

四川大學

本科生毕业论文（设计）



题 目 Kinouchi-Copelli 神经元网络的动态相变

学 院 物理学院

专 业 物理学

学生姓名

学 号 年 级

指导教师

教务处制表
二〇二四年四月二十

Kinouchi-Copelli 神经元网络的动态相变

专业：物理学

学生： 指导教师：

[摘要] 现有的神经网络是根据人脑的神经网络创造的，但实际上，计算机领域的神经元单元的功能要比实际的神经元少很多。本文深入分析了三种神经元模型，并探讨了神经元激发的数学结构，如分岔理论和相位动力学。通过这些理论，文章尝试提炼出神经元的共同特性，并使用一个简化的“最小”模型（ $U(1)$ 神经元）进行描述。进一步地，文章利用 $U(1)$ 神经元的离散版本，Kinouchi-Copelli 神经元，构建了两种神经网络，并研究了网络中的相变行为，即系统从静止状态到活跃状态和从异步激发到同步激发的相转变过程。基于我们观察到的相变和同步行为，可以为未来利用神经元网络进行信息处理和理解人脑思考机制提供一些可能的参考。

[关键词] 神经元；神经元网络；复杂系统；相变；同步行为

Dynamical Phase Transitions in the Kinouchi-Copelli Neuronal Network

Subject: Physics

Student:

Supervisor:

[Abstract] Existing neural networks were created based on those of the human brain, but in reality, neuronal units in the computer field are much less functional than actual neurons. The article conducts a detailed analysis of three neuronal models and explores the mathematical structures of neuronal firing, such as bifurcation theory and phase dynamics. Using these theories, the paper attempts to distill common characteristics of neurons and describes them using a simplified "minimal" model, the U(1) neuron. Further, the paper utilizes a discrete version of the U(1) neuron, the Kinouchi-Copelli neuron, to construct two types of neuronal networks and studies the phase transition behaviors within these networks, specifically the transitions from a quiescent state to an active state and from asynchronous to synchronous firing. Based on the phase transition and synchronization behaviors we observed, it can provide some possible references for the future use of neuronal networks for information processing and understanding the human brain thinking mechanism.

[Key Words] Neurons; Neuronal networks; Complex systems; Phase transitions; Synchronous Firing

目录

摘要	I
Abstract	II
目录	III
常用缩略词表	V
第一章 前言	1
1.1 研究背景与意义	1
1.2 研究现状与文章结构	1
第二章 神经元模型	3
2.1 累积放电模型 (Integrate and Fire Model)	3
2.2 Hodgkin-Huxley 神经元模型	5
2.2.1 Hodgkin-Huxley 神经元模型的建立	6
2.2.2 Hodgkin-Huxley 神经元模型的性质	7
2.3 Ermentrout-Kopell 神经元模型	9
2.3.1 Ermentrout-Kopell 神经元模型的建立	9
2.3.2 Ermentrout-Kopell 模型的应用	9
第三章 分岔理论和相位动力学	11
3.1 分岔理论	11
3.1.1 SNIC Bifurcation	15
3.1.2 Hopf Bifurcation	18
3.2 神经元的相位动力学	20
3.2.1 神经元中的 Mode-locking	20
3.2.2 $U(1)$ 神经元动力学	23
第四章 KCNN	26
4.1 Kinouchi-Copelli 神经元	26
4.2 全连接 KCNN	27
4.2.1 平均场理论计算	27
4.2.2 数值计算	28
4.3 2D Grid KCNN	29
4.3.1 2D Grid 的相变点偏移	29
4.3.2 KCNN 的同步性行为	31
第五章 总结与展望	34
参考文献	35

致谢	37
声明	38
学位论文版权使用授权书.....	39

常用缩略词表

缩略词	全称
HH Model	Hodgkin-Huxley Model
L.C.	Limit Cycle
SAF	Spontaneous Asynchronous Firing
SSF	Spontaneous Synchronous Firing
SNIC	Saddle-node on invariant circle
KCN	Kinouchi Copelli Neuron
KCNN	Kinouchi Copelli Neuronal Network

第一章 前言

早在 19 世纪关于达尔文进化论的争论中, William James 就提出了这样一个问题: 意识对生物来说, 是否具有生存价值, 从而可能受到自然选择的影响。他所考虑的替代方案是人们普遍持有的观念, 即意识要么是一种表象, 要么是一种天赐的能力, 即构想和认识造物主的能力。他在 1879 年 *Are we automata?* 一文中说到^[1]: 对大脑和意识行动的先验分析向我们表明, 如果后者是有效的, 那么它就会通过选择性的强调来弥补前者的不确定性; 而对意识分布的“后验研究”则表明, 意识的分布恰恰是我们所期望的那样, 是为了引导一个复杂到无法自我调节的神经系统而添加的器官。我们的大脑是由近 10^{11} 个神经元和 10^{15} 个突触构成的复杂网络结构, 能够快速地从周边环境汲取信息并做出反应, 具有强大的信息处理能力。在讶异于人脑强大的功能之时, 我们发现, 一个神经元的激发时间大概在 1ms 左右, 换算成频率大概是 1kHz, 而现在市面上最基础的电脑芯片频率都已经是 GHz 的级别。这样看上去, 人脑的计算单元似乎要慢的多, 真的只是数量上的优势使我们更智慧吗, 我们有理由相信, 大脑的运行方式与现有的计算机也好, 神经网络也好, 依然有着很大的差别。

1.1 研究背景与意义

现代的神经网络是受人脑神经网络的启发而创造的, 它是对脑神经网络的抽象, 人工神经网络的最小单元通常只有 0 或 1 两种状态, 用于深度学习的人工神经网络一般是前馈型网络, 它包含不同的层级, 比如输入层、输出层和隐藏层等。脑神经网络中, 神经元的状态由膜电位来表征, 状态变化是膜电位关于时间的曲线, 通常也没有特定的层级方向。0 或 1 其实并不能反映真实神经元的某些状态, 比如不应期或者适应期, 为了能够更好的模拟人脑的模式, 创造出更有效地神经网络, 我们从生物的神经元模型出发, 尝试抓住神经元的特征, 构建新的神经元模型, 并用于不同的连接网络。

相变通常是指系统整体状态的转变, Kinouchi 和 Copelli 提出神经元网络可能在临界相变点处有最佳的信息处理能力^[2,3], 他们认为, 在系统的非平衡相变点附近, 神经网络的灵敏度和动态范围都达到最大。因此研究神经元系统的相变可以让我们得知神经元在不同参数条件的具体状态以及什么情况下神经元网络可以有更好的信息处理能力。

1.2 研究现状与文章结构

在过往的研究中, 人们建立起了许多不同的模型, 有的仅用频率参数进行描述(累积放电模型^[4]), 有的尽可能的对实际的生物过程进行模拟(Hogkin-Huxley 模型^[5]), 还有的是对神经元的数学抽象(Ermentrout-Kopell 模型^[6])。在本文中, 我们通过介绍和分析这些神经元, 试图考察神经元激发在数学上的结构, 比如第 3.1 节中的分岔理论和第 3.2 节中的相位动力学, 从而提取出神经元的共同特征, 并用一个相对的“最小”模

型来描述它 ($U(1)$ 神经元^[7])。然后，在第四章，我们使用了一个离散版本的 $U(1)$ 神经元，构建了两种不同的连接网络，研究了系统中两个集体激发的相转变行为。

第二章 神经元模型

神经元是神经网络中的基本功能单元，具有产生和传递被称为动作电位的电信号的能力。在未接受外界刺激的情况下，神经元通常保持在静息状态，此时其膜电位维持在大约 -65mV 。当神经元受到来自其他神经元的刺激时，会发生去极化现象，随后迅速恢复至静息电位。神经元的激发似乎是由一个特定的电压阈值控制的，如果刺激强度足够，使得去极化幅度超过这个阈值，神经元便会触发动作电位，导致一系列强烈的去极化和再极化过程。如果未达到阈值，神经元则会返回至其静息状态。当神经元周期性地触发动作电位时，我们称其为处于激发状态。

神经网络中的信息交互主要依赖于动作电位的生成和传递。因此，对神经元如何触发动作电位进行数学建模，是理解和研究神经元网络各种行为的重要基础。本章将详细地讨论三种著名的神经元模型，它们分别从不同角度描述了神经元的电生理特性。

本文介绍的第一个模型是累积放电模型，它是一种基于电荷守恒定律和欧姆定律 (Ohm's Law) 的方法。累积放电模型通过电荷流入和流出的状态来模拟神经元的电活动，是理解动作电位的基础机制的一个直观框架。接着 Integrate and Fire Model，我们转向相对更复杂和详细的 Hodgkin-Huxley 模型。这个模型基于神经元产生动作电位的生物物理机制，涵盖了钠、钾离子通道的动态变化，以及它们对神经元电性质的影响。Hodgkin-Huxley 模型因其详细描述了神经元激发过程中的离子交换而闻名，为我们提供了深入理解神经元动态的重要工具。在这章的最后，我们探讨了基于数学概念构建的 Ermentrout-Kopell 模型，它聚焦于神经元的相位行为特征，通过数学表达来捕捉和描述神经元间复杂的同步现象，特别适合于研究神经网络中的节律性活动，如呼吸和游泳等由神经节律控制的生理过程。通过这三种模型的讨论，我们可以对神经元如何响应外部刺激、如何在网络中交互以及如何共同产生复杂行为有更全面的理解。

2.1 累积放电模型 (Integrate and Fire Model)

对于神经元而言，比较显而易见的参数是激发频率和输入电流，而我们想要描述激发频率和输入电流的关系，比如说，多大的电流能激发，电流强度和激发频率有什么关系等。所以我们需要一个连接两者的 Gain Function (增益函数) 式 (2.1)。

$$f = \varphi(I) \quad (2.1)$$

以周围液体环境为参考，我们通常将神经元外部的电位定义为零，内部的电位定义为膜电位 V 。考虑电荷守恒有式 (2.2)，假设细胞只是简单的球体，其细胞膜电容和电阻 C_m 、 R_m 是不变的，静息电位是 $V_{rest} = -65\text{mV}$ ，可以得到式 (2.3)，电流是外界输入的电流减去从细胞膜漏出的电流，根据 Ohm's Law 我们得到式 (2.4)，综合上面的式 (2.2) - (2.4) 得到式 (2.5)。

$$\frac{dQ}{dt} = \sum_a I_a \quad (2.2)$$

$$C_m \frac{dV}{dt} = \sum_a I_a \quad (2.3)$$

$$\sum_a I_a = I - I_{leak}, \quad I_{leak} = (V - V_{rest})/R_m \quad (2.4)$$

$$C_m \frac{dV}{dt} = I(t) - (V - V_{rest})/R_m \quad (2.5)$$

RC 电路的弛豫时间是 $R_m C_m = \tau_m$, 累积放电模型的动力学方程为式 (2.6)。设定 $x = V - V_{rest}$, 对于外部电流为零的条件, 式 (2.6) 变为较为简单的式 (2.7), 解得 $x(t) = x(0)e^{m-t/\tau_m} \Rightarrow V(t) = V_{rest} + (V(0) - V_{rest})e^{-\frac{t}{\tau_m}}$, 因此, 随着时间增大 V 会从 $V(0)$ 指数弛豫到 V_{rest} 。但是如果考虑阶梯电流 $t > t_n (t_n = const), I(t) = I$, 则 $V(t) = V_{rest} + IR_m + (V(0) - V_{rest} - IR_m)e^{-\frac{t}{\tau_m}}$, 设定 $V(0) = V_{rest}$, 则 $V(t) = V_{rest} + IR_m(1 - e^{-\frac{t}{\tau_m}})$, 随着时间增大 V 会从 $V(0)$ 指数弛豫到 $V_{rest} + IR_m$ 。

$$\tau_m \frac{dV}{dt} = I(t)R_m - (V - V_{rest}) \quad (2.6)$$

$$\tau_m \frac{dx}{dt} = -x \quad (2.7)$$

上述过程仅仅描述了神经元的弛豫方式, 但并不足以引发神经元的实际放电。为了触发神经元的活动, 我们必须设定一个特定的电位阈值, 即 V_θ 。当膜电位 V 超过这个阈值时, 神经元将被激发, 导致 V 迅速增大并快速回落至静息电位 V_{rest} , 这一过程类似于 Dirac 函数的响应特性。神经元完成放电后, 又将进入一段弛豫期, 然后可能再次被激发。这种重复的激发-弛豫周期被详细描述在图 2.1 中。我们假设在时间 τ 时刻, V 达到了阈值 V_θ , 这个时间 τ 就是激发周期, 其倒数则定义了激发频率, 如文献 [4] 中所讨论。

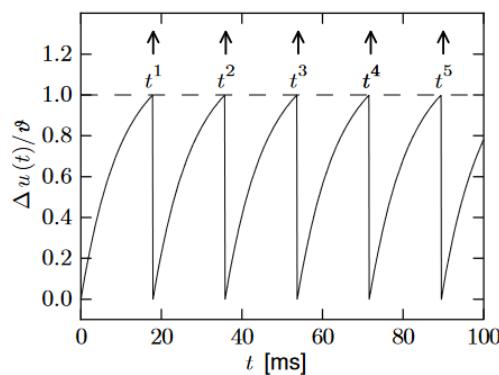


图 2.1 累积放电模型^[4]

$$\begin{aligned}
 V_\theta &= V_{rest} + IR_m(1 - e^{-\frac{\tau}{\tau_m}}) \\
 \Rightarrow \frac{V_\theta - V_{rest}}{IR_m} &= 1 - e^{-\frac{\tau}{\tau_m}} \Rightarrow e^{-\frac{\tau}{\tau_m}} = 1 - \frac{V_\theta - V_{rest}}{IR_m} \\
 \Rightarrow -\frac{\tau}{\tau_m} &= \ln[1 - \frac{V_\theta - V_{rest}}{IR_m}] \\
 \Rightarrow \tau &= \tau_m \ln(\frac{1}{1 - \frac{V_\theta - V_{rest}}{IR_m}})
 \end{aligned} \tag{2.8}$$

由式 (2.8)，我们推导得到激发频率式 (2.9) .

$$f = \frac{1}{\tau} = \frac{1}{\tau_m \ln(\frac{1}{1 - \frac{V_\theta - V_{rest}}{IR_m}})} \tag{2.9}$$

对增益函数式 (2.9) 作图，可以看到累积放电模型更多的一些特征。比如图 2.2 (a) 所示，增益函数在大 I 极限下是线性的，而且在图 2.2 (b) 可以看到累积放电模型的增益函数在激发的临界点是连续的，这意味着它属于 type I 神经元（详细的会在下一章节介绍）。

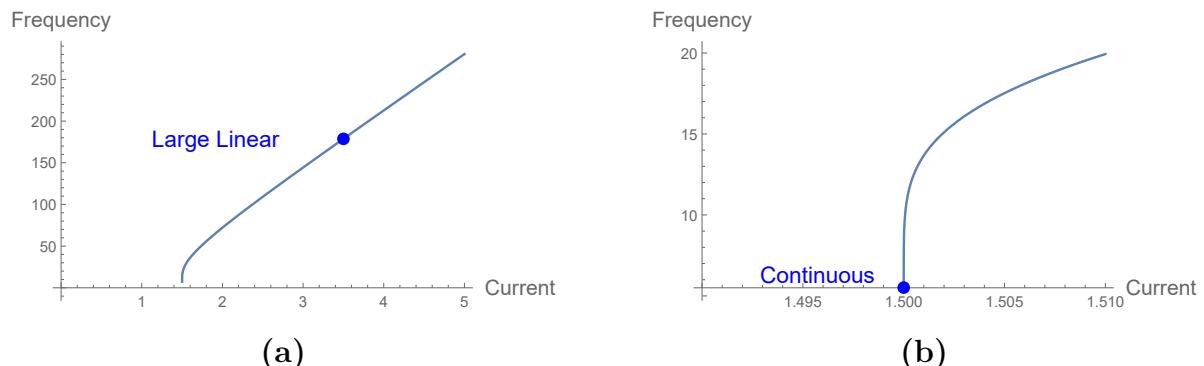


图 2.2 Gain Function

2.2 Hodgkin-Huxley 神经元模型

上个世纪 50 年代，Hodgkin 和 Huxley 基于之前对鱿鱼的巨型轴突进行的实验结果，提出了 Hodgkin-Huxley 神经元模型^[5]，并于 1963 年获得诺贝尔生理学奖，我们下面简述这一模型。

流经神经元细胞膜的离子电流会改变神经元的电位活动。离子电流主要有四种：钠 (Na^+)、钾 (K^+)、钙 (Ca^{2+}) 和氯 (Cl^-)。在各种离子泵的主动运输作用下，这些离子在细胞内外的浓度各不相同。例如，细胞外介质中的 Na^+ 和 Cl^- 浓度较高。相反， K^+ 和其他阴离子通常在细胞内介质中浓度较高。这些带电离子在磷脂双分子层两侧的分布形成了跨膜电位梯度，被称为膜电位。

2.2.1 Hodgkin-Huxley 神经元模型的建立

我们所知晓的各种离子通过神经元细胞膜的动力有两种，一个是离子的浓度梯度，另一个是电势的梯度。比如一个在初始状态为电中性的系统，且钾离子在内部比外部环境的浓度要高，此时会发生钾离子外流，与此同时，这些钾离子也会在内部留下净的负电荷，并携带正电荷到细胞外，经过一段时间，这个过程会在神经元细胞膜两侧形成电势的梯度，与浓度的梯度形成竞争，这会导致钾离子外流减缓，当电势梯度和浓度梯度的效应相当时，达到热力学平衡态，我们称这个状态下对应特殊离子的平衡态电势称为 Nernst 电势 E_{ion} ，描述它的公式为：

$$E_{ion} = \frac{kT}{q} \ln \frac{n_{out}}{n_{in}} \quad (2.10)$$

而实际上，当你检验不同离子在静息电位条件下的 Nernst 电势（计算得到 $E_{K^+} = -83\text{mV} < V_{rest} < E_{Na^+} = +67\text{mV}$ ），你会发现它们彼此不同，也不等于实际的生物神经元细胞中的静息电位 $V_{rest} = -65\text{mV}$ ，并且我们并不会在此时观察到钠离子流入或是钾离子流出的行为。这暗示我们，细胞膜上还有其他的因素来调控离子进出，即，离子是通过电压调控的蛋白质通道来进出神经元细胞的（当时人们并不清楚细胞膜上离子通道的实际情况，这个模型几乎是通过实验数据猜出来的）。

Hodgkin-Huxley 神经元模型通过设定几种离子通道蛋白的门控参数，建立电流方程式 (2.11) 来计算膜电位的变化情况。

$$C_m \frac{dV}{dt} = I - I_{Na} - I_K - I_L \quad (2.11)$$

其中 I_{Na} 是钠离子通道电流， I_K 是钾离子通道电流， I_L 则在 Hodgkin 和 Huxley 的论文中被称为漏电流 (Leak Current)，用来表征氯离子和其他离子流动引起的电流变化。他们的电导可以表示为式 (2.12)，可以认为神经元细胞膜离子通道蛋白由一些“门”开闭控制。

$$\begin{aligned} g_{Na} &= \bar{g}_{Na} m^3 h \\ g_K &= \bar{g}_K n^4 \\ g_L &= \bar{g}_L \end{aligned} \quad (2.12)$$

门控变量由 n , h 和 m 表征， n 代表钾离子通道的开启程度或是概率， n^4 代表着有四个独立的钾离子通道蛋白。钠离子的情况有一点不同， h 因子实际上是起到抑制钠离子内流的作用， m 则是和 n 类似，代表着有三个独立的钠离子通道蛋白。根据 Ohm's Law，我们可以得到式 (2.13) 以及最终的电流方程式 (2.14)

$$\begin{aligned} I_{Na} &= g_{Na}(V - E_{Na}) \\ I_K &= g_K(V - E_K) \\ I_L &= g_L(V - E_L) \end{aligned} \quad (2.13)$$

$$C_m \frac{dV}{dt} = I - \bar{g}_{\text{Na}} m^3 h (V - E_{\text{Na}}) - \bar{g}_{\text{K}} n^4 (V - E_{\text{K}}) - \bar{g}_{\text{L}} (V - E_{\text{L}}) \quad (2.14)$$

其中的 n , h 和 m 也有特定的动力学对应式 (2.15), 设定 α 代表在关闭状态的离子蛋白通道转变为开启状态的比例, β 代表在开启状态的离子蛋白通道转变为关闭状态的比例, 则动力学可以视作一种弛豫过程, 其表达式为式 (2.16)

$$\begin{cases} \frac{dm}{dt} = \alpha_m(1-m) - \beta_m m \\ \frac{dh}{dt} = \alpha_h(1-h) - \beta_h h \\ \frac{dn}{dt} = \alpha_n(1-n) - \beta_n n \end{cases} \quad (2.15)$$

变量代换化为弛豫方程 ($x = m, n$ or h)

$$\begin{aligned} x^* &= \frac{\alpha_x}{\alpha_x + \beta_x} \quad \left[1 - x^* = \frac{\beta_x}{\alpha_x + \beta_x} \right] \\ \frac{1}{\tau_x} &= \alpha_x + \beta_x \quad (2.16) \\ \frac{dx}{dt} &= -\frac{1}{\tau_x} (x - x^*) \end{aligned}$$

2.2.2 Hodgkin-Huxley 神经元模型的性质

表 2.1 和表 2.2 是 Hodgkin-Huxley 神经元模型所需要的实际参数。(Hodgkin-Huxley 神经元实际上有不同的参数选择, 但拟合效果基本一致)

表 2.1 Nernst 电势和离子通道电导参数

x	E_x [mV]	g_x [mS/cm ²]
Na	50.0	120.0
K	-77.0	36.0
L	-54.4	0.3

使用 python 进行数值模拟, 我们可以得到输入电流、膜电位和门控变量随时间的变化图 2.3, 可以看到在输入电流增大的情况下 Hodgkin-Huxley 神经元被激发的频率增高, 这符合我们对生物神经元的预期。除此之外, 我们在 41 毫秒、45 毫秒以及 55 毫秒给予了神经元 3 个短的电流脉冲输入, 可以看到在前两个脉冲输入之后, 神经元并没有被激发, 只有 55 毫秒的时候才被重新激发, 这反映了神经元的一种特征, 我们称之为不应期 (Refractoriness)。从生物学上来说, 这是因为神经元在受到刺激之后在恢复

表 2.2 门变量参数

x	$\alpha_x(u/\text{mV})[\text{ms}^{-1}]$	$\beta_x(u/\text{mV})[\text{ms}^{-1}]$
n	$\frac{0.01(V + 55)}{1 - \exp\left(-\frac{V+55}{10}\right)}$	$0.125 \exp\left(-\frac{V + 65}{80}\right)$
m	$\frac{0.1(V + 40)}{1 - \exp\left(-\frac{V+40}{10}\right)}$	$4.0 \exp\left(-\frac{V + 65}{18}\right)$
h	$0.07 \exp\left(-\frac{V + 65}{20}\right)$	$\frac{1}{1 + \exp\left(-\frac{V+35}{10}\right)}$

的过程中会超极化(hyperpolarizing)，膜上的电压比较低，需要更多的刺激才能达到激发阈值。这在计算机神经网络的单元是不常见的，它们一般只有 0、1 两种状态，而非一个连续的过程，这使得神经元的特征丢失了。与之相反，我们在第 4.1 节 KCN 中保留了这点，以求获得更接近人脑的系统。可以看出，Hodgkin-Huxley 神经元保留了非常完整的神经元功能，几乎就是一个真实的神经元，所以我们在下一章反复的用到它。

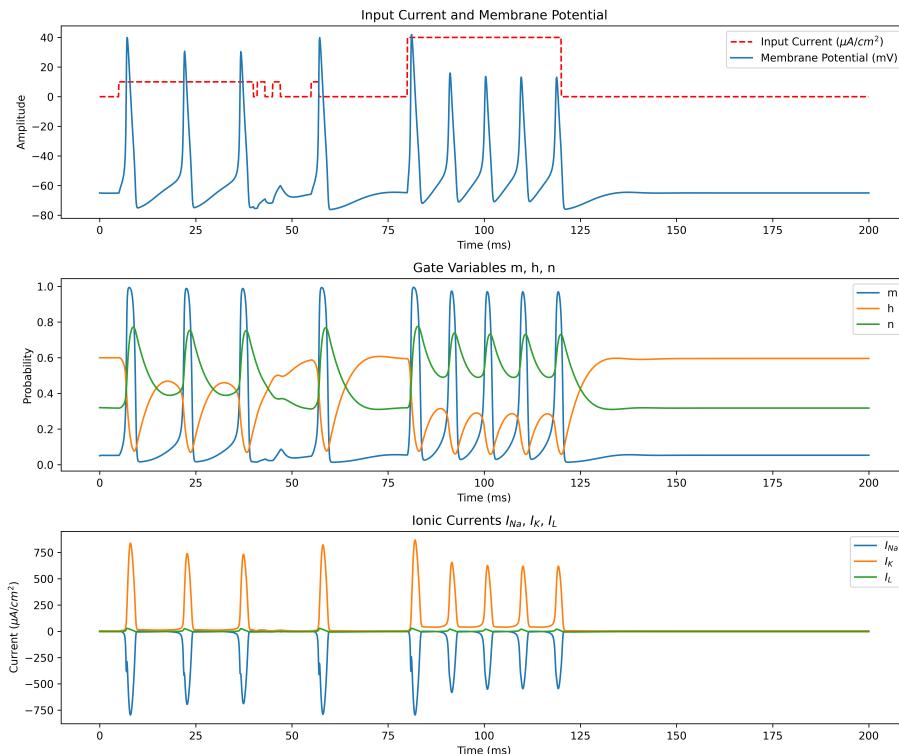
图 2.3 I_{input} 、 V 、 n 、 h 和 m 随 t 的变化

图 2.4 则是门控变量 n 、 h 和 m 和对应的驰豫时间，随膜电位的变化情况，我们可以看到 m 的驰豫时间相比 n 和 h 来说很快，这意味着在处理多变量的时候可以将其视

为常数来简化复杂度。

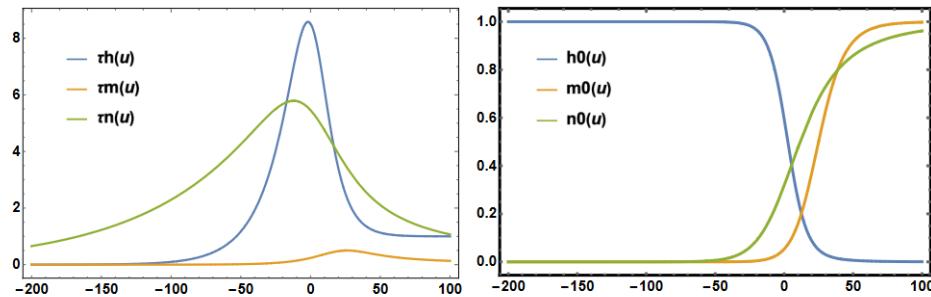


图 2.4 门控变量/驰豫时间-电压

2.3 Ermentrout-Kopell 神经元模型

Ermentrout-Kopell 神经元模型^[6]是一个相对简单的模型，它只有一个状态参量来描述膜电位上的变化。它也是 SNIC Bifurcation 的一个一般形式，这一点会在第 3.1.1 小节中详细讲述，而我们在接下来对它的分析中，也会对这种稳定状态的转变有一个粗略的认知。

2.3.1 Ermentrout-Kopell 神经元模型的建立

Ermentrout-Kopell 神经元模型的表达式为式 (2.17)， I 是输入电流强度，式中还引入了一个余弦函数来刻画周期性质。

$$\frac{d\theta}{dt} = (I + 1) - (I - 1) \cos \theta \quad (2.17)$$

在这个模型中，每当状态变量 θ 经过 $2n\pi$ 时，神经元就会产生一个尖峰，其中 n 为整数。并且在 Ermentrout-Kopell 神经元中，有两个不同的阶段，由参数 I 来分隔。当 I 为负值时， $|I - 1| > |I + 1|$ ，因此我们有两个固定的平衡点，一个是稳定的，另一个则是鞍点，其他的状态点都会倾向于流向稳定点（鞍点除外）。随着 I 变为 0，两个固定点融合成一个 saddle node，如图 2.5 (b) 所示。 $I \leq 0$ 被称为可激发状态，因为在此状态下总有一条轨迹能使状态变量通过激发点 $2n\pi$ 。 $I > 0$ 之后就变到 (c) 对应的图，没有固定点存在，因此状态变量会周期性地在圆周上旋转，这被称为 Limit Cycle (极限环)。这种情况被归类为激发阶段。可被激发阶段和激发阶段之间的过渡即是刚刚提的 SNIC (saddle-node on invariant circle) Bifurcation 不变圆上的鞍节点分岔。

2.3.2 Ermentrout-Kopell 模型的应用

Ermentrout-Kopell 模型最初是为了对动物 Aplysia 中的神经元进行数学描述而开发的，它在描述神经爆发方面表现尤为出色。神经爆发的现象特征是神经元多个膜电位

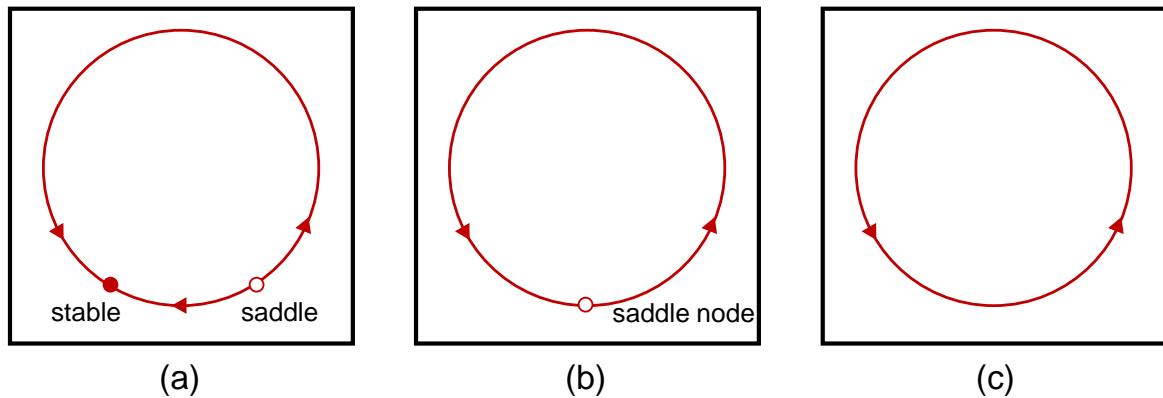


图 2.5 Ermentrout-Kopell 模型在单位圆上的动力学示意图

值的周期性快速振荡与静止态的交替。这种爆发行为通常见于那些负责维持生理稳定节律的神经元，比如控制呼吸、游泳和消化等功能的神经元。例如，呼吸节律的控制就常常涉及到神经爆发，且在一些学术文献中已经有所报道^[8-10]。

除了在神经科学领域的应用，Ermentrout-Kopell 模型也被广泛应用于生物学之外的其他研究领域。2008 年，McKenna 等人基于 Ermentrout-Kopell 神经元动力学，推导出了一种新的最陡梯度下降学习规则^[11]。这个新的学习模型提出了一个假设：神经元的内在动力学足以实现一致的时间编码，而不需要依赖于突触后电流的精确形状。这一点与以突触后电位 (PSP) 形状为核心的 SpikeProp 和 Tempotron 等学习模型形成了鲜明对比。McKenna 等人的研究不仅显示了该学习规则能够在多层网络中实现与 Tempotron 相媲美的学习效果，而且还证明了它能够训练多层网络完成一些 SpikeProp 和 Tempotron 均无法解决的任务。这一发现为神经网络的学习机制提供了新的理论支持，扩展了 Ermentrout-Kopell 模型在现代神经科学以及相关领域的应用前景。

第三章 分岔理论和相位动力学

当我们从科学实际的角度考虑神经元建模时，我们希望的是找到一个能够使用尽可能少的参数或变量来描述其行为的模型。这一追求基于几个重要的考虑。虽然采用多变量参数的模型能够更好地拟合数据，并且更接近真实神经元的行为，但是在设计用于实际应用的神经网络时，复杂的模型往往带来的不仅是高度的不稳定性，还有在计算上的极端复杂性。这种复杂性在需要巨大计算资源的情况下会显著降低神经网络的性价比和实用性。因此，在面对非线性的生物系统时，探索和研究背后的数学结构显得尤为重要。这样的数学结构应该能够提供一种简洁而有效的方式来描述神经元模型，从而构建出性能优越的神经网络。这不仅涉及对神经元动态本质的深入理解，也关乎如何通过简化模型来捕捉关键的生物行为特征。

3.1 分岔理论

如我们在第 2.1 节中提到的，累积放电模型的增益函数在临界激发点是连续的。但其实并非所有神经元模型都遵循这一规律。例如，著名的 Hodgkin-Huxley 神经元模型在临界激发点表现出显著的跳跃，如图 3.1 (b) 所示。根据这种行为的不同，神经科学中通常将神经元分为 type I 和 type II 两种类型。然而，这个分类方法在某些方面显得并不合理。例如，增益函数在临界激发点连续意味着频率无限趋近于零，这表明一个周期的时间会无限延长，这在实际的实验条件下几乎是不可能测量到的。因此，仅仅依赖增益函数的连续性来区分神经元类型似乎有些理论上的不足。在深入分析这一分类方

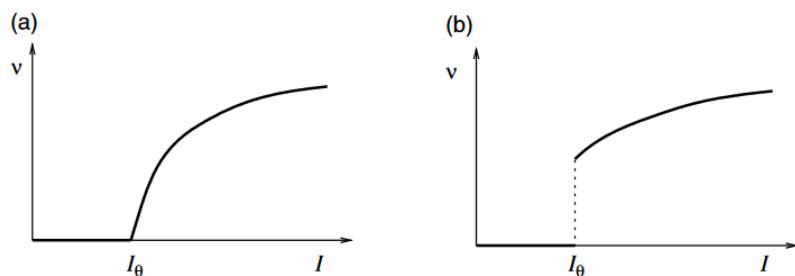
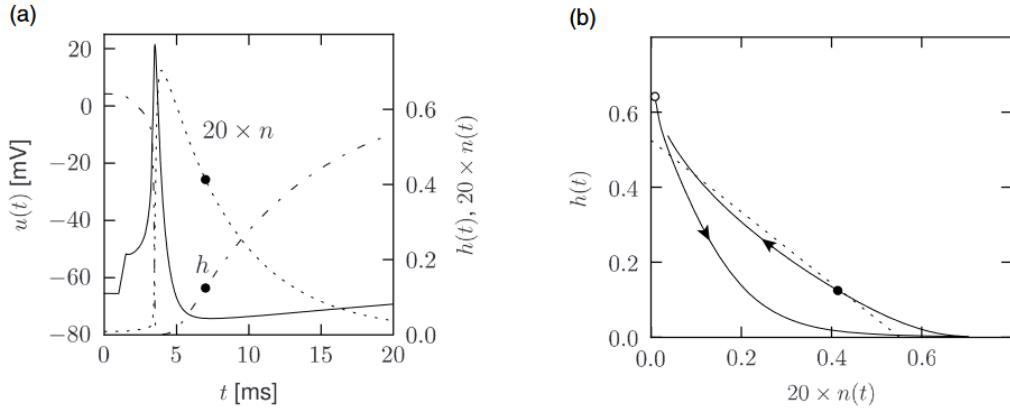


图 3.1 type I 和 type II^[4]

法的基础上，本文意图探索是否存在更深层次的原理或机制，这些机制可能为我们提供一个相对高层次的视角，使我们可以更全面地理解这两种不同类型的神经元。在物理学中，相变过程提供了一种潜在的类比。在相变理论中，物质的状态改变通常伴随着一些宏观可观测的量的突变，类似于神经元模型中增益函数的跳跃现象。通过借鉴物理学中的相变理论，我们可能能够更深入地理解神经元在临界激发点处的行为模式，从而揭示控制这些行为的基本物理和生物学机制。

图 3.2 门控变量 h 和 n 的相似性^[4]

记得我们之前描述过的 Hodgkin-Huxley 神经元模型，他的变量有四个，其中包括膜电位 V 和三个门控变量 n, h 以及 m 。描述 4 维的相空间是困难的，但是中关于弛豫时间和门控变量的图像给了我们暗示，使得我们可以对变量进行简化，根据我们的观察 m 的弛豫时间是比较快的，所以我们可以把它看作已经弛豫到 $m^*(V)$ ，即 $m \rightarrow m^*(V)$ 。根据图 3.2 我们可以近似认为 $w(t) = an(t) = b - h(t)$ ，至此，我们可以将 4 个变量的 Hodgkin-Huxley 神经元模型降维到 2 个变量的式 (3.1)，这也方便我们去观察它在相空间的行为。

$$\begin{aligned} C_m \frac{dV}{dt} &= -g_{Na} m^*(V) [b - w(t)] (V - E_{Na}) \\ &\quad - g_K [w(t)/a]^4 (V - E_k) \\ &\quad - g_L (V - E_L) + I_{ex}(t) \\ \frac{dw}{dt} &= -\frac{1}{\tau_w} [w - w^*(V)] \end{aligned} \tag{3.1}$$

在二维动力系统的相平面中，我们需要零等值线 (Nullclines) 来分析系统的稳定性。简单来说，Nullclines 在这对应的就是 $\dot{V} = 0$ 和 $\dot{w} = 0$ 的曲线，如果两者的交点，则表示 V, w 不再变化，当然这个点可以是稳定的也可以是不稳定的，这取决于局域的 \dot{V} 和 \dot{w} 。在图 3.3 (a) 中我们看到一条实线，它实际上是矢量场给出的状态流动趋势 (矢量由 \dot{V} 和 \dot{w} 构成)，它的左下角放大，得到右侧的 (b)，可以看到有两个交点，左侧实心的点为稳定平衡点，右侧空心的点为不稳定平衡点，这个时候处在稳定点周围的点会倾向于流向它，其它相平面上的点也容易通过 (a) 中的实线回到稳定点对应的这一状态，这对应的是不被激发的神经元，是 $0 < I < I_\theta$ 的状态。而如果 $I > I_\theta$ ， V 对应的 nullcline (图中为 u) 会向上移动，导致交点的消失，从而和外部的实线形成一个 Limit Cycle，相平面的状态点会受到束缚而在极限环上旋转，每转一圈即对应一次激发过程，旋转的频率也对应激发频率。或者直接使用 n, m 和 V 作图 3.4，也同样能看到相空间的一些特征。

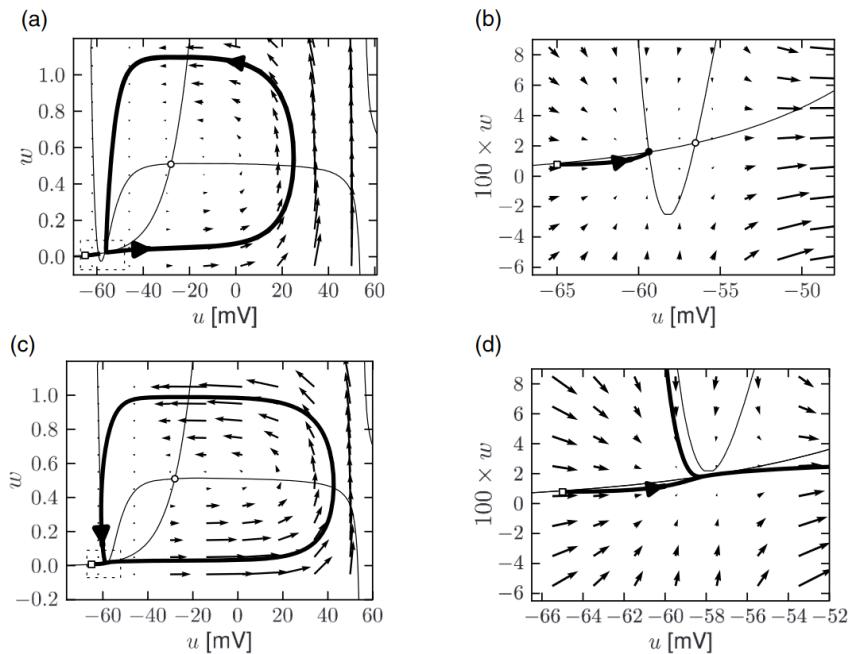


图 3.3 Reduced Hodgkin-Huxley 神经元模型的相平面

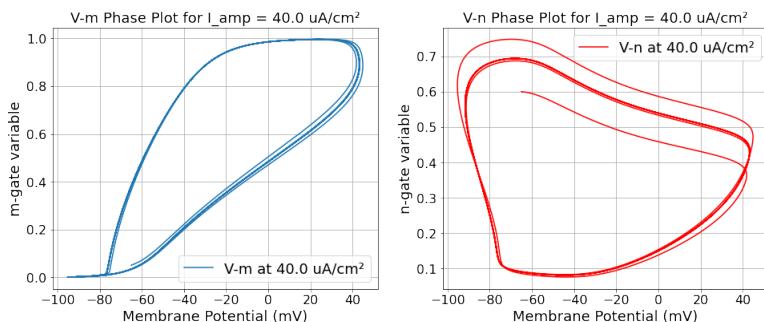


图 3.4 门控变量-膜电位

可以看到随着参数的改变（比如输入电流的变化），系统的一些稳定点和 L.C. 都会发生改变，我们将这种现象称为 Bifurcation（分岔现象）。首先我们从一个简单的例子来看，什么是分岔现象。

Logistic Mapping 是 2 次多项式映射（等效于递归关系），通常被视为非常简单的非线性动力学方程如何产生复杂、混沌行为的原型示例。其表达式为式 (3.2)，其中 x_n 是一个介于 0 和 1 之间的数字，表示现有人口与最大可能人口之比， r 则代表着人口出生率和死亡率所形成增长率。

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n) \quad (3.2)$$

这个非线性差分方程旨在捕捉两种效应：

- (1) 繁殖，当种群数量较小时，种群增长速度与当前种群数量成正比。

(2) 饥饿(与密度相关的死亡率), 即增长率的下降速度与环境的理论“承载能力”减去当前种群数量后的值成正比。

我们可以看下不同 r 值对应的种群演化情况图 3.5, 可以进行分类:

- (1) $r < 1$ 会导致种群灭绝
- (2) $1 < r < 2$ 会使种群增长到一个稳定值 $\frac{r-1}{r}$
- (3) $2 < r < 3$ 会使 x_n 先振荡一小段时间, 随后达到一个稳定值
- (4) $3 < r < 1 + \sqrt{6}$ 时, x_n 会在两个值之间永久振荡
- (5) $4 < r$ 出现混沌行为, x_n 在多个值之间跳跃

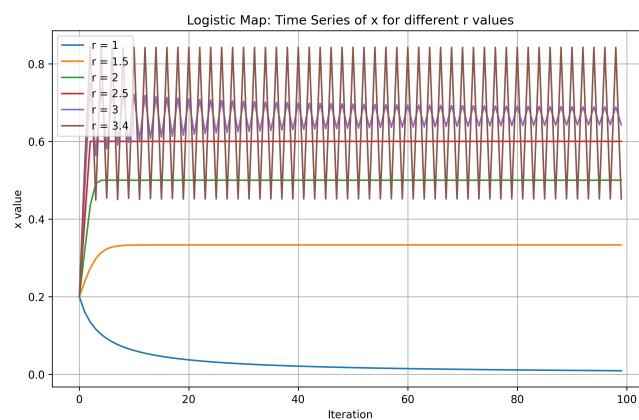


图 3.5 不同 r 值对应的种群演化情况

上面提到的不同情况也可以在下面的分岔图 3.6 中得到检验, 3 之前都只有一个稳定解, 3 到 $1 + \sqrt{6}$ 有两个, 之后就越来越多越来越密。

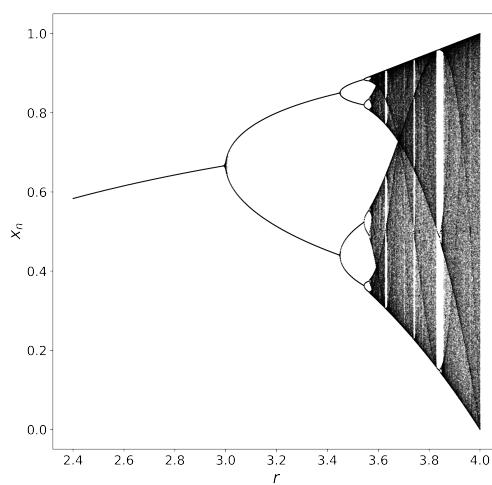


图 3.6 Logistic Mapping 的 Bifurcation

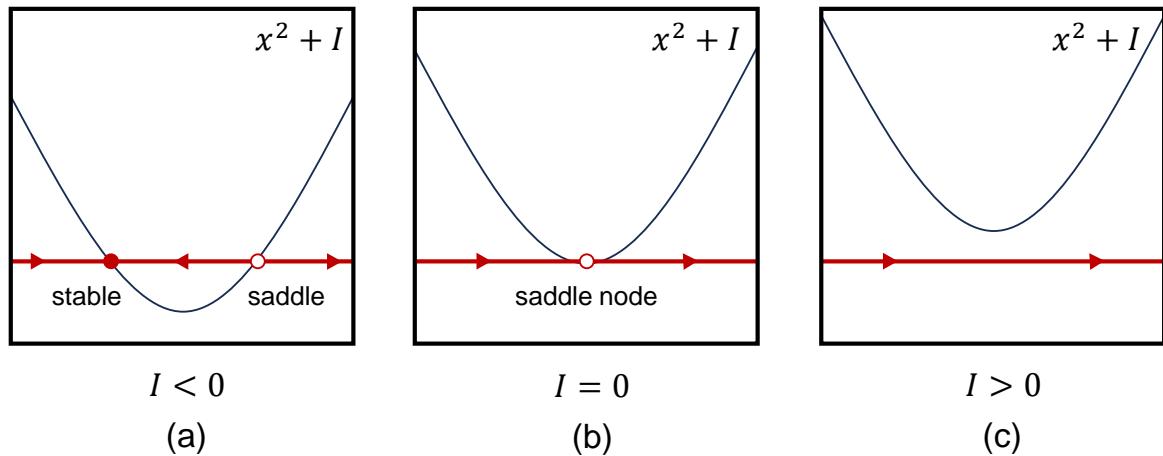
通过上面对 Logistic Mapping 的简单观察，我们可以初步了解一些非线性系统的稳定性变化和分岔现象。如第二章所述，神经元最终处在休息的状态或是周期性激发的状态取决于模型中的输入电流的强度。这两种动力学行为分别对应于两种不同类型的拓扑结构：稳定平衡点和 L.C.。当我们连续地改变神经元模型中的输入电流时，动态行为只是在“量”上发生了轻微变化（比如激发的频率变了，但属于同一模式），但除了分岔点外，在大多数情况下保持本质的不变。动态系统的分岔是指由参数的平滑变化引起的从一种拓扑结构向另一种拓扑结构的过渡，此类参数被称为“分岔参数”，以区别于那些不会导致过渡的参数。在神经元模型中，分岔参数指的是输入电流。分岔的拓扑变化可以是固定点和极限循环的数量或者是稳定性的变化。在本章节中，我们将介绍在神经元模型中出现的两个重要分岔现象。这两种分岔都集中在定点的质变上：要么是定点消失，要么是定点的稳定性发生了变化。前者被称为 SNIC Bifurcation（不变圆上的鞍节点分岔），后者则被称为 Hopf Bifurcation（霍普夫分岔）。

3.1.1 SNIC Bifurcation

在分岔理论的数学领域，Saddle Node Bifurcation（鞍节点分岔）是一种局部分岔，在这种分岔中，动态系统的两个定点（稳定点或不稳定点）相互碰撞并湮灭。鞍节点分岔一词最常用于连续动力系统。下面我们给出鞍节点分岔的一般形式，即式 (3.3)。

$$\frac{dx}{dt} = x^2 + I \quad (3.3)$$

x 在这里是状态变量， I 是对应的分岔参数，它会使抛物线向下或者向上移动。如果 $I < 0$ ，我们会得到两个平衡点，一个是位于 $x = -\sqrt{-I}$ 的稳定点，另一个是位于 $x = \sqrt{-I}$ 的不稳定点；当 $I < 0$ 时，我们在 $x = 0$ 处得到一个 saddle node（鞍点）它既不属于稳定点也不属于不稳定点，因为我们从图 3.7 (b) 中可以看出，位于左侧的状态点会流向 saddle node，而位于右侧的状态点会向远离它的方向流动；当 $I > 0$ 时， x 没有平衡解（此处仅讨论 $x \in \mathbb{R}$ 的情况），这种情况下，所有的初始状态都会向右跑到无限大。

图 3.7 不同分岔参数 I 对应的平衡解

当然，目前讨论中的 saddle node 似乎与我们想要了解的 L.C. 没有关系。实际上，有另一个名字类似的分岔叫做 Saddle Node on Invariant Circle (SNIC)，相当于是在环上发生的鞍节点分岔现象。之后我们还会讨论他们的关系。这里的 Invariant Circle (不变圆) 由连接稳定点和鞍点的两条轨迹组成。我们之所以称之为 Invariant Circle，是因为任何从这个圆开始的解都会保持在这个圆上。当鞍点和稳定点收缩时，小的那条轨迹就会缩小，它在鞍点和稳定点碰撞的瞬间消失，并使整个的起点和终点都是同一个点——“鞍节点”。该点消失后，对应的同轴 Invariant Circle 成为一个 L.C.。而分岔点就出现在鞍点和稳定点凝聚的时刻。正如我们在第 2.3 节提到的的 Ermentrout-Kopell 神经元模型，似乎鞍节点分岔和不变圆上的鞍节点分岔很相像，其一般性公式看上去却不大一致，然而事实并非如此，两者的公式也是息息相关的，我们可以通过简单的推导和映射将两者联系起来。简单来说，我们可以把鞍节点分岔中 $+\infty$ 和 $-\infty$ 处的点首尾连接起来，形成一个环，或者说我们将一条无限长的直线映射到了一个圆环上。这样，如果状态点向右流动到无穷大，它就会通过连接到达负无穷大并继续向右流动，向左也一样。

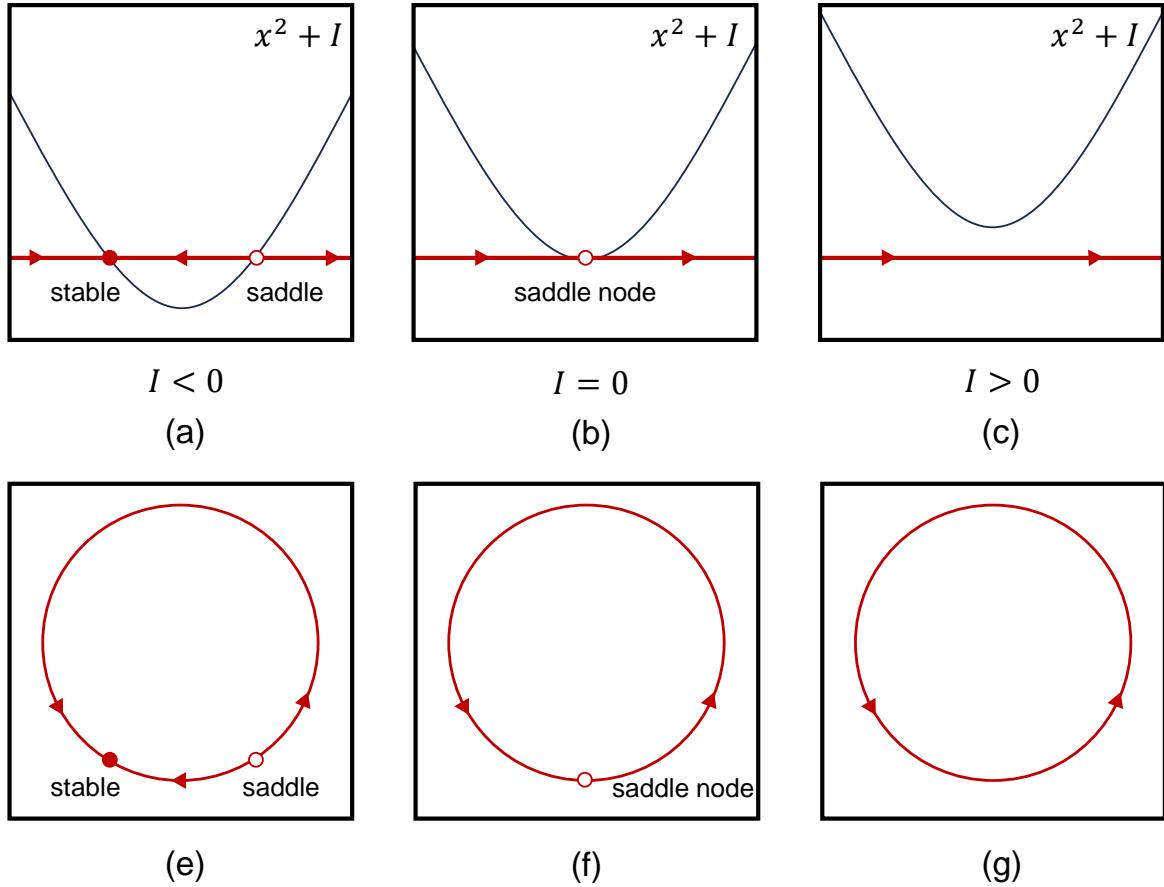


图 3.8 Saddle-Node and SNIC Bifurcation

因此，如果没有一个稳定点，那么无论状态向哪个方向流动，都会一次又一次地经过它的起点，这样，我们就创造了一个 L.C.，如图 3.8 所示。我们令 $\theta = 2\arctan(x)$ ，当 x 趋于 $-\infty$ 时， θ 趋于 $-\pi$ ，而当 x 趋于 ∞ 的时候， θ 趋于 π ， π 和 $-\pi$ 在这对应了同一个状态，至此，我们将完成了将直线映射到了环上。接下来是推导的细节，根据变量代换 $x = \tan(\frac{\theta}{2})$ ，对时间求导数得到式 (3.4)。

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2\cos^2(\theta/2)} \frac{d\theta}{dt} \quad (3.4)$$

鞍节点分岔的一般形式 $\dot{x} = x^2 + I$ 变为式 (3.5)。

$$\frac{1}{2\cos^2(\theta/2)} \frac{d\theta}{dt} = \tan^2\left(\frac{\theta}{2}\right) + I \quad (3.5)$$

在两边乘上 $2\cos^2(\theta/2)$ ，利用三角函数性质得到式 (3.6)。

$$\begin{aligned} \frac{d\theta}{dt} &= 2\sin^2(\theta/2) + 2\cos^2(\theta/2)I \\ &= (1 - \cos\theta) - (1 + \cos\theta)I \\ &= (1 - I) - (1 + I)\cos\theta \end{aligned} \quad (3.6)$$

这正是式 (2.17)，因此，正如之前说的，如果 $I < 0$ ，状态会像正常形式一样流向稳定的固定点。但如果 $I > 0$ ，则不再存在平衡点，从复数平面的相位性质来看，L.C. 的出现显得自然。而在 $I = 0$ 点，即之前发生鞍节点分岔的地方，现在变成了鞍节点向 L.C. 的分岔。

3.1.2 Hopf Bifurcation

在分岔的数学理论中，Hopf Bifurcation (霍普夫分岔) 是一个临界点，在这个临界点上，随着参数的变化，系统的稳定性发生转换，局部改变定点的稳定性而使其出现或消失 L.C.。更准确地说，当系统参数越过临界值时，固定点附近线性化对应有一对越过复平面虚轴的复共轭特征值时，它就会出现霍普夫分岔。霍普夫分岔的一般形式为式 (3.7)。

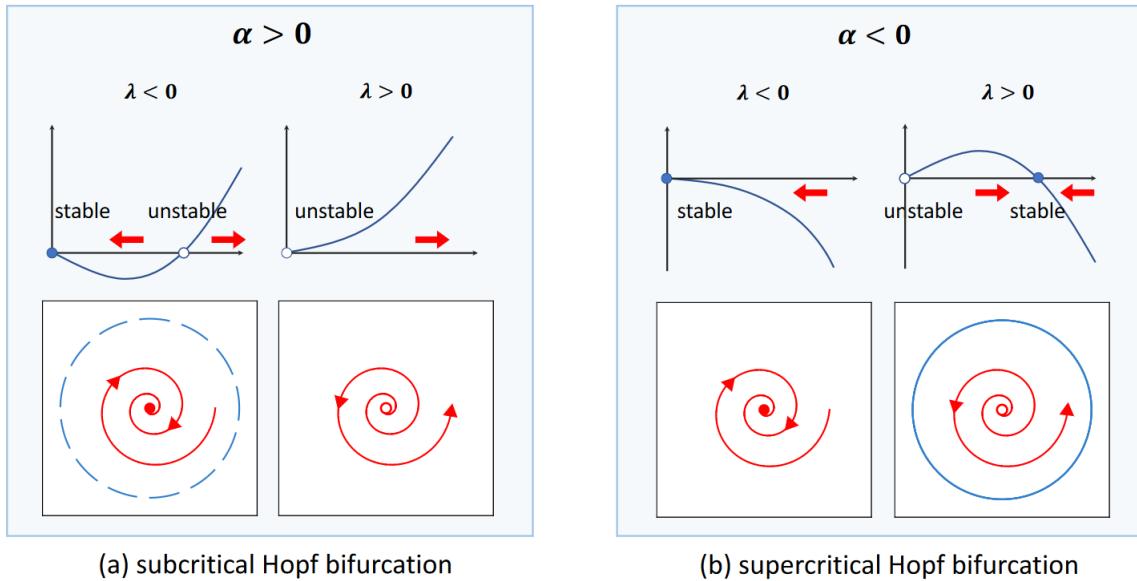
$$\frac{dz}{dt} = (\lambda + i)z + (\alpha + \beta i)z^3 \quad (3.7)$$

λ 、 α 和 β 都是实数， z 是复变量，为了更好的描述周期旋转行为，我们将一般形式式 (3.7) 转化到极坐标来表示，得到式 (3.8) 和式 (3.9)。

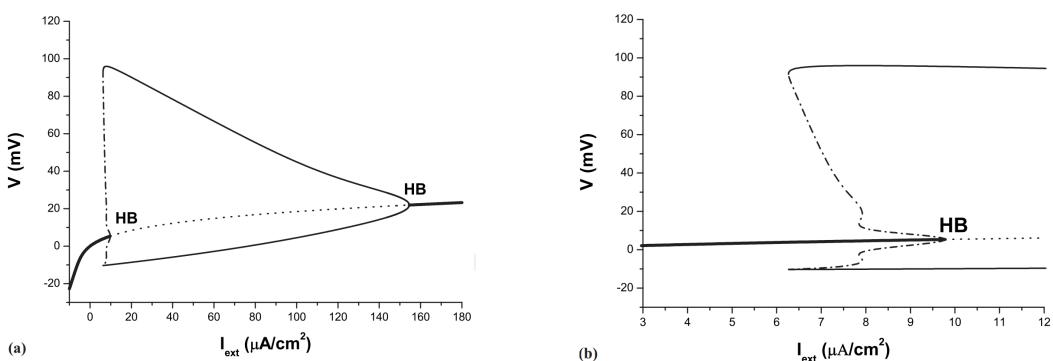
$$\frac{dr}{dt} = r(\lambda + \alpha r^2) \quad (3.8)$$

$$\frac{d\theta}{dt} = 1 + \beta r^2 \quad (3.9)$$

假设 β 参数为正。此时角方向运动相对简单，总是逆时针旋转。如果 λ 与 α 同号，则径向运动中只有一个固定点，即 $r = 0$ ，但如果 λ 与 α 异号，则径向运动中还有一个固定点 $r = \sqrt{-\frac{\lambda}{\alpha}}$ 。接下来我们来看，如果我们在一个固定的分岔参数 α 下，将分岔参数 λ 从负调整为正，会发生什么情况。当为 λ 负值时，径向动力学方程有三个解 $r = 0, \pm \sqrt{\frac{\lambda}{\alpha}}$ 。由于 r 的定义，我们只关注非负解。在复平面上，这个 $r = 0$ 的解代表一个固定点，而非零的正数解可以看作一个圆的幅长（弧长）。因此，在原点上有一个稳定的固定点，在其周围有一个幅长为 $\sqrt{\frac{\lambda}{\alpha}}$ 的不稳定 L.C.。固定点和 L.C. 之间的状态点将以螺旋方式流入稳定的固定点，而 L.C. 之外的状态则流走。随着参数的增大（但仍为负值），非零解越来越接近零，这使得 L.C. 的幅长越来越小。当参数为零时，不稳定的 L.C. 收缩到稳定点。由于 L.C. 和固定点之间的区域缩小为零，整个空间与不稳定 L.C. 外的空间具有相同的性质。因此，固定点变得不稳定。当 λ 为正值时，径向函数是一个严格递增的函数，且在原点只有一个解。因此，复平面上只有一个不稳定点。霍普夫分岔发生时的符号变化条件 $\alpha > 0$ 称为 Subcritical Type(亚临界型)。

图 3.9 不同分岔参数 λ, α 对应的霍普夫分岔^[12]

现在假设 $\alpha < 0$ 。当 λ 为负值时，径向动力函数是一个严格递减函数，因此系统在原点上只有一个稳定的固定点。当 λ 参数增大到零时，原点处的斜率变平。当参数为正时，径向函数弯曲，有三个解 $r = 0, \pm\sqrt{\frac{\lambda}{\alpha}}$ 。原点处的斜率变为正值，破坏了节点的稳定性（因为此时它右侧的状态点会远离它）。当霍普夫分岔在 $\alpha < 0$ 的条件下发生 λ 符号变化时，称为 Supercritical Type (超临界型)。在 Hodgkin-Huxley 模型中，我们也可以看到霍普夫分岔图 3.10。图 3.10 (a) 中，左侧的霍普夫分岔，先是一个稳定的固定点变成了不稳定的 L.C. 和它，L.C. 逐渐变成稳定的，而固定点变为不稳定的，所以是亚临界型，右侧的则是由稳定的 L.C. 变为稳定的固定点，所以是超临界型。

图 3.10 Hodgkin-Huxley 模型的霍普夫分岔^[13]

回忆之前第 3.1 节提到的 Type I 和 Type II 两种类型的神经元。它们是否能用我们刚刚研究的两种分岔来区分呢，答案是肯定的。事实上，霍普夫分岔对应的是 Type II 类型的神经元，它从一个稳定固定点变成了有限周期的 L.C.，这正是从静息状态转变

成了一个有限周期激发的状态。而 SNIC 分岔则对应了 Type I 类型的神经元，这是因为，外加电流增大时，在两个固定点融合的区域，它的动力学无限缓慢，这对应了 Type I 类型的神经元的增益函数在相变点处连续，即频率极小的阶段。

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega(1 - \epsilon \cos \theta) \quad (3.10)$$

$$\epsilon = \frac{1 - I}{1 + I}, \quad \omega = 1 + I$$

更具体一点，我们以 Ermentrout-Kopell 模型为例，稍微对他做一下形式变化得到式 (3.10)，画出不同 I 对应的相角速度-相位曲线可以看出， $I = 0$ 时，两个解重合（0 和 2π 对应同一个点），且此时相角速度等于零，确实对应了周期无限长的分岔点。

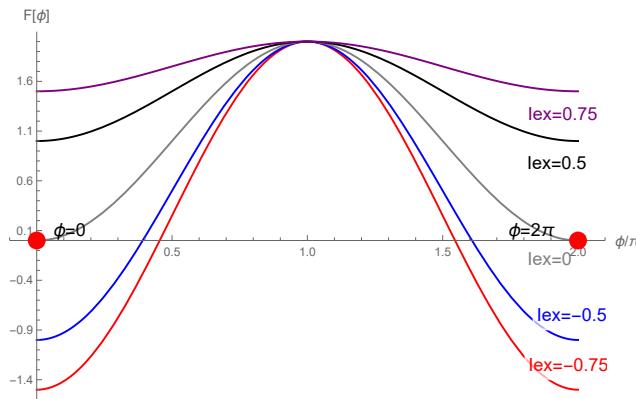


图 3.11 不同 I 对应的角速度-相位曲线

3.2 神经元的相位动力学

3.2.1 神经元中的 Mode-locking

锁模 (Mode-locking) 是物理学和生物学复杂系统中一种常见的现象。比如物理学中著名的量子霍尔效应 (QHE)，如图 3.12 所示。而同样的，生物系统中也有类似的行为，就我们讨论的神经元来说，鱿鱼的巨轴突被发现在被周期性电流输入刺激时会有锁模^[14]，神经元对外部周期性刺激的锁定模式为 $n : m$ (n 指动作电位的数量， m 指一定时间段内刺激的周期数)。

3.2.1.1 Hodgkin-Huxley 神经元模型的 Mode-locking

在过去建立的模型当中，Hodgkin-Huxley^[16]、Izhikevich^[17] 和 FitzHugh-Nagumo^[18] 等模型中，对这一模式进行了深入研究。其中，Hodgkin-Huxley 神经元模型通过在传统

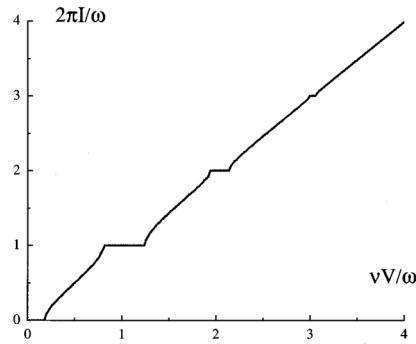


图 3.12 量子霍尔效应中的锁模^[15]。在这个系统中 $I = \frac{1}{2\pi} \frac{d\theta}{dt}$, $V(t) = V_{dc} + V_{ac} \sin(\omega t)$, 当直流成分增加时, 我们会看到整数倍频率锁模的平台的出现。

的激发模型中考虑离子通道的因素获得了巨大的成功, 它非常接近真实的神经元, 我们依旧以它为例子来观察 mode-locking 在神经元中的具体现象。

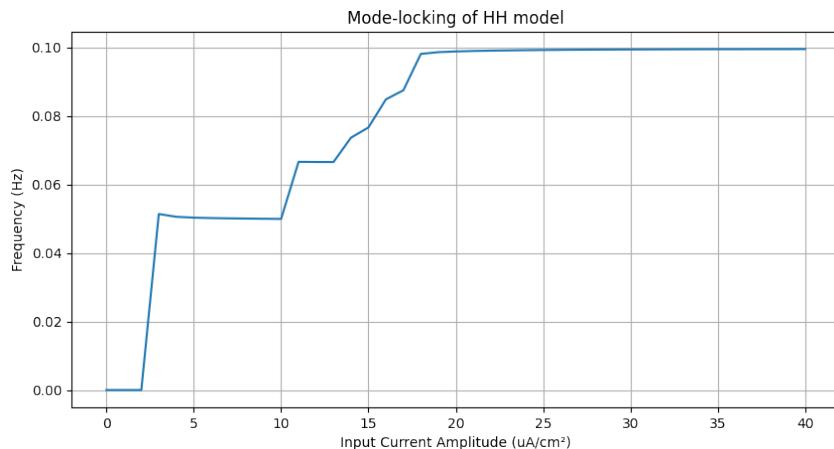


图 3.13 频率与电流强度的关系。 $f_{input} = 0.1\text{Hz}$

如图 3.13 所示, 当电流强度持续增大的时候, 出现了一些频率的平台, 这代表 Hodgkin-Huxley 神经元模型有着锁模的行为。这些平台显示了神经元是如何锁定交流信号的, 并具有较宽的直流容错性, 换句话说, 神经元固有的特性中包含了噪声消除功能, 这在信息处理中可能非常重要。

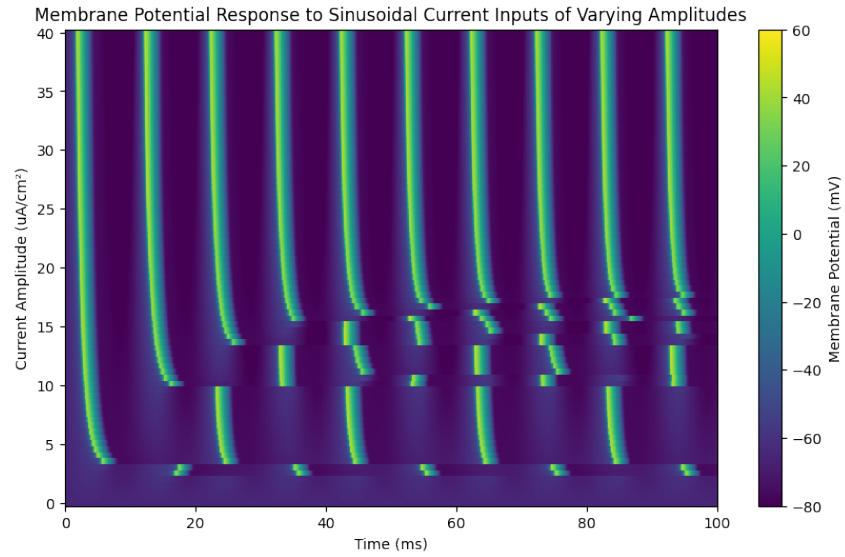
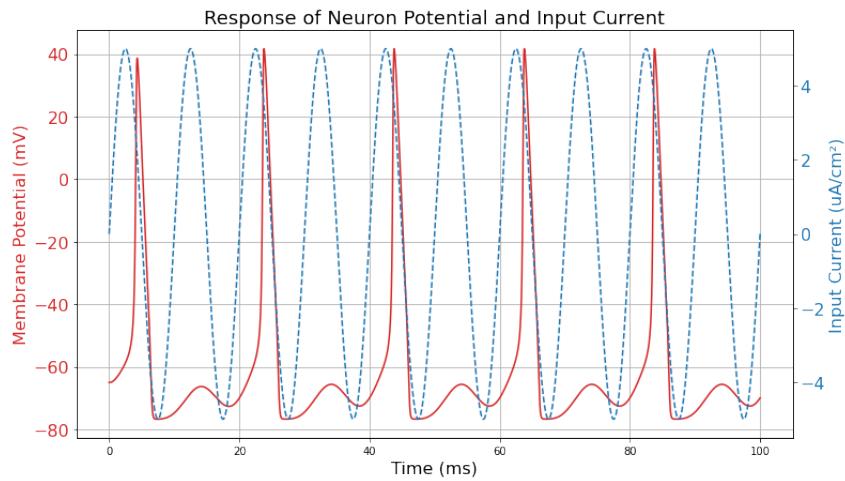


图 3.14 电流强度-时间-频率色温图

我们通过将不同的膜电位用不同色温显示，横坐标为时间，纵坐标为电流强度，来进一步观察 Hodgkin-Huxley 神经元模型锁模的行为。对应图 3.13 中 I 在约 $2.5\mu A/cm^2$ 和 $10\mu A/cm^2$ 之间，频率不变，图 3.14 中，在同样电流位于 $2.5\mu A/cm^2$ 和 $10\mu A/cm^2$ 时，出现等间隔垂直于 x 轴的条带，这正是这一段 I 的范围频率相等的佐证，因为同样的膜电位将对应同一种颜色，垂直黄绿条带的出现证明，他们在同一时刻达到了最高值，其它时间点的膜电位也是一致的。

图 3.15 $I = 5\mu A/cm^2$, 膜电位-时间

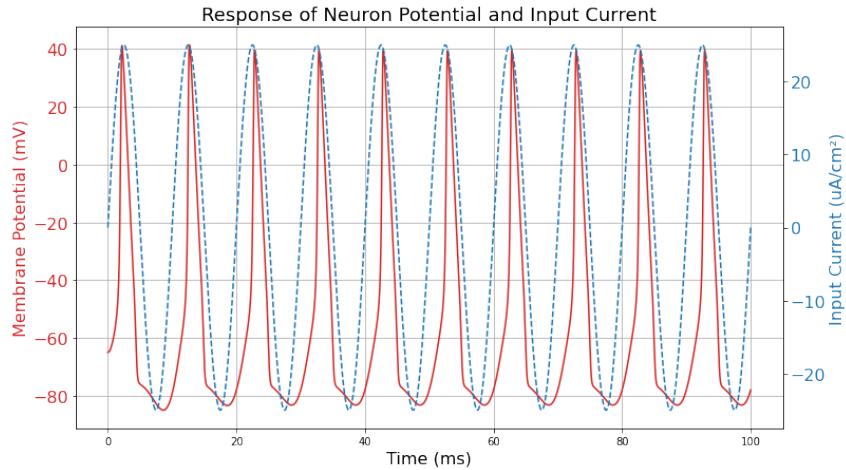


图 3.16 $I = 25\mu A/cm^2$, 膜电位-时间

我们从膜电位和输入电流随时间的变化图来验证频率, 图 3.15 和图 3.16 中的实线是膜电位随时间的变化, 而虚线则是外界输入的周期性电流。图 3.13 可以看到当 $I = 5\mu A/cm^2$ 时, Hodgkin-Huxley 神经元激发的频率为 $0.05Hz$, 然后对应的 $I = 5\mu A/cm^2$ 膜电位随时间的变化图, 图 3.15 中, 实线的频率也的确为虚线的一半。当 $I = 25\mu A/cm^2$ 时, 图 3.13 中的频率为 $0.1Hz$, 回到图 3.16, 实线的频率和虚线的一致, 刚好是 $0.1Hz$ 。

3.2.2 $U(1)$ 神经元动力学

锁模现象在神经科学界早已为人所知, 但其深层含义似乎被忽视了。首先, 在存在随机噪声的情况下, 锁模现象为神经元之间的信息传递提供了一种稳定的方法。此外, 锁模现象体现了潜在的非线性的相位动力学, 而我们似乎也在各种神经元中, 如 Hodgkin-Huxley 神经元或是 Ermentrout-Kopell 神经元, 看到了 L.C., 这同样也是相位动力学的特征。为了揭示潜在的相位动力学, 我们引入了一个复数的动力学变量来描述神经元动态。

$$z(t) = r(t)e^{i\varphi(t)} \quad (3.11)$$

其中, $r(t)$ 表示激发幅度, $\varphi(t)$ 表示发射过程中的相位。我们认为尖峰神经元的基本自由度是膜电位 $V(t) = r(t) \cos \varphi(t)$ 和相位 $\varphi(t)$ 。相位 $\varphi(t) = 0, \pi$ 分别对应于电位的最大值和最小值。当尖峰神经元完成一个完整的激发周期时, 可将其视为相位动力学中旋转了 $\Delta\varphi = 2\pi$ 的过程。一般来说, 角速度并非恒定, 而是通常依赖于其对应的相位, 如图 3.17 所示。

$$\frac{d\varphi}{dt} = \Omega(\varphi) \quad (3.12)$$

$$f = \frac{1}{\Delta t_f} = \left[\oint \frac{d\varphi}{\Omega(\varphi)} \right]^{-1} \quad (3.13)$$

请注意，神经元的激发频率可被视为相位动态的表象，换句话说，它是由周期运动中的角速度 $\frac{d\varphi}{dt}$ 决定的。该关系如式 (3.13) 所示。从频率关系来看，激发频率主要由的瓶颈效应决定，因为在式 (3.13) 我们相当于对角速度的倒数积分，所以角速度越小的地方，占比越大。在本例中，如图 3.17 所示，瓶颈效应在 $\theta \cong \pi$ 到 $\theta \cong 1.25\pi$ 的区间，这一段微小的差异都会对激发频率产生重大影响。另一方面，在不同的输入电流条件下，角速度最快的区域 $\theta \sim [1.5\pi, 2\pi]$ ，的贡献反而相对较小。

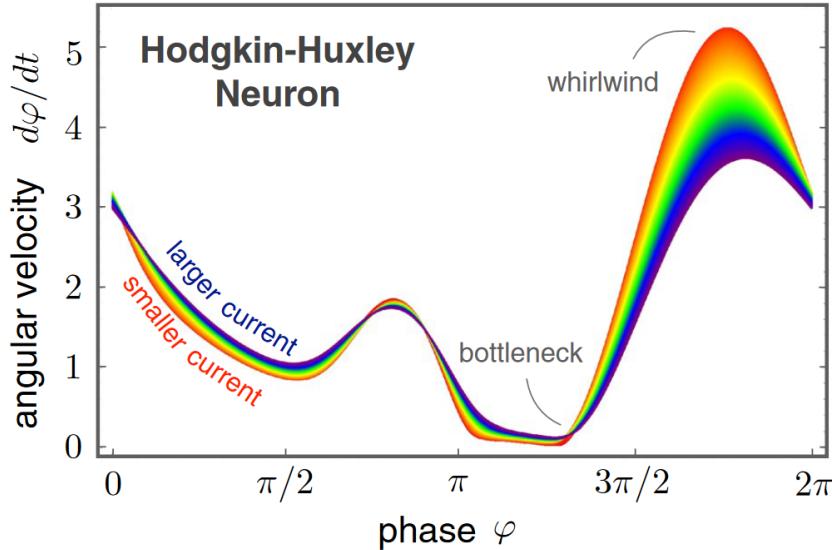


图 3.17 Hodgkin-Huxley 神经元的非均匀相位动力学^[7]。在 $6.3\mu A/cm^2$ (红色) 到 $46.3\mu A/cm^2$ (蓝色) 的电流刺激范围内，我们发现整体形状基本保持不变。

将径向动力学与超临界霍普夫分岔相结合，将相位动力学与不变圆上的鞍节点分岔相结合，我们在复平面上建立了一个最小模型来捕捉神经元行为，包括静息态、可兴奋态和周期性激发态。我们将这一模型命名为 $U(1)$ 神经元模型^[7]：

$$\frac{dz}{dt} = - (a + b|z|^2) z + i(\omega + cz + \bar{c}z) z \quad (3.14)$$

其中， a, b 是决定超临界霍普夫分岔的参数， c 是决定不变圆上鞍节点分岔的参数。如果我们用极坐标来表示这个模型，就能更清楚地看到分岔是如何发生的。乘以虚数 i 的动力学部分原来是旋转动力学，而左侧的项则是径向部分。

$$\begin{aligned} \frac{dr}{dt} &= - (a + br^2) r \\ \frac{d\theta}{dt} &= \omega + 2cr \cos(\theta + \phi) \end{aligned} \quad (3.15)$$

以角向部分为例，我们可以对 $U(1)$ 神经元输入周期性电流，同样也观察到了 Mode-Locking 的情况，如图 3.18

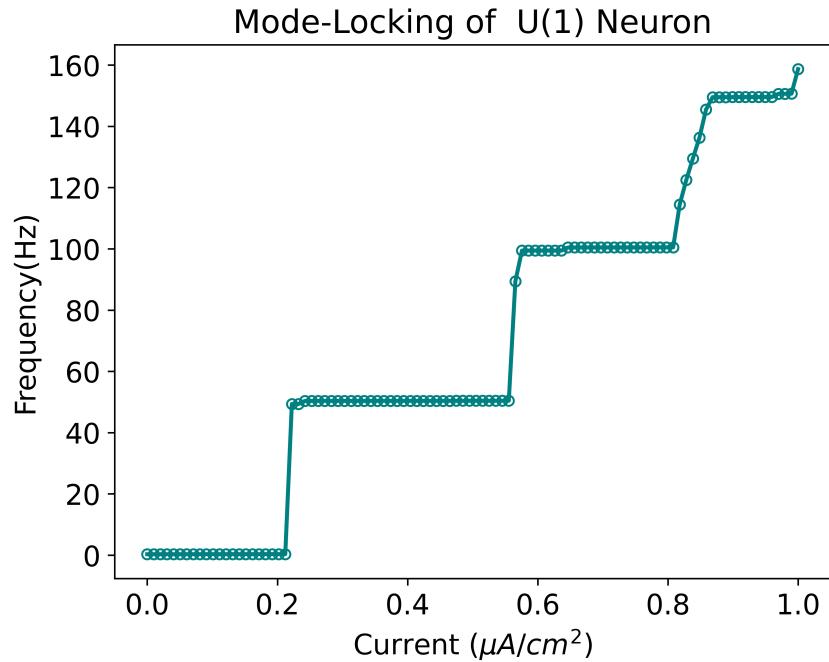


图 3.18 $U(1)$ 神经元中的 Mode-Locking

这说明 $U(1)$ 神经元不仅能实现用于分类 Type I II 两种类型的神经元的分岔，也抓住了 Mode-Locking 中神经元的所具有的相位动力学。

第四章 KCNN

正如上一章所谈到的，接近真实生物的神经元模型，诚然，它可以让人们对神经细胞的构造和离子通道等生物信息有所了解，也能模拟很多的神经元特性，其四维复杂性还是增加了计算上的难度。 $U(1)$ 神经元则抓住了其本质的动态特性，并将其复杂性降低到二维，仍能重现不同神经元模型的结果。从理论上来说， $U(1)$ 神经元确实可以被视为最小神经元模型之一。然而，把应用在网络中时，我们需要应用四阶龙格库塔方法去得到精确的结果，这既耗时又耗内存，所以在计算机科学中， $U(1)$ 神经元网络可能称不上一个能有效利用的模型。为了保留相位动力学特性，同时降低计算成本，我们将从一个著名的神经元模型 Kinouchi-Copelli 模型出发，构建包括了全连接 (Fully-Connected) 和正方形格子 (2D Grid) 两种连接方式且考虑了相位相互作用的神经元网络，最后研究网络中的两个集体激发的相变行为。

4.1 Kinouchi-Copelli 神经元

Kinouchi 和 Copelli 为了研究人体感官的灵敏度是否来源于相变^[2]，建立了 Kinouchi-Copelli 神经元模型，我们可以将它视作 $U(1)$ 神经元的离散版本。Kinouchi-Copelli 神经元一共有 n 个状态：0, 1, 2, …, $n-1$ 。其中 0 代表可以激发的状态，1 代表激发的状态，剩下的则是不可以激发的状态（不应期）。第 i 个神经元被第 j 个神经元激发的概率是 p_{ij} ，如果考虑对称的情形则 $p_{ij} = p_{ji}$ ，系统的局域分支比率是 $\sigma_j = \sum_{i=1}^{K_j} p_{ij}$ (K_j 是第 j 个神经元的连接数)，局域分支比率 σ_j 代表了由第 j 个神经元在下一时刻于网络中激发的神经元的平均数，象征着它在网络中传递这种激发的能力，由于 Kinouchi 和 Copelli 采用的是 ER 随机图，此时 σ_j 的分布接近一个钟形曲线，为了得到整个系统的 σ ，我们要对它求平均： $\sigma = \langle \sigma_j \rangle$ ，同时我们可以知道 $p_{max} = \frac{2\sigma}{K}$ ($\sigma < K/2$)。

假设 t 时刻（采用离散时间演化）的状态为 $S_i(t)$ ， i 代表第 i 个神经元，Kinouchi-Copelli 神经元状态的动力学过程遵循两条规则：

1. **状态值为 0**， $S_i(t) = 0$ 的神经元受它连接的状态值为 1 的神经元影响，在 $t+1$ 时刻，要么被激发，要么不被激发，维持状态值为零，激发的概率为 $1 - \prod_{j=1}^{K_i} [1 - p_{ij}\delta(S_j(t), 1)]$ ，即状态值为 1 的所有神经元都不激发第 i 个神经元这一事件的补集的概率（至少有一个状态值为 1 神经元激发了它）。
2. **状态值不为 0**，激发状态的神经元 $S_i(t) = 1$ 和不应期 $S_i(t) = 2, 3, \dots, n-1$ 的神经元状态值会在下一时刻直接加 1（除了 $S_i(t) = n-1$ 的神经元的状态值会在下一时刻折返到 0），即 $S_i(t+1) = S_i(t) + 1$ ，用数学式表达为： $S_i(t+1) = [S_i(t) + 1] \bmod n$ 。

至此，我们知晓了 Kinouchi-Copelli 神经元动力学演化规则，我们利用它来建立网络。我们考虑高度对称的情况，在我们即将讨论的两个网络中，每个神经元的连接数 K 和 p_{ij} 都相等，且我们假设 p_{ji} 在 $[0, p_{max}]$ 是等概率分布的，便可以得到 $p_{ij} = p_{ji} =$

$2 \times \frac{\sigma}{K} \times \text{random}(0, 1) \sim \frac{\sigma}{K}$ 。同时，为了研究神经元网络关于集体激发状态的相变，我们需要量化它的激发程度，定义 t 时刻活跃度为 ρ_t ，稳定时平均活跃度 $F = \frac{1}{T} \sum_t \rho_t$ 。

4.2 全连接 KCNN

顾名思义，全连接即指每个神经元都和自己以外的所有神经元连接，首先，如图 4.1 所示，我们可以先观察不同 σ 对全连接网络随时间演化的影响。

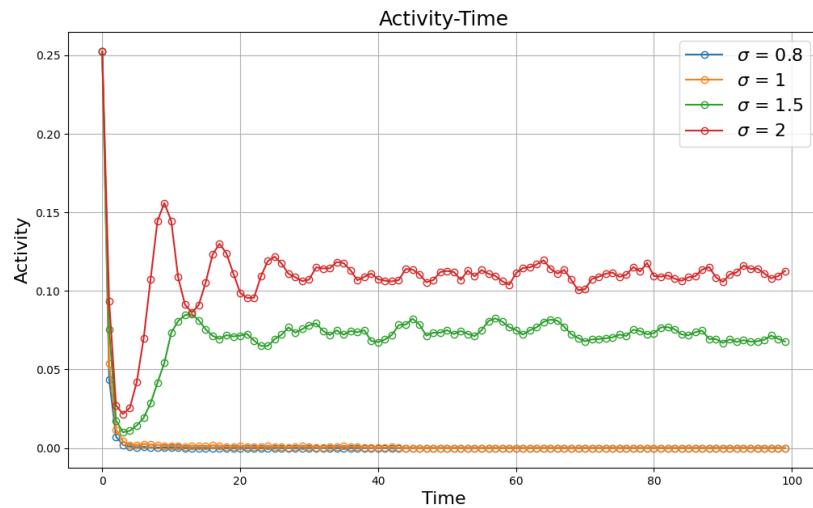


图 4.1 神经元网络活跃度随时间的变化。(神经元数量 $N = 10000$, 状态数 $n = 5$ 。)

可以看到， $\sigma = 1, 0.8$ 的神经元网络活跃度随时间很快地减少到 0，而 $\sigma = 1.5, 2$ 的两个神经元网络，活跃度先是下降，然后回升到一个相对稳定的值附近震荡，这是因为 σ 较小的神经元网络，激发的“传播能力”较差，不足以在下一时刻激发足够的神经元，活跃度自然就慢慢降低到 0 了，就和我们在第 3.1 节中描述的 Logistic Mapping 一样，繁殖率太低的种群会随时间数量减少，趋于灭绝。反之， σ 较大，系统激发“传播能力”较强，活跃度会能涨到一个值，并稳定下来。

4.2.1 平均场理论计算

那么我们会思考，这个可以得到非零的平均活跃度的界限在哪，换言之，从网络“静止”状态到稳定激发状态的相转变是在 σ 多大的时候发生的。由于我们假定的对称性，此时全连接 KCNN 与 Mean-Field (平均场) 的结果是等价的。我们可以用平均场理论来初步计算相变点的 σ 值，定义相变点处的 $\sigma = \sigma_c$ 。 F 是一段时间的激发比例的平均，我们假设时间步足够大的时候有稳态解，此时 F 基本上是个常数，那么下一时刻的 $S = 2$ 的神经元比例也是 F ，再下一时刻的 $S = 3$ 的神经元比例也是 F ，以此类

推，除了状态为 0 的神经元比例 $P(0)$ 有些不同，其他状态比例基本都是 F ，我们可以得到 $P(0) = 1 - (n - 1)F$ ， F 的值由式 (4.1) 的解给出。

$$\rho(t+1) = \rho(t) = (1 - (n - 1)F)(1 - \frac{\sigma}{N-1})^{\rho(t)(N-1)} \quad (4.1)$$

我们将 $\rho(t+1)$ 作为 y 轴， $\rho(t)$ 作为 x 轴，作出曲线 $\rho(t+1) = \rho(t)$ 和 $\rho(t+1) = (1 - (n - 1)F)(1 - \frac{\sigma}{N-1})^{\rho(t)(N-1)}$ 。

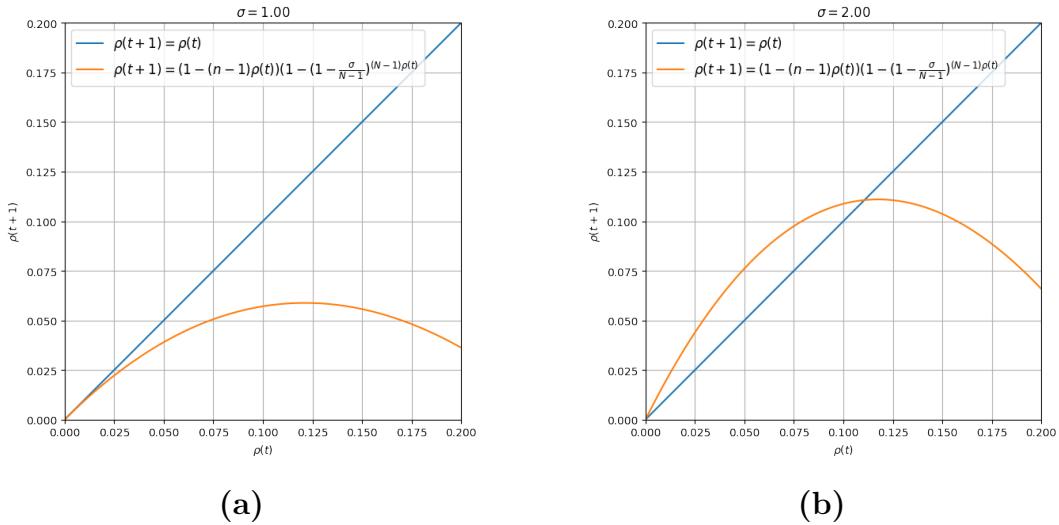


图 4.2 $\sigma = 1, 2$ 平均场的解

$\sigma < 1$ 时，直线与曲线仅有 $(0, 0)$ 一个交点，故最后的 F 也为 0； $\sigma = 1$ 时，直线与曲线刚好在 $(0, 0)$ 处相切， $F = 0$ ； $\sigma > 1$ 时，直线与曲线有两个交点，一个为零，一个不为零， F 等于交点处的值，故此时 KCNN 可以有稳定的激发状态。于是我们从平均场理论计算中得到相变点的 $\sigma = 1$ 。

4.2.2 数值计算

我们利用 Python 构建全连接 KCNN，计算不同 σ 对应的 F ，并与理论值进行对照。太小的神经元数量可能会容错率的降低，受初始值的影响大，可能在未达平衡时由于震荡活跃度减到 0，所以此处我们构建的是神经元数量 $N = 10000$ ，状态数 $n = 5$ 的全连接网络。

图 4.3 中红色虚线为理论计算的结果，蓝色的点则是数值计算的结果，可以看到两者在 $\sigma = 1 - 3$ 的区间对应的活跃度符合的很好，相变点也与预测的一致，为 $\sigma = 1$ 。这说明全连接网络，可以借由平均场理论计算预测，同时也说明，随着参数 σ 的变化，系统确实存在一个从“静止”状态到稳定激发状态的相转变。

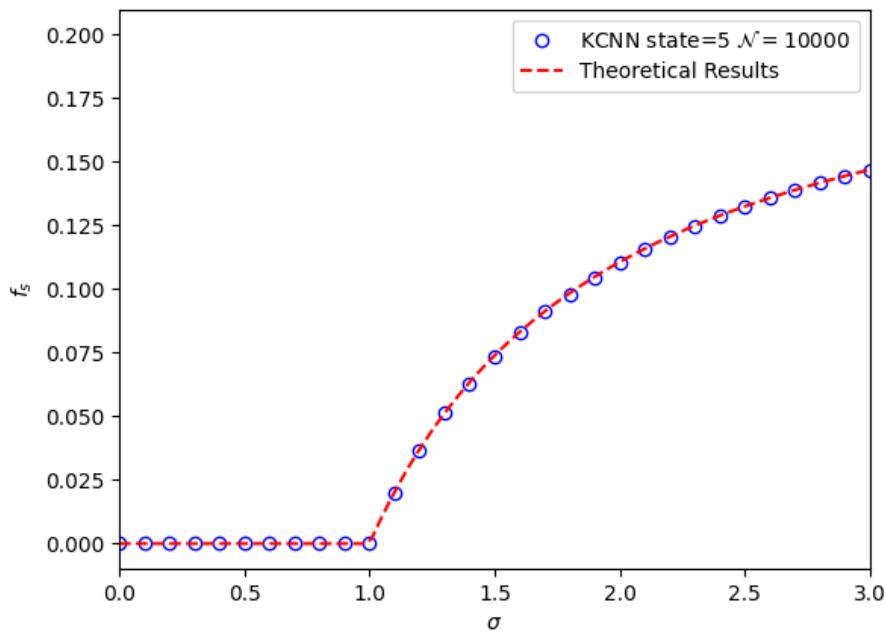


图 4.3 F - σ 图, Mean-Field 理论计算值与全连接网格模拟对比

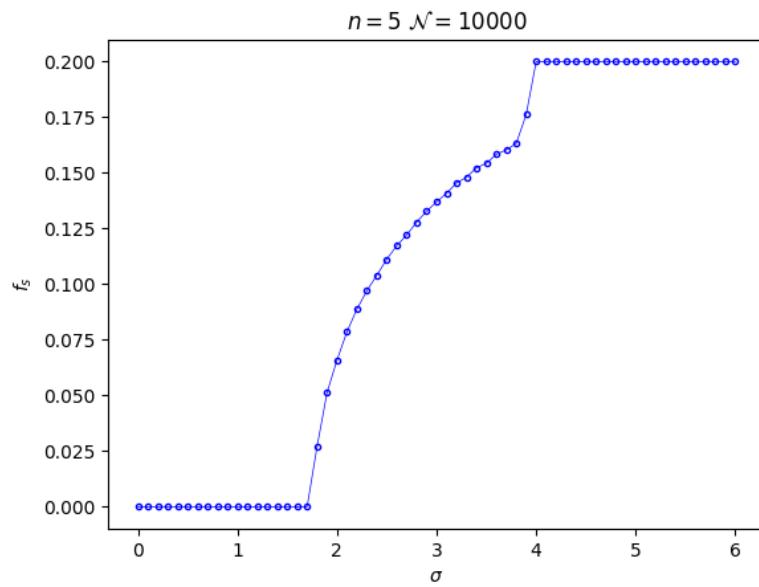
4.3 2D Grid KCNN

我们来看另一个网络, 正方形格子网络, 每个神经元都有上下左右四个邻居, 我们无法再次使用平均场理论, 虽然每个连接是一样的, 但这个系统中的神经元并没有跟所有的神经元连接, 连接数要小得多, 动力学是局域的。

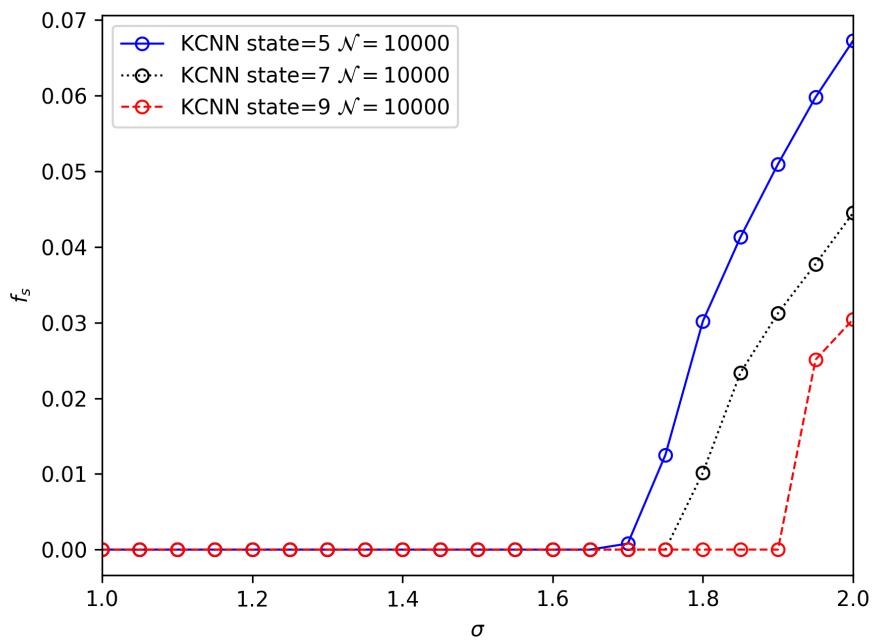
4.3.1 2D Grid 的相变点偏移

仍按 $N = 10000$, $n = 5$ 的参数构建网络, 但是切换连接方式为 `nx.grid_2d_graph`, 边界设置为周期性边界, 进行数值模拟。

我们发现在正方形格子网络的模拟中, 相变点对应的 σ_c 移动到了 1 和 2 之间。这是因为, 我们引入的神经元是有不应期的 (在这为 $S = 2, 3, 4$), 想象一个神经元的激发传播开来, 他会形成一个有激发神经元构成的边界, 边界的内侧为不应期的神经元, 这意味着此时的激发传播几乎不能折返, 只能向边界外传播, 故此时需要更大的 σ_c 才能完成从“静止”状态到稳定激发状态的相转变, 考虑极限的情况, 即只能向边界的一侧传播, 故需要两倍的 σ 才能达到同样的效果, 但实际的网络中并非处处都是极限情况, 所以 σ_c 是在 1 和 2 之间。

图 4.4 方格子网络平均活跃度随 σ 的变化

当然我们可以预期的是，不应期越长， σ_c 就越大，因为不应期越长，它阻止传播的效果越明显。

图 4.5 2D Grid 不同状态数 n 对应的 σ_c 移动

4.3.2 KCNN 的同步性行为

事实上，我们上一节得到的稳定激发状态叫做 Spontaneous Asynchronous Firing (SAF，自发异步激发)，而 σ 很大的时候，系统激发“传播能力”很强，由于神经元的相位通过连接耦合在一起，我们可以预计此时有很明显的同步行为，这种激发状态被我们称作 Spontaneous Synchronous Firing (SSF，自发同步激发) 观察 $\sigma \geq 4$ 的情况，我们发现此时活跃度不再改变，这是因为 $\sigma = 4p$ ， $\sigma = 4$ 时 $p = 1$ ，已是概率等于一的情况，再增大 σ 的值不再有意义。但如果我们将切换到频域，使用 FFT 处理，观察 $\sigma = 4$ 周围的频域图变化，可以发现 ω 不为零的频率从系统中逐渐涌现。

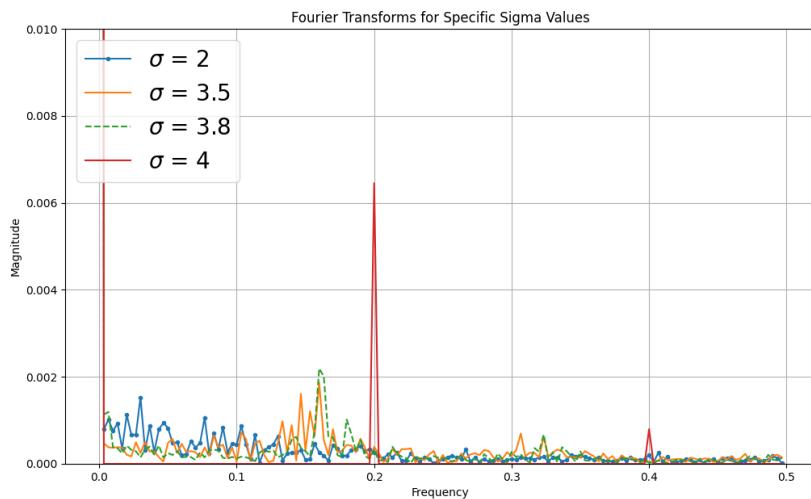
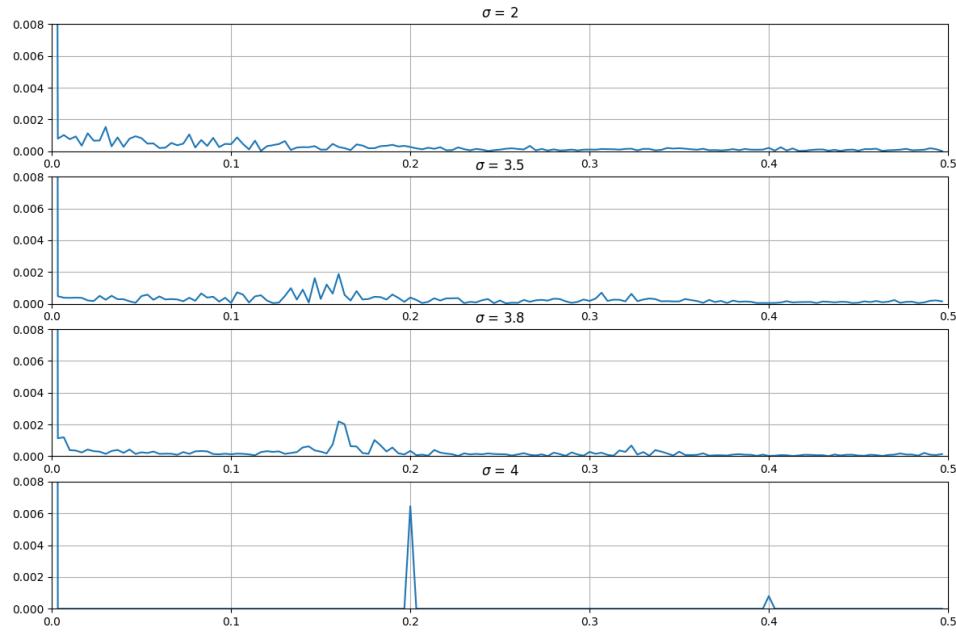


图 4.6 2D Grid 频域图。 $\sigma = 2, 3.5, 3.8, 4$

将不同 σ 的 FFT 图分离可以更清晰地看到频率从系统中逐渐涌现，在 $\sigma = 4$ 时，变成足够尖锐清晰的频率图，而在此之前 $\sigma = 3.5, 3.8$ 的频率图中仍有许多噪音，再小一点的 $\sigma = 2$ 几乎没有明显的频率成分。

图 4.7 2D Grid 频域图。 $\sigma = 2, 3.5, 3.8, 4$

此外，我们也可以回到活跃度随时间变化的图 4.8，发现确实是 σ 越大，他的频率成分就越明显。这说明随着 σ 的变化，振荡逐渐明显，系统有第二个相转变的发生，而此时的相变点正是 $\sigma = 4$ ，这是系统从异步激发向集体同步激发的转变。

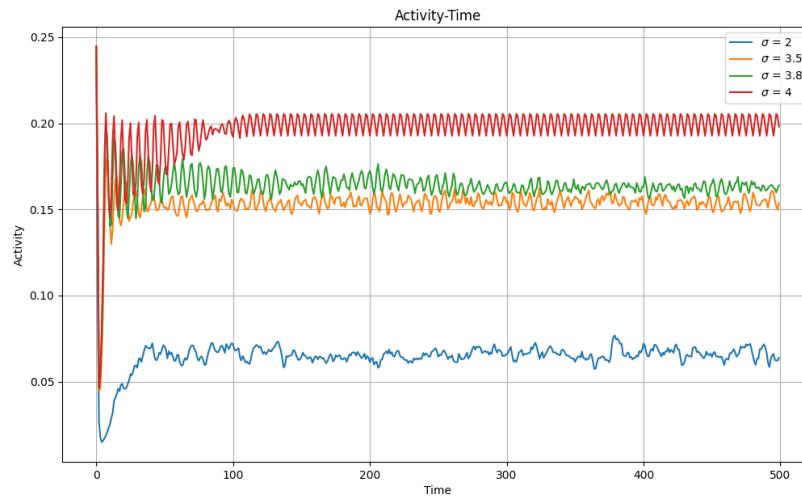
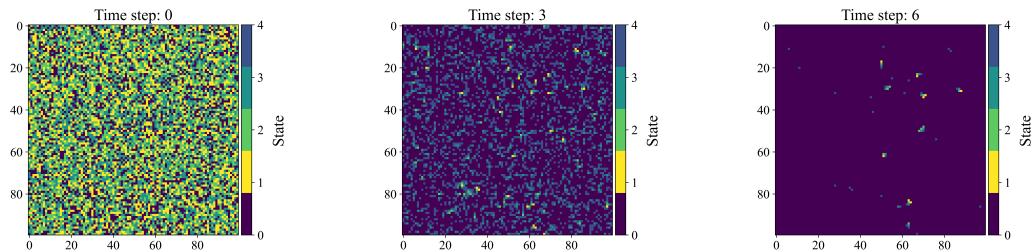
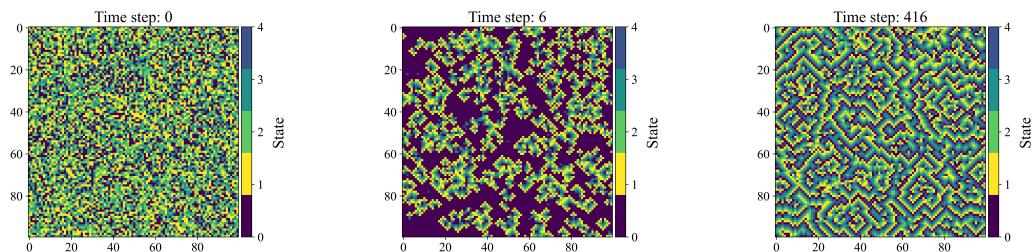


图 4.8 2D Grid 活跃度-时间

我们之前的观测主要是对系统活跃度平均值的考量，但几乎不知道，系统中每一个神经元的变化是如何，因此，我们将不同的状态标上不同颜色，生成方格子网络神经元活跃度随时间变化的热度图。我们设置初始条件状态随机生成，各个态的比例差不

图 4.9 2D Grid 活跃度随时间变化的热度图, $\sigma = 1$ 图 4.10 2D Grid 活跃度随时间变化的热度图, $\sigma = 5$

多, 初始的图都相对均匀 ($time=0$)。可以发现, $\sigma = 1$ 的图随着时间增加, 活跃度急剧下降, 在 $time=6$ 的时候, 活跃的的神经元就所剩无几, 由于传播能力不够, 即使有很多可激发的神经元也无法激发, 最后所有神经元都回到状态 0。 $\sigma = 5$ 的图在 $time=6$ 的时候仍有可观的活跃的的神经元数量, 加上传播能力强, 能够一直维持一个稳定的活跃度, 而且会反复的出现散开的菱形纹路 ($time=416$), 这也说明系统处于振荡的状态, 同时也和我们在上面提到的不应期带来的边界相吻合。

第五章 总结与展望

本文详细介绍并分析了第二章中的3种模型，探讨了神经元激发的数学结构，例如分岔理论和相位动力学的应用。通过这些理论，我们尝试提炼出神经元的共同特性，并用一个简化的“最小”模型($U(1)$ 神经元)来描述它。进一步地，在论文的后续部分，我们利用 $U(1)$ 神经元的离散版本，即Kinouchi-Copelli神经元，构建了全连接和方格子的神经元网络模型，研究了其中的两个阶段的相变行为，第一个阶段是从“静止”状态到SAF状态的相变，指出了使得神经网络保持活跃的 σ 临界值；第二个阶段是系统从SAF到SSF状态的转变，我们看到了大 σ 值下，含有不应期单元的神经元网络涌现出了同步行为和频域特征。

复杂系统研究中经常出现的一个观点是，在相变附近可以找到最佳的信息处理方式，就比如Kinouchi和Copelli的文章中所研究的临界相变^[2]，其研究结果与间隙连接在嗅球和视网膜神经节细胞输出中的重要作用相吻合，解释了大的动态范围。因此我们发现的相变，也可能与某一种高效信息处理方式，有着内在的联系。此外，SSF对应的同步行为，在生物体中也十分重要，事实上，神经元同步行为已经被证明与记忆、注意力和认知能力息息相关。而且精神性的疾病如帕金森病和自闭症似乎也来自于同步行为的失调^[19]，同时也有人提到神经元的振荡可能参与了记忆信息编码中神经环路之间的协同工作^[20]。

参考文献

- [1] W. James. I.—ARE WE AUTOMATA?[J]. *Mind*. 01 1879, **os-4**(13):1–22
- [2] O. Kinouchi, M. Copelli. Optimal Dynamical Range of Excitable Networks at Criticality[J]. *Nature Physics*. May 2006, **2**(5):348–351
- [3] D. R. Chialvo. Are Our Senses Critical?[J]. *Nature Physics*. May 2006, **2**(5):301–302
- [4] W. Gerstner, W. M. Kistler, R. Naud, L. Paninski. *Neuronal Dynamics: From Single Neurons to Networks and Models of Cognition*[M], 1 . Cambridge University Press, 2014
- [5] A. L. Hodgkin, A. F. Huxley. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*. 1990, **52**(1):25–71
- [6] G. B. Ermentrout, N. Kopell. Parabolic Bursting in an Excitable System Coupled with a Slow Oscillation[J]. *SIAM Journal on Applied Mathematics*. Apr. 1986, **46**(2):233–253
- [7] C. Y. Lin, P. H. Chen, H. H. Lin, W. M. Huang. U(1) Dynamics in Neuronal Activities[J]. *Scientific Reports*. Oct. 2022, **12**(1):17629
- [8] R. J. Butera, J. Rinzel, J. C. Smith. Models of Respiratory Rhythm Generation in the Pre-Bötzinger Complex. II. Populations of Coupled Pacemaker Neurons[J]. *Journal of Neurophysiology*. 1999, **82**(1):398–415. PMID: 10400967
- [9] T. L. Williams, K. A. Sigvardt, N. Kopell, G. B. Ermentrout, M. P. Remler. Forcing of coupled nonlinear oscillators: studies of intersegmental coordination in the lamprey locomotor central pattern generator[J]. *Journal of Neurophysiology*. Sep. 1990, **64**(3):862–871
- [10] E. Marder, D. Bucher. Central pattern generators and the control of rhythmic movements[J]. *Current Biology*. Nov. 2001, **11**(23):R986–R996
- [11] S. McKennoch, T. Voegtl, L. Bushnell. Spike-Timing Error Backpropagation in Theta Neuron Networks[J]. *Neural Computation*. 01 2009, **21**(1):9–45
- [12] C. Y. Lin. U(1) Neuronal Network[D]. Master's thesis, TsingHua University(Hsinchu), 2020
- [13] Y. Xie, L. Chen, Y. M. Kang, K. Aihara. Controlling the onset of Hopf bifurcation in the Hodgkin-Huxley model[J]. *Phys Rev E*. Jun 2008, **77**:061921
- [14] N. Takahashi, Y. Hanyu, T. Musha, R. Kubo, G. Matsumoto. Global bifurcation structure in periodically stimulated giant axons of squid[J]. *Physica D: Nonlinear Phenomena*. 1990, **43**(2):318–334
- [15] H. H. Lin, M. P. A. Fisher. Mode locking in quantum-Hall-effect point contacts[J]. *Phys Rev B*. Oct 1996, **54**:10593–10603
- [16] H. T. Wang, Y. J. Sun, Y. C. Li, Y. Chen. Influence of autapse on mode-locking structure of a Hodgkin–Huxley neuron under sinusoidal stimulus[J]. *Journal of Theoretical Biology*. Oct. 2014, **358**:25–30
- [17] A. Farokhniaee, E. W. Large. Mode-locking behavior of Izhikevich neurons under periodic external forcing[J]. *Phys Rev E*. Jun 2017, **95**:062414
- [18] K. Yoshino, T. Nomura, K. Pakdaman, S. Sato. Synthetic analysis of periodically stimulated excitatory and oscillatory membrane models[J]. *Phys Rev E*. Jan 1999, **59**:956–969
- [19] C. Hammond, H. Bergman, P. Brown. Pathological Synchronization in Parkinson's Disease: Networks, Models and Treatments[J]. *Trends in Neurosciences*. 2007, **30**(7):357–364

- [20] A. P. Vaz, S. K. Inati, N. Brunel, K. A. Zaghloul. Coupled Ripple Oscillations between the Medial Temporal Lobe and Neocortex Retrieve Human Memory[J]. Science. Mar. 2019, **363**(6430):975–978

致谢

声明

本人所呈交的学位论文是本人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。据我所知，除了本文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得四川大学或其他教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示谢意。

本学位论文成果是本人在四川大学读书期间在导师指导下取得的，论文成果归四川大学所有，特此声明。

学位论文作者签名：

导师签名：

签字日期： 年 月 日

签字日期： 年 月 日

学位论文版权使用授权书

本学位论文作者完全了解四川大学有关保留、使用学位论文的规定，有权保留并向国家有关部门或机构送交论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅。本人授权四川大学可以将学位论文的全部或部分内容编入有关数据库进行检索，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保持、汇编学位论文。

(保密的学位论文在解密后适用本授权书)

学位论文作者签名：

导师签名：

签字日期： 年 月 日

签字日期： 年 月 日