

信息学院人工智能专业方向

《脑与认知科学》

脑科学基础：神经系统的细胞机制

- 注：本课程部分内容整理自课程教材、参考书籍或公共资源，特此致谢！

脑科学的诞生

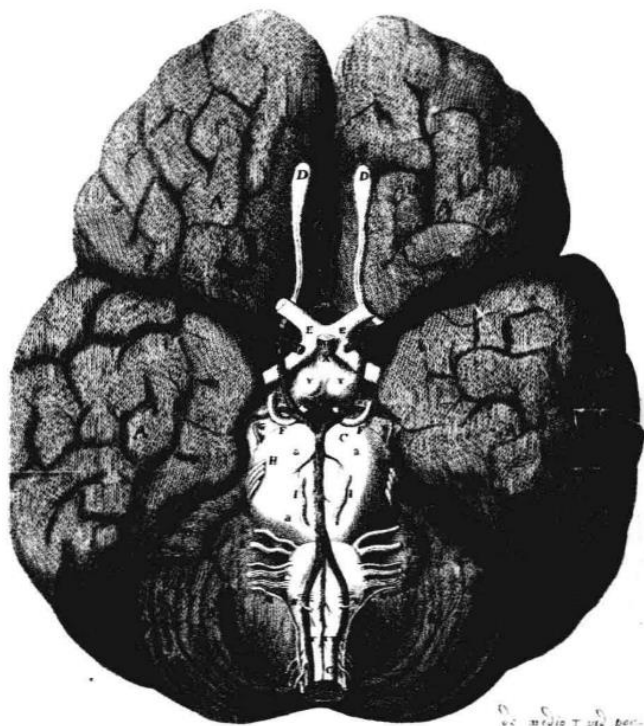


1650年Anne Green在绞架上



Thomas Willis, 临床神经
科学创始人之一

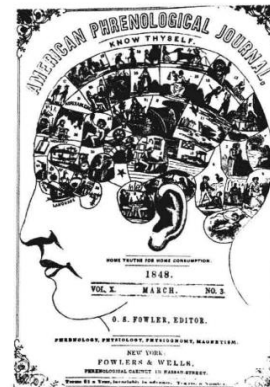
脑科学的诞生



术语名称	定义
前连合	连接左侧和右侧颞下回及颞中回的轴突纤维
小脑脚	连接小脑与脑干的轴突纤维
屏状核	由灰质构成的一层薄鞘，位于外囊和壳核之间
纹状体 (Corpus striatum)	基底神经节的一部分，由尾状核和豆状核组成
下橄榄核	脑干的一部分，能调节小脑的加工过程
内囊	从丘脑向皮层传递信息的白质通路
延髓锥体	延髓的一部分，包含有皮质脊髓纤维
神经病学	研究神经系统及其异常的学科
视丘脑	丘脑中与视觉加工相关的部分
副神经	第十一对脑神经，连接头和肩
终纹	从杏仁核向基底前脑传送信息的白质通路
纹状皮质 (Striatum)	基底神经节的灰质结构
迷走神经	第十对脑神经，具有控制心脏跳动等一些功能

脑科学的发展历史

- 大脑是以整体方式工作的还是以大脑各特异性部分独立工作而产生的？
- 以颅相学为代表的定位主义：大脑的特定功能由特定脑区负责



19世纪的颅相学研究

脑科学的发展历史

- 聚集场理论
 - 大脑作为一个整体参与行为，全体感觉、知觉和意志占据同一个大脑

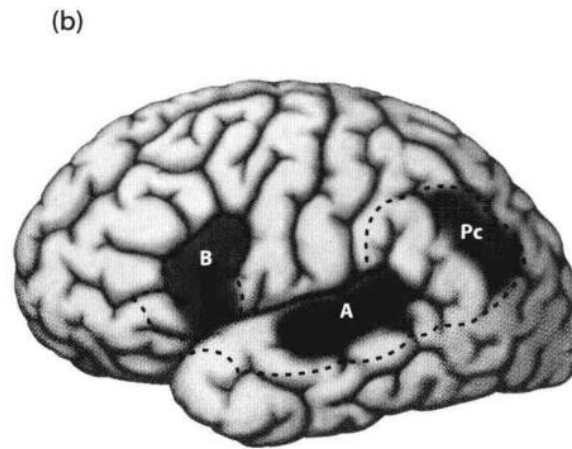


一只在实验中被切除大脑半球的鸽子

脑科学的发展历史



Paul Broca

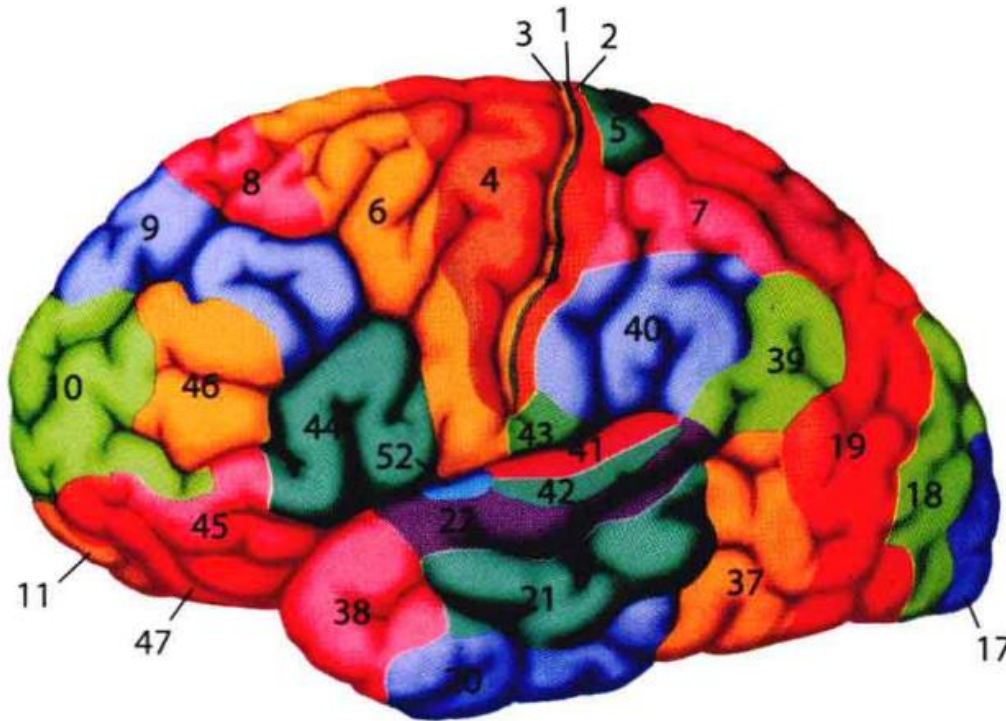


A=Wernicke 感觉语言中枢;
B=Broca语言区; Pc=与语言
理解和意义相关的Wernicke区



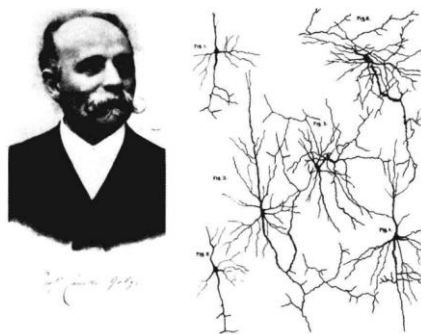
脑科学的发展历史

- Brodmann分区

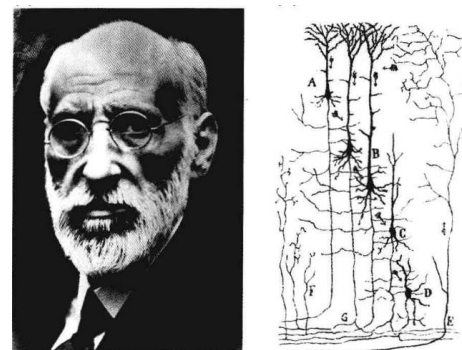


脑科学的发展历史

- 神经元的发现



Camillo Golgi



Santiago Ramon Cajal

因对神经系统构造的研究成果，Golgi和Cajal共同荣获了1906年的诺贝尔生理医学奖



脑科学的发展历史

谁才是最后的胜利者？

“尽管特定的大脑区域负责某项独立的功能，但这些区域组成的网络以及它们之间的连接才是人类表现出的整体行为的原因”

人工智能中的联结主义(connectionist):

通过模拟人类大脑中神经元的网络来处理信号，信号通过类似于神经元间的连接方式从一个节点传递到另一个节点

神经系统的细胞构成

- 神经元(neuron)
 - 具有独特的形态和生理学特性
 - 进行信息传递和加工
- 神经胶质细胞(neuroglial cell)
 - 非神经元细胞，承担多种辅助功能
 - 对神经元提供结构支持
 - 保证神经元间的信息传递更为有效

神经元

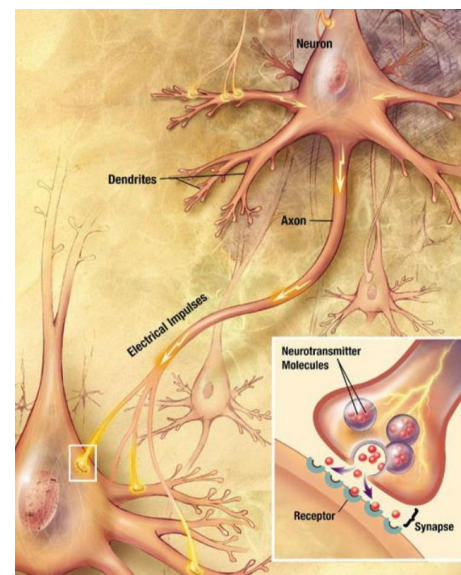
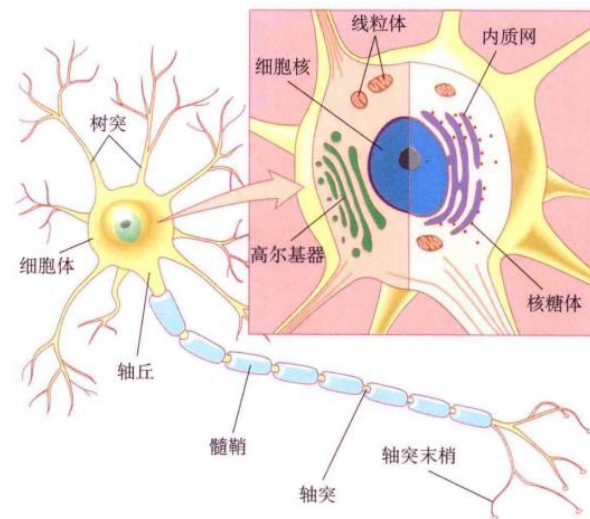
- 基本的信息传递和处理单位
- 神经元的形态结构与上述功能密切相关
 - 包括胞体、树突和轴突三部分



神经元的结构

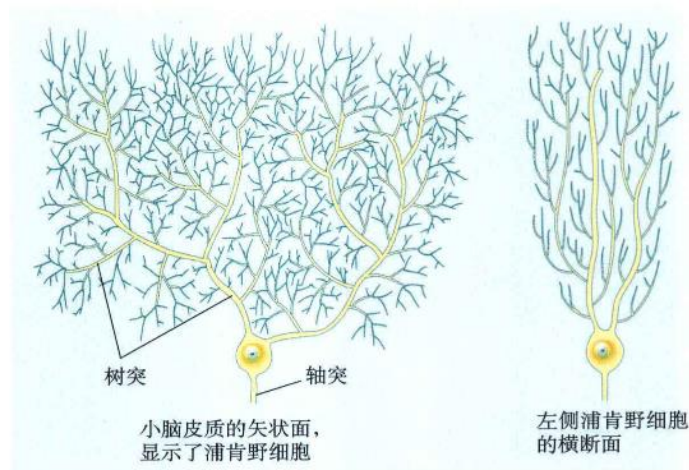
- **细胞体**：包含维持神经元新陈代谢的细胞器
- **树突(dendrite)**：接收其他神经元的传入信息，具体接收部位是**突触(synapse)**，因此树突也被称为**突触后(post-synaptic)**
- **轴突(axon)**：远离细胞体，将信息传出神经元，也被称为**突触前(pre-synaptic)**

理想化的哺乳动物神经元。胞体内含有能产生蛋白和其他细胞大分子的细胞器。与其他细胞一样，神经元的细胞器包括细胞核、内质网、核糖体、线粒体、高尔基器等。这些细胞器悬浮在细胞内液体——细胞浆中，并被含有双层脂质的细胞膜所包围。从胞体延伸出去的各种突起外面也包裹着同胞体一样的细胞膜，内容也充满着同样的细胞浆。这些突起就是树突和轴突。

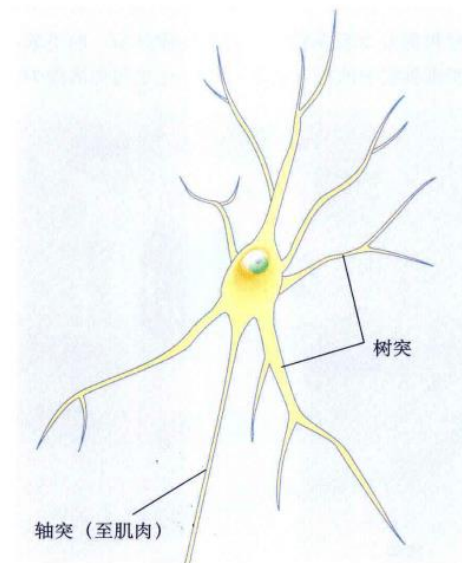


树突的形态

- 树突的形态多种多样



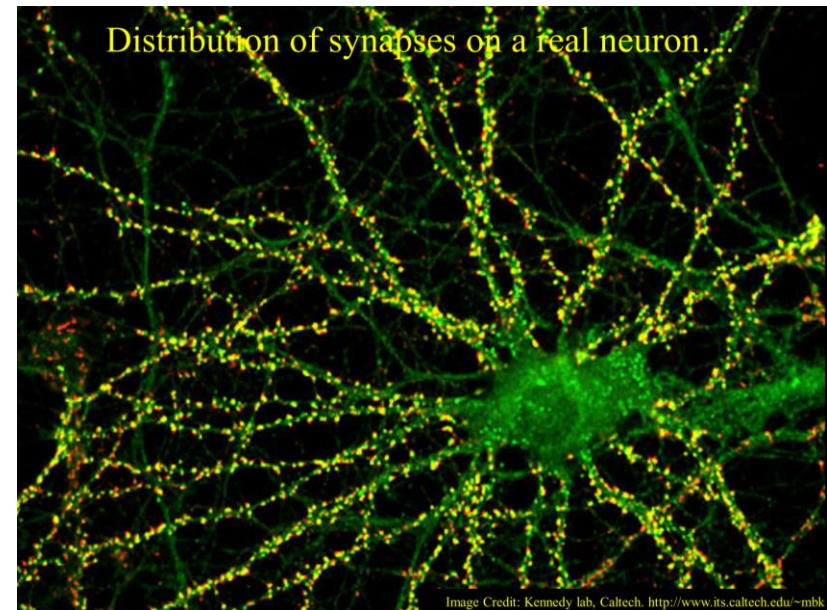
小脑浦肯野细胞的胞体和树突。浦肯野细胞排列在小脑内。每个细胞的树突呈现为逐级分支、一级大于一级，最终形成一个庞大的树突“树”。



前角运动神经元。位于脊髓的多级神经元，其轴突穿出脊髓前根直至与肌肉纤维建立突触联系。

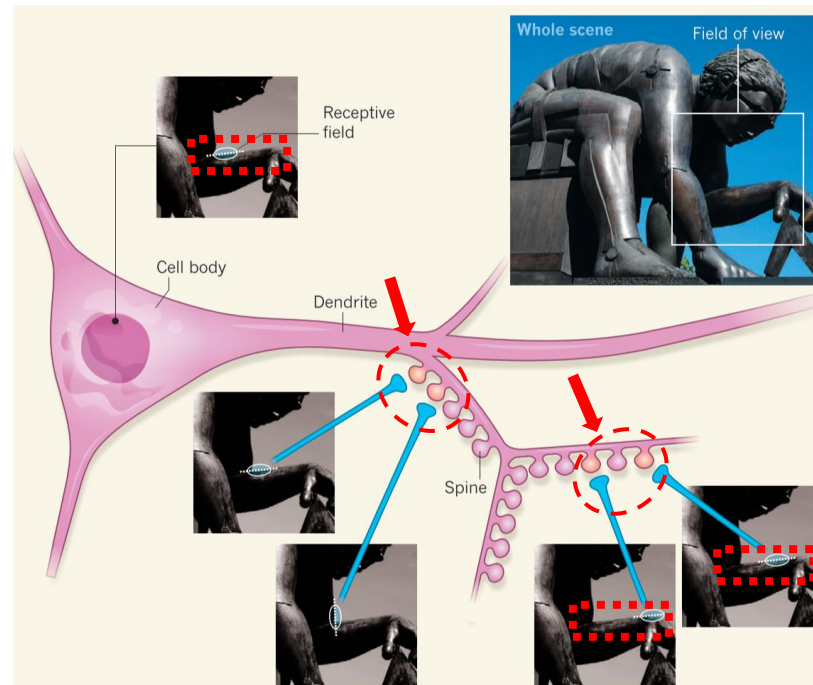
棘

- 棘(spine): 树突表面的球状突起，突触通常位于这些棘上，有时也存在于细胞体等神经元的其他部位



突触在树突的分布

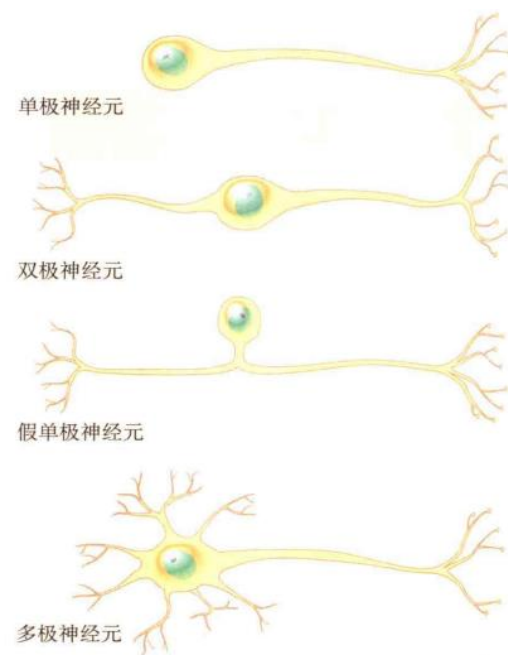
- 突触负责神经元之间的信息传递，在树突上的空间分布具有**特异性**



<https://www.nature.com/articles/nature23098>

神经元的形态

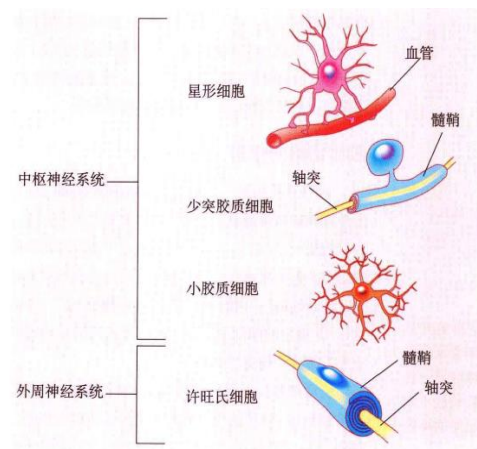
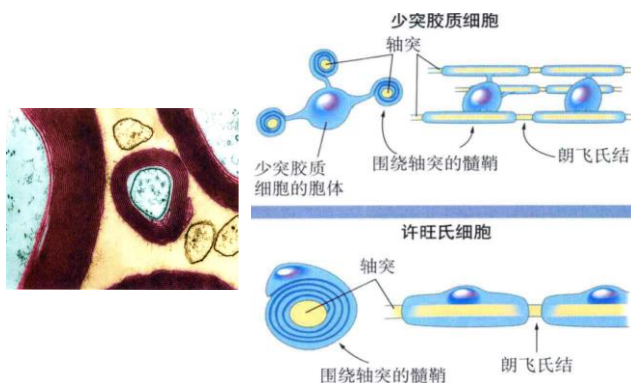
- 根据树突和轴突的**相对方向与形态**，可将常见的神经元分为四类：
 - **单极神经元**：只有一个远离细胞体的突起，该突起能分支形成树突和轴突，常见于无脊椎动物的神经系统
 - **双极神经元**：通过树突接收来自一端的信息，并通过轴突传至另一端，多参与感觉信息传递与加工
 - **假单极神经元**：树突和轴突融合的双极神经元，将躯体感觉信息传递到中枢神经系统
 - **多级神经元**：存在于神经系统的多个区域，参与运动和感觉信息传递与加工，如人脑内的神经元
- **形态学相似的神经元倾向于集中在神经系统的某一特有区域，并具有相似的功能**



哺乳动物神经元的各种类型。有些神经元从胞体延伸出极少的突起，而另一些神经元则会延伸出很多突起。但并不是所有神经元都像这些神经元一样拥有短轴突。例如，脊髓运动神经元的轴突长达1米或1米以上，具体长度取决于动物或人类肌肉的神经支配。

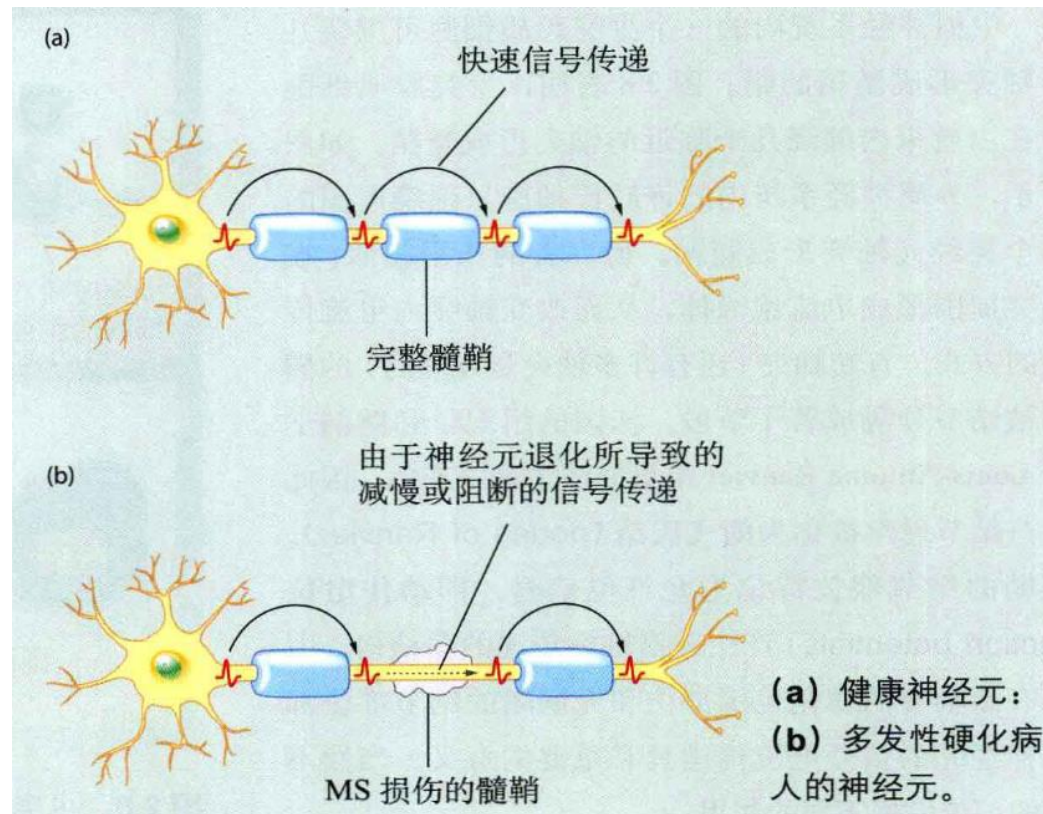
胶质细胞

- 数量远多于神经元，占脑容量一半以上，自身不传递信息
 - 星形胶质细胞：构成血脑屏障，保护中枢神经系统
 - 小胶质细胞：在脑组织损伤时发挥作用
 - 少突胶质细胞和许旺氏细胞：以同心缠绕的方式包绕在轴突周围形成髓鞘(myelin)，从而改变神经元内的信息传递方式



哺乳动物中枢和外周神经系统内的胶质细胞类型。星形细胞与血管的接触部位形成终足。少突胶质细胞和许旺氏细胞分别构成中枢神经系统 and 外周神经系统内神经元轴突的髓鞘。亦可见小胶质细胞。

髓鞘与神经疾病



神经元的信息传递

- 神经元是神经系统传递信息的功能单位，通过对信息的接收和加工，并将其传递给其他神经元，构成了局部或长程的**神经回路(circuit)**

神经元传递信息的主要过程：

1. 信息接收

- 化学信号：如其他神经元的神经递质(多巴胺、乙酰胆碱等)、气味等环境中的化学成分等
- 物理信号：如触/视觉信号等

神经元的信息传递

2. 动作电位产生

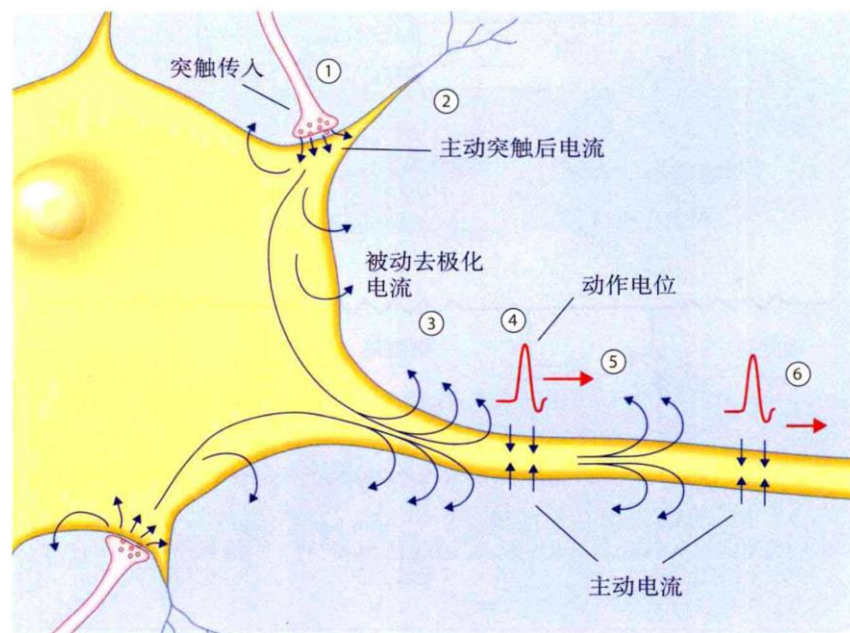
传入信号引起突触后神经元细胞膜的变化，导致去极化电流（溶质中的离子流）的产生，从而在轴突起始段产生动作电位（锋电位）

3. 动作电位传递

动作电位沿轴突下行传播到轴突末梢

4. 神经递质释放

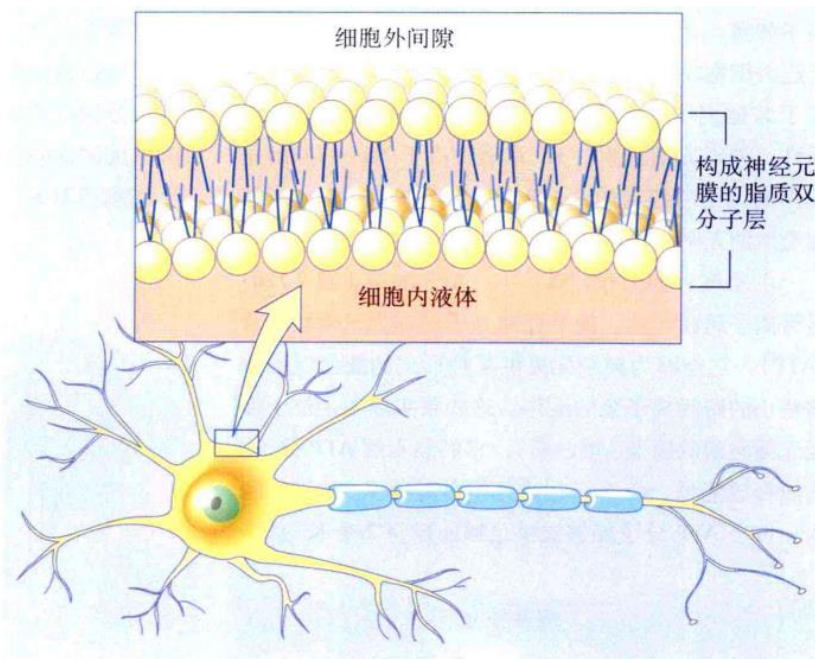
动作电位沿引起突触释放神经递质，从而将信息传递到其他神经元



神经元细胞膜和膜电位的特性

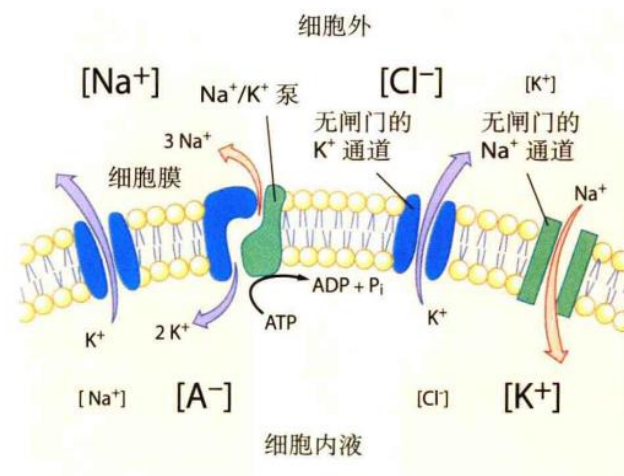
- 磷脂双分子层：钠离子、钾离子、蛋白质和其他水溶性分子无法直接通过

理想化的神经元和分割细胞内外的脂质双分子层。脂质双分子层构成细胞膜。脂质（脂类物质）不溶于水，因此可构成一道相对于某些水溶性物质包括钠离子、钾离子、蛋白质和其他水溶性分子的屏障。



离子通道

- 由跨膜蛋白质构成，允许 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 等带电离子通过
 - 渗透性：离子通道允许离子穿过细胞膜的程度
- 被动型离子通道：状态不变，只对某些离子开放
- 主动型离子通道：在电、化学或物理刺激下开放或关闭，参与产生动作电位

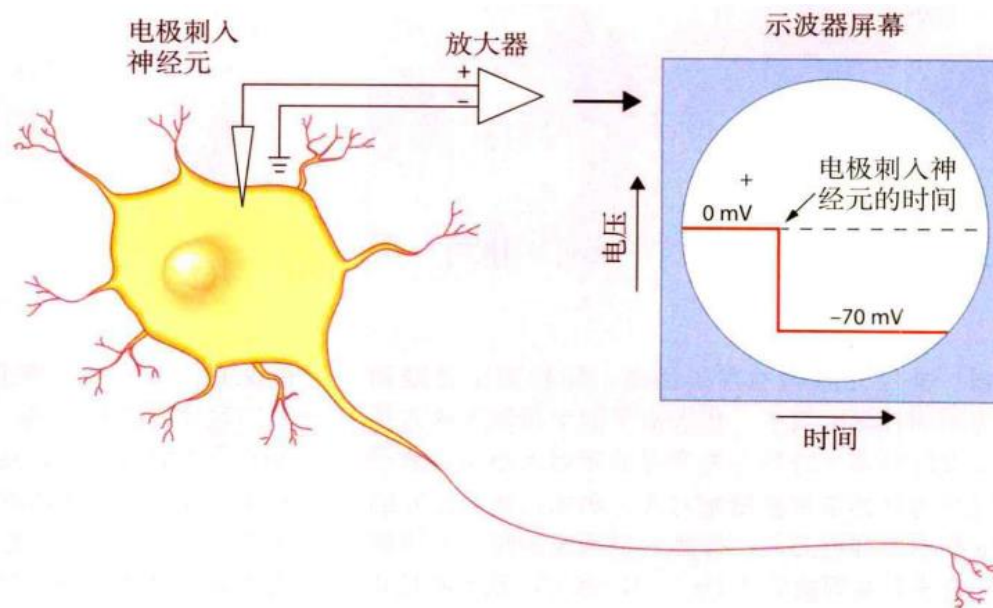


神经元膜内的离子通道。每种离子通道和泵对应不同种类的离子。代表离子的字母周围的方括号是浓度的标志，方括号内字母的字体大小与该离子在神经元内外的浓度高低相对应。例如，神经元外的 Na^+ 浓度高于神经元内。神经元细胞膜的特性和穿膜的主动离子泵共同决定了 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 及大的载有电荷的蛋白质(A^-)的阶梯状浓度。

细胞膜的静息电位

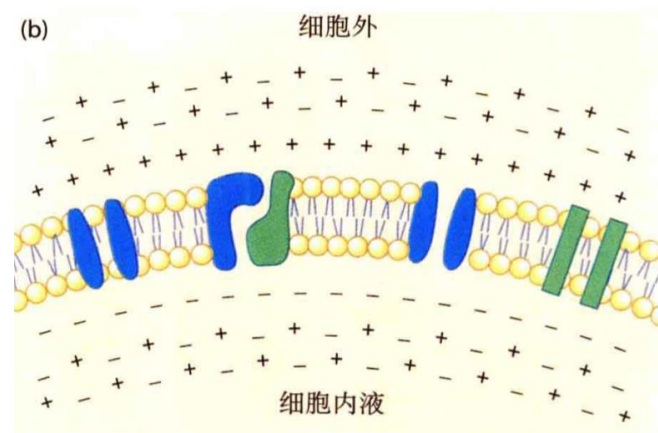
- 在无信息传递时，神经元的细胞膜内外的电位差形成了静息电位(resting potential)

用于测量静息膜电位的细胞内记录。一个方法是用一根尖端细小的细玻璃管刺穿细胞膜而不严重破坏细胞膜。然后记录此电极在细胞膜内外的电位差。当电极进入神经元后，两个电极间的电位差反映了膜静息电位，如图右侧理想化的示波器记录。



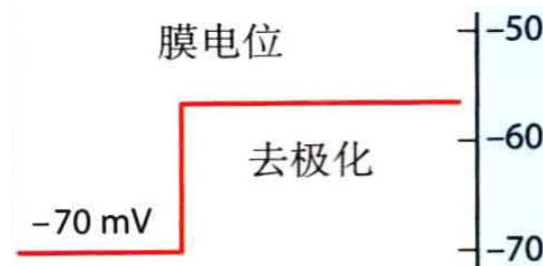
静息电位的产生

- 产生原因：细胞膜对不同离子的渗透性差异和膜内外的离子浓度梯度
 - 离子通道的渗透性： $K^+ \gg Na^+$
 - 浓度梯度： K^+ (胞内 $>$ 胞外)， Na^+ (胞外 $>$ 胞内)
- 形成细胞膜外正内负的电荷梯度，阻止离子沿浓度梯度流动
- 离子在浓度梯度和电荷梯度的共同作用下达到动态平衡，从而产生静息电位 ($-40 \sim -90\text{mV}$)



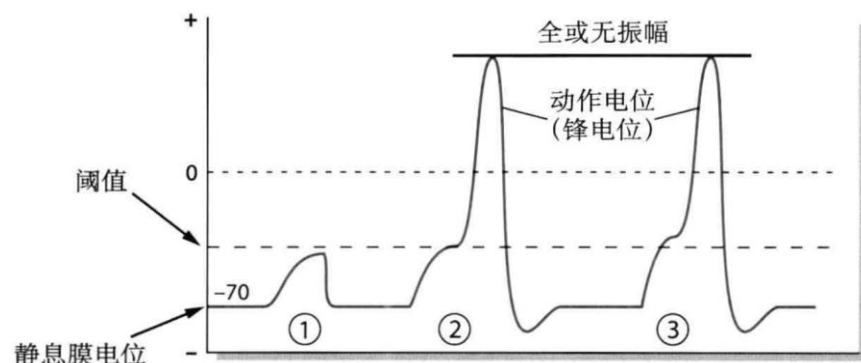
动作电位的产生

- 神经元接收信号后，细胞膜电位可产生两种不同类型的变化：
 - 去极化(depolarization): 也称**兴奋性突触后电位**，使细胞膜内外的电位差减小，从而更容易产生动作电位
 - 超极化(hyperpolarization): 也称抑制性突触后电位，使细胞膜内外的电位差增大，从而不容易产生动作电位



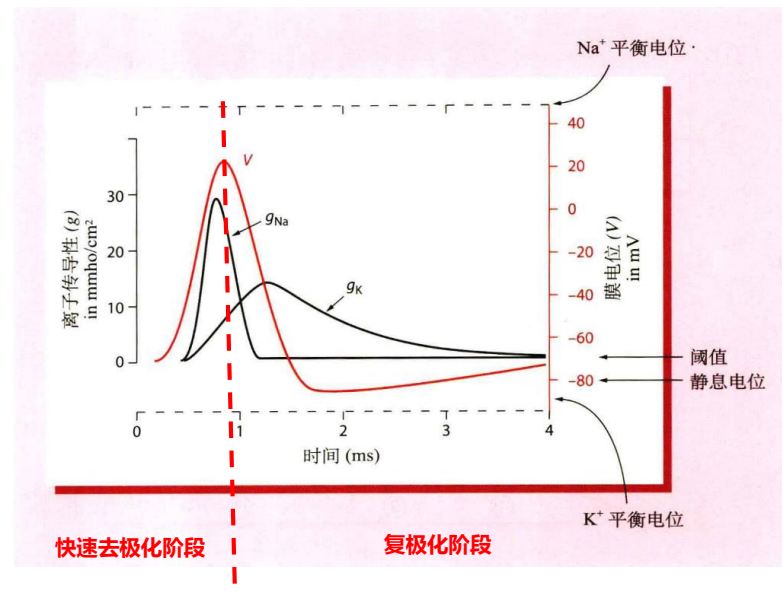
去极化程度与动作电位的关系

- 去极化程度与动作电位的关系
 - ①去极化程度未达到动作电位的启动阈值(threshold) → 不会引起动作电位
 - ②去极化程度达到启动阈值 → 引起动作电位
 - ③去极化程度超过启动阈值 → 动作电位的振幅不会变化
- 动作电位具有全或无的特点，一旦产生后其振幅与去极化程度无关



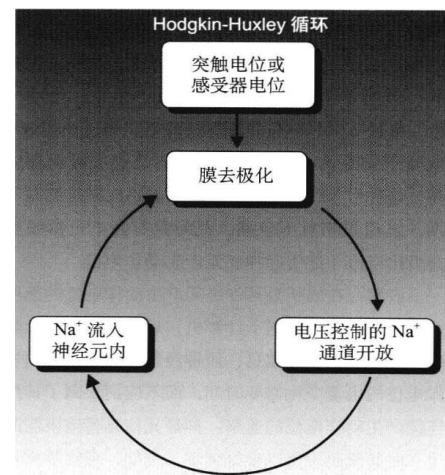
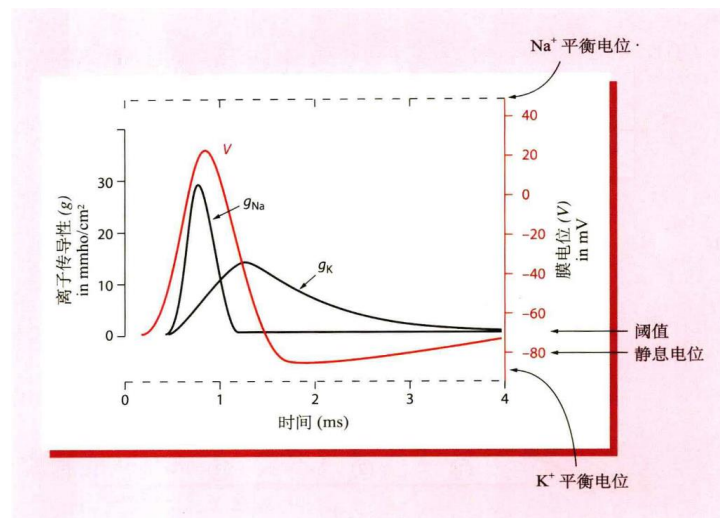
动作电位的产生原因

- 去极化程度达到动作电位的启动阈值时，多个主动型离子通道相继开放关闭产生动作电位
- 动作电位可分为快速去极化和较慢的复极化两个阶段



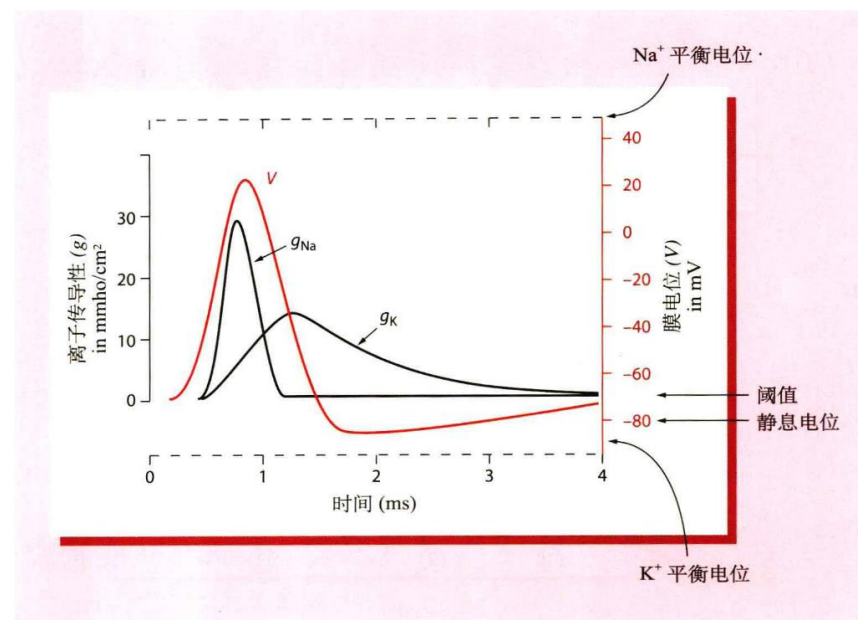
动作电位的产生原因

- 快速去极化阶段，动作电位快速上升形成尖峰
 - 膜去极化导致 Na^+ 离子通道开放
 - Na^+ 离子进入神经元
 - 进一步加强膜去极化， Na^+ 离子快速流入
- 由上述正反馈引起的快速去极化过程被称为Hodgkin-Huxley(霍奇金-赫胥黎)循环



动作电位的产生原因

- 复极化阶段，动作电位下降
 - Na^+ 通道快速减弱，直至完全关闭
 - K^+ 通道缓慢开放， K^+ 离子流出神经元
- 复极化的最后阶段完全由 K^+ 通道控制，此时动作电位处于静息电位之下，进入短暂的超极化状态，随后恢复至静息电位水平

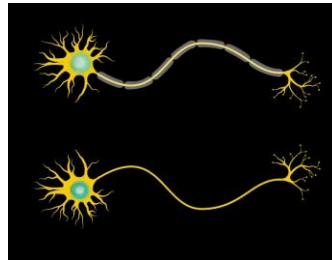
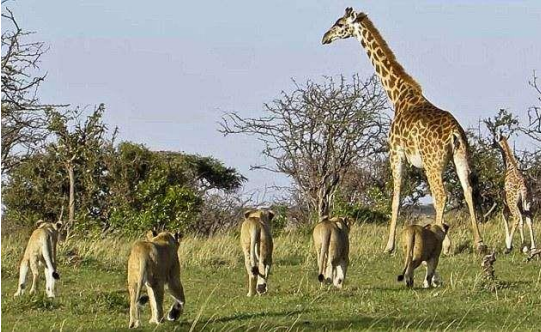


不应期

- 复极化过程中神经元暂时不能产生新的动作电位，因此被称为**不应期 (refractory period)**
 - **绝对不应期**：Na⁺通道处于失活状态，无论如何刺激均不能产生动作电位
 - **相对不应期**：发生在绝对不应期之后，因超极化现象导致更难以达到动作电位的启动阈值，此时只有高于正常强度的刺激才能重新产生动作电位

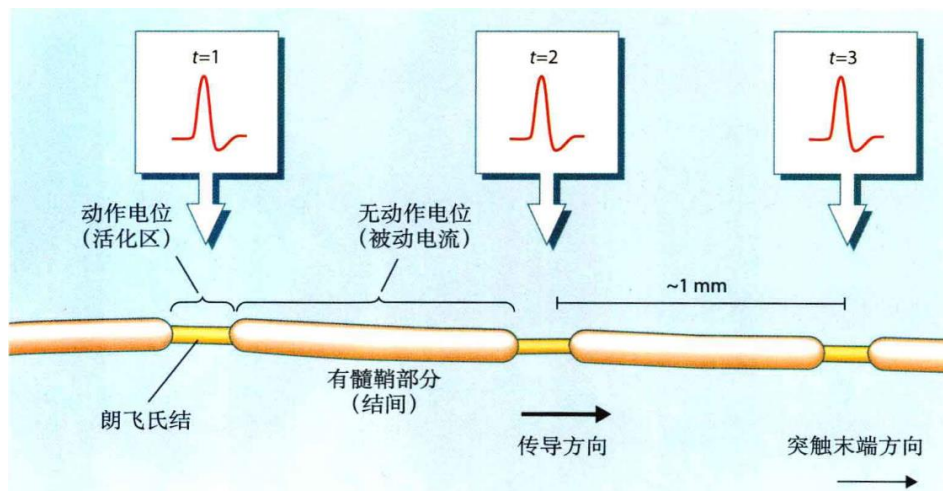
动作电位的传导

- 如何确保信息在神经元间传递的速度？
 - 具有高度绝缘性的髓鞘使动作电位沿轴突的传递速度显著增加



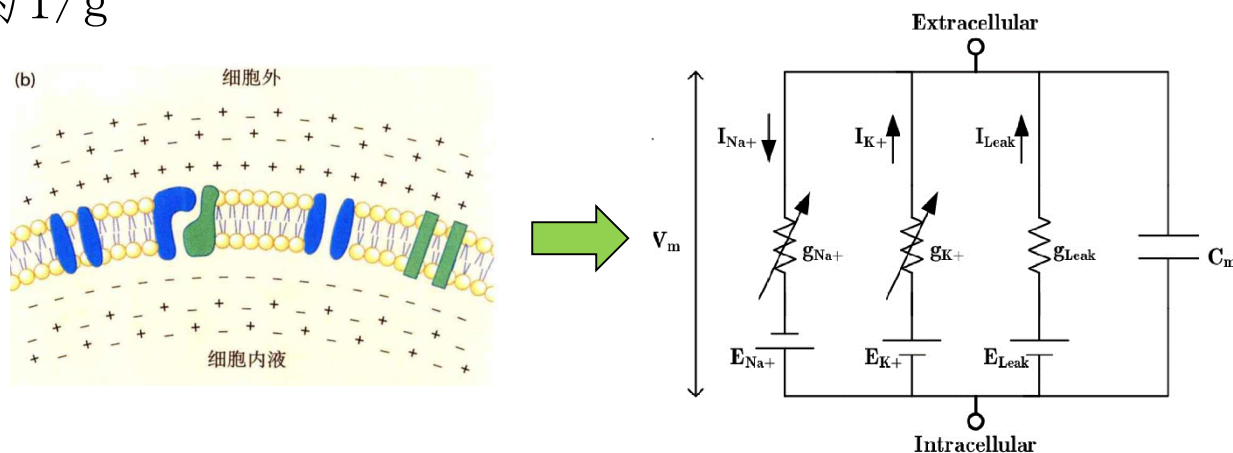
髓鞘神经纤维的跳跃式传导

- 动作电位在髓鞘轴突的郎飞氏结（两段相邻髓鞘之间的无髓鞘部分）上通过跳跃式传导进行快速传递
- 通过这种跳跃式传导方式，哺乳动物神经元中的信息传递速度可高达120米/秒！



神经元的电路模型

- 利用RC电路模型对膜电压 V_m 进行计算
 - 无离子通道部分的细胞膜具有电容特性，可用一个理想电容元件等效(C_m)
 - 细胞膜上存在 K^+ 离子通道、 Na^+ 离子通道以及 Cl^- 等其它离子通道（统称leak通道），可用理想电压源+等效电阻进行等效，其中电压源电压 E 为细胞膜只通透该离子时的静息电位，等效电阻的参数为 $1/g$



神经元静息电位的计算

- 列写各支路的电路方程（电压参考方向：胞外+/胞内-，电流参考方向：胞外→胞内）

- $V_m = \frac{I_{Na}}{g_{Na}} + E_{Na}$

- $V_m = \frac{I_k}{g_k} + E_k$

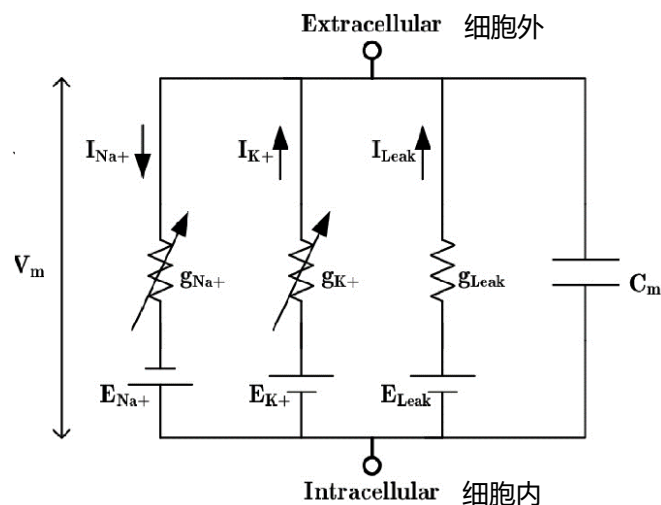
- $V_m = \frac{I_l}{g_l} + E_l$

- $I_c = C_m \frac{dV_m}{dt}$

- 神经元处于静息状态时，有 $I_c = 0$ 和细胞膜电流 $I_m = 0$

- 根据KCL有 $I_{Na} + I_k + I_l = 0$

- 得到实际静息电位的计算公式：
$$V_m = \frac{E_{Na}g_{Na} + E_k g_k + E_l g_l}{g_{Na} + g_k + g_l}$$



神经元动作电位的计算

- 由 $I_m = I_c + I_{Na} + I_k + I_l$ 得到
 - $I_m = C_m \frac{dV_m}{dt} + g_{Na}(V_m - E_{Na}) + g_k (V_m - E_k) + g_l (V_m - E_l)$
- 非静息状态下离子通道的电导 g 与细胞膜电压和时间均相关，因此可令 $g_i = F(V_m, t) * \bar{g}_i$ ，其中 \bar{g}_i 为该类离子的最大电导值
- 如何确定离子通道函数 $F(V_m, t)$ ？

神经元动作电位的计算

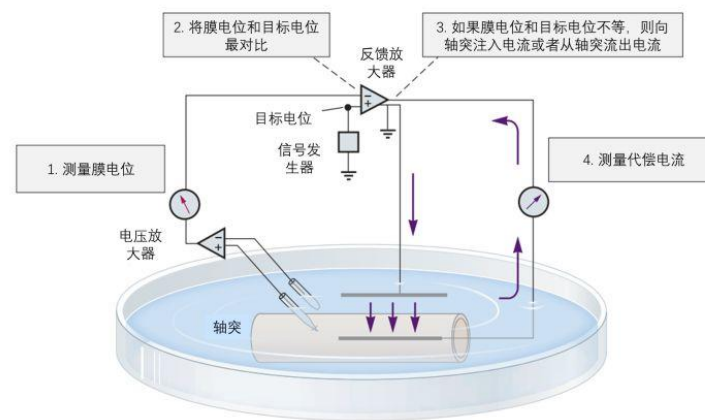
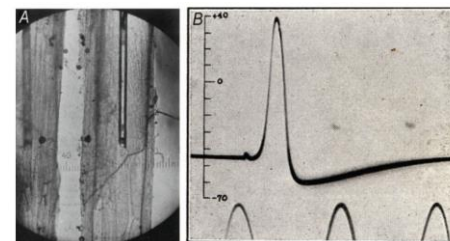
- 1963年的诺贝尔医学生理学奖得主：Alan Hodgkin和Andrew Huxley



Alan Lloyd Hodgkin



Andrew Fielding Huxley



电压钳的工作原理

<https://zhuanlan.zhihu.com/p/29701869>

神经元动作电位的计算

• Hodgkin-Huxley模型

$$I_m = C_m \frac{dV_m}{dt} + \bar{g}_K n^4 (V_m - V_K) + \bar{g}_{Na} m^3 h (V_m - V_{Na}) + \bar{g}_l (V_m - V_l)$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(V_m)(1 - n) - \beta_n(V_m)n$$

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(V_m)(1 - m) - \beta_m(V_m)m$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(V_m)(1 - h) - \beta_h(V_m)h$$

对于形如 $\frac{dx}{dt} = \alpha_x(1 - x) - \beta_x x$ 的微分方程，易得解为

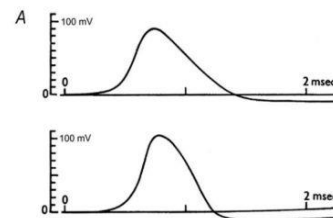
$$x(t) = x_0 - (x_0 - x_\infty)(1 - e^{t/\tau_x}), \quad \text{此处 } x_\infty = \frac{\alpha_x}{\alpha_x + \beta_x}, \quad \tau_x = \frac{1}{\alpha_x + \beta_x}$$

$\alpha_n, \beta_n, \alpha_m, \beta_m, \alpha_h, \beta_h$ 的表达式由根据实验数据推导得出。

$$\alpha_n(V_m) = \frac{0.01(V_m + 55)}{1 - \exp(-(V_m + 55)/10)}, \quad \beta_n(V_m) = 0.125 \exp(-(V_m + 65)/80)$$

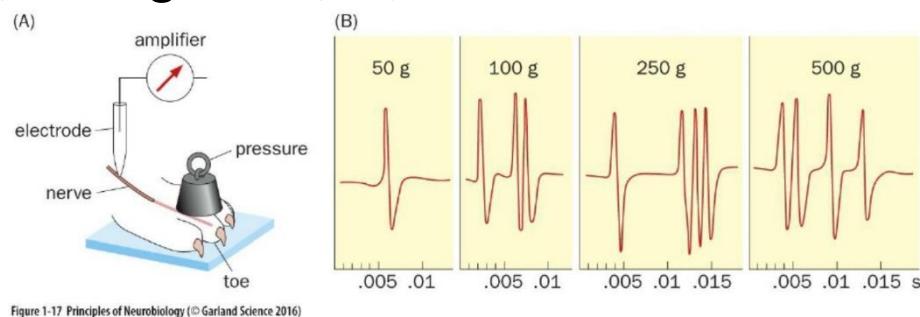
$$\alpha_m(V_m) = \frac{0.1(V_m + 40)}{1 - \exp(-(V_m + 40)/10)}, \quad \beta_m(V_m) = 4 \exp(-(V_m + 65)/18)$$

$$\alpha_h(V_m) = 0.07 \exp(-(V_m + 65)/20), \quad \beta_h(V_m) = \frac{1}{1 + \exp(-(V_m + 35)/10)}$$



神经元的信息编码

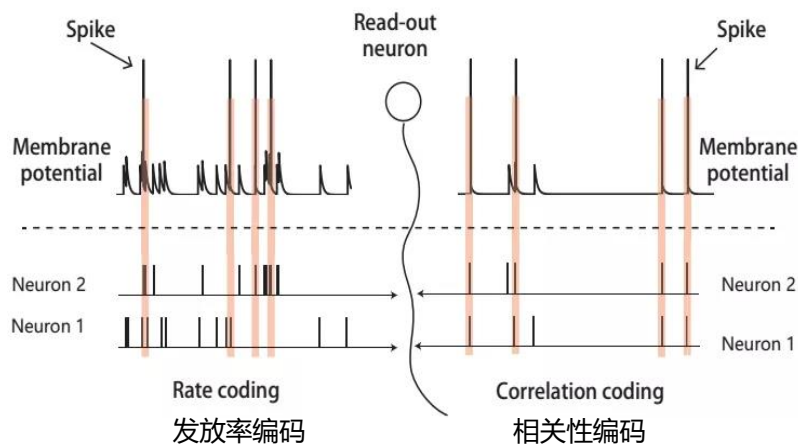
- 问题1：在信息传递的过程中，神经元如何通过动作电位对信息进行编码？
 - 发放率(firing rate)编码：通过动作电位的发生频率进行编码



- 问题2：神经元的发放率编码方式有无缺陷？
 - 受限于动作电位的不应期，神经元的发放率存在上限
 - 人类听觉神经元的发放率 $<1000\text{Hz}$ ，因此无法对声音中的高频成分进行编码

神经元的信息编码

- 问题3：发放率编码是神经元唯一的信息编码方式吗？
 - 相关性(correlation)编码：信息通过两个或多个邻近神经元的共同激活进行编码



- 发放率编码可以完成快速的信息编码，因此更具时效性，而相关性编码可以利用更少的动作电位来传递信息

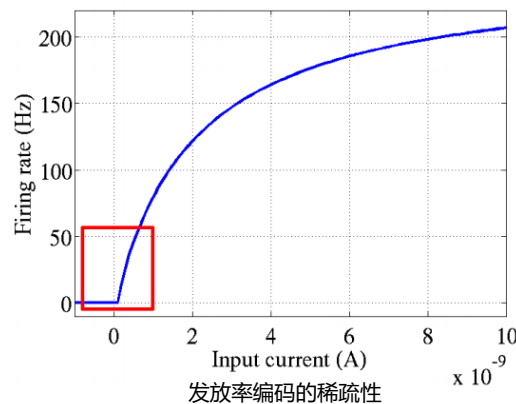
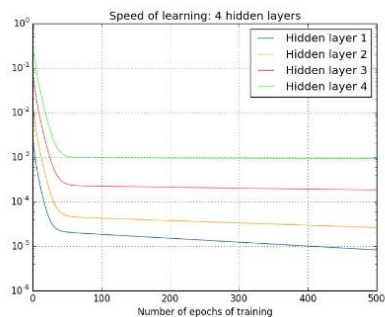
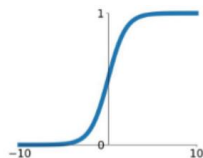
神经元信息编码和人工神经网络的激活函数

人工神经网络的训练问题：当使用sigmoid作为激活函数时，随着神经网络层数的增加，反向传播训练时误差加大

- 神经科学发现：神经元的发放率编码方式具有稀疏性的特点
- ReLU(Rectified Linear Unit)只激活部分神经元，增加稀疏性

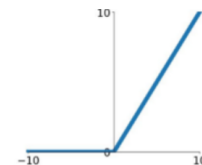
Sigmoid

$$\sigma(x) = \frac{1}{1+e^{-x}}$$

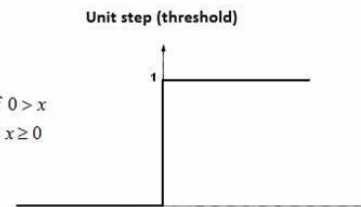


ReLU

$$\max(0, x)$$



$$f(x) = \begin{cases} 0 & \text{if } 0 > x \\ 1 & \text{if } x \geq 0 \end{cases}$$

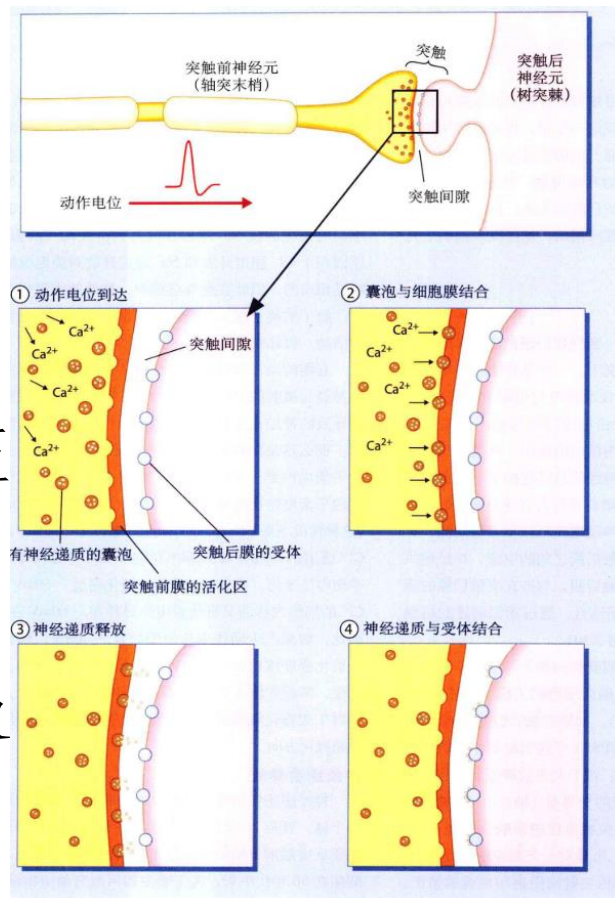


神经元间的信息传递

- 神经元之间通过突触进行信息传递
- 突触类型：化学突触和电突触

化学突触的信息传递过程

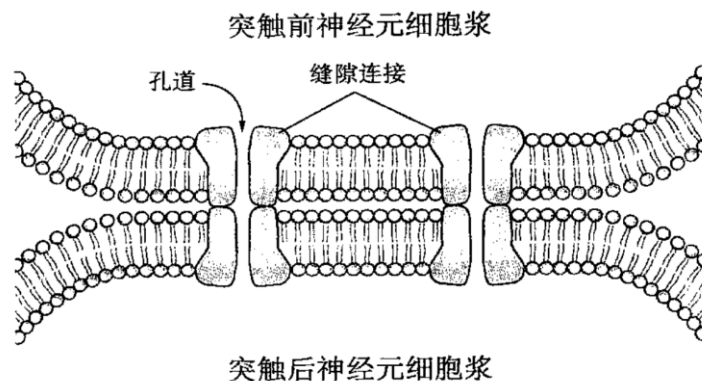
- 1) 动作电位到达轴突末梢
- 2) 引起末梢去极化，导致 Ca^{2+} 流入末梢
- 3) 信息编码为不同类型的神经递质分子 (>100种)，被释放至突触间隙
- 4) 神经递质扩散至突触后膜，进一步引起突触后神经元的去极化或超极化



神经递质在突触的释放。突触是突触前膜和突触后膜密切联系的特化结构。当动作电位到达轴突末梢，引起电压门控的 Ca^{2+} 通道开放①，启动囊泡与突触前膜的融合②。神经递质被以胞吐方式释放入突触间隙，并在突触间隙内扩散③。神经递质与突触后膜的受体分子结合，结束传递过程④。

电突触的信息传递过程

- 电突触适用于快速传导信息的情况，通过缝隙连接 (gap junction) 形成穿膜的孔道，可直接传递电信号
- 缺点：不能传递抑制性信息，也不能放大信号



两个神经元间电突触。缝隙连接是突触前和突触后神经元间的穿膜蛋白质，中间有孔道。



神经回路

- 神经回路(neural circuit): 也称神经环路, 是指相互连接、共同实现某一特定功能的神经元集合
 - 兴奋性神经元: 被激活时引起突触后神经元更容易产生动作电位
 - 抑制性神经元: 被激活时引起突触后神经元更难以产生动作电位
- 最简单的神经回路仅包含一个感觉神经单元和一个运动神经单元, 如膝跳反射的神经回路

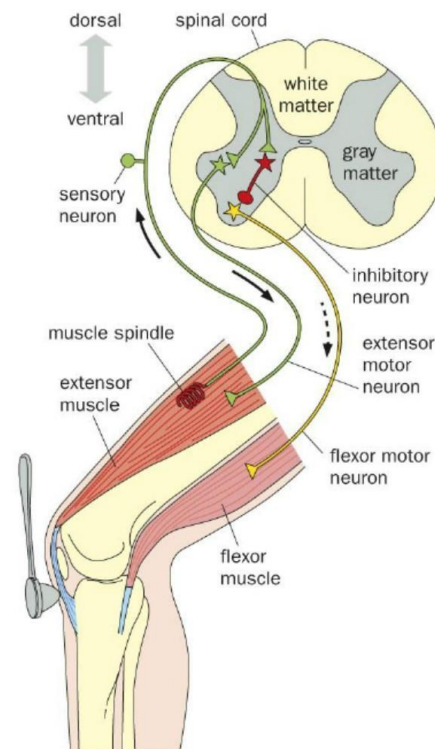


Figure 1-19 Principles of Neurobiology (© Garland Science 2016)

膝跳反射的神经回路

- 感觉神经元将力学刺激转化为电信号，并以动作电位的形式传递至脊髓
- 感觉神经元的轴突与运动神经元的树突构成突触连接，后者进一步将反射信号通过动作电位传递至伸肌肌梭中的轴突
- 运动神经元的轴突末梢释放神经递质，引起伸肌的收缩
- 上述神经回路中的感觉神经元和运动神经元均属于兴奋性神经元

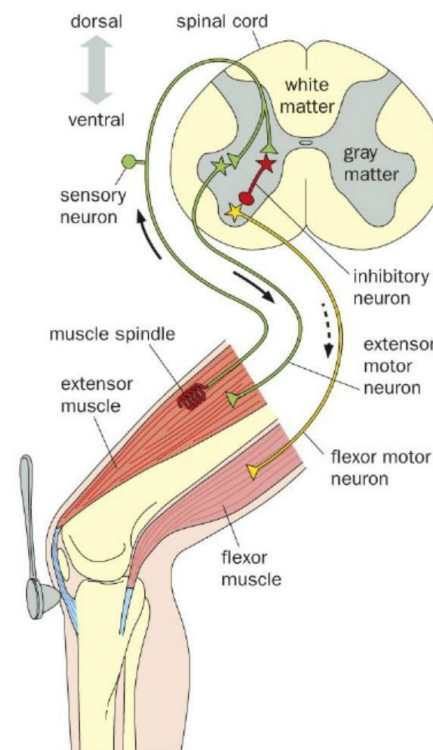


Figure 1-19 Principles of Neurobiology (© Garland Science 2016)

膝跳反射的神经回路

- 感觉神经元还通过激活抑制性中间神经元，从而抑制支配屈肌的运动神经元兴奋，使其难以产生动作电位，从而导致屈肌松弛
- 伸肌的收缩与屈肌的放松相互协调，共同引起下垂小腿的非自主前踢行为

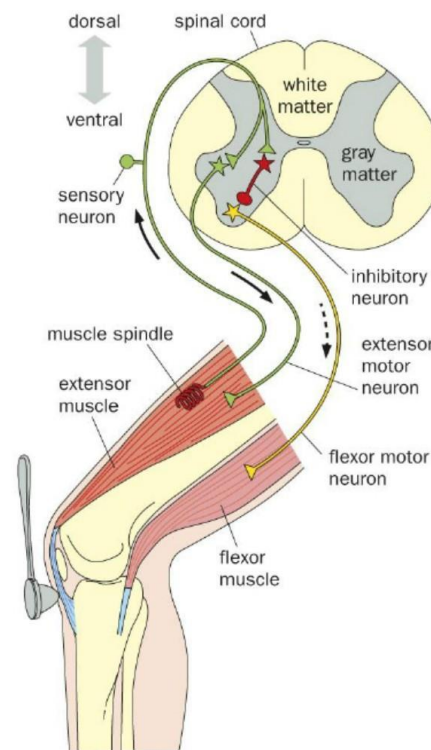


Figure 1-19 Principles of Neurobiology (© Garland Science 2016)

神经回路的复杂性

- 实际中的神经回路常非常复杂，例如膝跳反射中，感觉神经元同时还分出一些轴突沿着脊髓上行传递，最后到达大脑中的初级躯体感觉皮质区，从而感觉到膝盖被锤子敲击
- 感觉信息同时还被传递到大脑皮质的其他区域，如初级运动皮质将控制脊髓中的运动神经元引起进一步的自主运动

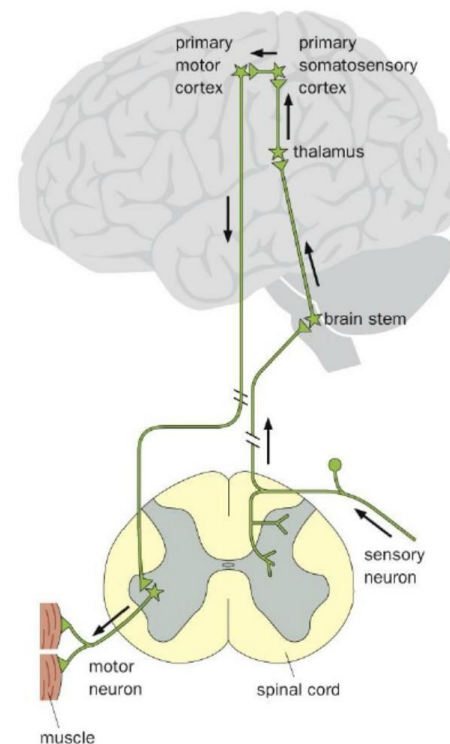
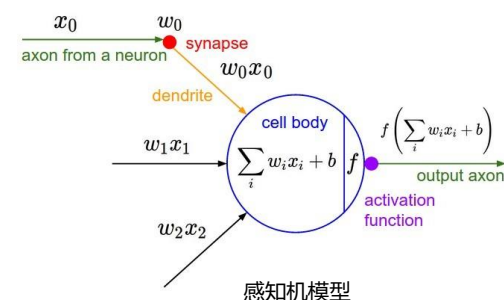
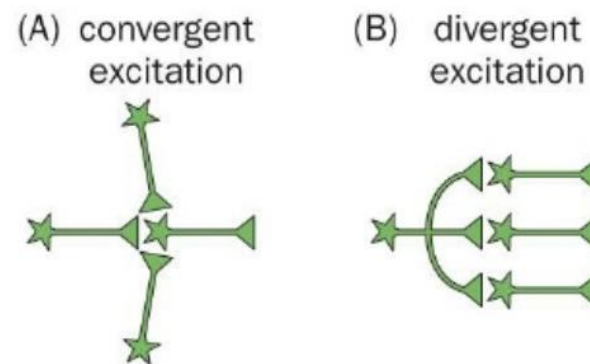


Figure 1-20 Principles of Neurobiology (© Garland Science 2016)

神经回路的基本模式

- 神经系统采用了许多种**回路模体** (**circuit motif**), 即神经元之间形成固定模式的连接, 使得所形成的神经回路发挥特定的功能
- 仅含有兴奋性神经元的神经回路中
 - **收敛式兴奋 (convergent excitation) 回路模体**: 多个突触前神经元与同一个突触后神经元形成突触, 从而可以接收、整合多个神经元的输入信息
 - **发散式兴奋 (divergent excitation) 回路模体**: 一个突触前神经元与多个突触后神经元形成突触, 从而可同时向多个神经元传递信息



神经回路的基本模式

- 仅含有兴奋性神经元的神经回路中
 - 前馈兴奋(feedforward excitation)回路模体：由连续连接的一组神经元构成，能跨多个脑区进行信息传递
 - 反馈兴奋(feedback excitation)回路模体：突触后神经元与其突触前神经元建立了反向突触连接
 - 复发性兴奋(侧兴奋)回路模体：并行传递同一信息的神经元之间相互激活

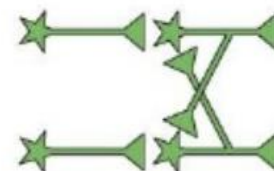
(C) feedforward excitation



(D) feedback excitation



(E) recurrent (lateral) excitation



神经回路的基本模式

- 同时存在兴奋性神经元与抑制性神经元共同作用的神经回路中
 - **前馈抑制(feedforward inhibition)回路模体**：一个兴奋性神经元会同时与一个兴奋性神经元与一个抑制性神经元形成突触连接，而抑制性神经元会将输出传递到突触后兴奋性神经元
 - **反馈抑制回路模体**：突触后兴奋性神经元首先激活一个抑制性神经元，后者再将抑制信号作用于前者
 - 两种模体中的抑制信号均可以对突触后神经元的兴奋持续时间和强度进行控制

(F) feedforward inhibition

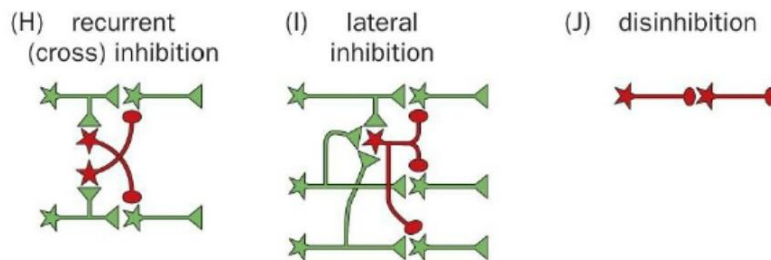


(G) feedback inhibition



神经回路的基本模式

- 同时存在兴奋性神经元与抑制性神经元共同作用的神经回路中
 - 复发性/交叉抑制(recurrent/cross inhibition)回路模体：
两条兴奋性并行通路通过抑制性神经元彼此相互抑制
 - 侧抑制(lateral inhibition)回路模体：广泛见于人体感觉信息的处理，一个抑制性神经元接收并行的兴奋性神经元通路中的兴奋性输入，并抑制这些通路中的突触后兴奋性神经元
 - 去抑制(disinhibition)回路模体：一个抑制性神经元将信号输出至另一个抑制性神经元，从而导致后者抑制目标的能力降低



神经回路中的输入突触空间分布

- 兴奋性神经元的输入突触主要位于突触后神经元的树突棘上
- 抑制性神经元的输入突触位于突触后神经元的树突棘、树突轴、细胞体和轴突起始段，从而更有效抑制兴奋性信号
- 神经回路中的调节性(modulatory)神经元
 - 释放调节性神经递质，改变突触后神经元的兴奋性(电信号)或突触传递效率(化学信号)
 - 调节性神经元的输入突触分别位于树突、细胞体及突触前末梢

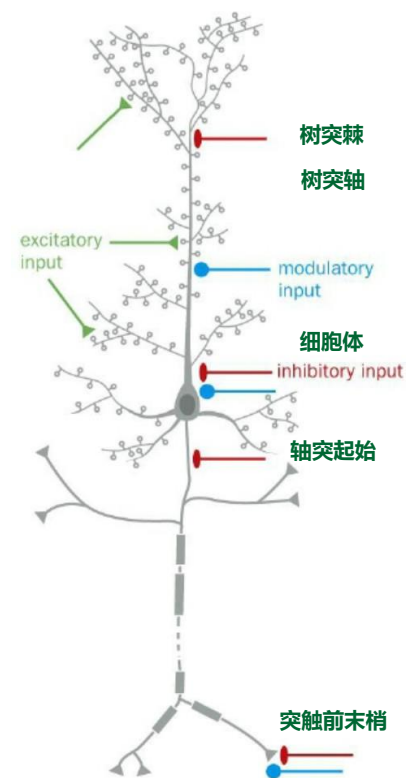
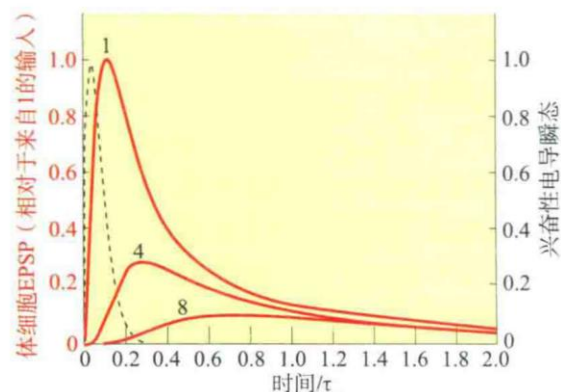
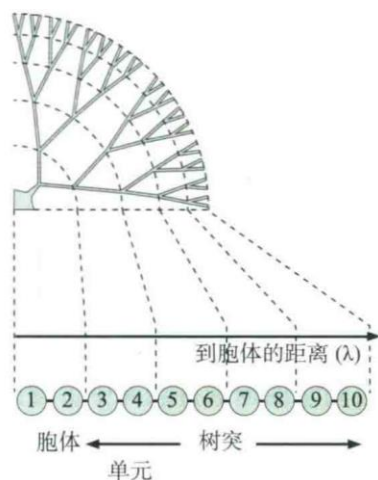


Figure 3-47 Principles of Neurobiology (© Garland Science 2016)

神经回路中的输入突触空间分布

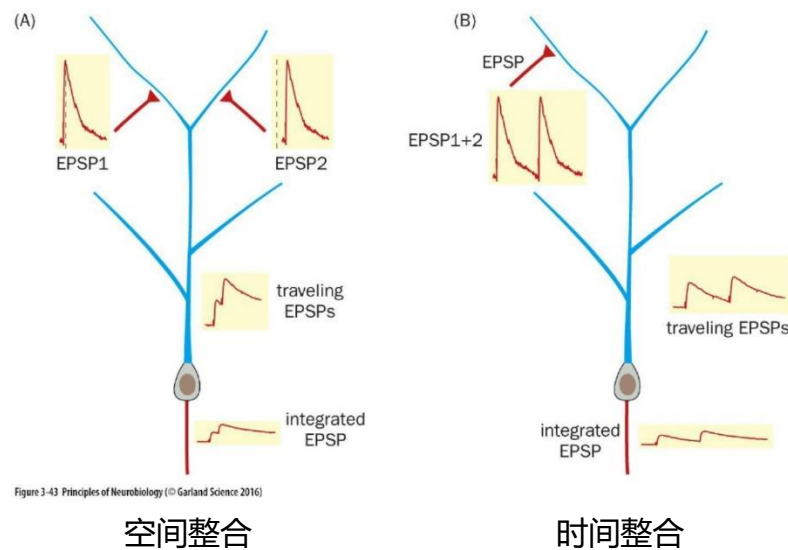
- 输入突触的空间分布对信息编码具有重要意义
 - 从细胞体上突触输入的信号，可在突触后产生最大的兴奋性突触后电压，且上升和衰减都最快
 - 距离细胞体越远，突触输入所产生的突触后电压越小，且其上升和衰减速度也越慢



EPSP(excitatory postsynaptic potential): 兴奋性突触后电位

神经回路中的突触输入信号整合

- 多个突触输入的信号整合方式分为空间整合和时间整合
 - 空间整合(spatial integration)
 - ：同一神经元两个不同树突上几乎同时接收到两个突触输入，并在传递过程中进行整合
 - 时间整合(temporal integration)
 - ：同一突触先后两次接收到两个输入，并在传递过程中进行整合

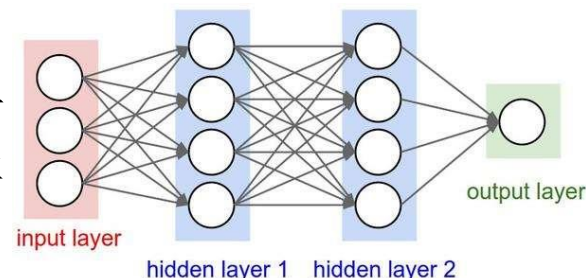


总结

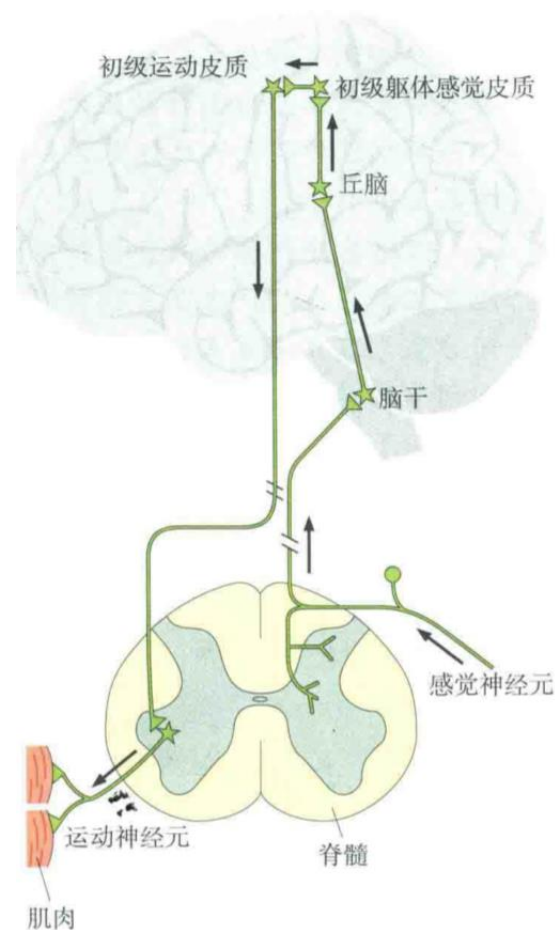
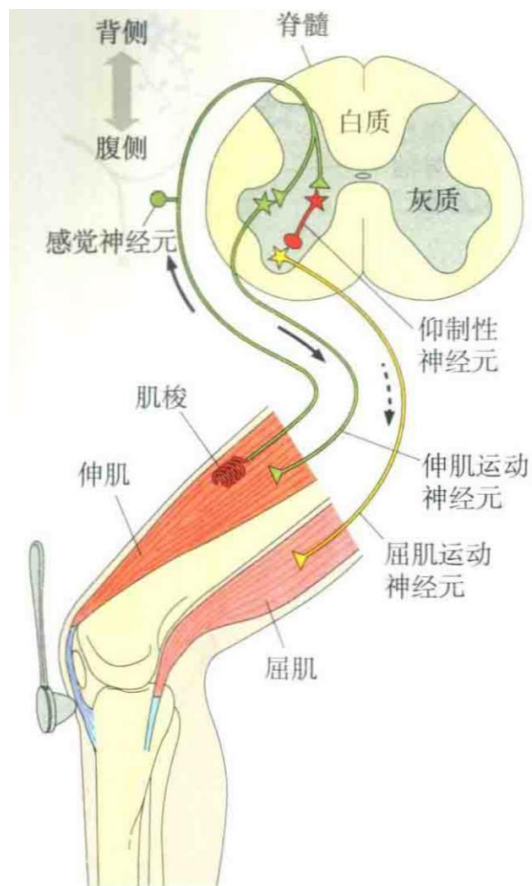
- 每个神经元都是一个复杂的集成元件，每个神经元都会在其树突、细胞体、轴突起始段及突触前末梢接收大量不同神经元的输入信号。这些兴奋性、抑制性和调节性输入共同决定该神经元的输入模式，又通过动作电位发放的频率和时间，以及每个动作电位诱发的神经递质释放给其他神经元
- 在更高层次上，每个神经元都是复杂神经网络的一个元件，这些神经网络发挥着多种信息处理功能，包括感知和行为控制等

作业

- 题目1：感知机(perceptron)是受神经元启发的数学模型，在人工智能的发展史中具有重要地位。请结合本章内容，分析神经元在工作原理上与感知机模型的相同和差异之处。
- 题目2：人工神经网络(artificial neural network)是深度学习的基础模型，请分析如右图所示的人工神经网络（隐层数>1）中可能存在哪些真实神经系统中的回路模体(circuit motif)？
- 参考资料：
 - 《机器学习》第五章“神经网络”，周志华著，清华大学出版社（[校图书馆借阅链接](#)）

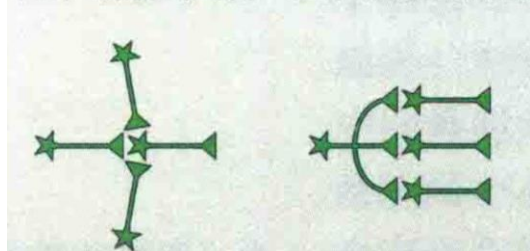


本章部分英文图表注释

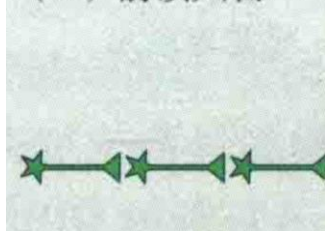


本章部分英文图表注释

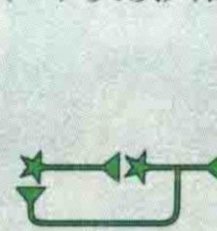
(A) 收敛式兴奋 (B) 发散式兴奋



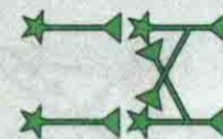
(C) 前馈兴奋



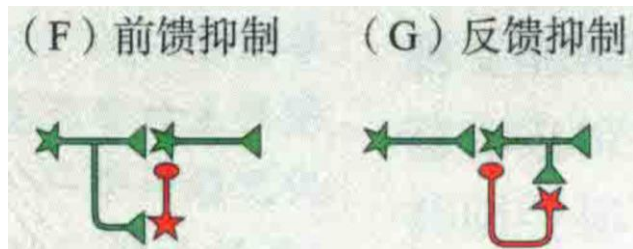
(D) 反馈兴奋



(E) 复发性兴奋
(侧兴奋)



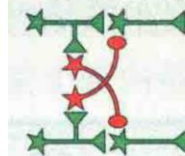
(F) 前馈抑制



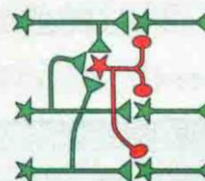
(G) 反馈抑制



(H) 复发性抑制
(交叉抑制)



(I) 侧抑制



(J) 去抑制



本章部分英文图表注释

