta} < 0$  的集体振荡状态称为完全同步状态。事实上, 由于时间延迟的存在, 集体自持续振荡在原则上可以维持为足够强的兴奋耦合。为了研究这些状态的存在性和稳定性, 我们重写了 QIF 模型等式 (1) 作为

$$\dot{V}_j = V_j^2 - |\bar{\eta}| + Jr_D.$$

然后, 为了研究一个完全同步状态的存在性, 我们可以在等式 (12) 中去掉指数  $j$ 。请注意, 在没有耦合的情况下, 等式 (12) 有一个稳定 ( $s$ ) 和一个不稳定 ( $u$ ) 不动点

$$V_u^* = -V_s^* = \sqrt{|\bar{\eta}|}.$$

在连续的峰值之间, 所有神经元的膜电位的演化是由

$$\dot{V} = V^2 - |\bar{\eta}|$$

考虑到神经元的膜电位在  $t = 0$  处达到无穷大, 我们发现它们在接收到尖峰之前的膜电位  $t = D^- = 1^-$  必须满足以下公式:

$$\int_{-\infty}^{V(1^-)} \frac{dV}{V^2 - |\bar{\eta}|} = 1,$$

其中

$$V(1^-) \equiv V^- = -\sqrt{|\bar{\eta}|} \coth \sqrt{|\bar{\eta}|}.$$

自维持集体振荡存在的一个必要条件是, 兴奋性尖峰导致  $V$  的跳跃超过不稳定的不动点, 从而使循环的重复成为可能。更准确地说, 在接收到第一个尖峰  $t = 1^+$  后, 膜电位  $V^+$  必须满足  $V^+ > V_u^*$ 。然后, 对于  $\bar{\eta} < 0$ , 我们发现完全同步的解存在于临界耦合以上

$$J_c = V_u^* - V^- = 2\sqrt{|\bar{\eta}|} \frac{e^{2\sqrt{|\bar{\eta}|}}}{e^{2\sqrt{|\bar{\eta}|}} - 1}.$$

为了分析完全同步的稳定性, 我们研究了单个神经元膜电位远离其他种群形成的簇的无穷小扰动  $\delta V$  的演化。被干扰的神经元和进入峰值前的簇根据等式 (13) 给出的流进化。线性化流的乘子 ( $\delta\dot{V} = 2V\delta V$ ) 是反对称的, 导致负  $V$  的收敛, 和正  $V$  的发散。因此, 为了得到一个稳定的完全同步的解决方案, 神经元需要在流的收敛区域比在发散区域花费更多的时间。如果由于传入的尖峰而引起的膜电位的瞬时跳变足够大, 这就成立了。则临界耦合对应于  $V^+ = |V^-|$ , 即  $J_s = 2|V^-|$ , 或

$$J_s = 2\sqrt{|\bar{\eta}|} \coth \sqrt{|\bar{\eta}|}.$$

这个函数正是等式中的边界 (11) 与  $n' = 1$ , 它延伸到负的  $\bar{\eta}$  区域, 因为  $\cot(ix) = -i \coth(x)$ 。还请注意,  $J_s$  将  $J_c$  作为  $\bar{\eta} \rightarrow -\infty$ 。

## B 相图 [Phase diagram]

图 1 所示的相图总结了我们对相同神经元种群的分析结果。在  $y$  轴上, 我们表示耦合强度  $J$ , 它可以是兴奋性的, 也可以是抑制性的。在  $x$  轴上, 我们表示一个量, 如果是正的, 则与神经元的固有频率成正比; 看到等式 (4)。具有定性不同动态的区域用不同的颜色和模式的组合突出显示。在灰色阴影区域, 异步状态  $\mathbf{a}_+$  是稳定的, 而倾斜的孵化表示完全同步状态的不稳定。另一方面, 在水平阴影区域中, 全局静止状态  $\mathbf{q}_-$  是系统的唯一吸引子。在未孵化的白色区域, 完全同步是一个稳定的吸引子 (通常是唯一的一个——见下文), 但对于  $\bar{\eta} > 0$ , 一些这样的状态可能在某些区域共存。

更具体地说, 在图的可激发区域 ( $\bar{\eta} < 0$ ) 中, 全局静止态  $\mathbf{q}_-$  总是稳定的。此外, 异步状态  $\mathbf{a}_+$  (灰色阴影) 的稳定区域以鞍节点分叉  $J_{sn}$  (绿线) 和类似 Hopf 的分叉线  $J_H^{(1)}$ , 等式 (10) 为界 (蓝线)。这两条线在一个零 hopf 余维二点上相遇。在未孵化的灰色区域,  $\mathbf{a}_+$  不仅与  $\mathbf{q}_-$  共存, 而且与完全同步状态共存。这个振荡状态在实心黑线等式处变得稳定 (15)。

另一方面, 图中的正  $\bar{\eta}$  区域具有一系列亚临界 (蓝线) 和超临界 (红线) 类 hopf 的分叉的特征, 由等式定义 (10), 使非相干态的稳定性为  $\mathbf{a}_+$ 。值得注意的是, 在这个区域 (神经元是自我维持的振荡器), 相图与具有时间延迟 [62-66] 的仓本模型有很强的相似性。这两个系统显示帐篷形区域, 其均匀间距由延迟 ( $D = 1$ ) 和内在 ISI 等式之间的相等给出 (4), 以及在完全同步和不相干之间的双稳定区域 (未孵化的灰色区域)。然而, 虽然在仓本模型中, Hopf 分岔总是亚临界的, 但在这里, 我们在图的抑制 ( $J < 0$ ) 部分发现了一些  $\bar{\eta}$  值的超临界 Hopf 分岔。在超临界 Hopf 分岔附近, 在无阴影区, 非相干状态和完全同步状态都是不稳定的, 并发现了部分同步 (QPS、M-QPS 和集体混沌)。在下一节中, 我们根据宏观和微观动力学对这些状态进行分类, 并研究它们的分岔。

最后, 我们讨论了图 1 中相图的一个有趣的特征——参见参考文献 [28] 中的相图。请注意, 与仓本模型 [62-66] 的垂直方向的帐篷状区域不同, 这里的稳定区域是倾斜的。这种差异之间的人口 QIF 神经元和仓本模型可以理解为: 在 QIF 模型神经元总是推进阶段响应兴奋输入, 并总是延迟他们的阶段对抑制输入——也就是说, 他们有一个所谓的类型 1 型相重置曲线。随着兴奋耦合  $J$  强度的增加, 这产生了相图兴奋部分边界的渐进“推进”——因为神经元增加了它们的放电频率, 从而增加了它们的有效值  $\bar{\eta}$ 。同样, 在抑制区域, 神经元在

响应抑制输入时降低其放电频率, 这逐步“延迟”  $J < 0$  的边界。相比之下, 在经典的仓本模型中, 在兴奋和抑制反应中产生进步和延迟的术语不包括 [70], 因此边界不倾斜。

## C 部分同步状态的数值分析 [Numerical analysis of partially synchronous states]

接下来, 我们对图 1 中白色斜阴影区域以及一些邻近区域中出现的部分同步状态进行了数值探索。在表一中, 这些部分同步的状态根据它们的动态进行分类, 无论是相同的和异构的 (在秒。QIF 神经元的  $V$ ) 群体。通过对 FRE 等式的数值模拟, 研究了状态的宏观动力学 (9), 并如图 2 的第 1 列和第 2 列所示。为了研究与宏观状态相关的单个神经元动力学, 我们还对原始的 QIF 神经元方程式 (1) 系统进行了数值模拟, 并描述了栅格图 (第 3 列), 和 ISI 返回图 (第 4 列) 和直方图 (第 5 列)。最后, 在第 1 列中, 我们还展示了网络模拟的种群平均发射率的时间序列 (红色虚线), 这显示了与 FRE 的时间序列 (蓝线) 完全一致——除了在面板 (d1) 中, 其中集体动力学是混沌的。

值得注意的是, 稳定的部分同步状态不仅出现在图 1 的斜阴影区域, 而且也出现在  $\sqrt{\bar{\eta}} \approx \pi$  与  $\sqrt{\bar{\eta}} > \pi$  的邻近区域。这是因为类似 hopf 的分叉  $J_H^{(1)}$  是超临界的区域 (在图 1 中  $\sqrt{\bar{\eta}} > \pi$  的红线附近) 延伸到  $\sqrt{\bar{\eta}} > \pi$ , 因此人们期望一个从非相干分叉的低振幅周期解, 一个  $\mathbf{a}_+$ , 与完全同相同步状态共存。在 Fig. 1, 通过 2(a1) 和 2(a2), 我们分别给出了与方程式 (9) 的数值积分所对应的时间序列和相位图。对于  $\sqrt{\bar{\eta}} = 3.6$ 。这些模拟证实了一个小的振幅对称极限环的存在, 它随着参数远离不稳定性而增大。

表一. 在相同和异质 QIF 神经元的种群中观察到的不同动态状态的分类。这些状态的名称如下: 异步状态: 异步状态或非相干状态。完全同步: 完全同步状态。QPS: 准周期的部分同步。M-QPS: 调制的准周期部分同步。PS-I 和 PS-II 代表 I 型和 II 型部分同步状态。M-PS: 已调制的部分同步状态。前缀 2F-和 3F-表示相应的准周期动力学的频率数。对于每种状态, 我们在宏观水平 (平均场) 和微观水平 (单个神经元) 上指定动力学。对于集体混沌状态,  $\lambda$  是由平均场强迫的单个神经元的李亚普诺夫指数。

如参考文献 [28] 中所分析的那样, 在图 2(a1) 中, 平均场的振荡周期恰好为  $T = 2$  (或, 在维度形式上为  $T = 2D$ )。全局量的周期动力学导致了单个神经元的准周期动力学, 即准周期部分同步 (QPS)。这可以用来绘

**表 1:** 对相同和异质 QIF 神经元种群中观察到的不同动态状态的分类。这些状态的名称如下：异步状态：异步状态或非相干状态。完全同步：完全同步状态。QPS：准周期的部分同步。M-QPS：调制的准周期部分同步。PS-I 和 PS-II 代表 I 型和 II 型部分同步状态。M-PS：已调制的部分同步状态。前缀 2F-和 3F-表示相应的准周期动力学的频率数。对于每种状态，我们在宏观水平（平均场）和微观水平（单个神经元）上指定动力学。对于集体混沌状态， $\lambda$  是由平均场强迫的单个神经元的李亚普诺夫指数。

IDENTICAL	Single neuron:	ASync	FULL SYNC	QPS	M-QPS	COLLECTIVE CHAOS
	Mean field:	Periodic	Periodic	2F-Quasip.	3F-Quasip.	Chaotic-like ( $\lambda = 0$ )
		Constant	Periodic	Periodic	2F-Quasip.	Chaotic
		ASync	PS-I	PS-II	M-PS	COLLECTIVE CHAOS
	Single neuron:	Periodic	Periodic,	Periodic,	2F-Quasip.,	
HETEROGENEOUS	Mean field:	Constant	2F-Quasip.	2F-Quasip.	3F-Quasip.	Chaotic-like ( $\lambda < 0$ )
			Periodic	Periodic	2F-Quasip.	Chaotic

制单个神经元的 ISIs 和它们连续的 ISIs。所得到的返回图，如图 2(a4) 所示，形成了一条表示拟周期动力学的封闭曲线。有趣的是，神经元的 ISIs 总是比放电率振荡的周期要短，如图 2(a5) 中的 ISI 直方图所示。该分布的双峰结构与宏观周期吸引子的双环形状有关。

通过类似 hopf 的不稳定性出现的极限环显示出一个稳健的  $v \rightarrow -v$  对称，只有在另一个分岔后才会分解。在参考文献中。[28]，对于  $\sqrt{\eta} = 3$ ，它表明对称性在一个周期加倍的分岔后失效。在这里，取稍大的  $\sqrt{\eta}$  值和增加抑制，我们观察到一个不完全对称破缺过渡，共存两个吸引子；见图 2(b1),2(b2) 和 3。这些不对称的周期轨道，我们称之为 QPS-asym(I) 和 QPS-asym(II)，它们与对称性无关。事实上，每个吸引子都是通过不同的分支产生的，详情见下面。在这些不对称状态下，周期不同于二维状态，但神经元仍然是准周期的，见图 2(b4) 和 2(b5)。

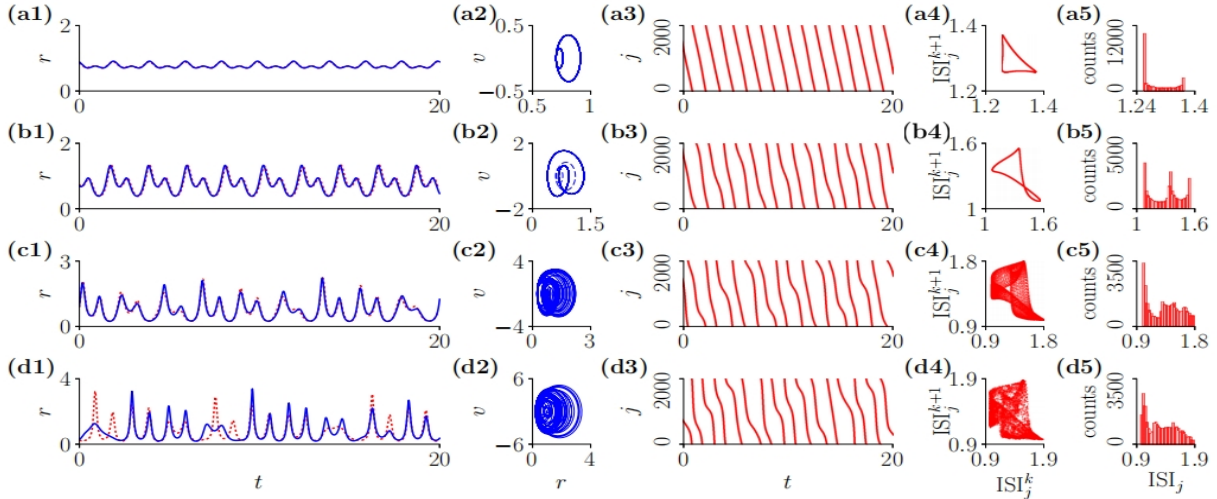
进一步增加抑制作用，宏观动力学变得更加不规则，没有明显的周期性；见图 2(c1) 和 2(c2)。下面，我们展示了对表明具有两个不可通约频率的准周期平均场动力学的李亚普诺夫指数的分析。由于这种准周期强迫，神经元表现出三频率的准周期运动；见图 2(c4)。我们称这个新的状态调制 QPS，或简单的 M-QPS，由于额外的调制频率。据我们所知，这种状态只在一个非常不同的设置 [29,71] 中被报道过。进一步降低 J，M-QPS 最终变为混沌状态；见图。2(d1) 和 2(d2)。

为了确定连接不同部分同步状态 (QPS、M-QPS 或集体混沌) 的分岔，我们用图 2 的  $\eta$  值计算了 FRE 线上的四个最大李雅普诺夫指数。采用通常的方法 [72]，参数 J 是准绝热的减少和增加，以检测最终的双稳定性。最终检测到两个平行的分岔序列，如图 3 的顶部和底部面板所示。在顶部面板中，向左移动，不动点吸引子

( $a_+$ ) 首先经历一个超临界类 hopf 的分岔，之后系统的稳定吸引子是一个对称的 QPS 吸引子。对称破缺发生在一个跨临界分岔 (TC) 处，之后的极限环是不对称的 [QPS-asym(II)]。在较低的 J 值下，不对称周期轨道经历奈马克-萨克分岔，产生 MQPS，给定我们发现两个消失的李亚普诺夫指数。进一步降低抑制作用，M-QPS 在亚临界 Hopf 分叉 (SB-H) 中消失。

在图 3 底部面板的另一个分岔序列中，另一个不对称轨道 [QPS-asym (I)] 出现在一个鞍节点 (SN) 分岔处。作为 QPS-asym(II)，它也随着 J 的减小而经历奈马克-塞克 sacker 分岔，从而产生 M-QPS。在图 2 和 4 中，我们展示了对应于这个特殊的分岔序列的 M-QPS 状态。然而，需要注意的是，图 3 中任何一条路径产生的 M-QPS 状态都具有相同的动力学特征 (两个消失的最大李亚普诺夫指数和三频微观运动)。锁定发生在 J 的某些窗口，其中第二大李亚普诺夫指数不是零。为了进一步证明 M-QPS 的宏观准周期性质，我们还在图 4 中展示了三个不同的 J 值的庞加莱截面。当 J 降低时，环面发生起皱，这通常是通过环面 [73] 的分形过渡到混沌的；见图 4(b)。环面在  $J = 10.5$  附近分解，吸引子变成分形。值得注意的是，根据  $\lambda_1 > |\lambda_3|$  以来的 Kaplan-Yorke 公式 [74]，混沌吸引子快速获得大于 3 的信息维数，见图 3 底部面板；与参考文献中略高于 2 的维数形成对比。[28] 为由周期倍增级联产生的混沌吸引子。需要强调的是，尽管有正的李雅普诺夫指数 (集体动力学)，微观动力学仍然是非混沌的，因为单个振荡子只有一个自由度。事实上，该模型的结构要求神经元按顺序放电；见图 2(d3)。最后，图 3 中的插图是我们对主面板中的两个分岔序列如何连接的猜想：不稳定分支 SN 分岔与 TC 分岔处的对称 QPS 态碰撞。

在前面的图中，我们已经展示了沿着一个特定的  $\eta$



**图 2:** QPS(第 1 行和第 b 行)、M-QPS(第 c 行) 和集体混沌(第 d 行) 和微观(第 3-5 列) 的动态, 见表一。第 1 列: 平均发射率的时间序列。蓝线对应于 FRE 方程式的数值模拟。(9), 而红色虚线是计算  $N = 2000$  个 QIF 神经元种群的平均放电率。第 2 列:  $(r, v)$  相位肖像, 使用方程式进行数值计算。(9)。在面板 (b2) 中显示了两个共存的周期吸引子: QPS-asym(I)(实心) 和 QPS-asym(II)(虚线)-也参见图 3 的插图。面板 (b1, b3-b5) 对应于 QPS-asym (I)。列 (3-5) 显示了  $N = 2000$  QIF 神经元种群的动态。第 3 列: 光栅图。神经元在模拟开始时根据它们的放电时间进行排序(由于 QIF 模型的一阶性质, 这种排序在时间上保持不变)。第 4 列和第 5 列显示了任意神经元  $j$  的返回 ISI 图和 ISI 分布。面板 (a4, b4) 的返回图是封闭的曲线, 表明了 QPS-sym 和 QPS-asym 中的准周期微观动力学。相应的 ISI 直方图 (a5, b5) 显示了两个 (QPS-sym) 或三个 (QPS-asym) 峰。在 M-QPS 中, 神经元是具有三个特征频率的准周期的——面板 (c4) 的返回图是一个三维的封闭表面, 因此它在二维中的投影填充了空间的一个定义区域。参数: (第 a 行) $J = -9.2$ (第 b 行) $J = -9.5$ , (第 c 行) $J = -10.3$ , (第 d 行) $J = -10.6$ 。我们在所有的模拟中都使用了  $\sqrt{\eta} = 3.6$ 。

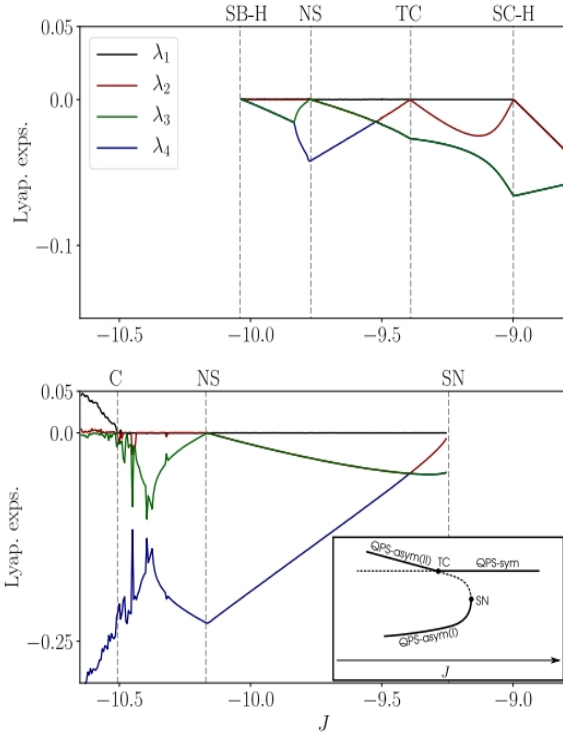
值进行的转换。我们是在寻求一个更全球化的图景决定通过扫描参数  $J$  和  $\eta$  来监测最大的李雅普诺夫指数。这允许有效地识别吸引子类型。图 5 显示了部分同步的动态 [75] 所跨越的区域。浅灰色和紫色区域分别表示 QPS 和 M-QPS 状态, 而青色点表示混沌动力学。它让我们惊讶的是, QPS 与完全同步(无阴影的区域)。在  $\sqrt{\eta} = 4.7$  附近有一个“舌头”延伸到非常负的  $J$  值, 看起来像  $3\pi/2 = 4.712$  的“回声”, 无限的舌头就在  $\sqrt{\eta} = \pi$  下面。对此, 我们还没有一个直观的解释。准周期动力学 (M-QPS) 总是在  $n = 1$  和  $n = 2$  的不稳定边界处的离退化点不远的地方被发现, 见等式 (10), 请见面。这可能不是偶然的(进一步的分析仍然超出了我们的范围 [76])。关于混沌状态, 它出现在两个不同的区域: 最左边的一个与 Ref[28] 中观察到的周期加倍场景有关, 而最右边的一个对应于这里所揭示的准周期路径。

## V 异质神经元群 [POPULATIONS OF HETEROGENEOUS NEURONS]

在本节中, 我们认为网络中的神经元是不相同的, 并且我们研究了这是如何改变图 1 中的相位图和图 2 中所示的部分同步状态的。因此, 下面我们假设洛伦兹分布的半宽为等式 (6) 并不是零。在洛伦兹异质性的存在下, 前面讨论的完全和部分同步状态是无法实现的。下面的通用术语“部分同步”是指网络中非非相干状态的任何状态。

让人想起 QPS 和集体混乱的状态持续存在, 单个神经元根据其自身的  $T_j$  值表现出不同的运动。我们将这些状态分别表示为部分同步-i(PS-I) 和 PS-II, 以表示与完全同步和 QPS 的状态。在 PS-I 中, 大多数神经元的整体频率为  $1:1$ , 其余的神经元要么具有不同的比例, 要么显示准周期动力学。在 PS-II 的情况下, 只有少数神经元携带宏观振荡的  $1:1$ 。为了方便起见, 我们使用 PS-I 和 PS-II 之间的区别, 但我们强调, 这两种状态之间没有明确的区分, 一个状态可以连续地从一个状态过渡到另一个状态。至于其他状态, 在引入异构性后, 异





**图 3:** 在负  $J$  值和固定的  $\sqrt{\eta} = 3.6$  范围内的两个备选分叉序列的四个最大的李雅普诺夫指数。对于每个溶液, 继续采用绝热的方式增加或减少参数  $J$ 。在顶部的面板中, 垂直的虚线表示, 从右到左: 一个超临界 Hopf 分岔 (SC-H), 一个跨临界分岔 (TC), 一个 Neimark-Sacker 分岔 (NS), 和一个亚临界 Hopf 分岔 (SB-H)。在底部的面板中, 垂直的虚线表示, 从右到左: 一个鞍节点分岔 (SN), 一个 Neimark-Sacker 分岔 (NS), 以及混沌 (C)。开始插图显示了连接两个分岔序列的分岔图的示意图。

步状态继续存在, 尽管不是以扩展状态的形式存在。最后, M-QPS 被一个调制的 PS 状态所取代, 或称 M-PS 状态, 而集体混沌继续存在; 见表一。

接下来我们分析如何非相干的稳定性区域, 这仍然可以从 FRE 方程分析计算。(9), 由于异质性的存在而引起的变化。不幸的是, 在异质性的情况下, 一个稳定性分析类似于第四部分对于同步状态的情况是不可能的。在本节的后面, 我们将研究相同抑制性神经元的  $\bar{\eta} > 0$  区域的部分同步状态是如何被猝灭紊乱所改变的。

### A $\delta = 0.1$ 的非相干性稳定性边界和相图 [ Stability boundaries of incoherence and phase diagram for $\delta = 0.1$ ]

值得注意的是, 异质性的存在消除了 FRE 方程 (9) 的所有简并。不动点仍然可以以参数的形式得到, 以及异步/非相干状态的鞍节点分岔对应的边界 (图 6 中的绿线)。但是, 这些表达式都很长, 为了清晰起见, 我们在

这里省略了它们; 参见参考文献 [26]。对边缘稳定性进行线性化和施加条件, 也可以得到参数形式的 Hopf 分岔的轨迹 (图 6 中的黑线)。最后, 我们对方程式进行了数值模拟。(9) 检测部分同步状态变得不稳定或不复存在的区域 (图 6 中的深灰色区域)。

图 6 中的相图总结了  $\delta = 0.1$  的这些结果, 并显示了不同动态发生的区域-并与图 1 中的相图进行了比较。正如预期的那样, 接近  $J = 0$  轴的不相干性是系统的唯一吸引子 (暗阴影)。就像在相同的神经元的情况下, 在不相干和另一个状态 (s) 之间存在双稳定区域 (光阴影)。有趣的是, 对于抑制性耦合, 异步态的 Hopf 分岔在很大程度上与“纯”不相干 (暗阴影) 的数值边界重叠。这表明, 对于抑制网络, 随着异质性的增加, Hopf 分岔为超临界的间隔显著增大。

### a $\bar{\eta} < 0$ 区域的相图 [ Phase diagram in the region $\bar{\eta} < 0$ ]

图 7 显示了图 6 的放大图, 位于  $\bar{\eta} < 0$  的棕色区域周围。在这个区域, 分岔的情况是相当复杂的, 在这里我们详细描述它。棕色的阴影区域很有趣, 因为高速率和低速率的固定点——让人想起  $q_+$  和  $q_-$  的固定点——与周期轨道共存。在图 7 中, 我们包含了两条虚线, 分别对应于涉及鞍座和/或排斥剂的分岔, 以充分阐明不同稳定状态之间的过渡。我们还强调了两个协维的两点: 两个鞍节点分叉相遇的尖点, 和零 hopf (ZH) 点-与一个零和一对纯虚数的特征值相关联。图中不同的阴影表示具有定性不同的吸引子的区域: 在黑暗区域 (I) 中, 只有一个固定点是稳定的。在小的暗紫色区域 (II) 中, 这个不动点与另一个稳定的不动点共存。在光照阴影区域 (IV、V、VI) 中, 一个稳定的不动点与一个稳定的极限环共存。这个极限环是白色区域中唯一稳定的吸引子 (VII)。最后, 在棕色区域 (III) 中, 有三个共存的稳定吸引子: 两个不动点和一个极限环。

图中任意两个区域之间的过渡都可以通过考虑一个三维空间来理解。在图 7 的右面板中, 我们通过庞加莱部分展示了不同稳定区域的相位示图。粗线代表二维流形。将图 7 中的相图与之前获得的瞬时相互作用 [26] 的结果进行比较, 我们可以发现, 延迟促进了异步状态的 Hopf 分岔的出现。值得注意的是, 图 7 中所示的场景类似于具有快速突触动力学 [54] 的异质 QIF 神经元群体, 但在这里我们找到了一个协维-2ZH 点, 而不是一个双零特征值点。

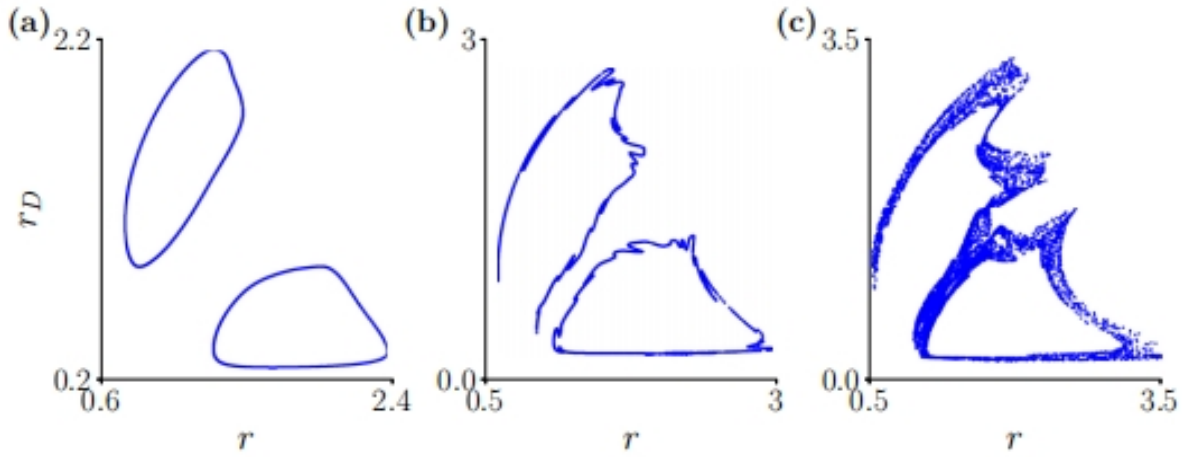


图 4: FRE (9) 的庞加莱部分为  $\sqrt{\eta} = 3.6$ , 以及三个不同的抑制耦合强度值: (a)  $J = -10.3$ ; (b)  $J = -10.48$ ; (c)  $J = -10.6$ 。庞加莱曲面是  $v = 0, \dot{v} < 0$ 。

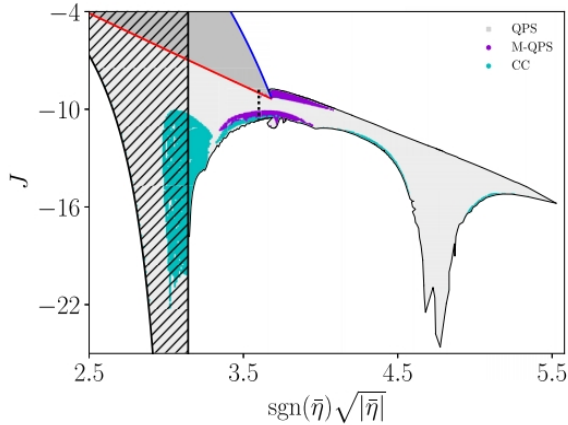


图 5: 相图图 1 中超临界 Hopf 分岔附近的部分同步态 (QPS, M-QPS, 集体混沌) 的数值探索。在浅灰色区域, 最大的李雅普诺夫指数为零, 而 QPS 是稳定的。紫色的点对应着两个消失的李亚普诺夫指数, 表示准周期动力学。在青色区域, 动力学是混沌的。在  $\sqrt{\eta} = 3.6$  处的垂直黑色虚线对应于图 3 中所探索的参数范围。

## B 非均匀性存在时部分同步态的数值分析 [Numerical analysis of partially synchronized states in the presence of heterogeneity]

在这里, 我们用数值方法探索异质性的存在如何转换 Sec 中描述的部分同步状态。增值为了避免样本到样本的波动,  $\eta_j$  值从洛伦兹分布设置  $\eta_j = \bar{\eta} + \Delta \tan[\pi(2j - N - 1)/(2N + 2)]$  中选择, 其中  $j = 1, 2, \dots, N$  的部分同步状态; 在图 8 的第 (1 和 2) 列中, 我们展示了 PS-II、MPS 和集体混乱的宏观时间序列, 其中蓝线表示 FRE 方程 (9) 的数值积分和红线模拟的一群 OIF 神经元。这

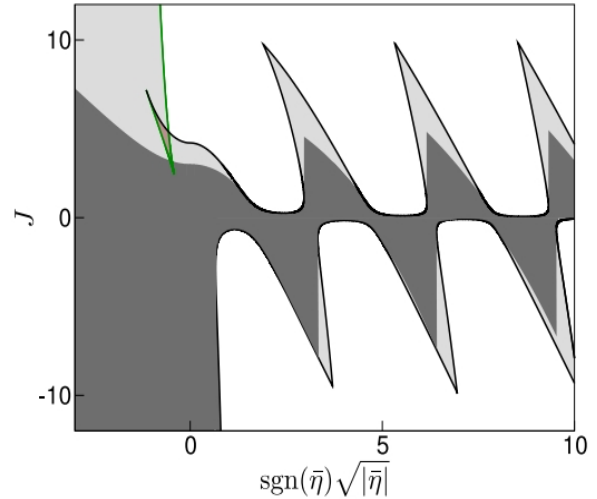


图 6: 异质神经元种群的相位图,  $\delta = 0.1$ 。暗阴影区域: 不相干 (固定点) 是唯一的稳定状态。光阴影区域: 不相干状态 (固定点) 与部分同步状态 (极限循环) 共存。棕色区域: 两种形式的异步状态 (高和低活动不动点) 与部分同步状态共存。绿线为鞍节点分岔, 黑线对应 Hopf 边界。请注意, 在这里, 与图 1 相比, Hopf 边界没有用蓝色/红色表示 (我们没有明确指定这些边界是亚临界还是超临界)。用数值方法得到了光和暗阴影区域的边界。

三种状态都清楚地区分了相同神经元的 OPS、M-OPS 和集体混沌状态。在图的第 (3-5) 列中, 我们还显示了 OIF 神经元群体的尖峰活性的光栅图, 以及群体中单个神经元的返回图和 ISI 直方图。由于异质性的存在, 在 PS-II 状态下, 神经元可以是单周期或双频准周期的, 而在 M-PS 中, 它们可以是双频或三频准周期的。参见表 I 选择用于绘制图中的返回图和 ISI 直方图的说明性神经元。图 8 分别为图 8(a4), 8(a5) 和 8(b4)8(b5) 的双频和

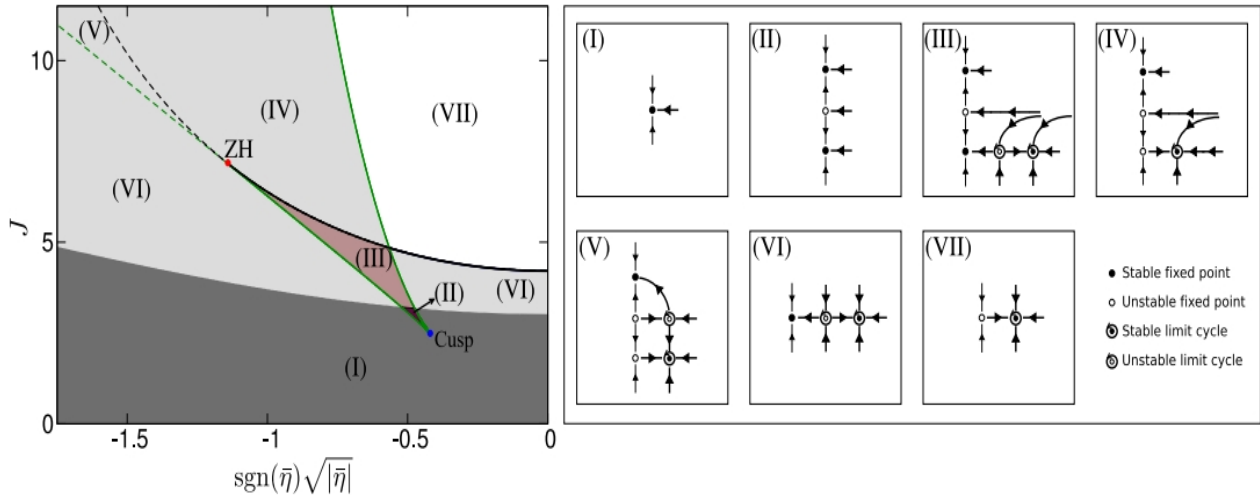


图 7: 图 6 中位于  $\bar{\eta} < 0$  的多稳定性区域的放大图。黑线: Hopf 分岔 (次临界界)。绿线: 鞍形节点的分叉。在暗阴影区域, 只有静止的、低活性的状态是稳定的。在光阴影区域, 不相干与一个集体振荡状态共存, 由于周期性激发而自我持续。在棕色区域, 低活度不动点与高活性不动点和振荡状态共存。在小的深紫色区域, 只有两个高活性和低活性固定点被吸引。右面板: 在不同区域的庞加莱部分的草图 (假设它与连接不同固定点的一维流形重合)。粗线表示二维流形, 周期轨道由一个被一个小圆包围的点表示。

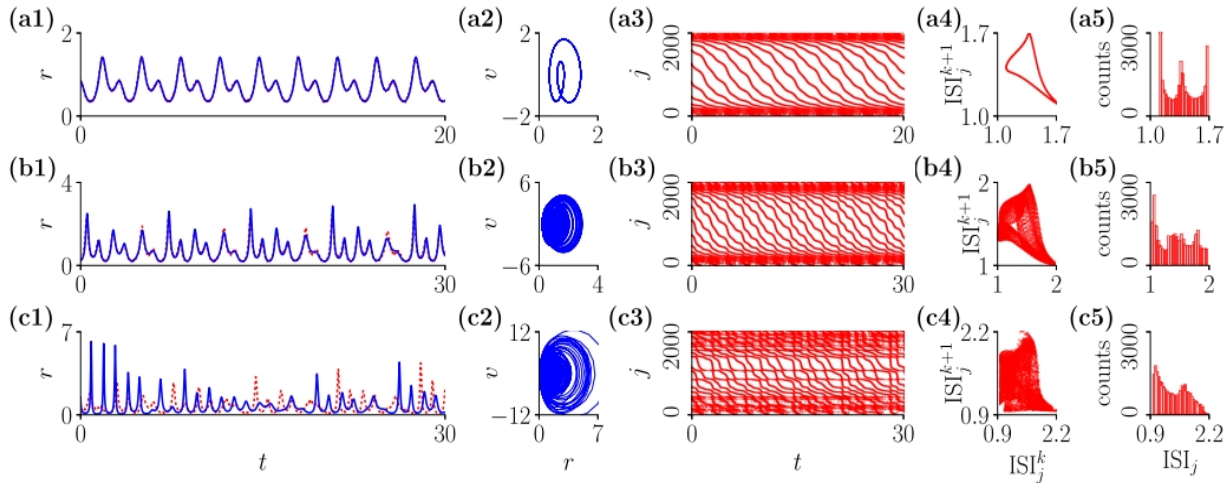
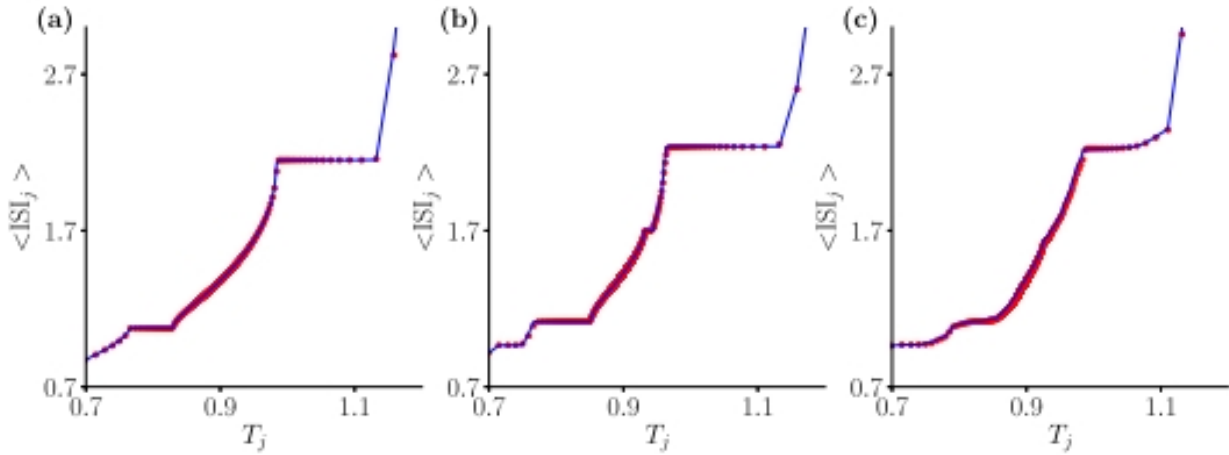


图 8: (a 行)PS-II 状态、(b 行)M-PS 状态和 (a 行)M-PS 状态) 和微观 (列 3-5) 的动态, 见图 2 和表 I。列 1: FRE 方程 (9) 的放电率的时间序列。(蓝色) 和  $N = 2000$  QIF 神经元群 (1)(红色虚线)。列 2 显示了利用 FRE 得到的相应的吸引子。在 (a) 和 (b) 行中, 动力学是周期性的, 但与相同的情况相反, 由于存在的非均匀性, 极限环是不对称的。第 3 列显示了与  $N = 2000$  个 QIF 神经元种群的数值模拟相对应的栅格图。第 4 列和第 5 列分别表示相应的返回图和 ISI 直方图。在栅格图中, 每个神经元索引到一个特定的  $\eta_j$  值 (见文本)。为了计算返回图和 ISI 直方图, 我们使用了神经元  $j = 500$ 。在面板 (a4) 和 (b4) 中, 我们可以看到神经元表现出准周期性的行为, 分别有两个和三个不可通约的频率。请注意  $\sqrt{\bar{\eta}} = 3.5$  和 a 行 (1) 中的三个峰:  $J = 9.60$ ; (b 行) $J = 10.70$ ; 面板 (a5) 由于极限环的不对称性。在所有面板中, 我们使用  $\delta = 0.1$ , (c 行) $J = 11.30$ 。

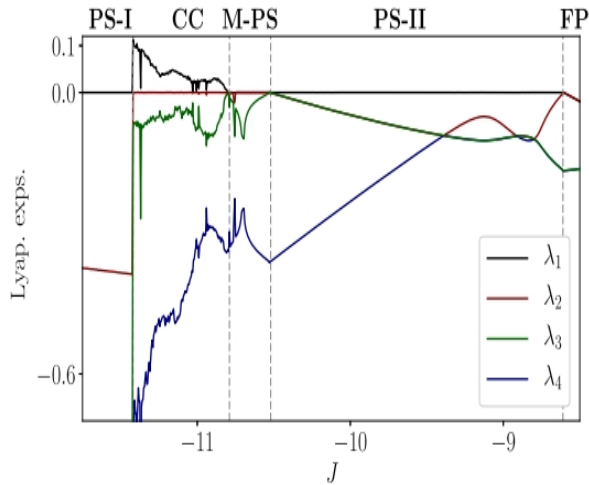
三频准定期。注意, 如图 2(f) 中的 OPS asym 所示, 由于极限环的不对称形状, PS-II 状态下的准周期神经元的 his 的 his togram 具有三个峰值。为了进一步表征 PS.II, M-PS 和集体混沌的微观动力学, 在图 9 中, 我们计算神经元的时间平均耦合修正 ISI, 并将其与每个神经元的自然 ISI  $T_j$  进行绘图;。在图 9(a) 所示的 PS-II 状态中, 下平台和上平台分别对应于图 8 中平均场两个连续

峰值之间的平均周期和平均场振荡的周期。这里可以方便地回忆一下表 I, 其中指出了宏观动力学和微观动力学之间的关系。

最后, 我们研究了连接这些部分同步状态的分叉, 再次依赖于方程 (9) 的李亚普诺夫谱的计算。正如我们在第四节中对相同神经元所做的那样, 我们评估了相图中沿/ $r$  方向的四个最大的李亚普诺夫导出, 靠近 Hopf 分

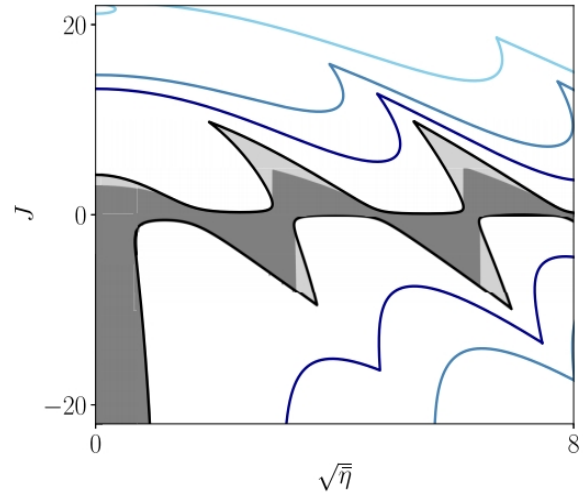


**图 9:** (a 行)PS-II 状态、(b 行)M-PS 状态和 (a 行)M-PS 状态) 和微观 (列 3-5) 的动态, 见图 2 和表 I。列 1: FRE 方程 (9) 的放电率的时间序列。(蓝色) 和  $N = 2000$  QIF 神经元群 (1)(红色虚线)。列 2 显示了利用 FRE 得到的相应的吸引子。在 (a) 和 (b) 行中, 动力学是周期性的, 但与相同的情况相反, 由于存在的非均匀性, 极限环是不对称的。第 3 列显示了与  $N = 2000$  个 QIF 神经元种群的数值模拟相对应的栅格图。第 4 列和第 5 列分别表示相应的返回图和 ISI 直方图。在栅格图中, 每个神经元索引到一个特定的  $\eta_j$  值 (见文本)。为了计算返回图和 ISI 直方图, 我们使用了神经元  $j = 500$ 。在面板 (a4) 和 (b4) 中, 我们可以看到神经元表现出准周期性的行为, 分别有两个和三个不可通约的频率。请注意  $\sqrt{\eta} = 3.5$  和 a 行 (1) 中的三个峰:  $J = 9.60$ ; (b 行)  $J = 10.70$ ; 面板 (a5) 由于极限环的不对称性。在所有面板中, 我们使用  $\delta = 0.1$ , (c 行)  $J = 11.30$ 。



**图 10:**  $\delta = 0.1$  和  $\sqrt{\eta} = 3.5$  的四个最大的李亚普诺夫指数。不同吸引子的稳定区域用垂直的灰色虚线表示。

又。图 10 显示了一个与相同情况定性相似的场景 (除了, 至少对于所采用的特定  $n$  值, 没有检测到双稳态), 从一个不动点开始, Hopf 分岔产生具有消失的最大 LE 的非周期解 (PS-II), 然后经历 Neimark-Sacker 分岔, 得到水周期解 (M-PS)。最终, 这种准周期解分解, 产生一种混沌状态。最后, 将抑制增加到临界水平以上会使李雅普诺夫指数突然变化, 并且混沌突然被周期轨道 (PS-I) 替代。这与混沌吸引子所经历的外部危机是一致的。



**图 11:** 增加异质性的水平揭示了兴奋和抑制的不同同步场景 (见文本)。黑色、深蓝、蓝色和浅蓝色的线分别对应于方程式 (9) 的 Hopf 边界。  $\delta = 0.1, 5, 10, 20$ 。这些边界决定了非相干/异步状态的稳定性区域。在阴影区域,  $\delta = 0.1$  的不相干性是稳定的。在暗阴影区域, 唯一的吸引子是不相干的。

### C 大异质性的不相干性边界 [Boundaries of incoherence for large heterogeneity]

我们讨论了异质性  $\delta = 0.1$  的固定值。我们现在研究增加  $\delta$  值对非相干稳定边界的影响。如前所述, 随着异质性水平的增加, Hopf 分岔变得越来越超临界, 这在

抑制性耦合中尤其明显。因此，Hopf 边界是一个很好的代理，可以约束具有任何一种类型的振荡 (PS-I、PS-II、M-PS、集体混沌) 的区域。

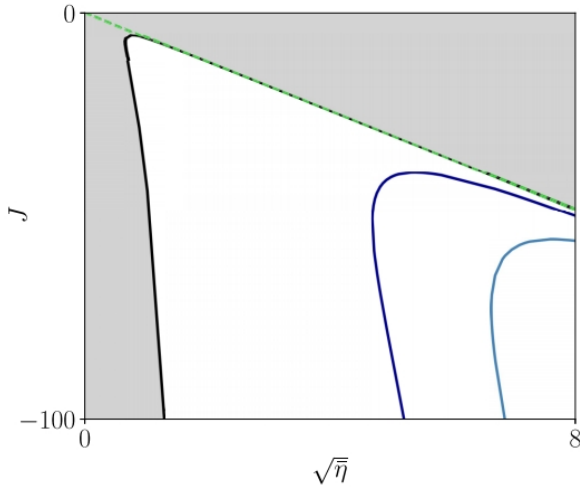


图 12: 在传统的发射速率模型等式 (17) 中, 只有抑制性耦合才会出现振荡。在灰色区域, 受黑线限制 ( $\delta = 0.1$ ), 不动点由等式确定 (16) 与图 11 相比, 通过 Hopf 分岔保持稳定并失去稳定性。深蓝色和深蓝色的曲线分别对应于  $\delta = 0.1$  和 10。绿色虚线边界对应于情况  $\delta = 0.1$ , 是一条直线。

图 11 显示了 Hopf 边界的增量值。请注意, 抑制性耦合的振荡区域逐渐缩小, 并最终从图中消失。因此, 给定一个  $\bar{\eta}$  的值, 就有一个值, 无论抑制有多强, 神经元都不会同步。振荡对异质性的脆弱性与先前对抑制性、基于电导的尖峰神经元 [77-79] 网络的计算研究一致。但是, 请注意, 同步总是可以这样的达到了足够强的兴奋性耦合。这突出了 QIF 神经网络中兴奋性和抑制性振荡区之间的基本不对称性。我们强调, 这种不对称行为在具有延迟 [64-66] 的异构库拉本模型中没有发现。对这种不对称性的一种可能的解释是, 与其他自我维持振荡器不同的是, QIF 神经元停止振荡以获得足够强的抑制。相反, 兴奋只会加速 QIF 神经元, 这些神经元仍然保持振荡。

## VI 结论与讨论 [CONCLUSIONS AND DISCUSSION]

我们分析了大量具有突触延迟的 QIF 神经元的动态变化。在很大程度上是使用 FRE 方程 (9) 进行的。这是数学上易于处理的, 并允许一个有效的计算分析。对于相同的神经元, 我们在参考文献中扩展了分析结果。[28] 到可兴奋状态 ( $\bar{\eta} < 0$ )。我们的分析预测指出了非

平凡动力学必然发生的参数机制。在这些参数区域, 我们进行了广泛的数值探索, 支持计算李亚普诺夫谱, 这揭示了部分同步状态的存在。其中一种状态, 我们称之为 M-QPS, 出现在 QPS 的奈马克-塞克分岔之后, 它叠加了第二个 (调制) 频率。部分同步状态—特别是 QPS—在参数空间的大区域内与完全同步共存。在图 5 的相图中存在着 QPS 的第二个舌, 这是这项工作一个有趣的发现。它的起源能被理解吗, 至少是启发式的吗? 我们最终证明, 在有无序的情况下观察到的部分同步状态, 在存在异质性的情况下也有它们的对应状态。然而, 紊乱导致了单个神经元的微观行为的多样性。

最后, 我们证明了 FRE 方程的大多数动力学。(9) 这里的研究不能用传统的发射率模型 [2-5] 来复制。为了证明这一点, 我们注意到方程式的不动点。(9) 具有精确的传统发射率模型的结构, 而动力学是一般不同的 [55]。求解与等式对应的不动点方程 (9a) 表示  $v$ , 并代入与等式对应的不动点方程 (9b), 我们得到了一个稳定的发射速率的方程,

$$r_* = \Phi(Jr_* + \bar{\eta}).$$

函数

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

是具有电流 [49,55] 洛伦兹分布的 QIF 神经元群的所谓“传递函数”吗? 任意电流分布的稳态方程可以自洽地得到; 看到等式 (C1) 在参考文献 [26] 中。显然, 传统的一阶发射率模型,

$$\dot{r} = -r + \Phi(Jr_{D=1} + \bar{\eta}),$$

在文献中大量研究, 与方程 (9) 有完全相同的不动点, 但是不同的动态, “参考资料” [7-13] 的研究方程式 (17) 使用不同的传递函数。的确, 对等式的不动点的线性稳定性分析 (17) 给出了特征方程

$$\lambda = -1 + \Phi' J e^{-\lambda},$$

其中,  $\lambda$  是一个特征值, 是在不动点  $r_*$  处计算的传递函数的导数, 由等式确定 (16) 不同的异质性值下的非稳定不稳定性 (利用边际稳定条件  $\lambda = i\Omega$  得到, 如图 12 所示), 与 FRE 方程 (9) 的 Hopf 边界明显不同。如图 11 所示。具体来说, 传统的发射率模型等式 (17) 仅显示抑制性耦合和  $\bar{\eta} > 0$  的振荡, 而 FRE 等式 (9) 显示了兴奋和抑制的振荡, 甚至对  $\bar{\eta} < 0$  见图 1、6 和 11。此外, 方程式 (17) 的 Hopf 边界的帐篷形结构。在传统的发射率模型 (17) 等式中丢失了。

尽管如此, 请注意, 随着异质性的增加, 等式的 Hopf 边界的行为 (17) 在定性上符合 FRE 方程式。(9): 两种

模型的振荡区域都转移到较大的  $\bar{\eta}$  值, 这与众所周知的结果一致, 即熄灭的异质性不能通过抑制耦合来抵消而产生同步 [55,77-79]。此外, 我们还证明了对于较大的异质性, 方程的 Hopf 边界。(9) 变成超临界, 这与传统的小延迟 [10] 发射率模型中普遍发现的情况一致。事实上, 尽管等式 (17) 是启发式的, 它已被证明在描述具有强噪声 [7-14] 的尖峰神经网络的振荡动力学方面非常有效, 并且是研究神经网络中各种类型延迟的影响的范式平均场模型; 例如, 参考文献。[15-25]。

最后, 我们想注意到这里研究的部分同步态与所谓的稀疏同步态 [9] 的相似性, 其中强抑制和噪声产生不规则的尖峰, 但有一个相干的宏观振荡。值得注意的是, 在这两种状态下, 宏观振荡的周期都是由时间延迟决定的, 但不同于单个细胞的 ISIs。然而, 在微观条件下, 神经元有一种定性不同的行为: 在 QPS 中, 它们的动力学是纯粹的确定的和准周期的, 而在稀疏同步中, 它是随机的和不规则的。FIG. 12. Oscillations emerge only for inhibitory coupling in the traditional firing rate model Eq. (17). In the gray region, limited by the black line ( $\Delta = 0.1$ ), the fixed point determined by Eq. (16) is stable and loses stability via a Hopf bifurcation—compare with Fig. 11. The dark blue and blue curves correspond to  $\Delta = 5$  and  $10$ , respectively. The green dashed boundary corresponds to the case  $\Delta = 0$  and is a straight line.

Refs. [7-13] for studies of Eqs. (17) using different transfer functions. Indeed, the linear stability analysis of the fixed points of Eq. (17) gives the characteristic equation

- [1] A. L. Hodgkin and A. F. Huxley, *J. Phys.* 117, 500 (1952).
- [2] H. R. Wilson and J. D. Cowan, *Biophys. J.* 12, 1 (1972).
- [3] P. Dayan and L. F. Abbott, *Theoretical Neuroscience* (MIT Press, Cambridge, MA, 2001).
- [4] W. Gerstner and W. M. Kistler, *Spiking Neuron Models: Single Neurons, Populations, Plasticity* (Cambridge University Press, Cambridge, 2002).
- [5] G. B. Ermentrout and D. H. Terman, *Mathematical Foundations of Neuroscience* (Springer, Berlin, 2010), Vol. 64.
- [6] P. Ashwin, S. Coombes, and R. Nicks, *J. Math. Neurosci.* 6, 2 (2016).
- [7] A. Roxin, N. Brunel, and D. Hansel, *Phys. Rev. Lett.* 94, 238103 (2005).
- [8] D. Battaglia, N. Brunel, and D. Hansel, *Phys. Rev. Lett.* 99, 238106 (2007).
- [9] N. Brunel and V. Hakim, *Chaos: Interdisc. J. Nonlin. Sci.* 18, 015113 (2008).
- [10] A. Roxin and E. Montbrió, *Physica D* 240, 323 (2011).
- [11] E. Ledoux and N. Brunel, *Front. Comput. Neurosci.* 5, 25 (2011).
- [12] S. Keeley, A. A. Fenton, and J. Rinzel, *J. Neurophysiol.* 117, 950 (2017).
- [13] C. Kim, U. Egert, and A. Kumar, *bioRxiv* (2018), doi: 10.1101/360479.
- [14] J. Senk et al., *arXiv: 1801.06046* (2018).
- [15] A. Hutt and F. M. Atay, *Phys. Rev. E* 73, 021906 (2006).
- [16] P. C. Bressloff and Z. P. Kilpatrick, *Phys. Rev. E* 78, 041916 (2008).
- [17] N. Venkov, S. Coombes, and P. Matthews, *Physica D: Nonlin. Phenom.* 232, 1 (2007).
- [18] S. Coombes and C. Laing, *Philos. Trans. Roy. Soc. London A: Math., Phys. Eng. Sci.* 367, 1117 (2009).
- [19] G. Faye and O. Faugeras, *Physica D: Nonlin. Phenom.* 239, 561 (2010).
- [20] J. Touboul, *Physica D: Nonlin. Phenom.* 241, 1223 (2012).
- [21] M. T. Wilson, P. A. Robinson, B. O’Neill, and D. A. Steyn-Ross, *PLoS Comput. Biol.* 8(6), e1002560 (2012).
- [22] R. Veltz, *SIAM J. Appl. Dynam. Syst.* 12, 1566 (2013).
- [23] R. Veltz and O. Faugeras, *SIAM J. Math. Anal.* 45, 1527 (2013).
- [24] G. Faye and J. Touboul, *SIAM J. Appl. Math.* 74, 1657 (2014).
- [25] K. Dijkstra et al., *Physica D: Nonlin. Phenom.* 297, 88 (2015).
- [26] E. Montbrió, D. Pazó, and A. Roxin, *Phys. Rev. X* 5, 021028 (2015).
- [27] To be consistent with previous work investigating the collective dynamics of identical oscillators—see Ref. [80] and references therein—we adopt the term “partial synchronization” to refer to states which are neither fully synchronous nor asynchronous (excluding cluster states). We note that the same term is used to designate synchronous

- states in the Kuramoto model with heterogeneity. Here we use the same terminology for both types of states (see Sec. V).
- [28] D. Pazó and E. Montbrió, *Phys. Rev. Lett.* 116, 238101 (2016).
- [29] N. Nakagawa and Y. Kuramoto, *Physica D* 80, 307 (1995).
- [30] C. van Vreeswijk, *Phys. Rev. E* 54, 5522 (1996).
- [31] A. Vilfan and T. Duke, *Phys. Rev. Lett.* 91, 114101 (2003).
- [32] P. K. Mohanty and A. Politi, *J. Phys. A: Math. Gen.* 39, L415 (2006).
- [33] S. Olmi, A. Politi, and A. Torcini, *Europhys. Lett.* 92, 60007 (2010).
- [34] S. Luccioli, S. Olmi, A. Politi, and A. Torcini, *Phys. Rev. Lett.* 109, 138103 (2012).
- [35] M. Rosenblum and A. Pikovsky, *Phys. Rev. Lett.* 98, 064101 (2007).
- [36] R. Burioni, S. di Santo, M. di Volo, and A. Vezzani, *Phys. Rev. E* 90, 042918 (2014).
- [37] A. A. Temirbayev, Z. Z. Zhanabaev, S. B. Tarasov, V. I. Ponomarenko, and M. Rosenblum, *Phys. Rev. E* 85, 015204(R) (2012).
- [38] A. A. Temirbayev, Y. D. Nalibayev, Z. Z. Zhanabaev, V. I. Ponomarenko, and M. Rosenblum, *Phys. Rev. E* 87, 062917 (2013).
- [39] A. Politi and M. Rosenblum, *Phys. Rev. E* 91, 042916 (2015).
- [40] P. Clusella, A. Politi, and M. Rosenblum, *New J. Phys.* 18, 093037 (2016).
- [41] M. Rosenblum and A. Pikovsky, *Phys. Rev. E* 92, 012919 (2015).
- [42] E. M. Izhikevich, *Dynamical Systems in Neuroscience* (MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 2007).
- [43] For the numerical simulations of the population of QIF neurons we use the Euler method with time step  $\delta t = 10^{-5}$ . For the integration of the FRE Eqs. (9) we use a third-order AdamsBashforth-Moulton predictor-corrector scheme with a timestep  $\delta t = 10^{-4}$  [81]. In all simulations shown, initial transients were discarded.
- [44] B. Pietras and A. Daffertshofer, *Chaos* 26, 103101 (2016).
- [45] E. Ott and T. M. Antonsen, *Chaos* 18, 037113 (2008).
- [46] D. Pazó and E. Montbrió, *Phys. Rev. X* 4, 011009 (2014).
- [47] T. B. Luke, E. Barreto, and P. So, *Neural Comput.* 25, 3207 (2013).
- [48] P. So, T. B. Luke, and E. Barreto, *Physica D* 267, 16 (2014).
- [49] C. R. Laing, *Phys. Rev. E* 90, 010901 (2014).
- [50] C. R. Laing, *SIAM J. App. Dynam. Syst.* 14, 1899 (2015).
- [51] S. Coombes and Á. Byrne, in *Nonlinear Dynamics in Computational Neuroscience*, edited by F. Corinto and A. Torcini (Springer International Publishing, Cham, 2019), pp. 1-16.
- [52] J. Roulet and G. B. Mindlin, *Chaos: Interdisc. J. Nonlin. Sci.* 26, 093104 (2016).
- [53] B. Ermentrout and N. Kopell, *SIAM J. Appl. Math.* 46, 233 (1986).
- [54] I. Ratas and K. Pyragas, *Phys. Rev. E* 94, 032215 (2016).
- [55] F. Devalle, A. Roxin, and E. Montbrió, *PLoS Comput. Biol.* 13(12), e1005881 (2017).
- [56] I. Ratas and K. Pyragas, *Phys. Rev. E* 96, 042212 (2017).
- [57] G. Dumont, G. B. Ermentrout, and B. Gutkin, *Phys. Rev. E* 96, 042311 (2017).
- [58] H. Schmidt, D. Avitabile, E. Montbrió, and A. Roxin, *PLoS Comput. Biol.* 14(9), e1006430 (2018).
- [59] J. M. Esnaola-Acebes, A. Roxin, D. Avitabile, and E. Montbrió, *Phys. Rev. E* 96, 052407 (2017).
- [60] C. R. Laing, *J. Math. Neurosci.* 8, 4 (2018).
- [61] M. di Volo and A. Torcini, *Phys. Rev. Lett.* 121, 128301 (2018).
- [62] M. K. Stephen Yeung and S. H. Strogatz, *Phys. Rev. Lett.* 82, 648 (1999).
- [63] M. Y. Choi, H. J. Kim, D. Kim, and H. Hong, *Phys. Rev. E* 61, 371 (2000).
- [64] M. G. Earl and S. H. Strogatz, *Phys. Rev. E* 67, 036204 (2003).
- [65] E. Montbrió, D. Pazó, and J. Schmidt, *Phys. Rev. E* 74, 056201 (2006).
- [66] W. S. Lee, E. Ott, and T. M. Antonsen, *Phys. Rev. Lett.* 103, 044101 (2009).
- [67] S. Watanabe and S. H. Strogatz, *Physica D* 74, 197 (1994).

- [68] A. Pikovsky and M. Rosenblum, *Physica D* 240, 872 (2011).
- [69] I. V. Tyulkina, D. S. Goldobin, L. S. Klimenko, and A. Pikovsky, *Phys. Rev. Lett.* 120, 264101 (2018).
- [70] E. Montbrió and D. Pazó, *Phys. Rev. Lett.* 120, 244101 (2018).
- [71] P. Clusella and A. Politi, arXiv:1810.01281.
- [72] J. D. Farmer, *Physica D* 4, 366 (1982).
- [73] J. H. Curry and J. A. Yorke, *The Structure of Attractors in Dynamical Systems*, No. 668 in Springer Notes in Mathematics (Springer-Verlag, Berlin, 1978), pp. 48-56.
- [74] J. L. Kaplan and J. A. Yorke, in *Functional Differential Equations and Approximation of Fixed Points*, Vol. 730 of Lecture Notes in Mathematics, edited by H. O. Walter and H.-O. Peitgen (Springer-Verlag, Berlin, 1979), pp. 204-227.
- [75] Actually, we have not explored the region close to the supercritical bifurcation just above  $\sqrt{\eta} = 2\pi$ .
- [76] The degenerate point is a codimension-three point because the instability for  $n = 1$  is degenerate exactly at that point (see the Supplemental Material of Ref. [28]).
- [77] X.-J. Wang and G. Buzsáki, *J. Neurosci.* 16, 6402 (1996).
- [78] J. A. White et al., *J. Comput. Neurosci.* 5, 5 (1998).
- [79] P. Tiesinga and J. V. José, *Netw., Comput. Neural Syst.* 11, 1 (2000).
- [80] A. Pikovsky and M. Rosenblum, *Chaos* 25, 097616 (2015).
- [81] W. H. Press, S. A. Teukolsky, W. T. Vetterling, and B. P. Flannery, *Numerical Recipes in FORTRAN (2nd ed.): The Art of Scientific Computing* (Cambridge University Press, New York, NY, 1992).