arXiv:2611.28799v1 [q-bio.NC] 21 Nov 2026

携带历史信息的丘脑皮层信号在电路模型中重构并重新引导后续决策

Yanzhe Zhao[1] Yongzhang Ji[2]

[1]未来技术学院，天津大学，中国天津[2]心理学院，西南大学，中国重庆

预印本联系人：Yanzhe Zhao，justinzhaoyz@outlook.com，ORCID 0009-0003-5342-6611

Yongzhang Ji：royceji0605@email.swu.edu.cn，ORCID 0009-0006-4111-2000

摘要

经验可以引导模糊的选择，或尽管当前证据很强，仍使选择产生偏差。我们探究了丘脑皮层回路如何将历史内容传递到后续决策中，并调节其在连续决策之间的影响。在已发表的成年雄性小鼠数据中，当感觉历史与刺激发生冲突时，抑制后顶叶皮层（PPC）或丘脑枕（PUL）最能改善当前判断，这反映出历史加权的降低。在经过训练的丘脑皮层回路模型中，在跨历史对完整接收者状态进行均衡后，将记录到的PUL输入重放至PPC，重建出了历史痕迹。即使回路已经正确判断了一个介于其间的强刺激，重放相反的历史仍会重新引导后续选择。这一历史信息占据了丘脑输出中的一个低维方向，在放电率界限下仍可被广泛到达；在能量匹配的情况下重新分配传入的当前输入表明，除了总输入强度之外，精细的空间组织还会选择性地塑造后续历史的使用，而不会扰乱当前选择。强感觉证据会抑制历史输出，同时保留内部状态差异；而模糊性则会调动神经元整流阈值和读出对齐来表达历史。皮层工作点的微小变化会调节后续的历史影响；部分衰减循环驱动则会在所有回路中降低这种影响，同时保留当前承诺；相应地，循环动力学对于预测留出历史中的刺激后轨迹至关重要。总之，这些发现区分了历史引导选择中的三种操作：返回的丘脑皮层输入决定重建哪段过去，循环动力学将其影响跨越中间需求传递下去，而当前感觉证据则控制它以多大程度进入决策。

重要性声明

神经回路必须在不同决策之间传递过往经验，同时限制其在当前
证据十分明确。在小鼠行为数据中，抑制后顶叶皮层或丘脑枕，会选择性地降低感觉历史与当前刺激冲突时造成的准确率损失。在经过训练的丘脑皮层环路模型中，替换丘脑枕向顶叶皮层提供的输入，决定了哪段过去经历会引导后续选择，即使对新刺激作出了正确判断也是如此。强有力的当前证据会抑制保留痕迹对行为的即时影响，但不会将其抹去；而模糊性则会调动同一读出机制来表达历史信息。总之，这些发现将丘脑皮层反馈的特定内容与决定既往经验何时塑造选择的动态过程联系起来。

引言

同一段近期经验既能帮助消解模糊刺激，也可能在当前证据指向相反方向时使选择产生偏差。近期刺激会以相反方向影响知觉和选择（Fritsche 等，2017年）。在啮齿动物中，扰动后顶叶皮层（PPC）会改变近期感觉输入和动作对后续决策的影响（Akrami 等，2018年；Hwang 等，2017年）。这种双重作用引出了一个核心的回路问题：特定的历史区分如何在连续判断之间保持可用？又是什么决定了它何时会塑造行为输出？

丘脑皮层反馈能够维持皮层准备状态（Guo 等，2017），增强功能连接，并在不同任务表征之间切换（Schmitt 等，2017；Rikhye 等，2018）。随着注意需求变化，丘脑枕协调皮层区域之间的通信（Saalmann 等，2012）。小鼠研究表明，丘脑能够控制感觉选择，并在工作记忆中发挥阶段特异性作用（Wimmer 等，2015；Bolkan 等，2017）。Hosford 等人（2026）将这一环路与感觉历史联系起来，发现短暂抑制 PPC 或丘脑枕（PUL）会损害历史引导的决策，同时通过降低感觉历史偏差改善对当前刺激的判断。然而，抑制实验只能证明其必要性，却无法区分返回的丘脑反馈究竟是提供非特异性的许可性驱动，还是携带特定的历史内容，指示后续选择应由哪段过去经历主导。要厘清这一区别，就需要沿一条明确的通路替换——而非仅仅抑制——到达消息，并检验即使环路已能准确处理新的感觉刺激，被替换的历史信息是否仍然持续发挥作用。

在一个介入的决策之后维持历史信息，也引出了一个相关的读出控制问题。关于潜在工作记忆的研究表明，保留的神经差异可以持续存在，而不立即决定行为，并能在之后重新激活以指导行动（Rose 等，2016；Wolff 等，2017）。在循环回路中，持续性过程与活动静默过程相互作用，产生序列偏差（Masse 等，2019；Barbosa 等，2020）；与此同时，群体几何能够使内部表征与即时运动或决策输出相脱离（Kaufman等，2014；Muhle-Karbe 等，2021）。稳定的群体编码可以与异质的单神经元动力学并存，而群体旋转则能够将记忆与新的感觉输入分离（Murray et al., 2017；Libby and Buschman, 2021）。然而，承载内容的丘脑皮层输入如何与皮层工作点、非线性阈值及循环动力学相互作用，从而在不断变化的证据中门控历史表达，目前仍知之甚少。

在此，我们将对小鼠行为数据的再分析与 Hosford 等人（2026）训练的丘脑皮层模型中的因果回路干预相结合。首先，我们在小鼠行为中表明，当感觉历史与当前刺激发生冲突时，抑制 PPC 或 PUL 所带来的准确率收益恰好达到最大，从而明确了历史加权何时会产生代价。其次，通过均衡受体网络状态，并在相互对立的历史之间交换记录到的 PUL至PPC输入，我们证明，仅恢复丘脑内容就能重建并重新引导后续选择——即使中间经历了一次正确的感觉判断也是如此。第三，通过操纵到达的当前输入的维度、空间分配以及受生物学边界限制的可达性，我们表明，精细的输入几何结构能够选择性地塑造后续的历史使用，而不会干扰当前决策。最后，通过交叉考察刺激强度与试次位置，并对皮层状态和递归施加经过校准的扰动，我们阐明了当前证据如何通过神经元整流阈值、读出对齐和循环传播来门控历史表达。

材料与方法

已发表的行为与模型数据

我们分析了 Hosford 等人（2026）的已发表行为记录和训练后的模型。他们的研究使用了成年雄性小鼠。原始文章介绍了动物护理、实验流程和审批情况。此处，小鼠数据用于确定历史如何改变准确率，而对训练后的回路进行干预，则用于检验返回信息如何影响后续选择。

PPC 队列包含来自9只小鼠、跨83个实验阶段的14,611条观测记录。PUL 队列包含—

14,189条来自10只小鼠、跨80个实验阶段的观测记录。TRN至PUL队列包含来自6只小鼠、跨50个实验阶段的14,824条观测记录。我们分别分析了这些队列。

来源研究描述了一种持续500毫秒、以33%的概率实施的试次间干预。由于已发布表格中的干预序列因动物而异，我们使用实验阶段内的行顺序为连续试次编序，以分析残留效应。图1-1显示了干预序列以及由此产生的暴露条件重叠情况。

小鼠选择中的历史加权

刺激证据为 $s_t = 2p_t - 1$，其中 p_t 是高通音调比例。在每个实验阶段内，$h_t = \frac{1}{5}\sum_{k=1}^{5} s_{t-k}$ 是前五次试验均值。正的 $s_t h_t$ 表示一致，负的 $s_t h_t$ 表示冲突。历史试验包含数量相等的高通和低通试次，并带有来源捕获标记。准确率依据记录的反馈。冲突比较纳入当前证据非零、历史值有限且非零、具有二元选择，且记录的目标与当前证据符号一致的常规试次。选择模型纳入具有观测到的前序干预和选择的常规二元选择及目标。正确试次和错误试次均纳入这些分析。证据幅度比较还纳入符合条件的平衡试次（图1-3）。

我们为每只小鼠拟合了逻辑回归模型，并纳入时段截距，

$$\operatorname{logit} P(Y_t = 1) = a_{\text{session}} + \beta_s s_t + \beta_h h_t + L_t(\beta_L + \beta_{sL} s_t + \beta_{hL} h_t). \tag{1}$$

指示变量 L_t 表示当前干预。干预对比基于相同的观测协变量进行标准化。将偏差、感觉和历史区块在六种可能顺序下的拟合贡献取平均，即得到 Shapley分解。我们还允许感觉效应取决于三次B样条，其结点位于 -0.5、0 和 0.5，并纳入该样条与干预的交互作用（图1-2）。

延续效应模型纳入前一试验的中心化暴露，以及第2至第5滞后期的平均暴露。每项都与截距、刺激、历史、当前干预，以及干预与刺激和历史的交互项相互作用。中心化的先前选择和正确性也纳入模型，并与当前干预相互作用。漂移模型为偏差、感觉斜率和历史斜率加入会话位置的一次项和二次项。位置缩放至 $[-1, 1]$，多项式项则在每个会话内进行中心化。三个模型使用相同数量的观测记录：PPC 13,539 条、PUL 13,281 条、TRN 13,520 条。历史×干预系数是在历史干预及行为协变量中心化处读取的。当未惩罚拟合不稳定时，该队列和模型设定中的所有小鼠均采用相同的 10^{-4} 岭惩罚，施加于非截距系数。另行进行 Firth惩罚分析，考察经过五次对照试验后的比较；其中四只小鼠仅有干预观测记录（图1-1；Firth，1993年）。

小鼠行为的区间采用每个队列内对小鼠进行的 100,000 次重抽样样本。采用精确符号秩检验比较小鼠间的效应，并针对干预队列进行 Holm 校正。图1-1列出了实验阶段和试验次数，并定义了延续效应模型。

电路动力学与内在选择

我们分析了全部九个已发布的回路检查点：Gtune20、Gtune22、Gtune23、Gtune24、Gtune25（以下简称 G20–G25）以及 Sussano0–3（以下简称 S0–S3）。每个回路均包含 400 个 PPC 单元、70 个 PUL 单元和 30 个丘脑网状核（TRN）单元。实验使用训练后的连接、时间常数和读出。状态和输出满足

$$x_{t+1} = (I - A)x_t + A\{W r(x_t) + W_{\text{in}} u_t\}, \qquad y_t = w^{\top} r(x_t) + b_0. \tag{2}$$

对角矩阵 A 包含学习得到的积分因子。PPC 和 PUL 的速率函数为 $\mathrm{clip}(x, 0, 20)$，TRN 的速率函数为 $\mathrm{clip}(10(x-9), 0, 20)$。读出结合全部 500 个单元。

在 5 毫秒的积分步长下，每次试验包含 200 个步长，随后是一个 200 步长的间隔。20 个时长为 15 毫秒的脉冲音占据第 50–109 步。响应窗口涵盖第 120–199 步。训练采用五次无模糊的辨别试次，随后进行均衡的第六次试次。序列测定使用四种强混合物，其中包含 0、2、18 和 20 个正向点数，这些混合物在测试新历史之前选定。在较弱的混合物下，一些回路产生了较差或非单调的感觉反应（图 3-1）。新历史分别测试每个检查点。

存储状态与到达消息之间的因果对比

对于一个 m atched 历史配对 $+$ 和 $-$，所有后续刺激均相同。在响应窗口 R 中，le t

$$m_R^{\pm} = |R|^{-1} \sum_{t \in R} y_t^{\pm}, \qquad H_R = \frac{m_R^{+} - m_R^{-}}{2}. \tag{3}$$

H_R 的符号表明原始历史对中哪一方的反应较大。相反来源重放后出现负的半对比，说明发生了逆转。对比接近零则表示历史影响减弱。

被操纵的通路提供

$$b_t = W_{C,T} r_T(x_t), \tag{4}$$

到达 PPC 的 PUL电流。我们记录自然匹配历史下的这一输入，并在重放过程中替换这项边贡献。其他连接始终正常运作。自身历史重放会还原每个接收对象的原始记录。在接收者状态完整的情况下，这会复现自然演化。相反重放会交换这些记录。成对均值重放则让两个接收对象都获得各自的平均值。我们还可以将 PPC、非 PPC 或完整接收者状态替换为相应的成对均值。对完整状态取平均后，两个接收对象在重放开始时完全相同。此后它们的差异便源于所传递的输入。

这种内容替换设计解决了被动扰动研究中的可辨识性限制：等谱系统对扰动的响应可能不同（van den Berg 等，2014年）；正如扩展理论中的对称构造所示，具有相同稳定性谱和孤立衰减曲线的回路，在序列擦除后仍可能出现不同的恢复过程，这取决于被擦除分区以及读出权重如何作用于底层模态（图2-1）。

连续选择中的历史重放

历史实验使用了 96 个新基线，采用镜像五试次历史和共享的第六试次输入。重放始于全局步数 1800，并持续 20 、 50 、 100 或 200 步。这 67 种条件结合了供体替换与受体状态的平均。

该序列实验使用了48个新的基础历史。根据 $|\sum(q-10)| > 10$有条件地抽取四个无歧义混合物，其中 q 是正向点数，随后进行镜像处理。这样可确保在共享的强第五刺激之后，累积历史符号相反。将每个基础历史与$q \in \{0, 2, 18, 20\}$ 在试验5进行交叉组合后，每种条件和检查点得到384个序列。随后，接收对象接收相同的平衡第六刺激。重放持续500或1,000毫秒，从更新1400开始，并在第五个刺激之前结束。响应窗口为更新1720–1799和2120–2199。这25种条件改变了重放开始时的供体和受体状态。

我们测量了连续输出、平均响应的符号以及原生承诺。承诺要求输出达到正确的阈值（± 0.75），同时避开相反的阈值。基础历史区间使用10,000个重抽样样本，并保持四个刺激和两个符号的组合不变。

源振幅、空间模式与匹配能量几何结构

对于均值为正的非负到达量，记作

$$b_t = g_t q_t, \qquad g_t = 400^{-1}\mathbf{1}^\top b_t, \qquad 400^{-1}\mathbf{1}^\top q_t = 1. \tag{5}$$

振幅交换将 g_t 替换为另一数值，并保留自身供体的归一化模式。模式交换将q_t替换为另一数值，并保持其总未加权电流不变。欧几里得范数替代方案和零电流约定见《扩展理论》。

我们在 12 段历史中，将单位轴 v 拟合到未中心化源差二阶矩的主特征向量。对于成对均值 μ 和差值 d，其投影为 $d_1 = (v^\top d)v$。八个独立的基与四种强第五刺激交叉组合，以检验简化消息。共享背景提升可使两种到达电流均保持非负，同时保留秩一差异。若保留自然均值，则可通过在每个目标处截断投影，得到可行差值。全局衰减可使秩保持为一，而最严格的目标界限决定了可达到的振幅。

在24个新基上，我们测试了简化消息的感觉能力是否因其较小的范数或缺失的残差而丧失。我们在G23和S2中比较了分级残差恢复与幅度匹配，并将G24作为性能得以保留的回路。在每个重放时间点，二分法先设定标量投影，再进行逐目标裁剪，使其在固定的成对均值下匹配完整差分电流范数（图4-1）。

匹配能量的比较在每个检查点使用24个新基。在PUL 接收区域内采样16个高斯方向，并使其在裁剪前与 v 正交。替代方向保留学习得到的标量系数的时间符号，其幅度按照相同的裁剪和范数匹配规则，与自然差相匹配。完整状态平均使每次重放具有相同的接收者初始状态。裁剪可能使方向偏离其初始轴。图4-2将所得几何结构与其对历史的影响联系起来。我们将学习得到的模式与这些替代方向的历史效应绝对值均值进行比较，

$$G = H_{\text{learned}} - \frac{1}{16}\sum_{j=1}^{16} |H_{\text{random},j}|. \tag{6}$$

绝对值使方程6不受随机轴方向的影响。我们先在每种条件下对各情境中的带符号对比取平均。计算自助法区间时，在采样方向固定的情况下重新抽样基础历史。

固定兴奋性和抑制性聚合驱动下的细目标重分配

我们在训练后的兴奋性和抑制性 PPC 接收类别内重新分配电流，以检验在总输入固定时，精细分配是否会影响历史。每个检查点包含 24 个基础历史，分别与四种强刺激及两种历史符号交叉组合。在原生的 280 个细胞兴奋性类别和 120 个细胞抑制性类别中，映射会将接收对象划分为互不相交的三元组。将三元组绕全一向量轴旋转，可保持其总和与平方范数不变。若某个提议能使每个差异分量均保持在 $[-2\mu, 2\mu]$ 中，便会予以采用，从而确保两种接收电流均为非负值。四种映射采用固定的随机划分和旋转角度，进行 64 轮扫描。

对于每个类别 G、$\sum_{i\in G} d'_i = \sum_{i\in G} d_i$ 和 $\|d'_G\|^2 = \|d_G\|^2$。在原始成对均值处，因此每段历史都保持其对每个接收类别的总输入不变，且两段历史的电流平方范数之和保持不变。实际达到的重新分配取决于每个时间与情境下可行的旋转（图5-1）。

成对接收者从完全相同的状态开始，并在第 1400–1599 次更新时接收重放。历史损失是自身重放对比减去四种映射的平均对比。原生承诺和绝对对比度描述当前保持度及后续效应的大小。区间通过对 24 个基进行 10,000 次成对重采样得出，并将其刺激、符号和映射保持在一起。

来源可达的丘脑枕消息与精确匹配的几何结构

为在来源处改变消息，我们改变 70 个 PUL单元的放电率，并通过训练好的 PUL到PPC投影 $B = W_{C,\ T} \in \mathbb{R}^{400\times 70}$传递其当前信号。在每个时刻，两个自然速率$r_T^{\pm} \in [0,20]^{70}$定义成对均值 $\mu_T = (r_T^{+} + r_T^{-})/2$和差值 $d_T = r_T^{+} - r_T^{-}$。在此均值下，可用的差值满足$|d'_{T,\ i}| \le c_i$，其中 $c_i = 2$最小值$(\mu_{T,i}, 20 - \mu_{T,i})$。这个盒映射到接收差异集合 Bd'_T。

十二段拟合历史为未中心化的 PUL 放电率差二阶矩提供主特征向量。另有十二组基，将第五刺激与 2 或 18 个正向点数及两种历史符号进行交叉组合。从完整成对平均状态出发，接收对象在 $[1400, 1600)$ 次更新时通过 B 接收自身、相反、成对均值、学习轴或随机轴消息。对于每个检查点，都会采样三个与学习轴正交的随机轴。成对均值固定为 μ_T。沿每条轴 q，我们按照学习系数的时间符号追踪$d'_T(k) =$ 截断$(kq, -c, c)$。平方接收端范数在截断断点 $c_i/|q_i|$ 之间呈二次变化。自然范数首次相交处定义为匹配点。如果自然范数高于完整路径，则使用最大可达范数（图4-6）。

为在接收能量和聚合驱动匹配的条件下改变分配，令 $G = B^{\top}B$，并令 $\mathcal{C}$ 的两行分别对本征兴奋性和抑制性 PPC 类进行输入求和。我们取方向 z，满足 $\mathcal{C}z = 0$，并将其限制在具有可用速率余量的坐标上。当 $z^{\top}Gz > 0$ 时，直线 $d_T + \alpha z$ 会在同一能量曲面上与第二个点相交，

$$\alpha = -\frac{2d_T^{\top}Gz}{z^{\top}Gz}, \qquad d'_T = d_T + \alpha z. \tag{7}$$

反射保留$\|Bd'_T\|_2^2 = \|Bd_T\|_2^2$和$\mathcal{C}d'_T = \mathcal{C}d_T$。对于每个时间和情境，每个检查点的两种映射都会从 32 个采样方向中，选取满足放电率界限的最大相对接收位移 $\|B(d'_T - d_T)\|/\|Bd_T\|$。如果候选项无法产生可行的非平凡反射，映射就会采用自然差。重放会替换 PUL 到 PPC 边，同时 PUL 的循环状态和回路其余部分继续演化。

对于每个检查点，我们将达到的源位移与后续历史半对比和原生当前承诺联系起来。区间通过将十二个测试基底及其配对历史和刺激一并重新采样而得。图4-3对比了两种映射，其中包括保留自然消息的情境。

精确轨迹解释与证据依赖

对于一个已实现的配对，使用在状态相等时声明的局部$\widetilde{\ }$导数，定义对角激活割线 $D_{ii,\ t} = \Delta r_{i,\ t}/\Delta x_{i,\ t}$。令 W_t 在重放期间省略内源性 PUL 到 PPC 模块；令 E_C 注入一个 400 维的皮层电流。于是

$$\Delta x_{t+1} = M_t \Delta x_t + A E_C \chi_t \Delta b_t, \qquad M_t = I - A + A\widetilde{W}_t D_t, \tag{8}$$

其中 χ_t 标记重放。通过对称乘积恒等式，传递的电流差值分解为振幅和模式贡献

$$\Delta b_t = \bar{q}_t \Delta g_t + \bar{g}_t \Delta q_t. \tag{9}$$

将方程 8 应用于每个输入项和初始状态分量，可分别得出初始 PPC、初始 PUL/TRN、输入振幅和输入模式各自的贡献。它们的总和给出实际轨迹对上的反应。割线取决于这些轨迹，包括干预过程中发生的激活变化。激活差异归因（Shrikumar 等人，2017年）也以类似的有限差分关系为基础。

对于响应窗口 R，定义

$$R_x = \sqrt{\langle \|\Delta r_t\|^2 \rangle_R}, \qquad a_R = \frac{\sqrt{\langle (w^\top \Delta r_t)^2 \rangle_R}}{\|w\| R_x}, \qquad c_R = \frac{|\langle \Delta y_t \rangle_R|}{\sqrt{\langle \Delta y_t^2 \rangle_R}}. \tag{10}$$

这些量满足

$$|H_R| = \tfrac{1}{2} \|w\| R_x a_R c_R. \tag{11}$$

方程 11 区分了活动差值、该差值与固定读出的对齐，以及投影的时间一致性。零范数的约定见《扩展理论》。我们针对序贯实验中的 16 个基，并结合四种第五次试验强度，对这一关系进行评估。

为使证据独立于试次位置变化，我们在自然演化以及 500 毫秒的自身和相反重放条件下，交叉设置第五次和第六次试验的次数 $\{2, 10, 18\}^2$，并采用 12 个新基线。同一位置上，不同刺激混合所对应的先前状态相同。模糊的第五次试验和强第六次试验扩展了训练安排，并通过连续历史对比进行分析。

跨历史与时间的源重分配

为考察新历史中的源灵活性，我们采用 48 个基线，并交叉设置四种强第五刺激和镜像历史。进行完整状态平均后，接收对象在第 1400–1599 次更新时接受重放。在第 1720–1799 次和第 2120–2199 次更新时测量原生电流和后续反应。兴奋性/抑制性汇总行零空间中的三坐标方向定义了反射，其中包括在速率界限处可行的向内运动。64 提议和 256 提议映射遵循相同的有序序列，应用处于源约束框内且能增加接收位移的反射。第三种映射对变换后与自然状态之间的差值进行五次更新的平滑处理，并沿该方向恢复自然能量。

对于每个来源映射，我们测量了历史对比、有符号的连续感觉输出以及当前原生决策。完全落在 ± 0.02 原生输出单位内的区间表示均值感觉反应等效。配对 95% 区间采用基底历史重采样，并将刺激强度、符号和映射一并纳入。我们评估合并比较，并分别评估每种刺激强度。

为了检验一种能在整个重放过程中保持不变的替代方案，我们使用了另外48个基和相同的四种刺激。256个提案中的每个提案在整个时间过程中都具有固定的三坐标方向。当某个提案在每个时刻都符合源约束、增加接收位移积分，且将粗糙度保持在

$$\mathcal{R}(d) = \sum_{t=1400}^{1598} \|d(t+1) - d(t)\|^2$$

不超过其自然值的1.25倍时，该提案便会被接受。被接受的反射共同构成适用于该上下文的单一空间变换。如果没有提案被接受，该上下文就接收其原始信息。图 4-5 展示了这些替代方向的位移和粗糙度与后期历史对比之间的关系。

校准接收器干预和激活状态

初始接收器实验使用了 12 个参考历史和 24 个测试历史，并与计数 2、10 和 18 交叉组合。所有条件均接受相同的自身来源重建。在更新 1710 次后短音序列结束，立即施加共同位移，使 PPC 成对均值向 $[2, 18]$ 移动一半，同时保留历史状态差。等范数高斯位移用于测试方向依赖性。在 500 个单元的循环驱动差异中暂停 100 毫秒，用于测试传播（图 6-3 和图 6-4）。

规模较小的干预使用 12 个独立校准基底和 48 个测试基底，并与计数 2、10 和 18 交叉组合。在更新 1710 次时，写入 $s = \frac{1}{2}[\mathrm{clip}(\bar{x}_C, 2, 18) - \bar{x}_C]$。我们将向内位移 ϵs 与 8 个范数为 $\epsilon\|s\|$ 的高斯方向进行比较；在每个检查点内，该范数在不同历史和强度之间保持不变。第二种干预在 20 次更新内按比例 λ 衰减循环驱动差异，同时在相同外部输入下，于每次更新保留成对平均循环驱动。随后恢复原生传播。

我们根据当前感觉反应选择剂量。对于每个强刺激，我们比较零剂量与 ϵ, $\lambda \in \{0.001, 0.003, 0.01, 0.03, 0.1, 0.3, 1\}$。对于位移，我们选择满足以下条件的最大剂量：向内偏移和所有八个随机方向对应的配对感觉区间均落在 ± 0.02 内，且相对于自身重放，承诺损失不超过 0.01。衰减剂量也由相同的限制条件确定。随后，我们在独立测试历史上固定这些剂量。强第五刺激用于检验训练得到的感觉选择，而模糊的第五刺激则揭示接收器如何改变连续的历史对比。

我们测量了偏移后立即出现的状态差值和速率差异，并按照公式 10–11 测量了反应窗口的分离度、对齐和时间一致性。配对值可能都位于任一平坦分支上、共同处于线性区段，或跨越下阈值、上阈值或两者。对于 PPC/PUL，这些边界为 0 和 20；对于 TRN，边界为 9 和 11，有效斜率为 10。对于每种状态，我们比较 $|w_i| g_i |\Delta x_i|$（其中 g_i 是激活区段上的斜率）与实际产生的贡献 $|w_i \Delta r_i|$。由此可确定状态到放电率的变换在哪些位置改变了历史读出贡献。每个重采样基底内的区间保留了刺激强度和固定方向。

条件接收器传播与预测基准

传播模型使用来自 12 个参考历史、处于相同证据强度下的平均激活割线 $D_{ii,\ t} = \Delta r_{i,\ t} / \Delta x_{i,\ t}$。在状态相等时，割线使用原生局部导数。预测从更新 1710 处测得的测试状态差开始，并使用训练得到的积分因子和读出预测接下来的 90 次更新。

我们将证据特异性增益和感觉前增益分别与递归传播及仅泄漏传播相结合。在匹配激活增益的条件下比较递归传播与仅泄漏传播，可以分离出循环变换的贡献。模板使用独立参考历史中每种证据强度下的平均响应。四种传播模型均从每个测试$\widehat{\ }$配对的测量状态差开始。所有五种预测器均在相同的 24 个测试历史上进行评分。相对于模板的技能为 $1 - \sum(\Delta y - \Delta y)^2 / \sum(\Delta y - \Delta y_{\mathrm{template}})^2$。我们比较合并误差和证据内误差，并使用配对整体基线区间评估均方误差差值。

抽样单位

动物行为的区间通过在各自队列内重采样小鼠获得。模型区间则在每个检查点内重采样基础历史。表1将这些采样单位与主要比较联系起来。

数据和代码可用性

已发表的小鼠数据和原始模型检查点可通过 https://doi.org/10.5281/zenodo.19465617获取。原始模型代码位于 https://github.com/DistribCogLab-1/history_based_rnn。随附的 源数据与代码档案包含源数据表、九个留出的预测数组，以及用于重新计算预测分数的代码。手稿介绍了用于获得这些结果的模拟。

结果

哪些历史信息会被延续下去?

历史证据会根据当前证据带来益处和偏差。 抑制 PPC 或 PUL，都会以牺牲历史引导的决策为代价，提升当前感觉决策的表现（图 1c）。PPC 抑制使当前准确率提高了 +4.9 个百分点（95 % 小鼠自助法置信区间[1.5，8.0]），同时使历史探测试准确率降低了 -14.0 个百分点 [-21.9，-6.2]。PUL 抑制也产生了类似的权衡（+4。4 [1.9，6.3] 与 -20.9 [-35.0，-7.6] 个百分点），这与 Hosford 等人（ 2026 ）报告的感觉历史偏差降低相一致。

关键的是，这一准确率提升集中出现在感觉历史与当前刺激相冲突的试次中（图1d）。冲突条件下，PPC抑制使准确率提高了10.3个百分点，而一致条件下仅提高1.0个百分点；冲突优势为9.3个百分点 [5.5, 13.0]，且在全部九只小鼠中均可观测到（Holm 校正符号秩检验 $p = 0.012$）。PUL抑制也呈现类似的冲突优势，为6.1个百分点 [1.8, 11.{v19'>，在十只小鼠中的七只中均可观测到（Holm 校正 $p = 0.055$）；而TRN至PUL激活未产生可靠的冲突效应（-0.8个百分点 [-5.9, 4.0]）。

小鼠特异性选择模型证实，这种冲突条件下的获益具体源于历史加权减弱，而非感觉敏感度改变。在PPC中，拟合的历史项解释了冲突优势中的8.4 [5.1, 11.5]个百分点，而感觉项仅解释-0.04个百分点；这一关联在灵活的样条感觉模型以及反馈一致试次和全部二元选择试次中均成立（图1-2）。在同时校正既往干预暴露、前一选择和结果，以及会话内漂移后（图1-1），PPC抑制仍显著降低了历史加权（$\beta_{hL} = -0.70$ [-1.11, -0.27],，九只小鼠中有八只为负值）；PUL抑制的负向均值较弱（-0.47 [-1.07, 0.22],，十只小鼠中有七只为负值），而TRN至PUL激活的效应仍接近于零（-0.08 [-0.50, 0.32]；图1e；证据幅度分析见图1-3）。总之，行为数据明确指出了历史加权何时会带来代价——具体而言，是在历史—刺激冲突条件下；同时也表明，与后顶叶皮层相关的历史驱动是这一权衡的主要来源。

返回反馈决定重构哪段过去。接下来，我们探究返回的 PUL至PPC 信号究竟只是维持现有的皮层活动，还是会主动指定哪段过去引导后续选择。对于五试次历史相反的配对，我们对重放开始时完整的 500 个单元受体状态取平均——从而消除两条轨迹之间的任何内部状态差异——并将 PUL至PPC输入替换为来自自身、成对均值或相反历史的记录反馈，随后在相同的未来刺激下恢复内源性循环（图 2a）。重放期间，神经群体的分离再次出现，并在内源性连接恢复后持续存在；最终配对输出对比的符号（H_R）随传递的信息而变，而配对均值重放则使两条轨迹始终无法区分（图 2b–d）。

在全部九个检查点中，在共同的未来输入下进行一秒的反向历史重放，完全逆转了后续的历史对比（每个检查点有 96 个新情境；自然对比为 +0.51 至 +0.65，而相反来源对比为 -0.64 至 -0.38，且每个检查点内的 95%区间均低于零）。相反，在仅使用 PPC 或进行完整状态平均后，重放自身历史输入均恢复了正的历史对比。因此，沿 PUL至PPC通路到达的内容足以从被抹除的受体状态中重建并确定历史痕迹。

将到达的当前输入分解为其总体标量振幅和归一化空间模式后发现，这两个载体坐标都能独立传递历史内容，但二者的相对主导地位在不同回路之间有所变化（图2-2）。在 500 毫秒的交换期间，振幅替换在三个检查点（G22、G23 和 S1）中产生了更强的历史效应；在另外三个检查点（G24、S2 和 S3）中，空间模式占主导地位（六个方向性差值的 95%区间均不包含零）；其余回路则显示出平衡的贡献（例如，S0 的差值为 +0.036 [-0.025,+0.095]）。

重建的过去会在一次成功判断之后依然留存。历史信号若要服务于序列行为，就必须在处理新刺激后继续留存，同时不干扰当前选择。因此，我们先呈现一个共同的强第五刺激，再呈现一个平衡的第六探测刺激；期间替换PUL至PPC信息（图3a；每个检查点有48种新的基础历史）。经过一秒的相反来源重放后，每个回路都以100%的均值符号准确率和99.5–100%的原生承诺对中间的第五刺激作出判断（达到正确的 ± 0.75 决策阈值，且未越过相反边界；图3b）。然而，在随后模糊的第六次试验中，九个检查点的历史对比均发生逆转：在自然演化下，数值从 +0.52至 +0.67，转为相反重放下的-0.66至-0.35。相对于原始历史的中位数准确率从93.5%降至16.2%，而对替换历史的中位数原生承诺达到64.6%（图3e）。

对两个决策的输出轨迹进行比较，凸显出一种鲜明的功能分离：在强电流判断期间，替换返回信息仅使平均输出改变了 0.03–0.13 个单元；但在后续历史选择期间，这一改变达到 0.91–1.33 个单元（图3c）。这种重定向还会随输入时长呈梯度变化：即使将重放缩短至 500 ms，九个检查点中的八个仍发生反转，仅在 G20 中留下近乎为零的残余对比（+0.030）。因此，替换后的丘脑皮层信息可以潜伏地通过正确的感觉判断，并重定向后续选择。

低维历史信息由源与目标几何结构共同塑造。接下来，我们考察了返回历史信号的表征结构。一个独立估计的主轴捕获了各回路中留出源差异能量的 77.7–98.8%。通过加入适度的共同电流提升（占自然平均电流范数的 0.2–15.9%）以保持非负性，仅凭这一维差异，便可在自身重放下重建正向历史对比，并在相反重放下将其反转，而且这一现象出现在每个检查点中。这表明，历史身份由一种紧凑的低维信号携带，该信号嵌入高维背景驱动之中。

降维还将历史方向与当前决策稳定性区分开来。在两个回路中，将消息投影到主轴上会使中间感觉准确率略有下降（G23为84.4%，S2为97.9%）；但仅恢复简化消息的差分电流幅度——而不恢复被舍弃的残余维度——便恢复了100%的当前均值符号准确率，以及几乎完整的原生承诺（G23中为192/192次试验；S2中为190/192次），同时保持了强劲的历史反转（-0.49和-0.57；图4-1）。因此，当前的感觉能力取决于输入幅度，而非高维残余结构。

为检验接收皮层是否不仅对这一低维信号的总能量敏感，还对其方向敏感，我们将学习轴与16个正交随机方向进行比较；这些方向在成对均值和差分电流范数上相匹配（每个检查点24个基础历史）。在所有情况下，学习方向产生的历史重建（+0.50至 +0.69）都强于随机备选方向（均值绝对对比度为0.02–0.35），从而在全部九个检查点上产生0.32–0.65的正学习方向优势（每个95%区间均高于零；图4-4）。在144个采样的替代方向中，只有3个达到或超过学习方向的幅度（G23中两个，G24中一个）；随机方向还经常削弱中间的当前承诺（最低降至19.3%，而学习方向下为99.5–100%；图4-2）。

然而，在完整神经回路中，任何候选消息都必须由70个受限的PUL放电率生成，并通过训练得到的投影 B 传递至400个PPC单元（图4a）。在该源空间中，PUL放电率差的首要方向解释了拟合能量的59.2–97.6%，以及留出测试集能量的59.4–97.5%

（图4b）。将自身、相反或学习轴消息直接通过 B 重放，可保留100%的当前承诺，并在全部九个回路中可靠地重建（+0.52至 +0.71）或逆转后期历史对比（图4-6）。关键在于，丘脑放电率界限严格限制了哪些替代消息甚至能够达到自然的接收端电流强度：在自然PUL均值固定时，在78.8–100%的测试时间与情境点上，学习轴与自然接收端范数的匹配度均在1%以内；相比之下，27个正交随机源轴的中位匹配比例仅为2.1%（图4c）。只有S3允许全部三个随机源轴在整个重放过程中都匹配自然范数。因此，训练得到的丘脑皮层投射自然地优先选择学习到的历史方向，同时在大多数回路中严格限制替代性高能量消息。

精细的目标分配会在总输入之外改变对历史信息的利用。由于随机方向可能改变兴奋性和抑制性的总驱动，我们接下来考察：在严格保持类别总输入和总差异能量不变的情况下，原生皮层细胞类别内部的精细空间分配是否会影响对历史信息的利用。我们使用能量和总和守恒旋转，在原生PPC兴奋性（280个单元）和抑制性（120个单元）群体内重新分配传入电流（每个检查点的24种基础历史各使用4种映射；图5a、c）。

即使在这些严格的总量约束下，精细的空间重分配仍会显著且有选择性地削弱三个检查点中的后续历史信息利用——在G20中使历史对比降低0.51 [0.44、0.57]，在G24中降低0.29 [0.22、0.36]，在S0中降低0.24 [0.16、0.33] ——同时几乎不影响中间环节的感觉判断（均值符号准确率为100%，原生承诺为99.5–100%）。在S2中，相同的重新分配既扰乱了后续历史信息（损失0.56 [0.47、0.64]），也扰乱了当前承诺（91.2–93.8%）。相比之下，其余五个回路尽管当前准确率均为100%，对这种变化的敏感性却较弱或可忽略：G23中的历史损失很小（0.012 [0.006、0.018]），G22、G25和S1中的损失则跨越零；而S3能够耐受较大的目标位移（相对位移0.90），均值损失仅为0.073[0.049、0.098]（图5-1和图5-2）。因此，兴奋性和抑制性群体内部的精细突触靶向可在总驱动之外选择性地调控历史信息的效力，但不同训练所得解的敏感性各异。

生物学上可实现的源重新分配，将可达性与功能敏感性区分开来。接下来，我们考察了在仅限于由70个受速率界限约束的PUL速率在物理上可实现的消息时，能量守恒且兴奋性/抑制性守恒的类似重分配是否仍具有功能效力。我们在源空间中使用反射映射，保持配对PUL均值、速率界限、接收电流能量以及总体兴奋性/抑制性差值不变，观察到不同回路之间的可实现位移和功能影响均存在显著差异（图4-3中的初始12基底测定；图4d中的扩展48基底验证，采用64次和256次提案搜索）。扩大源空间探索范围增加了接收位移，并在G20（0。044 [0.034，0。054]）、S0（0。016 [0.009，0。025]）和S3（0.012[0.008，0。016]）中造成可靠且选择性的历史损失，同时使中间环节的感觉反应得到严格保留（承诺率为99.5–100%；所有合并及刺激特异性的感觉输出变化均在 ± 0.02 单元以内；图5c 和图5-3）。

由于逐点反射可能引入快速的高频波动，我们进一步将源重分配限制为在整个重放过程中保持固定的空间变换，且其时间粗糙度不超过自然信号的 1.25 倍（每个检查点有 48 个独立基；图4-5）。在这一平滑度约束下，七个检查点不存在非平凡的替代方案，而 G20 仅允许 0.23% 的重新分配。值得注意的是，S3 仍支持 14.2% 的时间一致重新分配，且历史损失几乎为零（-0.0001 [-0.0025，0.0024]），当前承诺率为 100%。总之，这些源层级测定表明，丘脑皮层投射的物理可达性与功能影响是可分离的属性：在某些回路中，受限的丘脑放电率允许存在平滑、大规模的编码替代方案，同时不改变历史行为。

保留的历史何时会影响选择 e?

持续存在的神经差异在不同判断中获得了不同的行为投射。在阐明返回反馈如何注入历史身份之后，我们接下来探究，为什么保留痕迹几乎

不影响强烈的当前判断，却会强烈驱动后续模糊选择。将输出对比拆解为群体活动分离、读出对齐和时间一致性（方程 11）后发现，强烈的感觉证据并未抹去神经痕迹，而是改变了该痕迹投射到决策读出上的方式。例如，在 G22 中，群体速率差均方根范数在两个时间窗口内都保持较高水平（当前判断期间为 27.1，后续历史判断期间为 24.7），而与固定读出的均方根对齐度则提高了六倍以上（从 0.0017 升至 0.011）。在全部九个检查点中，后续判断相对于当前判断的读出对齐度提高了 6.2 至 17.9 倍（图 6a,b）。

此外，一旦历史区分在 PUL 至 PPC 突触处注入，它便会沿循环回路传播，而非仅局限于大脑皮层。按群体分解自然来源与相反来源的历史输出变化后发现，在各回路中，PPC 对读出变化的贡献占 16.5–98.9%；例如，在 S3 中，最终行为变化的 83.6% 经由 PUL 输出，16.5% 经由 PPC 输出，-0.07% 经由 TRN 输出（图6-2）。因此，输入通路决定历史内容，而循环群体动力学则决定这一区分如何投射到选择上，以及投射到何处。

当前证据会调节同一试次位置上的历史表达。 为区分感觉证据强度与试次位置，我们独立改变第五和第六个刺激，同时在不同刺激条件下保持先前网络状态相同（图7a,b；每个检查点新增 12 个基线）。即使处于完全相同的第五次试次位置，历史表达仍显著取决于当前证据：各检查点的平均历史对比在强负向或正向刺激（2 或 18 个脉冲音）下分别为 +0.01 和 +0.03，而在模糊条件（10 个脉冲音）下则跃升至 +0.70。九个回路在第五和第六个位置上均表现出明显更强的模糊条件下历史效应。关键在于，强烈的第五次试验刺激将输出对比压缩至模糊条件下数值的 2.0–7.7%，而反应结束时的内部状态差异仍基本保持在模糊条件下范数的 49.2–111.7%（图7-1和图7-2）。在第五次试验的模糊条件下，持续 500 毫秒的相反来源重放立即将平均对比反转为 -0.43（九个检查点中有八个发生反转），证实只要当前证据减弱，替代痕迹便已可被行为系统读取。

一个简单的饱和读出展示了：强当前证据如何在不抹除存储痕迹的情况下抑制行为表达。对于保留的标量历史 $m = \pm a$、当前证据 z 和输出$y = \tanh(gz + km)$，配对的历史对比为

$$H(z) = \frac{\sinh(2ka)}{\cosh(2gz) + \cosh(2ka)}, \tag{12}$$

在固定记忆 a 的情况下，该值随证据强度 $|z|$ 单调下降。一个包含一个记忆变量和两个截断速率单元的最简离散模型再现了完整的序贯现象学：在强证据下保持准确的选择承诺，同时在模糊条件下逆转后续选择（图 6-1）。

接收器阈值和循环传播控制着历史信息的持续使用。 对训练后的回路中的单元激活状态进行检查，揭示了当前证据如何控制读出对齐。在模糊条件下，其配对轨迹跨越较低放电率整流阈值的单元，平均占 PPC 读出差值绝对值的 69.9%；相比之下，在强负证据和强正证据下，这一比例分别仅为 25.1% 和 33.8%；而上阈值跨越在所有条件下的贡献均低于 1.0%（图 6c）。因此，使单元跨越较低整流阈值，便形成了一个直接的非线性门控机制，将微弱的感觉证据与历史信息读出表达联系起来。

为因果性地检验接收器工作点和循环动力学如何调节后续对历史信息的利用，我们在第五试次的短音序列结束后立即施加校准扰动（每个检查点使用12个校准基底和48个独立测试基底；当前承诺为96.9–100%，向内偏移和循环衰减的全部36个配对感觉间隔均落在 ± 0.02 输出单位范围内；图6f、扩展数据图6-5）。首先，将共同皮层状态稍微向内偏移（朝活动范围位移1–3%）——这并未改变起始时配对的历史状态差——却引起了后续历史对比的小幅、方向选择性变化（增幅最高达0.002个自然单位，在九个回路中的五个回路里超过了范数相同的随机方向；图6d）。由于初始状态差异得以保留，这种方向敏感性表明，相对于激活阈值的接收器工作点有助于将存储的状态差异转化为有效的速率差异。

移朝活动范围的位移）——这并未改变起始时配对的历史状态差——却引起了后续历史对比的小幅、方向选择性变化（增幅最高达0.002个自然单位，在九个回路中的五个回路里超过了范数相同的随机方向；图6d）。由于初始状态差异得以保留，这种方向敏感性表明，相对于激活阈值的接收器工作点有助于将存储的状态差异转化为有效的速率差异。

其次，将循环驱动差异部分衰减 100 毫秒（衰减 1–30%，同时保持配对均值循环驱动不变），产生了大得多且完全一致的效应，使后续历史对比在全部九个检查点均有所降低（降幅为 0.007–0.111，所有配对的符号变化 95%区间均低于零；例如，在 G20 中为 0.040 [0.034，0.046]；在 G22 中为 0.046 [0.041，0.052]；在 S3 中为 0.111[0.097，0.126]；图 6e；图 6-3 和图 6-4 中的更大扰动）。至关重要的是，尽管这些损失发生时，介入期间的感觉输出和选择承诺仍得到充分保留，这表明持续进行的循环变换通过介入判断维持着重建出的历史区分。

最后，留出轨迹预测量化了循环传播在新历史条件下的作用（图7c,d；每个检查点包含12个参考基底和24个测试基底）。从每个测试配对测得的刺激后状态差异出发，采用证据特异性激活增益的线性化传播模型，可解释合并轨迹方差的80.0–96.6%。在保持这些增益不变的情况下，移除循环会使所有回路中的预测误差均增至三倍以上（有循环时均方根误差为0.11–0.27，仅有被动泄漏时则升至0.69–0.82；图7d，左），证实驱动刺激后轨迹演变的是循环动力学，而非被动衰减。将该模型与证据特异性平均响应模板进行比较，进一步区分了共享动力学与历史特异性动力学：在9个回路中的6个回路里，证据特异性模板的合并点估计误差更低（其中5个回路在配对区间内表现出优势；图7d，中）；而证据内预测表明，在证据模糊时，循环传播最可靠地捕捉到了历史特异性偏差（在模糊条件下，9个检查点中有8个的证据内为正；相比之下，当强感觉输入压缩历史输出时，拟合结果的变化更大；图7d，右，图 7-3）。因此，当前证据建立了高度刻板的基线轨迹，而循环动力学则将历史特异性信号向前传递，使其能够在证据未能明确决定选择时重新显现。

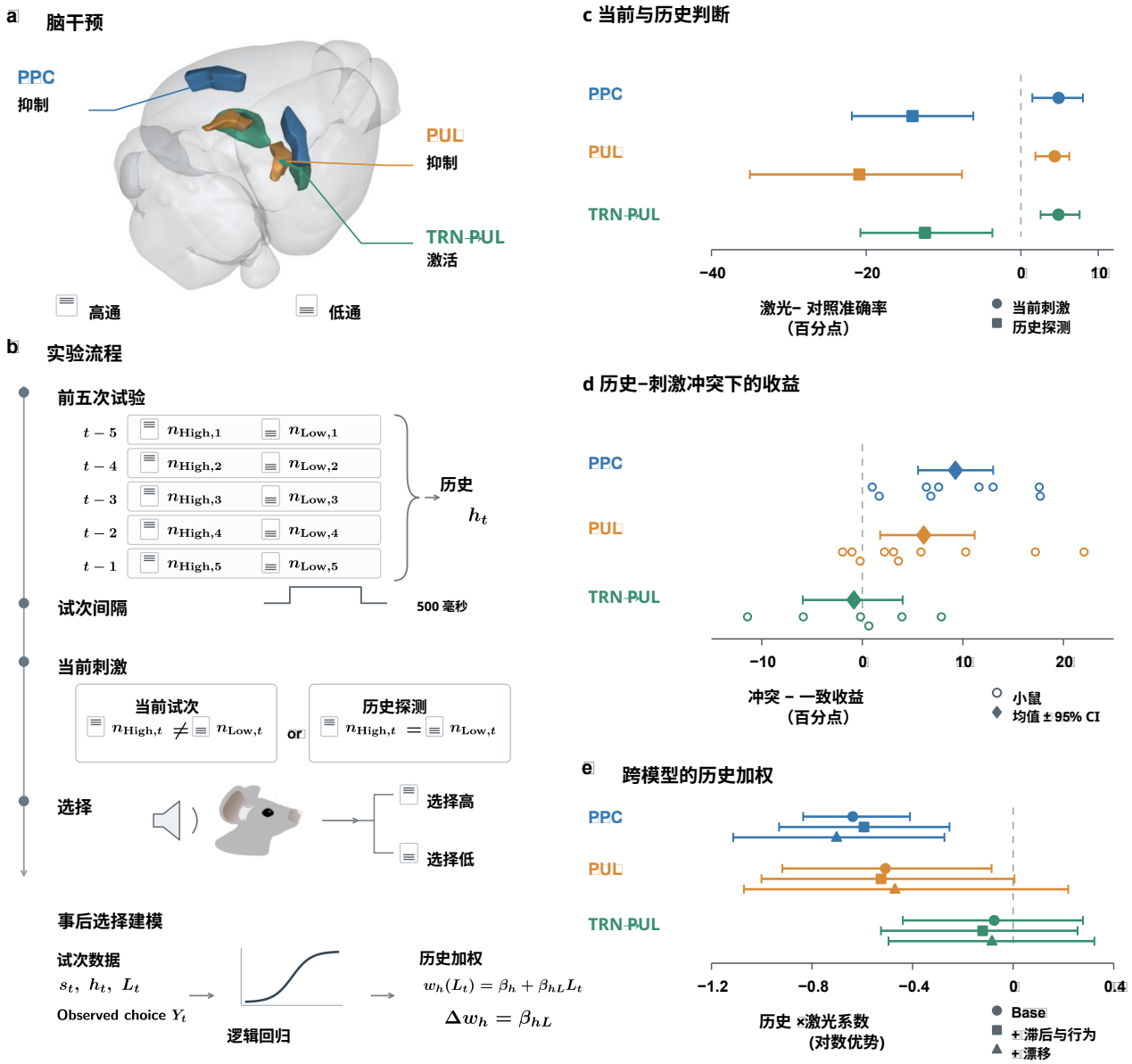


图1. 历史证据具有依赖冲突情形的行为效用。a, 在不同小鼠队列中分别测试了PPC抑制、PUL抑制以及TRN至PUL激活。**b,** 流程图展示了此前五次试验中的感觉历史、500毫秒的试次间干预以及随后作出的判断。常规试次采用数量不等的音调。历史探测试次将数量相等的音调与来源定义的捕获标记配对。事后逻辑回归模型估计干预相关的历史加权变化。**c,** PPC（9只小鼠）、PUL（10只）和TRN至PUL（6只）的当前准确率与历史准确率的激光减对照差值。**d,** 历史—刺激冲突下的额外干预效益，相对于一致情形的差值。空心圆表示单只小鼠，菱形表示队列均值。**e,** 基础模型中的历史与干预交互系数，以及校正既往干预暴露和行为后、进一步校正实验时段漂移后的系数。条形表示95%的小鼠自助法区间。扩展数据图1-1、1-2和1-3分别展示了干预时间表、拟合得到的行为贡献和证据强度比较。

脑部示意图使用了艾伦脑科学研究所小鼠通用坐标框架表面（CCF 2017，结构编号997、22、218和262）。小鼠头部图改编自Alexandra Rother（2024），SciDraw，doi:10.5281/zenodo.11431268 （CC BY4.0）。

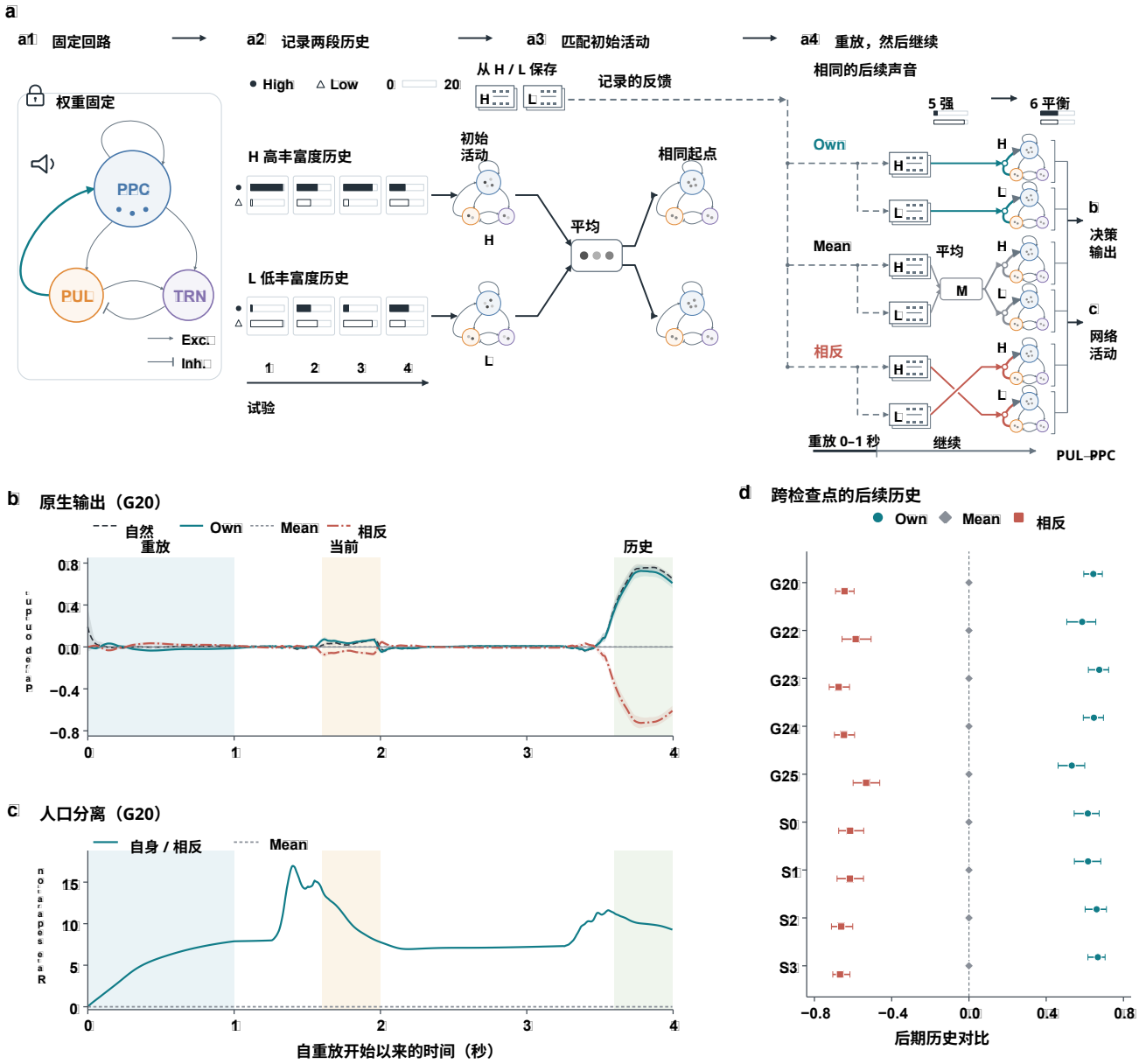


图 2. 返回的来源内容从相同的网络状态中重建历史。a, 两种历史在同一个固定回路中生成完整的 PUL反馈记录。在重放开始时，两个接收对象都从完整的 500 维状态的算术平均值开始。自身、成对均值或相反的 PUL输入取代了通过原始训练得到的投影到达 PPC 的信号，持续一秒。随后，在共同的第五和第六个刺激下，内源性反馈继续。**b,** 检查点 G20 中的原生输出半对比度$H_t = (y_t^+ - y_t^-)/2$，从重放开始时测量。色带标示重放窗口以及当前和后续响应窗口。自然参照对应完整轨迹。**c,** G20 中所有 500 个单元的放电率向量之间的分离度。自身重放和相反重放因成对对称性而重叠，成对均值对照则保持为零。**d,** 九个检查点的后续响应窗口对比度。曲线和点汇总了 12 种基础历史与两种强当前刺激的交叉组合。b 中的阴影和 d 中的水平线表示 95% 的全基础历史自助法区间。扩展数据图 2-1 和 2-2 阐述重构理论，并比较当前振幅和空间模式所携带的历史内容。

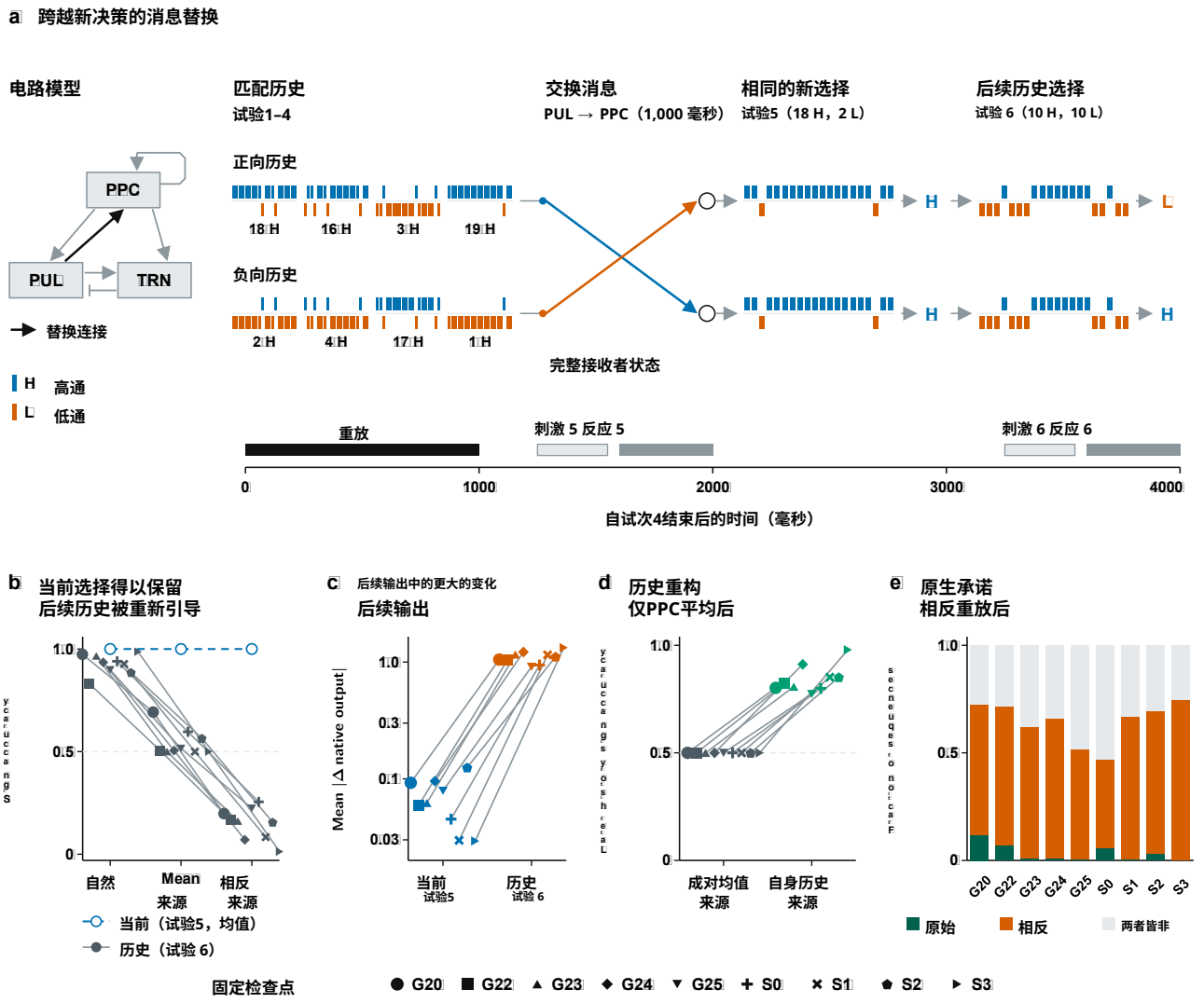


图3. 替换后的历史信息在一次正确的中间判断后仍然保留。a, 两名完整的接收对象在第4次试验后交换PUL到PPC的消息，持续1,000毫秒。在图示的G20配对中，两名接收对象在共同的第五次强刺激试次中均作出相同的正确判断，随后在均衡的第六次试次中承诺选择相反。**b,** 自然演化、配对均值重放和相反重放条件下的当前及后续符号准确率。第6次试次准确率使用原始历史目标。**c,** 自然演化与相反重放之间当前及后续反应的窗口均值输出的绝对变化。**d,** 仅PPC状态平均后的后续符号准确率，对比500毫秒的配对均值重放和自身来源重放。**e,** 1,000毫秒相反重放后，第六次试验中的原始、相反及缺失的原生承诺。承诺要求在响应窗口内达到相应阈值（±0.75），且未达到相反阈值。标记将b–d中的固定检查点对应起来。每种条件均采用48种基础历史，与四种强第五刺激及两种历史符号交叉组合。扩展数据图3-1显示了不同刺激混合下的当前选择。

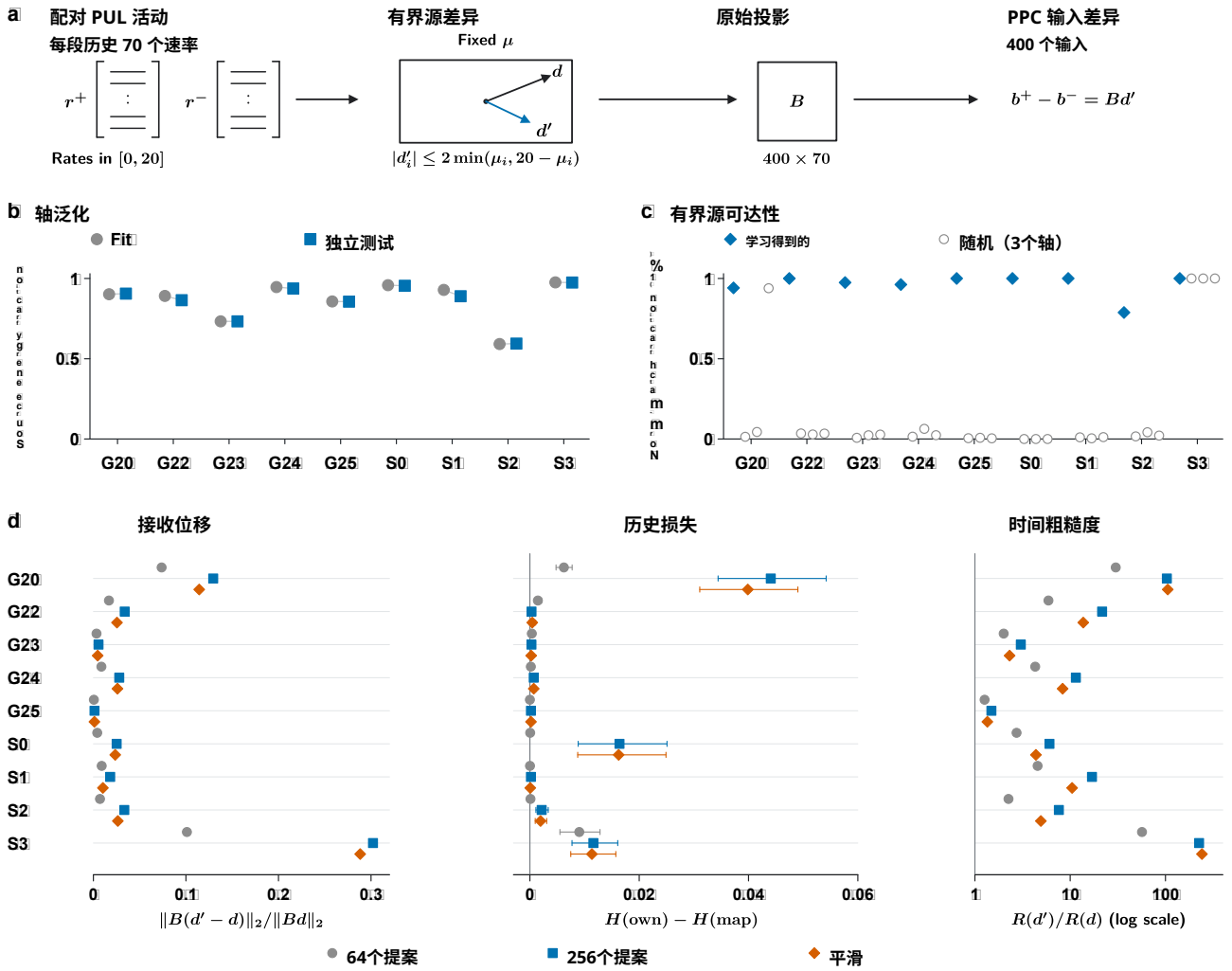


图4. 源组织将低维历史与可达消息联系起来。a, 配对的 PUL 速率共享均值 μ_T，差值为 d_T。候选差值 d'_T使 70 个源速率各自保持在 $[0, 20]$，并通过原始投影 B到达 400 个 PPC 单元。**b,** 在每个检查点的 12 个拟合历史和 12 个独立采样测试基底中，主方向捕获的源差异能量。**c,** 达到自然接收电流范数 1% 以内的已测试时间/上下文点比例。完整的裁剪路径匹配使用第一个目标穿越点或最大可达范数。蓝色菱形表示学习轴，空心圆表示三个固定随机轴。**d,** 在每个检查点的 48 个新基底中，对四种强第五刺激和两种历史符号进行交叉测试。图中展示了接收电流的相对位移（左）、相对于自身重放的后续历史对比损失（中），以及相对于自然消息的时间粗糙度（右，对数轴）。映射保留配对的源均值、源约束、接收差异能量和原生兴奋性/抑制性聚合差异。64 个和 256 个提议的映射采用相同的有序候选序列。平滑映射对五次更新中的变化取平均，并恢复接收能量。水平条表示历史损失的配对 95%整体基础区间。扩展数据图4-1和4-2将电流幅度与方向区分开来。图4-3和4-4将有界源重分配与到达电流方向的直接测试进行比较。图4-5和4-6展示了时间一致的重新分配以及裁剪源轴的几何结构。

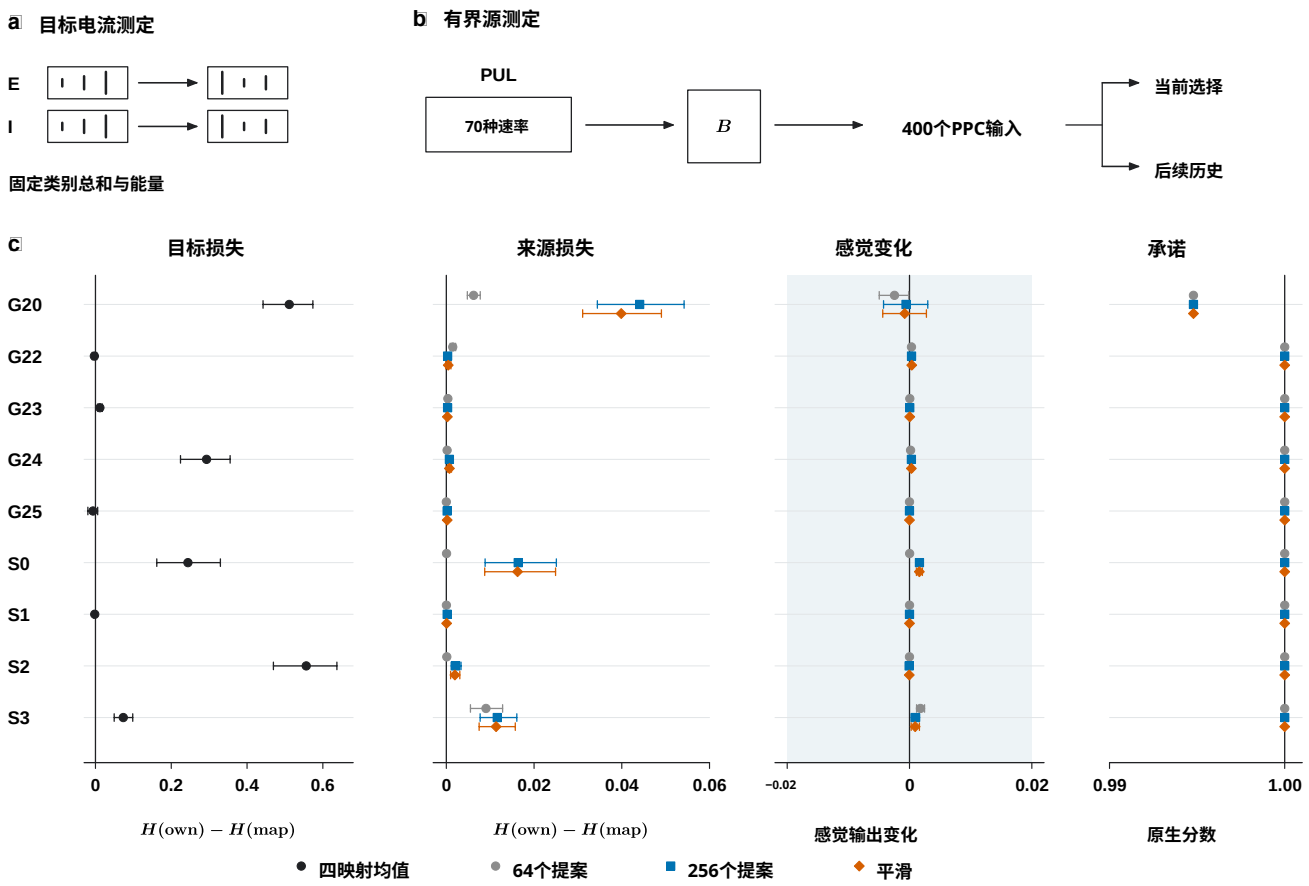


图5. 目标和源层级的功能敏感性。a, 目标电流再分配在每个原生兴奋性或抑制性接收类中保持配对均值、差分和与能量不变，并保持非负到达量。**b,** 有界源变换通过原始投影作用于70个PUL速率，映射至400个PPC单元。两种检测均在全状态配对平均后替换1秒的输入。**c,** 从左到右，四个图分别显示：在四个目标电流映射（24个基础历史）上取平均的历史损失、三种有界源变换下的历史损失、带符号的感觉输出变化，以及原生电流承诺。源图使用相同的48个基础历史独立样本，并与四种强第五刺激交叉组合。历史损失等于自身重放对比减去变换后对比。水平条表示配对的95%全基础区间，阴影表示预先定义的 ± 0.02 原生输出单位范围。源图中的圆形、方形和菱形分别表示64提案、256提案和平滑映射。扩展数据图5-1、5-2和5-3展示了目标再分配的几何结构、其对选择的影响，以及每种刺激强度下的源映射感觉反应。

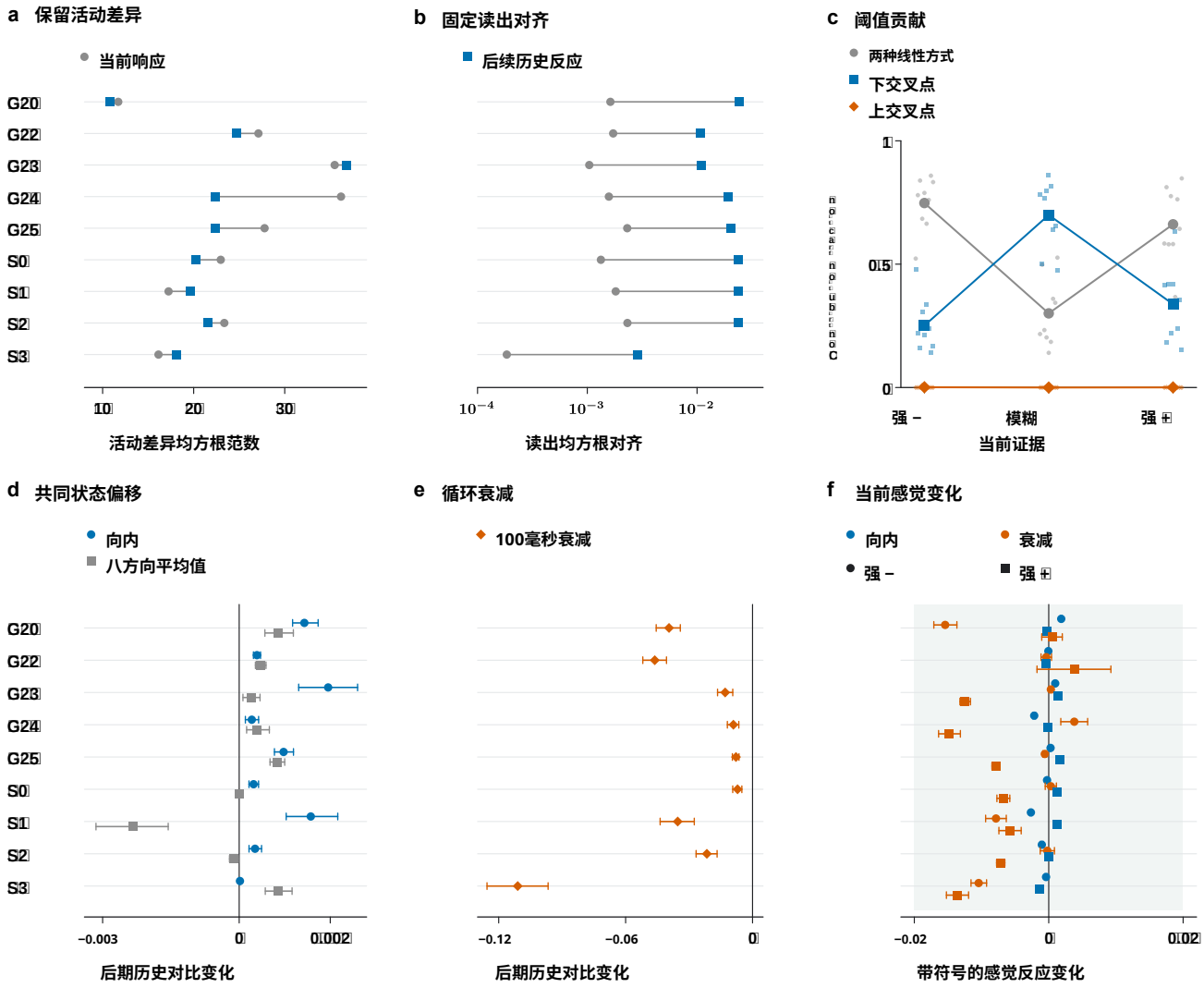


图6. 保留的差异、接收器阈值和循环传播塑造历史的利用。a、b、在完整状态下进行500毫秒自身来源重放后，当前反应和后续反应期间活动差异的均方根范数以及与固定读出的均方根对齐度。链接将每个检查点内的响应窗口配对（16个基底与4种强刺激交叉组合）。对齐轴采用对数刻度。**c、**线性配对以及跨越较低或较高放电率阈值的配对中，PPC读出贡献绝对值的基线比例。小点表示检查点，大点及其连接线表示检查点均值。**d、**在经过校准的向内共同状态偏移以及8个固定等范数方向的均值作用下，后期历史对比的变化。**e、**循环驱动差异经过100毫秒部分衰减后的变化。**f、**在强负刺激和强正刺激下，向内偏移和衰减所引起的带符号当前感觉输出变化。阴影表示预先定义的 ± 0.02 范围。c–f各面板在每个检查点使用48个独立测试基底，其中d–f中的剂量基于12个独立校准基底选定。d–f中的柱状图表示配对95%整体基础区间。扩展数据图6-1和6-2展示了饱和现象，并分解了历史读出。图 6-3 和图 6-4展示了更大接收端扰动的影响。图6-5展示了剂量校准以及对较小扰动的反应。

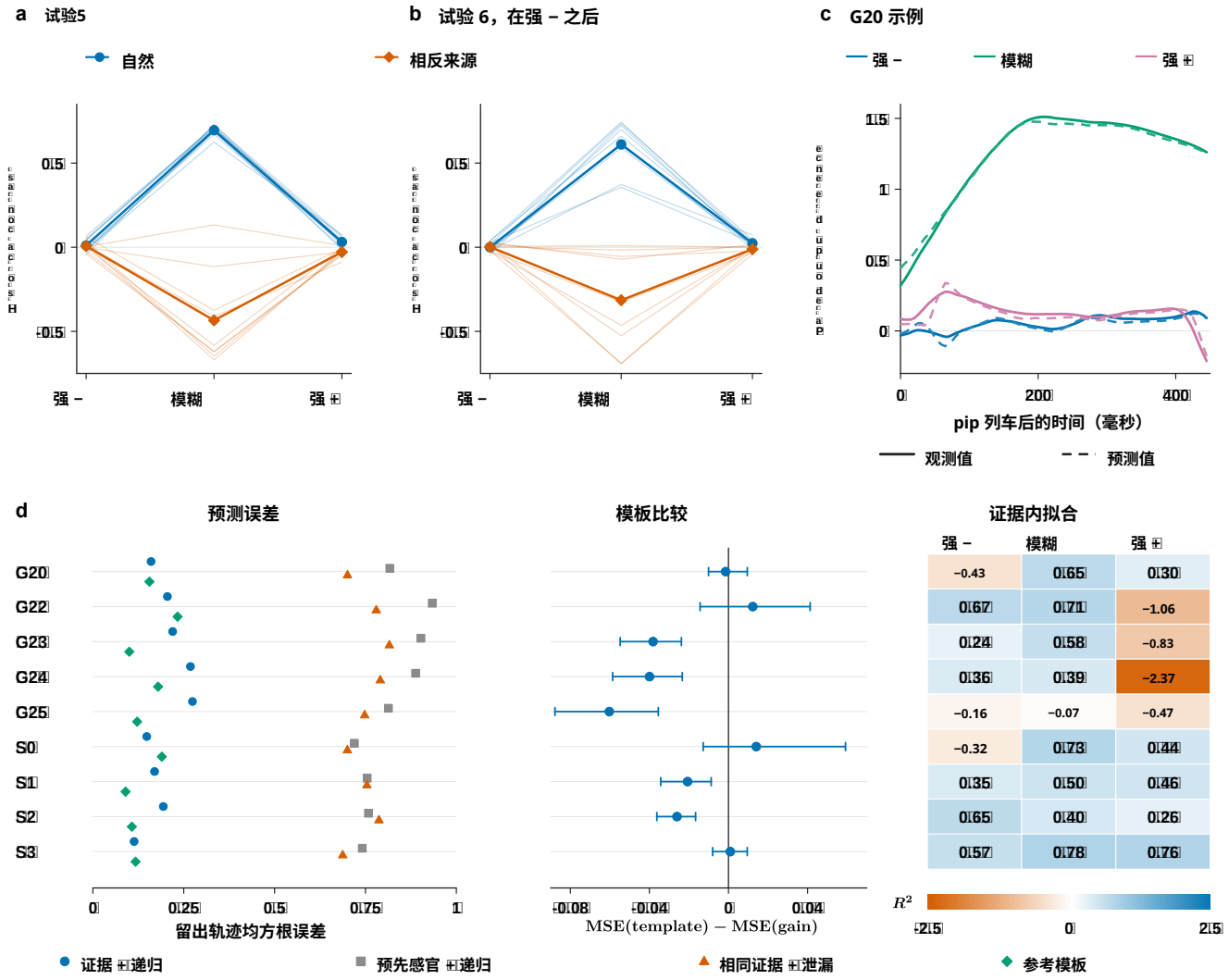


图7. 当前证据塑造历史表达和条件接收器传播。a,b, 试验5时不同当前证据强度下的历史半差值，以及在固定的强负向试验5之后试验6时的历史半差值。每个检查点均比较12个配对基组中的自然历史和500毫秒相反来源重放。细曲线表示检查点均值，粗曲线表示其平均值。**c,** 短音序列之后90次更新期间观测到的（实线）和预测的（虚线）G20配对输出差异，按证据强度着色。**d,** 左图比较以下模型的留出轨迹均方根误差：带递归的证据特异性增益、带递归的感觉前增益、仅带泄漏的相同证据特异性增益，以及独立参考响应模板。中图给出模板减去增益的均方误差及配对95%整体基础区间。正值表示增益传播更优，负值表示模板更优。右图显示证据特异性增益传播的证据内 R^2，以证据内观测均值为基线。面板c和d使用12个参考历史和24个独立测试基底。传播模型从每条测试轨迹测得的初始状态差异开始。模板使用参考历史中的证据特异性平均响应。扩展数据图7-1、7-2和7-3分别比较保留状态分离、跨证据和试次位置的历史，以及其他轨迹预测。

讨论

从维持到运用的因果桥梁

在经过训练的丘脑皮层回路中，返回的 PUL反馈不仅维持持续的皮层活动，还会指定哪段过去经历引导后续决策。自身历史重放能够从相同的接收者状态中重构历史区分，而相反历史重放则会使其逆转——即使对中间刺激作出了正确判断，这种逆转仍然存在。总之，这些干预确立了特定丘脑皮层通路所携带的内容与后续选择身份之间的直接因果联系。

在相互竞争的决策之间传递历史痕迹，也取决于接收回路如何门控其表达。运动皮层中不同的准备与运动子空间，展示了同一群神经元如何支持行为的不同阶段（Elsayed 等，2016年）。当当前感觉证据较强时，显著的内部活动差值可能几乎不显现；而当证据模糊时，它却能引发显著的行为对比。我们的精确轨迹分解（方程 11）表明，这种门控反映了放电率差值幅度、与固定读出的对齐程度，以及整个响应窗口内时间一致性的协同变化。因此，返回信息决定了哪段过去被延续下去，而接收回路动力学则决定了这段过去何时以及在多大程度上影响行为。

小鼠行为分析为这一回路机制奠定了功能效用基础。抑制PPC所带来的最大准确率收益，恰恰出现在感觉历史与当前刺激相抵触时；其原因是历史加权降低，而且在控制既往干预暴露、行为延续效应和会话内漂移后，这种降低仍然存在。PUL抑制也显示出历史加权均值稳定下降的趋势，不过经过序贯调整后，动物间变异更大。小鼠数据指出了体内历史驱动何时会造成行为代价，并由此为回路重放实验提供了背景；这些实验分离出通路特异性内容如何改变这种与代价相关的影响。

来源内容、物理可达性与接收计算

回路模型已揭示，保留的感觉历史如何在工作记忆中产生近因偏差和中心倾向偏差（Boboeva et al., 2024）。在重放实验中，到达的丘脑电流的标量振幅和归一化空间模式都携带历史信息，而不同回路对各个坐标的依赖程度各不相同。尽管单一主轴保留了足够的结构，能够重建或反转历史选择，但降维可能削弱某些回路对介入感觉的处理性能；仅恢复差异电流幅度即可弥补这一缺陷。因此，返回信息对行为的影响共同取决于其幅度、空间组织、持续时间以及接收回路的调谐特性。

低维描述将循环轨迹与训练网络和记录到的神经元群体中的记忆和时序联系起来（Sussillo and Barak, 2013年；Cueva et al., 2020年）。到达电流实验通过将空间分配与传递的活动量区分开来，检验了有关输入信息的一个互补问题。在差异能量匹配时，学习方向通常比采样的替代方向更能重构历史。在兴奋/抑制总量固定的情况下重新分配电流，会在三个回路中造成显著的历史损失，同时保留当前判断。当通过有界的 PUL 速率提出同一问题时，训练得到的投影限制了哪些变化可以实现。学习得到的源方向通常能够达到自然电流范数，而随机方向在不同回路中的可达性则存在显著差异。S3 同时支持一种会降低历史利用程度的大幅逐点重新分配，以及一种基本保留历史利用程度的时间一致的重新分配。因此，可达性和历史效应是同一源投影的两种不同属性。

在接收端，低阈值穿越与读出对齐将保留的群体活动和行为表达联系起来，这呼应了依赖情境的循环计算（Mante等，2013）、输出零子空间（Kaufman等，2014）以及吸引子门控的信息流（Finkelstein 等，2021）的原理。轻推共同的皮层状态，会通过改变配对轨迹相对于整流阈值的位置，改变后续历史输出；而部分减弱循环驱动差异，则会选择性地削弱后续对历史信息的利用，同时不干扰其间的感觉选择。同样，留出预测将刺激后动态分解为两个互补的组成部分：不同历史间共享的刻板化证据驱动轨迹，以及由循环回路传播、在模糊情境下变得关键的历史特异性偏差。

从神经维持到序列认知可用性

这些重放实验将此前关于丘脑皮层维持和潜在记忆再激活的研究，与一系列选择中所用历史的身份联系起来（Guo 等，2017；Rose 等，2016；Wolff 等，2017；Masse 等，2019；Barbosa 等，2020；Muhle-Karbe 等，2021）。输入电流进入 PPC，随后经循环回路传播。带符号的区域读出分量表明，通过一条连接传入的变化可以由多个群体表达。在这一解释中，输入通路确定了被操控的信息，而由此产生的群体轨迹则决定其输出贡献出现的位置。

额叶皮层的研究将扰动后的恢复与耦合模块间的冗余及离散吸引子动力学联系起来（Li 等，2016年；Inagaki 等，2019年）。作为对这些实验的补充，我们的理论构建（扩展理论；图2-1）表明，即使回路具有相同的稳定性谱和孤立衰减曲线，其擦除后的恢复仍可能因被擦除分区以及读出权重如何作用于底层模态而有所不同。因此，主动替换内容能够探查功能性回路组织，而仅凭被动扰动或衰减测量则无法揭示这一点。

更广泛地说，在一项中间任务需求期间维持特定的历史区分，同时避免其干扰当前感觉处理，为灵活认知可用性提供了一种具体的回路基本机制（Dehaene 和 Changeux，2011年）。将这一框架扩展到明确探查灵活规则切换或主观报告的任务，将有助于阐明携带内容的丘脑皮层环路如何支持高级认知控制。

跨回路与行为尺度的范围及可检验预测

尽管新历史严格检验了已发布的九个检查点，但这些检查点源自一组有限的训练运行，而其确切来源在已发布档案中仅有部分记录（Hosford 等，2026年）。在多项任务上训练网络，可以揭示能够泛化到相关计算的表征（Yang 等，2019年）。涵盖中间证据强度的新回路集合与序列测定，可以检验此处确定的三种操作如何随任务和训练方案而变化。

至关重要的是，我们的回路发现为体内通路特异性神经干预提出了具体且可证伪的预测。第一，在降低皮层历史差异的短暂抑制之后，对模仿一致与相反历史状态的 PUL-至PPC 末梢进行模式化刺激，即使刺激停止且中间刺激已被正确判断，也应选择性地引导后续的模糊选择。第二，在固定试次位置且预先刺激状态匹配的情况下，增强当前感觉证据对行为历史偏差的削弱程度，应远强于其对 PPC 和 PUL 中潜在群体状态差异的缩小程度。第三，在总驱动匹配的情况下操纵丘脑输入的空间模式，只要接收输入的皮层群体表现出精细尺度的空间选择性，就应改变后续的历史偏差。

结论

在经过训练的丘脑皮层回路中，返回的丘脑枕反馈能够重建特定的历史痕迹，并在一次正确的中间感觉判断之后，重新引导后续决策。经过训练的丘脑皮层投射限制了哪些消息能够实际到达大脑皮层，而整流阈值、循环传播和读出几何则决定了重建的过去何时影响行为。

作者贡献

Yanzhe Zhao 开发了理论机制，设计并开展了计算实验，分析了数据，并撰写了原始初稿。
Yongzhang Ji 对理论分析作出了贡献，主导了图表制作，并参与了手稿的撰写和修订。

经费资助

本研究未获得特定经费资助。

利益冲突

作者声明不存在利益冲突。

参考文献

Akrami A, Kopec CD, Diamond ME, Brody CD (2018年) 后顶叶皮层表征感觉历史，并介导其对行为的影响。《自然》554:368–372. https://doi.org/10.1038/nature25510

Barbosa J, Stein H, Martinez RL, Galan-Gadea A, Li S, Dalmau J, Adam KCS, Valls-Solé J, Constantinidis C, Compte A (2020年) 前额叶皮层中持续活动与静默活动动力学的相互作用，是工作记忆中序列偏差的基础。Nature Neuroscience 23:1016–1024. https://doi.org/10.1038/s41593-020-0644-4

Boboeva V, Pezzotta A, Clopath C, Akrami A (2024) 统一网络模型将工作记忆中的近因偏差与中心趋势偏差联系起来。eLife12:RP86725. https://doi.org/10.7554/eLife.86725

Bolkan SS, Stujenske JM, Parnaudeau S, Spellman TJ, Rauffenbart C, Abbas AI, Harris AZ, Gordon JA, Kellen- donk C（2017年）丘脑投射在工作记忆维持期间维持前额叶活动。Nature Neuroscience 20:987–996。https://doi.org/10.1038/nn.4568

Cueva CJ, Saez A, Marcos E, Genovesio A, Jazayeri M, Romo R, Salzman CD, Shadlen MN, Fusi S（2020年）用于工作记忆和时间编码的低维动力学。《美国国家科学院院刊》117:23021–23032。https://doi.org/10.1073/pnas.1915984117

Dehaene S, Changeux JP（2011年）意识加工的实验与理论方法。《神经元》70:200–227。https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.03.018

Elsayed GF、Lara AH、Kaufman MT、Churchland MM、Cunningham JP（2016年）运动皮层中准备反应与运动群体反应之间的重组。《自然-通讯》7:13239。 https://doi.org/10.1038/ncomms13239

Finkelstein A、Fontolan L、Economo MN、Li N、Romani S、Svoboda K（2021年）决策过程中吸引子动力学门控皮层信息流。Nature Neuroscience 24:843–850。 https://doi.org/10.1038/s41593-021-00840-6作者更正：https://doi.org/10.1038/s41593-021-00869-7。

Firth D（1993年）最大似然估计的偏差缩减。《生物计量学》80:27–38。 https://doi.org/10.1093/biomet/80.1.27

Fritsche M、Mostert P、de Lange FP（2017年）近期历史对知觉和决策的相反影响。《当代生物学》27:590–595。 https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.006

Guo ZV, Inagaki HK, Daie K, Druckmann S, Gerfen CR, SvobodaK（2017年）额叶丘脑皮层环路中持续活动的维持。《自然》545:181–186。 https://doi.org/10.1038/nature22324

HosfordPS, Mei H, Tagomori H, Hayde CP,Abdelaal MS, Nakajima M, Schmitt LI（2026年）高阶丘脑对表征更新的控制使基于历史的决策成为可能。《神经元》114:3700–3720.e16。 https://doi.org/10.1016/j.neuron.2026.04.045

Hwang EJ, Dahlen JE, Mukundan M, Komiyama T（2017年）后顶叶皮层中基于历史的动作选择偏差。《自然·通讯》8：1242。https://doi.org/10.1038/s41467-017-01356-z

Inagaki HK, Fontolan L, Romani S, Svoboda K（2019年）离散吸引子动力学是额叶皮层持续活动的基础。《自然》566：212–217。https://doi.org/10.1038/s41586-019-0919-7

Kaufman MT, Churchland MM, Ryu SI, Shenoy KV（2014年）零空间中的皮层活动：允许准备而不发生运动。《自然神经科学》17：440–448。https://doi.org/10.1038/nn.3643

Li N, Daie K, Svoboda K, Druckmann S（2016年）运动规划期间运动前皮层中稳健的神经元动力学。《自然》532：459–464。https://doi.org/10.1038/nature17643

Libby A, Buschman TJ（2021年）旋转动力学减少了感觉表征与记忆表征之间的干扰。《自然神经科学》24：715–726。https://doi.org/10.1038/s41593-021-00821-9

Mante V, Sussillo D, Shenoy KV, Newsome WT（2013年）前额叶皮层中循环动力学所实现的依赖情境的计算。《自然》503：78–84。https://doi.org/10.1038/nature12742

Masse NY、Yang GR、Song HF、Wang XJ、Freedman DJ（2019年）工作记忆中信息维持与操纵的回路机制。《Nature Neuroscience》22：1159–1167。https://doi.org/10.1038/s41593-019-0414-3

Muhle-Karbe PS、Myers NE、Stokes MG（2021年）工作记忆中的功能状态层级。《神经科学杂志》41：4461–4475。https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3104-20.2021

Murray JD、Bernacchia A、Roy NA、Constantinidis C、Romo R、Wang XJ（2017年）工作记忆的稳定群体编码与前额叶皮层中的异质性神经动力学并存。《美国国家科学院院刊》114：394–399。https://doi.org/10.1073/pnas.1619449114

Rikhye RV, Gilra A, Halassa MM（2018年）丘脑调控皮层表征之间的切换，使认知灵活性成为可能。Nature Neuroscience 21:1753–1763. https://doi.org/10.1038/s41593-018-0269-z

Rose NS, LaRocque JJ, Riggall AC, Gosseries O, Starrett MJ, Meyering EE, Postle BR（2016年）经颅磁刺激可再激活潜伏工作记忆。《科学》354:1136–1139. https://doi.org/10.1126/science.aah7011

Saalmann YB, Pinsk MA, Wang L, Li X, KastnerS（2012）丘脑枕根据注意需求调节皮层区域之间的信息传递。《科学》337:753–756. https://doi.org/10.1126/science.1223082

Schmitt LI, Wimmer RD, Nakajima M, Happ M, Mofakham S, Halassa MM（2017年）丘脑放大皮层连接以维持注意控制。《自然》545:219–223. https://doi.org/10.1038/nature22073

Shrikumar A、Greenside P、KundajeA（2017年）通过传播激活差异学习重要特征。《机器学习研究会议论文集》70：3145–3153。https://proceedings.mlr.press/v70/shrikumar17a.html

Sussillo D、Barak O（2013年）打开黑箱：高维循环神经网络中的低维动力学。《神经计算》25：626–649。https://doi.org/10.1162/NECO_a_00409van den Berg M、Dryden EB、Kappeler T（2014年）等谱性与热含量。《伦敦数学学会会刊》46：793–808。https://doi.org/10.1112/blms/bdu035

WimmerRD、Schmitt LI、Davidson TJ、Nakajima M、Deisseroth K、Halassa MM（2015年）分散注意中的丘脑感觉选择对照。《自然》526：705–709。https://doi.org/10.1038/nature15398

Wolff MJ, Jochim J, Akyürek EG, Stokes MG（2017年）工作记忆引导行为背后的动态隐藏状态。Nature Neuroscience 20:864–871. https://doi.org/10.1038/nn.4546

Yang GR, Joglekar MR, Song HF,NewsomeWT,WangXJ（2019年）经训练以执行多种认知任务的神经网络中的任务表征。Nature Neuroscience 22:297–306. https://doi.org/10.1038/s41593-018-0310-2

	Figure
04, Holm $p = 0.012$). PUL olm $p = 0.055$). TRN -0.8 pp	1d
t history. PPC -0.70 [-1.11, RN -0.08 [-0.50, 0.32]	1e
0.38, with all nine intervals	2
% and native commitments om -0.66 to -0.35	3
th all nine intervals above zero. the learned magnitude	4-4
Learned-axis contrast ed all nine checkpoints and 100%. Norm matching reached nd a median 2.1% for random	2, 4
f time and context points. .56–40.8%. S3 historical loss urrent commitment	4-3
n G20, 0.29 [0.22, 0.36] in G24,	5
ment ratio 6.2–17.9 across	6a,b, 6-2
strong evidence were 2.0–7.7% ponding state norms were	7
4] in G20, 0.016 [0.009, 0.025] S3. All 27 pooled sensory	4–5
acement with historical loss	4-5
ation 0.007–0.111. The 36 ± 0.02, with 96.9–100%	6, 6-5

	Figure
n, RMSE was 0.11–0.27 with ak. The template had lower oints	7d, 7-3

le mice. Across-checkpoint ranges describe

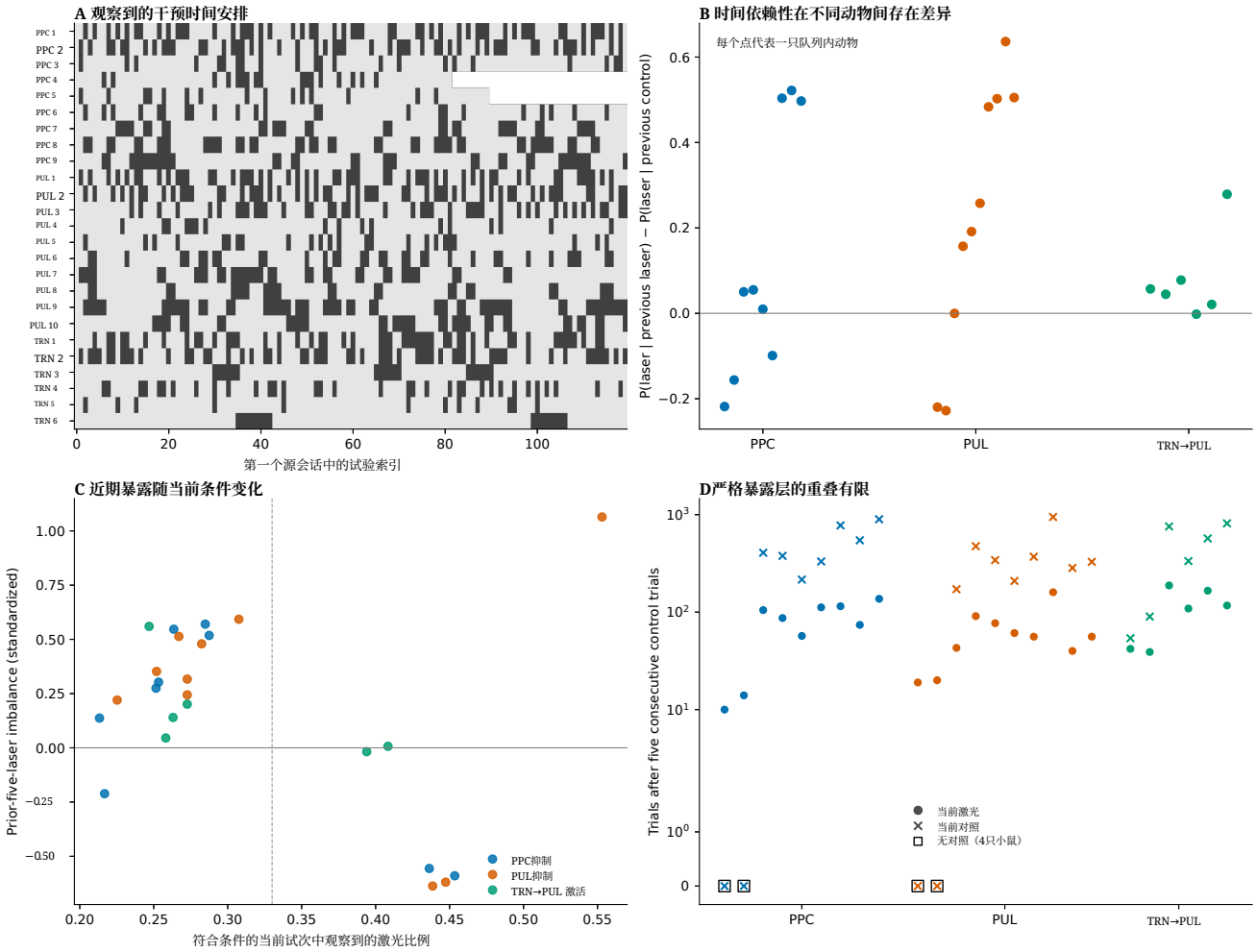
扩展数据

概述

扩展图围绕文章中的三个问题展开。图 1-1 至图 3-1 考察历史信息何时有助于决策、返回输入如何重构历史区分，以及哪些刺激支持其间的感觉判断。图 4-1 至图 5-3 探讨源几何结构和接收对象之间的分配如何塑造这种区分。图 6-1 至图 7-3 探讨保留的区分何时投射到读出上，以及它如何在不同决策间传播。单独列出的扩展理论（图2-1）给出了这些比较背后的方程和构造。

小鼠行为的区间以每个队列中的小鼠为采样单位。模型区间在每个固定检查点内重新采样基础历史，同时保留刺激强度、配对历史符号和映射变体的组合。全文报告全部九个已发布检查点、采样的扰动方向和再分配映射，未进行事后排除。

图1-1. 干预时间表、残留效应与处理重叠



图例。A, 每只小鼠首个可用实验阶段的前120条记录。深色单元格表示干预，灰色单元格表示对照，白色单元格表示较短实验阶段的结束。**B,** 干预试验后与对照试验后当前干预概率的差值。在各实验阶段内对连续试验进行配对。**C,** 符合条件的干预比例，以及当前干预与对照之间前五次试验暴露的标准化差异。参考线表示来源研究所述的33%干预概率。**D,** 连续五次对照试验后，按当前条件统计的计数。对称对数坐标轴显示零值。四个方框标出在这一分层中所有符合条件试验均接受当前干预的小鼠。

行为定义与选择模型

由于光遗传干预序列表现出动物特异性时间聚类和前序试次暴露不平衡（图 1-1A–C），我们审查了处理重叠，并在整个行为学队列中控制了残留效应和会话内漂移。

分析纳入14,611条PPC观测记录（9只小鼠，83个实验阶段）、14,189条PUL观测记录（10只小鼠，80个实验阶段）以及14,824条TRN→PUL观测记录（6只小鼠，50个实验阶段）。准确率根据记录的试次反馈定义（在符合冲突分析条件的试次中，该反馈与选择与目标一致性的吻合率为 $> 99.7\%$，仅有18个PPC试次和30个PUL试次不一致）。

历史证据是前五条会话记录中带符号的刺激证据的均值。历史探测将平衡刺激与来源捕获标记结合起来。冲突分析使用当前证据非零、历史证据为有限非零值、具有二元选择且来源目标与当前刺激符号相匹配的常规试次。正确试次和错误试次均纳入分析。选择模型使用具有二元选择的常规试次以及

目标，并观测此前的干预和选择。相同的 13,539 条 PPC、13,281 条 PUL 和 13,520 条 TRN→PUL 记录均纳入这三种设定。

令 s、h 和 L 分别表示当前证据、历史证据和当前干预。基础模型包含一个会话截距和 s、h、L、sL、hL。对于中心化的前一试次暴露 p_1 以及滞后 2–5 $p_{2:5}$ 试次的中心化平均暴露，延续效应模型会针对每个 p加入以下项。

$$p[\gamma_0 + \gamma_s s + \gamma_h h + L(\delta_0 + \delta_s s + \delta_h h)].$$

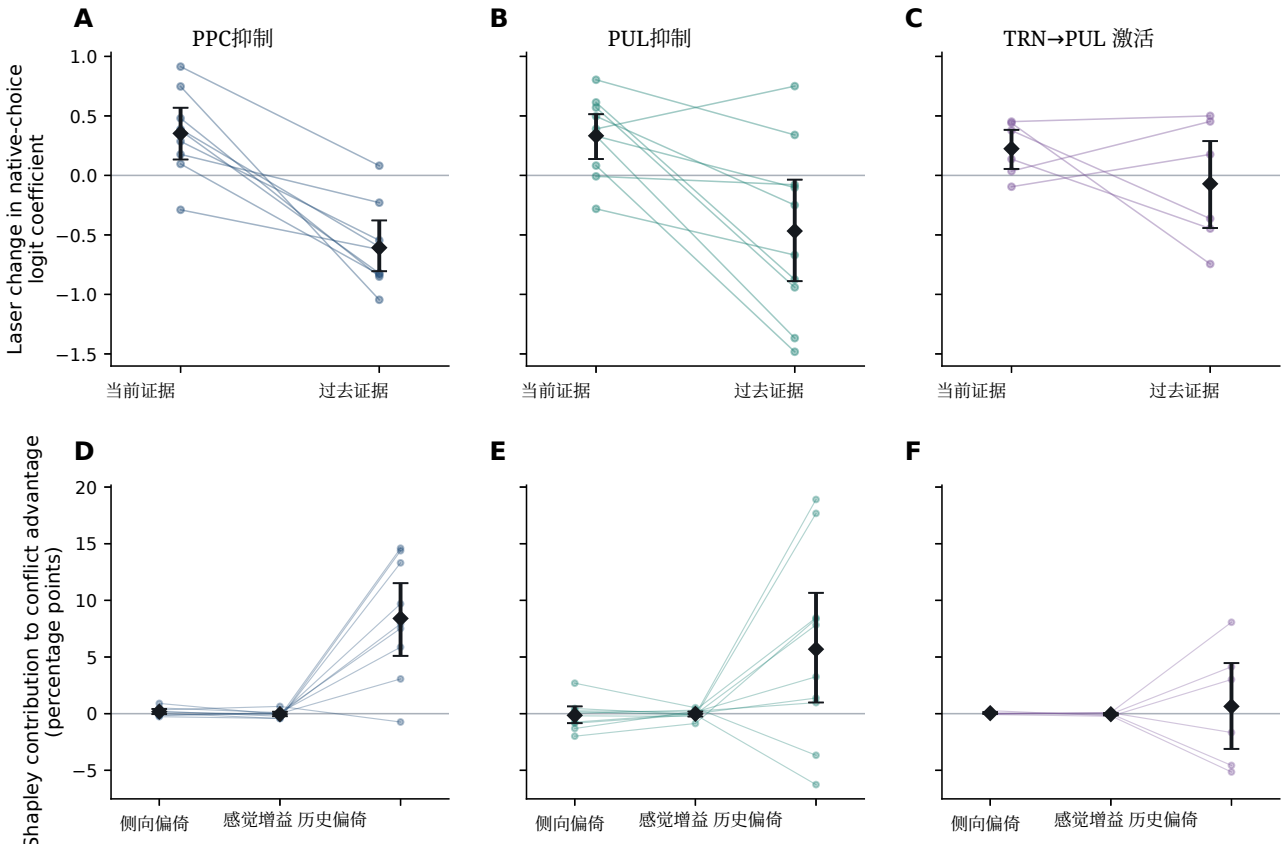
中心化的前一选择和正确性以其主效应及与 L 的交互项纳入模型。漂移模型加入中心化的线性和二次会话位置项，并与 $1, s$、h 交互。会话位置缩放至$[-1, 1]$。历史×干预系数 β_{hL} 在先前暴露和行为的中心化取值处进行评估。当未惩罚小鼠拟合未能满足稳定性标准时，相应的队列和模型规格对所有非截距项采用相同的 10^{-4} 岭惩罚。

所有滞后项均遵循已发布会话的试次顺序；重建的五试次历史与记录的历史目标相匹配，在 PPC 探测中匹配率为 95.0%（575/605），在 PUL 探测中为 100%（472/472），在 TRN→PUL 探测中为 92.0%（873/949）。

五次对照试次后的比较

在连续五次对照后，PPC小鼠1和2以及PUL小鼠1和2分别贡献了10、14、19和20个符合条件的试次。由于这四只动物在这一严格的五次对照分层中，所有符合条件的试次均接受了刺激，即使采用惩罚回归，小鼠内处理对比在此处仍无法识别；因此，全队列推断依赖于上文所规定的残留效应和漂移模型。

图 1-2. 历史加权与灵活的感觉效应

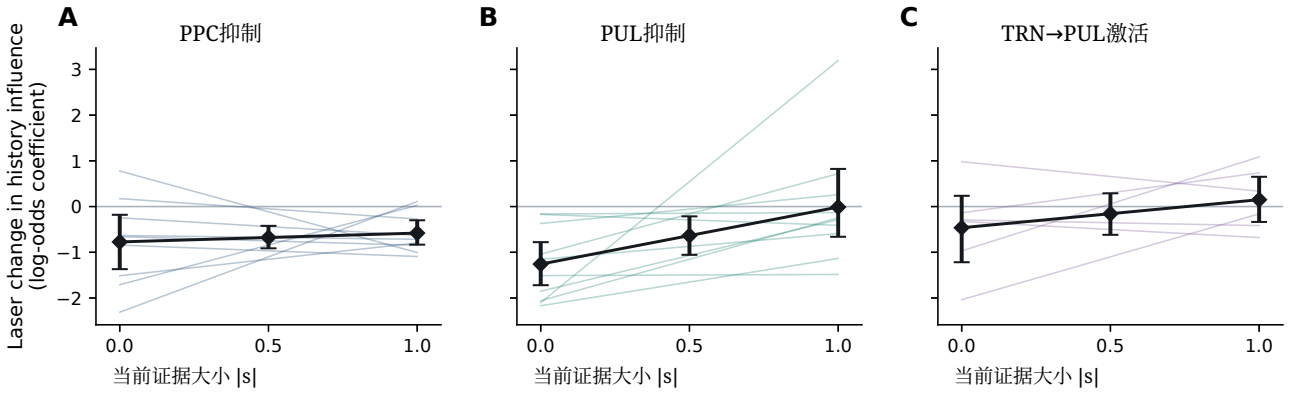


图例。A–C, 在PPC抑制、PUL抑制和TRN至PUL激活条件下，当前证据和过去证据的拟合对数优势系数的干预相关变化。**D–F,** 按相同的队列顺序，侧向偏倚、感觉增益和历史加权对干预在冲突试次中带来的额外准确率收益的贡献。彩色线条连接单只小鼠的估计值。黑色菱形和误差线表示队列均值和95%小鼠自助法置信区间。

选择模型分解

Shapley分解在一组共同的观测协变量上评估拟合概率，并对三个组成部分可能进入的六种顺序取平均。在PPC中，在冲突条件下，拟合的历史项占新增干预效益的8.40[5.10、11.52] 个百分点，而感觉项占 −0.04个百分点。灵活的感觉规格采用三次B样条，结点位于 −0.5、0和0.5处。在反馈对齐样本和全二元选择样本中，历史加权的作用保持一致。PUL抑制也呈现相同模式：在TRN至PUL激活条件下，历史项的贡献很小。

图1-3. 不同当前证据强度下的历史加权



图例。A–C, 在PPC抑制、PUL抑制和TRN至PUL激活条件下，当前证据强度为$|s| = 0$、0.5、1 时拟合的历史系数的干预相关变化。细彩线表示单只小鼠。相连的黑色菱形和误差线表示队列均值和95%小鼠自助法置信区间。水平零线表示历史系数未发生变化。

对当前证据的依赖

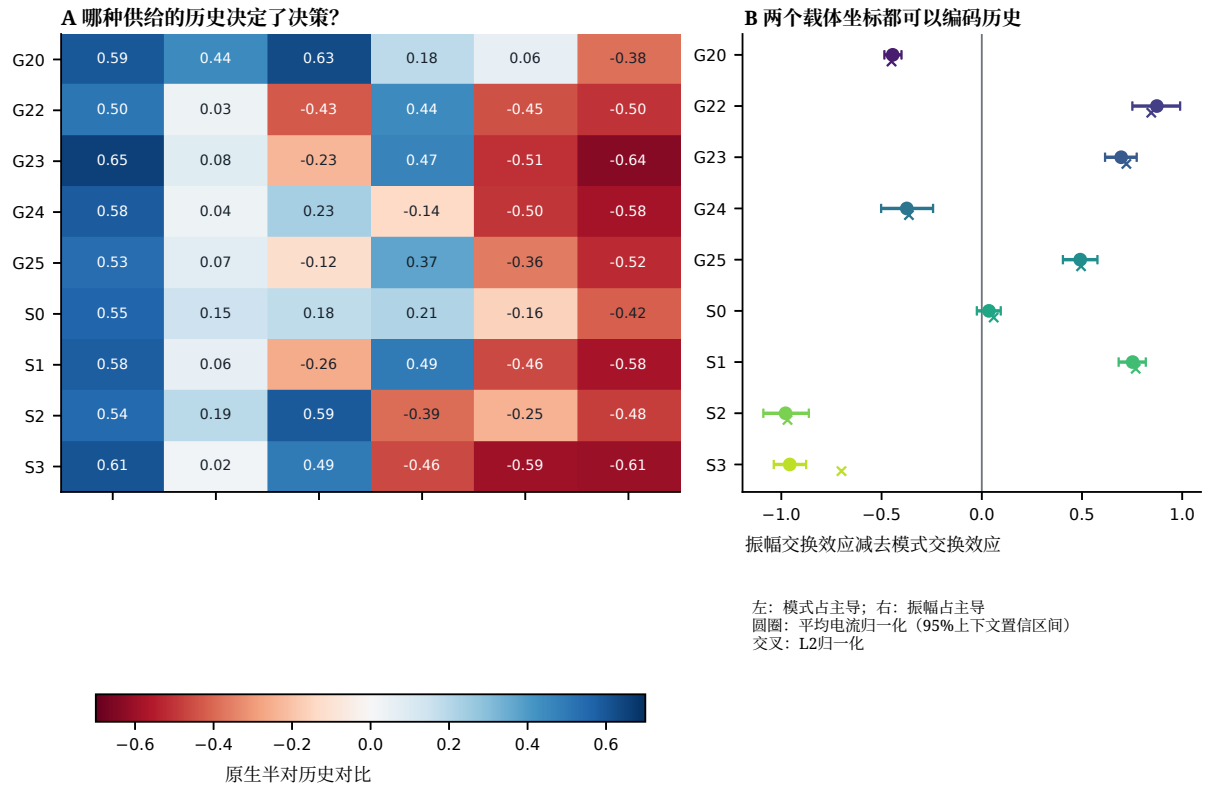
连续证据强度模型使用具有可计算历史的二元选择，包括符合条件的平衡试次。PPC抑制会相对均匀地降低不同强度下拟合的历史加权。PUL抑制的影响在微弱或模糊刺激下最强，并随感觉证据增强而减弱（PUL $\times|s|$交互作用 $+1.25$ [0.46，2.30] 对数几率单位）。主图1e展示了互补的常规试次分析，并进行了残留效应和漂移校正。

图2-1. 扩展理论与因果定义

图例。 扩展理论从具有共同的未来输入的两种历史的动力学中推导出重建。ET1–ET3界定了边缘重放、有限激活差异、振幅与模式，以及可容许电流的几何结构。ET4–ET5解释了同一保留的差异如何随着感觉证据变化而产生不同的投射。ET6给出了条件衰减和稳定性谱相同、但从抹除中恢复情况不同的系统。ET7将电导模型中的条件预测与源驱动重建联系起来。ET8–ET9阐述了时间源约束和接收器比较。

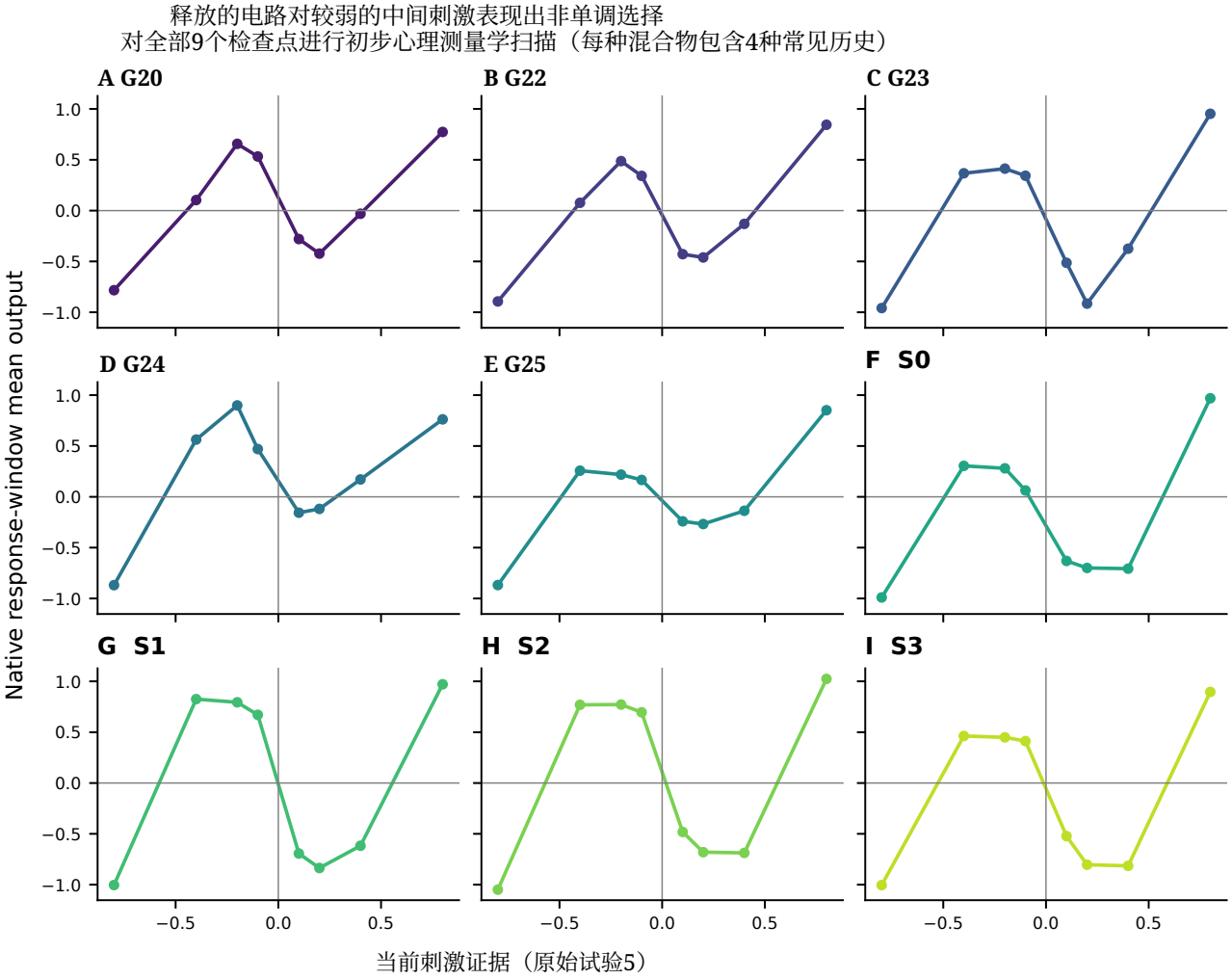
可行的 PUL 电流构成 $\{W_{CT}r : 0 \le r_i \le 20\}$，在 400 个受体坐标中的张成空间维度至多为 70。自身、相反和配对均值重放都属于这个凸集。直接改变输入电流的实验，可在更广泛的非负电流集合内测量接收器易感性。ET6 中具体的线性二部示例证实，即使条件钳制曲线以及完整慢模态（四状态配对中的差值为 14.7%）或完整特征值谱（八状态等谱对中的差值为 0.23%）完全匹配，成对擦除恢复仍可能出现分歧。

图2-2。振幅和空间模式承载历史内容



图例。A、自然、成对均值、振幅交换、模式交换和相反历史到达电流在九个检查点上的带符号历史半对比。**B、**基于电流范数的替代振幅归一化下的载体比较。误差条表示每个检查点内各基础历史的95%自助法区间。训练后的回路涵盖从空间模式主导（如 G20、S2、S3）到振幅主导（如 G22、G23、S1）的连续谱，并且这一组织结构对于平均电流归一化与L_2-范数归一化是不变的。主图2追踪了全状态擦除后这一重建过程的时间进程。

图 3-1. 刺激混合中的当前决策

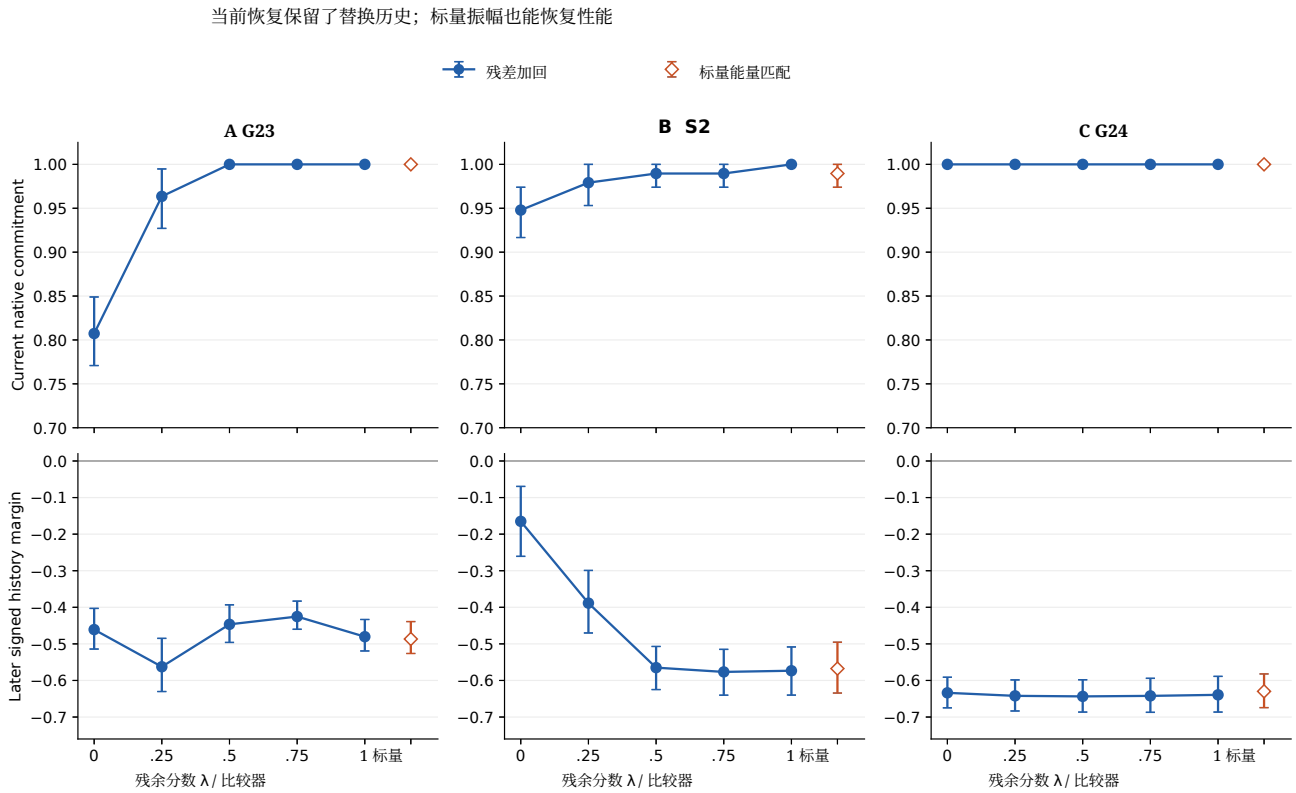


图例。A–I, 原始第五次试验中，当前响应窗口内的原生读出均值随带符号刺激证据变化的情况。每幅图展示一个检查点，每种混合物对应四种共同历史。参考线标示平衡证据和零平均输出。

序贯刺激的选择

在历史条件任务中，一些检查点在中间混合条件下呈现非单调平均输出。因此，序列实验采用第五次试验刺激（包含0、2、18或20个正向点数），以考察其间的感觉决策。主图7中的位置内比较使用模糊探针来测量历史表达和状态分离。

图4-1。恢复电流幅度可挽救中间决策

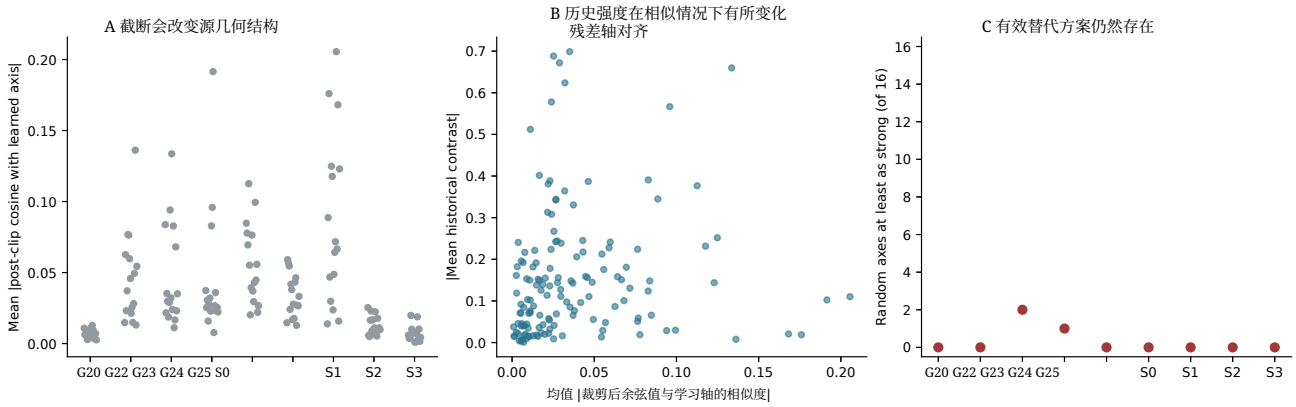


图例。A–C, G23、S2 和 G24 中的当前原生决策（上排）和后续有符号历史对比（下排）。蓝色圆圈表示恢复到秩一输入的残差比例；橙色空心菱形表示标量能量匹配输入。点和误差线表示在24个留出历史上的均值和配对的95%基线历史区间。

恢复输入幅度

源轴基于 12 个历史记录进行拟合，并首先在另外 8 个独立历史记录上进行测试。将电流统一提升自然平均电流范数的 0.2–15.9%，即可实现非负的秩一输入到达。逐目标裁剪保留自然均值，而在目标值接近零的回路中，全局衰减可将保留的差异能量降低至 0–12.5%。在留出历史记录中，恢复残差或匹配接收差异范数，均可达到 100% 的当前均值符号准确率。标量范数匹配在 G23 和 S2 中分别于 192/192 和 190/192 次试验中得到原生承诺，而完整残差加回对应的结果为 192/192。它们的后续对比仍在 -0.49 和 -0.57处反转。G24 在缩减与恢复条件下均保留原生电流承诺。

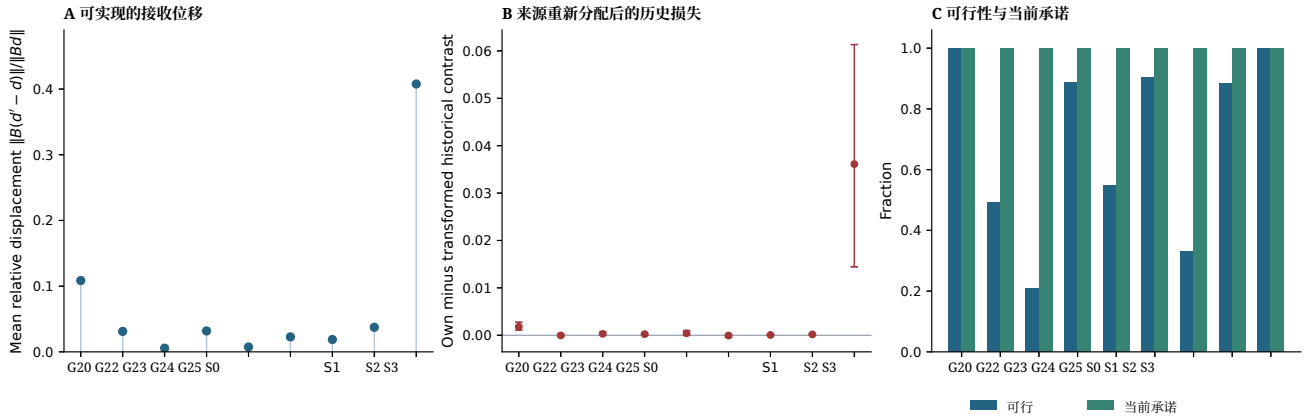
图4-2。实际几何结构与有效替代方向



图例。**A,** 每个实际裁剪差值与独立估计的历史轴之间的平均绝对余弦值。**B,** 对应余弦值处的上下文平均历史对比的绝对值。**C,** 每个检查点的16个方向中，达到学习方向对比幅度的替代方向数量。这些方向在 PUL 接收区域内采样，并在截断前与历史轴正交。范数匹配使用原始标量符号序列。截断后，施加电流的方向可能随时间变化。

尽管非负裁剪会使施加电流偏离其初始正交方向，但在抽样的 144 个随机备选方向中，只有 3 个达到或超过学习轴的历史对比，且有若干替代方向会削弱当前感觉承诺。在计算幅度之前，先对 24 个留出的基础历史记录上的主要对比取平均（自助法区间在固定 16 个方向的情况下对基础历史记录进行重抽样；上下文内幅度平均值见源数据表）。

图4-3. 通过有界PUL投影重新分配输入



图例。A, 每个检查点中，两种源图实现的PPC电流差相对位移。**B,** 自身重放减去变换重放的历史对比，以及跨基础历史的配对95%区间。**C,** 可行源变换的比例和原生电流承诺的比例。在大多数检查点中，实现的位移都很小。S3允许最大程度的重分配，同时仅造成适度的历史损失，并保留当前决策。

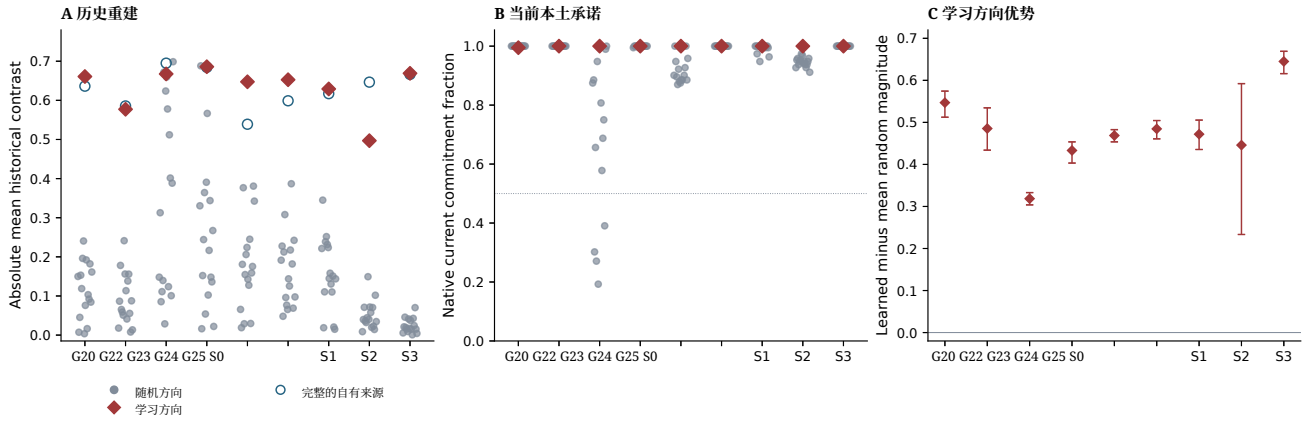
固定接收能量下的源反射

设 d_T 和 μ_T 分别为配对PUL速率差和均值， B 为训练后的PUL到PPC投影， S_{EI} 为将来源差值映射到PPC原生兴奋性和抑制性靶点求和输入的映射。对于 $S_{\mathrm{EI}} z = 0$ 和 $\|Bz\|_2 > 0$，反射 $d'_T = d_T + \alpha z$ 与

$$\alpha = -2\,\frac{d_T^{\top} B^{\top} B z}{z^{\top} B^{\top} B z}$$

保留 $\|Bd_T\|_2$和 $S_{\mathrm{EI}} d_T$。固定 μ_T可保留共同的源活动。当对每个源坐标而言，$|d'_{T,i}| \le 2\min(\mu_{T,i}, 20-\mu_{T,i})$时，候选项仍然可行。两种映射搜索都依据源几何结构选择候选项。当映射无法产生可容许位移时，重放会使用自然差。扩展理论ET8推导出可达集和反射。

图4-4. PPC到达电流的方向敏感性



图例。A, 学习方向、每个检查点的 16 个固定随机方向以及完整自身来源重放的历史对比绝对均值。**B,** 沿学习方向和随机方向的原生电流承诺。**C,** 学习对比幅度减去随机方向幅度的均值；配对 95% 区间通过对 24 个基础历史进行重采样获得，同时保持方向固定。每段历史都与四种强刺激及两种历史符号交叉组合。每个检查点中，学习轴的表现均优于随机替代方向的均值，并且在某些替代方向会损害当前承诺的回路中，仍能保留当前承诺。

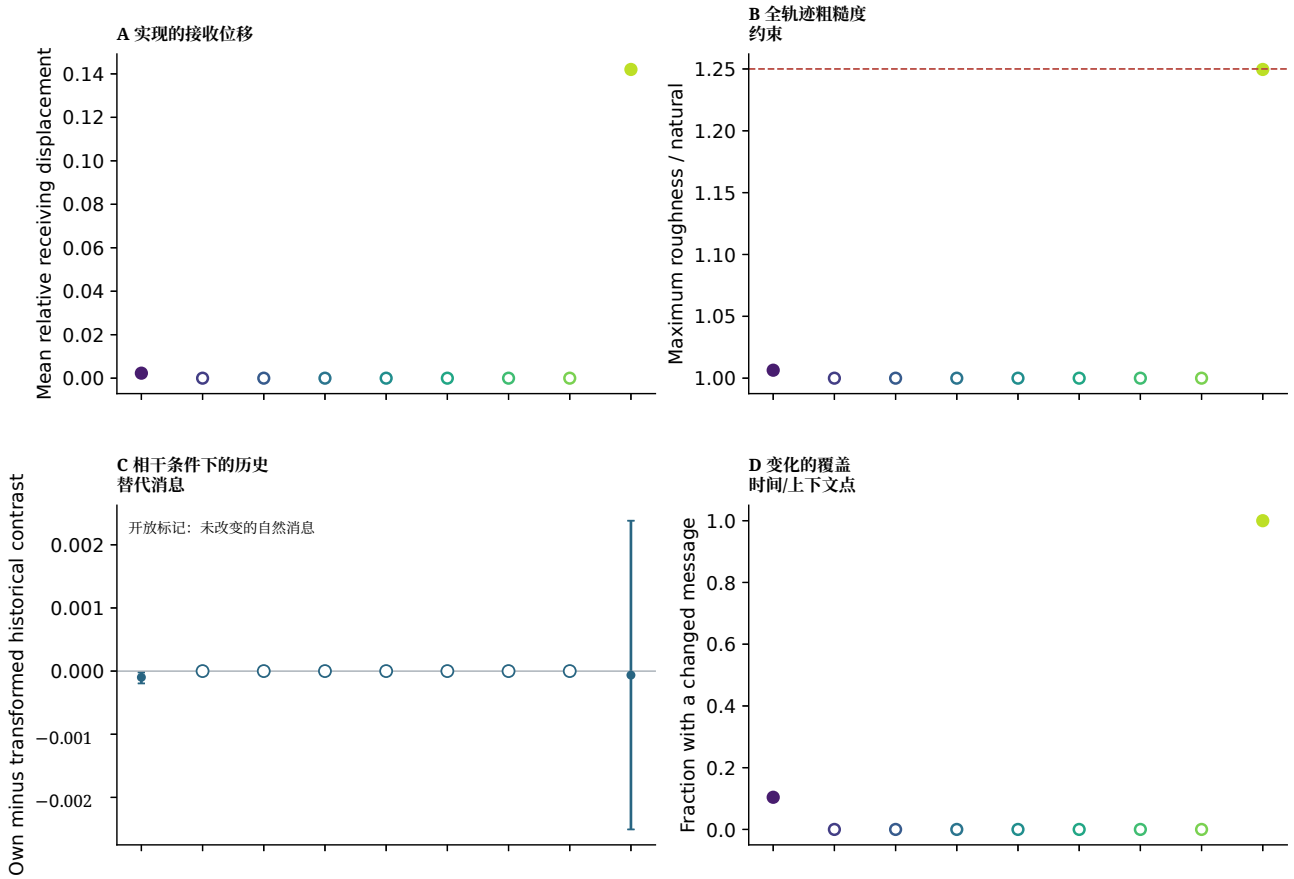
在接收能量匹配时改变方向

对于自然配对 $b^{\pm} = \mu \pm d/2$，令 v 为学习轴。随机轴 q 在初始时与接收端支撑集内的 v 正交。匹配重放使用 $\tilde{b}^{\pm} = \mu \pm \tilde{d}/2$，其中

$$\tilde{d} = \mathrm{clip}\big(k\ \mathrm{sign}(d^{\top}v)q, -2\mu, 2\mu\big), \qquad \|\tilde{d}\|_2 = \|d\|_2.$$

学习方向重放使用 $q = v$。截断确保到达量非负，并在可达范围内匹配范数。接收对象从完整的配对均值开始，在共同刺激之前接收一秒的重放输入。图4-2展示截断后的传递方向；主图4通过有界PUL投影考察可达性。

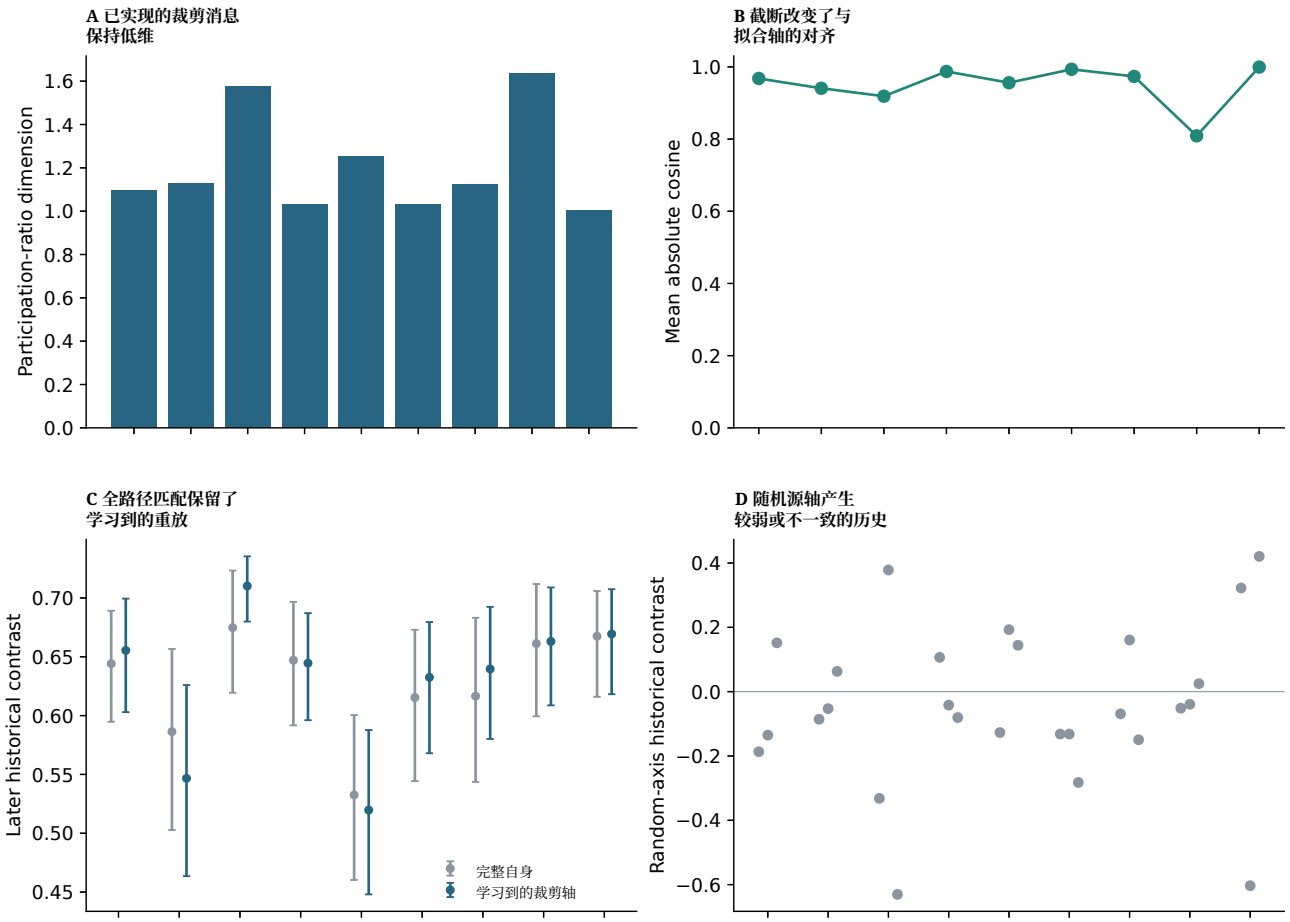
图 4-5. 保持时间组织的重新分配



图例。 256 个候选反射中的每一个都在更新 1400–1599 期间沿同一空间方向作用。若某个上下文中所有放电率界限在所有时刻均得到满足，接收位移积分增加，且 $\mathcal{R}(d') \le 1.25\mathcal{R}(d)$，其中 $\mathcal{R}(d) = \sum_t \|d(t+1) - d(t)\|^2$，则接受该反射。接受的反射组合成整个上下文的一个空间变换。每个检查点使用 48 个基与四种强刺激的组合。

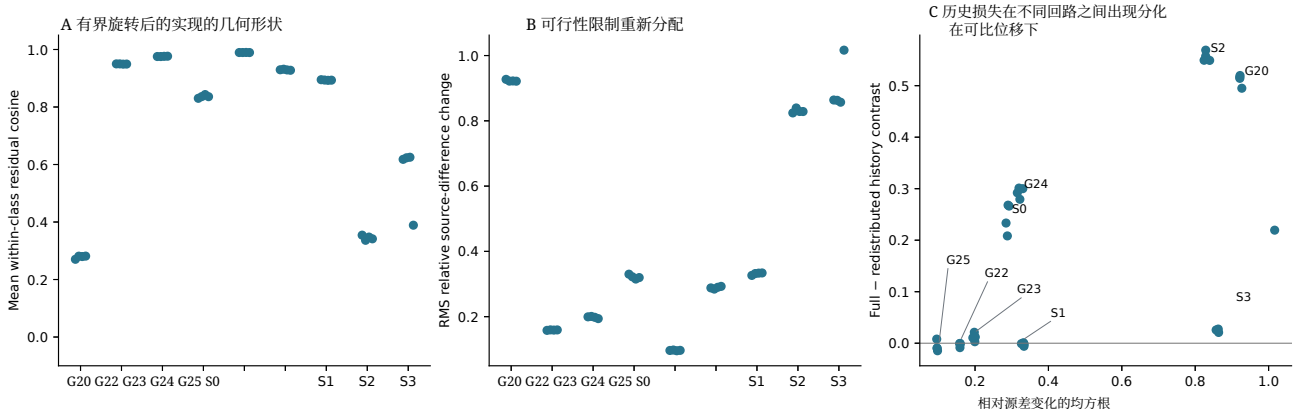
A–D, 接收位移、相对粗糙度、历史损失，以及消息发生变化的时间与情境点所占比例。实心标记表示已实现的变换，开放标记表示自然消息。强制整个重放窗口保持时间相干性，严重限制了源空间重新分配：九个检查点中有七个在256个提案下没有可行的反射，G20仅移动了0.23%，而即使S3实现了14.2%的接收位移，历史损失也近乎为零。

图4-6. 裁剪源轴上的可达性与几何结构



图例。 在12组留出的基础历史中，沿独立拟合的源轴和每个检查点对应的三个固定随机源轴评估完整裁剪缩放路径，采用首次达到目标范数的位置（若不可达，则采用最大可达范数）。**A、B、**沿学习轴的裁剪消息几乎保持一维（参与比为1.0–1.6），且与拟合轴高度对齐（平均绝对余弦值为 > 0.80）。**C、**沿学习轴进行全路径范数匹配，可高度还原完整的自身来源历史对比（0.52–0.71），且原生电流承诺率为100%。**D、**固定随机源轴在不同检查点上产生的历史效应较弱或不一致（实际接收范数列于源数据中）。

图5-1. 在原生接收类内重新分配输入

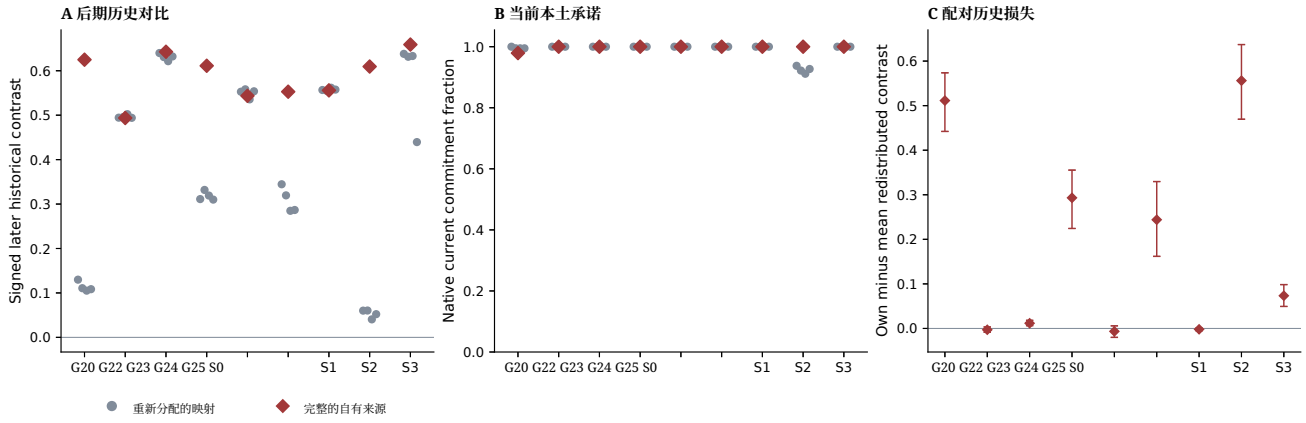


图例。A, 在每个原生接收类内进行中心化后，原始差值与变换后的差值之间的余弦相似度。**B,** 完整到达电流差异的相对均方根变化。**C,** 每个检查点的四种映射所实现的变化与历史损失之间的关系。

兴奋性类和抑制性类遵循模型中的细胞身份。这些神经元交错分布在PPC坐标中。每种映射都会将一个类别内的接收对象划分为三元组，并使每组三元组绕其全一轴旋转，同时保留该类别的差分和与能量。只有当变换后的差值符合盒 $[-2\mu, 2\mu]$ 时，才会在特定时间和情境下应用旋转，从而确保两次到达均为非负值。三元组和角度在不同时间和情境下保持不变。因此，输入决定了同一组拟议旋转中哪些可以应用。

这些有界的类内旋转保留了每个分支中的成对均值、兴奋性和抑制性电流总量，以及配对的平方范数和（同时允许各分支的范数通过 $\pm\mu^\top d$ 发生变化）。可行性限制了若干检查点（A、B）中可实现的位移；而在允许大幅类内重新分配的回路（C）中，历史敏感性则急剧分化，导致 G20 和 S2 严重损失，但 S3 的损失极小。

图5-2。所有目标映射的历史损失与当前决策

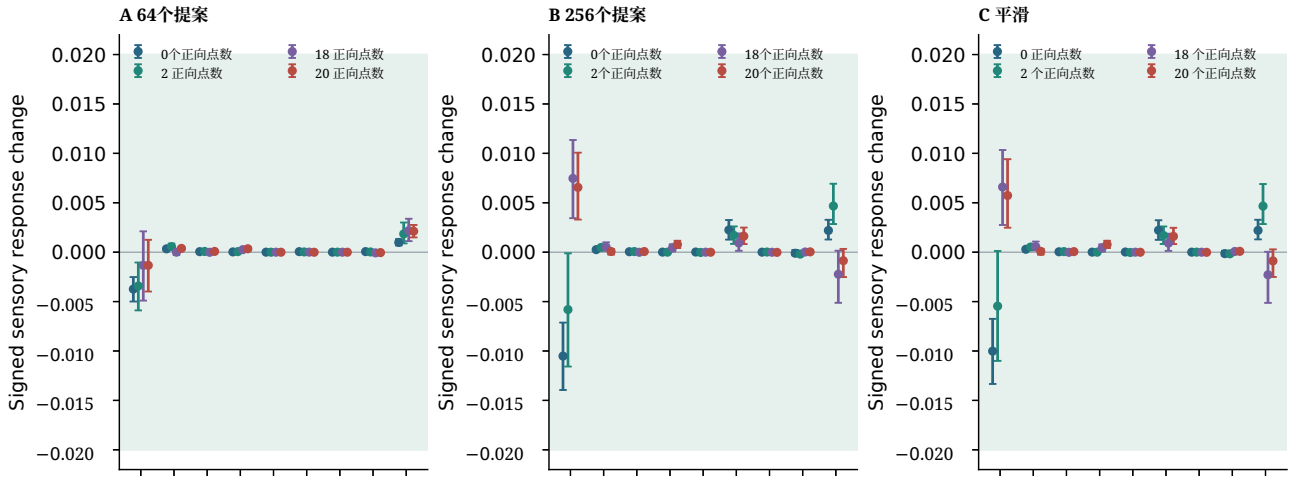


图例。A, 完整自身来源重放及四种目标电流映射各自对应的带符号后期历史对比。**B,** 对应重放的原生电流承诺。**C,** 自身来源对比减去各映射的平均对比，并显示配对的95%基线历史区间。每个检查点均使用相同的24种基础历史，与四种强输入和两种历史符号交叉组合。在原生E和I目标类别内进行精细重分配，使大多数检查点的中间承诺保持较高，并在选定回路中造成明显的历史损失。主图5c左侧展示了四种映射的损失。

原生目标类别内旋转

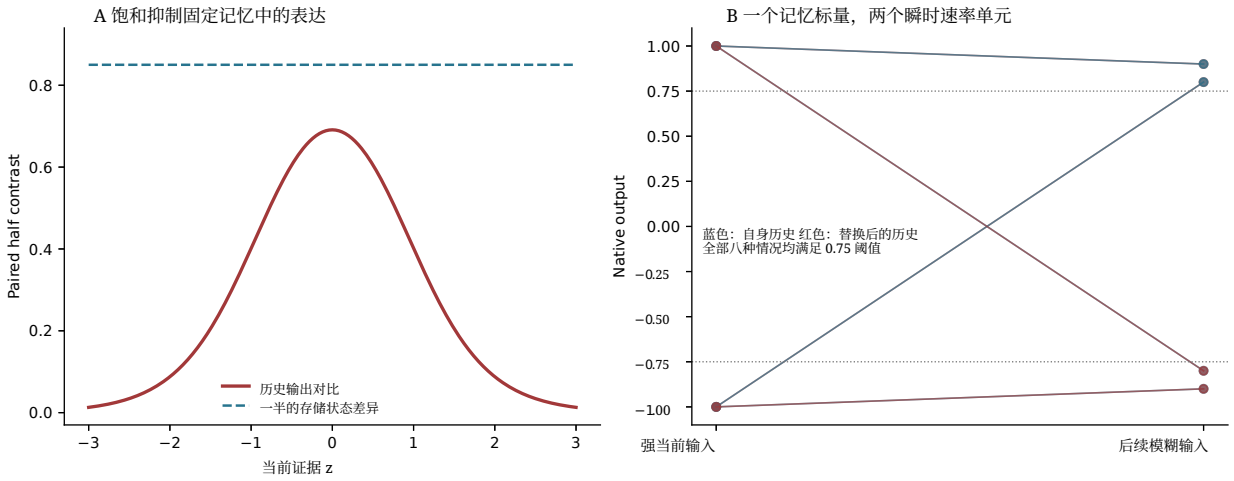
将自然到达量写作 $b^{\pm} = \mu \pm d/2$，将变换后的配对写作 $\mu \pm d'/2$。在每个类别 $g \in \{\mathrm{E}, \mathrm{I}\}$ 中，三元组旋转保留 $\mathbf{1}^{\top} d'_g = \mathbf{1}^{\top} d_g$ 和 $\|d'_g\|_2^2 = \|d_g\|_2^2$。当 $|d'_i| \le 2\mu_i$ 时接受旋转，从而确保两种历史下的到达量均为非负。在均值和类内差分总和固定时，每种历史向各类别的总输入都保持不变。图5-1 描述了由此产生的位移。

图5-3. 每种刺激强度下对有界源图的感觉反应



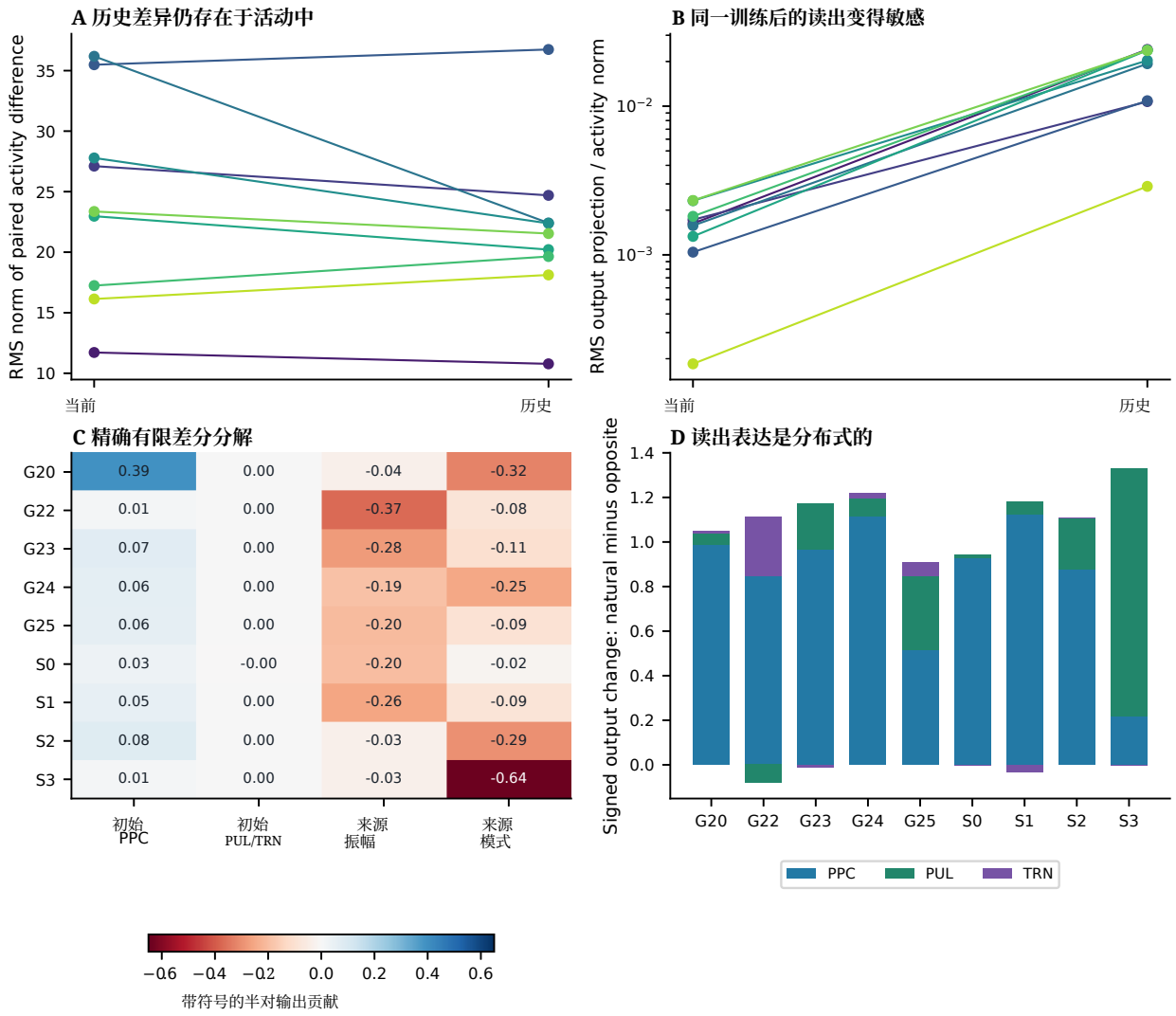
图例。A–C, 相对于自身重放的有符号感觉输出变化，分别对应64提案、256提案和平滑源图。颜色表示0、2、18或20个正向点数。点和误差条表示均值及配对的95%基线历史区间。在所有检查点、刺激强度和有界来源变体中，相对于自身重放，当前感觉输出几乎没有变化（所有108个配对的95%区间均位于 ±0.02 输出单位以内；每个检查点有48个基础历史；合并汇总见主图5c第三幅图），这证实了来源空间的重新分配会选择性地作用于历史传输，而不会干扰当前感觉处理。

图6-1。在固定记忆下，饱和会改变表达



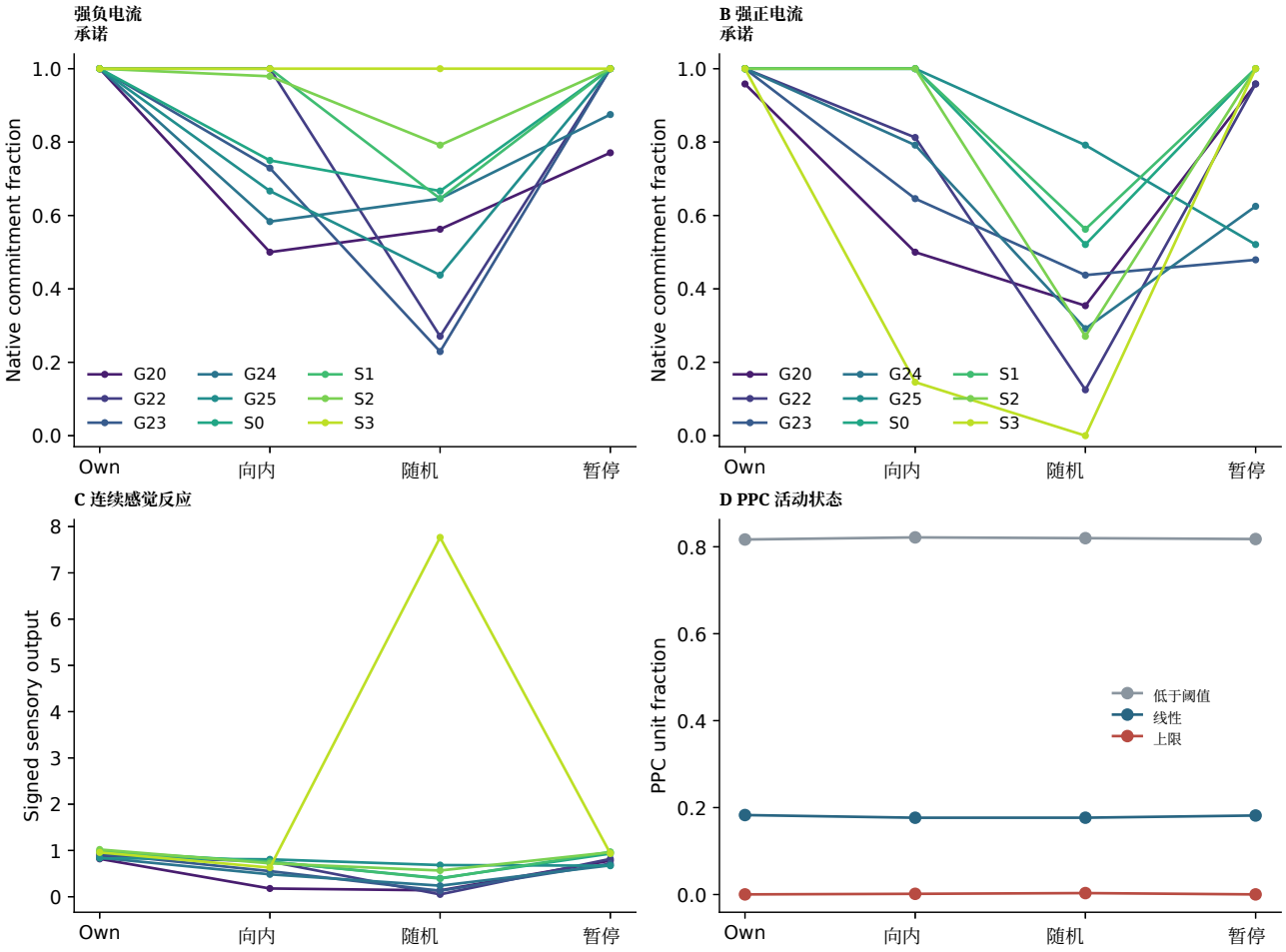
图例。A, 固定的平滑读出产生配对对比度 $H(z) = \sinh(2ka)/[\cosh(2gz) + \cosh(2ka)]$，如 $a = 0.85$ 和 $k = g = 1$所示。虚线表示存储状态中恒定的半差值。**B,** 一个具有保留历史 $h = \pm 0.85$、两个截断速率单元和当前刺激 $s = \pm 2$的接收器。在当前判断之后，$h \leftarrow h + 0.025s$。后续输入为零。在八种历史、来源和刺激组合中，当前输出是正确的 ± 1。后续输出遵循书面历史，其幅度为 0.80 或 0.90。重叠的情况具有相同的轨迹。点线表示 ± 0.75处的承诺阈值。因此，即使存储的历史仍然保留，固定的饱和读出也会产生依赖证据的表达。

图 6-2。保留活动、读出对齐和区域贡献



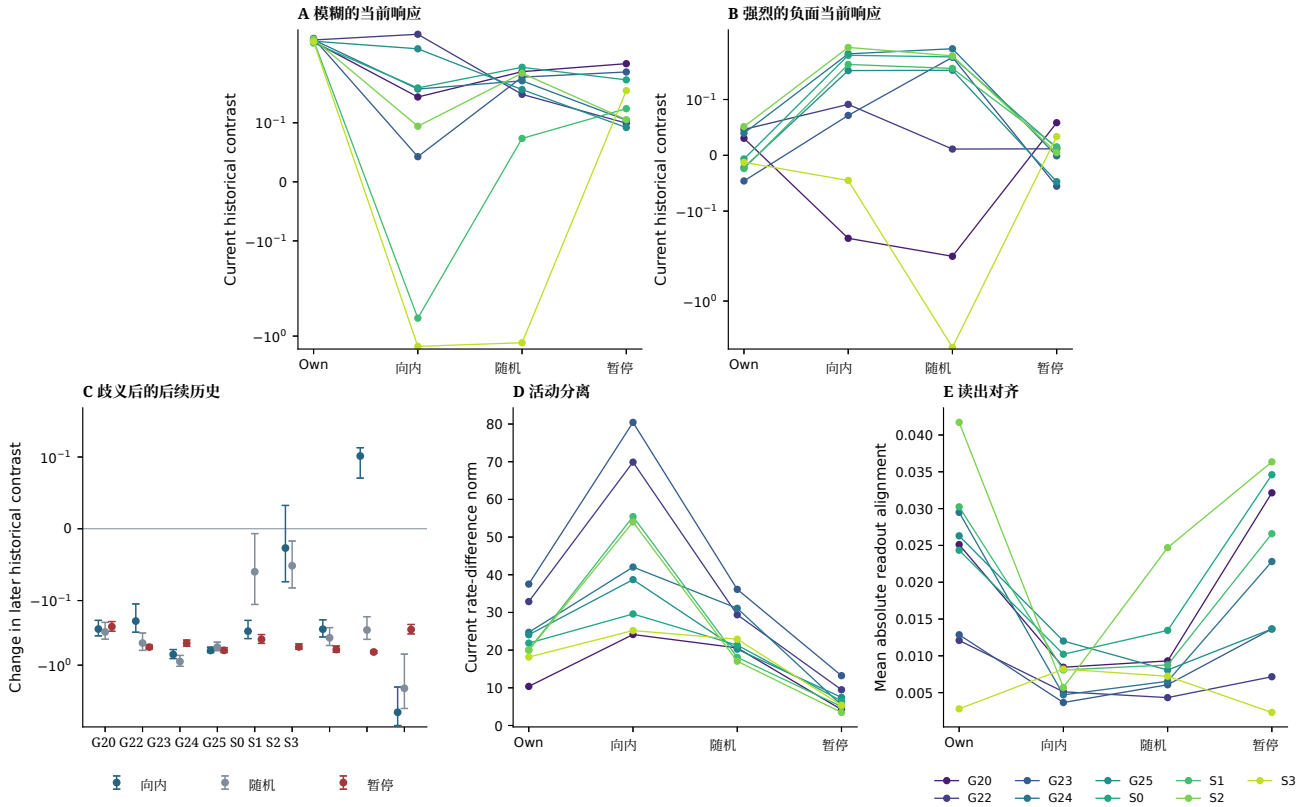
图例。A, 当前和后续判断期间的历史活动分离。**B,** 每个响应期间的均方根输出投影除以均方根群体放电率差。**C,** 来自初始PPC状态、初始PUL/TRN状态、源振幅和源模式的配对响应有符号贡献。**D,** 对输出变化的有符号区域贡献。在全部九个检查点中，历史群体分离从当前响应窗口持续到后续响应窗口（A），而与固定读出的对齐度约增加十倍（B）。精确的有限差分分解证实，源振幅和空间模式主导重建输出（C），且该输出由PPC、PUL和TRN共同表达（D）。主图6通过接收端状态变化和循环衰减直接检验这些表达机制。

图 6-3。对更大接收端干预的当前响应



图例。 接收端干预在重建相同历史后，沿用共同的感觉脉冲序列。向内偏移是共同状态朝间隔 $[2, 18]$ 位移的一半。随机偏移的欧几里得范数相同。暂停循环驱动差异 100 毫秒，可在全部 500 个单元中保留共同的循环驱动。**A、B、**强负向和正向刺激（2 个和 18 个正向点数）下的原生电流承诺。**C、**两种刺激符号下的感觉输出有符号均值（注意，未经校准的随机偏移使 S3 出现大幅偏移）。**D、**PPC 单元中低于阈值、处于线性区间或达到上饱和界限的比例。由于这些较大的接收端扰动在产生历史效应的同时（图 6-4），也严重损害了中间阶段的感觉决策（A–C），主图6和图6-5引入了经过独立校准、能够保留感觉选择的低剂量干预。

图6-4。针对较大接收端干预的历史响应

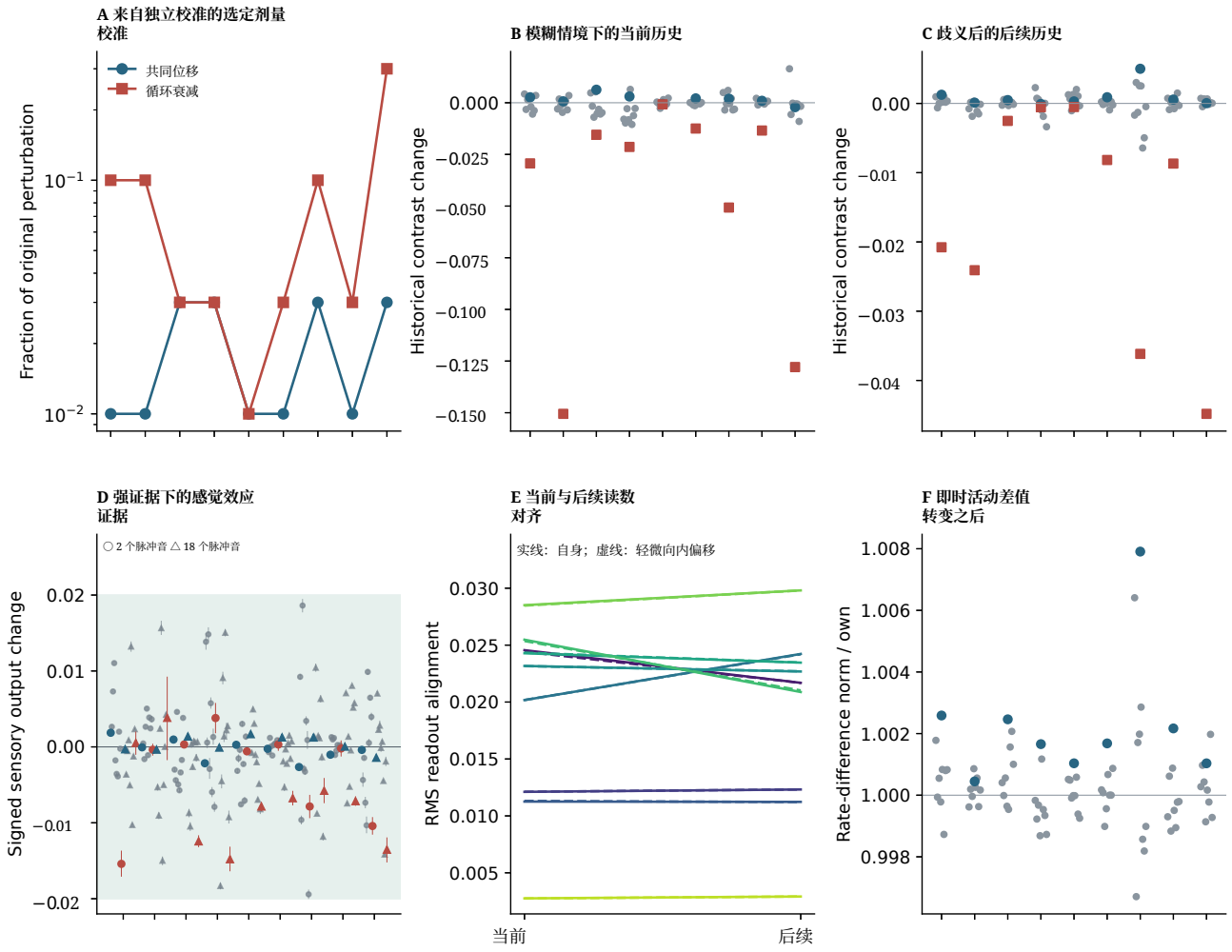


图例。A、B, 模糊和强负向第五试次证据下当前的历史对比。线条连接各检查点的不同条件。**C,** 模糊的第五个刺激后后续历史对比的变化；标记显示相对于自身重放的三种扰动，以及配对的95%基线历史区间。**D、E,** 模糊条件下当前活动分离及其与固定读出的对齐。对称对数坐标轴在A和B中的线性阈值为0.15，在C中为0.10。每个检查点的比较使用24个基础历史。

共同状态偏移与循环暂停

所有条件共享相同的重构历史和短音序列。共同偏移 $x^{\pm} \mapsto x^{\pm} + s$ 保持初始历史状态差 $x^{+} - x^{-}$ 不变。向内偏移使 PPC 成对均值向活动范围 $[2, 18]$移动一半；随机偏移具有相同的欧几里得范数。在 100 毫秒的循环差异暂停期间，两段历史都接收成对平均循环驱动。A–C 中的对比展示了这些操作如何改变历史表达，而 D 和 E 则定位了活动及其读出中的变化。图6-5比较了48段独立历史中的较小扰动。

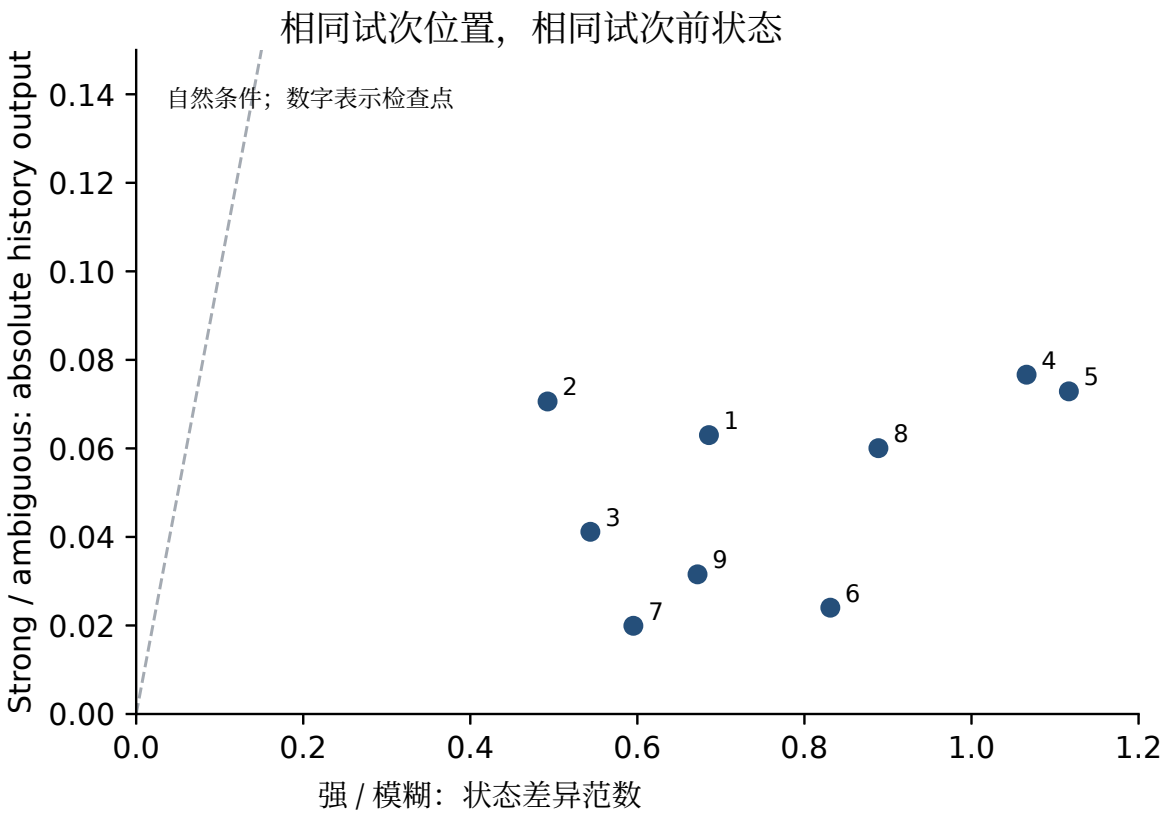
图6-5。校准接收器干预及其在不同证据强度下的影响



图例。 来自12个校准历史的当前强刺激反应用于选择共同状态偏移和循环衰减剂量。48个独立测试历史分别与2、10和18个正向点数交叉组合。在每个检查点内，各历史和证据强度均使用相同的八个随机方向。**A,** 选定剂量。**B、C,** 在模糊的第五刺激下，相对于自身重放的当前和后续历史对比。**D,** 两个强刺激的带符号感觉变化及配对 95% 区间。在B–D中，蓝色表示向内偏移，红色表示循环衰减，灰色表示随机偏移。**E,** 在自身重放和小幅向内偏移条件下，当前及后续的读出对齐。**F,** 相对于自身重放的即时速率差异大小。共同偏移在起始时保留配对状态差异，同时改变由此产生的速率差。

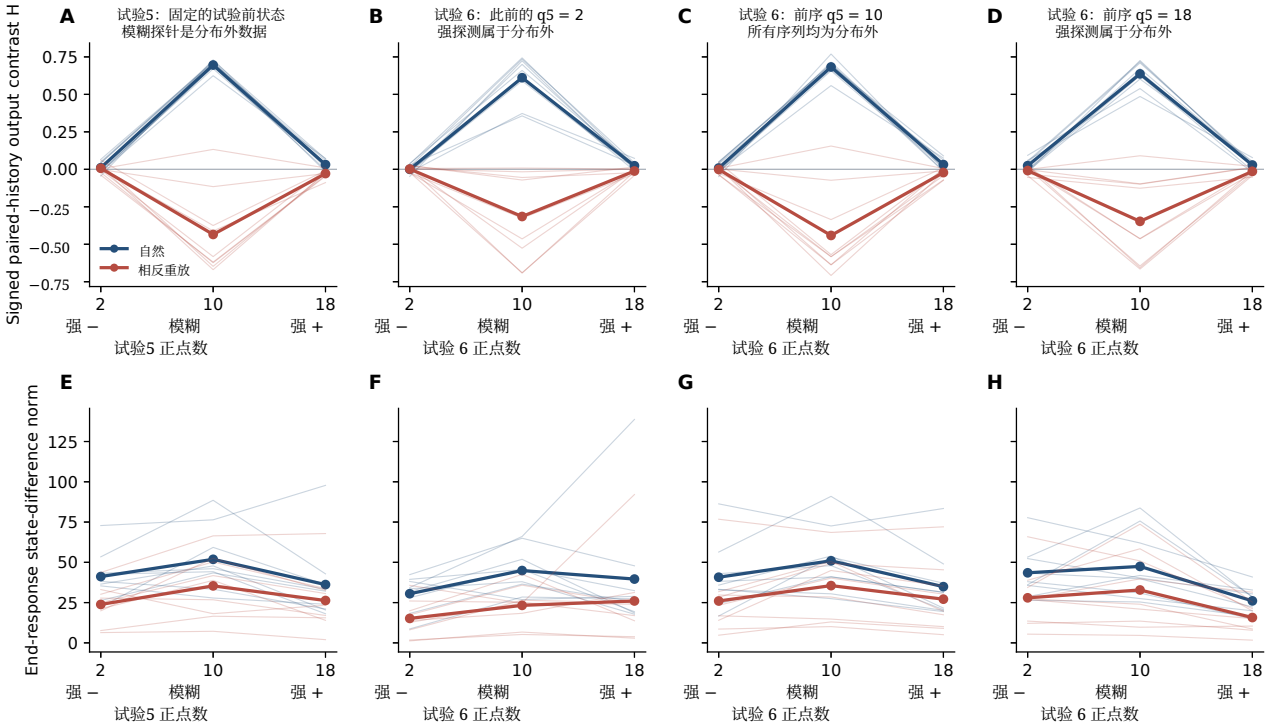
校准使强刺激感觉反应基本保持不变（D：所有向内偏移和衰减的95%区间，以及全部十种扰动中180个区间里的179个，都严格落在 ± 0.02 输出单位以内，唯一触及边界的区间位于 $[-0.0200, -0.0188]$；原生承诺仍保持在自身重放水平或更高）。在这些保持感觉反应的剂量下，衰减循环差异会在模糊性条件下持续降低当前及后续的历史表达；相比之下，经校准的共同状态偏移几乎不引起历史变化，尽管会轻微扰动即时速率分离（B、C、E、F；主图6d–f中的强刺激比较）。

图 7-1。强证据会降低表达，而状态差异仍然存在



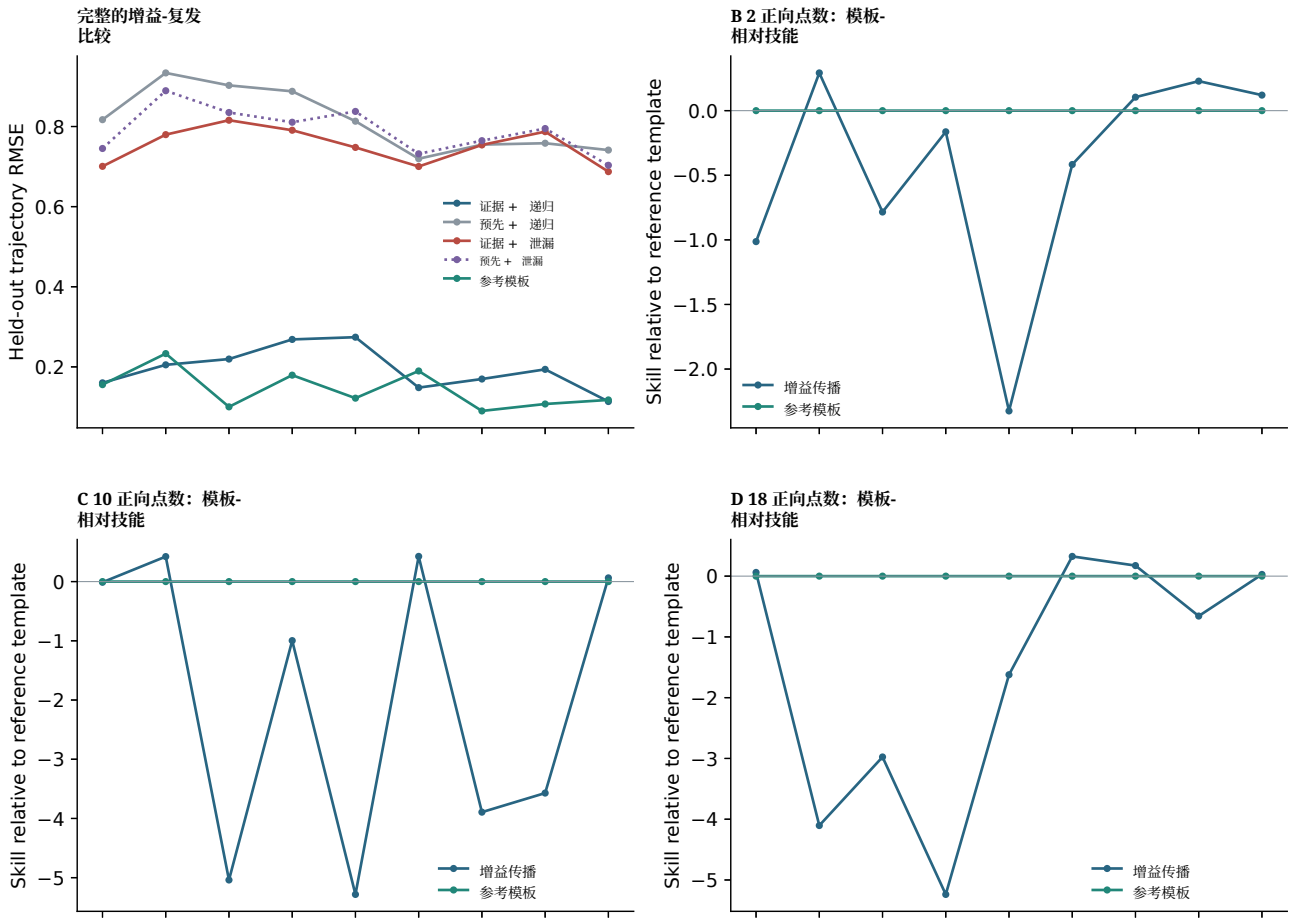
图例。 在强感觉证据下，配对历史输出的绝对值降至模糊条件下数值的 2.0–7.7%，而 500 维状态差异的末端响应范数仍为模糊条件下数值的 49–112%（在 G24 和 G25 中，强输入下的状态分离甚至更大，而读出表达受到显著抑制）。对从相同试次前状态重放的 12 种基础历史进行分析后，这些末端响应状态快照证实了主图 6a 中的响应窗口放电率分离：强感觉驱动会掩盖读出中的历史表达，但不会抹除保留的内部状态。

图7-2. 不同证据强度和序列位置下的历史效应



图例。 在自然重放和相反历史重放中，评估第5和第6次试验的刺激混合物，其中包括分布外（OOD）试次序列。在两个试次位置以及此前所有第5次试验情境中，当前证据强时，历史输出会被抑制至接近零（A–D），而底层状态差异范数基本保持不变（E–H）；因此，只要后续试验存在模糊情形，历史偏差就会重新显现（部分结果见主图7a、b）。

图 7-3. 参考模板和证据内预测



图例。 12种参考历史提供激活割线和证据特异性平均响应模板。每种传播模型均以某个留出历史测得的初始状态差异作为起点。模板提供与相应证据对应的平均轨迹。所有预测均在相同的24种测试历史上评估。**A,** 证据特异性增益或感觉前增益分别与递归或泄漏相结合时的留出误差，并与模板进行比较。**B–D,** 在2、10和18个正向点数条件下相对于模板的技能。技能为 $1 - \mathrm{SSE}_{\mathrm{prediction}}/\mathrm{SSE}^{\mathrm{template}}$。模板的技能为零。技能为正表示平方误差低于模板。在全部九个检查点中，将证据特异性激活割线与循环传播结合，相较于感觉前增益或仅泄漏动力学，能显著降低留出轨迹误差（A），表明依赖证据的增益调制和递归反馈均能改善这些预测。在六个检查点中，证据特异性参考模板的合并误差更低；在固定证据条件下，相对于模板的技能也经常为负（B–D；配对误差差异及各证据强度下以观测均值为参照的证据内 R^2，见主图7d），这表明均值割线线性传播捕捉了主要的依赖证据的轨迹偏移，但仍无法解释历史特异性非线性变异所带来的残差。

源数据和代码

随附的源数据和代码存档提供了用于行为、来源和接收器分析的数值源数据表。其中还包含留出轨迹，以及用于重新计算图 7-3 中所用轨迹评分的代码。原始数据和模型发布版本已在正文中引用。

图2-1。扩展理论

概述

同一历史区分可以在回路中持续存在，由到达输入重建，并对连续的决策产生不同影响。该理论将这些现象与初始状态、到达消息，以及从群体活动到选择的投影联系起来。

ET1–ET3 推导出替换源消息的后果，并刻画该来源可用的电流。ET4–ET5 将持续活动差值与读出几何结构及饱和联系起来。ET6 展示了即使具有相同的稳定性谱和条件衰减，电路在擦除后仍可能以不同方式重构历史。ET7 将同样的区分应用于神经元恢复变量。ET8–ET9 将这些几何结构和表达原则扩展到有界源变换、经校准的接收端扰动以及跨历史轨迹预测。

ET1。原生动力学与历史决策对比

状态、放电率和输出

该模型包含 400 个后顶叶皮层（PPC）单元、70 个丘脑枕（PUL）单元和 30 个丘脑网状核（TRN）单元。将它们的坐标集写作 C， T， R并使用列向量。映射 E_C， E_T将区域活动嵌入 500 维状态中。激活函数为

$$f_i(x) = \begin{cases} \mathrm{clip}(x, 0, 20), & i \in C \cup T, \\ \mathrm{clip}(10(x-9), 0, 20), & i \in R. \end{cases} \tag{ET1}$$

使用已发布的循环权重 W、输入权重 W_{in}、输出权重 w、输出偏置 b_0以及异质更新因子 $A = \mathrm{diag}(\alpha_i)$，5 毫秒更新为

$$x_{t+1} = (I - A)x_t + A[W f(x_t) + W_{\text{in}} u_t], \qquad y_t = w^\top f(x_t) + b_0. \tag{ET2}$$

训练后的神经回路规定 $W = \max(W_{\text{raw}}, 0) \odot S_{\text{syn}}$，其中 S_{syn} 设定突触符号和零值。每个单元的更新因子为 $\alpha_i = 1/\tau_i$（以模型更新单位计）。干预保持这些参数不变，并通过训练后的读出测量选择（Hosford 等，2026）。

每个上下文包含两个镜像的过去历史，记为 $+$ 和 $-$，随后是相同的未来输入。写作$\delta x = x^+ - x^-$、$\delta r = f(x^+) - f(x^-)$和 $\delta y = y^+ - y^-$。对于由 L次更新构成的响应窗口 $\mathcal{R}$，定义

$$H_{\mathcal{R}} = \frac{1}{2L} \sum_{t \in \mathcal{R}} \delta y_t. \tag{ET3}$$

因此， H 是相反历史响应之间的**半对比**。诸如 $H^{\text{opposite}} - H^{\text{own}}$ 这样的差值比较了两种重放条件下的半对比。

当前和后续历史响应窗口分别覆盖模拟步数 $[1720, 1800)$ 和 $[2120, 2200)$。输出在状态更新之前读出。原生承诺判据采用响应极值：右侧承诺要求 $\max\, y \geq 0.75$ 和 $\min y \geq -0.75$；左侧承诺要求 $\min\, y \leq -0.75$ 和 $\max y \leq 0.75$。虽然连续半对比可以精确分解为下文推导的形式，但原生承诺结果是直接根据模拟轨迹评估的。

干预源

PUL至PPC电流为

$$b_t = W_{CT} E_T^\top f(x_t), \qquad W_{CT} = E_C^\top W E_T. \tag{ET4}$$

在此来源区块中，PUL具有兴奋性，因此其传递的电流为非负值。供体波形 b_t^+， b_t^-取自自然历史配对。在重放窗口期间，内源性边被移除，并替换为指定的供体电流。使用指示变量 χ_t，定义 $\widetilde{W}_t = W - \chi_t E_C W_{CT} E_T^\top$。受体遵循

$$x_{t+1}^\sigma = (I - A)x_t^\sigma + A\widetilde{W}_t f(x_t^\sigma) + AW_{\text{in}}u_t + AE_C\chi_t\hat{b}_t^\sigma. \tag{ET5}$$

$\hat{}$自身重放使用 $b^\sigma = b^\sigma$，相反重放使用 $b^{-\sigma}$，配对均值重放使用 $\mu = (b^+ + b^-)/2$。当 $\chi_t = 0$时，内源性PUL至PPC输入恢复。其余循环连接在整个重放过程中持续运作。

令 $\bar{x} = (x^+ + x^-)/2$ 为重放开始时。PPC求均值会使两个接收对象具有相同的PPC坐标，而完整求均值会使它们具有相同的完整状态。无论哪种情况，供体都来自完整的历史配对。从相同的完整状态出发，配对均值重放和共享的未来输入会产生相同的确定性轨迹。自身重放和相反重放会交换两条轨迹，并反转历史半对比的符号。

ET2. 有限历史差异的精确传递

有限激活割线

对于每个干预下的实际轨迹对，定义对角矩阵 D_t 为

$$(D_t)_{ii} = \begin{cases} \dfrac{f_i(x_{i,t}^+) - f_i(x_{i,t}^-)}{x_{i,t}^+ - x_{i,t}^-}, & x_{i,t}^+ \neq x_{i,t}^-, \\ f_i'(x_{i,t}^+), & x_{i,t}^+ = x_{i,t}^-. \end{cases} \tag{ET6}$$

对于截断边界处相等的状态，我们将对角元素取为零。在远离边界处，活动的 PPC 或 PUL 区段上的导数为 1，活动的 TRN 区段上的导数为 10，而在平坦区段上为零。

引理 ET1。 $\delta r_t = D_t \delta x_t$。

当状态不相等时，割线乘以状态差异按构造即等于速率差。在状态相等时，两种差值均为零。该关系适用于跨越阈值和饱和区域的有限差分。DeepLIFT 使用相关的差商规则来传播活动差异（Shrikumar 等人，2017年）。

将方程 ET5 相减可得精确的有限递推式

$$\delta x_{t+1} = M_t \delta x_t + AE_C\chi_t\delta\hat{b}_t, \qquad M_t = I - A + A\widetilde{W}_t D_t. \tag{ET7}$$

由于两个分支接收相同的未来输入（$\delta u_t = 0$），外部输入项相互抵消（否则会多出一项 $AW_{\text{in}}\delta u_t$）。对于 $t > s$，有 $\Phi(t,s) = M_{t-1}\cdots M_s$，并且 $\Phi(s,s) = I$，重复代入可得

$$\delta x_t = \Phi(t,t_0)\delta x_{t_0} + \sum_{k=t_0}^{t-1} \Phi(t,k+1)AE_C\chi_k\delta\hat{b}_k. \tag{ET8}$$

第一项传递剩余的初始历史差异。第二项传递传递的含历史电流的差值。在全状态平均接收方中，第一项会精确消失，因此在指定干预下，重建具有明确的源起点。

由于对角割线 D_t 由实际轨迹对决定——包括重放所诱发的任何阈值穿越——ET8方程为该轨迹对提供了精确的逐路径分解；新的供体或状态扰动会同时改变轨迹及其有效割线。

振幅与空间模式

对于正来源，使用物理平均电流归一化

$$g^{\sigma}=\frac{1}{400}\mathbf{1}^{\top}b^{\sigma},\qquad q^{\sigma}=b^{\sigma}/g^{\sigma}. \tag{ET9}$$

随后， $b=gq$ 和 q 的均值为 1。对于零电流，取 $g=q=0$。这里的振幅指平均施加电流。递归增益指作用于状态差异的回路变换。

实际施加的电流对满足对称乘积恒等式

$$\delta\hat{b}=\overline{\hat{q}}\,\delta\hat{g}+\overline{\hat{g}}\,\delta\hat{q}. \tag{ET10}$$

两个乘积之和为 $g^{+}q^{+}-g^{-}q^{-}$。模式交换 $g^{\sigma}q^{-\sigma}$ 使自身供体在每个时间点的总电流保持不变，而振幅交换 $g^{-\sigma}q^{\sigma}$ 使其归一化空间模式保持不变。这些坐标交换检验振幅或空间模式本身是否足以驱动后续的历史响应；由于纯交换可能改变成对均值，ET3 中互补的电流匹配实验会固定成对均值。

图2-2B 使用欧几里得范数作为另一种振幅坐标， $g_{2}^{\sigma}=\|b^{\sigma}\|_{2}$，模式为 $q_{2}^{\sigma}=b^{\sigma}/g_{2}^{\sigma}$。模式交换产生 $g_{2}^{\sigma}q_{2}^{-\sigma}$，并保留自身当前值的范数。振幅交换产生 $g_{2}^{-\sigma}q_{2}^{\sigma}$。在两种归一化下，记录的供体振幅均为正。

四个有符号分量

令 $\Pi_{C}=E_{C}E_{C}^{\top}$。初始化 $z^{C}=\Pi_{C}\delta x_{t_{0}}$、 $z^{O}=(I-\Pi_{C})\delta x_{t_{0}}$ 和 $z^{g}=z^{q}=0$，其中 O 包括 PUL 和 TRN。传播

$$\begin{aligned}
z_{t+1}^{C}&=M_{t}z_{t}^{C}, & z_{t+1}^{O}&=M_{t}z_{t}^{O},\\
z_{t+1}^{g}&=M_{t}z_{t}^{g}+AE_{C}\chi_{t}\overline{\hat{q}}_{t}\delta\hat{g}_{t}, &&\\
z_{t+1}^{q}&=M_{t}z_{t}^{q}+AE_{C}\chi_{t}\overline{\hat{g}}_{t}\delta\hat{q}_{t}. &&
\end{aligned} \tag{ET11}$$

方程 ET7 和 ET10 通过归纳法证明 $\sum_{j}z_{t}^{j}=\delta x_{t}$，因此

$$H_{\mathcal{R}}=\sum_{j}\frac{1}{2L}\sum_{t\in\mathcal{R}}w^{\top}D_{t}z_{t}^{j}. \tag{ET12}$$

每个分量都遵循相同的配对传播算子，重放期间移除内源性边，之后再将其恢复。分量分配取决于所选的振幅归一化和等坐标规则（该规则可以重新分配相互抵消的项，同时保持其总和不变）。因此，我们直接报告有符号贡献，避免百分比份额或平方范数下的交叉项所引入的失真。

图6-2C 将这种四分量分解应用于九个训练检查点（500毫秒重放，每个检查点包含64组配对情境）。

ET3. 电流匹配约束与源维数

对于自然配对均值 μ 和差值 d，一般的均值保持重放具有

$$\hat{b}^{\pm}=\mu\pm\tilde{d}/2,\qquad|\tilde{d}_{i}|\le 2\mu_{i}. \tag{ET13}$$

盒约束等价于非负的配对电流。固定的对角符号矩阵 S 给出一个可行的镶嵌 $\tilde{d}=Sd$ ，并保留 $\|d\|_{2}$。单独估计的单位轴 v 给出标量系数 $a=v^{\top}d$。全局

衰减可以在满足盒约束的同时保留精确的秩一结构，但接近零的目标可能会迫使其发生严重点的衰减。逐目标裁剪，即 $d=\mathrm{clip}(av,-2\mu,2\mu)$，则将依赖背景的非线性映射应用于单个带符号标量，因此最终传递的差值可能跨越多个空间维度。

原生源生成当前集合 $\mathcal{B}=\{W_{CT}r:0\le r_i\le 20\}$，其张成空间在 400 个目标坐标中的维数至多为 70。自身、相反和配对均值重放都属于这个凸集。目标电流镶嵌、旋转和截断后的缩减会在非负盒内改变传递的当前。这些操作可以单独检验接收回路的反应。通过 PUL 生成传递的当前，还必须满足属于 $\mathcal{B}$。

~差异能量匹配会在截断前重新缩放标量投影，使得 $\|d\|_2=\|d\|_2$。匹配将到达差值的振幅贡献与其空间形式区分开来。共同波形 $\mu(t)$ 可以在多个维度上随情境变化，而带符号源信息则被压缩为一个标量坐标。

均值、总幅度和能量约束回答的是不同问题。特别是，

$$\|\mu\pm d/2\|^2=\|\mu\|^2+\|d\|^2/4\pm\mu^Td. \tag{ET14}$$

固定 μ 和 $\|d\|$ 即可固定这对输入的总电流能量。每段历史的能量也取决于 μ^Td。在每个原生PPC接收类别内固定 $\mathbf{1}^Td$，可以保留每段历史的类别总输入。模型中的 280 个兴奋性和 120 个抑制性PPC神经元交错分布在各坐标中，且两类神经元都接收非负的 PUL输入。

为重新分配输入，在每个接收类内，绕其全一向量轴旋转三元组。这类旋转可保留类别总和与能量。仅在方程ET13中的盒内施加旋转，可确保电流非负。在不同情境中采用相同的三元组和角度，而局部配对均值与差值决定哪些旋转可行。图5-1展示了各映射所实现的位移与其历史效应之间的关系。

ET4. 保留分离度与读出表达

将响应窗口速率分离度、均方根读出投影和时间一致性定义为

$$R_x=\sqrt{\langle\|\delta r_t\|^2\rangle},\qquad a_R=\frac{\sqrt{\langle\delta y_t^2\rangle}}{\|w\|R_x},\qquad c=\frac{\langle\delta y_t\rangle}{\sqrt{\langle\delta y_t^2\rangle}}, \tag{ET15}$$

其中 $c_R=|c|$。尖括号表示在单个情境和条件内对时间取平均。分母为零的比值设为零。在每个时间点以及跨时间应用柯西–施瓦茨不等式，得到 $0\le a_R\le 1$、$|c|\le 1$，以及

$$\boxed{2H=\|w\|\,R_x\,a_R\,c.} \tag{ET16}$$

该方程区分了三种效应：神经反应彼此保持多大距离、它们的瞬时差异在多大程度上投影到原生读出上，以及该投影在整个响应窗口内指向同一方向的稳定程度。取绝对值可得 $2|H|=\|w\|R_xa_Rc_R$（正文中的方程 11）。净读出对齐 a_Rc 结合了后两种因素，因此其幅度可能较小，原因可能是瞬时读出投影较弱、窗口内发生时间抵消，或两者兼有。

R_x 是完整群体欧几里得速率差范数的时间均方根。内部状态快照

$\|\delta x\|$ 衡量瞬时状态差异。比值先在各情境内计算，再取平均。这种几何关系将决策效应与输出强效和输出弱效群体维度（Kaufman等，2014）以及保留信息的功能状态（Muhle-Karbe 等，2021）联系起来。

ET5. 饱和提供了一种具体的表达机制

两个饱和单元说明，替换存储历史如何在强当前刺激仍能得到正确选择的同时，反转后续反应。设置 $h=\pm0.85$ 和 $s=\pm2$，并使用

$$r_+ = \text{clip}(h+s,0,1), \qquad r_- = \text{clip}(-h-s,0,1), \qquad y = r_+ - r_-. \tag{ET17}$$

当前响应后，更新 $h \leftarrow h + 0.025s$ 并为后续模糊反应设置 $s = 0$。在当前判断前，将 h替换为其相反值，不会影响当前输出的正确 $y = \pm 1$。后续输出则遵循书面历史，幅度为 0.80 或 0.90。所有八种历史、来源和刺激组合均达到 0.75 的原生承诺阈值（图6-1B）。

平滑的解析扩展采用一个缓慢弛豫的历史变量 m、一个较快的感觉变量 z，以及固定读出

$$\tau_m \dot{m} = -m, \qquad \tau_z \dot{z} = -z + u, \qquad y = \tanh(gz + km), \qquad \tau_m \gg \tau_z. \tag{ET18}$$

在指定时间，令 $m^{\pm} = \pm a$。精确的配对半对比为

$$H(z) = \frac{\tanh(gz+ka) - \tanh(gz-ka)}{2} = \frac{\sinh(2ka)}{\cosh(2gz) + \cosh(2ka)}. \tag{ET19}$$

对于固定的 $ka > 0$， $H(z)$ 关于 z 对称，随 $|z|$ 增大而减小，并在 $z = 0$ 处等于 $\tanh(ka)$。对于较大的证据值，它趋近于 $2\sinh(2ka)e^{-2|gz|}$，而存储状态差异保持在 $2a$。随着感觉驱动减弱，历史表达的恢复速度可能快于记忆衰减。

综上，这些最简模型展示了固定的饱和非线性如何在不同证据区间调节持久历史状态的有效读出增益，为循环回路中检验的依赖证据的表达及接收端干预提供了解析对应。

ET6. 稳定性与条件衰减使重建几何保持自由

精确的仿射擦除恒等式

设 $P_C + P_T = I$ 为互补的坐标投影算子。以强度 ρ 擦除区块 i 会将 x 映射为 $(I - \rho P_i)x + \rho P_i r$，并对两种历史使用相同的重置值 r。重置项以及任何共享的仿射驱动项都会在差值中抵消。擦除通过 $R_i = I - \rho P_i$ 作用于对比。以下恒等式适用于两种历史在擦除之间共享线性传播算子的情况。

对于公共线性传播算子 $U(t,s)$、初始对比 d_0、最终线性读出 ℓ 以及发生于 $t_1 < t_2$ 的擦除，定义

$$F_{ij} = \ell^T U(T,t_2) R_j U(t_2,t_1) R_i U(t_1,t_0) d_0.$$

记 $\kappa = 2 - \rho$，则恒等式 $R_C + R_T = \kappa I$ 给出

$$\sum_{i,j} F_{ij} = \kappa^2 F_0, \qquad F_{CT} - F_{TC} = \kappa[F_C(t_1) - F_C(t_2)]. \tag{ET20}$$

这里， $F_i(t)$ 是单次擦除读出， F_0 是完整读出。下标表示被擦除的区块。该结果适用于带符号线性观测，或适用于完整双区块划分上的固定线性时间平均。

受约束的等谱构造

将 $N = n + m$ 坐标划分为两个块，并取一个对称生成元

$$Q = \begin{pmatrix} -\operatorname{diag}(a) & B \\ B^T & -\operatorname{diag}(d) \end{pmatrix}, \quad B\mathbf{1} = a, \quad B^T\mathbf{1} = d, \quad M = Q - \epsilon I, \quad \epsilon > 0. \tag{ET21}$$

B 的各项均严格为正。 Q 的行和与列和均为零，因此完整系统中的均匀模态以 $-\epsilon$ 衰减。将相反的块固定在一个共同参考值上，可得到完整衰减归一化钳制曲线

$$G_C(L)=N^{-1}\sum_{i}e^{-a_iL},\qquad G_T(L)=N^{-1}\sum_{j}e^{-d_jL}. \tag{ET22}$$

这些曲线以及两个条件块生成器仅依赖于固定边际和。先完全擦除 C，再擦除 T，归一化恢复为

$$H_{CT}(\tau)=N^{-1}\mathbf{1}_n^T[e^{Q\tau}]_{CT}\mathbf{1}_m. \tag{ET23}$$

写作 $S=\sum_i a_i=\sum_j d_j$，直接相乘可得

$$\begin{aligned}H'(0)&=S/N,\\ H''(0)&=-(\|a\|^2+\|d\|^2)/N,\\ H'''(0)&=[\sum_i a_i^3+\sum_j d_j^3+2a^TBd]/N.\end{aligned} \tag{ET24}$$

因此，固定边际和迫使结果在二阶上保持一致，而交叉速率矩 a^TBd 可以改变三次恢复系数。下一个构造还会额外固定整个谱。

ET2定理。 存在一个由对称、严格稳定系统组成的光滑局部族，其具有严格为正的互易交叉块耦合、相同的完整谱、相同的条件块生成器以及相同的全时长曲线 ET22，但恢复函数 ET23 各不相同。

证明。 首先考虑无量纲速率

$$a_0=(10,20,30,40)^T,\quad d_0=(15,20,25,40)^T,\quad B_0=\begin{pmatrix}2&2&3&3\\3&5&5&7\\4&6&8&12\\6&7&9&18\end{pmatrix}.$$

这九个矩阵 $V_{ij}=(e_i-e_4)(e_j-e_4)^T$, $i,\ j\le 3$ 保持行边际和与列边际和。令 $B(\theta)=B_0+\sum\theta_{ij}V_{ij}$，并由方程 ET21 构造 $\widetilde{Q}(\theta)$。对 $k=2,\ \dots,\ 7$，施加六个谱迹约束 $\operatorname{tr}(\tilde{Q}(\theta)^k)=\operatorname{tr}(\tilde{Q}(0)^k)$。其雅可比矩阵 J 在 $\theta=0$ 处的秩为 6。附加的梯度为

$$L=\nabla_\theta\big(2a_0^\top B(\theta)d_0\big)\big|_{\theta=0}=(1500,1200,900,1000,800,600,500,400,300).$$

如非零子式所验证的，附加此梯度后秩增至 7

$$\begin{aligned}\det J_{:,1:6}&=150676075875044966400000,\\ \det[J;L]_{:,1:7}&=35357452841280245760000000 0.\end{aligned}$$

因此，隐函数定理给出了一个三维局部约束流形，在该流形上三次矩会发生变化。固定的迹以及 2 至 7 次幂的迹通过牛顿恒等式确定前七个特征多项式系数；由于行和为零，最后一个系数为零。因此，完整的特征多项式固定不变。按 $10^{-3}\mathrm{ms}^{-1}$ 缩放并平移 $-\epsilon I$，会保留这些等式并带来严格稳定性。交叉边的正性在邻域内仍然成立。方程 ET24 随即保证解析恢复函数各不相同。 □

其背后的我　　在特征基中，这种机制一目了然。若 $Qu_r=-\mu_r u_r$、$u_0=\mathbf{1}/\sqrt{N}$ 和 $c=P_C\mathbf{1}$，则　　en

$$H_{CT}(\tau)=\frac{nm}{N^{2}}-\sum_{r=1}^{N-1}\omega_{r}e^{-\mu_{r}\tau},\qquad \omega_{r}=\frac{(u_{r}^{T}c)^{2}}{N}\geq 0. \tag{ET25}$$

谱决定衰减率，而分区投影决定它们在恢复过程中的权重。固定边际和固定了这些权重的零阶、一阶和二阶矩。该构造通过重新分配跨块耦合来改变高阶矩。这些矩阵是对称的，并且对于 $\tau\geq 0$，$\|e^{M\tau}\|_{2}=e^{-\epsilon\tau}$，因此恢复过程中的差异产生于一个非放大的系统中。

等谱系统可能具有不同的热响应（van den Berg 等，2014年）。在正对称二分系统中，即使条件生成元及其完整的钳位曲线也都固定不变，这种差值仍然存在。因此，成对擦除能够识别出完整状态和条件衰减中所不存在的重建几何结构。

展示无约束恢复几何的有限示例

构造	匹配的量	峰值恢复差
四状态互易对	完整慢模态和两条条件钳制曲线	151毫秒时为0.028（相对于较小者的14.7%反应）
八状态等谱对称 pair	完整谱，两者条件生成元与两者钳位曲线	5.4×10^{-4} 在 111.5 ms 时（相对于较小反应）

四状态对在匹配完整慢模态的同时，其余特征值最多相差 $4.8\times10^{-3}\,\mathrm{ms}^{-1}$。八状态对为ET2定理提供了一个具体的数值实现，证实即使全谱、条件块生成器和钳位曲线完全相同，配对擦除后的恢复仍不受约束。

ET7. 神经元恢复变量接收历史驱动

对于历史 s 中的电压依赖性门控变量 h_{s}，记作 $\dot{h}_{s}=\alpha_{s}-k_{s}h_{s}$，其中 $k_{s}>0$。算术平均值与差值给出如下精确恒等式

$$\delta\dot{h}=-\bar{k}\,\delta h+\delta\alpha-\bar{h}\,\delta k. \tag{ET26}$$

经过共同重置后，$\delta h(t_{0})=0$。驱动因素此后的差异可以重新形成门控对比。在驱动因素已指定的情况下，每个门控变量都遵循一个具有自身积分因子的标量方程。在循环电导模型中，内在状态干预也会改变电压和未来的突触电流，因此条件预测取决于其接收到的驱动路径。

我们在一个具有生物物理细节的800神经元丘脑皮层电导模型中，检验了这种由源驱动的门控变量重建。仅由记录的传入电流驱动的约化的12状态丘脑预测，无法捕捉皮层反馈的次级变化；而在完整的800神经元回路中指定皮层反馈源后，测得的终点投影从0.56 变为0.41，与条件预测（0.41）高度吻合。在指定皮层驱动的情况下，标量门控变量恒等式准确追踪了主要的恢复门控对比（源振幅为一半时，归一化均方根误差中位数为 2.6×10^{-4}；在较晚开始的刺激下为 8.1×10^{-5}）。

电导实验展示了指定的突触驱动如何重建内在门控差异。决策实验则在源替换后测量原生选择。两者共同追踪历史影响如何从保留状态，经由到达的驱动，最终在读出端表达出来。

ET8. 受约束的源变换

固定均值下的可达源几何（图4-3）

设 $W_{CT} \in \mathbb{R}^{400\times 70}$ 为训练得到的PUL到PPC投影， $r^{\pm} \in [0,20]^{70}$ 为一对可接受的PUL放电率向量，其成对均值为 $\mu = (r^{+}+r^{-})/2$ ，差值为 $d = r^{+}-r^{-}$。在固定的共同源活动 μ下，PPC中可达到的历史电流差所构成的集合为区间和多面体

$$\mathcal{Z}(\mu) = \{\, W_{CT} d' : |d'_i| \le 2\min(\mu_i, 20-\mu_i) \text{ for all } i \,\},$$

这会自动保持接收端的成对均值不变。令 $S_{\mathrm{EI}} \in \mathbb{R}^{2\times 70}$ 分别对原生兴奋性和抑制性PPC靶点的行求和，并令 $G = W_{CT}^{\top} W_{CT}$。对于任意满足 $z^{\top} G z > 0$ 的方向 $z \in \ker(S_{\mathrm{EI}})$，沿 $d + \alpha z$ 展开接收端差异能量可得

$$\|W_{CT}(d+\alpha z)\|^2 - \|W_{CT} d\|^2 = 2\alpha\, d^{\top} G z + \alpha^2\, z^{\top} G z.$$

第二个保持能量不变的交集 $\alpha_{*} = -2(d^{\top} G z)/(z^{\top} G z)$ 定义了线性反射

$$d' = Q_z d, \qquad Q_z = I - 2\frac{z z^{\top} G}{z^{\top} G z},$$

该方法同时保留整体兴奋性/抑制性输入（$S_{\mathrm{EI}} d' = S_{\mathrm{EI}} d$）和接收端差异能量（$d'^{\top} G d' = d^{\top} G d$），并且只要 d' 仍处于放电率差盒内，就始终可行。候选方向 $z \in \ker(S_{\mathrm{EI}})$ 的生成方式有两种：将高斯向量投影到具有放电率余量的坐标上，或取 S_{EI} 中源三元组两行的叉积。任意旋转可在 400 维接收端空间中探索一系列广泛的非负电流，而有界源反射则局限于 $\mathcal{Z}(\mu)$；因此，即使接收器经过训练的 PUL 投影在实际源均值下几乎不允许重分配，它仍可能表现出方向敏感性。

时间相干性与裁剪源轴（图 4-5 和 4-6）

为了在保留整体兴奋性/抑制性输入和接收能量的同时维持时间组织，我们考虑两种互补的约束。首先，对位移后的差值 $d'(t) - d(t)$ 进行时间平滑，可保留 $S_{\mathrm{EI}} z = 0$；随后应用能量保持交集，在盒约束允许的范围内恢复瞬时接收端范数。其次，全轨迹反射会在整个重放窗口内应用单一的时不变算子复合 Q_z；只有当所有随时间变化的放电率界限均成立、接收位移积分增加且时间粗糙度 $\mathcal{R}(d') = \sum_t \|d'(t+1) - d'(t)\|^2$ 保持在 $1.25\,\mathcal{R}(d)$以内时，才接受该反射。

沿固定源轴 q，在放电率差界限 $c_i = 2\min(\mu_i, 20-\mu_i)$ 下，截断路径 $d(k) = \mathrm{clip}(kq, -c, c)$ $(k \ge 0)$ 在截断断点 $d(k) = f + ku$ 之间呈分段线性。其接收能量 $E(k) = \|W_{CT} f\|^2 + 2k(W_{CT} f)^{\top}(W_{CT} u) + k^2 \|W_{CT} u\|^2$ 在每个间隔上都是凸的，因此全局最大值出现在某个断点或完全饱和处。由 $E(0) = 0$ 的连续性可知，对于任何可达到的目标范数，都能确定其首次精确穿越点（若目标超过可达上限，则为最大范数断点）；学习得到的投影系数则提供时间符号。

ET9. 接收端扰动与条件轨迹传播

工作点偏移与循环衰减（图 6-3 至图 6-5）

在重放之后未受扰的接收器中，有限历史状态差异的演变如下

$$\delta x_{t+1} = (I - A)\delta x_t + A W D_t \delta x_t, \qquad \delta y_t = w^{\top} D_t \delta x_t,$$

其中， $A = \mathrm{diag}(\alpha_i)$ 包含积分因子， D_t 是方程 ET6 中依赖轨迹的激活割线。两种干预分别用于区分工作点调制与循环传播。首先，共同的状态

位移 $x^{\pm} \mapsto x^{\pm} + s$ 在起始时刻精确保留 δx，同时使两个分支相对于激活阈值发生偏移，从而改变有限割线 D_t 及由此产生的速率差 δr_t；匹配范数的随机方向用于检验这种效应是否取决于位移几何结构。其次，在 100 毫秒窗口内将循环驱动差异衰减至因子$\gamma \in (0, 1]$，同时保留成对平均循环驱动，从而将递归关系修改为

$$\delta x_{t+1} = (I - A)\delta x_t + (1 - \gamma)AWD_t\delta x_t,$$

在本征递归恢复之前，于一次完整暂停（$\gamma = 1$）期间退化为纯泄漏传播。扰动剂量根据留出的参考历史进行校准，以在评估不同证据强度下的历史效应之前，保留强刺激感觉反应。

因子化传播预测（图 7-3）

为分离依赖证据的增益和循环动力学在塑造历史轨迹中的作用，我们构建了四种传播模型，并以每个测试历史测得的刺激后状态差异 δx_{t_0} 作为初始状态。这些模型将激活割线 D_t的两种选择——分别是在匹配的感觉证据或感觉前状态下，对参考历史取平均——与两种动力学规则（完全循环与仅泄漏衰减）进行交叉组合，同时固定 A 和 w。我们将这四种机制预测器与一种非机制参考模板进行比较；该模板定义为每种证据强度下参考历史的平均响应轨迹，并使用相对于模板的技能 $1 - \mathrm{SSE}_{\mathrm{pred}}/\mathrm{SSE}^{\mathrm{template}}$进行评估。

参考资料和数据

ET6 给出了有限构造及其谱约束。相应的来源与接收器比较见扩展数据。

• Hosford PS 等（2026年）。高阶丘脑对表征更新的控制使基于历史的决策成为可能。《神经元》。 https://doi.org/10.1016/j.neuron.2026.04.045

• Kaufman MT、Churchland MM、Ryu SI、Shenoy KV（2014年）。零空间中的皮层活动：允许无运动准备。《自然-神经科学》17:440–448。 https://doi.org/10.1038/nn.3643

• Muhle-Karbe PS、Myers NE、Stokes MG（2021年）。工作记忆中的功能状态层级。《神经科学杂志》41:4461–4475。 https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3104-20.2021

• Shrikumar A、Greenside P、Kundaje A（2017年）。通过传播激活差异学习重要特征。《机器学习研究论文集》70:3145–3153。 https://proceedings.mlr.press/v70/shrikumar17a.html

• van den Berg M, Dryden EB, Kappeler T (2014年). 等谱性与热含量。《伦敦数学会通报》 46:793–808. https://doi.org/10.1112/blms/bdu035