异质受迫兴奋性–抑制性神经元群体中级联突触的环面破裂与集体混沌

Gonzalo Contreras-Aso,[1,3,4,*] F. Javier Marín-Rodríguez,[1,2] and Gabriel B. Mindlin[3]
[1]复杂系统跨学科小组 *(GISC)*，马德里卡洛斯三世大学数学系，西班牙马德里莱加内斯 *28911*
[2]应用数学、材料科学与工程及电子技术系，马德里莱加内斯胡安·卡洛斯国王大学，西班牙马德里莫斯托莱斯 *28933*
[3]布宜诺斯艾利斯大学物理系，大学城，布宜诺斯艾利斯 *1428*，阿根廷
[4]*CONICET* - 布宜诺斯艾利斯大学跨学科与应用物理研究所 *(INFINA)*，大学城，布宜诺斯艾利斯 *1428*，阿根廷

（*电子邮箱：gcontrer@math.uc3m.es。）

（日期：2026年11月25日）

arXiv:2611.32826v1 [nlin.AO] 24 Nov 2026

脉冲神经网络的精确平均场约化，为神经元群体提供了源自微观动力学、而非现象学假设的低维描述。本文将 Montbrió–Pazó–Roxin 框架扩展至由双重突触滤波器耦合的兴奋性–抑制性二次积分发放神经元网络，其中每个尖峰都会诱发二阶（阿尔法函数）突触响应。该约化仍然是精确的，并得出一个八维系统。针对两个群体平均兴奋性的双参数分岔分析揭示了九种动力学状态，由鞍结分岔、鞍结同宿分岔、Hopf 分岔和同宿分岔、一个 Bautin点及周期轨道折叠组织而成；其中包括静息态与集体振荡之间的双稳态，我们通过网络模拟对此进行了验证。随后，我们在抑制性群体接近同宿分岔处施加周期性外力驱动，此时集体节律较慢，且有效地呈现二维特征。即使是微弱的外力驱动，也会产生拟周期性、阿诺德舌和混沌，这与环面破裂相符。值得注意的是，仅对比例为 p 的抑制性神经元施加振幅为 A 的外力驱动，所得动力学几乎与对全部抑制性神经元施加振幅为 pA的外力驱动相同，其中也包括李雅普诺夫指数。我们证明，这种等价性源于对约化方程的精确改写，其修正项为 $p(1-p)A^2$, 阶；异质性则保证了受强迫与未受强迫神经元之间的收缩，使其成为异质平均场群体的一种普遍性质。

脑节律源自大量神经元的集体活动，并不断受到来自其他脑区的节律性输入或外部刺激的影响。通过少数集体变量描述此类群体的模型，对于理解这种相互作用至关重要；过去十年间，研究者已能够从脉冲神经元网络中精确推导出这类模型[1,2]。我们采用这一方法研究相互作用的兴奋性与抑制性群体，其中突触在每次尖峰到来后都会平滑上升与衰减，并绘制出它们可能呈现的集体行为。在集体节律消失、转入静息态的临界点附近，微弱的周期性输入就足以使活动变得混沌。值得注意的是，起关键作用的基本上是输入强度与接收输入的神经元比例的乘积：强烈刺激少数神经元，与微弱刺激大量神经元，效果几乎相同。我们解释了其中的原因，并指出这一结论也适用于远超本模型范围的异质性群体，只要输入较弱且没有集中作用于过少的神经元。

I. 引言

大规模神经元群体的集体动力学是理论神经科学的核心，因为实验可获取的变量（放电率、局部场电位、脑电图信号）是数千个异质性、相互作用的神经元的宏观平均值，此外，当神经活动服务于行为目的时，最终必须被转换为驱动外周生物力学系统的运动指令；肌肉骨骼装置的惯性和弹性性质进一步起到降维作用，从网络庞大的输出空间中仅选择可能运动的一个低维子空间。因此，将这一宏观描述层次与单个脉冲神经元的生物物理学联系起来，既是一项数学挑战，也是理解集体神经动力学如何产生协调行为的前提。

现象学 Wilson-Cowan 模型[3] 很早就回应了这一需求，通过 S 形增益函数提出了描述耦合兴奋性群体和抑制性群体平均活动的演化方程
该模型在捕捉定性神经动力学特征方面取得了显著成功——包括双稳态、振荡及其相关分岔——但它并非从脉冲神经元的微观描述推导而来，因此限制了其解释能力及其与生物物理参数的联系。

Ott–Antonsen（OA）拟设为此提供了一种有理论依据的替代方案[4], : 它能够对具有洛伦兹分布异质性的大规模耦合相位振子群体进行精确降维。将其应用于theta神经元（一种I型兴奋性的典型模型，其放电起始通过极限环上的鞍结分岔发生

）[5]后，OA方法能够直接从微观动力学推导出关于宏观序参量的精确封闭方程。Luke、Barreto和So[2] 运用这一方法，对异质性theta神经元网络的宏观行为进行了完整分类，确定了参数空间中全部吸引子及其分岔。在另一条平行研究路径中，Laing[6] 将theta神经元网络的OA降维扩展到了具有空间结构的情形，推导出了神经场方程；这些方程在允许连接性随空间变化的同时，保留了平均场描述的精确性。后续研究表明，该框架同样广泛适用于间隙连接和基于电导的耦合方案[7]。

Montbrió、Pazó和Roxin[1] 利用theta神经元与二次积分-发放（QIF）模型之间的等价性，为热力学极限下的异质全连接网络推导出精确的放电率方程（FRE）。他们以群体的放电率和平均电压为变量构建的平均场描述，既能捕捉同步态，也能捕捉异步态，其适用范围远超以往仅限于异步状态的放电率理论。至关重要的是，当整个群体受到共同的周期性电流驱动时，该框架已能预测宏观混沌：这种混沌源于外力驱动与不稳定定点周围螺旋动力学之间的相互作用；精确的集体混沌态可在热力学极限下持续存在。

Roulet和Mindlin[8], 将研究扩展到耦合兴奋-抑制网络，通过OA方法为两个相互作用的theta神经元群体推导出平均场方程，并得到了其脉冲发放率的解析表达式。将所得分岔图与Wilson-Cowan模型的分岔图进行比较后，他们发现两者在定性结构上大体一致（包括双稳态、Hopf分岔引发的振荡以及全局分岔），但前者还存在现象学理论中没有的高维混沌吸引子。神经元群体中的集体混沌也通过其他途径得到确认：Pazó和Montbrió[9]将其起源追溯到具有延迟的抑制性网络中的拟周期部分同步；So、Luke和Barreto[10]在具有时变兴奋性的theta神经元网络中发现了宏观混沌和多稳态；Olmi、Politi和Torcini[11] 则在更广泛的脉冲耦合网络中证实了集体混沌。然而，所有这些研究有一个共同点：它们将突触相互作用视为瞬时作用，或由单一的一阶指数滤波器控制。这与记录到的突触后电流波形明显不同：后者在衰减前会经历一段有限时间的上升，其形状可很好地近似为线性斜坡与衰减指数的乘积，即二阶（双级联）突触核[12,13]。

在精确平均场理论中，以有限时间尺度动力学取代瞬时突触所带来的影响已开始受到关注。Dumont 和 Gutkin[14] 通过一阶滤波器将突触动力学引入 QIF平均场框架，发现这会重塑振荡网络的相位重置特性。随后，Barrio 等人[15,16] 对兴奋-抑制网络中的瞬时突触（MPR）模型和一阶突触（DG）模型进行了详细的分岔分析，发现有限突触时间常数会抑制自治混沌，并转而引发加峰爆发动力学，其背后关联着丰富的三维分岔骨架。Boari 等人[12], 在仅含兴奋性神经元的情形下研究了二阶（双级联）滤波器；该滤波器生成的突触后曲线先上升为$s(t) = te^{-t/\tau}$，随后衰减（更接近生理观测结果）。然而，这种滤波器对完整兴奋-抑制网络动力学的影响，尤其是系统产生并维持集体混沌的能力，尚未得到探究。

另一个问题是，当网络并非受到均匀驱动，而是只有一部分神经元群体接收到外部周期性刺激时，会发生什么。这种情况在神经生物学上很常见：来自丘脑核团、感觉流或其他皮层区域的节律性输入，通常只到达特定群体中的一部分神经元[17,18], ，而集体动力学如何响应这种部分且异质的驱动，目前仍鲜有研究。在仅含兴奋性神经元的情形中，Uribarri 和 Mindlin[19] 发现了周期性受迫兴奋性神经元群体中的共振特征，但尚未有人分析异质驱动下的兴奋-抑制情形。原则上，OA假设非常适用于这一问题：双峰驱动分布$\Gamma(A) = p\delta(A - A_f) + (1 - p)\delta(A)$将受强迫与未受强迫神经元区分开来，并将序参量清晰地拆分为两个解耦的亚群贡献；每个亚群都遵循各自的 OA约化方程，同时共享相同的突触反馈。由此，即使存在异质外力驱动，也能得到精确的封闭平均场；据我们所知，这是针对兴奋-抑制网络的一项此前未曾报道的非平凡约化扩展。

在本研究中，我们将这些线索汇集起来。我们研究耦合的兴奋性—抑制性 theta 神经元群体的平均场动力学，其中突触后电流由二阶级联控制，并对抑制性群体中的一部分施加周期性外部驱动。通过应用 OA 约化和 QIF变量变换，我们为未受强迫系统推导出一个自治的八维平均场，并通过数值延拓刻画其分岔结构，识别出由鞍结、次临界和超临界霍普夫分岔、折叠周期轨道分岔以及同宿分岔划分的九个动力学区域。随后，我们引入异质周期性强迫，将平均场扩展为十二维非自治系统。在同宿轨道附近运行时，我们证明受迫系统会经历环面破裂并导致集体混沌，同时识别出通向该混沌的两条不同路径：在全体群体覆盖的情况下增加强迫振幅 A_f，或在固定振幅下增加受强迫神经元的比例 p 。通过最大李雅普诺夫指数和频闪映射刻画这两条路径，我们发现二者具有显著相似性，并通过吸引子的环面结构探究其几何基础。双级联突触模型为这一图景提供了自治动力学基底：它生成的八维平均场包含一条同宿轨道，受迫系统正是在该轨道附近运行；正是与这条轨道的接近，使得部分周期性驱动下的集体混沌变得

可以实现。

本文结构如下。第二节介绍我们将采用的模型和假设，分别从微观和宏观角度进行阐述，并通过Ott-Antonsen约化将二者联系起来。宏观动力学使我们能够在不存在外部电流时写出系统不动点的解析表达式。第三节中，我们结合解析表达式和数值延拓，详细分析快速突触极限下存在的不同状态，并展示微观模型与宏观模型结果的一致性。第四节中，我们向系统加入异质性强迫，作用于部分神经元群体，从而改变微观和宏观动力学。随后，我们通过数值方法考察这种强迫如何影响某些振荡动力学，重点关注沿参数空间中两条不同轨迹出现的混沌行为，并发现这两条轨迹呈现出相似的变化。最后，我们在第五节总结全文并展望未来工作。

II. 预备知识与均匀模型

本节将介绍并阐述所研究模型的动机。该模型既包括以单个神经元动力学及其相应突触耦合[5,14]为基础的微观描述，也包括以放电率和平均膜电位等集体变量[1,15]为基础的宏观描述。

A. 微观模型

θ模型[5]是一个展现I型兴奋性特征的最简模型：神经元的状态由一个相位变量表示，其兴奋性受鞍结同宿圆（SNIC）分岔支配。我们选择将该变量表示为 θ_n^a，其中n下标标识特定神经元，而$a \in \{e,i\}$上标表示该神经元所属的群体（根据戴尔定律[20]，群体只能是兴奋性或抑制性）。

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}\theta_n^a}{\mathrm{d}t} &= (1-\cos\theta_n^a) + (1+\cos\theta_n^a) I_n^a(t),\\ I_n^a(t) &= \eta_n^a + J^{ae}s^e - J^{ai}s^i + I_{n,\mathrm{ext}}^a(t).\end{aligned} \tag{1}$$

此处，I_n^a是神经元n的输入贡献，其中包括内在兴奋性贡献（η_n^a）、来自兴奋性（$J^{ae}s^e$）和抑制性（$J^{ai}s^i$）群体的突触贡献，以及可能存在的外部输入电流（$I_{n,\mathrm{ext}}^a$）。目前我们忽略该外部电流，并在第 IV 节中将其纳入考虑。激活s^e,s^i分别表示兴奋性和抑制性群体的集体响应，具体定义将在后文给出。注意，我们采用了$J^{ab}>0$的约定，因此每种相互作用的符号都明确包含在I_n^a中。这对应于基于电流的突触耦合[1,8]。

虽然θ模型对于动力学研究者而言可能很自然，但变量变换$V = \tan(\theta/2)$会将其转换为二次积分发放（QIF）模型，

$$\frac{\mathrm{d}V_n^a}{\mathrm{d}t} = (V_n^a)^2 + I_n^a(t), \tag{2}$$

从生物学视角来看，这种表示更为自然，因为它描述了膜电位[21]的动力学。从相位模型的角度来看，尖峰被定义为穿过 $\theta=\pi$，即$V\to+\infty$，随后在$V=-\infty$处重新注入； θ的完整旋转包括尖峰及其后的恢复过程。

个体的兴奋性参数取样自群体特异性分布$g^a(\eta)$。按照标准文献的做法，我们选择洛伦兹分布的参数[1,2,4],，即

$$g^a(\eta) = \frac{\Delta^a}{\pi}\frac{1}{(\eta-\eta_0^a)^2+(\Delta^a)^2} \tag{3}$$

其中，分布以 η_0^a为中心， Δ^a 为“半峰全宽的一半”，用于量化群体围绕该中心的异质性。之所以采用这种分布，是因为它便于通过留数定理进行解析处理；不过，研究也表明，对于其他分布，结果近似成立[4]。

在本文中，我们始终考虑η_0^e， η_0^i <0的情形，这对应于内在兴奋性神经元。这正是兴奋性的标志：足够强的输入才会触发神经元在相空间中的跃迁。单个神经元（恒定$I_n^a = \eta_n^a < 0$）保持在静息的稳定状态，对应于$V_{an} = -\sqrt{I_n^a}$。足够强的输入，无论来自突触还是外部，都会使相位越过由 η_n^a设定的兴奋性阈值。尽管如此，洛伦兹分布的参数仍使群体中有一小部分神经元处于自振荡状态。

我们考虑以二级级联形式表示的激活，也称为二阶突触或阿尔法函数突触[13,22]。这类突触能够捕捉真实的突触后上升与衰减动力学，而非瞬时耦合。从动力学角度看，即使不存在抑制性神经元[23]，这种级联也能提供维持振荡所必需的相位滞后和额外自由度。这些二阶突触是函数

$$s_n(t) \propto \begin{cases}(t-t_n)e^{-(t-t_n)/\tau}, & t>t_n,\\ 0, & t\le t_n.\end{cases} \tag{4}$$

其中t_n表示第n个神经元接收到输入信号的时刻，而 τ 表示接收到信号与活动响应达到最大值之间的时间差，如图 1 所示。为便于后续分析，可将其改写为以下一阶微分方程组，

$$\begin{cases}\tau^a\dfrac{\mathrm{d}s_n^a}{\mathrm{d}t} = -s_n^a + w_n^a,\\ \tau^a\dfrac{\mathrm{d}w_n^a}{\mathrm{d}t} = -w_n^a + \delta(t-t_n),\end{cases}$$

其中，我们已考虑兴奋性群体和抑制性群体，并引入了一个辅助变量w_n^a。τ^a 参数设定了突触动力学的时间尺度，该尺度相对于兴奋性尺度而言（兴奋性尺度可理解为以膜时间常数 τ_m 为单位进行测量）。

随后，每个群体的集体响应由方程（1）中出现的宏观变量表示，即平均活动 $s^e(t) = \langle s_n^e(t)\rangle$ 和 $s^i(t) = \langle s_n^i(t)\rangle$，其中 $\langle\cdot\rangle$表示对各个单元取平均。

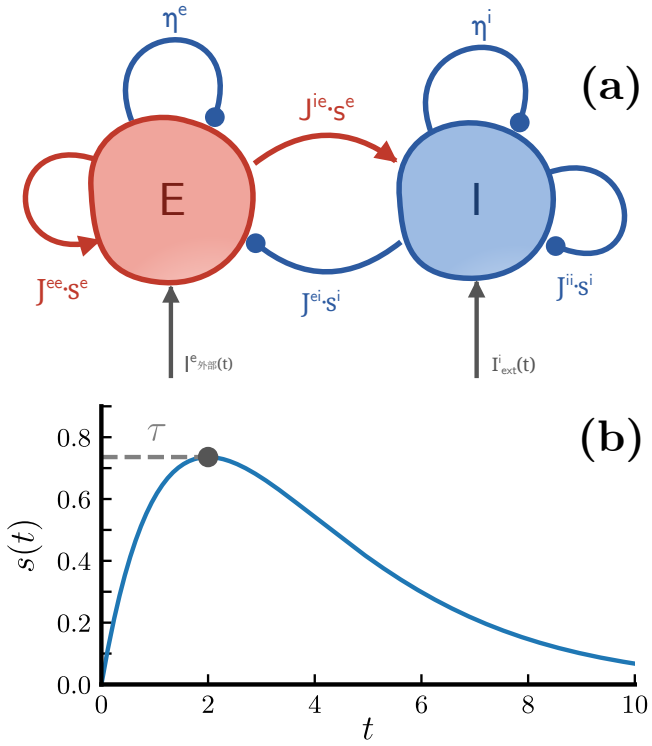

图 1：a）兴奋性群体和抑制性群体的示意图，包括各自的兴奋性参数、突触耦合和外部输入电流。b）突触激活函数 $s(t) = te^{-t/\tau}$，其中 $\tau = 2$。

B. 宏观变量

2008年，Ott和Antonsen提出了一种用于相位振子同步的精确低维约化[4,24]。他们证明，在固有频率服从洛伦兹分布的假设下，热力学极限中的全连接相位振子群体具有二维动力学：动力学可约化到一个具有吸引性的不变流形上。他们的方法取得成功，促成了该方法在多种情形下的扩展[7]，，包括θ神经元和QIF神经元群体[1,2]。这是一个实质性的成就，因为在此之前，宏观神经元模型要么是现象学模型，要么是在近似条件下推导出来的，而Ott-Antonsen约化则从微观微观动力学。

感兴趣的读者可参阅附录 A，了解推导过程及相关文献[1,2,8,12]。可以得到如下关于宏观序参数的方程 $z^a(t) = \langle e^{i\theta_n^a(t)}\rangle$，其中新增了双重激活级联：

$$\begin{cases} \dfrac{dz^a}{dt} = -\dfrac{i}{2}(1-z^a)^2 + \dfrac{1}{2}(1+z^a)^2[i(\eta_0^a + J^{ae}s^e - J^{ai}s^i) - \Delta^a], \\ \tau^a \dfrac{ds^a}{dt} = -s^a + w^a, \\ \tau^a \dfrac{dw^a}{dt} = -w^a + \phi^a(t), \end{cases} \tag{5}$$

此时，突触变量包含了所有微观突触累积的效应，即 $s^a = \sum_n s_n^a$，对于 w^a亦同样如此。我们还引入了尖峰/放电率 $\phi^a(t)$，其定义为

$$\phi^a(t) = \frac{2}{\pi}\left[\frac{1+\mathrm{Re}(z^a)}{|1+z^a|^2} - \frac{1}{2}\right]. \tag{6}$$

与 theta 神经元和 QIF神经元的情况类似，从同步的角度来看，用序参量描述集体状态或许更为自然，但在生理学层面上却不那么容易直接解释。幸运的是，可以应用保角变换 $(1-z)/(1+z) = \pi r - iv$，从而得到[1]

$$\begin{cases} \dfrac{dr^a}{dt} = \dfrac{\Delta^a}{\pi} + 2v^a r^a, \\ \dfrac{dv^a}{dt} = \eta_0^a + J^{ae}s^e - J^{ai}s^i - \pi^2(r^a)^2 + (v^a)^2, \\ \tau^a \dfrac{ds^a}{dt} = -s^a + w^a, \\ \tau^a \dfrac{dw^a}{dt} = -w^a + r^a, \end{cases} \tag{7}$$

其中 $a \in \{e,i\}$。使用 Δ^e 对时间和宏观变量进行重新缩放，可使参数数量减少一个（附录 B）。

这些方程分别表示每种神经元集群的放电率$r^a(t) = \phi^a(t)$和平均膜电位$v^a(t)$（对应于V_n^a的主值平均）。二者相互作用带来了额外的维度及其伴随的动力学丰富性，而原有的激活模型（例如 Wilson-Cowan 模型[3]）则不具备这些特性。事实上，已有研究表明，在单级联版本中，慢突触极限在形式上可恢复 Wilson-Cowan 方程[25]。在我们的研究中，放电率和平均膜电位受到次级激活级联所实现的双重滤波作用。请注意，保角变换或莫比乌斯变换将 $|z^a| < 1$ 映射为$r^a > 0$，这与放电率为正相符。

该模型不仅在生物学上更易解释，也更便于进行解析处理：不动点满足以下闭式方程

$$v^a = -\frac{\Delta^a}{2\pi r^a}, \quad r^a = s^a = w^a, \quad \begin{cases} \pi^2 (r^e)^4 - J^{ee}(r^e)^3 + J^{ei}(r^e)^2(r^i) - \eta_0^e (r^e)^2 - \left(\frac{\Delta^e}{2\pi}\right)^2 = 0, \\ \pi^2 (r^i)^4 - J^{ie}(r^e)(r^i)^2 + J^{ii}(r^i)^3 - \eta_0^i (r^i)^2 - \left(\frac{\Delta^i}{2\pi}\right)^2 = 0, \end{cases} \tag{8}$$

雅可比矩阵 $D_F(x)$ 也可以通过解析方法求得。为简洁起见，此处不予展示，但可参见（附录C）。

从不动点的存在性和稳定性来看，模型中涉及的参数之间存在明显区别。洛伦兹分布的具体选择（即 η_0^a，Δ^a 的取值）会改变不动点的位置和存在性，但它们不会显式出现在雅可比矩阵中。另一方面，时间滤波器 τ^a 只进入雅可比矩阵，而不影响不动点本身。这一点也可以从雅可比矩阵的行列式看出：对于有限的 τ^a，该行列式不会为零。对于不动点而言，这些参数至多只能移动 Hopf 边界。

III. 无外力动力学的总体行为

本节将分析由平均场方程（7）得到的动力学景观。由于无法对参数空间进行完整探索，我们选择考察改变模型平均兴奋性后出现的不同动力学行为。换言之，我们在（η_0^e，η_0^i）平面上得到一个双参数分岔图。对于其余参数，我们将其选取为

$$\Delta^e, \Delta^i = 0.1, \quad \tau^e, \tau^i = 0.01, \quad J = \begin{pmatrix} J^{ee} & J^{ei} \\ J^{ie} & J^{ii} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 8 & 6 \\ 6 & 4 \end{pmatrix}. \tag{9}$$

根据附录B的缩放方式，两种洛伦兹分布之一的半峰全宽的一半（例如 Δ^e）可以在不失一般性的前提下固定；我们取$\Delta^e = 0.1$，并为简单起见，令 $\Delta^i = \Delta^e$，这样无法通过缩放消去的比值 Δ^i/Δ^e 就等于 1。选择时间滤波器 τ^e，τ^i 是基于快速突触这一极限；正如我们在上一节讨论的那样，它不会影响系统不动点是否存在及其具体取值。最后，选择耦合矩阵 J，使系统能够通过常见的兴奋-抑制反馈回路维持神经振荡（在神经学文献中称为 PING，锥体细胞-中间神经元网络伽马振荡[26]）：兴奋性单元需要较强的自耦合，以抵消自身固有的抑制（$\eta_0^e < 0$）以及来自另一群体的抑制性输入。随着抑制性单元接收到不断增强的兴奋性突触输入，它们便参与这一动态过程；由于次级级联的时间滤波作用，这一输入会有所延迟，见图1。它们的激活会抑制整个系统，使系统回到初始状态，从而再次开启这一循环。

随后，我们针对 $\eta_0^e \in (-2,\ 0)$、$\eta_0^i \in (-5,\ 0)$ 的取值绘制图2的相图，并通过数值延拓求出与各个分岔对应的曲线。该相图在定性上明显类似于传统的启发式放电率模型，例如 Wilson-Cowan 模型（参见 Hoppensteadt与Izhikevich[20] 的图2.13，或 Roulet与Mindlin[8]的图1），在平均兴奋性较低（绝对值较小）时呈现出典型的尖点。两个鞍结分岔决定了系统中平衡点的数量：它们之间的区域包含三个不动点，区域之外则只有一个。该模型的另一项特征在此也同样存在：从最左侧的鞍结分岔边界出发，有两个 Hopf 分岔一路延伸至 $\eta_0^e = 0$。不过，即使在定性层面上，该模型也存在显著差异；我们将在介绍模型中存在的不同状态区间后讨论这些差异。

我们发现，相图总共区分出8种动力学状态[27]，标记为I至IX，并示于图2的相图[28]上方。这些区域由以下分岔相互分隔：在尖点处相撞的标准鞍结分岔、鞍结不变环（SNIC）分岔（分别对应于II↔III和IX↔IV）、在Bautin点（也称为广义Hopf[29]）处相撞的次临界和超临界Hopf 分岔、周期轨道折叠以及同宿分岔。我们还注意到，在鞍结、Hopf和同宿曲线相交之处不存在经典的Bogdanov-Takens分岔；发生Hopf 分岔的不动点并不是鞍结分岔所涉及的两个不动点之一。

尽管我们通过数值延拓计算了鞍结分岔，但实际上可以对其进行解析表示。具体做法是求解不动点方程中的 $\eta_0^{\pm}$，得到

$$\begin{cases} \eta_0^e(\lambda) = \pi^2\lambda^2 - J^{ee}\lambda + J^{ei} r^i(\lambda) - \dfrac{(\Delta^e)^2}{4\pi^2\lambda^2}, \\ \eta_0^i(\lambda) = \pi^2 \left(r^i(\lambda)\right)^2 - J^{ie}\lambda + J^{ii} r^i(\lambda) - \dfrac{(\Delta^i)^2}{4\pi^2 \left(r^i(\lambda)\right)^2}, \end{cases} \tag{10}$$

其中，λ 是该曲线的参数，$r^i(\lambda)$是四次多项式的根。详细内容见附录C。可以验证，这些曲线不依赖于 τ^e, τ^i，这与前一节的讨论一致。

请注意，除了维度增加并由此带来一组新的可能状态外，与 Wilson-Cowan 模型的一个显著区别在于：沿着尖点外侧区域的路径 I{v1}III{v2}IV{v3}V（及其反向路径）前进时，导致周期轨道消失的机制有所不同；这些周期轨道是通过这种方式产生的——

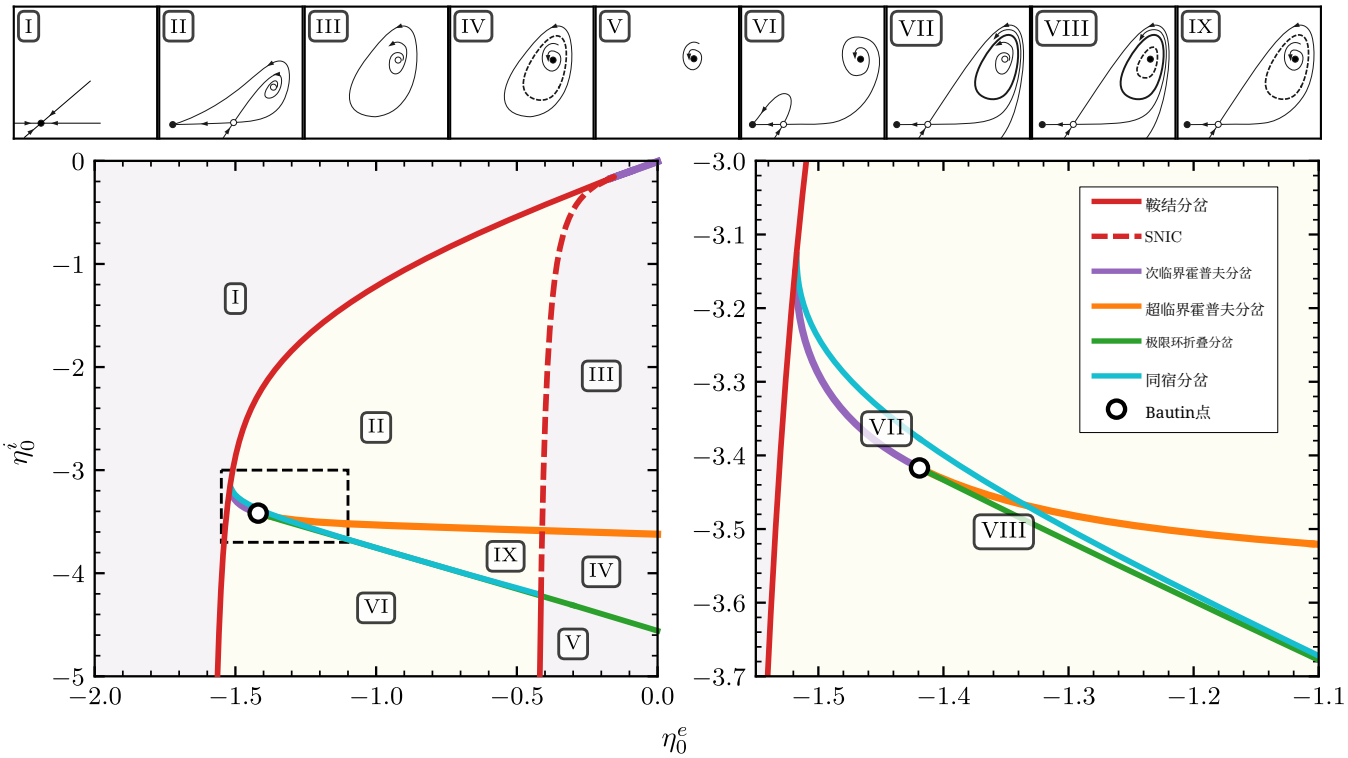

图 2：（左下）式（7）在参数（9）下的双参数分岔图。（右下）对范围（−1.55, −1.1）×（−3, −3.7）的放大图，其中区域 VII 和 VIII 可以看得更加清楚。两条鞍结曲线之间的区域包含三个平衡点，而外部区域仅有一个平衡点。（上方）九个区域各自相图的示意性二维类比图。

的。在标准 Wilson-Cowan模型中，区域 I 和 V 的稳定不动点状态之间的转变由两个超临界Hopf分岔[20]介导；振荡的产生和消失由同一种机制控制。在本模型中，振荡同样由这一机制在 I 和 III 之间产生；然而，III 和 IV 之间的转变是超临界的：区域 III 中稳定周期轨道“内部”的不稳定焦点本身再次发生 Hopf 分岔，产生一条不稳定轨道。在区域 IV，稳定平衡点与稳定极限环共存：某些初始条件会产生恒定放电率，另一些则会引发神经振荡。随后，区域 IV 和 V 之间的转变由极限环折叠分岔介导；由一系列 Hopf 分岔产生的稳定轨道和不稳定轨道相遇，只留下稳定不动点。其结果之一是滞后现象：振荡信号在极限环折叠分岔处消失，反向变化时却无法恢复。

为说明宏观动力学与其底层神经元网络之间的对应关系，我们考虑区域 IV 中的一个代表性点（η_0^e, η_0^i）=（−0.2, −4.0），其中方程（7）表现出稳定平衡点和稳定极限环共存的现象。我们将这些吸引子与方程（1）的直接模拟进行比较，模拟包含 $N_e = N_i = 2^{14}$ 个神经元，其洛伦兹型兴奋性独立采样（两次运行采用相同的实现），并采用两个不同的初始条件，每个初始条件对应一个吸引子。抑制性输入以负号进入。

图 3 表明，有限网络支持与两个宏观吸引子相关的稳态和集体振荡态。群体放电率由时间区间宽度为 0.05、积分步长为 0.002 的时间区间内全部 $N_e = N_i = 2^{14}$ 个神经元计算得到，区间 $340 \le t \le 400$ 显示时未进行时间重新对齐。面板（e）中的栅格图神经元从兴奋性群体中随机选取。稳态放电率围绕宏观平衡点波动，而集体振荡沿着一条轨迹运行，其几何形状与（r^e, r^i）投影中的宏观极限环相似。低放电率下微观轨迹表现出的不规则性，由对数坐标轴进一步凸显，因为对数坐标轴强调了有限网络放电率估计值的相对波动。面板（c、d）显示，宏观振荡与微观振荡之间存在逐渐累积的相位漂移，因此投影几何形状的一致性并不意味着二者在时间上完全重合。面板（e）中的栅格图区分了振荡态下的周期性群体爆发与稳态下的分散放电。总体而言，这些观察结果说明，宏观方程的双稳态如何体现于有限网络的集体活动中。

因此，正如相图所显示的那样，我们所考察的模型包含多种动力学状态，表现为不动点、振荡、多稳态和滞回。然而，所有观测到的现象学实际上都是低

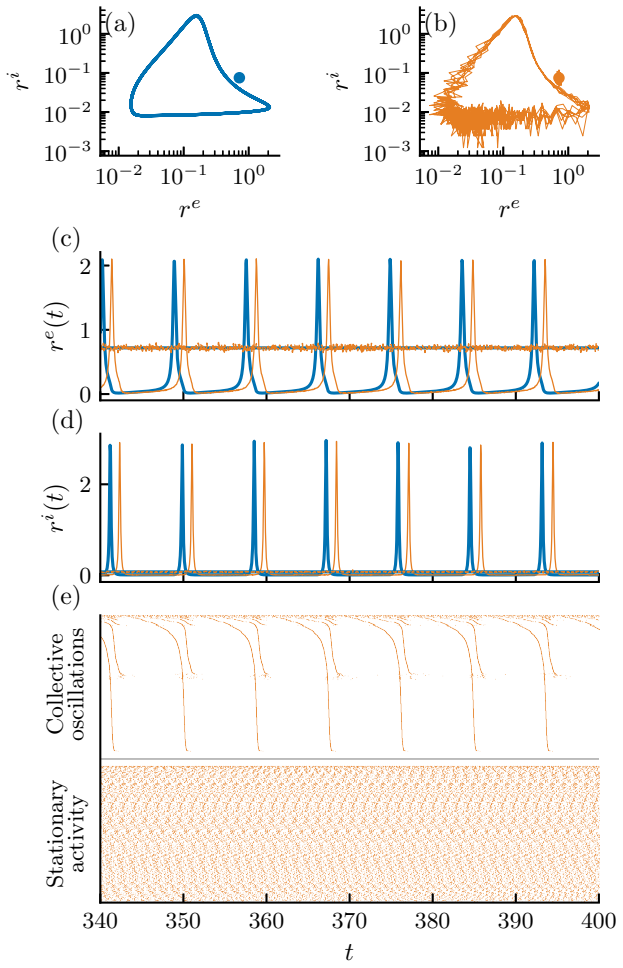

图 3：区域 IV 中的双稳态。（a）(r^e，r^i) 平面中的宏观稳定极限环（蓝色）和稳定平衡点（蓝色圆点）。（b）网络的相同投影：集体振荡（橙色）和稳态活动（橙色圆点）；圆点表示时间平均稳态放电率。（c、d）两种初始条件下的兴奋性和抑制性放电率。蓝色和橙色曲线：宏观和微观振荡；深蓝色实线和浅蓝色虚线：宏观平衡点和微观稳态活动。（e）相同的 1000 个兴奋性神经元在振荡状态（上方区块）和稳态状态（下方区块）下的脉冲栅格图，按照兴奋性递增排序。

维的，能够出现的分岔也是如此。所遇到的所有分岔，即鞍结分岔、Hopf 分岔、Bautin 分岔、同宿分岔和极限环折叠分岔，都与平面动力学相容。相比之下，在所探索的参数区域内，没有检测到与内禀高维振荡动力学相关的分岔，例如环面分岔或周期轨道的倍周期分岔。

结合上一段来看，在这组参数下，模型不会呈现混沌行为。解释这一现象主要有两个原因：首先，尽管系统是八维的，但我们所研究的快速突触极限（τ^e，$\tau^i \ll 1$）实际上会压缩其中四个维度，也就是说，方程可以通过对突触变量进行绝热消去来很好地近似。但这仍不足以解释动力学中为何没有混沌。为此，需要注意式 (7) 中的群体间耦合是线性的：各群体仅通过由矩阵 J 加权的线性耦合相互作用。这并不能排除混沌行为，但确实使其更难出现。考虑到这种线性耦合也很弱，这一解释就更有说服力，因为突触变量 $s^a(t)$ 通常很小。

我们将两个时间尺度相当的突触动力学区间留待未来研究；Devalle、Roxin 和 Montbrió[25]，曾研究过慢突触动力学（尽管只有一个激活级联），并表明变量 r，v 会绝热地跟随其不动点。反过来，在该极限下，他们对于单个神经元群体得到

$$r^* = \Phi(\eta_0 + Js), \quad \tau \dot{s} = -s + \Phi(\eta_0 + Js) \qquad (11)$$

其中 $\pi\sqrt{2}\Phi(I) = \sqrt{I + \sqrt{I^2 + \Delta^2}}$。这使得全局激活$s$ 的动力学在形式上等价于标准 Wilson-Cowan模型[3,20]。

IV. 异质外力驱动下的动力学

与传统放电率相图相比，图2中的相图在 Bautin点附近的区域存在定性差异。该点在这些模型中同样存在[20]，，然而在这种情况下，现象学有所不同：同宿轨道导致三个不动点中的一个周围产生不稳定轨道，而在我们的情形中，同宿轨道产生的是稳定轨道。这也与相对于 Wilson-Cowan模型而言较低的 Hopf分支发生反转有关，其中超临界分岔朝向右侧的（$\eta_0^e = 0$）边界延伸。

因此，我们将注意力转向 Bautin点与同宿分岔之间的区域VII。到目前为止，我们一直考虑的是无强迫模型（7），但很自然会想到，周期性强迫会对系统产生什么影响，尤其是在低振幅下。从生物学视角来看，我们所研究的宏观系统（神经元集合）很少处于孤立状态；相反，周期性输入会不断施加于个体单元[30]。需要强调的是，在这种外力驱动下，系统会变为非自治系统：我们此前展示的相图只能作为预期的参考，但可以预期，在我们所考虑的小振幅范围内，它会更加忠实地反映系统行为。

此前已有研究在相关情境下探讨过对精确下一代神经群体模型施加周期性强迫。Schmidt *et al.*[31]对无输入时呈多稳态的QIF网络施加外力驱动，结果表明系统的响应由外力驱动频率决定；而 Ceni *et al.*[32] 研究了具有一阶（指数型）突触的抑制性群体，其集体振荡源于超临界Hopf分岔。本文考虑一种不同的情形：受外力驱动的状态是兴奋性–抑制性网络中的集体振荡，并且该网络接近于一个

同宿分岔，因此外力驱动不仅可能锁定或 destabilize 该节律，还可能将系统驱动至一个共存的静息态。此外，遵循文献[19],，我们允许外力驱动仅作用于抑制性群体的一部分。

为了修改模型以纳入这种外力驱动，我们首先需要确定谁 正在接受周期性强迫，以及其强度如何。事实上，这将神经元群体划分为不同的子集，每个子集对应一种特定的强迫。事实证明，即使从解析角度来看，神经元群体活动的平均场描述也允许存在不同的子群体强迫[19]。现在，我们回顾如何将这种外力驱动的异质性纳入系统的宏观描述中。

为简单起见，我们考虑一个单一神经元群体（兴奋性或抑制性），并将其划分为两个子群体：一个受迫子群体和一个未受迫子群体。该外力驱动通过式（1）的外部输入实现，即

$$I_{n,\mathrm{ext}}(t) = A_f \cos\left(\Omega_f t\right), \tag{12}$$

其中n 是受影响神经元，Af 是外力驱动的幅度， Ω_f是其频率。对于受迫单元，幅度A_f取非零值；对于其他单元则为零。这些幅度从一个分布中随机抽取，我们假设该分布具有如下形式

$$\Gamma(A) = p\delta(A - A_f) + (1-p)\delta(A). \tag{13}$$

对于 $p \neq 0,\ 1$，相应的群体实际上被划分为受迫和非受迫部分。需要更新密度函数，以将这种异质性纳入其中，即$f(\theta,\ \eta,\ A,\ t)$，从而满足

$$\int_0^{2\pi} f(\theta,\eta,A,t)\,\mathrm{d}\theta = g(\eta)\Gamma(A). \tag{14}$$

注意，受迫子集的划分与兴奋性无关，因此两个子群体具有相同的洛伦兹分布。随后可以照常执行 Ott-Antonsen过程[1,2] （见附录 A），但需要注意的是，整个群体的序参量现在由各子群体序参量的加权和构成，即

$$\begin{aligned} z(t) &= \int_0^{2\pi}\int_{-\infty}^{\infty}\int_{-\infty}^{\infty} f(\theta,\eta,A,t)e^{i\theta}\,\mathrm{d}\eta\,\mathrm{d}A\,\mathrm{d}\theta \\ &= p\,z_f(t) + (1-p)\,z_u(t), \end{aligned} \tag{15}$$

其中，子群体序参量是对各自单元的平均值，

$$z_f(t) = \left\langle e^{i\theta_n(t)}\right\rangle_{\mathrm{forced}}, \quad z_u(t) = \left\langle e^{i\theta_n(t)}\right\rangle_{\mathrm{unforced}}. \tag{16}$$

类似的计算表明，活动/放电率也可拆分为各个群体对应活动/放电率的加权和

$$\begin{aligned} \phi(t) &= \int_{-\infty}^{\infty}\int_{-\infty}^{\infty}\left[f(\theta,\eta,A,t)\frac{d\theta}{dt}(\theta,\eta,A,t)\right]\Big|_{\theta=\pi}\mathrm{d}\eta\,\mathrm{d}A \\ &= p\,\phi_f(t) + (1-p)\,\phi_u(t) = p\,r_f(t) + (1-p)\,r_u. \end{aligned} \tag{17}$$

请注意，这种群体划分使对应于（r,v）变量的自由度加倍。然而，突触变量仍由整个群体共享，因此会受到集体响应（序参量）的影响。将多个外力驱动同时施加于不同子群体的情形推广起来很简单[19], 例如，对于三个子群体，只需重新计算 $\Gamma(A) = p\,\delta(A - A^p) + q\,\delta(A - A^q) + (1-p-q)\,\delta(A)$。

现在回到我们的原始问题，从而纳入原先的两个群体（兴奋性和抑制性群体），并通过各自的上标加以区分；下标f，u分别表示受迫和非受迫子群体。将变量转换为QIF变量后，所得方程组为

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}r_f^a}{\mathrm{d}t} = \dfrac{\Delta^a}{\pi} + 2v_f^a r_f^a, \\ \dfrac{\mathrm{d}v_f^a}{\mathrm{d}t} = \eta_0^a + A_f^a\cos\left(\Omega_f^a t\right) + J^{ae}s^e - J^{ai}s^i - \pi^2(r_f^a)^2 + (v_f^a)^2, \\ \dfrac{\mathrm{d}r_u^a}{\mathrm{d}t} = \dfrac{\Delta^a}{\pi} + 2v_u^a r_u^a, \\ \dfrac{\mathrm{d}v_u^a}{\mathrm{d}t} = \eta_0^a + J^{ae}s^e - J^{ai}s^i - \pi^2(r_u^a)^2 + (v_u^a)^2, \\ \tau^a\dfrac{ds^a}{dt} = -s^a + w^a, \\ \tau^a\dfrac{dw^a}{dt} = -w^a + p^a\,r_f^a + (1-p^a)\,r_u^a. \end{cases} \tag{18}$$

这是一个由四个方程组成的系统，用于描述未受迫子群体的放电率和平均膜电位；另有四个方程描述受迫子群体的相应变量，还有四个方程描述各群体的双重突触级联，共构成一个动力学发生于其中的十二维空间。这种方法的一个注意事项是，它假设四个子群体（未受迫兴奋性、未受迫抑制性、受迫兴奋性、受迫抑制性）各自都处于热力学极限。虽然这在数学上是合理的，但会使数值模拟更容易受到有限尺寸效应的影响。

我们终于可以开始分析外力驱动对可激发系统集合的影响了。在接下来的小节中，我们将分析两种情景：均匀情景，即以不同的强迫振幅和频率驱动整个群体；以及异质情景，即固定外力驱动的振幅和频率，转而改变受该外部输入影响的群体比例。

A. 改变施加于抑制性群体的强迫振幅

现在考虑$p^e = 0$，$p^i = 1$的情形。众所周知，当外力驱动频率接近无外力系统固有频率的整数倍时，对振荡系统施加外力驱动可能诱发共振、锁定和混沌。在我们的情形中，我们希望理解小振幅振荡会发生什么，例如区域 VII 中的振荡。这一点

尤其值得关注，因为参数空间附近存在同宿分岔。

外力驱动与同宿轨道之间的相互作用通过同宿缠结与混沌相关，这可由梅尔尼科夫理论[33]解释：在同宿参数值处，任意小的周期性强迫都会产生横截同宿交点[34]。然而，根据图2的相图，我们注意到，在第 II 区域与第 VII 区域之间恰好取同宿参数值对系统施加外力驱动，会在外力驱动将系统推入第 II 区域时破坏振荡（该区域只有一个与极限环无关的稳定不动点）。因此，我们考虑略微偏离同宿条件的参数值，并由此预期，当外力驱动的幅度与其到同宿条件的距离相当时，会出现混沌。

对于 $(\eta_0^e,\ \eta_0^i) = (-1.419,\ -3.38)$，在激活外力驱动之前，我们发现一个稳定的低活动不动点 $\mathbf{x}_1^*$，以及两个分别对应中等和高活动水平的鞍点 $\mathbf{x}_2^*$，$\mathbf{x}_3^*$。这些不动点的 $(r^e,\ r^i)$ 坐标分别为 (0.014，0.009)、(0.29，0.012) 和 (0.49，0.022)，其余坐标可由式 (8) 直接得出。

$\mathbf{x}_2^*$ 处的鞍点，是在同宿分岔中其同宿连接发生断裂的鞍点；而$\mathbf{x}_3^*$ 处的鞍点则在从下方接近超临界Hopf分岔时失去稳定性，从而产生包围它的稳定极限环。该极限环的角频率约为 $\Omega \approx 0.6904$，单位为兴奋性动力学 τ_m^{-1}。对于$\tau_m \sim 10-20\text{ms}$，这对应于驱动频率$f = \Omega/(2\pi\tau_m) \sim 12-24\text{Hz}$。

除平凡的单位乘子外，该极限环的弗洛凯谱还包含一个一阶乘子 ≈ 0.53，其余六个乘子的模均小于 10^{-7}。因此，该极限环位于一个具有强吸引性的二维不变流形上。这与鞍点$\mathbf{x}_2^*$的谱一致；该鞍点的主导特征值为实数（≈ 0.98 和≈ -1.19），因此在同宿分岔中产生的极限环是稳定的[29]。

对整个抑制性群体施加外力驱动，使其围绕 2Ω（从而针对 2:1舌形区域）。对于幅度 A_f^i 取值范围为（0，0．006）的情况，我们在经过一段暂态过程后计算最大李雅普诺夫指数-数（MLE），得到图 4 所示的图示。该图展示了多种行为：阿诺德舌，其中非自治系统的最大李雅普诺夫指数为负，因此轨迹趋于相互吸引；最大李雅普诺夫指数为零的准周期区域；以及最大李雅普诺夫指数为正但数值较小的混沌区域。

这种抑制性外力驱动可以在参数空间层面解释为系统的振荡，使其交替趋向同宿分岔和远离同宿分岔。极限环的吸引域相当狭窄：当幅度足够大时，这种外力驱动会破坏系统的振荡行为，因为一旦越过同宿分岔，任何轨迹都会流向稳定不动点。这一点我们已经结合梅尔尼科夫理论进行过讨论。请注意，要避免这种情况就需要使用较小的幅度，如图 4 所示；尽管如此，我们仍发现，在其中一些外力驱动下，混沌会逐渐展开。

为理解混沌如何从周期轨道中展开，

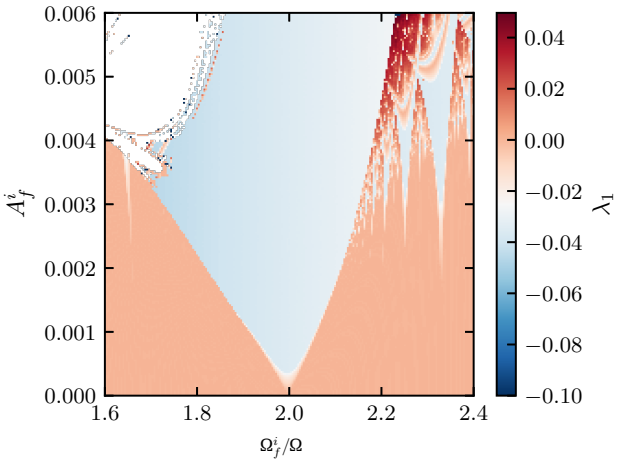

图 4：与每一对 $(\Omega_f^i/\Omega、A_f^i) \in (1。6、2。4) \times (0、0。006)$ 相关的最大李雅普诺夫指数。左上角的白色区域对应于已收敛到 $\mathbf{x}_1^*$ 的解。

我们将频率固定为 $\Omega_f^i/\Omega = 2.225$，并逐步增大振幅进行扫描。经过瞬态过程后，我们记录坐标r^e 的频闪采样点，以及系统的最大李雅普诺夫指数。结果如图 5 左侧子图所示。

一般而言，我们可以区分出三种动力学状态：

- 对于 A_{if} 的较小取值，频闪图覆盖了一个稠密区域，对应于一个不变环 $\mathbb{S}^1$；其中的角度来自 r_e 坐标，该坐标在轨道中是循环的。这是环面上的准周期轨道 $\mathbb{S}^1 \times \mathbb{S}^1$ 的投影，其中另一个角度是时间对强迫周期 T_f 取模。由于我们每隔一个强迫周期采样一次，而该周期与周期轨道的周期 T 不可公度，即使 $A_{if} \to 0$，整个环面也会被探索。

  相应的最大李雅普诺夫指数为零（在数值误差范围内），因为两条相近的轨迹既不会指数发散，也不会指数收敛。

- 对于某些中间区域，MLE 降至负值，这些区域对应于周期-q。在那里，频率发生锁定，因此轨迹最终聚集在一起，只在完整环面上的一条周期曲线上运动。随着外力驱动增强，系统经历一系列倍周期分岔。

- 每个周期-q 区域之后，都会出现一个较为稠密且 MLE 为正的区域：这对应于混沌状态，以及环面的破裂。

B. 固定振幅下的异质受迫群体

现在我们考察这样一种外部强迫情形：其振幅被设定为固定值，但仅作用于

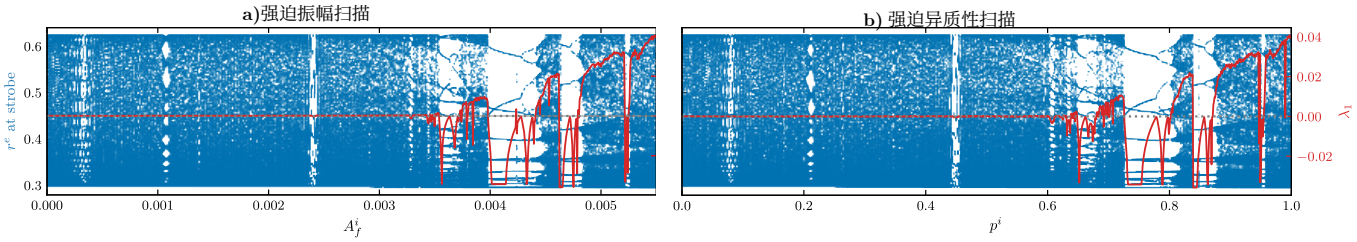

图 5：受迫系统的r^e（蓝色）频闪图及对应的最大李雅普诺夫指数 λ_1（红色）。子图 a) 显示对施加于整个抑制性群体的强迫振幅进行扫描，A_f^i。子图 b)) 显示在固定振幅 $A_f^i = 0.0055$下，对抑制性群体所占比例进行扫描。

抑制性群体的一部分 $p^i \in [0,1]$。随着受到外力驱动影响的群体比例不断提高，从周期轨道到混沌状态的转变是如何发生的?

这一设定的灵感来自光遗传学实验，在这类实验中，外部刺激通常只影响目标神经元中的一部分。特别是，有实验[17,18] 表明，操控抑制性神经元能够显著影响皮层网络中的集体振荡。在此，我们将直接受迫的抑制性神经元所占比例（p^i）作为控制参数，以研究扰动范围如何影响宏观动力学。

我们选择与上一小节相同的强迫频率 $\Omega_f^i/\Omega = 2.225$，以及外力驱动幅度 $A_f^i = 0.0055$，以确保在$p^i = 1$ 处出现混沌（兴奋性群体不受外力驱动，$p^e = 0$）。因此可以清楚地看出，与均匀强迫扫描的情况一样，我们从李雅普诺夫指数为零的状态出发，并向同一个 λ_1 发展。然而，目前尚不清楚这一转变是如何发生的。

我们在图 5 右侧子图中展示了r^e 坐标的频闪图结果。与之前的探索一样，我们发现了三种状态：准周期性、具有倍周期分岔的周期运动，以及最后的混沌。图 6 展示了这三种状态的各一个示例，其中对轨迹进行积分，并在长度为Tf的时间区间内（经过暂态后）表示出来，其中$T_f = 2\pi/\Omega_f^i$。可以清楚地看到，环面结构（在识别 $0 \sim Tf$后）构成了系统动力学的基础，而该结构在混沌开始时发生破裂。

在 $p_I = 0.72$ 时，平均场响应是周期性的；在 $p_I = 0.90$ 时，则是混沌的。图 7 将这些响应与包含 $N_e = N_i = 262\,144$ 个神经元的有限网络模拟进行了比较。两种情况均采用 $(\eta_0^e, \eta_0^i) = (-1.419, -3.38)$、$\Delta_e = \Delta_i = 0.1$、$\tau_e = \tau_i = 0.01$ 和 $(J_{ee}, J_{ei}, J_{ie}, J_{ii}) = (8, 6, 6, 4)$，并使用负的抑制性输入。受迫抑制性神经元接收 $I_f^i(t) = 0.0055\cos\left(\Omega_f^i t\right)$，其中 $\Omega_f^i = 2.225(2\pi/9.112098)$。

兴奋性参数在兴奋性群体和每个大小为N_g的抑制性子群内分别确定性地赋值为 $\eta_j = \eta_0 + \Delta\tan[\pi(j/(N_g+1) - 1/2)], j = 1, \ldots, N_g$。积分步长为 0.0025。微观群体放电率包含所有神经元，并使用宽度为 0.05 的时间区间。区间 $1500 \leq t \leq 1600$ 的显示未进行时间重新对齐——栅格抽样仅影响可视化。

作为时间序列比较的补充，图 8 展示了抑制性放电率的标量近返回图，方法参照 Mindlin 等人[35]。在$p_I = 0.72$ 处，周期性平均场响应在 $\tau = 45.05$ 附近呈现持续的水平返回；而$p_I = 0.90$ 处的混沌轨迹则呈现局部返回片段，却没有相应的全局重复，这与李雅普诺夫分析的结果一致。在$p_I = 0.72$ 处，微观群体放电率显示出更规律的复现带；在$p_I = 0.90$处，则显示出更强的时间调制。这与相应平均场响应在时间组织上的对比定性一致。

此时最引人注目的是，图 5 左右两个子图之间明显的相似性。它们不仅呈现出相同的动力学状态，而且在频闪图和计算得到的最大李雅普诺夫指数方面也高度吻合。这绝非意料之中：均匀强迫部分涉及一个八维非自治动力系统，而这个异质受迫系统则是十维的[36]。

这表明，对整组可激发单元施加的外力驱动幅度，与群体中受到特定外力驱动的单元所占比例之间存在一种映射关系。换句话说，如果对一个神经元群体施加最大外力驱动幅度的p，其结果几乎与以最大幅度对群体中 p 的单元施加外力驱动相同。正如我们将在下一小节中展示的那样，事实确实如此。

C. 幅度与受外力驱动比例之间的等价性

在上一小节中，我们注意到两组参数扫描之间存在显著的相似性。图 5 表明，对部分群体施加外力驱动的效果会以某种方式摊平，从而使其等同于对较小比例的群体施加更强的外力驱动，反之亦然。

我们通过计算式 (18) 在不同占比$p^i \in [0.5, 1]$ 和振幅 $A_f^i \in (0.003, 0.0055)$ 下的最大李雅普诺夫指数，为这一现象提供了进一步的数值证据，如图 9 所示；此处同样采用固定频率 $\Omega_f^i/\Omega = 2.225$。该图关于非对角线几乎呈对称分布，表明外力驱动中涉及的这两个

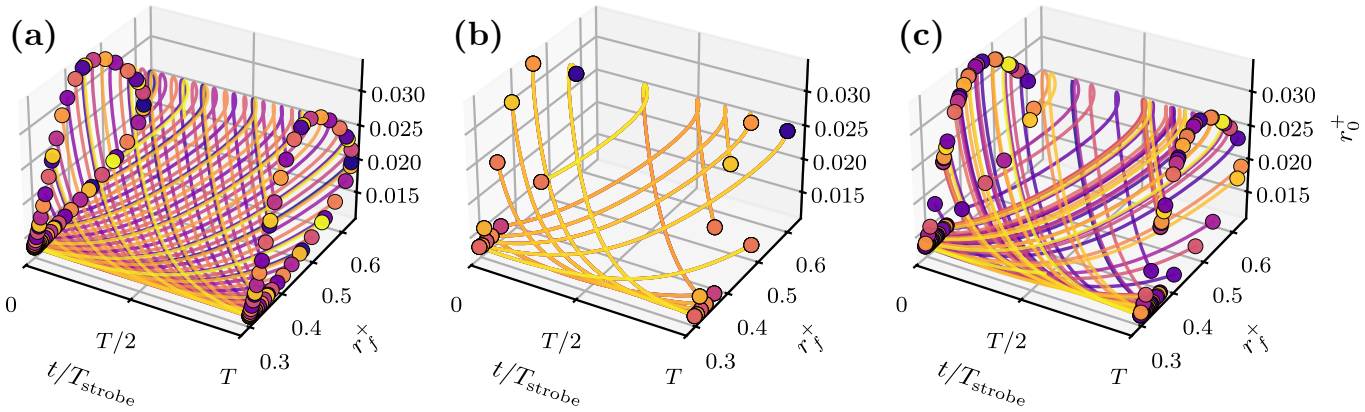

图 6：舍弃初始瞬态后，对 20 个Tf周期进行积分得到的轨迹，时间压缩至[0,Tf）。振幅固定为$A_f^i = 0.0055$，而群体所占比例分别为$p^i = 0.1$（**a**，准周期）、$p^i = 0.75$（**b**，周期 11）和$p^i = 0.9$（**c**，混沌）。

参数之间存在近似映射关系。

事实证明，通过改写异质强迫系统的变量，使其转化为齐次形式，可以从解析角度理解这一点。为简单起见，我们聚焦于抑制性变量，因为该群体正是被异质性强迫划分的群体。将群体均值定义为 $\bar{r}^i = p^i r_f^i + (1-p^i) r_u^i$ 和 $\bar{v}^i = p^i v_f^i + (1-p^i) v_u^i$。注意，以下恒等式成立：

$$p\,a_f b_f + (1-p)\,a_u b_u = \bar{a}\bar{b} + p(1-p)(a_f - a_u)(b_f - b_u). \tag{19}$$

以权重 p 和 $(1-p^i)$ 对各子群体方程进行平均后，无需任何近似即可得到

$$\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}\bar{r}^i}{\mathrm{d}t} &= \frac{\Delta^i}{\pi} + 2\bar{v}^i\bar{r}^i + 2p^i(1-p^i)(r_f^i - r_u^i)(v_f^i - v_u^i),\\
\frac{\mathrm{d}\bar{v}^i}{\mathrm{d}t} &= \eta_0^i + p^i A_f^i \cos\!\left(\Omega_f^i t\right) + J^{ie}s^e - J^{ii}s^i - \pi^2(\bar{r}^i)^2 + (\bar{v}^i)^2\\
&\quad + p^i(1-p^i)\left[(v_f^i - v_u^i)^2 - \pi^2(r_f^i - r_u^i)^2\right].
\end{aligned} \tag{20}$$

请注意，这实际上将整个抑制性群体的动力学约化为一个受均匀外力驱动的系统，其振幅为 $p^i A_f^i$，此外还存在阶为 $\mathcal{O}(p^i(1-p^i)(A_f^i)^2)$ 的修正项。这些修正源于受外力驱动变量与无外力变量之间的不匹配，而后者仅受外力 $\mathcal{O}(A_f^i)$ 驱动。无强迫周期轨道的 Floquet 分析支持这一点，其对应于 r^i,v^i 的乘子阶为 10^{-8}。因此，图 4 可理解为显示了沿双曲线水平曲线 $p^i \propto 1/A_f^i$ 大致相同的指数。

尽管我们针对抑制性变量推导出了这种等价关系，但整个网络也继承了这一等价关系，因为 $\tau^i \cdot w^i = -w^i + \bar{r}^i$ 恰好是齐次形式。这与图 5 和图 9 完全一致：在 $p^i = 0$ 和 $p^i = 1$ 处，修正项为零；在 $p^i = 0.5$ 处，修正项最大，这也解释了为何偏差从该点附近开始显现。

V. 讨论与结论

过去十年间，精确平均场约化使得研究者能够直接从脉冲网络的动力学推导出神经元群体的低维描述[1,2,4,7]，，为此前基于现象学提出的模型提供了微观基础[3]。越来越多的研究探讨了这些模型在纳入突触动力学[23,25]或周期性输入[31,32]等受生物学启发的因素后所展现出的动力学丰富性。在本研究中，我们结合了其中三种因素，即相互作用的兴奋性和抑制性神经元群体、双重突触滤波器以及周期性强迫，并刻画了由此产生的集体动力学。

对于无外力动力学，数值延拓与网络模拟表明，随着两个群体的平均兴奋性变化，系统呈现出丰富的动力学图景：共有九种动力学状态，包括集体振荡、静息态与振荡之间的双稳态，以及滞回。其中一部分结构，如尖点和两条 Hopf 分支，与 Wilson–Cowan 模型[8,20]相同；但也存在若干不同特征，尤其是由同宿分岔产生的稳定极限环，它与静息态共存；中间不动点的负鞍量保证了该极限环的稳定性。这些特征源于放电率与平均膜电位之间的相互作用，而精确约化保留了这种作用[1,25]。对于本文考虑的快速突触，双重滤波不会改变不动点和鞍结分岔，只会使 Hopf 边界发生偏移。尽管相空间有八维，我们没有发现自治系统中存在混沌的证据。Floquet 分析说明了其中的原因，至少对于我们考察的振荡吸引子而言是如此：极限环位于一个强吸引的二维不变流形上，在该流形上不会出现混沌动力学。我们将膜时间尺度与突触时间尺度相近的情形留待今后研究；这种情形也更符合生物学实际，而且预计双重滤波会发挥更显著的作用。

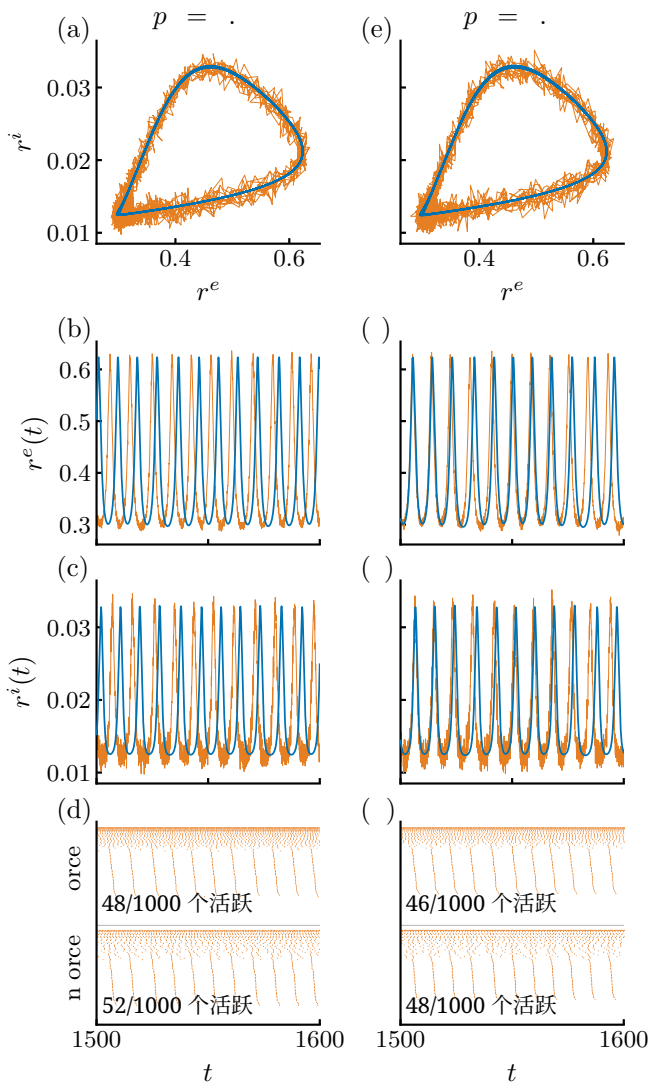

图 7：异质性抑制强迫下，$p_I = 0.72$（左）和 $p_I = 0.90$（右）以及 $A_f^i = 0.0055$ 和$\Omega_f^i/\Omega_0 = 2.225$对应的平均场（蓝色）与微观（橙色）响应。(a、e) 放电率投影；(b、f) 兴奋性放电率；(c、g) 抑制性放电率。(d、h) 1000 个抽样受强迫神经元（上方区块）和 1000 个抽样未受强迫神经元（下方区块）的抑制性尖峰栅格图，按兴奋性递增排序。仅显示活跃秩范围；所示区间内的所有抽样尖峰均予以保留。

当抑制性群体在同宿分岔附近受到周期性外力驱动时，即使微弱的外力驱动也会引发非平凡响应：出现阿诺德舌，其中集体节律以有理频率比锁定于外力驱动；舌与舌之间则存在准周期运动，以及最大李雅普诺夫指数为正的混沌区域。观测到的锁定、舌内的倍周期分岔以及不变环面的破裂，与环面破裂情景相符。同宿轨道的邻近也使这种节律变得脆弱：由于极限环经过鞍点附近，调制中等强度的外力驱动振幅足以将系统推入并存的静息态。膜时间常数为 10 ms 时，集体节律位于阿尔法波段（≈ 11 Hz），而外力驱动处于贝塔波段（≈ 24 Hz）；已有研究表明，在此频段内，周期性驱动会使持续性网络状态失稳[31]。因此，我们的结果补充了此前关于受迫新一代模型的研究；在那些模型中，受迫节律是在 Hopf 分岔处产生的[32]。

此外，仅以振幅为 A_f^i 的外力驱动作用于比例为 p^i 的抑制性神经元，就能产生几乎相同的动力学，包括李雅普诺夫指数；这与以振幅为 $p^i A_f^i$ 的外力驱动作用于整个群体的情况几乎相同。事先很难看出这一点，因为这两种情况对应于维数不同的动力系统：将群体拆分会使其自由度加倍。我们证明，用群体均值进行精确改写后，异质强迫系统会转化为一个受均匀强迫的系统，其有效振幅为 $p^i A_f^i$，另加由受强迫与未受强迫神经元之间的不匹配所产生的 $p^i(1-p^i)(A_f^i)^2$ 阶修正。这种不匹配会以由兴奋性异质性决定的速率收敛，因此，异质性是两者等效的根本原因。

这种振幅—比例关系既不取决于突触动力学，也不取决于具体的动力学状态：它只要求各子群体在统计特性上相同、通过群体平均值相互作用，并且它们之间的失配具有收缩性。我们已经表明，这种等价性远超同步阈值，在锁定、环面破裂和混沌等状态中均成立，并量化了其修正项。对于神经元群体而言，这意味着，节律性输入引发的集体响应在主导阶上由输入强度与其所触及的神经元比例之积决定：只要受强迫比例不是太小，强烈驱动少量神经元与微弱驱动大量神经元几乎是等价的。这表明，刺激强度与响应细胞比例之间存在一种权衡关系。

我们的分析依赖于热力学极限、洛伦兹异质性以及全连接的基于电流的耦合。预计有限规模效应在受强迫比例较小时最为显著，此时受迫子群中仅包含少量神经元。兴奋性失配较弱的收缩性也预示着，当兴奋性神经元群体中的一部分受到强迫时，这种等价性会变得不那么准确。最后，将分析扩展到突触时间尺度与膜时间尺度相当的情形、基于电导的突触以及稀疏连接，将有助于明确这些结果在多大程度上适用于更现实的网络。

致谢。

G. C-A. 感谢项目 2025/00767/001（UC3M）提供的资助。F. J.M-R. 感谢 Universidad Rey Juan Carlos 提供的博士前合同资助（URJC 2025 年研究人员培训自有博士前合同）。G. B. M. 感谢布宜诺斯艾利斯大学和 CONICET 提供的部分支持。

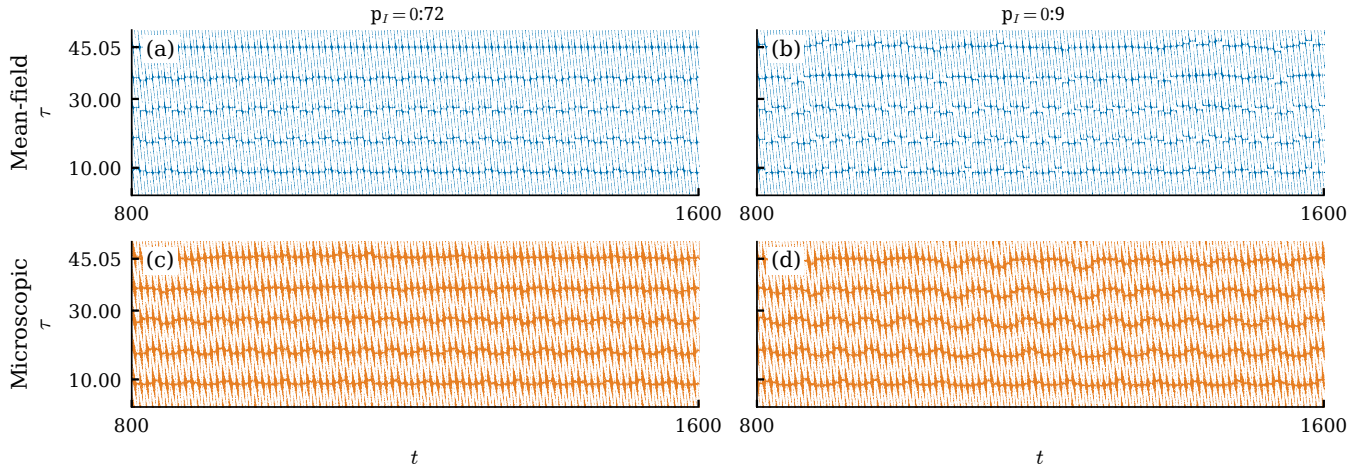

图 8：抑制性放电率的近返回图，分别对应$p_I = 0.72$（左）和$p_I = 0.90$（右）；图中比较了平均场模型（a、b，蓝色）和微观网络（c、d，橙色），使用的是与前一张时间序列图中相同的模拟。彩色点表示 $|r^i(t+\tau) - r^i(t)| < 0.005\,\Delta r^i$，其中 Δr^i 为各信号在 $800 \le t < 1700$上的范围。延迟为 $2 \le \tau \le 50$时，展示了完整的比较区间 $800 \le t < 1600$。

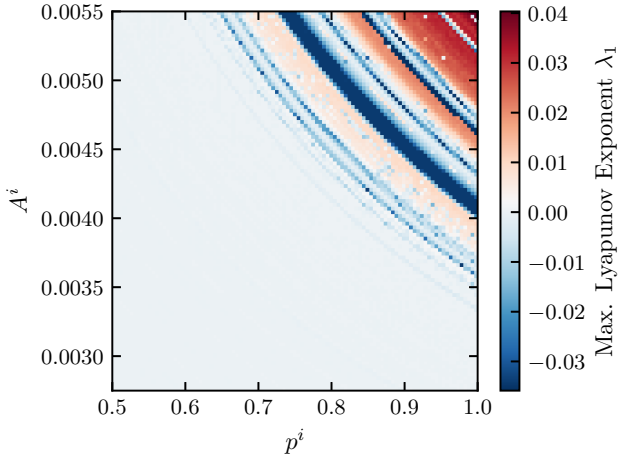

图 9：每对参数（p^i，A^i_f）对应的最大李雅普诺夫指数 λ_1热图。

附录 A：平均场方程的推导

我们简要展示方程（7）的推导过程。我们考虑如（1）所示、在没有外部影响下的全连接耦合 theta 神经元集合。作为该推导的延伸，第 IV 节讨论了外力驱动对相应子群体的影响。

我们考虑式（1）的热力学极限，此时系统由具有兴奋性η^a、在时刻 t处于相位 θ的神经元密度描述，即$f(\theta,\eta^a,t)$。该密度满足

$$\int_0^{2\pi} f(\theta,\eta^a,t)\,\mathrm{d}\theta = g(\eta^a). \tag{A1}$$

其中 $g(\eta^a)$ 为洛伦兹分布（3）。我们可以将密度展开为傅里叶模态，并施加 Ott-Antonsen

假设[4] $\alpha_n(\eta,\ t) = \alpha(\eta,\ t)^n$，据此我们得到

$$f(\theta,\eta^a,t) = \frac{g(\eta^a)}{2\pi}\left[1 + \sum_{n=1}^{\infty}\left(\alpha(\eta,t)^n e^{in\theta} + \text{c.c.}\right)\right], \tag{A2}$$

其中，c.c. 表示复共轭。

将该展开式代入连续性方程 $\partial_t + f_a(f$ $\partial_\theta\ \theta \quad = 0$ $_a)$ 后，只要满足以下条件，所有傅里叶模态均成立：

$$\partial_t \alpha = -i(1+I^a)\,\alpha + \frac{i}{2}(1-I^a)(1+\alpha^2). \tag{A3}$$

假设 $\bar{\alpha}(\eta,t)$可以解析延拓到复数 η-平面的上半部分，并且 $|\alpha| \le 1$ 在那里[4], 关于 η 的积分可以在该半平面内闭合，只有 g^a 在 $\eta^a_0 + i\Delta^a$ 处的极点有贡献。因此

$$z^a(t) = \int_{-\infty}^{\infty} g^a(\eta)\,\bar{\alpha}(\eta,t)\,\mathrm{d}\eta = \bar{\alpha}(\eta^a_0 + i\Delta^a, t), \tag{A4}$$

并对关于 α 在$\eta = \eta^a_0 + i\Delta^a$ 处的方程取复共轭，得到

$$\frac{\mathrm{d}z^a}{\mathrm{d}t} = -\frac{i}{2}(1-z^a)^2 + \frac{1}{2}(1+z^a)^2[i(\eta^a_0 + J^{ae}s^e - J^{ai}s^i) - \Delta^a]. \tag{A5}$$

定义 $\zeta^a \equiv (1-z^a)/(1+z^a)$ 后，z^a 的方程变为

$$\frac{\mathrm{d}\zeta^a}{\mathrm{d}t} = \Delta^a - i\left(\eta^a_0 + J^{ae}s^e - J^{ai}s^i\right) + i(\zeta^a)^2. \tag{A6}$$

由于 $\mathrm{Re}\,\zeta_a = (1-|z^a|^2)/|1+z^a|^2 = \pi\phi_a$，$\zeta_a$的实部与放电率成正比，而其虚部等于负的（主值）平均膜电位[1]。令 $\zeta^a = \pi r^a - iv^a$，并分离实部和虚部，可得方程（7）的前两个方程。

对于突触变量，对s_n^a和w_n^a的方程在每个群体上取平均，得到

$$\tau^a \dot{s}^a = -s^a + w^a, \quad \tau^a \dot{w}^a = -w^a + \frac{1}{N^a}\sum_n \sum_k \delta(t - t_n^k), \tag{A7}$$

其中，最后一项在热力学极限下收敛为群体放电率$\phi^a(t) = r^a(t)$。由于s^e和s^i作为共同的、随时间变化的输入进入每个神经元的动力学，并且独立于 θ 和 η，它们只会使I^a依赖于时间：Ott–Antonsen假设以及上述留数求值不受影响，采用突触级联时该约化仍然是精确的。

值得一提的是，对于异质性群体，将动力学限制在Ott-Antonsen流形上是合理的[24]，；而对于依赖参数的系统，例如theta神经元和QIF神经元，其吸引性也已得到证明[37]。

附录B：模型的无量纲化

通过无量纲化，我们可以获得模型（7）的最简描述。为此，我们引入重标度变量

$$t = t_0 T, \quad (r^a, v^a, s^a, w^a) = \frac{1}{t_0}(R^a, V^a, S^a, W^a), \quad t_0 = \sqrt{\frac{\pi}{\Delta^e}}, \tag{B1}$$

其中 $a \in \{e,i\}$。由于两个群体共享相同的时间尺度，因此只能吸收其中一个宽度；我们选择 Δ^e。该系统变为

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}R^a}{\mathrm{d}T} &= \tilde{\Delta}^a + 2V^a R^a, \\ \frac{\mathrm{d}V^a}{\mathrm{d}T} &= \tilde{\eta}_0^a + \tilde{J}^{ae} S^e - \tilde{J}^{ai} S^i - \pi^2 (R^a)^2 + (V^a)^2, \\ \tilde{\tau}^a \frac{\mathrm{d}S^a}{\mathrm{d}T} &= -S^a + W^a, \qquad \tilde{\tau}^a \frac{\mathrm{d}W^a}{\mathrm{d}T} = -W^a + R^a, \end{aligned} \tag{B2}$$

采用重新标度后的参数

$$\tilde{\Delta}^a = \frac{\Delta^a}{\Delta^e}, \qquad \tilde{\eta}_0^a = \frac{\pi}{\Delta^e}\eta_0^a, \qquad \tilde{J}^{ab} = t_0 J^{ab}, \qquad \tilde{\tau}^a = \frac{\tau^a}{t_0}. \tag{B3}$$

因此 $\tilde{\Delta}^e = 1$，而比值 $\tilde{\Delta}^i = \Delta^i/\Delta^e$ 仍是一个自由参数。

附录C：雅可比矩阵与鞍结分岔的解析表达式

这里我们进一步详细考察方程（7）描述的无强迫模型，其不动点方程已在（8）中给出。这些不动点方程包含兴奋性群体和抑制性群体放电率之间一个非平凡的多项式关系，分别为r^e和r^i，其余动力学变量则与它们存在代数关系。

系统的雅可比矩阵为

$$D_F(\mathbf{x}) = \left(\begin{array}{cccc|cccc} 2v^e & 2r^e & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -2\pi^2 r^e & 2v^e & J^{ee} & 0 & 0 & 0 & -J^{ei} & 0 \\ 0 & 0 & -1/\tau^e & 1/\tau^e & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1/\tau^e & 0 & 0 & -1/\tau^e & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0 & 0 & 2v^i & 2r^i & 0 & 0 \\ 0 & 0 & J^{ie} & 0 & -2\pi^2 r^i & 2v^i & -J^{ii} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -1/\tau^i & 1/\tau^i \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1/\tau^i & 0 & 0 & -1/\tau^i \end{array}\right). \tag{C1}$$

正如我们在正文中所述，雅可比矩阵不依赖于 Δ^e 或 Δ^i。此外，它们的取值不会影响不动点的存在性，见（8）。这两点都与这些参数可以通过无量纲化消去这一事实有关，如附录B所示：它们的取值不会影响不动点的存在性或稳定性。

但 η_0^e，η_0^i则并非如此；它们确实会影响不动点的存在性，这一点从图2的相图中可以清楚地看出。当我们跨越鞍结分岔曲线时，不动点的数量会发生变化。除了采用数值延拓方法外，还可以对这些曲线进行解析刻画。

我们用$r^e = \lambda$对鞍结曲线进行参数化。

鞍结条件 $\det(D_F(\mathbf{x})) = 0$ 可改写为

$$\begin{aligned} &2\pi^2 (r^i)^4 + \frac{(\Delta^i)^2}{2\pi^2} \\ &+ \left(J^{ii} + \frac{2\pi^2 J^{ei} J^{ie} \lambda^3}{4\pi^4\lambda^4 - 2\pi^2 J^{ee}\lambda^3 + (\Delta^+)^2}\right)(r^i)^3 = 0, \end{aligned} \tag{C2}$$

其中，$\lambda > 0$ 的取值范围为使 $4\pi^4\lambda^4 - 2\pi^2 J^{ee}\lambda^3 + (\Delta^e)^2 < 0$的区间。随后，$(\eta_0^e, \eta_0^i)$平面中的鞍结分岔曲线可由参数方程（10）给出；对于四次方程的每一个正根$r^i(\lambda)$，曲线上都有一个分支。

[1]E. Montbrió、D. Pazó 和 A. Roxin，《脉冲神经元网络的宏观描述》，Physical Review X**5**，021028（2015）。

[2]T. B. Luke、E. Barreto 和 P. So，“theta神经元异质网络宏观行为的完整分类”，《神经计算》**25**，3207–3234（2013）。[3]H. R. Wilson 和 J. D. Cowan，“模型神经元局部群体中的兴奋性和抑制性相互作用”，《生物物理学杂志》**12**，1–24（1972）。[4]E. Ott 和 T. M. Antonsen，“全局耦合振子大系统的低维行为”，《混沌：跨学科非线性科学杂志》**18**（2008）。[5]N. Kopell 和 G. Ermentrout，“亚细胞振荡和簇发”，《数学生物科学》**78**，265–291（1986）。[6]C. R. Laing，“从theta神经元网络推导神经场模型”，《物理评论E》**90**，010901（2014）。[7]C. Bick、M. Goodfellow、C. R. Laing 和 E. A. Martens，“通过精确平均场约化理解生物和神经振子网络的动力学：综述”，《数学神经科学杂志》**10**，9（2020）。[8]J. Roulet 和 G. B. Mindlin，“兴奋性和抑制性神经元群体的平均活动”，《混沌：跨学科非线性科学杂志》**26**（2016）。[9]D. Pazó 和 E. Montbrió，“具有延迟的抑制性神经元群体从准周期部分同步到集体混沌”，《物理评论快报》**116**，238101（2016）。[10]P. So、T. B. Luke 和 E. Barreto，“具有时变兴奋性的theta神经元网络：宏观混沌、多稳态和最终状态不确定性”，《物理学D辑：非线性现象》**267**，16–26（2014）。[11]S. Olmi、A. Politi 和 A. Torcini，“脉冲耦合神经网络中的集体混沌”，《EPL（欧洲物理学快报）》**92**，60007（2010）。[12]S. Boari、G. Uribarri、A. Amador 和 G. B. Mindlin，“全局耦合可激发单元大系统的可观测量”，《数学与计算应用》**24**，37（2019）。[13]H. R. Wilson，《尖峰、决策与行动：神经科学的动力学基础》（牛津大学出版社，1999）。[14]G. Dumont 和 B. Gutkin，“宏观相位重置曲线决定相互耦合神经回路中的振荡相干性和信号传递”，《PLoS计算生物学》**15**，e1007019（2019）。[15]R. Barrio、J. A. Jover-Galtier、A. Mayora-Cebollero、C. Mayora-Cebollero 和 S. Serrano，“神经元群体耦合时动力学状态的突触依赖性”，《物理评论E》**109**，014301（2024）。[16]A. Mayora-Cebollero、R. Barrio、L. Li、C. Mayora-Cebollero 和 L. Pérez，“耦合神经元群体的动力学：突触动力学的作用”，《混沌：跨学科非线性科学杂志》**35**（2025）。[17]J. A. Cardin、M. Carlén、K. Meletis、U. Knoblich、F. Zhang、K. Deisseroth、L.-H. Tsai 和 C. I. Moore，“驱动快速放电细胞诱导伽马节律并控制感觉反应”，《自然》**459**，663–667（2009）。[18]V. S. Sohal、F. Zhang、O. Yizhar 和 K. Deisseroth，“小清蛋白神经元和伽马节律增强皮层回路性能”，《自然》**459**，698–702（2009）。[19]G. Uribarri 和 G. B. Mindlin，“受迫群体中的共振特征这里只精品兴奋性神经元”（2019），arXiv:1902.06008 [nlin.AO]。[20]F. C. Hoppensteadt 和 E. M. Izhikevich，《弱连接神经网络》，第1版，《应用数学科学》（Springer，1997）。[21]E. M. Izhikevich，《神经科学中的动力系统》（MIT press，2007）。[22]W. Rall，“区分根据不同胞体-树突分布的突触输入计算得到的理论突触电位。”《神经生理学杂志》**30**，1138–1168（1967）。[23]S. Coombes 和 A. Byrne，“下一代神经群体模型”，arXiv预印本 arXiv:1607.06251（2016）。[24]E. Ott 和 T. M. Antonsen，“相位振荡器系统的长期演化”，《混沌：非线性科学跨学科期刊》**19**（2009）。[25]F. Devalle、A. Roxin 和 E. Montbrió，“放电率方程需要尖峰同步机制，才能正确描述抑制性网络中的快速振荡”，《PLoS计算生物学》**13**，e1005881（2017）。[26]C. Börgers 和 N. Kopell，“具有稀疏随机连接的兴奋性和抑制性神经元网络中的同步”，《神经计算》**15**，509–538（2003）。[27]近尖点区域可能还包含更多动力学状态，但从图2可以清楚看出，该区域必定非常小。我们没有解析其结构，因为这与本文后半部分的工作无关。[28]由于系统维数很高，这不是通过动力学计算得到的。虽然检查（r^e,r^i）平面中的轨迹（如图3所示）可以带来深刻认识，但这种投影反而使行为更难以可视化：例如，在该图中可以看到，稳定焦点似乎位于极限环“外部”。可以使用Hopf坐标或相位-振幅坐标来解决这一问题，但在这种情况下，极限环中会出现自交。[29]Y. A. Kuznetsov，《应用分岔理论要素》，第2版，《应用数学科学》第112卷（Springer，柏林，1998）。[30]G. Buzsáki，“海马体中的θ振荡”，《神经元》**33**，325–340（2002）。[31]H. Schmidt、D. Avitabile、E. Montbrió 和 A. Roxin，“认知任务中振荡作用背后的网络机制”，《PLoS计算生物学》**14**，e1006430（2018）。[32]A. Ceni、S. Olmi、A. Torcini 和 D. Angulo-Garcia，“下一代抑制性神经群体模型中的跨频耦合”，《混沌：非线性科学跨学科期刊》**30**（2020）。[33]梅尔尼科夫理论是平面的，然而，正如正文所论证的，我们的系统在该轨道附近实际上是二维的。[34]S. Wiggins，《应用非线性动力系统与混沌导论》（Springer，2003）。[35]G. B. Mindlin、H. G. Solari、M. A. Natiello、R. Gilmore 和 X.-J. Hou，“来自Belousov-Zhabotinskii反应的混沌时间序列数据的拓扑分析”，《非线性科学杂志》**1**，147–173（1991）。[36]我们在（18）中推导出的原始受迫系统是十二维的，然而，如果兴奋性群体不受强迫，其集体变量的维数不会加倍。[37]B. Pietras 和 A. Daffertshofer，“参数依赖振荡系统的Ott-Antonsen吸引性”，《混沌：非线性科学跨学科期刊》**26**，103101（2016）。