

目录

可激发系统	1
神经元	1
神经元的可激发性	2
动作电势的特性	3
神经元的数学建模	4
细胞膜与离子通道	4
等效电路	4
Task1 任务 1: 研究不同刺激强度下神经元膜电势的变化	6
脉冲刺激 1-使用 PPT 中的参数和方程	7
脉冲刺激 2-使用 PPT 中的参数和方程	10
直流刺激-使用 PPT 中的参数和方程	12
脉冲刺激-使用文献中的参数和方程	17
直流刺激-使用文献中的参数和方程	19
Task2 任务 2: 计算直流刺激强度和神经元发放频率之间的关系	22
Task3 任务 3: 计算一个动作电势过程中的通过单位面积细胞膜的钠离子总数目	40
扩展:	45
Task6 两个电耦合神经元的能量平衡	57

课题 1：可激发系统的模拟：Hodgkin-Huxley 神经元模型

可激发系统

可激发介质/系统 (excitable medium/system): 简言之就是具有“可激励性”的介质，也叫激励介质。“可激励性”所对应的英文单词是“excitability”。这个词在不同的学科里有不同的译法：物理学中叫可激发性，医学中叫兴奋性、敏感性，生理学中叫刺激反应性。这里所指的“可激励性”是当介质受到小扰动时，介质很快恢复到平衡态（静态）；但当扰动超过某一阈值时，介质将有一个快速又陡峭的响应，呈现激发状态。

神经元

大脑中神经元数目巨大 $\sim 10^{11}$

神经元形状及其多样

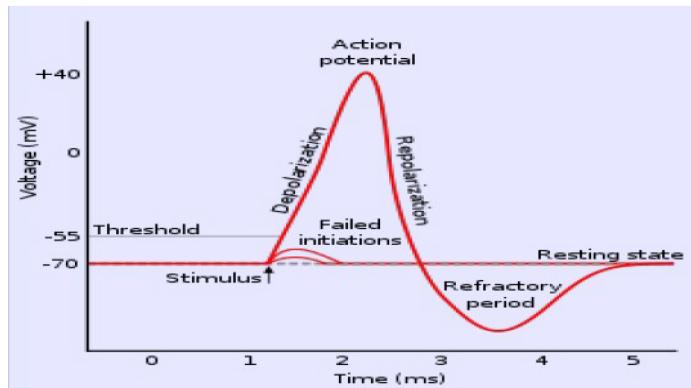
图中的标注及其翻译：

Soma : 胞体

Neurites: 神经突 $\left\{ \begin{array}{l} \text{Dendrites} \text{ 树突} \\ \text{Axon: 轴突} \end{array} \right.$

神经元的可激发性

神经元的可激发性



图中的标注及其翻译:

Action potential : 动作电势

Depolarization : 去极化

Repolarization : 复极化

Failed initiations : 失败的启动

Threshold : 阈值

Resting state : 静息态

Stimulus : 刺激

Refractory period 不应期

神经元在受到刺激时膜电位随时间变化的过程，称为动作电势

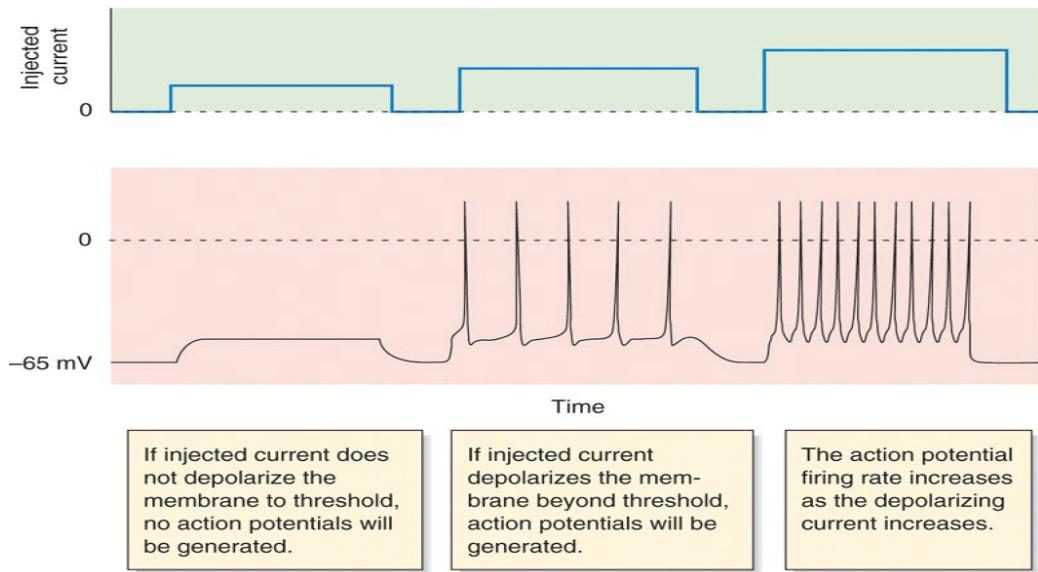
Y 轴: 电压，单位: mV 神经元细胞膜内外的电位差

X 轴: 时间，单位: 毫秒

- 三个电位水平 Potential Levels:
- Resting state (静息态): 约 -70 mV 神经元在未受刺激时的稳定电位

- **Threshold (阈值):** 约 -55 mV 临界电位
 - **峰值:** 约 $+40\text{ mV}$ 动作电势达到的最高电位
 - **事件:**
1. **Stimulus (刺激):** 在 1 ms 稍过一点的位置, 一个外部刺激被施加
 2. **Failed initiations (失败的启动):** 图中阈值下方的小波形这表示刺激强度太弱, 没有使膜电位达到 -55 mV 的阈值, 因此无法触发一个完整的动作电势, 电位很快就回落到静息态
 3. **Depolarization (去极化):** 当一个足够强的刺激使膜电位达到阈值 (-55 mV) 后, 膜电位开始急剧上升, 从负值变为正值, 一直达到 $+40\text{ mV}$ 的峰值
 4. **Action potential (动作电势):** 整个快速的电位“尖峰”(从去极化开始到复极化结束)被称为动作电势图中的标签也特指其峰值
 5. **Repolarization (复极化):** 达到峰值后, 膜电位迅速下降, 从 $+40\text{ mV}$ 降回负值
 6. **Refractory period (不应期):** 膜电位在复极化后, 会短暂地降到比静息态 (-70 mV) 更低的水平在这个时期, 神经元对新的刺激反应能力降低(或完全不反应)之后, 电位会逐渐恢复到 -70 mV 的静息态

动作电势的特性



Injected current : 注入电流

1. If injected current does not depolarize the membrane to threshold, no action potentials will be generated.

如果注入的电流没有使细胞膜去极化到阈值, 则不会产生动作电势

2. If injected current depolarizes the membrane beyond threshold, action potentials will be generated.

如果注入的电流使细胞膜去极化超过阈值, 则会产生动作电势

3. The action potential firing rate increases as the depolarizing current increases.

随着去极化电流的增加，动作电势的发放频率增加

神经元的数学建模

细胞膜与离子通道

channel 通道

pore 孔隙

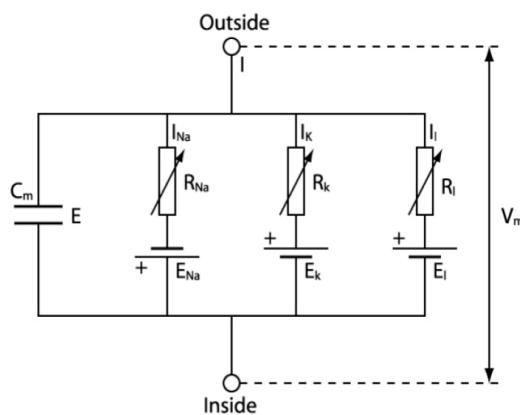
lipid bilayer 脂双层

等效电路

等效成了三个电阻和一个电容并联，并且在每个电阻的回路串上电池，每个电迟代表了对应离子的能斯特电位，电阻则代表了离子泵的耗能

这个模型中的能量来源是电池提供的，即营养物质的摄入

PPT 上指出的公式



$$C_m \frac{dV_m}{dt} + I_{ion} = I_{ext}$$

$$I_{ion} = \sum_k I_k = \sum_k G_k (V_m - E_k).$$

这里的 I_{ext} 是外部总电流， I_{ion} 指离子电流之和

离子有三种，Na, K, 还有泄露（主要是氯离子）

V_m 是指内外模的电势差， G_k 指电导

PPT 中给出的微分方程是

$$\begin{cases} C_m \frac{dV}{dt} = -g_L(V - E_L) - \bar{g}_{Na} m^3 h (V - E_{Na}) - \bar{g}_K n^4 (V - E_K) + I_{app} \\ \frac{dm}{dt} = \alpha_m(V)(1-m) - \beta_m(V)m \\ \frac{dh}{dt} = \alpha_h(V)(1-h) - \beta_h(V)h \\ \frac{dn}{dt} = \alpha_n(V)(1-n) - \beta_n(V)n \end{cases}$$

HH 模型描述了动作电势的发生过程

PPT 中给出的参数是

电容: $C = 1\mu\text{F}/\text{cm}^2$

各离子的能斯特电位和对应的电导:

x	E_x [mV]	g_x [mS / cm^2]
Na	55	40
K	-77	35
L	-65	0.3

对应的 alpha 和 beta 函数:

x	$\alpha_x(u/\text{mV}) [\text{ms}^{-1}]$	$\beta_x(u/\cdot\text{ mV}) [\text{ms}^{-1}]$
n	$0.02(u-25)/[1-e^{-(u-25)/9}]$	$-0.002(u-25)/[1-e^{(u-25)/9}]$
m	$0.182(u+35)/[1-e^{-(u+35)/9}]$	$-0.124(u+35)/[1-e^{(u+35)/9}]$
h	$0.25e^{-(u+90)/12}$	$0.25e^{(u+62)/6}/e^{(u+90)/12}$

文献中给出的微分方程:

根据《Energy and information in Hodgkin-Huxley neurons》 A. Moujahid, A. d' Anjou, and F. J. Torrealdea

突奇-赫胥黎 HH 模型描述了无动作电位传播的鱿鱼巨轴突，将其视为通用神经元动力学的代表，遵循以下微分方程:

$$\begin{aligned} C\dot{V} &= -i_{Na} - i_K - i_l + I, \\ \dot{m} &= \alpha_m(V)(1-m) - \beta_m(V)m, \\ \dot{n} &= \alpha_n(V)(1-n) - \beta_n(V)n, \\ \dot{h} &= \alpha_h(V)(1-h) - \beta_h(V)h, \end{aligned} \quad (1)$$

其中 V 是以 mV 为单位的膜电位, C 是以 μF 为单位的膜电容

I 是以 $\mu A/cm^2$ 为单位的总膜电流密度

而 m 、 n 和 h 是无量纲变量

分别表示膜内侧钠激活分子的比例、膜内侧钾激活粒子的比例

以及膜外侧钠失活分子的比例。

A. Moujahid 文章中的钠、钾和泄漏 (主要是氯) 的离子电流，分别记为 i_{Na} 、 i_K

和 i_l ，由下式给出：

$$\begin{aligned} i_{Na} &= g_{Na} m^3 h (V - E_{Na}), \\ i_K &= g_K n^4 (V - E_K), \\ i_l &= g_l (V - E_l), \end{aligned} \quad (2)$$

其中 g_{Na} 、 g_K 和 g_l 是各自离子通道电导的最大可能值，并且

E_{Na} 、 E_K 和 E_l 离子在神经元静态状态下的能斯特电位。在这

项工作中，我们给出了这些参数的标准常数值，这些值在下表中给出。

文献中给出的参数是

膜电容为 $C = 1\mu F/cm^2$

电压标度被偏移，使得静息电位为零

x	g_x (mS/cm^2)	E_x (mV)
Na	120	115
K	36	-12
l	0.3	10.6

A. Moujahid 文章中随时间变化的变量 alpha 和 beta 函数是

$$\begin{aligned} \alpha_m(V) &= (2.5 - 0.1V)/[\exp(2.5 - 0.1V) - 1], \\ \beta_m(V) &= 4 \exp(-V/18), \\ \alpha_n(V) &= (0.1 - 0.01V)/[\exp(1 - 0.1V) - 1], \\ \beta_n(V) &= 0.125 \exp(-V/80), \\ \alpha_h(V) &= 0.07 \exp(-V/20), \\ \beta_h(V) &= 1/[\exp(3 - 0.1V) + 1]. \end{aligned}$$

Task1 任务 1：研究不同刺激强度下神经元膜电势的变化

请利用四阶 Rung=Kutta 算法求解 HH 方程，并研究不同刺激强度下神经元膜电势的变化，借此理解可激发系统的响应特性

脉冲刺激或直流刺激

解答：

我们将分别对脉冲刺激或直流刺激使用 PPT 中的参数和方程文献中对应的参数和方程，因此组合后结果应该有四种：

我们先复现 PPT 中的结果：

脉冲刺激 1-使用 PPT 中的参数和方程

此时的常数为

PPT 中给出的参数是

电容： $C = 1\mu\text{F}/\text{cm}^2$

```
clc;clear;
C=1;
```

各离子的能斯特电位和对应的电导：

x	E_x [mV]	g_x [mS/cm^2]
Na	55	40
K	-77	35
L	-65	0.3

```
E.Na=55;E.K=-77;E.L=-65;
g.Na=40;g.K=35;g.L=0.3;
```

```
% E.Na=115;E.K=-12;E.L=10.6;
% g.Na=120;g.K=36;g.L=0.3;
```

对应的 alpha 和 beta 函数：

x	$\alpha_x(u/\text{mV}) [\text{ms}^{-1}]$	$\beta_x(u/\cdot\text{ mV}) [\text{ms}^{-1}]$
n	$0.02(u - 25)/[1 - e^{-(u-25)/9}]$	$-0.002(u - 25)/[1 - e^{(u-25)/9}]$
m	$0.182(u + 35)/[1 - e^{-(u+35)/9}]$	$-0.124(u + 35)/[1 - e^{(u+35)/9}]$
h	$0.25e^{-(u+90)/12}$	$0.25e^{(u+62)/6}/e^{(u+90)/12}$

```

Alpha.n=@(u) 0.02*(u-25)/(1-exp(-(u-25)/9));
Alpha.m=@(u) 0.182*(u+35)/(1-exp(-(u+35)/9));
Alpha.h=@(u) 0.25*exp(-(u+90)/12);
Beta.n=@(u) -0.002*(u-25)/(1-exp((u-25)/9));
Beta.m=@(u) -0.124*(u+35)/(1-exp((u+35)/9));
Beta.h=@(u) 0.25*exp((u+62)/6)/exp((u+90)/12);

% Alpha.n=@(u) (0.1 - 0.01.*u) ./ (exp(1 - 0.1.*u) - 1);
% Alpha.m=@(u) (2.5 - 0.1.*u) ./ (exp(2.5 - 0.1.*u) - 1);
% Alpha.h=@(u) 0.07 .* exp(-u./20);
% Beta.n=@(u) 0.125 .* exp(-u./80);
% Beta.m=@(u) 4 .* exp(-u./18);
% Beta.h=@(u) 1 ./ (exp(3 - 0.1.*u) + 1);

fs= 4000;%采样频率
T=200;%总时长(ms)
A=15;%刺激电流强度

% I_ext = @(u) 0+(20<=u & u<= 30).*A...
% +(40<=u & u<= 50).*A/2 ...
% +(60<=u & u<= 70).*A/4 ...
% +(80<=u & u<= 90).*A/8 ...
% +(100<=u & u<= 110).*A/10 ...
% +(120<=u & u<= 130).*A/12 ...
% +(140<=u & u<= 150).*A/14 ...
% +(160<=u & u<= 170).*A/16 ...
% +(180<=u & u<= 190).*A/20 ...
% ;%脉冲刺激向量
Center=(25:20:185)';%脉冲中心位置, 取转置是因为要列向量
Scale=[1,1/2,1/4,1/8,1/10,1/12,1/14,1/16,1/20]';%脉冲高度
Amplitude=A*Scale;
D1=[Center,Amplitude];%用给pulstran函数, 第一列脉冲中心, 第二列脉冲高度
PulWidth=10;%脉冲刺激宽度为10ms
PulShap=@(t) rectpuls(t,PulWidth);%脉冲刺激函数
I_ext=@(u) pulstran(u,D1,PulShap);

```

```

Task1I2V_DC(C,E,g,Alpha,Beta, ...
'fs',fs, ...
'T',T, ...
'A',A, ...
'I_ext',I_ext);

```

此时使用的参数为:

C: 1.0000

g 的结构体:

Na: 40

K: 35

L: 0.3000000000000000

E 的结构体:

Na: 55

K: -77

L: -65

Alpha 函数的结构体:

n: @ (u) 0.02*(u-25)/(1-exp(-(u-25)/9))

m: @ (u) 0.182*(u+35)/(1-exp(-(u+35)/9))

h: @ (u) 0.25*exp(-(u+90)/12)

Beta 函数的结构体:

n: @ (u) -0.002*(u-25)/(1-exp((u-25)/9))

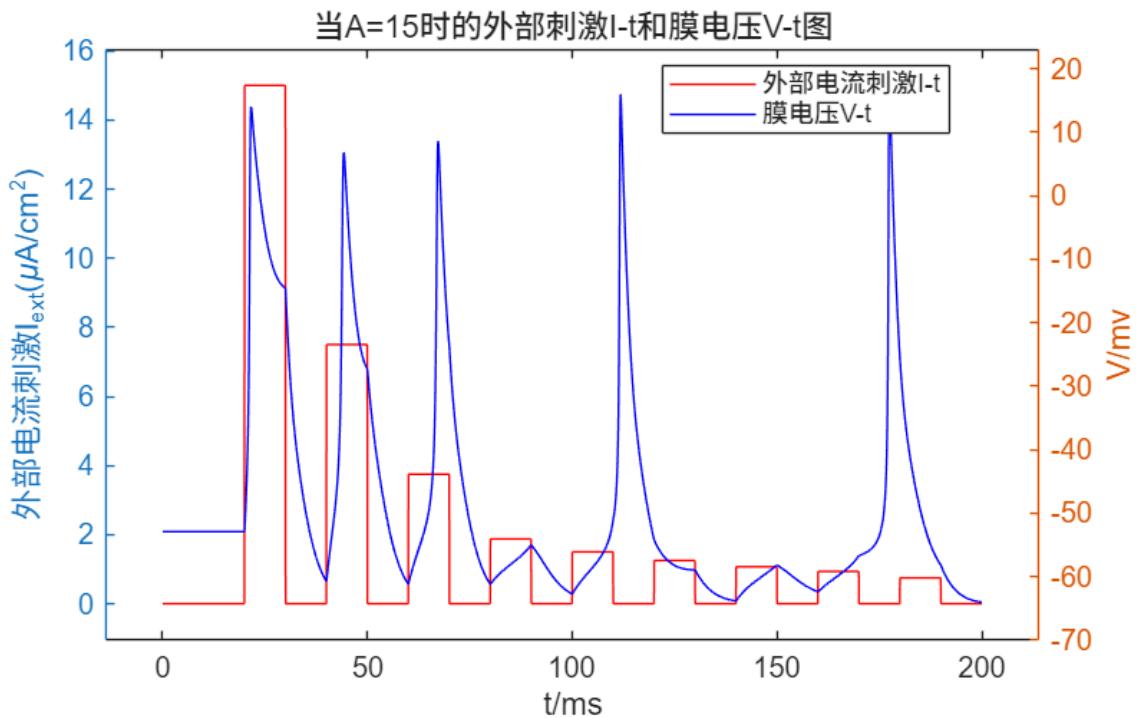
m: @ (u) -0.124*(u+35)/(1-exp((u+35)/9))

h: @ (u) 0.25*exp((u+62)/6)/exp((u+90)/12)

外部刺激电流:

@ (u) pulstran(u,D1,PulShap)

当 A=15 时的外部电流刺激 I-t 和膜电压 V-t 图



脉冲刺激 2-使用 PPT 中的参数和方程

```
% I_ext = @(u) 0+(20<=u & u<= 30).*A...
% +(40<=u & u<= 50).*A/2 ...
% +(60<=u & u<= 70).*A/4 ...
% +(80<=u & u<= 90).*A/8 ...
% +(100<=u & u<= 110).*A/16 ...
% +(120<=u & u<= 130).*A/32 ...
A=5;
%脉冲刺激向量
Center=(25:20:185)';%脉冲中心位置, 取转置是因为要列向量
% Scale=0.7.^ (0:1:8)';%脉冲高度;
Scale=linspace(1,0,9)';
Amplitude=A*Scale;
D1=[Center,Amplitude];%用给pulstran函数, 第一列脉冲中心, 第二列脉冲高度
PulWidth=10;%脉冲刺激宽度为10ms
PulShap=@(t) rectpuls(t,PulWidth);%脉冲刺激函数
I_ext=@(u) pulstran(u,D1,PulShap);

%脉冲刺激向量

Task1I2V_DC(C,E,g,Alpha,Beta, ...
'fs',fs, ...
'T',T, ...
```

```
'A',A, ...
'I_ext',I_ext);
```

此时使用的参数为：

C: 1.0000

g 的结构体：

Na: 40

K: 35

L: 0.3000000000000000

E 的结构体：

Na: 55

K: -77

L: -65

Alpha 函数的结构体：

n: @ (u) 0.02 * (u - 25) / (1 - exp(-(u - 25) / 9))

m: @ (u) 0.182 * (u + 35) / (1 - exp(-(u + 35) / 9))

h: @ (u) 0.25 * exp(-(u + 90) / 12)

Beta 函数的结构体：

n: @ (u) -0.002 * (u - 25) / (1 - exp((u - 25) / 9))

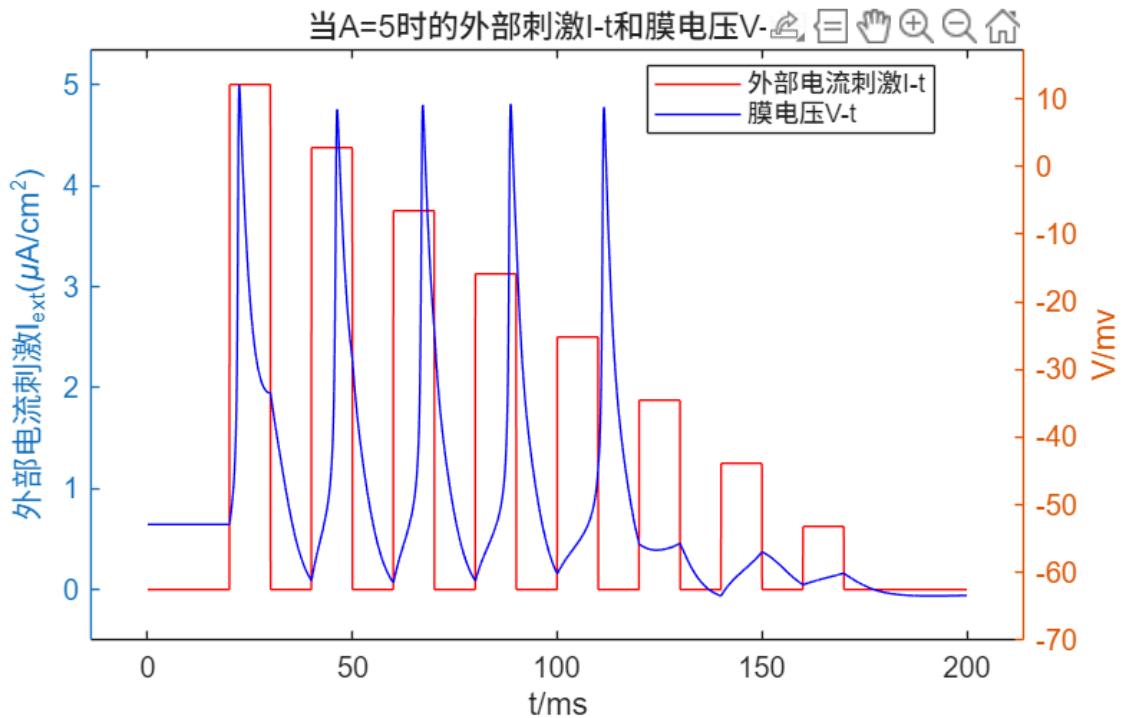
m: @ (u) -0.124 * (u + 35) / (1 - exp((u + 35) / 9))

h: @ (u) 0.25 * exp((u + 62) / 6) / exp((u + 90) / 12)

外部刺激电流：

@ (u) pulstran (u, D1, PulShap)

当 A=5 时的外部电流刺激 I-t 和膜电压 V-t 图



由此可发现，在刺激电流大于某一阈值时，无论刺激电流大小都会得到相同的膜电压动作电位变化
而我们通过一个等比数列递减的外部电流刺激近似得出，大概在第七次时就不能得到膜电压了
此时的电流大小为大概在 $2.5 \sim 1.875 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ 之间

Amplitude(5:6)

```
ans = 2x1
```

```
2.500000000000000
1.875000000000000
```

直流刺激-使用 PPT 中的参数和方程

```
% A=5;
% 脉冲刺激向量
% Center=(25:20:185)';%脉冲中心位置，取转置是因为要列向量
% % Scale=0.7.^((0:1:8)');%脉冲高度；
% Scale=linspace(1,0,9)';
% Amplitude=A*Scale;
% D1=[Center,Amplitude];%用给pulstran函数，第一列脉冲中心，第二列脉冲高度
% PulWidth=10;%脉冲刺激宽度为10ms
```

```

% PulShap=@(t) rectpuls(t,PulWidth);%脉冲刺激函数
% I_ext=@(u) pulstran(u,D1,PulShap);
for A=2:0.5:5

    % A=3;
    I_ext = @(u) 0+(20<=u & u<= 150).*A;

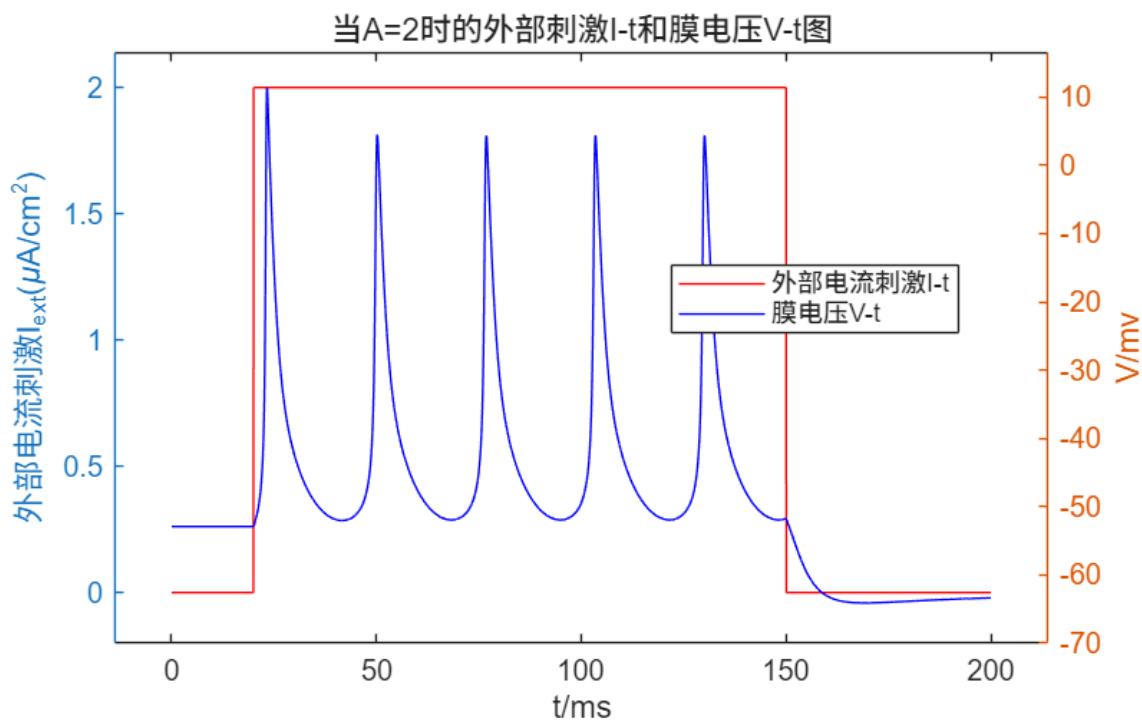
    %脉冲刺激向量

Task1I2V_DC(C,E,g,Alpha,Beta, ...
    'fs',fs, ...
    'T',T, ...
    'A',A, ...
    'I_ext',I_ext, ...
    'Ifdebug',0);

end

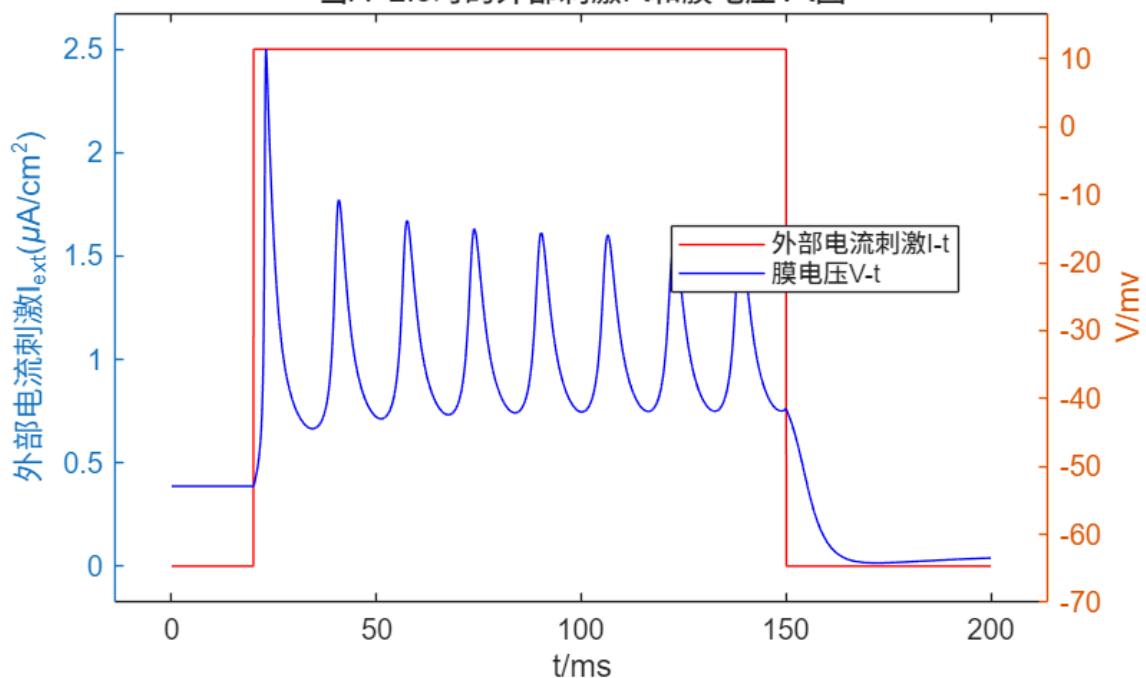
```

当 $A=2$ 时的外部电流刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图

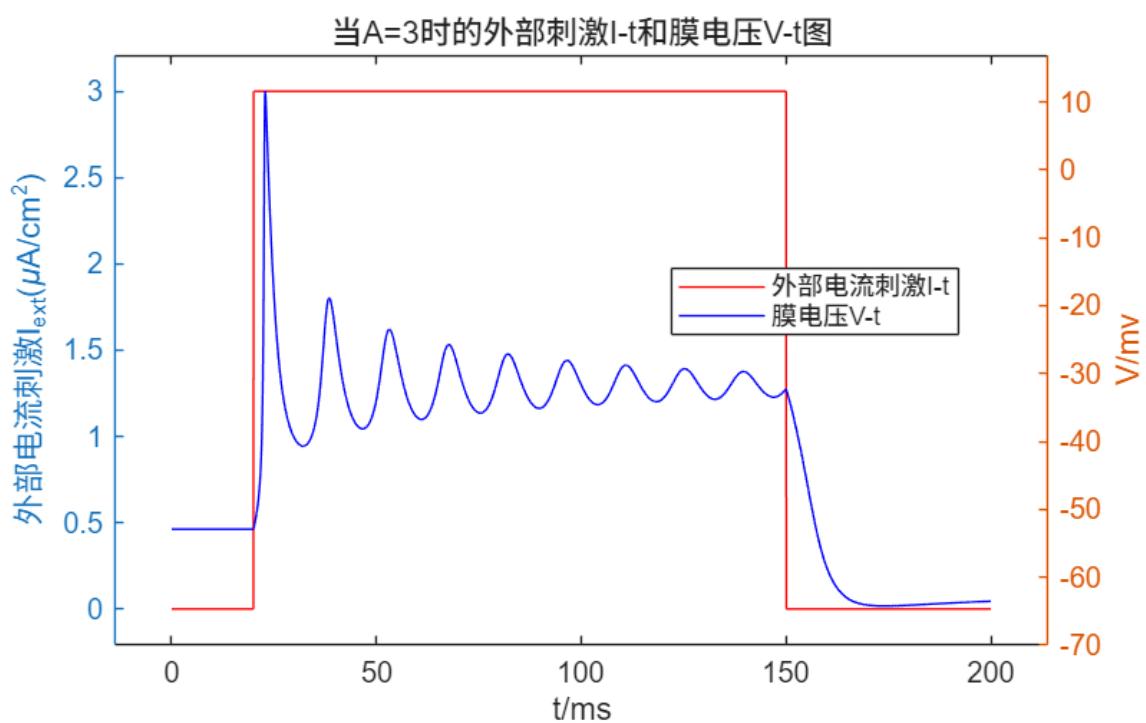


当 $A=2.5$ 时的外部电流刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图

当 $A=2.5$ 时的外部刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图

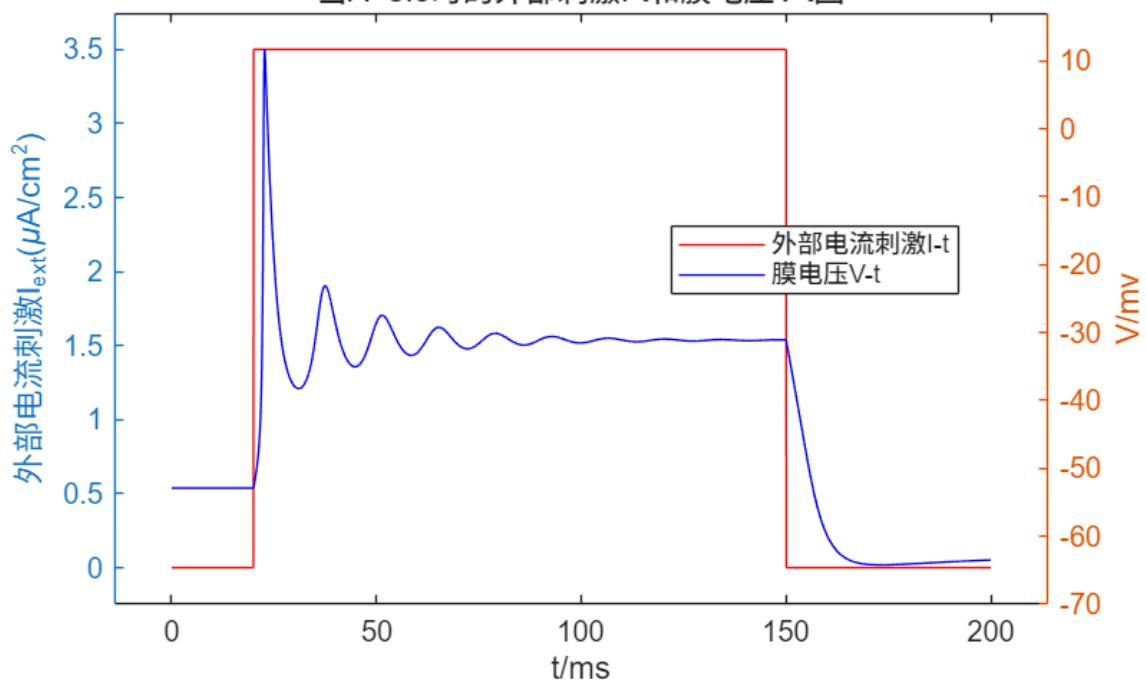


当 $A=3$ 时的外部电流刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图

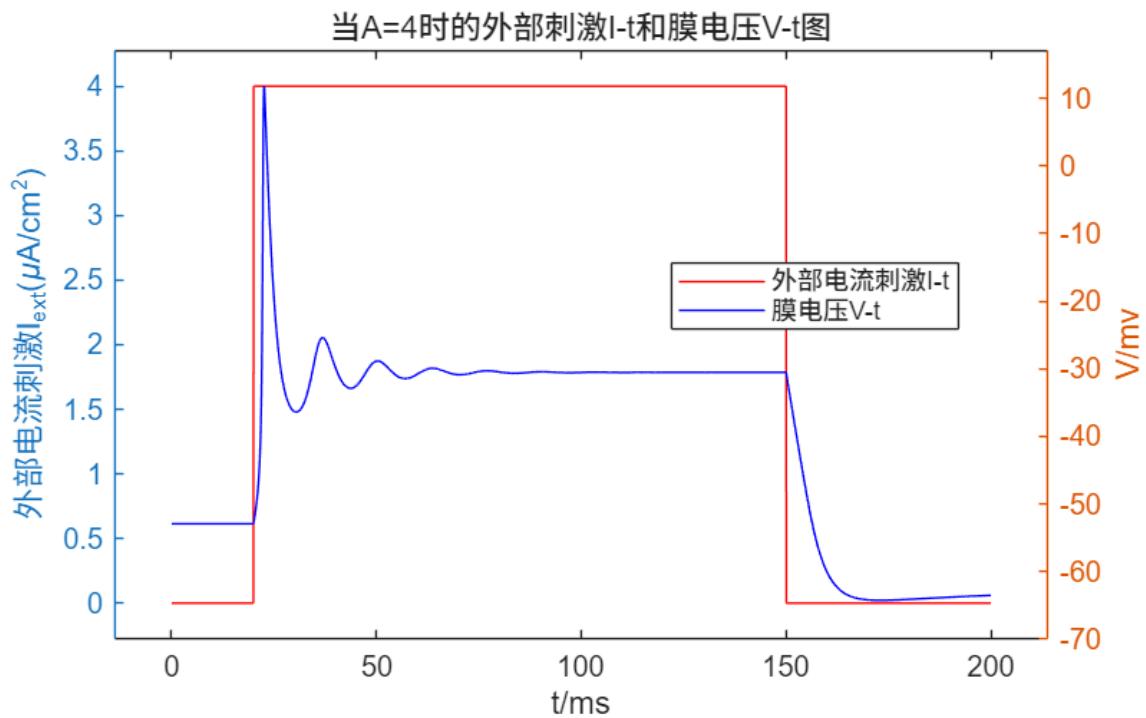


当 $A=3.5$ 时的外部电流刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图

当 $A=3.5$ 时的外部刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图

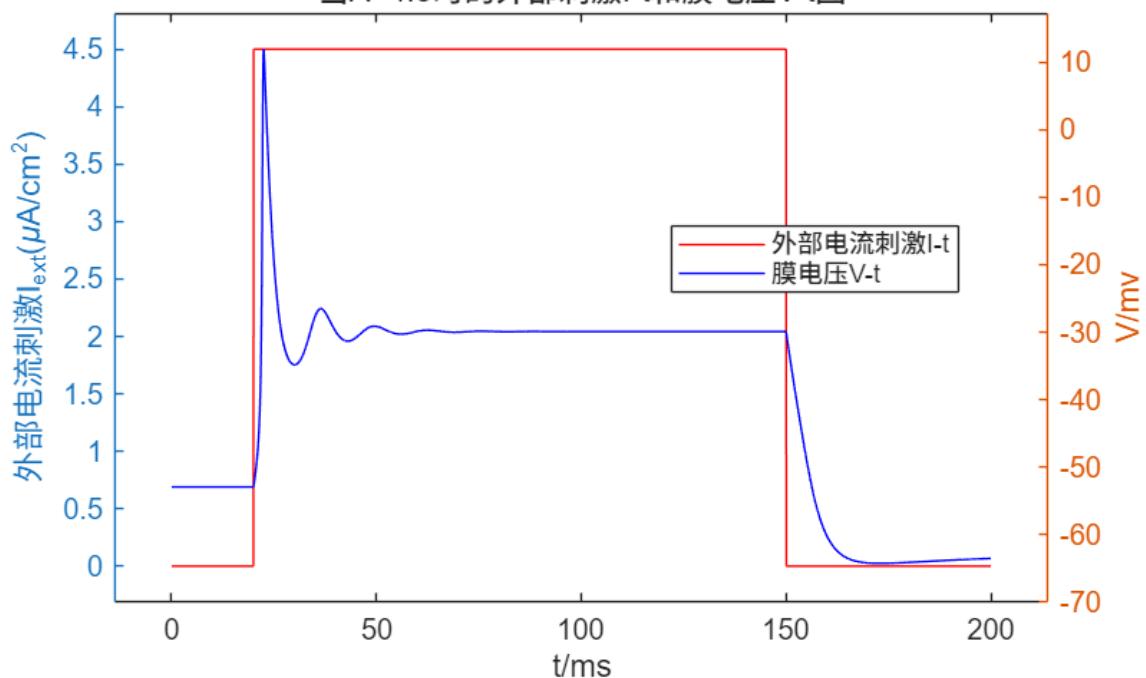


当 $A=4$ 时的外部电流刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图

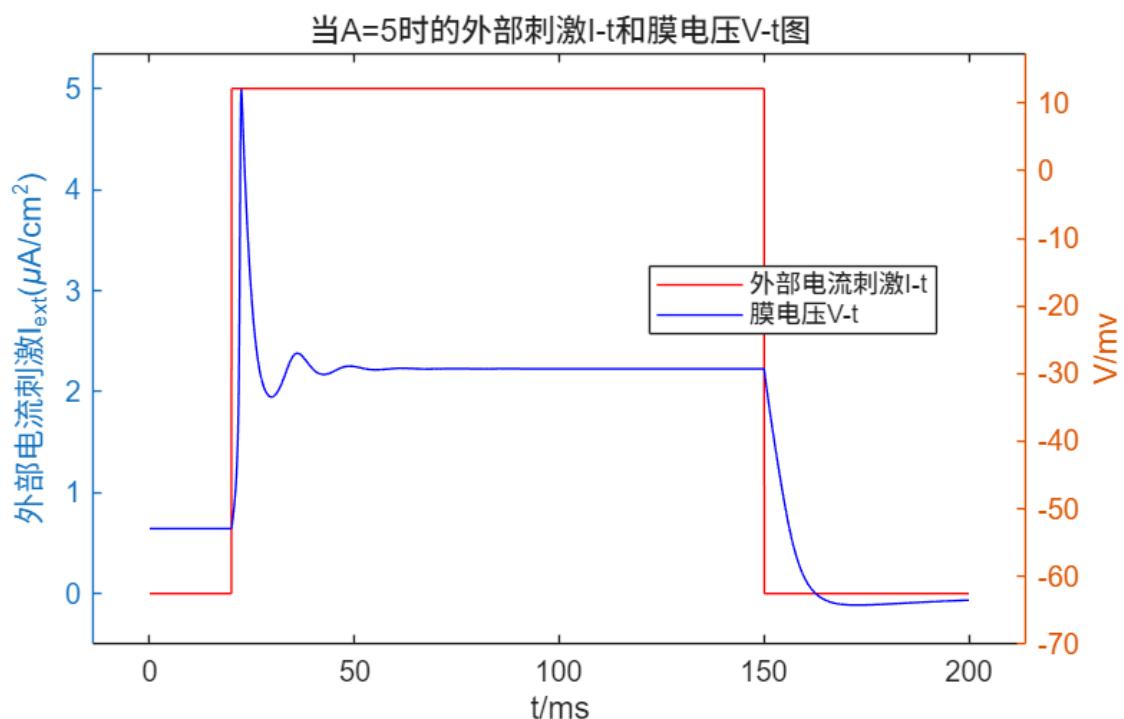


当 $A=4.5$ 时的外部电流刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图

当 $A=4.5$ 时的外部刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图



当 $A=5$ 时的外部电流刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图



```
fprintf('%.5f',A)
```

5.00000

我们发现使用 PPT 中的参数和 alpha,beta 函数无法在直流时产生多个动作电位

注，应该是以 $A=3$ 为界限， $A<3$ 时能产生多个动作电位，但是一旦 $A>3$ ，此时产生的动作电位会趋近于一个

这是因为 PPT 中所使用的模型参数有问题导致的，我们在下面使用另一组参数，只改动常数和 alpha beta 函数

可以立刻得到直流时的多个动作电位

脉冲刺激-使用文献中的参数和方程

《Energy and information in Hodgkin-Huxley neurons》 A. Moujahid, A. d' Anjou, and F. J. Torrealdea

中给出的参数是

电容: $C = 1\mu\text{F}/\text{cm}^2$

```
clc;clear  
C=1;
```

各离子的能斯特电位和对应的电导:

x	E_x [mV]	g_x [mS/cm^2]
Na	115	120
K	-12	36
L	10.6	0.3

```
% E.Na=55;E.K=-77;E.L=-65;  
% g.Na=40;g.K=35;g.L=0.3;  
  
E.Na=115;E.K=-12;E.L=10.6;  
g.Na=120;g.K=36;g.L=0.3;
```

对应的 alpha 和 beta 函数:

x	$\alpha_x(u/\text{mV}) [\text{ms}^{-1}]$	$\beta_x(u/\cdot \text{ mV}) [\text{ms}^{-1}]$
n	$(0.1 - 0.01u)/[\exp(1 - 0.1u) - 1]$	$0.125 \exp(-u/80)$
m	$(2.5 - 0.1u)/[\exp(2.5 - 0.1u) - 1]$	$4 \exp(-u/18)$
h	$0.07 \exp(-u/20)$	$1/[\exp(3 - 0.1u) + 1]$

```

% Alpha.n=@(u) 0.02*(u-25)/(1-exp(-(u-25)/9));
% Alpha.m=@(u) 0.182*(u+35)/(1-exp(-(u+35)/9));
% Alpha.h=@(u) 0.25*exp(-(u+90)/12);
% Beta.n=@(u) -0.002*(u-25)/(1-exp((u-25)/9));
% Beta.m=@(u) -0.124*(u+35)/(1-exp((u+35)/9));
% Beta.h=@(u) 0.25*exp((u+62)/6)/exp((u+90)/12);

Alpha.n=@(u) (0.1 - 0.01.*u) ./ (exp(1 - 0.1.*u) - 1);
Alpha.m=@(u) (2.5 - 0.1.*u) ./ (exp(2.5 - 0.1.*u) - 1);
Alpha.h=@(u) 0.07 .* exp(-u./20);
Beta.n=@(u) 0.125 .* exp(-u./80);
Beta.m=@(u) 4 .* exp(-u./18);
Beta.h=@(u) 1 ./ (exp(3 - 0.1.*u) + 1);
A=3;%刺激电流强度
%脉冲刺激向量
Center=(25:20:185)';%脉冲中心位置, 取转置是因为要列向量
% Scale=0.7.^ (0:1:8)';%脉冲高度;
Scale=linspace(1,0,9)';
Amplitude=A*Scale;
D1=[Center,Amplitude];%用给pulstran函数, 第一列脉冲中心, 第二列脉冲高度
PulWidth=10;%脉冲刺激宽度为10ms
PulShap=@(t) rectpuls(t,PulWidth);%脉冲刺激函数
I_ext=@(u) pulstran(u,D1,PulShap);
%脉冲刺激向量

fs= 4000;%采样频率
T=200;%总时长(ms)
% A=15;%刺激电流强度

Task1I2V_DC(C,E,g,Alpha,Beta, ...
    'fs',fs, ...
    'T',T, ...
    'A',A, ...
    'I_ext',I_ext);

```

此时使用的参数为:

C: 1.0000

g 的结构体:

Na: 120

K: 36

L: 0.3000000000000000

E 的结构体:

```
Na: 115  
K: -12  
L: 10.600000000000000
```

Alpha 函数的结构体:

```
n: @(u)(0.1-0.01.*u)./(exp(1-0.1.*u)-1)  
m: @(u)(2.5-0.1.*u)./(exp(2.5-0.1.*u)-1)  
h: @(u)0.07.*exp(-u./20)
```

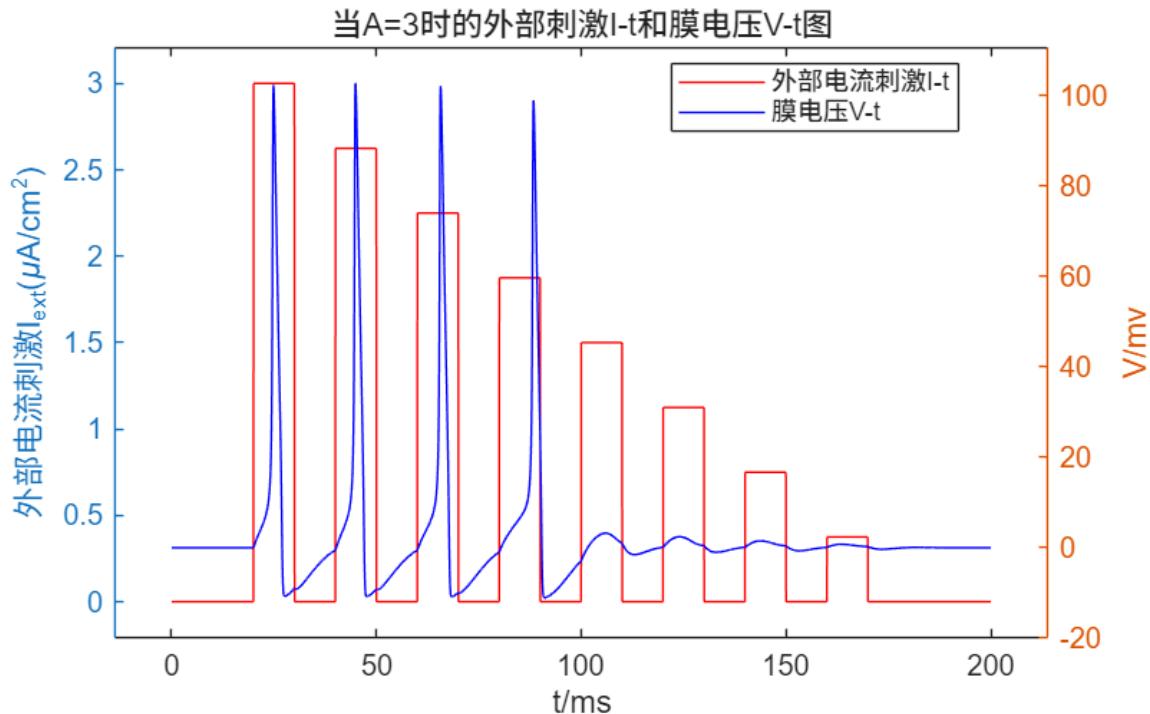
Beta 函数的结构体:

```
n: @(u)0.125.*exp(-u./80)  
m: @(u)4.*exp(-u./18)  
h: @(u)1./(exp(3-0.1.*u)+1)
```

外部刺激电流:

```
@(u)pulstran(u,D1,PulShap)
```

当 A=3 时的外部电流刺激 I-t 和膜电压 V-t 图



直流刺激-使用文献中的参数和方程

《Energy and information in Hodgkin-Huxley neurons》 A. Moujahid, A. d' Anjou, and F. J. Torrealdea

中给出的参数是

电容: $C = 1\mu\text{F}/\text{cm}^2$

```
clc;clear  
C=1;
```

各离子的能斯特电位和对应的电导:

x	E_x [mV]	g_x [mS/cm^2]
Na	115	120
K	-12	36
L	10.6	0.3

```
E.Na=115;E.K=-12;E.L=10.6;  
g.Na=120;g.K=36;g.L=0.3;
```

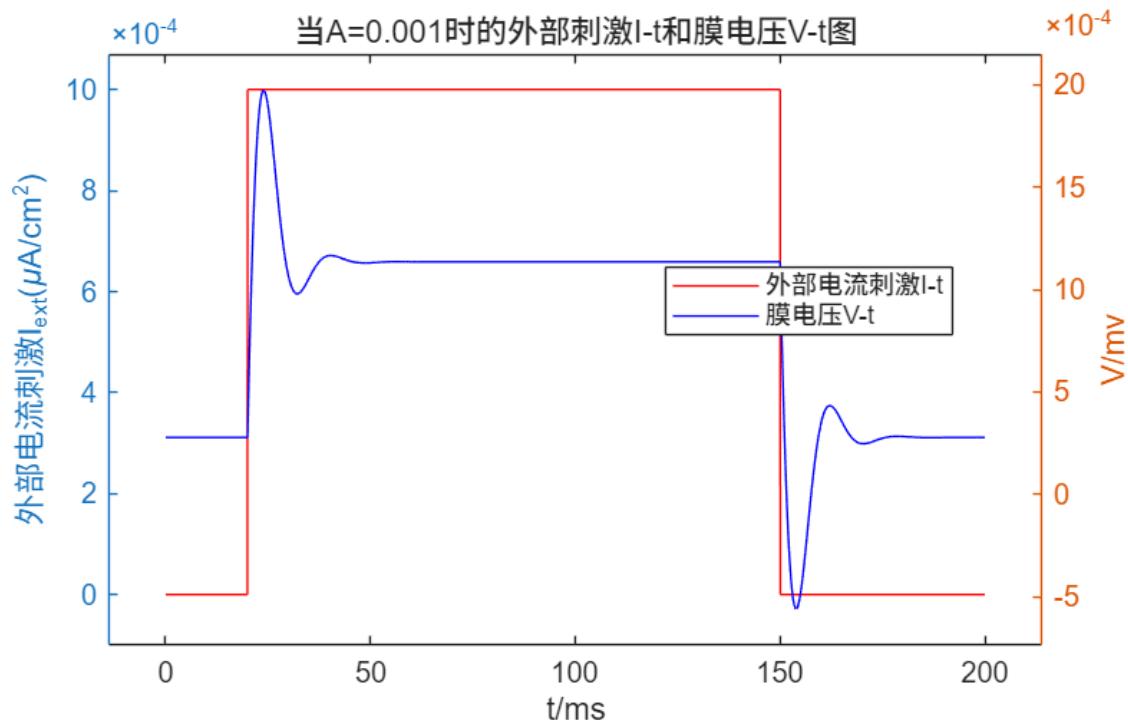
对应的 alpha 和 beta 函数:

x	$\alpha_x(u/\text{mV}) [\text{ms}^{-1}]$	$\beta_x(u/\cdot \text{ mV}) [\text{ms}^{-1}]$
n	$(0.1 - 0.01u)/[\exp(1 - 0.1u) - 1]$	$0.125 \exp(-u/80)$
m	$(2.5 - 0.1u)/[\exp(2.5 - 0.1u) - 1]$	$4 \exp(-u/18)$
h	$0.07 \exp(-u/20)$	$1/[\exp(3 - 0.1u) + 1]$

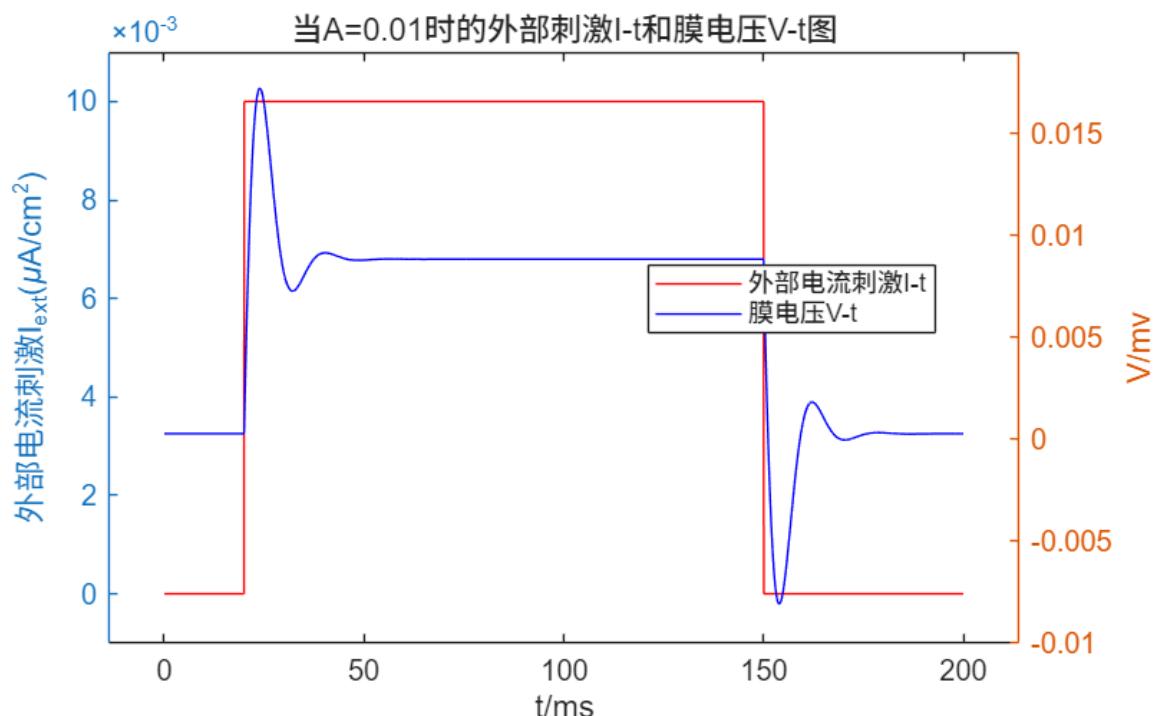
```
Alpha.n=@(u) (0.1 - 0.01.*u) ./ (exp(1 - 0.1.*u) - 1);  
Alpha.m=@(u) (2.5 - 0.1.*u) ./ (exp(2.5 - 0.1.*u) - 1);  
Alpha.h=@(u) 0.07 .* exp(-u./20);  
Beta.n=@(u) 0.125 .* exp(-u./80);  
Beta.m=@(u) 4 .* exp(-u./18);  
Beta.h=@(u) 1 ./ (exp(3 - 0.1.*u) + 1);  
  
% for A=[1,5,6,6.5,7,10,15]  
for A=[0.001 0.01 0.1 0.5]  
% A=5;%刺激电流强度  
  
fs= 4000;%采样频率  
T=200;%总时长(ms)  
I_ext = @(u) 0+(20<=u & u<= 150).*A;%脉冲刺激向量  
[V,m,h,n]=Task1I2V_DC(C,E,g,Alpha,Beta, ...  
'fs',fs, ...  
'T',T, ...  
'A',A, ...  
'I_ext',I_ext,...
```

```
'Ifdebug',0);
end
```

直流 _ 当 A=0.001 时的外部电流刺激 I-t 和膜电压 V-t 图

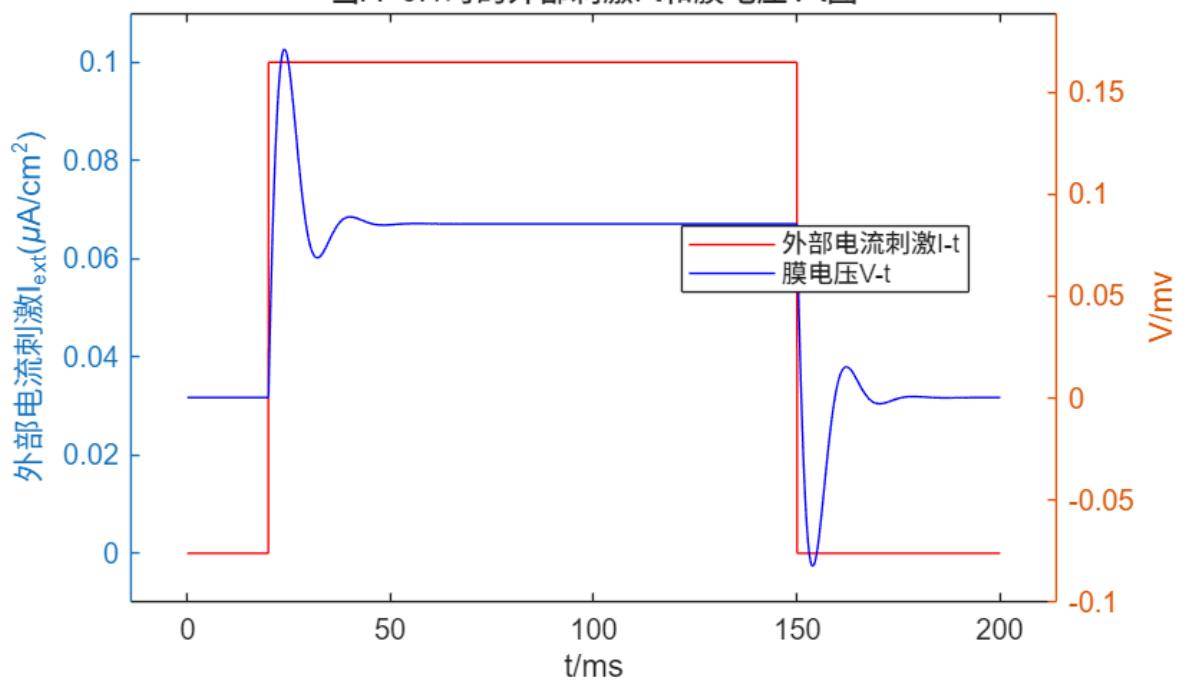


直流 _ 当 A=0.01 时的外部电流刺激 I-t 和膜电压 V-t 图

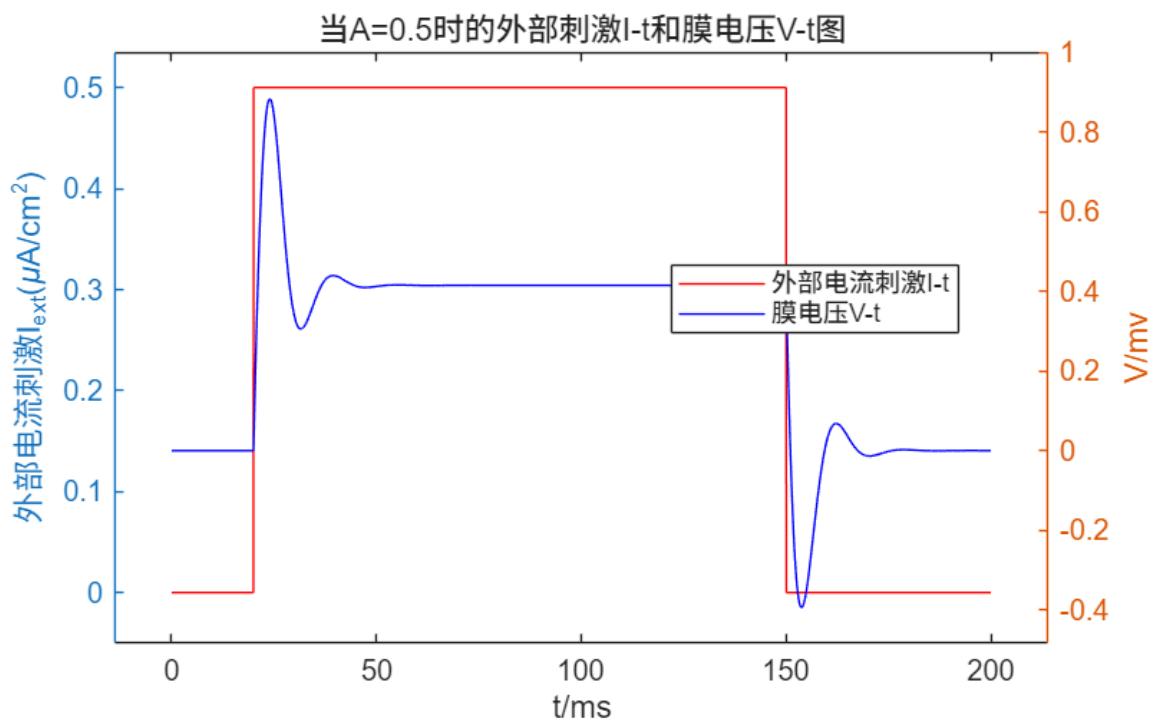


直流 _ 当 A=0.1 时的外部电流刺激 I-t 和膜电压 V-t 图

当 $A=0.1$ 时的外部刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图



直流 _ 当 $A=0.5$ 时的外部电流刺激 $I-t$ 和膜电压 $V-t$ 图



Task2 任务 2：计算直流刺激强度和神经元发放频率之间的关系

试计算直流刺激强度和神经元发放频率之间的关系 (提示: 神经元发放时间的确定)

《Energy and information in Hodgkin-Huxley neurons》 A. Moujahid, A. d' Anjou, and F. J. Torrealdea

中给出的参数是

电容: $C = 1\mu\text{F}/\text{cm}^2$

```
clc;clear
tic
C=1;
```

各离子的能斯特电位和对应的电导:

x	E_x [mV]	g_x [mS/cm^2]
Na	115	120
K	-12	36
L	10.6	0.3

```
E.Na=115;E.K=-12;E.L=10.6;
g.Na=120;g.K=36;g.L=0.3;
```

对应的 alpha 和 beta 函数:

x	$\alpha_x(u/\text{mV}) [\text{ms}^{-1}]$	$\beta_x(u/\cdot \text{ mV}) [\text{ms}^{-1}]$
n	$(0.1 - 0.01u)/[\exp(1 - 0.1u) - 1]$	$0.125 \exp(-u/80)$
m	$(2.5 - 0.1u)/[\exp(2.5 - 0.1u) - 1]$	$4 \exp(-u/18)$
h	$0.07 \exp(-u/20)$	$1/[\exp(3 - 0.1u) + 1]$

```
Alpha.n=@(u) (0.1 - 0.01.*u) ./ (exp(1 - 0.1.*u) - 1);
Alpha.m=@(u) (2.5 - 0.1.*u) ./ (exp(2.5 - 0.1.*u) - 1);
Alpha.h=@(u) 0.07 .* exp(-u./20);
Beta.n=@(u) 0.125 .* exp(-u./80);
Beta.m=@(u) 4 .* exp(-u./18);
Beta.h=@(u) 1 ./ (exp(3 - 0.1.*u) + 1);
```

%%计算静息电位时的初值 (在大规模运算时为了提高性能而这样设计)

```
fV=@(V,m,h,n,t) 1/C*(-g.L*(V-E.L)-g.Na*m^3*h*(V-E.Na)-g.K*n^4*(V-E.K)+I_ext(t));
fm=@(V,m) Alpha.m(V)*(1-m)-Beta.m(V)*m;
fh=@(V,h) Alpha.h(V)*(1-h)-Beta.h(V)*h;
fn=@(V,n) Alpha.n(V)*(1-n)-Beta.n(V)*n;
% 为了求解微分方程, 我们还必须获得初始值, 在静息时, I_ext肯定是0, V,m,h,n的导数也是零
% 由此可以解方程数值求得初始值, 同时也是静息值
```

% 使用线性方程解出静息时的电位，各离子浓度比，此时I_ext肯定是0，所以得重新命名一个函数fVT

```
syms V0 m0 h0 n0
fVT=@(V,m,h,n) 1/C*(-g.L*(V-E.L)-g.Na*m^3*h*(V-E.Na)-g.K*n^4*(V-E.K)+0);
eqt=[fVT(V0,m0,h0,n0),fm(V0,m0)==0,fh(V0,h0)==0,fn(V0,n0)==0];
VPASol=vpasolve(eqt,[V0 m0 h0 n0]);

% fs= 6000;%采样频率
T = 1000; %总时长(ms)
fs = 13 * T; %采样频率随时间增长而增加，这样可以有效避免解爆炸
t_vec = 0:1 / fs * 1000:T; % 创建时间向量
I_template = (0.1 * T <= t_vec & t_vec <= 0.9 * T); % 预生成电流模板

DelA = 0.1;
Amax = 50;
Avec = 0:DelA:Amax;
N_A = length(Avec);
fPkz = zeros(1, N_A);

toc
```

历时 0.065064 秒。

```
Count = 1;

% parfor i = 1:N_A %刺激电流强度

%     A = Avec(i);
%     I_ext_vec = A * I_template; %脉冲刺激向量

%     [V, m, h, n] = Task2I2V_fast(C, E, g, Alpha, Beta, VPASol, ...
%         'fs', fs, ...
%         'T', T, ...
%         'A', A, ...
%         'I_ext', I_ext_vec ...
%     );
%     Threold = max(V) * 2/3;
%     % findpeaks(V.*(V>=Threold));
%     [pks, locs] = findpeaks(V .* (V >= Threold));
%     NPkz = length(pks);
%     fPkz(i) = NPkz / (0.8 * T * 1e-3);
%     % disp(fPkz)
```

```

% end

fPkz = parfor_Task2I2V_fast(N_A,Avec,I_template, C, E, g, Alpha, Beta, VPASol, fs, T);

15 / 501
10 / 501
30 / 501
25 / 501
5 / 501
20 / 501
14 / 501
24 / 501
4 / 501
9 / 501
29 / 501
19 / 501
13 / 501
28 / 501
23 / 501
3 / 501
8 / 501
18 / 501
2 / 501
12 / 501
7 / 501
27 / 501
22 / 501
17 / 501
1 / 501
16 / 501
11 / 501
6 / 501
26 / 501
21 / 501
264 / 501
69 / 501
225 / 501
147 / 501
108 / 501
186 / 501
263 / 501
68 / 501
224 / 501

```

146 / 501
107 / 501
185 / 501
262 / 501
223 / 501
145 / 501
106 / 501
184 / 501
67 / 501
261 / 501
222 / 501
144 / 501
105 / 501
183 / 501
66 / 501
260 / 501
221 / 501
143 / 501
104 / 501
182 / 501
65 / 501
259 / 501
220 / 501
142 / 501
103 / 501
181 / 501
64 / 501
258 / 501
180 / 501
141 / 501
102 / 501
63 / 501
219 / 501
257 / 501
140 / 501
101 / 501
179 / 501
62 / 501
218 / 501
256 / 501
100 / 501
178 / 501
61 / 501

217 / 501
139 / 501
255 / 501
216 / 501
138 / 501
177 / 501
60 / 501
99 / 501
254 / 501
137 / 501
176 / 501
59 / 501
215 / 501
98 / 501
253 / 501
175 / 501
58 / 501
214 / 501
136 / 501
97 / 501
252 / 501
213 / 501
57 / 501
135 / 501
96 / 501
174 / 501
251 / 501
212 / 501
173 / 501
56 / 501
134 / 501
95 / 501
250 / 501
94 / 501
172 / 501
55 / 501
211 / 501
133 / 501
249 / 501
210 / 501
171 / 501
54 / 501
132 / 501

93 / 501
248 / 501
53 / 501
209 / 501
131 / 501
92 / 501
170 / 501
247 / 501
91 / 501
169 / 501
52 / 501
208 / 501
130 / 501
246 / 501
90 / 501
168 / 501
51 / 501
207 / 501
129 / 501
245 / 501
89 / 501
167 / 501
50 / 501
206 / 501
128 / 501
244 / 501
166 / 501
88 / 501
49 / 501
205 / 501
127 / 501
243 / 501
165 / 501
204 / 501
87 / 501
48 / 501
126 / 501
86 / 501
242 / 501
164 / 501
203 / 501
47 / 501
125 / 501

85 / 501
241 / 501
163 / 501
202 / 501
46 / 501
124 / 501
84 / 501
240 / 501
162 / 501
201 / 501
123 / 501
45 / 501
83 / 501
239 / 501
161 / 501
200 / 501
122 / 501
44 / 501
82 / 501
238 / 501
160 / 501
43 / 501
199 / 501
121 / 501
81 / 501
237 / 501
159 / 501
42 / 501
198 / 501
120 / 501
158 / 501
80 / 501
236 / 501
41 / 501
197 / 501
119 / 501
79 / 501
157 / 501
235 / 501
40 / 501
196 / 501
118 / 501
156 / 501

39 / 501
117 / 501
78 / 501
234 / 501
195 / 501
77 / 501
155 / 501
116 / 501
233 / 501
38 / 501
194 / 501
154 / 501
76 / 501
37 / 501
193 / 501
115 / 501
232 / 501
75 / 501
153 / 501
36 / 501
114 / 501
192 / 501
231 / 501
74 / 501
152 / 501
35 / 501
113 / 501
230 / 501
191 / 501
73 / 501
151 / 501
34 / 501
190 / 501
112 / 501
229 / 501
72 / 501
189 / 501
111 / 501
228 / 501
150 / 501
33 / 501
71 / 501
188 / 501

110 / 501
227 / 501
149 / 501
32 / 501
187 / 501
70 / 501
226 / 501
31 / 501
109 / 501
148 / 501
324 / 501
364 / 501
304 / 501
344 / 501
284 / 501
384 / 501
363 / 501
283 / 501
323 / 501
383 / 501
303 / 501
343 / 501
282 / 501
322 / 501
382 / 501
362 / 501
302 / 501
342 / 501
361 / 501
281 / 501
321 / 501
381 / 501
301 / 501
341 / 501
280 / 501
320 / 501
380 / 501
360 / 501
300 / 501
340 / 501
359 / 501
279 / 501
299 / 501

319 / 501
379 / 501
339 / 501
278 / 501
358 / 501
298 / 501
338 / 501
318 / 501
378 / 501
277 / 501
357 / 501
337 / 501
317 / 501
377 / 501
297 / 501
276 / 501
356 / 501
316 / 501
376 / 501
296 / 501
336 / 501
275 / 501
295 / 501
335 / 501
315 / 501
375 / 501
355 / 501
274 / 501
294 / 501
314 / 501
374 / 501
354 / 501
334 / 501
273 / 501
313 / 501
353 / 501
293 / 501
333 / 501
373 / 501
272 / 501
312 / 501
352 / 501
292 / 501

332 / 501
372 / 501
271 / 501
311 / 501
351 / 501
291 / 501
331 / 501
371 / 501
270 / 501
310 / 501
350 / 501
290 / 501
330 / 501
370 / 501
269 / 501
309 / 501
349 / 501
289 / 501
329 / 501
369 / 501
268 / 501
308 / 501
288 / 501
348 / 501
328 / 501
368 / 501
267 / 501
287 / 501
307 / 501
327 / 501
347 / 501
367 / 501
266 / 501
286 / 501
306 / 501
326 / 501
346 / 501
366 / 501
265 / 501
305 / 501
285 / 501
325 / 501
345 / 501

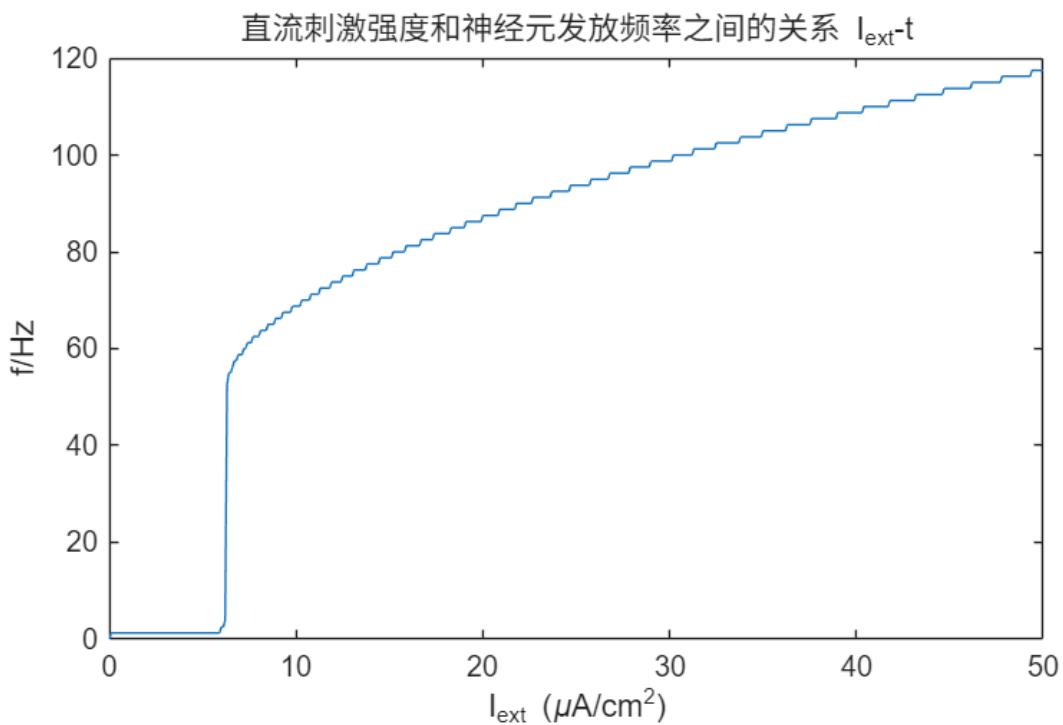
365 / 501
414 / 501
404 / 501
394 / 501
434 / 501
424 / 501
444 / 501
413 / 501
403 / 501
393 / 501
423 / 501
433 / 501
443 / 501
412 / 501
402 / 501
392 / 501
422 / 501
432 / 501
442 / 501
411 / 501
401 / 501
391 / 501
431 / 501
421 / 501
441 / 501
400 / 501
390 / 501
410 / 501
430 / 501
420 / 501
440 / 501
389 / 501
429 / 501
399 / 501
409 / 501
419 / 501
439 / 501
408 / 501
428 / 501
388 / 501
398 / 501
418 / 501
438 / 501

407 / 501
387 / 501
427 / 501
397 / 501
417 / 501
437 / 501
406 / 501
386 / 501
426 / 501
396 / 501
416 / 501
436 / 501
405 / 501
425 / 501
385 / 501
395 / 501
415 / 501
435 / 501
454 / 501
464 / 501
449 / 501
459 / 501
469 / 501
474 / 501
453 / 501
463 / 501
458 / 501
448 / 501
468 / 501
473 / 501
452 / 501
462 / 501
447 / 501
457 / 501
467 / 501
472 / 501
451 / 501
461 / 501
456 / 501
446 / 501
466 / 501
471 / 501
450 / 501

```
460 / 501
445 / 501
455 / 501
465 / 501
470 / 501
486 / 501
490 / 501
482 / 501
478 / 501
494 / 501
498 / 501
485 / 501
481 / 501
477 / 501
489 / 501
493 / 501
497 / 501
484 / 501
480 / 501
476 / 501
488 / 501
492 / 501
496 / 501
483 / 501
479 / 501
487 / 501
475 / 501
491 / 501
495 / 501
499 / 501
500 / 501
501 / 501
```

完成。

```
figure;
plot(Avec, fPkz)
xlabel('I_{ext} (\mu A/cm^2)'), ylabel('f/Hz')
title('直流刺激强度和神经元发放频率之间的关系 I_{ext}-t')
```



toc

历时 72.317596 秒。

```
function fPkz = parfor_Task2I2V_fast(N_A,Avec,I_template, C, E, g, Alpha, Beta, VPASol, fs, T

% 启动并行池,没有则自动开
p = gcp('nocreate'); if isempty(p), parpool; end

% 预分配结果
fPkz = zeros(1, N_A);

% 建立数据通道 并 回调 (从 worker 发消息到客户端打印进度)
dq = parallel.pool.DataQueue;
done = 0;
afterEach(dq, @onUpdate);

% 并行循环,do , 报告 完成1次
parfor i = 1:N_A
    fprintf('%d / %d \n',i,N_A);
    A = Avec(i);
    I_ext_vec = A * I_template; %脉冲刺激向量

    [V, m, h, n] = Task2I2V_fast(C, E, g, Alpha, Beta, VPASol, ...
        'fs', fs, ...

```

```

    'T', T, ...
    'A', A, ...
    'I_ext', I_ext_vec ...
);

Threold = max(V) * 2/3;
% findpeaks(V.*(V>=Threold));
[pks, locs] = findpeaks(V .* (V >= Threold));
NPkz = length(pks);
fPkz(i) = NPkz / (0.8 * T * 1e-3);
% disp(fPkz)
send(dq, 1); % 告诉客户端又完成了 1 次
end

% 换行收尾
fprintf('\n完成。\\n');

% 客户端回调 每收到一次 send(dq,1) 就更新一回
function onUpdate(~)
done = done + 1;
% 单行覆盖输出 已完成/总数
fprintf('\\r已完成: %d/%d (%.1f%%)', done, N_A, 100 * done / N_A);
end

end

toc

```

历时 72.318415 秒。

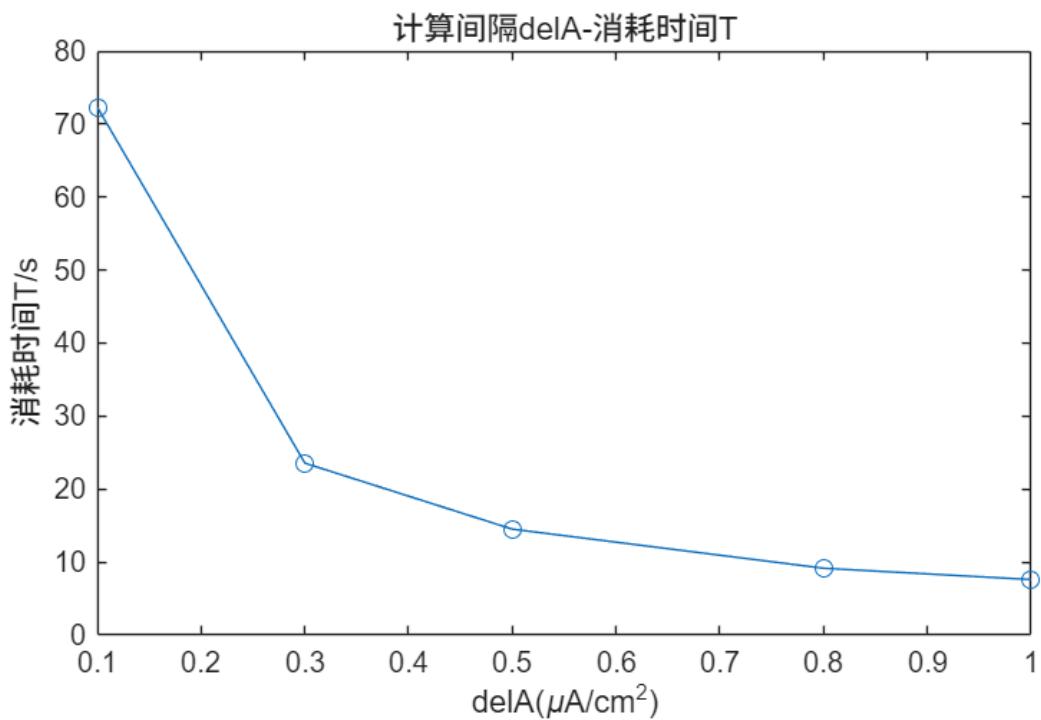
可以看到，我们使用了并行的算法之后性能非常好

delA 取不同值时的用时如下：

```

x=[0.1,0.3,0.5,0.8,1];
y=[72.318,23.533,14.489,9.13,7.58];
plot(x,y,'-o')
xlabel('delA(\mu A/cm^2)')
ylabel('消耗时间T/s')
title('计算间隔delA-消耗时间T')

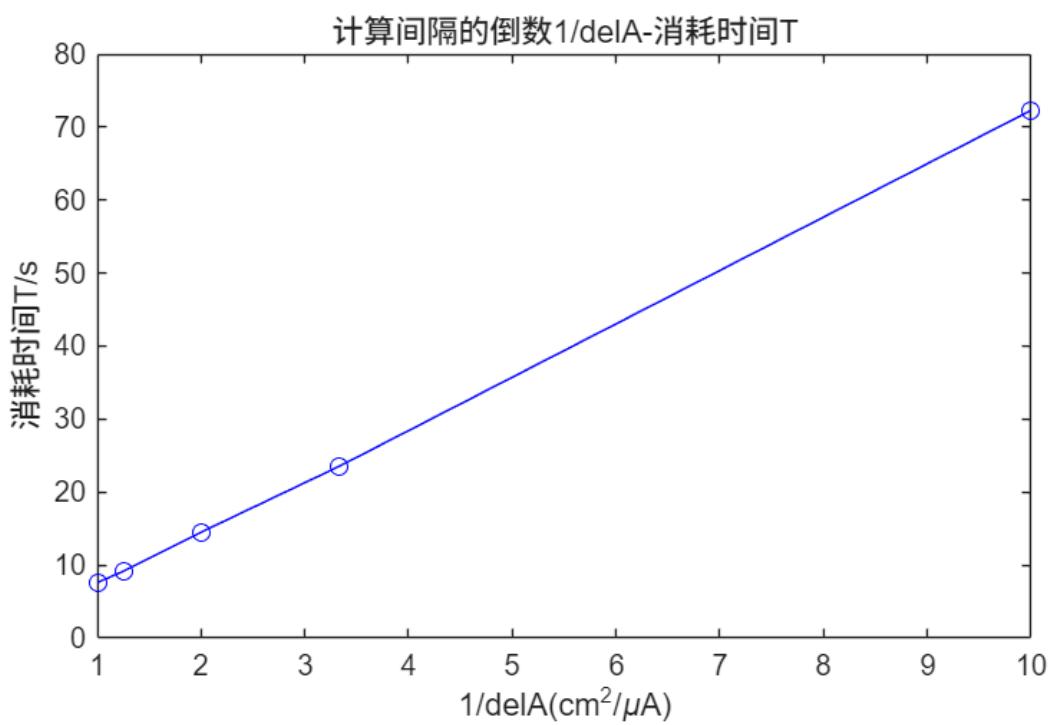
```



```

plot(1./x,y,'-bo')
xlabel('1/\Delta A(\text{cm}^2/\mu\text{A})')
ylabel('消耗时间 T/s')
title('计算间隔的倒数 1/\Delta A - 消耗时间 T')

```



```

x_transformed = 1 ./ x;

% p(1) = 斜率, p(2) = 截距
p = polyfit(x_transformed, y, 1);
slope = p(1);
intercept = p(2);

%计算 R^2
y_fit = polyval(p, x_transformed); % 计算拟合后的y值
y_mean = mean(y); % y的平均值
SS_total = sum((y - y_mean).^2); % 总平方和
SS_residual = sum((y - y_fit).^2); % 残差平方和
r_squared = 1 - (SS_residual / SS_total);
fprintf('拟合方程: y = m*(1/x) + c\n');

```

拟合方程: $y = m*(1/x) + c$

```
fprintf('斜率 : %.4f\n', slope);
```

斜率 : 7.2136

```
fprintf('截距: %.4f\n', intercept);
```

截距: 0.0421

```
fprintf('R^2 : %.6f\n', r_squared);
```

$R^2 : 0.999849$

$R^2 : 0.999849$, 可见线性很好, 消耗时间是随 $1/delA$ 线性增加的

Task3 任务 3: 计算一个动作电势过程中的通过单位面积细胞膜的钠离子总数目

试计算一个动作电势过程中的通过单位面积细胞膜的钠离子总数目

对一个动作电势过程中的钠电流进行积分, 得到通过钠离子通道的总电量, 除以元电荷电量

$$\begin{cases} C_m \frac{dV}{dt} = -g_L(V - E_L) - \bar{g}_{Na} m^3 h (V - E_{Na}) - \bar{g}_K n^4 (V - E_K) + I_{app} \\ \frac{dm}{dt} = \alpha_m(V)(1-m) - \beta_m(V)m \\ \frac{dh}{dt} = \alpha_h(V)(1-h) - \beta_h(V)h \\ \frac{dn}{dt} = \alpha_n(V)(1-n) - \beta_n(V)n \end{cases}$$

《Energy and information in Hodgkin-Huxley neurons》 A. Moujahid, A. d' Anjou, and F. J. Torrealdea

中给出的参数是

电容: $C = 1\mu\text{F}/\text{cm}^2$

```
clc;clear
C=1;
```

各离子的能斯特电位和对应的电导:

x	E_x [mV]	g_x [mS / cm^2]
Na	115	120
K	-12	36
L	10.6	0.3

```
E.Na=115;E.K=-12;E.L=10.6;
g.Na=120;g.K=36;g.L=0.3;
```

对应的 alpha 和 beta 函数:

x	$\alpha_x(u/\text{mV})$ [ms^{-1}]	$\beta_x(u/\cdot\text{ mV})$ [ms^{-1}]
n	$(0.1 - 0.01u)/[\exp(1 - 0.1u) - 1]$	$0.125 \exp(-u/80)$
m	$(2.5 - 0.1u)/[\exp(2.5 - 0.1u) - 1]$	$4 \exp(-u/18)$
h	$0.07 \exp(-u/20)$	$1/[\exp(3 - 0.1u) + 1]$

```
Alpha.n=@(u) (0.1 - 0.01.*u) ./ (exp(1 - 0.1.*u) - 1);
Alpha.m=@(u) (2.5 - 0.1.*u) ./ (exp(2.5 - 0.1.*u) - 1);
Alpha.h=@(u) 0.07 .* exp(-u./20);
Beta.n=@(u) 0.125 .* exp(-u./80);
Beta.m=@(u) 4 .* exp(-u./18);
Beta.h=@(u) 1 ./ (exp(3 - 0.1.*u) + 1);
```

```
fs= 4000;%采样频率
T=11;%总时长(ms)
```

```

A=15;%刺激电流强度
t=0:T/fs:T;%时间序列向量
Del=t(2)-t(1);%时间间隔
N=length(t);%时间离散化数量

I_ext = @(u) 0+(1<=u & u<= 10).*A;%脉冲刺激向量
[V,m,h,n]=Task3I2V(C,E,g,Alpha,Beta, ...
    'fs',fs, ...
    'T',T, ...
    'A',A, ...
    'I_ext',I_ext);

```

此时使用的参数为：

C: 1.0000

g 的结构体：

Na: 120

K: 36

L: 0.3000000000000000

E 的结构体：

Na: 115

K: -12

L: 10.60000000000000

Alpha 函数的结构体：

n: @(u)(0.1-0.01.*u)./(exp(1-0.1.*u)-1)

m: @(u)(2.5-0.1.*u)./(exp(2.5-0.1.*u)-1)

h: @(u)0.07.*exp(-u./20)

Beta 函数的结构体：

n: @(u)0.125.*exp(-u./80)

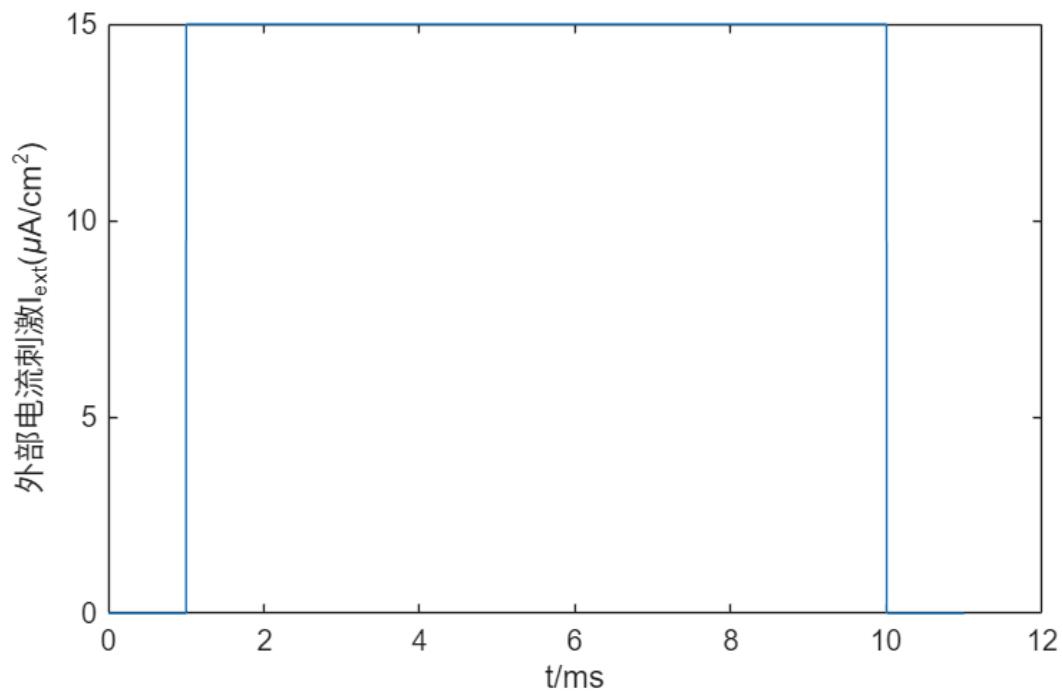
m: @(u)4.*exp(-u./18)

h: @(u)1./(exp(3-0.1.*u)+1)

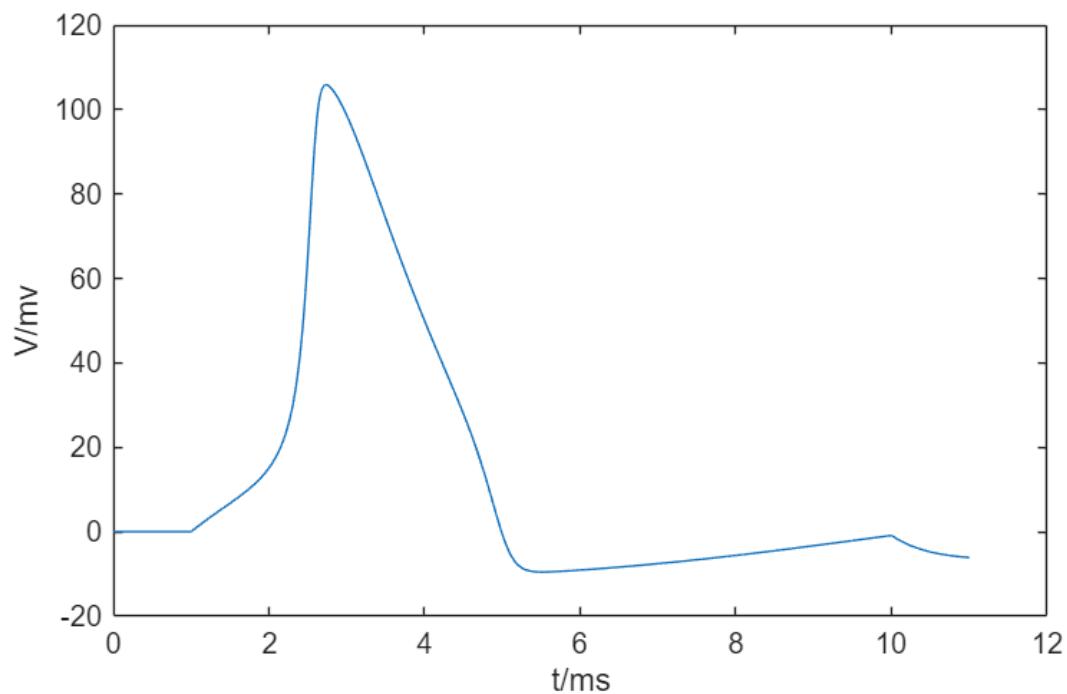
外部刺激电流：

@(u)0+(1<=u&u<=10).*A

下图是外部电流刺激的时域图



下图是膜电压与时间的关系：



$$C_m \frac{dV}{dt} = -g_L(V - E_L) - \bar{g}_{Na} m^3 h (V - E_{Na}) - \bar{g}_K n^4 (V - E_K) + I_{app}$$

```

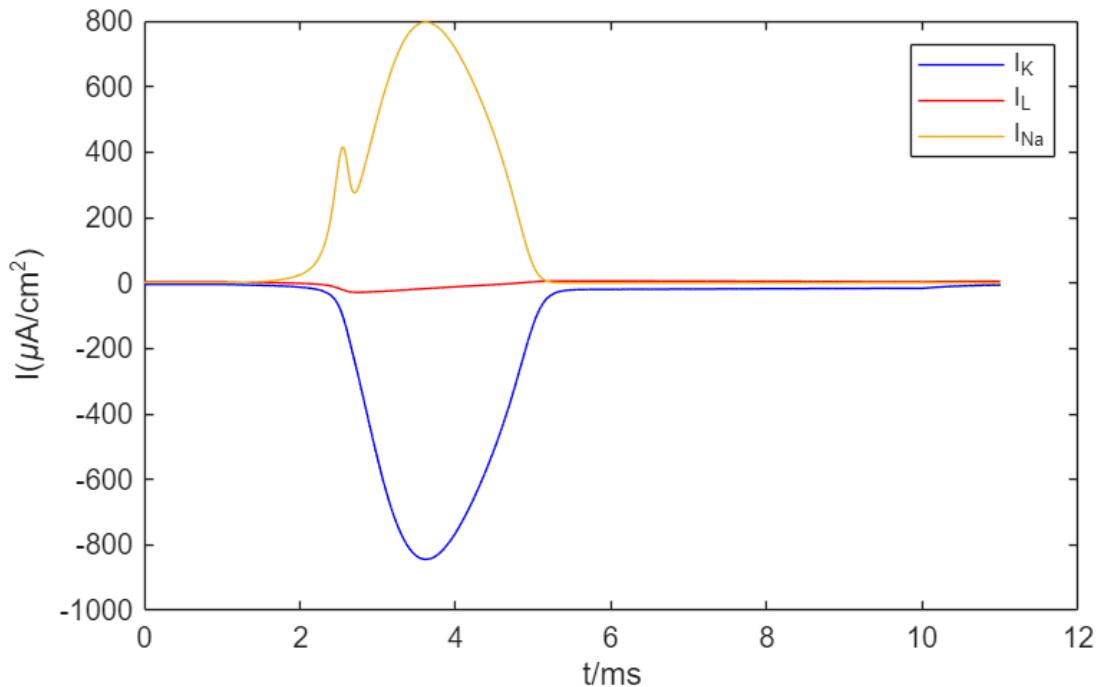
I.K=-g.K.*n.^4.*(V-E.K);
I.L=-g.L.* (V-E.L);
I.Na=-g.Na.*m.^3.*h.* (V-E.Na);

```

```

figure;
plot(t,I.K,'b',t,I.L,'r',t,I.Na)
hold on
xlabel('t/ms')
ylabel('I(μA/cm^2)')
legend('I_{K}', 'I_{L}', 'I_{Na}')

```



```

Qint.K=trapz(t,I.K);
Qint.L=trapz(t,I.L);
Qint.Na=trapz(t,I.Na);
fprintf('穿过膜的各离子电荷量(C): \n')

```

穿过膜的各离子电荷量 (C):

```
disp(Qint)
```

```

K: -1.540989404456195e+03
L: -6.326641364649794
Na: 1.406198873216253e+03

```

$e = 1.602176634e-19$ %元电荷电量

```

e =
1.602176634000000e-19

```

```

Nint.K=Qint.K/e;
Nint.L=Qint.L/e;
Nint.Na=Qint.Na/e;
fprintf('穿过膜的各离子个数: \n')

```

穿过膜的各离子个数:

```
disp(Nint)
```

```

K: -9.618099351561225e+21
L: -3.948778948832052e+19
Na: 8.776803027675741e+21

```

可以看出是

穿过膜的各离子个数:

x	n_x
K	$- 9.62 \times 10^{21}$ 个
L	$- 3.95 \times 10^{19}$ 个
Na	8.78×10^{21} 个

扩展:

如果 V 是膜电位, 电路中在给定时刻累积的总电能为

$$H(t) = \frac{1}{2}CV^2 + H_{Na} + H_K + H_l, \quad (3)$$

其中求和的第一项代表电容器中累积的电能, 另外三项分别是电池中的能量。电池中累积的电化学能是未知的。在该模型中, 它可能是无限的, 因为我们没有考虑电池的耗尽。在真实的神经元中, 营养物质的摄入防止了离子泵的耗尽。然而, 已知电池向电路提供的电能速率是流过电池的电流乘以其电动势。因此, 上述能量对时间的全导数将是

$$\dot{H}(t) = CV\dot{V} + i_{Na}E_{Na} + i_KE_K + i_lE_l. \quad (4)$$

设 I 代表以某种方式注入膜的总外部电流。根据方程 (1) 中的第一个方程, 我们有

$$C\dot{V} = I - i_{Na} - i_K - i_l,$$

将其代入方程 (4) 可得

$$\dot{H} = VI - i_{Na}(V - E_{Na}) - i_K(V - E_K) - i_l(V - E_l).$$

如果我们将方程 (2) 代入离子电流，我们得到电路中的能量速率为

$$\dot{H} = VI - g_{Na}m^3h(V - E_{Na})^2 - g_Kn^4(V - E_K)^2 - g_l(V - E_l)^2, \quad (5)$$

这提供了神经元中电化学能量关于其状态变量的全导数。右手边求和中的第一项表示通过到达神经元的不同连接给予神经元的电功率，而求和中的其他三项表示离子通道每秒消耗的能量。由于发放率取决于总电流 I ，霍奇金赫胥黎神经元的平均代谢消耗作为发放率的函数可以通过简单评估式 (5) 在不同外部电流值下 I 。以下两节介绍了这些计算的结果。

Task4 动作电位生成中的能量消耗速率

能量供应就是 VI , (5) 的后三项 $-g_{Na}m^3h(V - E_{Na})^2 - g_Kn^4(V - E_K)^2 - g_l(V - E_l)^2$ 就是能量的消耗

```
T=100;%总时长(ms)
fs= 12*T;%采样频率
A=6.9;%刺激电流强度
t=0:T/fs:T;%时间序列向量
Del=t(2)-t(1);%时间间隔
N=length(t);%时间离散化数量

I_ext = @ (u) 0+(0.1*T<=u & u<= 0.9*T).*A;%脉冲刺激向量
[V,m,h,n]=Task3I2V(C,E,g,Alpha,Beta, ...
'fs',fs, ...
'T',T, ...
'A',A, ...
'I_ext',I_ext, ...
'IfPic',0, ...
"IfDebug",0);

Espl=V.*I_ext(t);
Ecost=-g.Na.*m.^3.*h.*(V-E.Na).^2-g.K.*n.^4.* (V-E.K).^2-g.L.* (V-E.L).^2;
figure('Name','动作电位生成中的能量的供给和消耗速率')

subplot(3,1,1);

yyaxis left
plot(t,I_ext(t),'r')
hold on
title('(a) 外部电流刺激I_{ext}-t+膜电压V-t')
```

```

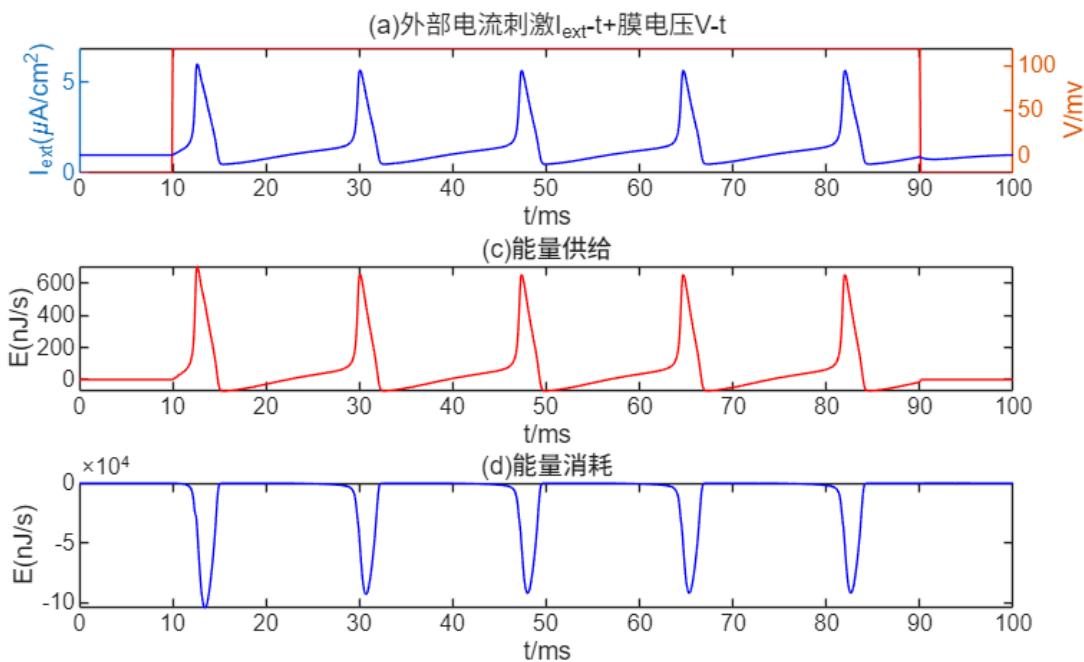
xlabel('t/ms');
ylabel('I_{ext}(\mu A/cm^2)')

yyaxis right
plot(t,V,'b')
xlabel('t/ms')
ylabel('V/mv')

subplot(3,1,2);
plot(t,Espl,'r');
xlabel('t/ms');
ylabel('E(nJ/s)')
title('(c) 能量供给')

subplot(3,1,3);
plot(t,Ecost,'B');
xlabel('t/ms');
ylabel('E(nJ/s)')
title('(d) 能量消耗')

```



(a) 外部刺激电流时域图, 峰值在 $I = 6.9 \mu A$ (b) 在 $I = 6.9 \mu A$ 下生成的动作电位。 (c) 突触连接处每秒的能量供应。 (d) 离子通道处总的每秒的能量耗散。

如图 (a), 外部电流刺激是峰值为 $I = 6.9 A/cm^2$, 持续 80ms 的方波。在此外部电流值下, 神经元以约 58 赫兹的频率持续放电。图 1(b) 显示了一个生成的动作电位序列。时间以毫秒为单位, 膜电位从极化状态下零下几毫伏变化到去极化后的 100 毫伏。图 1(c) 描绘了随时间变化的电能速率,

对应于在方程 (5) 的右侧的第一项 VI。它平均为正, 峰值达到约 600 纳焦/秒。它表示对神经元的净能量贡献, 其来源取决于电流的来源 I。在实验电极记录的情况下, 电极钳制设备将是能量的来源。如果 I 来自突触, 这种能量贡献表示在突触连接处每秒供应的能量。在图 1(d) 中表示了神经元的总代谢能量消耗。该图描绘了方程 (5) 的最后三项对能量导数的总贡献。注意它是负的, 因为他表示在离子通道处每秒的瞬时总能量消耗。这种电化学能量消耗达到峰值接近 100,000nJ/s, 并且远大于由 VI 项供应的能量。这种能量速率是否离子泵补充, 并通过 ATP 分子的水解代谢供应, 来维持神经元的活动的。

然后我们再来研究一下各个离子的能量消耗功率:

为了方便研究, 我们设置成一个动作电位的刺激

```

T=14;%总时长(ms)
fs= 12*T;%采样频率
A=6.9;%刺激电流强度
t=0:T/fs:T;%时间序列向量
Del=t(2)-t(1);%时间间隔
N=length(t);%时间离散化数量

I_ext = @(u) 0+(2<=u & u<= 12).*A;%脉冲刺激向量
[V,m,h,n]=Task3I2V(C,E,g,Alpha,Beta, ...
    'fs',fs, ...
    'T',T, ...
    'A',A, ...
    'I_ext',I_ext, ...
    'IfPic',0, ...
    "IfDebug",0);

EcostEach.Na=-g.Na.*m.^3.*h.*(V-E.Na).^2;
EcostEach.K=-g.K.*n.^4.*(V-E.K).^2;
EcostEach.L=-g.L.*(V-E.L).^2;

I.K=-g.K.*n.^4.*(V-E.K);
I.L=-g.L.*(V-E.L);
I.Na=-g.Na.*m.^3.*h.*(V-E.Na);

figure('Name','各个离子的能量消耗功率+各离子的电流');
subplot(3,1,1);

```

```

yyaxis left
plot(t,I_ext(t),'r')
hold on
title('(a)外部电流刺激I_{ext}-t+膜电压V-t')
xlabel('t/ms');
ylabel('I_{ext}(\mu A/cm^2)')

yyaxis right
plot(t,V,'b')
xlabel('t/ms')
ylabel('V/mv')

subplot(3,1,2)
plot(t,I.K,'b',t,I.L,'r',t,I.Na)
hold on
xlabel('t/ms')
ylabel('I(\mu A/cm^2)')
title('(b)各离子的电流')
legend('I_K','I_L','I_Na')
xlim([3 8])

subplot(3,1,3);
plot(t,EcostEach.Na,'g',t,EcostEach.K,'b',t,EcostEach.L,'r');
xlabel('t/ms');
ylabel('E(nJ/s)')
title('(c)各离子的能量消耗')
legend('Na','K','L')
xlim([3 8])

```

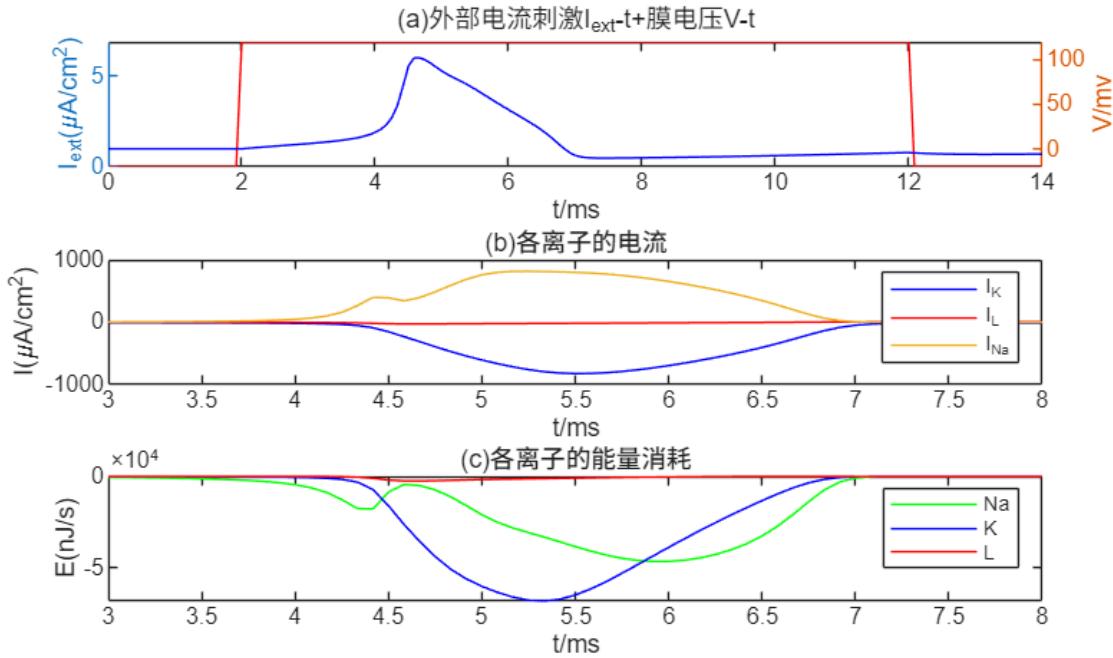


图 2. (彩色在线) (a) 外部刺激电流时域图, 峰值在 $I = 6.9 \mu A$ (b) 在 $I = 6.9 \mu A$ 下生成的动作电位。 (b) 钠、钾和氯离子在动作电位处的电流。注意钠电流为负 (c) 对应于各个离子电流的电化学能量消耗, 三者均为负。

下面是关于‘各个离子的能量消耗功率 + 各离子的电流’图的分析:

为了更详细地分析参与动作电位生成的离子电流及其对能量消耗的贡献, 图 2(b) 显示了与先前描述的序列中一个特定动作电位对应的钠、钾和氯离子的电流, 图 2(c) 显示了与每种离子相关的电化学能量消耗。这些电流是响应各自离子电导的变化而产生的, 注意钠电流为负值。钠电流在约 $815 A/cm^2$ 处达到峰值, 钾电流在约 $-823 A/cm^2$ 处达到峰值; 泄漏电流则小得多。请注意, 由于钠和钾电流都携带正电荷但在细胞膜上向相反方向移动, 它们在相互重叠的范围内相互中和, 因此净膜电流要小得多。

然而, 无论离子是否协作建立膜电位, 离子的实际运动都会发生并涉及能量消耗。在动作电位期间渗透膜的 Na^+ 离子总数与图中钠电流曲线下的面积成正比。

$$\begin{aligned}x & n_x \\K & - 9.62 \times 10^{21} \text{ 个} \\L & - 3.95 \times 10^{19} \text{ 个} \\Na & 8.78 \times 10^{21} \text{ 个}\end{aligned}$$

如第一节所述, 这个 Na^+ 离子总数用于估算离子泵重新建立离子浓度所需的 ATP 分子数量。图 2(c) 显示了与每种离子电流相关的电化学能量平衡。三个离子通道对方程 (5) 中的能量导数有负贡献, 所以在图像中是负的。请注意, 在我们的方法中, 神经元生成一个动作电位的代谢消耗直接是这三个分量的总和。重新建立三种离子 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 的浓度需要能量, 并且该方法与它们是否在每次泵循环中使用一个 ATP 分子一起移动无关。

Task5 平均能量消耗作为外部电流的函数

神经元的瞬时能量消耗并不直接令人感兴趣，因为它在动作电位生成的时间跨度内持续变化，单位时间平均值更为有用。

为了研究神经元平均代谢消耗与其发放率相关的变化程度，我们在 1000ms 的长时间内平均了不同外部电流值下的离子电流和离子消耗 I。

```
% 拓展：平均能量消耗作为外部电流的函数
clc; clear

tic
% 《Energy and information in Hodgkin-Huxley neurons》 A. Moujahid, A. d'Anjou, and F. J. Torr
% 中给出的参数是

% 电容：
C = 1;

% 各离子的能斯特电位和对应的电导：
E.Na = 115; E.K = -12; E.L = 10.6;
g.Na = 120; g.K = 36; g.L = 0.3;

% 对应的 alpha和beta函数：
Alpha.n = @(u) (0.1 - 0.01 .* u) ./ (exp(1 - 0.1 .* u) - 1);
Alpha.m = @(u) (2.5 - 0.1 .* u) ./ (exp(2.5 - 0.1 .* u) - 1);
Alpha.h = @(u) 0.07 .* exp(-u ./ 20);
Beta.n = @(u) 0.125 .* exp(-u ./ 80);
Beta.m = @(u) 4 .* exp(-u ./ 18);
Beta.h = @(u) 1 ./ (exp(3 - 0.1 .* u) + 1);

%%计算静息电位时的初值（在大规模运算时为了提高性能而这样设计）
fV = @(V, m, h, n, t) 1 / C * (-g.L * (V - E.L) - g.Na * m ^ 3 * h * (V - E.Na) - g.K * n ^ 4 * h);
fm = @(V, m) Alpha.m(V) * (1 - m) - Beta.m(V) * m;
fh = @(V, h) Alpha.h(V) * (1 - h) - Beta.h(V) * h;
fn = @(V, n) Alpha.n(V) * (1 - n) - Beta.n(V) * n;
% 为了求解微分方程，我们还必须获得初始值，在静息时，I_ext肯定是0，V,m,h,n的导数也是零
% 由此可以解方程数值求得初始值，同时也是静息值
% 使用线性方程解出静息时的电位，各离子浓度比，此时I_ext肯定是0，所以得重新命名一个函数fVT来解

syms V0 m0 h0 n0
fVT = @(V, m, h, n) 1 / C * (-g.L * (V - E.L) - g.Na * m ^ 3 * h * (V - E.Na) - g.K * n ^ 4 * h);
eqt = [fVT(V0, m0, h0, n0), fm(V0, m0) == 0, fh(V0, h0) == 0, fn(V0, n0) == 0];
VPASol = vpasolve(eqt, [V0 m0 h0 n0]);
```

```

% fs= 6000;%采样频率
T = 1000; %总时长(ms)
fs = 13 * T; %采样频率随时间增长而增加, 这样可以有效避免解爆炸
t_vec = 0:T / fs :T; % 创建时间向量
% I_template = (0.1 * T <= t_vec & t_vec <= 0.9 * T); % 预生成电流模板
I_template = (0<= t_vec & t_vec <= T); % 预生成电流模板
DelA = 0.01;
Amax = 50;
Avec = 0:DelA:Amax;
N_A = length(Avec);
fPkz = zeros(1, N_A);
% EcostEach.Na=zeros(1, N_A);
% EcostEach.K=zeros(1, N_A);
% EcostEach.L=zeros(1, N_A);
%
% I.K=zeros(1, N_A);
% I.L=zeros(1, N_A);
% I.Na=zeros(1, N_A);
Espl=zeros(1, N_A);%平均能量供应
EcostEach(N_A) = struct('Na', [], 'K', [], 'L', []);%平均能量消耗
I(N_A) = struct('Na', [], 'K', [], 'L', []);%平均电流
Qint(N_A) = struct('Na', [], 'K', [], 'L', []);
Nint(N_A) = struct('Na', [], 'K', [], 'L', []);
toc

```

历时 0.112062 秒。

```

Count = 1;

% parfor i = 1:N_A %刺激电流强度

%     A = Avec(i);
%     I_ext_vec = A * I_template; %脉冲刺激向量

%     [V, m, h, n] = Task2I2V_fast(C, E, g, Alpha, Beta, VPASol, ...
%         'fs', fs, ...
%         'T', T, ...
%         'A', A, ...
%         'I_ext', I_ext_vec ...
%     );
%     Threold = max(V) * 2/3;
%     % findpeaks(V.*(V>=Threold));

```

```

% [pks, locs] = findpeaks(V .* (V >= Threold));
% NPkz = length(pks);
% fPkz(i) = NPkz / (0.8 * T * 1e-3);
% % disp(fPkz)
% end

[fPkz, EcostEach, I, Espl, Qint, Nint] = parfor_TaskProI2V_fast(N_A, Avec, I_template, C, E, g, A

```

完成。

```

ProE_IfigName="平均能量消耗作为外部电流的函数,DelA="+DelA;
ProE_Ifig=figure('Name',ProE_IfigName);
subplot(3,2,1)
plot(Avec, fPkz)
xlabel('I_{ext} (\mu A/cm^2)'), ylabel('f/Hz')
title('(a) 直流刺激强度和神经元发放频率之间的关系 I_{ext}-f')

subplot(3,2,2)%每秒各离子平均总能量消耗作为施加电流 I 的函数
plot(Avec, [EcostEach.Na], 'r', Avec, [EcostEach.K], 'g', Avec, [EcostEach.L], 'b')
xlabel('I_{ext} (\mu A/cm^2)'), ylabel('meanEcost(nJ/s)')
title('(b) 直流刺激强度和各离子平均能量消耗之间的关系 I_{ext}-meanEcost')
legend('Na','K','L','Location','best')

subplot(3,2,3)%在不同外部施加电流 I 值下,长动作电位序列上钠和钾电流的平均值
plot(Avec, [I.Na], 'r', Avec, [I.K], 'g', Avec, [I.L], 'b')
xlabel('I_{ext} (\mu A/cm^2)'), ylabel('meanEcost(nJ/s)')
title('(c) 直流刺激强度和各离子平均电流之间的关系 I_{ext}-meanEcost')
legend('Na','K','L','Location','bestoutside')

subplot(3,2,4)%通过注射部位供应给神经元的每秒平均能量
plot(Avec, Espl )
xlabel('I_{ext} (\mu A/cm^2)'), ylabel('meanEsupply(nJ/s)')
title('(d) 直流刺激强度和能量供应之间的关系 I_{ext}-meanEsupply')

EcostAll=[EcostEach.Na]+[EcostEach.K]+[EcostEach.L];

subplot(3,2,5)%每秒各离子平均总能量消耗作为施加电流 I 的函数
plot(Avec, abs(EcostAll))
xlabel('I_{ext} (\mu A/cm^2)'), ylabel('meanEcost(nJ/s)')
title('(e) 直流刺激强度和总的平均能量消耗之间的关系 I_{ext}-meanEcostAll')
legend('EcostEach.Na+K+L','Location','best')

```

```

e=1.602176634e-19; %元电荷电量
subplot(3,2,6)%总能量消耗与钠离子数量三分之一的比率。该比率以电子伏特每ATP表示，并在模型中表示
plot(Avec, abs(EcostAll./([Nint.Na]./3))./e)%除e是因为单位是(eV/ATP)
xlabel('I_{ext} (\mu A/cm^2)'), ylabel('水解效率(eV/ATP)')
title('(f)总能量消耗与钠离子数量三分之一的比率')
% legend('EcostEach.Na+K+L','Location','best')
sgtitle("注：此时的计算精度是：相邻两点的电流间隔是Delta="+Delta)
% xlim([0,30])
saveas(ProE_Ifig,ProE_IfigName+'.fig','fig')

```

然后我们再将 e d f 图放大，以便观察什么时候会发生突变

```
ProE_IfigZoomName=ProE_IfigName+'Zoom'
```

```
ProE_IfigZoomName = " 平均能量消耗作为外部电流的函数,Delta=0.01Zoom"
```

```

ProE_IfigZoom=figure('Name',ProE_IfigZoomName);
Lx=1.5;Rx=8;
subplot(3,1,1)%通过注射部位供应给神经元的每秒平均能量
plot(Avec, Esp1 )
xlim([Lx Rx])
xlabel('I_{ext} (\mu A/cm^2)'), ylabel('meanEsupply(nJ/s)')
title('(d)直流刺激强度和能量供应之间的关系 I_{ext}-meansupply')

```

```
EcostAll=[EcostEach.Na]+[EcostEach.K]+[EcostEach.L];
```

```

subplot(3,1,2)%每秒各离子平均总能量消耗作为施加电流 I 的函数
plot(Avec, abs(EcostAll))
xlim([Lx Rx])
xlabel('I_{ext} (\mu A/cm^2)'), ylabel('meanEcost(nJ/s)')
title('(e)直流刺激强度和总的平均能量消耗之间的关系 I_{ext}-meanEcostAll')
legend('EcostEach.Na+K+L','Location','northwest')

```

```

e=1.602176634e-19; %元电荷电量
subplot(3,1,3)%总能量消耗与钠离子数量三分之一的比率。该比率以电子伏特每ATP表示，并在模型中表示
plot(Avec, abs(EcostAll./([Nint.Na]./3))./e)%除e是因为单位是(eV/ATP)
xlabel('I_{ext} (\mu A/cm^2)'), ylabel('水解效率(eV/ATP)')
title('(f)总能量消耗与钠离子数量三分之一的比率')
sgtitle("注：此时的计算精度是：相邻两点的电流间隔是Delta="+Delta)
% xlim([0,30])

```

```
saveas(ProE_IfigZoom,ProE_IfigZoomName+'.fig','fig')
% 总能量消耗与钠离子数量三分之一的比率。该比率以电子伏特每ATP表示，并在模型中表示ATP水解的效率
```

```
toc
```

历时 612.137483 秒。

```
function [fPkz, EcostEach, I,Espl,Qint,Nint] = parfor_TaskProI2V_fast(N_A,Avec,I_template, C,
    % 启动并行池,没有则自动开
    p = gcp('nocreate'); if isempty(p), parpool; end

    % 预分配结果
    fPkz = zeros(1, N_A);

    % 建立数据通道 并 回调 (从 worker 发消息到客户端打印进度)
    dq = parallel.pool.DataQueue;
    done = 0;
    afterEach(dq, @onUpdate);

    % 并行循环,do , 报告 完成1次
    parfor i = 1:N_A
        % fprintf('%d / %d \n',i,N_A);
        A = Avec(i);
        I_ext_vec = A * I_template; %脉冲刺激向量

        [V, m, h, n] = Task2I2V_fast(C, E, g, Alpha, Beta, VPASol, ...
            'fs', fs, ...
            'T', T, ...
            'A', A, ...
            'I_ext', I_ext_vec ...
            );

        % E_Na_series = -g.Na.*m.^3.*h.*(V-E.Na).^2;
        % E_K_series = -g.K.*n.^4.*((V-E.K).^2);
        % E_L_series = -g.L.*((V-E.L).^2);

        %各离子平均能量消耗
        EcostEach(i).Na=mean(-g.Na.*m.^3.*h.*(V-E.Na).^2);
        EcostEach(i).K=mean(-g.K.*n.^4.*((V-E.K).^2));
        EcostEach(i).L=mean(-g.L.*((V-E.L).^2));
```

```

Espl(i)=mean(V.*I_ext_vec);%平均能量供应

%各离子平均电流
I(i).K=mean(-g.K.*n.^4.*(V-E.K));
I(i).L=mean(-g.L.*(V-E.L));
I(i).Na=mean(-g.Na.*m.^3.*h.*(V-E.Na));

%有了电流，可以计算交换的电荷量和离子数
IK=-g.K.*n.^4.*(V-E.K);
IL=-g.L.*(V-E.L);
INa=-g.Na.*m.^3.*h.*(V-E.Na);
%穿过膜的各离子电荷量
t=0:T/fs:T;%时间序列向量
QK=trapz(t,IK);
QL=trapz(t,IL);
QNa=trapz(t,INa);

Qint(i).K=QK;
Qint(i).L=QL;
Qint(i).Na=QNa;
% fprintf('穿过膜的各离子电荷量(C): \n')
% disp(Qint)
e=1.602176634e-19 %元电荷电量
%穿过膜的各离子个数
Nint(i).K=QK/e;
Nint(i).L=QL/e;
Nint(i).Na=QNa/e;
% fprintf('穿过膜的各离子个数: \n')
% disp(Nint)

%每次A取值时的频率计算
Threold = max(V) * 2/3;
% findpeaks(V.*(V>=Threold));
[pks, locs] = findpeaks(V .* (V >= Threold));
NPkz = length(pks);
fPkz(i) = NPkz / (0.8 * T * 1e-3);

% disp(fPkz)
send(dq, 1); % 告诉客户端又完成了 1 次
end

% 换行收尾

```

```

fprintf('\n完成。\\n');

% 客户端回调 每收到一次 send(dq,1) 就更新一回
function onUpdate(~)
    done = done + 1;
    % 单行覆盖输出 已完成/总数
    fprintf('\\r已完成: %d/%d (%.1f%%)', done, N_A, 100 * done / N_A);
end

end

```

图 3(a) 显示了长序列动作电位的钠和钾电流的平均值。对于外部电流的值 I 在 $I = 4$ 和 6.2 A/cm^2 神经元处于静息状态而不发放。在此区域, 钠通道的小电导使该电流保持在非常低的值。钾电流略大, 补偿了泄漏和外部电流。

对于较大的外部电流值 I , 神经元获得递增发放率的强直发放状态。钠和钾电流的平均值清楚地检测到过渡并随着发放率的增加而增加。

在图 3(b) 中, 显示了单位时间总能量消耗 (所有三个通道) 作为施加电流 I 函数的平均值。能量消耗的垂直突然增加清楚地揭示了从低电流值 I 下的静息状态无发放到由较大施加电流值诱导的发放状态的过渡。与尖峰生成相关的更高能量需求清晰可见;

例如, 在 $I = 6.9$ A/cm^2 , 处, 这是先前分析的动作电位序列生成所用的值, 平均代谢消耗约为 9000 nJ/s 。此消耗必须通过代谢 ATP 供应来补充。对应于不同电流值 I 的发放频率显示在插图中。

图 3(c) 显示了由 $V I$ 项提供给神经元的每秒平均能量。它随电流 I 线性增加, 在静息和发放状态下具有不同的斜率。它始终远低于离子通道的耗散。

在图 3(d) 中, 显示了总能量消耗与通过膜的钠离子数三分之一的比值。该比值以电子伏特每 ATP 表示, 并代表 ATP 水解的效率, 测量为在模型中由一个 ATP 分子水解提供的自由能。如图所示, 该比值在整个 I 在 $I = 6.2$ 和 10 A/cm^2 值范围内是恒定的; 也就是说, 它与发放率无关。

因此, 我们的结果表明, 在发放期间, 钠钾泵要求每个 ATP 分子 0.39 电子伏特, 这与文献中估计的一个泵送周期 (将两个钾离子移入细胞和三个钠离子移出细胞) 的 0.37 电子伏特非常一致 [20]。这一结果也与报道的数据一致, 即一个 ATP 分子可以释放 0.43 电子伏特的自由能 [21],

这意味着 ATP 使用效率很高, 只有 10% 的释放自由能以热能形式损失。另一方面, 当神经元处于静息状态时, 模型中 ATP 水解所需的效率为 0.51 电子伏特, 略大于一个 ATP 分子可以释放的能量。这一结果指出霍奇金 - 赫胥黎模型在神经元静息时低估了钠离子的数量。

Task6 两个电耦合神经元的能量平衡

间隙连接通道允许两个神经元的细胞内电位直接连接在一起, 通常被称为电突触。当两个或多个神经元耦合在一起时, 它们很常见, 并在细胞事件的同步中发挥重要作用。特别是, 它们在传输信息和

同步神经元群的信息方面很高效 [22]。尽管对称性是电突触的预期特性, 但文献中也报道了不对称间隙连接。例如, 在视网膜中, 有证据表明信号传输从 AII 无长突细胞到 ON 锥双极细胞的方向比另一个方向更有效 [18]。这种功能整流可以通过两种细胞类型之间膜输入电阻的相应差异来解释。在本工作中, 为了保持信息传输的明确方向, 我们研究了完全不对称的单向间隙连接。

单向耦合的定义

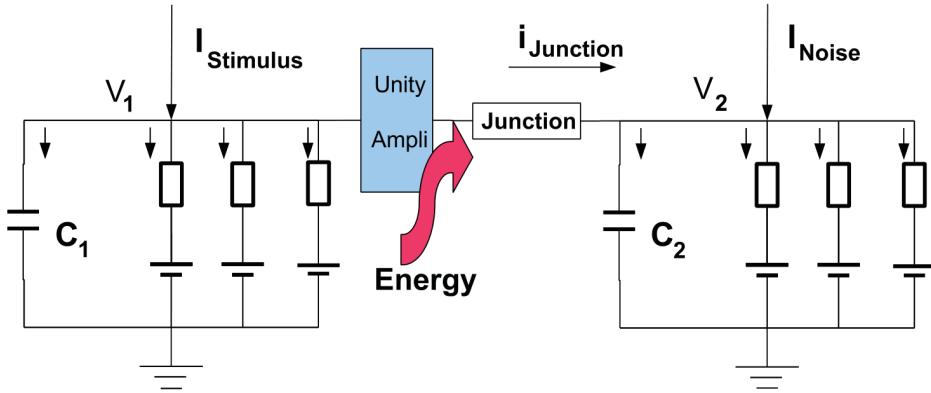


图 4. 电单向耦合; 霍奇金 - 赫胥黎电路。

间隙连接通道可以直接连接两个神经元的胞体或在神经突的末端形成接触位点。无论如何, 我们认为接触位点不贡献于电路的电容 [22]。两个神经元都遵守方程集 (1) 并附加一个影响突触后神经元的耦合。

$$\begin{aligned} C\dot{V} &= -i_{Na} - i_K - i_l + I, \\ \dot{m} &= \alpha_m(V)(1-m) - \beta_m(V)m, \\ \dot{n} &= \alpha_n(V)(1-n) - \beta_n(V)n, \\ \dot{h} &= \alpha_h(V)(1-h) - \beta_h(V)h, \end{aligned} \quad (1)$$

突触前神经元的膜电流密度已被表示为 $I_{\text{Stimulus}}(t)$, 一个推测由兴奋性外部刺激诱导的电流。它已被建模为均值 $0 \mu\text{A}$ 和方差 $9 \mu\text{A}$ 的高斯噪声。高斯噪声的刺激输入参数均值和方差已通过实验选择, 以便它们在突触前神经元的脉冲序列中产生足够的变异性。这个熵的脉冲序列在我们的工作中保持统计不变, 并已被用作信息源。

突触后神经元, 推测是一个中间神经元, 暴露于一个总噪声电流 I_{noise} , 该电流被建模为均值 $0 \mu\text{A}$ 和方差 $1 \mu\text{A}$ 的高斯噪声。这个噪声可以推测为到达突触后神经元的不规则信号的均值, 来自我们不特别考虑的其他突触。这个噪声没有引入到突触前神经元, 在将其视为刺激电流的一部分方面没有特殊困难。

每个神经元的膜电位的两个方程是:

$$C_1 \dot{V}_1 = I_{\text{Stimulus}}(t) - i_{1Na} - i_{1K} - i_{1l}, \quad (6)$$

$$C_2 \dot{V}_2 = I_{\text{Noise}}(t) - i_{2Na} - i_{2K} - i_{2l} + I_{\text{Junction}}.$$

通过连接的电流是 $I_{\text{Junction}} = k(V_1 - V_2)$, 其中参数 k 是间隙连接的电导, 或称耦合强度, 单位是 mS/cm^2 。电流 $I_{\text{Stimulus}}(t)$ 代表刺激突触前神经元的可变电流, 该电流携带由神经元传输的信息, 而 $I_{\text{Noise}}(t)$ 表示通过其他突触到达突触后神经元的总噪声电流。

因此, 在单向耦合中, 不允许电流从突触前神经元流入或流出。然而, 连接电流 $k(V_1 - V_2)$ 仍然必须通过电连接流入接收神经元。图 4 展示了一个可能的电路, 该电路实现了两个霍奇金 - 赫胥黎神经元之间的单向耦合。连接处的电势差由一个具有单位增益和极高输入阻抗的放大器维持, 该放大器使第一个神经元在能量上独立于第二个神经元。突触后神经元在连接处所需的能量由放大器提供。放大器提供电流 I_{Junction} 在电压 V_1 ; 也就是说, 功率 $V_1 I_{\text{Junction}}$ 。对应于突触后神经元的电路中的电能, 这是唯一受耦合影响的部分, 现在是:

$$H_2(t) = \frac{1}{2} C_2 V_2^2 + H_{2Na} + H_{2K} + H_{2l} + H_{\text{Amplifier}}, \quad (7)$$

这是电容器中累积的电能加上三个电池中的电化学能量加上放大器中可用能量的总和。第二个神经元中的总能量导数由:

$$\dot{H}_2 = V_2 I_{\text{noise}} - g_{2Na} m_2^3 h_2 (V_2 - E_{2Na})^2 - g_{2K} n_2^4 (V_2 - E_{2K})^2 - g_{2l} (V_2 - E_{2l})^2 + k V_2 (V_1 - V_2) + k V_1 (V_1 - V_2). \quad (8)$$

三个离子通道在这个导数右侧的联合贡献在整篇论文中被用来计算突触后神经元的代谢消耗。最后两项代表突触中的能量平衡, 这对应于在突触的突触后部位消耗的能量加上由放大器贡献的能量。注意, 突触中这个代谢能量的净消耗不一定是负的, 因此突触本身可能是一个主动供应者。无论如何, 能量并非来自信号神经元, 它提供信息但不提供能量。

单向耦合的计算结果

```
% demo_fig5_fig6_parallel.m — (并行加速)
% 注意需要和 run_HH_coupling_single_k.m 放在同一文件夹中
clear; clc;
% 基本 HH 参数
C = 1;
E.Na = 115; E.K = -12; E.L = 10.6;
g.Na = 120; g.K = 36; g.L = 0.3;
% Alpha/Beta 不再需要, 因为它们已内联到函数中

% 仿真选项 (打包到 opt 结构体中)
opt.fs      = 2e4;           % 20 kHz → dt=0.05 ms
```

```

opt.T      = 3.0e4;          % 30 s = 30000 ms
opt.T_warm = 3.0e3;          % 丢弃前 3 s 热启动
opt.mu_pre = 8.4;            % 调整后的值，原论文这里设置的是0，显然不合理
opt.sigma_pre = 3.0;
opt.mu_post = 0.0;
opt.sigma_post = 1.0;
opt.seed = 20251029;
opt.Ifdebug = 1;             % 调试开关

k_list = 0:0.01:0.20; % k 扫描
K = numel(k_list);
fprintf('开始并行计算 %d 个 k 值 (T=%.1f s)...\\n', K, opt.T/1000);

% 并行计算
% 使用元胞数组 (cell array) 来收集不同结构体
OUT_cell = cell(1, K);
parfor ik = 1:K
    % 不再传递 Alpha 和 Beta
    OUT_cell{ik} = run_HH_coupling_single_k(k_list(ik), C,E,g,opt);
end

fprintf('计算完成，正在重组数据...\\n');

% --- 数据重组 ---
% 将元胞数组转换为结构体数组，然后再解包
OUT_array = [OUT_cell{:}];

OUT.k           = [OUT_array.k];
OUT.Pchan_pre_mean = [OUT_array.Pchan_pre_mean];
OUT.Pchan_post_mean = [OUT_array.Pchan_post_mean];
OUT.Fr_pre       = [OUT_array.Fr_pre];
OUT.Fr_post      = [OUT_array.Fr_post];
OUT.P_amp_mean   = [OUT_array.P_amp_mean];
OUT.P_diss_post_mean = [OUT_array.P_diss_post_mean];
OUT.P_net_mean   = [OUT_array.P_net_mean];

%% 绘图
% 图 5
figure('Name','图5 — 不同 k 下发送/接收神经元通道平均代谢能耗','Color','w');
plot(OUT.k, OUT.Pchan_pre_mean, '-o', 'LineWidth', 1.5); hold on;
plot(OUT.k, OUT.Pchan_post_mean, '-s', 'LineWidth', 1.5);
xlabel('突触电导 k (mS/cm^2)');

```

```

ylabel('平均代谢能量消耗 (通道总和, pJ/ms • cm^{-2}) ');
title('图5. (彩色在线) k 变化下发送/接收神经元离子通道的平均代谢能耗 (单向耦合)');
legend({'发送神经元 (s)', '接收神经元 (r)'}, 'Location', 'northwest', 'Box', 'off');
grid on;
axes('Position',[0.60 0.30 0.32 0.32]);
plot(OUT.k, OUT.Fr_pre, '-o', 'LineWidth', 1.2); hold on;
plot(OUT.k, OUT.Fr_post, '--^', 'LineWidth', 1.2);
xlabel('k'); ylabel('Hz'); title('平均放电频率');
legend({'s', 'r'}, 'Location', 'best', 'Box', 'off'); grid on;
% 图 6

figure('Name','图6 — 外介质供能与突触后部耗散 (功率)', 'Color', 'w');
plot(OUT.k, OUT.P_amp_mean, '-^', 'LineWidth', 1.5); hold on;
plot(OUT.k, OUT.P_diss_post_mean, '-s', 'LineWidth', 1.5);
xlabel('突触电导 k (mS/cm^2)');
ylabel('功率 (nJ/s • cm^{-2} pJ/ms • cm^{-2}) ');
title('图6. (彩色在线) 从细胞外介质供能与突触后部位耗散 (单向耦合)');
legend({'从外介质供能 (放大器项)', '突触后部位耗散'}, 'Location', 'northwest', 'Box', 'off');
grid on;
axes('Position',[0.60 0.30 0.32 0.32]);
plot(OUT.k, OUT.P_net_mean, '-o', 'LineWidth', 1.2);
xlabel('k'); ylabel('pJ/ms • cm^{-2}');
title('连接处净能量导数 \langle P_{supply} + P_{dissip} \rangle');
grid on;

% figure('Name',' — 不同 k 下发送/接收神经元通道平均代谢能耗', 'Color', 'w');
% plot(OUT.k, OUT.Pchan_pre_mean, '-.', 'LineWidth', 1.5); hold on;
% plot(OUT.k, OUT.Pchan_post_mean, '-.', 'LineWidth', 1.5);
% xlabel('突触电导 k (mS/cm^2)');
% ylabel('平均代谢能量消耗 (通道总和, pJ/ms • cm^{-2}) ');
% title('k 变化下发送/接收神经元离子通道的平均代谢能耗 (单向耦合)');
% legend({'发送神经元 (s)', '接收神经元 (r)'}, 'Location', 'northwest', 'Box', 'off');
% grid on;
% axes('Position',[0.60 0.30 0.32 0.32]);
% plot(OUT.k, OUT.Fr_pre, '-.', 'LineWidth', 1.2); hold on;
% plot(OUT.k, OUT.Fr_post, '-.', 'LineWidth', 1.2);
% xlabel('k'); ylabel('Hz'); title('平均放电频率');
% legend({'s', 'r'}, 'Location', 'best', 'Box', 'off'); grid on;
% % 图 6

% figure('Name',' — 外介质供能与突触后部耗散 (功率)', 'Color', 'w');
% plot(OUT.k, OUT.P_amp_mean, '-.', 'LineWidth', 1.5); hold on;
% plot(OUT.k, OUT.P_diss_post_mean, '-.', 'LineWidth', 1.5);
% xlabel('突触电导 k (mS/cm^2)');

```

```
% ylabel('功率 (nJ/s • cm^{-2})   pJ/ms • cm^{-2}) ');
% title('从细胞外介质供能与突触后部位耗散 (单向耦合) ');
% legend({'从外介质供能 (放大器项)', '突触后部位耗散'}, 'Location', 'northwest', 'Box', 'off');
% grid on;
% axes('Position', [0.60 0.30 0.32 0.32]);
% plot(OUT.k, OUT.P_net_mean, '-','LineWidth',1.2);
% xlabel('k'); ylabel('pJ/ms • cm^{-2}');
% title('连接处净能量导数 \langle P_{supply} + P_{dissip} \rangle');
% grid on;
```

平均代谢能量消耗, 作为耦合电导的函数 k , 对于单向耦合的两个神经元, 如图 5 所示。代谢能量消耗是通过方程 (7) 中所有三个离子项的贡献计算的, 对于突触后神经元, 以及突触前神经元的等效项。由于脉冲序列是嘈杂的, 一些随机特性 (如能量消耗速率) 的收敛需要长时间的平均。为了执行这个计算, 平均值取自一个 750 秒长的动作电位序列。曲线是针对耦合电导绘制的 k , 并且我们在表示中反转了能量导数的实际负号。由于耦合是单向的, 连接的电导对突触前神经元没有影响, 其平均代谢能量消耗保持恒定在约 9000 nJ/s。突触后神经元起始于 $k = 0 \text{ mS/cm}^2$, 消耗约 500 nJ/s, 这对应于其静息状态, 偶尔被随机兴奋所改变。随着耦合强度的增加, 代谢消耗逐渐增加, 直到在耦合强度值约为 $k = 0.1 \text{ mS/cm}^2$ 时, 达到几乎与突触前神经元相同的消耗水平。此时, 突触后神经元的放电频率已达到突触前神经元的水平。平均放电频率如插图所示。

图 5.(彩色在线) 在不同突触电导 k 值下, 发送和接收神经元离子通道的平均代谢能量消耗。突触前神经元的刺激电流 $I_{\text{Stimulus}}(t)$, 推测由兴奋性外部刺激引起, 已建模为均值 $0 \mu\text{A}$ 、方差 $9 \mu\text{A}$ 的高斯噪声。突触后神经元, 推测是负责传输信息的中间神经元, 暴露于总噪声电流 I_{noise} , 推测通过我们未具体考虑的其他突触到达, 建模为均值 $0 \mu\text{A}$ 、方差 $1 \mu\text{A}$ 的高斯噪声。插图显示了两个神经元的平均放电频率作为电导 k 的函数。单向耦合。

图 6. (彩色在线) 从细胞外介质供应的每秒平均能量和在突触后部位向细胞外介质的平均耗散, 在不同突触电导 k 值下。插图中显示了连接处的净能量导数, 其为正的; 也就是说, 从突触有能量的净收入。单向耦合。

我们还分析了单向突触连接中的能量平衡。由于神经元之间不能有任何能量流动, 突触后神经元只能与细胞外环境交换离子和能量, 尽管受突触前神经元控制。在图 6 中, 突触代谢能量的两个组成部分, 即方程 (7) 的最后两项, 已针对耦合电导绘制 k 。第一项平均总是负的, 表示在连接处的能量耗散。第二项总是正的, 表示放大器传递给神经元的能量, 代表从外部环境进入连接处的能量。因此, 突触后神经元在连接处既耗散又吸收能量。图 6 中的插图显示了两部分的联合贡献。可以看出, 对于神经元来说, 平衡是正的; 也就是说, 通过突触位置有一个净的 (尽管很小) 能量收入, 且该输入能量在高于 $k = 0.04 \text{ mS/cm}^2$ 时达到一个尖锐的最大值。如图 5 所示, 以及更清楚地在第 III 节中对于一组突触后神经元 (见图 10), 在耦合电导的该值处, 突触后神经元的代谢能量消耗似乎存在一个拐点。这一事实的相关性我们尚不清楚。

对“Hodgkin-Huxley 神经元中的能量与信息”的评论

Hideo Hasegawa

日本东京 184-8501 小金井市，东京学艺大学物理系

(日期：2011 年 6 月 30 日)

摘要

在最近的一篇论文 [A. Moujahid, A. d'Anjou, F. J. Torrealdea and F. Torrealdea, Phys. Rev. E 83, 031912 (2011)] 中，作者们使用 Hodgkin-Huxley (HH) 模型（霍奇金-赫胥黎模型）计算了神经元放电时消耗的能量。HH 模型采用的能量消耗率得出了负的能量消耗，这意味着能量从 HH 神经元转移到了源，这在物理上是奇怪的，尽管他们将其解释为生化能量成本。我提出了功耗的另一种表达式，该表达式导致 HH 神经元消耗正能量，并提出了一些模型计算结果，与他们论文中的结果进行了比较。

PACS 分类号: 87.19.ll, 87.19.lg, 87.19.ly, 87.18.Sn

以下是一些原论文的参考文献：我们也参考了其中的一些

““

```
\begin{thebibliography}{38}

\expandafter\ifx\csname natexlabel\endcsname\relax\def\nate xlabel#1{\#1}\fi
\expandafter\ifx\csname bibnamefont\endcsname\relax
\def\bibnamefont#1{\#1}\fi
\expandafter\ifx\csname bibfnamefont\endcsname\relax
\def\bibfnamefont#1{\#1}\fi
\expandafter\ifx\csname citenamefont\endcsname\relax
\def\citenamefont#1{\#1}\fi
\expandafter\ifx\csname url\endcsname\relax
\def\url#1{\texttt{\#1}}\fi
\expandafter\ifx\csname urlprefix\endcsname\relax\def\urlprefix{URL }\fi
\providecommand{\bibinfo}[2]{\#2}
\providecommand{\eprint}[2]{\#2}
```

\bibitem[{\citet{Attwell2001}}]{Attwell}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{D.} \textendash{} \bfnnamefont{Attwell}} \bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{S.\textendash{}B.} \bfnnamefont{Laughlin}},
\bibinfo{journal}{Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism}
\textbf{\bibinfo{volume}{21}}, \bibinfo{pages}{1133} (\bibinfo{year}{2001}).

\bibitem[{\citet{Laughlin2001}}]{Laughlin}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{S.\textendash{}B.} \bfnnamefont{Laughlin}},
\bibinfo{journal}{Current Opinion in Neurobiology}
\textbf{\bibinfo{volume}{11}}, \bibinfo{pages}{475} (\bibinfo{year}{2001}).

\bibitem[{\citet{Siekevitz2004}}]{Siekevitz}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{P.} \textendash{} \bfnnamefont{Siekevitz}},
\bibinfo{journal}{Science} \textbf{\bibinfo{volume}{306}},
\bibinfo{pages}{410} (\bibinfo{year}{2004}).

\bibitem[{\citet{Alle2009}}]{Alle}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{H.} \textendash{} \bfnnamefont{Alle}},
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{A.} \textendash{} \bfnnamefont{Roth}}, \bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{J.\textendash{}R.\textendash{}P.} \bfnnamefont{Geiger}},
\bibinfo{journal}{Science} \textbf{\bibinfo{volume}{325}},
\bibinfo{pages}{1405} (\bibinfo{year}{2009}).

\bibitem[{\citet{Hodgkin1975}}]{Hodgkin1975}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{A.\textendash{}L.} \bfnnamefont{Hodgkin}},
\bibinfo{journal}{Philosophical Transactions of the Royal Society B:
Biological Sciences} \textbf{\bibinfo{volume}{270}}, \bibinfo{pages}{297}

(\bibinfo{year}{1975}).

\bibitem[{\citet{Atwell and Ladecola}(2002)}]{Atwell2002}
\bibinfo{author}{\bnamefont{Atwell}} \bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bnamefont{Ladecola}}, \bibinfo{journal}{Trends in
Neurosciences} \textbf{\bibinfo{volume}{25}}, \bibinfo{pages}{2002}
(\bibinfo{year}{2002}).

\bibitem[{\citet{Lennie}(2003)}]{Lennie}
\bibinfo{author}{\bnamefont{P.}\textbf{\sim}\bnamefont{Lennie}},
\bibinfo{journal}{Current Biology} \textbf{\bibinfo{volume}{13}},
\bibinfo{pages}{493} (\bibinfo{year}{2003}).

\bibitem[{\citet{Sengupta et~al.}(2010)}]{Sengupta2010}
\citet{Sengupta, Stemmler,
Laughlin, and Niven}}{\bnamefont{Sengupta}}
\bibinfo{author}{\bnamefont{B.}\textbf{\sim}\bnamefont{Sengupta}},
\bibinfo{author}{\bnamefont{M.}\textbf{\sim}\bnamefont{Stemmler}},
\bibinfo{author}{\bnamefont{S.~B.} \bnamefont{Laughlin}},
\bibnamefont{and} \bibinfo{author}{\bnamefont{J.~E.} \bnamefont{Niven}},
\bibinfo{journal}{PLoS Computational Biology} \textbf{\bibinfo{volume}{6}},
\bibinfo{pages}{e1000840} (\bibinfo{year}{2010}).

\bibitem[{\citet{Crotty et~al.}(2006)}]{Crotty2006}
\citet{Crotty, Sangrey, and
Levy}}{\bnamefont{Crotty}}
\bibinfo{author}{\bnamefont{P.}\textbf{\sim}\bnamefont{Crotty}},
\bibinfo{author}{\bnamefont{T.}\textbf{\sim}\bnamefont{Sangrey}}, \bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bnamefont{W.~B.} \bnamefont{Levy}},
\bibinfo{journal}{Journal of Neurophysiology} \textbf{\bibinfo{volume}{96}},

\bibinfo{pages}{1237} (\bibinfo{year}{2006}).

\bibitem[{\citet{Stein}(2002)}]{Stein}
 \bibinfo{author}{W.\textperiodcentered{}D.} \bibnamefont{Stein},
 \bibinfo{journal}{International Review of Cytology}
 \textbf{\bibinfo{volume}{215}}, \bibinfo{pages}{231} (\bibinfo{year}{2002}).

\bibitem[{\citet{Hodgkin and Huxley}(1952)}]{Hodgkin and Huxley}
 \bibinfo{author}{Hodgkin} \bibnamefont{and}\br/>
 \bibinfo{author}{Huxley}, \bibinfo{journal}{The Journal of
Physiology} \textbf{\bibinfo{volume}{117}}, \bibinfo{pages}{500}
 (\bibinfo{year}{1952}).

\bibitem[{\citet{Adrian}(1975)}]{Adrian}
 \bibinfo{author}{R.\textperiodcentered{}H.} \bibnamefont{Adrian},
 \bibinfo{journal}{Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences}
 \textbf{\bibinfo{volume}{189}}, \bibinfo{pages}{81} (\bibinfo{year}{1975}).

\bibitem[{\citet{Destexhe et~al.}(2001)}]{Destexhe et~al.}
 \citet{Destexhe, Rudolph, Fellous, and Sejnowski} \bibnamefont{Destexhe},\br/>
 \bibnamefont{Rudolph}, \bibnamefont{Fellous}, and \bibnamefont{Sejnowski},\br/>
 \bibinfo{author}{A.} \textbf{\bibnamefont{Destexhe}},\br/>
 \bibinfo{author}{M.} \textbf{\bibnamefont{Rudolph}},\br/>
 \bibinfo{author}{J.} \textbf{\bibnamefont{Fellous}}, \bibnamefont{and}\br/>
 \bibinfo{author}{T.} \textbf{\bibnamefont{Sejnowski}},\br/>
 \bibinfo{journal}{Neuroscience} \textbf{\bibinfo{volume}{107}},\br/>
 \bibinfo{pages}{13} (\bibinfo{year}{2001}).

\bibitem[{\citet{Bezanilla et~al.}(1982)}]{Bezanilla et~al.}
 \citet{Bezanilla, Taylor, and Fernandez} \bibnamefont{Bezanilla},\br/>
 \bibnamefont{Taylor}, and \bibnamefont{Fernandez}

\bibinfo{author}{\bibfnamefont{F.} \bibnamefont{Bezanilla}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{R.~E.} \bibnamefont{Taylor}},
\bibnamefont{and} \bibinfo{author}{\bibfnamefont{J.~M.}}
\bibnamefont{Fernandez}, \bibinfo{journal}{The Journal of General
Physiology} \textbf{\bibinfo{volume}{79}}, \bibinfo{pages}{21}
(\bibinfo{year}{1982}).

\bibitem[\{\citet{Sangrey et~al.}(2004)\}]{Sangrey}
and Levy}}]\{\Sangrey
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{T.~D.} \bibnamefont{Sangrey}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{W.~O.} \bibnamefont{Friesen}},
\bibnamefont{and} \bibinfo{author}{\bibfnamefont{W.~B.} \bibnamefont{Levy}},
\bibinfo{journal}{Journal of Neurophysiology} \textbf{\bibinfo{volume}{91}},
\bibinfo{pages}{2541} (\bibinfo{year}{2004}).

\bibitem[\{\citet{Shannon and Weaver}(1949)\}]{Shannon}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{C.} \bibnamefont{Shannon}} \bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{W.} \bibnamefont{Weaver}},
\emph{\bibinfo{title}{The Mathematical Theory of Communication}}
(\bibinfo{publisher}{University of Illinois Press, Urbana},
\bibinfo{year}{1949}).

\bibitem[\{\citet{Kolb and Flamiglietti}(1974)\}]{Kolb}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{H.} \bibnamefont{Kolb}} \bibnamefont{and}\br/>\bibinfo{author}{\bibfnamefont{E.} \bibnamefont{Flamiglietti}},
\bibinfo{journal}{Science} \textbf{\bibinfo{volume}{186}},
\bibinfo{pages}{47} (\bibinfo{year}{1974}).

\bibitem[{\citet{Veruki2002a}}]{Veruki2002a}
 \bibinfo{author}{\bfbnamefont{M.}~\bnamefont{Veruki}} \bibnamefont{and}
 \bibinfo{author}{\bfbnamefont{E.}~\bnamefont{Hartveit}},
 \bibinfo{journal}{The Journal of Neuroscience}
 \textbf{\bibinfo{volume}{22(24)}}, \bibinfo{pages}{1055}
 (\bibinfo{year}{2002}).

\bibitem[{\citet{Gerstner2002}}]{Gerstner2002}
 \bibinfo{author}{\bfbnamefont{W.}~\bnamefont{Gerstner}} \bibnamefont{and}
 \bibinfo{author}{\bfbnamefont{W.}~\bnamefont{Kistler}},
 \emph{\bibinfo{title}{Spiking neuron models. Single neurons, populations,
 plasticity}} (\bibinfo{publisher}{Cambridge University Press},
 \bibinfo{year}{2002}).

\bibitem[{\citet{Nelson2004}}]{Nelson2004}
 \bibinfo{author}{\bfbnamefont{P.}~\bnamefont{Nelson}},
 \emph{\bibinfo{title}{Biological Physics}} (\bibinfo{publisher}{W. H. Freeman
 and Company}, \bibinfo{year}{2004}).

\bibitem[{\citet{Sinkala2006}}]{Sinkala2006}
 \bibinfo{author}{\bfbnamefont{Z.}~\bnamefont{Sinkala}},
 \bibinfo{journal}{Journal of Theoretical Biology}
 \textbf{\bibinfo{volume}{241}}, \bibinfo{pages}{919} (\bibinfo{year}{2006}).

\bibitem[{\citet{Garcia-Perez2004}}]{Garcia-Perez2004}
 \citet{Garcia-Perez2004}\citet{Garcia-Perez2004}
 Vargas-Caballero, Velazquez-Ulloa, Minzoni, and De-Miguel}]\{Garcia-Perez\}
 \bibinfo{author}{\bfbnamefont{E.}~\bnamefont{Garcia-Perez}},
 \bibinfo{author}{\bfbnamefont{M.}~\bnamefont{Vargas-Caballero}},

\bibinfo{author}{\bibfnamefont{N.}~\bibnamefont{Velazquez-Ulloa}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{A.}~\bibnamefont{Minzoni}}, \bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{F.~F.} \bibnamefont{De-Miguel}},
\bibinfo{journal}{Biophysical Journal} \textbf{\bibinfo{volume}{86}},
\bibinfo{pages}{646} (\bibinfo{year}{2004}).

\bibitem[{\citet{McDonnell2009}}]{McDonnell2009}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{M.~D.} \bibnamefont{McDonnell}}
\bibnamefont{and} \bibinfo{author}{\bibfnamefont{N.}~\bibnamefont{Stocks}},
\bibinfo{journal}{Scholarpedia} \textbf{\bibinfo{volume}{4(6)}},
\bibinfo{pages}{6508} (\bibinfo{year}{2009}).

\bibitem[{\citet{Stocks2000}}]{Stocks2000}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{N.~G.} \bibnamefont{Stocks}},
\bibinfo{journal}{Physical Review Letters} \textbf{\bibinfo{volume}{84}},
\bibinfo{pages}{2310} (\bibinfo{year}{2000}).

\bibitem[{\citet{Strong1998}}]{Strong1998}
de~Ruyter~van Steveninck, and Bialek}]\{Strong
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{S.~P.} \bibnamefont{Strong}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{R.}~\bibnamefont{Koberle}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{R.~R.} \bibnamefont{de~Ruyter~van
Steveninck}}, \bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{W.}~\bibnamefont{Bialek}},
\bibinfo{journal}{Physical Review Letters} \textbf{\bibinfo{volume}{80}},
\bibinfo{pages}{197} (\bibinfo{year}{1998}).

\bibitem[{\citet{Rieke1999}}]{Rieke1999}
\citet{Rieke1999}\citet{Rieke, Warland,

de~Ruyter~van Steveninck, and Bialek.}]}{Rieke}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{F.}~\bibnamefont{Rieke}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{D.}~\bibnamefont{Warland}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{R.}~\bibnamefont{de~Ruyter~van Steveninck}},
\bibnamefont{and} \bibinfo{author}{\bibfnamefont{W.}~\bibnamefont{Bialek.}}},
\emph{\bibinfo{title}{Spikes. Exploring the neural code}}
(\bibinfo{publisher}{MIT Press}, \bibinfo{year}{1999}).

\bibitem[{\citet{Laughlin1998}}]{Laughlin1998}
de~Ruyter~van Steveninck, and Anderson}]}{Laughlin1998}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{S.~B.} \bibnamefont{Laughlin}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{R.~R.} \bibnamefont{de~Ruyter~van Steveninck}}, \bibnamefont{and} \bibinfo{author}{\bibfnamefont{J.~C.} \bibnamefont{Anderson}}, \bibinfo{journal}{Nature Neuroscience}
\textbf{\bibinfo{volume}{1}}, \bibinfo{pages}{36} (\bibinfo{year}{1998}).

\bibitem[{\citet{Hoch2003}}]{Hoch2003}
Obermayer}]}{Hoch}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{T.}~\bibnamefont{Hoch}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{G.}~\bibnamefont{Wenning}}, \bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{K.}~\bibnamefont{Obermayer}},
\bibinfo{journal}{Physical Review E} \textbf{\bibinfo{volume}{68}},
\bibinfo{pages}{011911} (\bibinfo{year}{2003}).

\bibitem[{\citet{Wang2004}}]{Wang2004}
Yu}]}{Wang}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{S.}~\bibnamefont{Wang}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{F.}~\bibnamefont{Liu}},

\bibinfo{author}{\bibfnamefont{W.}~\bibnamefont{Wang}}, \bibnamefont{and}\\ \bibinfo{author}{\bibfnamefont{Y.}~\bibnamefont{Yu}},\\ \bibinfo{journal}{Physical Review E} \textbf{\bibinfo{volume}{69}},\\ \bibinfo{pages}{011909} (\bibinfo{year}{2004}).

\bibitem[{\citet{Torrealdea2006}}]{Torrealdea2006}
d'Anjou, Gra\\$\'tilde{\rm n}\\$a, and Sarasola]{Torrealdea}\\ \bibinfo{author}{\bibfnamefont{F.~J.} \bibnamefont{Torrealdea}},\\ \bibinfo{author}{\bibfnamefont{A.}~\bibnamefont{d'Anjou}},\\ \bibinfo{author}{\bibfnamefont{M.}~\bibnamefont{Gra\\$\'tilde{\rm n}\\$a}},\\ \bibnamefont{and} \bibinfo{author}{\bibfnamefont{C.}~\bibnamefont{Sarasola}},\\ \bibinfo{journal}{Physical Review E} \textbf{\bibinfo{volume}{74}},\\ \bibinfo{pages}{011905} (\bibinfo{year}{2006}).

\bibitem[{\citet{Torrealdea07}}]{Torrealdea07}
et~al.}{(2009{\nolimits\{a\}})}\citet{Torrealdea, Sarasola, and
d'Anjou}{Torrealdea07}\\ \bibinfo{author}{\bibfnamefont{F.~J.} \bibnamefont{Torrealdea}},\\ \bibinfo{author}{\bibfnamefont{C.}~\bibnamefont{Sarasola}}, \bibnamefont{and}\\ \bibinfo{author}{\bibfnamefont{A.}~\bibnamefont{d'Anjou}},\\ \bibinfo{journal}{Chaos Solitons and Fractals} \textbf{\bibinfo{volume}{40}}\\ (\bibinfo{year}{2009}{\nolimits\{a\}}).

\bibitem[{\citet{Torrealdea2009}}]{Torrealdea2009}
et~al.}{(2009{\nolimits\{b\}})}\citet{Torrealdea, Sarasola, d'Anjou,
Moujahid, and de~Mendizabal}{Torrealdea2009}\\ \bibinfo{author}{\bibfnamefont{F.~J.} \bibnamefont{Torrealdea}},\\ \bibinfo{author}{\bibfnamefont{C.}~\bibnamefont{Sarasola}},

\bibinfo{author}{\bibfnamefont{A.} \text{~} \bibnamefont{d'Anjou}}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{A.} \text{~} \bibnamefont{Moujahid}}, \bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{N.\text{~}V.} \text{ } \bibnamefont{de\text{--}Mendizabal}}},
\bibinfo{journal}{Biosystems} \text{ } \textbf{\textit{\text{volume}}} \{97\},
\bibinfo{pages}{60} (\bibinfo{year}{2009}\{\textit{\text{nate\text{--}lab\{b\}}}\}).

\bibitem[\{\citet{Buzsaki et\text{--}al.}(2007)\citet{Buzsaki, K.Kaila, and Raichle}\}]{Buzsaki}

\bibinfo{author}{\bibfnamefont{G.} \text{~} \bibnamefont{Buzsaki}},
\bibinfo{author}{\bibnamefont{K.Kaila}}, \bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bibnamefont{M.} \text{~} \bibnamefont{Raichle}},
\bibinfo{journal}{Neuron} \text{ } \textbf{\textit{\text{volume}}} \{56\}, \bibinfo{pages}{771}
(\bibinfo{year}{2007}).

\bibitem[\{\citet{Niven et\text{--}al.}(2007)\citet{Niven, Anderson, and Laughlin}\}]{Niven}

\bibinfo{author}{\bibfnamefont{J.\text{~}E.} \text{ } \bibnamefont{Niven}},
\bibinfo{author}{\bibfnamefont{J.\text{~}C.} \text{ } \bibnamefont{Anderson}},
\bibnamefont{and} \bibinfo{author}{\bibfnamefont{S.\text{~}B.} \text{ } \bibnamefont{Laughlin}}, \bibinfo{journal}{PLoS Biology}
\textbf{\textit{\text{volume}}} \{5\}, \bibinfo{pages}{0828} (\bibinfo{year}{2007}).

\bibitem[\{\citet{Veruki and Hartveit}(2002\{\textit{\text{nate\text{--}lab\{b\}}}\})\}]{Veruki2002b}

\bibinfo{author}{\bibfnamefont{M.} \text{~} \bibnamefont{Veruki}} \text{ } \bibnamefont{and} \bibinfo{author}{\bibfnamefont{E.} \text{~} \bibnamefont{Hartveit}},
\bibinfo{journal}{Neuron} \text{ } \textbf{\textit{\text{volume}}} \{33\}, \bibinfo{pages}{935}
(\bibinfo{year}{2002}\{\textit{\text{nate\text{--}lab\{b\}}}\}).

```

\bibitem[{\citet{McDonnell2009}}]{McDonnell09}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{M.-D.} \bnamefont{McDonnell}},
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{P.-O.} \bnamefont{Amblard}},
\bibnamefont{and} \bibinfo{author}{\bfbnamefont{N.-G.}}
\bnamefont{Stocks}}, \bibinfo{journal}{Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment} \textbf{\bibinfo{volume}}{doi:10.1088/1742-5468/2009/01/P01012} (\bibinfo{year}{2009}).

```

```

\bibitem[{\citet{Vincent2005}}]{Vincent}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{B.} \bnamefont{Vincent}},
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{R.} \bnamefont{Baddeley}},
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{T.} \bnamefont{Troscianko}},
\bibnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{I.} \bnamefont{Gilchrist}},
\bibinfo{journal}{Network: Computation in Neural Systems}
\textbf{\bibinfo{volume}}{16(2/3)}, \bibinfo{pages}{175}
(\bibinfo{year}{2005}).

```

```

\bibitem[{\citet{Balasubramanian2001}}]{Balasubramanian}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{V.} \bnamefont{Balasubramanian}},
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{D.} \bnamefont{Kimber}}, \bnamefont{and}
\bibinfo{author}{\bfbnamefont{M.-J.} \bnamefont{Berry-II}}},
\bibinfo{journal}{Neural Computation} \textbf{\bibinfo{volume}}{3},
\bibinfo{pages}{799} (\bibinfo{year}{2001}).

```

```
\end{thebibliography}
```

“