## 脑启发人工智能导论 Introduction to Brain-Inspired Artificial Intelligence

唐华锦 教授 浙江大学计算机学院 htang@zju.edu.cn https://person.zju.edu.cn/htang

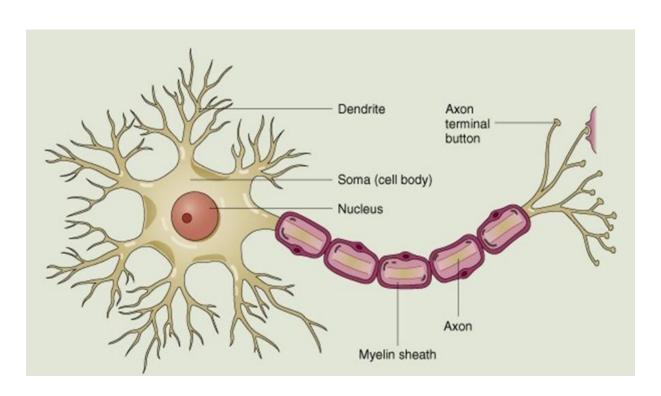
## **Spiking Neuron Models**

脉冲神经元模型



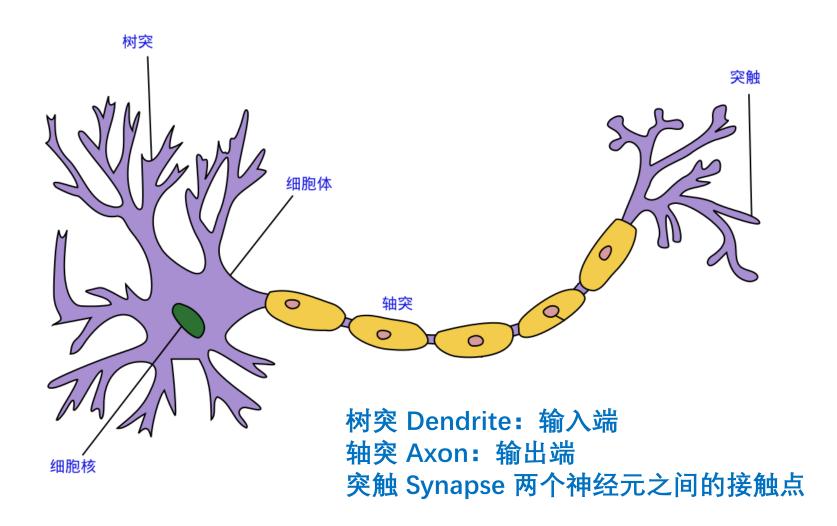
#### Basic structure of the neuron

- 1. The input component (输入) produces graded local signals
- 2. The integrative zone (整合) makes the decision to generate an AP
- 3. The conductive component (传导) propagates an all-or-none AP
- 4. The output component (输出) releases neurotransmitter





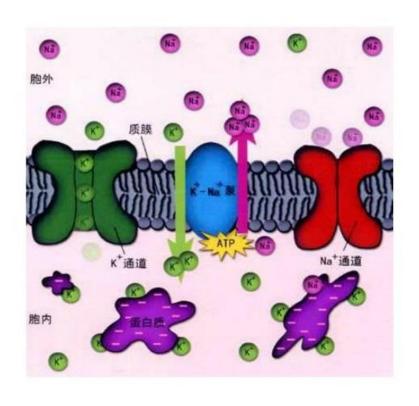
## 神经元结构





## 膜电位——membrane potential

membrane potential 是细胞内和细胞外的电势差,是神经元信息处理能力的基础。



细胞未受刺激时,存在于细胞膜内外两侧的**外正内负**的电位差保持不变,因此称为静息电位。



## 静息电位和动作电位

## ㅇ 静息电位——极化

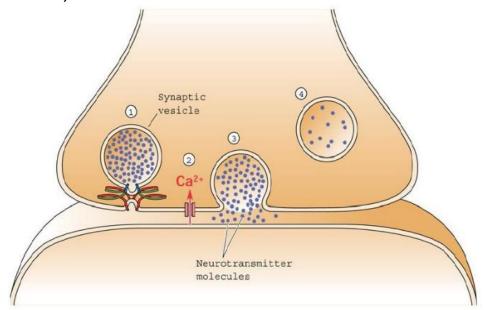
当神经细胞处于静息状态时, K+通道开放(Na+通道关闭), 这时K+会从浓度高的膜内向浓度低的膜外运动, 使膜外带正电, 膜内带负电。膜外正电的产生阻止了膜内K+离子的继续外流, 使膜电位不再发生变化, 此时膜电位称为静息电位。

## o 动作电位(脉冲)——去极化

当神经细胞受到刺激后, Na+通道开放, 这样, Na+在很短的时间内会大量涌入细胞内, 从而使细胞处于膜内带正电, 膜外相对带负电的兴奋状态。此时膜电位称为动作电位, 是细胞兴奋的主要表现。

## 突触——两个神经元之间的接触点

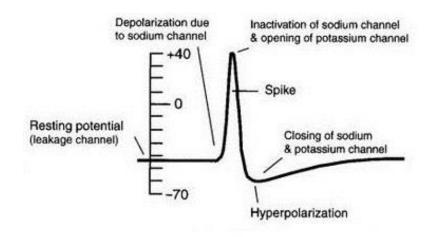
递质的释放依靠突触前神经去极化和Ca+进入突触前末梢,递质释放出来后,通过突触间隙,扩散到突触后膜,与后膜上的特殊受体结合,改变后膜对离子的通透性,使后膜电位发生变化。这种后膜的电位变化,称为<mark>突触后电位</mark> (postsynaptic potential)。





## 受刺激后突触后电位变化情况

未受刺激的时候,电势外正内负,假设膜电位为-45,这叫"静息电位",也叫"<mark>极化</mark>"状态;受刺激后电压上升一段,这叫"<mark>去极化</mark>";当突触后电位叠加达到阈值电位时,突触后神经元产生动作电位(即发放脉冲),之后电压会下降一段,这叫"<mark>复极化"</mark>;复极化超过静息电位的部分叫"<mark>超极化"</mark>,之后恢复静息电位。





## 神经元建模

生物神经元 抽象 神经元模型 建立可计算的 数学模型



## 神经元建模

从生物精确性最高的Hodgkin-Huxley (HH) 模型到最简化的Leaky Integrate & Fire(LIF)模型,脉冲神经网络的建模可以有多种抽象层次(如图所示)。越精确的模型运算复杂度越高。

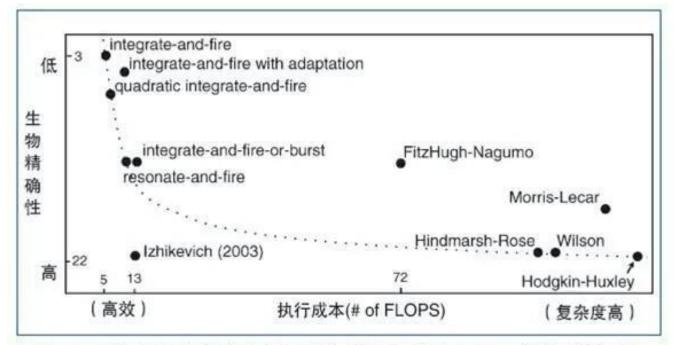
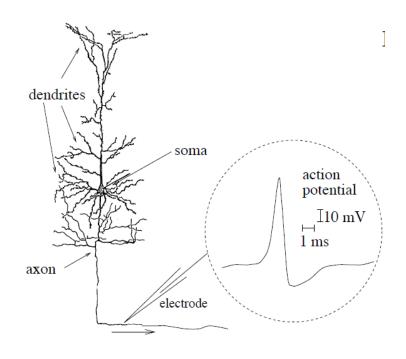


图 1 不同抽象层次的脉冲神经网络模型与其所需的运算能力[21] "# of FLOPS" 代表仿真1ms的单个神经元运行所需的浮点运算数



## 理想化神经元

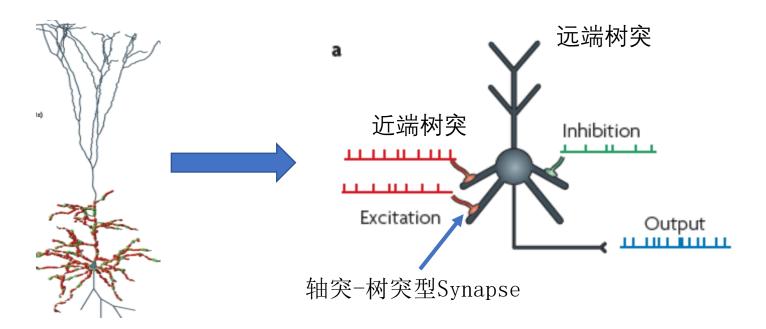
- □ 理想化神经元模型是对生物神经元的抽象和简化,包含3个功能各异的关键结构:树突,胞体,轴突。
  - (1) 树突作为"输入设备",从其他神经元接收信号并传递给胞体;
  - (2) 胞体作为"中央处理器", 执行重要的非线性处理;
  - (3) 轴突作为"输出设备",输出信号到其他神经元。





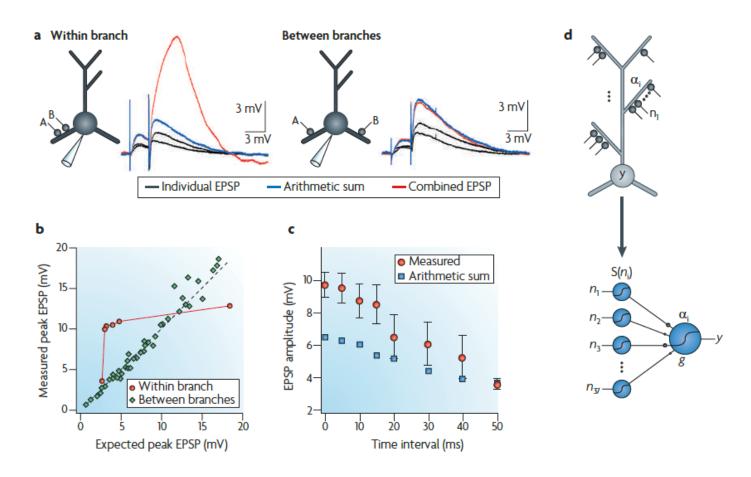
## Simplified Neuron Model 理想化神经元模型

□轴突-树突或轴突-胞体的连接部位定义为"突触"(synapse),是信号传递的关键结构。





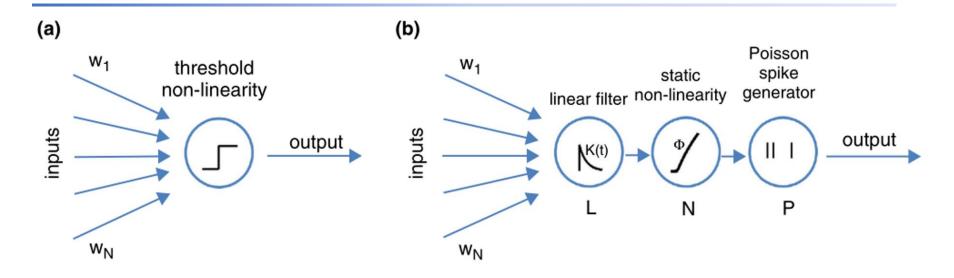
## 多室神经元(或Complex Cell)的计算



锥体神经元 local dendritic nonlinearities could form the basis of branch specific computation.



## 神经元计算机制



#### □ LNP模型:

瞬时发放速率如何响应输入的电流脉冲

● N: 滤波器输出的非线性(Nonlinearity)组合

● P: 泊松脉冲产生器(Poisson Spike Generator)

□用途: 拟合电生理数据



## 神经元模型

□ 神经元的生物物理学(Biophysics);

细胞膜是良好的绝缘体,细胞内外浓度分别为n1, n2, 电位分别为u(x1), u(x2)

$$\frac{n(x_1)}{n(x_2)} = \exp\left[-\frac{q u(x_1) - q u(x_2)}{k T}\right]$$

内外浓度不同导致的电位为

$$\Delta u = \frac{kT}{q} \ln \frac{n_2}{n_1} \qquad \Delta u = u(x_1) - u(x_2)$$

上述电位称为内伦斯特电位(Nernst potential)。

细胞内纳离子Na+浓度小于细胞外 (60 <440 mM/l), 而钾离子K+浓度大于细胞外(400 >20 mM/l)



## 神经元模型:平衡态

□ 细胞内外钠离子、钾离子和静息态电位:

Ena 
$$\approx +50$$
 mV.

 $u_{rest} \approx -65 \text{ mV}.$ 

#### $E_K < u_{rest} < E_{Na}$

在静息态,钾离子流出细胞,钠离子向细胞内流入

$$\begin{array}{c} & n_1 \, (inside) \\ \\ \hline \text{More K+} & & \ddots \\ \hline \\ \hline \\ \hline \\ \text{More N+} & & \ddots \\ \\ \hline \\ n_2 \, (outside) \\ \end{array}$$

细胞内纳离子Na+浓度小于细胞外 (60 <440 mM/l), 而钾离子K+浓度大于细胞外(400 >20 mM/l)

由于细胞内钾离子比细胞膜外浓度高、钠离子的浓度比细胞膜外浓度低, Ek 是正的,而Ena是负的。



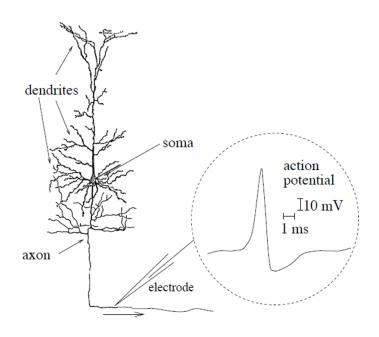
## **Computational Model of Neuronal Dynamics**

#### A single neuron

Dendrites: input device

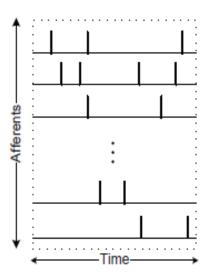
Soma: central processing unit (CPU)

• Axon: output device



**Neuronal signal**: consists of short electrical pulses (*action potentials* or *spikes*)

**Spike trains**: A chain of action potentials emitted by a single neuron





## **Computational Model of Neuronal Dynamics**

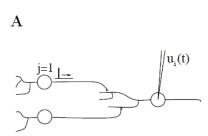
 $\mathbf{B}$ 

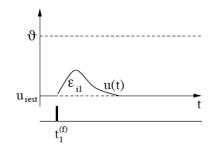
 $\mathbf{C}$ 

#### Postsynaptic potential (PSP)

$$u_i(t) - u_{rest} =: \epsilon_{ij}(t)$$

- $\triangleright u_i(t)$  is the membrane potential of neuron i
- Positive: excitatory postsynaptic potential (EPSP)
- Negative: inhibitory postsynaptic potential (IPSP)



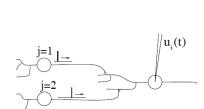


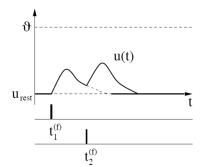
#### **Action potential**

 propagate along the axon of neuron i to the synapses of other neurons

$$u_i(t) = \sum_{i} \sum_{f} \epsilon_{ij} \left( t - t_j^{(f)} \right) + u_{rest}$$

 $\succ t_j^{(f)}$  is the moment of neuron j firing spike

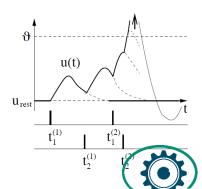




#### Firing threshold

• If  $u_i(t)$  reaches threshold  $\vartheta$  from below we say that neuron i fires a spike.

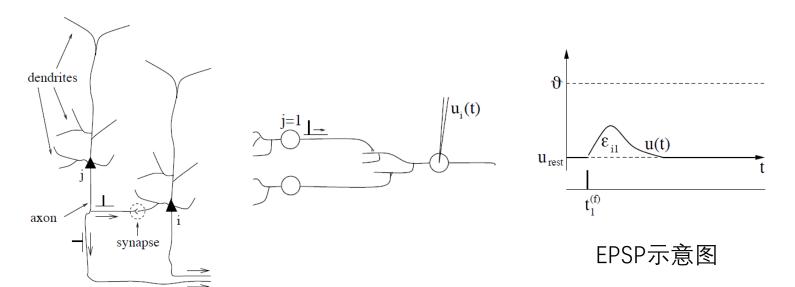




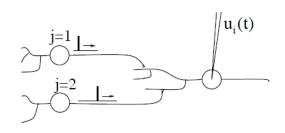
- □ 定义神经元i的膜电压为 $u_i(t)$ , 其静息态膜电压为 $u_{\text{rest}}$ ;
- □ t = 0,突触前神经元j发放一个脉冲, t > 0 突触后电位(PSP)

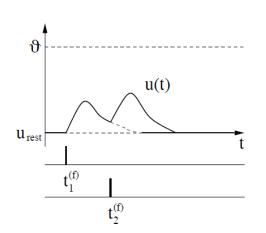
$$\varepsilon_{ij}(t) = u_i(t) - u_{rest}$$

□ 如果PSP是正的,定义为兴奋型(Excitatory PSP),简称EPSP; 反之定义为抑制型(Inhibitory PSP),简称IPSP。









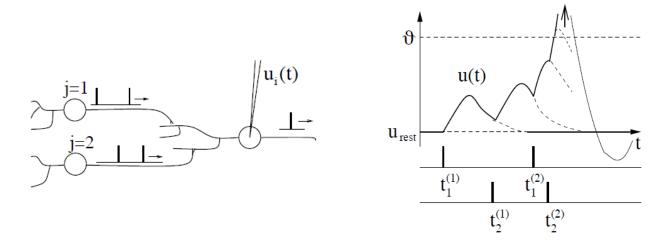
- □分别定义突触前神经元j, j = 1,  $2 \dots$ , 和突触后神经元i;
- 口突触前神经元j发放的脉冲为  $\mathbf{t}_{i}^{f}:t_{i}^{1},t_{i}^{2},...$ ,突触后膜电压计算公式:

$$u_i(t) = \sum_{j} \sum_{f} \epsilon_{ij} \left( t - t_j^{(f)} \right) + u_{rest}$$

□膜电压对输入脉冲产生线性相应。



□ 当膜电压超过一个关键值,定义为神经元的阈值 ϑ , 神经元发放一个 动作电位 AP, 沿着神经元 i 的突触传递到其他神经元。

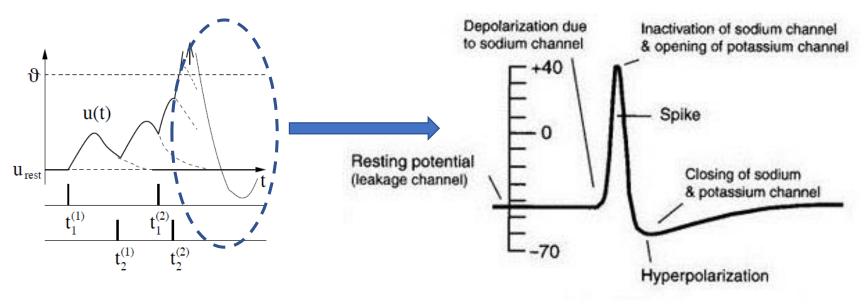


 $t_i^{(f)}$  is the moment of neuron j firing spike

**Action potential** propagate along the axon of neuron i to the synapses of other neurons



- $\square$  神经元发放一个AP后,膜电压并不是直接降低到静息电位 $u_{rest}$ ,而是降到一个更低的值,这个过程称为超极化(hyperpolarization)。
- □ 促使神经元发放的膜电压通常是大于静息电位20-30mV,需要大量的 突触前脉冲在短时间内到达(20-50 spikes)。
- □ 非线性动力学:不应期、脉冲发放;





## 神经动力学:脉冲响应模型SRM

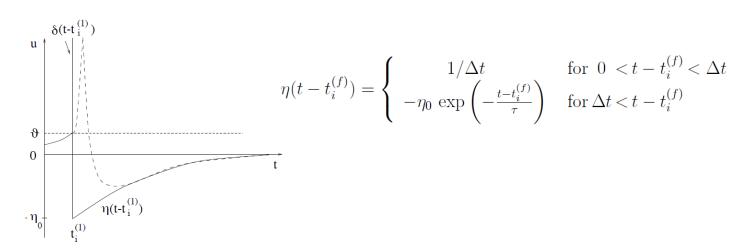
□ 神经元电压计算公式:

$$u_i(t) = \eta(t - \hat{t}_i) + \sum_j \sum_f \epsilon_{ij} (t - t_j^{(f)}) + u_{\text{rest}}$$
当前状态 外部输入 静息状态

□ the last firing time of neuron i,  $t_i = max\{t_i \mid t_{i^*f} < t\}$ 

$$u_i(t) = \vartheta \text{ and } \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t} u_i(t) > 0 \implies t = t_i^{(f)}$$

- **口** 为了方便,可以假设静息电位 $u_{rest} = 0$ ,这时 $u_i(t)$ 就是和静息电位的差。
- 上述模型被称为脉冲响应模型(Spike Response Model,简称SRM)

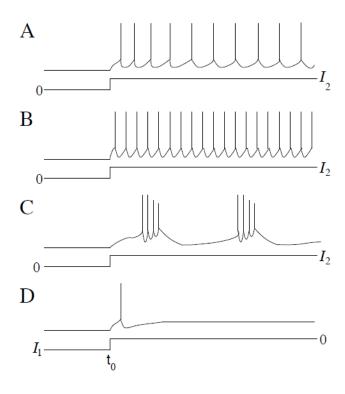




## 神经动力学:脉冲序列的数学描述

□ 神经元的多种脉冲发放动力学响应:

#### Regular, Adaption, Bursting 神经元





## 脉冲序列(Spike Train)

- □ 神经元的输出信号由多个短促的电脉冲(Electric Pulse)构成,电脉冲活动被定义为动作电位(Action Potential)或脉冲(Spike);
- □ 一个神经元的动作电位具有相似的形式: 幅度=100mV, 时长=1-2ms。
- □ 因此,脉冲的形式不包含信息,而是脉冲的数量(number)和脉冲时刻 (timing);
- □ 脉冲是神经元信息传递的基本单元。
- □ 脉冲序列(Spike Train):一个神经元发放的一系列脉冲。
- □ 脉冲序列中的任意脉冲之间都有一定的时间间隔,两个脉冲之间的最短间隔定义了神经元的**不应期(Refractory Period)**;不应期内接收到信号也很难或不能发放新的脉冲。

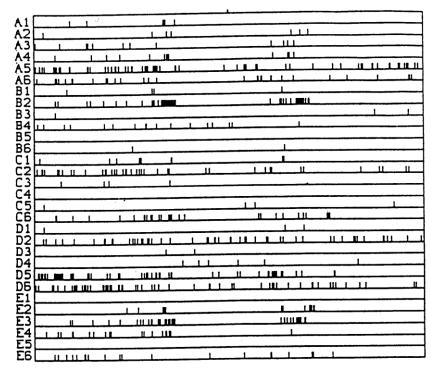


## 神经动力学:脉冲序列的数学描述

□ 脉冲序列的数学描述:

$$S_i(t) = \sum_f \delta(t - t_i^{(f)}) \tag{1.6}$$

where  $\delta(x)$  us the Dirac  $\delta$  function with  $\delta(x) = 0$  for  $x \neq 0$  and  $\int_{-\infty}^{\infty} \delta(x) dx = 1$ .



脉冲的时空模式,横轴为时间,纵轴为神经元。



# Leaky Integrate—and—Fire Model 漏电积分放电模型



## LIF神经元模型——leaky integrate and fire model

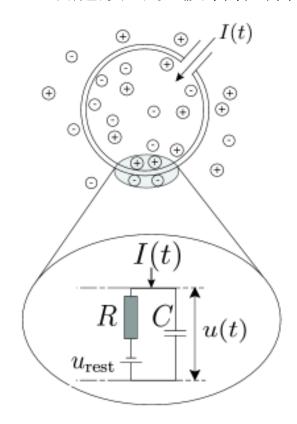
LIF是Tuckwell在1988年提出来的一个用于解释神经元信息处理的模型。与HH模型的区别在于LIF神经元把所有跨膜电阻成分看做一个整体,并假设它是不变的,这样就将模型大大化简了。

该模型利用了一个事实,即给定神经元的动作电位通常具有大致相同的形式。如果动作电位的形状始终不变,那么形状就不能用于传递信息,信息包含在脉冲出现的时间和数量中。因此动作电位被还原为发生在精确时刻的"事件"。



## 漏电积分放电模型 (Leaky Integrate-and-Fire Model)

- 一个神经元被一个很好的绝缘体—细胞膜包围。如果一个短的电流脉冲I(t)注入到神经元中,它将会给细胞膜充电,细胞膜因此像电容C。
- 因为这个绝缘体并不完美,随着时间的推移,电荷会慢慢通过细胞膜渗漏出来。因此,细胞膜可以被看做有限的泄露电阻R。





## LIF神经元模型——leaky integrate and fire model

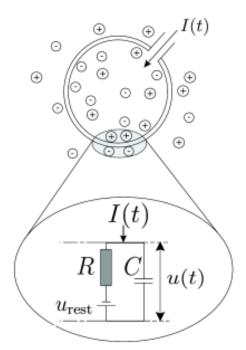
利用电流守恒定律,将驱动电流I(t)分为两个部分:

$$I(t) = I_R + I_C$$

#### 其中:

$$I_R = u_R/R = (u(t) - u_{rest})/R$$

$$I_{C} = dq/dt = Cdu/dt$$



根据上述关系,可以得出膜电压动力学方程,即LIF神经元方程。



## Leaky Integrate-and-Fire Model

• Leaky Integrate and Fire (LIF) 膜电压变化满足:

$$\tau_{\rm m} \frac{du(t)}{dt} = -[u(t) - u_{rest}] + R_{\rm m}I(t)$$

 $\tau_{\rm m}$ : Membrane time constant

u(t): Membrane potential

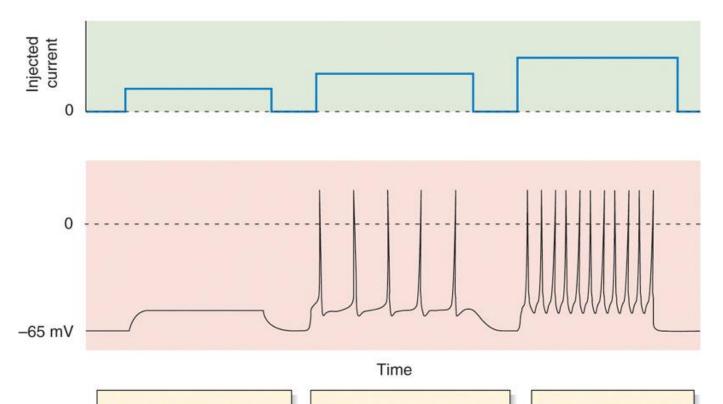
 $u_{rest}$ : Resting potential

 $R_{\rm m}$ : Membrane resistance

I(t): Total input current



#### 神经生理学过程解析



If injected current does not depolarize the membrane to threshold, no action potentials will be generated. If injected current depolarizes the membrane beyond threshold, action potentials will be generated. The action potential firing rate increases as the depolarizing current increases.



## 通过恒定的输入电流刺激

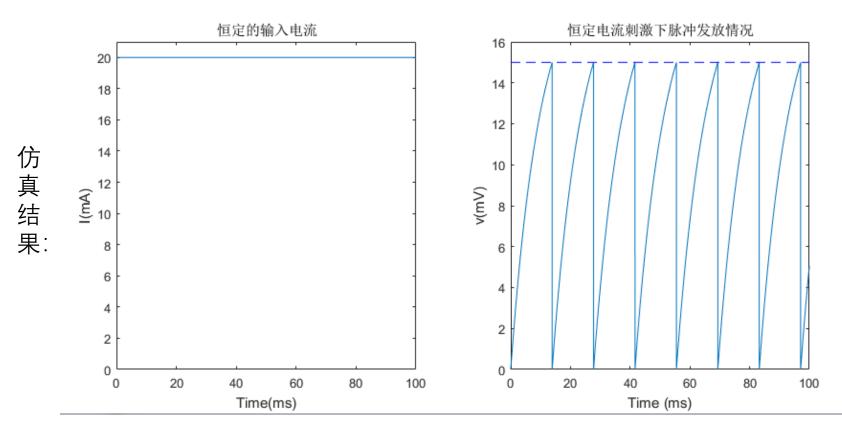
#### 仿真主要参数设置:

I=20mA R=1m
$$\Omega$$
  $\tau_{\rm m}$  =10ms

$$R=1m\Omega$$

$$u_{rest} = 0 mV$$

$$u_{rest} = 0mV$$
  $u_{threshold} = 15mV$ 





## 通过恒定的输入电流刺激

对于恒定的输入电流,脉冲的发放周期(没有考虑不应期):

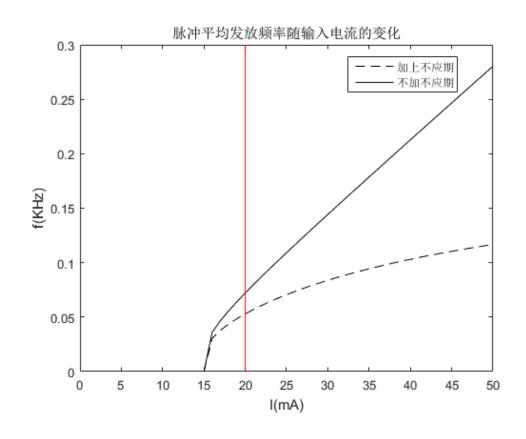
$$T = \tau_m \ln \frac{RI}{RI - V_{th}}$$

考虑不应期的发放周期:

$$T = \Delta_{abs} + \tau_m \ln \frac{RI}{RI - V_{th}}$$

神经元的平均发放速率

$$f=1/T$$

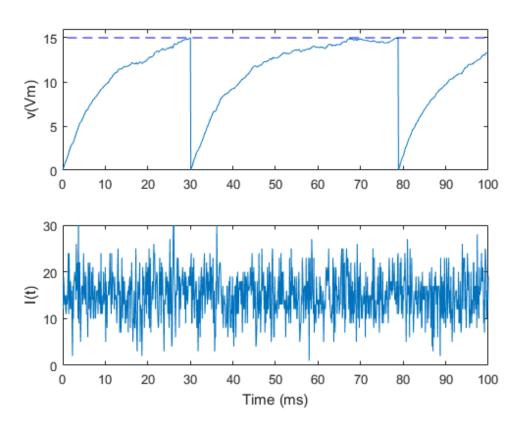




### 通过随时间变化的输入电流刺激

在随时间变化的输入电流刺激情况下 $\mathbf{u}(t)=\mathbf{u}_{rest}\exp(-\frac{t-t_0}{\tau_m})+\frac{\mathbf{R}}{\tau_m}\int_0^{t-t_0}\exp(-\frac{s}{\tau_m})I(t-s)ds$ 

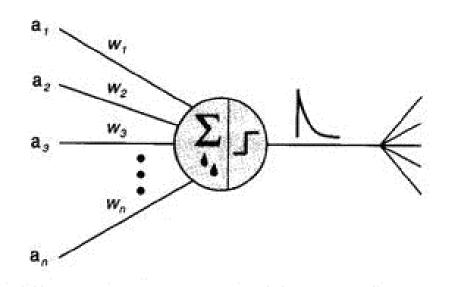
通过均值为15,标准差为5的高斯分布生成随时间变化的输入电流。





## 突触前神经元的刺激

输入刺激等于同一时间内所有突触前神经元输入电流的和。当没有电流时,电压会逐步泄漏至零。当电压超过阈值时,产生一个动作电位(spike)并在绝对不应期内将电压清零。





### 突触前神经元的输入激励

总的突触后电流表示为: 
$$I(t) = \sum_{j} W_{j} \sum_{f} \alpha(t - t_{j}^{(f)})$$

 $t_j^{(f)}$  表示第j个突触前神经元的第f个脉冲的时间

 $\alpha(t-t_j^{(f)})$  表示突触后神经元在这个时间过程内能感受到电流

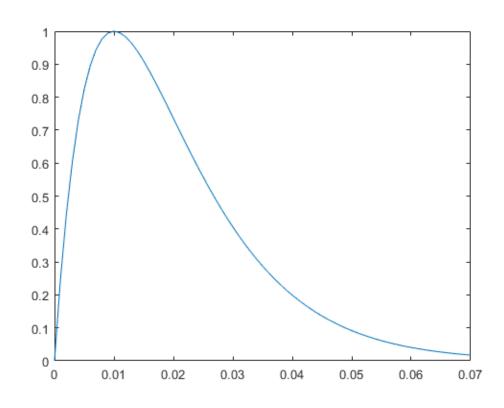
α常见的形式: (1) 
$$\alpha(t) = \alpha \frac{t}{\tau} \exp(1 - \frac{t}{\tau})$$

(2) 
$$\alpha(t) = \beta \frac{\tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \left[ \exp(-\frac{t}{\tau_1}) - \exp(-\frac{t}{t_2}) \right]$$



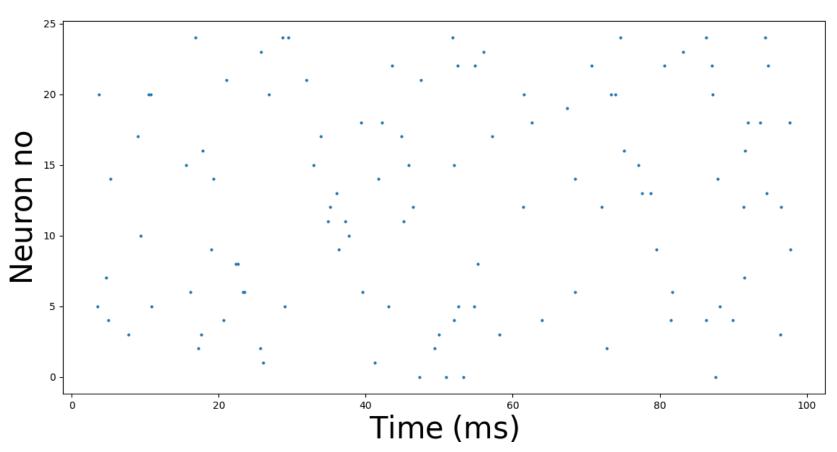
(1) 
$$\alpha(t) = \alpha \frac{t}{\tau} \exp(1 - \frac{t}{\tau})$$

阈值为15mV,  $\tau$ 设为10ms, 核函数如下:

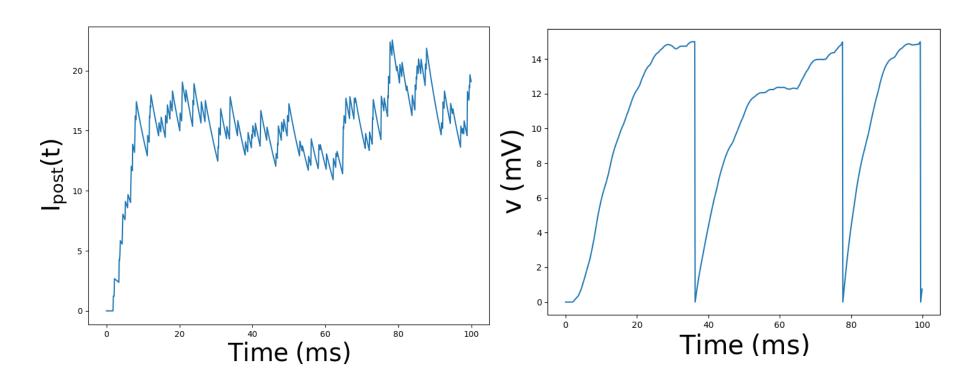




突触前神经元个数设置为25, 阈值为15mV, 输入脉冲模式如下:







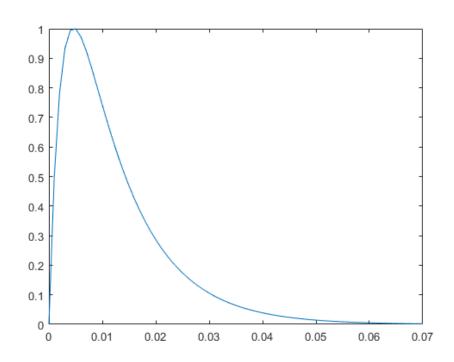
总的突触后电流

突触后膜电位变化情况



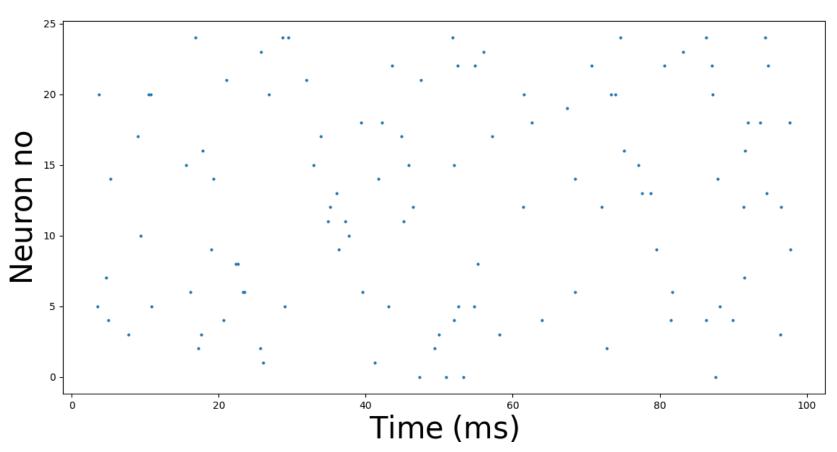
(2) 
$$\alpha(t) = \beta \frac{\tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \left[ \exp(-\frac{t}{\tau_1}) - \exp(-\frac{t}{t_2}) \right]$$

 $\tau_1$ 设为10ms, $\tau_2$ 设为5ms,核函数如下:

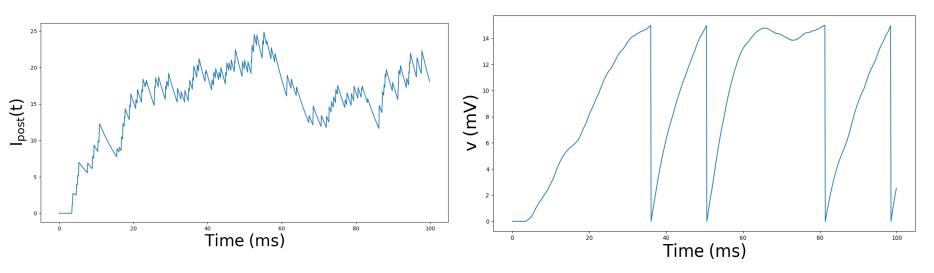




突触前神经元个数设置为25, 阈值为15mV, 输入脉冲模式如下:







总的突触后电流

突触后膜电位变化情况



### 脉冲神经元动力学方程

数学分析和仿真过程



### • 首先,对如下LIF神经元的动力学方程分析

$$\tau_{\rm m} \frac{du(t)}{dt} = -[u(t) - u_{rest}] + R_{\rm m}I(t)$$

 $\tau_{\rm m}$  : Membrane time constant

u(t): Membrane potential

 $u_{rest}$ : Resting potential

*R*<sub>m</sub>: Membrane resistance

I(t): Total input current



利用电流守恒定律,驱动电流 I(t) 可分为两个部分:

$$I(t) = I_R + I_C \tag{1}$$

其中, I, 是电阻电流:

$$I_R = \frac{u_R}{R} = \frac{(\mathbf{u}(t) - u_{rest})}{R}$$
 (2)

 $u_R$  指的是穿过电阻上的电压, u(t) 是 t 时刻膜电压,  $u_{rest}$  是静息电压.

 $I_C$  是对电容 C ( $C = \frac{q}{u}$ , q 为充电电荷, u 是电压) 进行充电,

$$I_{C} = \frac{dq}{dt} = \frac{d(Cu)}{dt} = C\frac{du}{dt}$$
 (3)

所以,将(2)(3)代入(1)有:

$$I(t) = \frac{(\mathbf{u}(t) - u_{rest})}{R} + C\frac{du}{dt}$$
 (4)



#### 等式(4)两边同时乘以 R,有:

$$RI(t) = (\mathbf{u}(t) - u_{rest}) + RC\frac{du}{dt}$$
(5)

令  $\tau_m = RC$ ,则由(5)可得膜内外电压变化为:

$$\tau_m \frac{du}{dt} = -(\mathbf{u}(t) - u_{rest}) + RI(t)$$
 (6)

#### 当输入恒定电流 / 时,(6)式可写为:

current

if 
$$l(t)=l$$
, a constant input 
$$\frac{du}{dt} + \frac{1}{\tau_m} u(t) = \frac{1}{\tau_m} RI + \frac{1}{\tau_m} u_{rest}$$

对
$$\frac{du}{dt} + \frac{1}{\tau_{m}}u(t) = 0$$
采用变量分离法:

$$u(t) = ce^{-\int P(t)dt} = ce^{-\int \frac{1}{\tau_m}dt} = ce^{-\frac{t}{\tau_m}}$$



(7)

#### 对(8)采用常数变易法:

$$u(t) = c(t)e^{-\frac{t}{\tau_m}}$$
 (9)

#### 将(9)两边求微分:

$$\frac{du}{dt} = \frac{dc}{dt}e^{-\frac{t}{\tau_m}} - \frac{1}{\tau_m}c(t)e^{-\frac{t}{\tau_m}}$$
(10)

#### 将(9)(10)代入(7)可得:

$$\frac{dc}{dt} = \frac{1}{\tau_m} RIe^{\frac{t}{\tau_m}} + \frac{1}{\tau_m} u_{rest} e^{\frac{t}{\tau_m}}$$

#### 两边积分有:

$$c(t) = (RI + u_{rest})e^{\frac{t}{\tau_m}} + c_1$$

#### 代入(9)可得:

$$u(t) = RI + u_{rest} + c_1 e^{-\frac{t}{\tau_m}}$$
(11)



因为当 t=0 时,  $u(0)=RI+u_{rest}+c_1$ , 所以,  $c_1=u(0)-(RI+u_{rest})$ , 则方程(6)解析解:

$$u(t) = RI + u_{rest} + (u(0) - RI - u_{rest})e^{-\frac{t}{\tau_m}}$$
 (12)

假设 $u(0) = u_{rest} = 0$ ,

$$u(t) = RI \left( 1 - e^{-\frac{t}{\tau_m}} \right) \tag{13}$$



## 脉冲神经元的仿真过程: 恒定电流输入

当第一次发射脉冲时,由公式(13)有

$$u(t) = RI \left(1 - e^{-\frac{t^{(1)}}{\tau_m}}\right)$$

可得第一个脉冲时间:

$$t^{(1)} = \tau_m \ln \frac{RI}{RI - u_{thr}}$$

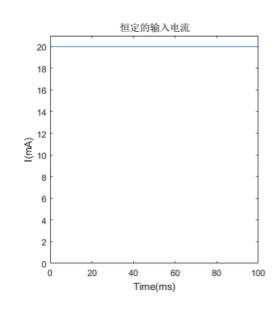
### 仿真主要参数设置:

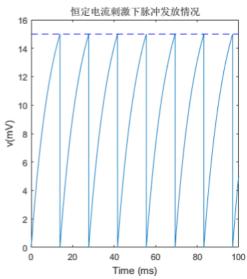
I = 1mA

 $R = 1m\Omega$ 

 $u_{thr} = 15mV$ 

 $\tau_{\rm m} = 10ms$ 

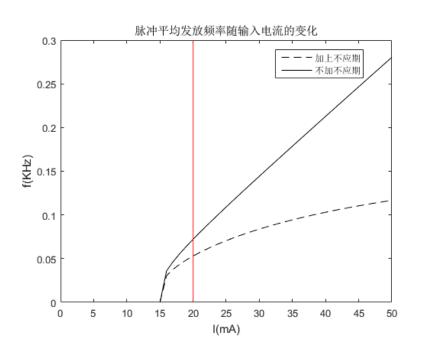






### 通过恒定的输入电流刺激

对于恒定的输入电流,脉冲的发放周期  $T=\tau_m \ln \frac{RI}{RI-V_{th}}$  (没有考虑不应期) 考虑不应期时  $T=\Delta_{\text{abs}}+\tau_m \ln \frac{RI}{RI-V_{th}}$  神经元的平均发放速率 f=1/T



因为  $u_{thr} = 15 \text{mV}$  ,  $R = Im\Omega$  , 对于恒定的输入电流刺激,当 $RI < u_{thr}$ 时,不会发放脉冲。



• Stimulation by a constant input current :

• 
$$v(t) = RI[1 - \exp(-\frac{t}{\tau_m})]$$
  $v(t)$ : Membrane potential   
  $R$ : Membrane resistance   
  $I$ : Constant input current   
  $\tau_m$ : Membrane time constant

### • Initialization:

```
%simulation of a LIF neuron with a constant input current.
                  %number of neurons
N = 1;
tau m = 10;
                  %(ms)
v r = 0;
                %(mV)
v th = 15;
           %(mV)
I c = 20;
                 %(mV)
timeWindow=100;
               %(ms)
R=1;
fire time=0;
dv=[];
dt=0.01;
Vm=zeros(1,length(round(timeWindow/dt))+1);
```



- Stimulation by a constant input current :
- Run network:

```
for t=dt:dt:timeWindow
    step = round(t/dt);

Vm(step)=R*I_c*(1-exp(-(t-fire_time)/tau_m));
    if Vm(step)>v_th
        Vm(step)=v_r;
        fire_time=t;
    end
end
```

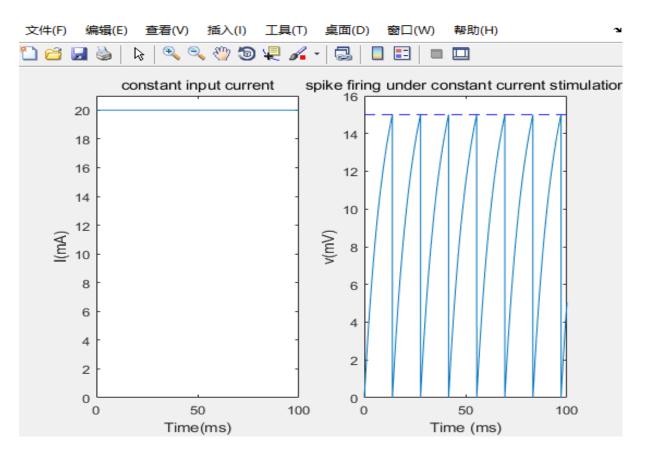


- Stimulation by a constant input current :
- Visualization:

```
figure(1);
subplot(1,2,1);
plot([0 timeWindow],[I_c I_c]);
ylim([0 21]);
xlabel('Time(ms)');
ylabel('I(mA)');
title('constant input current');
subplot(1,2,2);
plot([0 dt:dt:timeWindow],[0 Vm]);
hold on;
plot([0,100],[15,15],'b--');
xlim([0 100]);
ylim([0 16]);
xlabel('Time (ms)');
ylabel('v(mV)');
title('spike firing under constant current stimulation');
```



- Stimulation by a constant input current :
- Visualization:



spike firing under constant current stimulation(Matlab仿真结果)

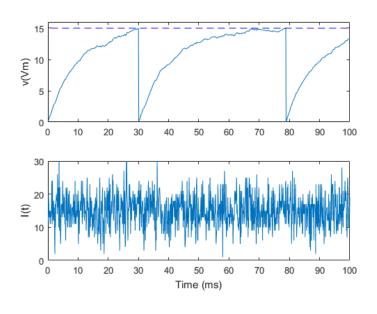


### 脉冲神经元的仿真过程:一般时变电流输入

在随时间变化的输入电流刺激情况下,给定初始条件 $u(t_0) = u_{rest}$ 

$$u(t) = u_{rest} \exp\left(-\frac{t - t_0}{\tau_m}\right) + \frac{R}{\tau_m} \int_0^{t - t_0} \exp\left(-\frac{s}{\tau_m}\right) I(t - s) ds$$

通过均值为15,标准差为5的高斯分布生成随时间变化的输入电流。



### 仿真主要参数设置:

T=100; %时间窗

dt=0.1 %时间步

I=round(15+5\*randn(T/dt,1));

 $R=1m\Omega$ 

 $u_{thr} = 15 \text{mV}$ 

tau\_m=10ms



### 脉冲神经元的仿真过程:周期变化电流输入

• Stimulation by a cycle input current :

• 
$$v(t) = v_r \exp\left(-\frac{t-t_0}{\tau_m}\right) + \frac{R}{\tau_m} \int_0^{t-t_0} \exp\left(-\frac{s}{\tau_m}\right) I(t-s) ds$$

v(t): Membrane potential

 $v_r$ : Resting potential

 $\tau_{\rm m}$ : Membrane time constant

R: Membrane resistance

 $t_0$ : Last spike time



### • Initialization:



• Run network:

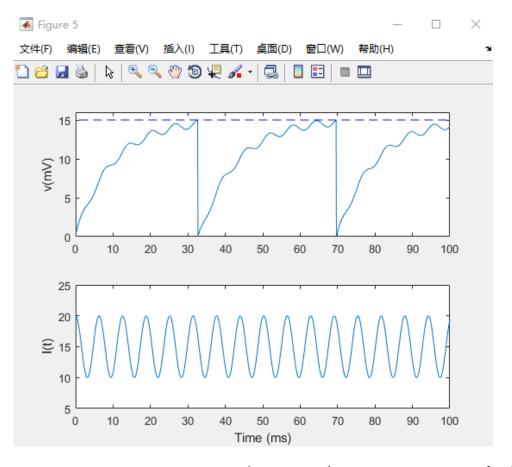
```
for t=0:dt:maxTime
    step = round(t/dt) + 1;
    s = [0:dt:t-fire_time];
    Is = exp(-s/tau_m).*I(floor((t-s)/dt)+1);
    Is = sum(Is);
    Vm(step) = V_r*exp(-(t-fire_time)/tau_m) + R/tau_m*Is;
    if Vm(step)>V_th
        Vm(step)=V_r;
        fire_time=t;
    end
end
```



• Visualization:

```
figure(5);
subplot(2,1,1);
plot([0:dt:maxTime],Vm);
hold on;
plot([1,maxTime],[V th,V th],'b--');
ylabel('v(mV)');
xlim([0 maxTime]);
ylim([0 V_th+1]);
subplot(2,1,2);
plot(0:dt:maxTime,I);
xlim([0 maxTime]);
ylim([5 25]);
xlabel('Time (ms)');
ylabel('I(t)');
```





Input patterns and membrane potential

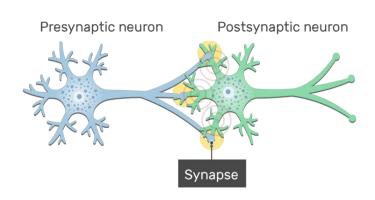


### 脉冲神经元动力学方程

突触输入 (Afferent Inputs) 的响应过程



# 突触传递(Synaptic Transmission)

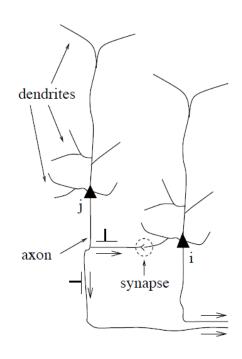


- 突触前神经元的轴突,与突触后神经元的树突或胞体接触的部位被称为突触;
- □ 最普遍的突触类型是**化学突触(Chemical Synapse)**,通过一系列生化反应传递信号:突触前神经元发放神经递质,接触缝隙(cleft)后端的突触后神经元的接收器与神经递质结合并打开离子通道(Ion Channel),从而导致突触后神经元膜电位的变化,化学信号转变为电信号;突触后神经元对突触前AP的响应被定义为突触后电位(postsynaptic potential),简称PSP。
- **电突触**(Electrical Synapse):神经元之间通过特定膜蛋白直接进行电连接,电突触可能和神经元间的的同步(synchronization)相关。



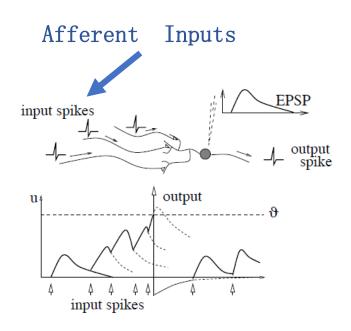
# 突触的空间位置和脉冲的时空模式

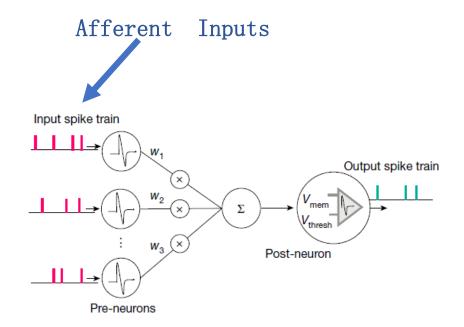
- □不同空间位置,突触的作用不同;
- □ 远端突触的影响要小于直接连接到胞体的突触的影响;
- □ 饱和、加、分流抑制等计算行为;





输入电流等于同一时间内所有突触前神经元输入电流的和。当没有电流时,电压会逐步泄漏至零。当电压超过阈值时,产生一个动作电位并在绝对不应期内将电压清零。







# 考虑afferent inputs的LIF神经元仿真

Leaky Integrate and Fire(LIF)

$$\tau_{\rm m} \frac{du(t)}{dt} = -[u(t) - u_{rest}] + R_{\rm m}I(t)$$

$$I(t) = \sum_{j} w_{ij} \sum_{f} \alpha(t - t_{j}^{f})$$

$$\alpha\left(t - t_{j}^{f}\right) = \exp\left(-\frac{t - t_{j}^{f}}{\tau_{\rm m}}\right)$$

 $t_i^f$ : Spike time

 $\tau_{\rm m}$ : Membrane time constant u(t): Membrane potential  $u_{rest}$ : Resting potential  $R_{\rm m}$ : Membrane resistance

I(t): Total input current

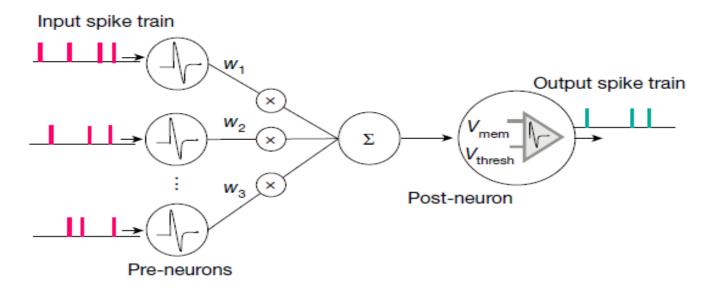
 $w_{ij}$ : The synapse weight between presynaptic neuron j and postsynaptic neuron i  $\alpha\left(t-t_{j}^{f}\right)$ : Kernel function, representing postsynaptic current (or PSP) t: Current time



## 考虑突触电流动力学的公式

$$au_m rac{du(t)}{dt} = -[u(t) - u_{rest}] + R_m I(t)$$
 总的突触后电流:  $I(t) = \sum_j w_{ij} \sum_f lpha(t-t_j^f)$ 

- $w_{ij}$ : 突触前的神经元j和突触后的神经元i之间的突触权重
- $\alpha\left(t-t_{j}^{f}\right)$ :突触后神经元电流变化的核函数
- *t*: 当前时间点
- $t_j^f$ :表示第j个突触前神经元的第f个脉冲的时间





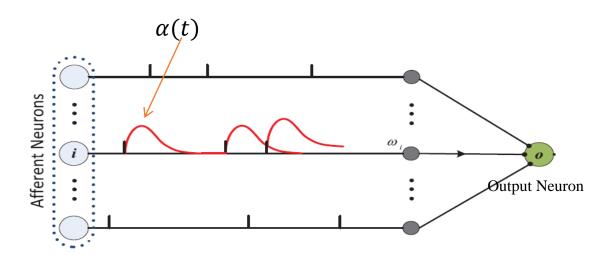
### 突触电流动力学——核函数表示

 $\alpha$ 核函数常见的形式:

$$\checkmark$$
 单指数  $\alpha(t) = \alpha \frac{t}{\tau} \exp(1 - \frac{t}{\tau})$ 

✓ 双指数 
$$\alpha(t) = \beta \frac{\tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \left[ \exp(-\frac{t}{\tau_1}) - \exp(-\frac{t}{t_2}) \right]$$

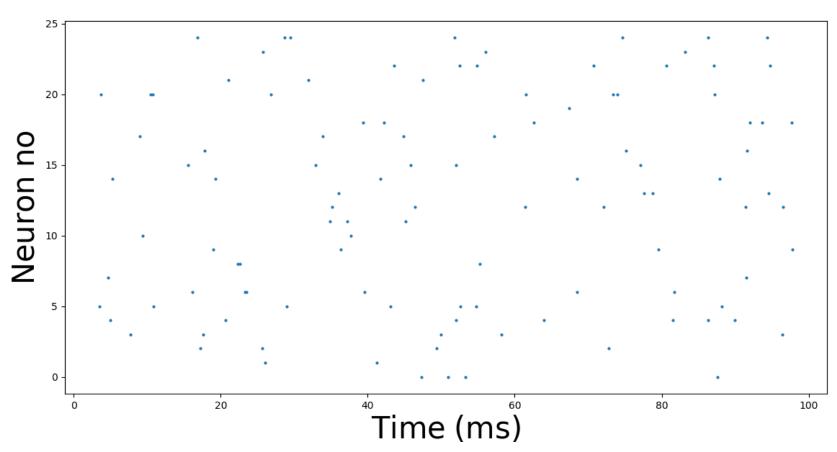
 $\beta \frac{\tau_1}{\tau_2 - \tau_1}$ 将α核函数规范化为1,即α核函数的最大值为1





## 突触电流动力学——模拟脉冲输入

突触前神经元个数设置为25, 阈值为15mV, 输入脉冲模式如下:

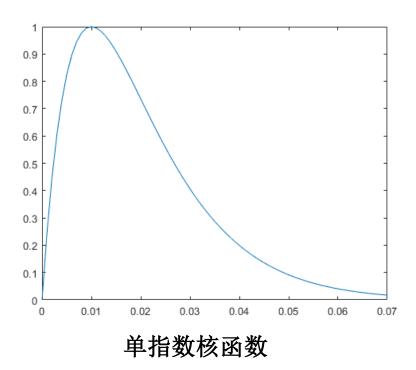




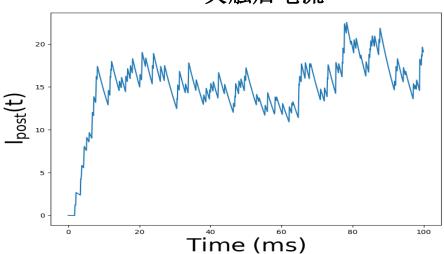
## 突触电流动力学——单指数仿真

(1) 阈值为15mV, **τ**设为10ms:

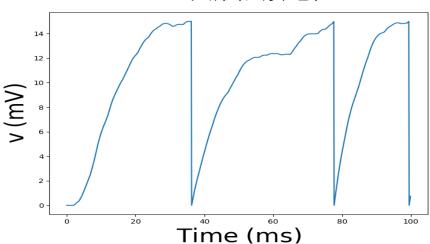
$$\alpha(t) = \alpha \frac{t}{\tau} \exp(1 - \frac{t}{\tau})$$



突触后电流



### 突触后膜电位

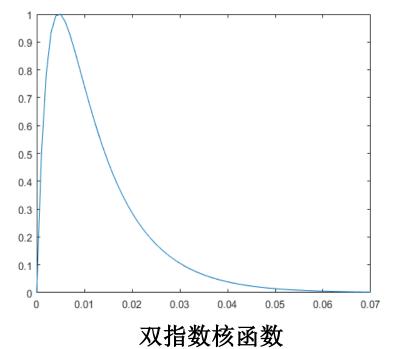




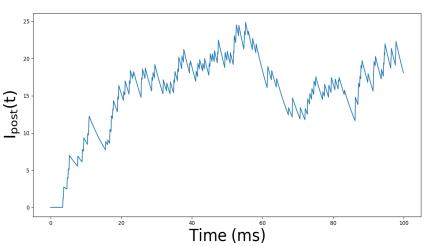
### 突触电流动力学——双指数仿真

(2) **τ<sub>1</sub>** 设为10ms, **τ<sub>2</sub>**设为5ms:

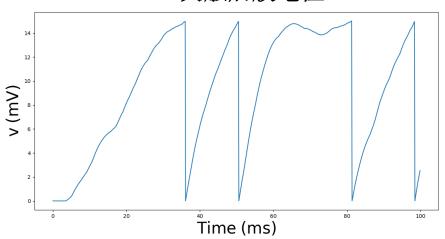
$$\alpha(t) = \beta \frac{\tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \left[ \exp(-\frac{t}{\tau_1}) - \exp(-\frac{t}{t_2}) \right]$$



### 突触后电流



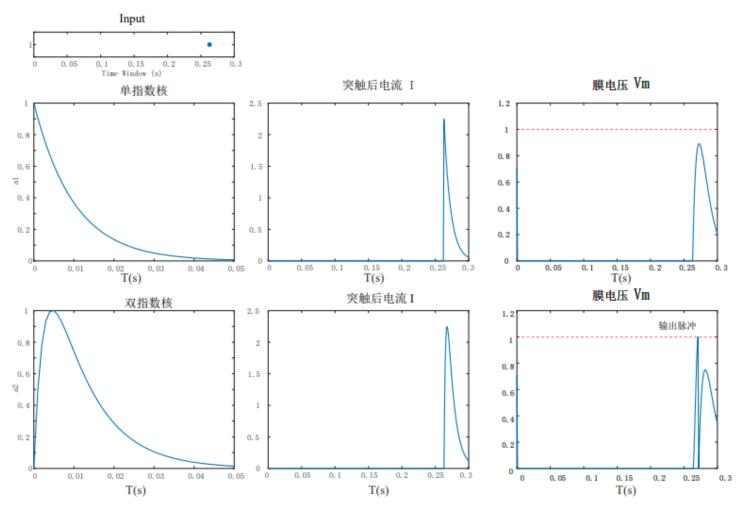
### 突触后膜电位



### 双指数核和单指数核对比分析

α常见的形式: 单指数和双指数

$$\alpha 1(t) = \exp(-\frac{t}{\tau_m})$$
 单指数核;  $\alpha 2(t) = V_{norm}[\exp(-\frac{t}{\tau_m}) - \exp(-\frac{t}{\tau_s})]$ 双指数核





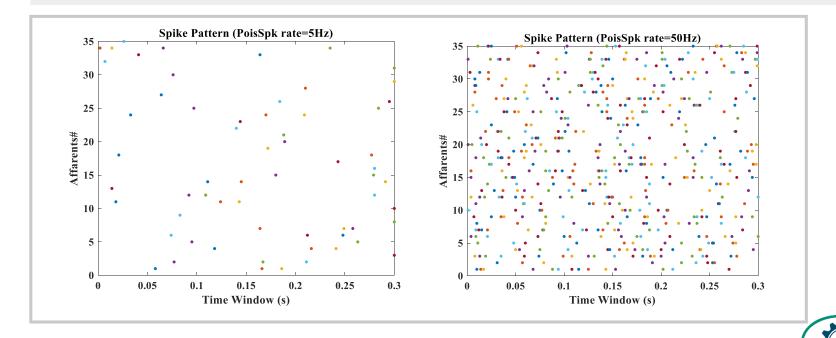
### 泊松脉冲序列输入仿真

end

#### 突触前神经元个数设置为35,输入脉冲模式如下:

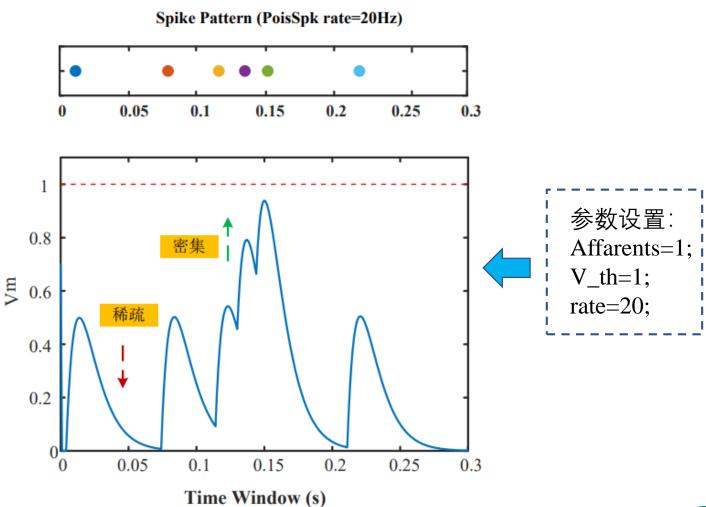
```
Spike Pattern (PoisSpk rate=40Hz)
 35
                                             %参数设置
                                             Affarents=35; % input neuron num
 30
                                             neuron=1;
                                                           % output neuron num
                                             V r=0;
                                                           % rest potential
 25
                                                           % threshold
                                             V th=15;
Affarents#
                                             timeWindow=300e-3; % (s)
                                             dt=1e-3;
                                             tau m=10e-3; % time constant
 15
                                             weigths=1.62+0.5*randn(Affarents, ne
                                             uron); %Gaussian
 10
                                             rate=40;
                                             Rm = 1; % membrane resistance
  5
  0
        0.05
               0.1
                     0.15
                           0.2
                                 0.25
                                        0.3
                Time Window (s)
% 牛成脉冲序列
figure(1)
                           此处生成频率为rate的泊松脉冲序列(见下页)
c = rand(Affarents, 3);
for p=1:Affarents
     spikeList{p}=HomoPoisSpkGen(rate,timeWindow,dt);
    plot(spikeList{p},p,'.','MarkerSize',10);
    hold on;
```

### 泊松脉冲函数



# 泊松脉冲序列输入仿真

输出神经元对脉冲输入模式的响应,输入脉冲密集的地方电压上升快,没有输入时电压逐渐下降。





### 膜电压曲线代码:

```
I=zeros(round(timeWindow/dt),1);
Vm=zeros(round(timeWindow/dt),1);
firingTime = [];
for t=dt:dt:timeWindow
    step = round(t/dt);
    for p=1:Affarents
        Tsyn=find(spikeList{p}<=t+0.1*dt);</pre>
                                            % index
        if ~isempty(Tsyn)
            del t = t-spikeList\{p\} (Tsyn);
            K=exp(-del_t/tau_m); 单指数核
            sumK = sum(K);
            I(step) = I(step) + weigths(p) * sumK;
            dv=dt*(-(Vm(step)-V r)+Rm*I(step))/tau m;
            Vm(step+1) = Vm(step) + dv;
        end
    end
    if Vm(step)>=V th
         firingTime = [firingTime,t];
         Vm(step) = V th;
         Vm(step+1) = V r;
    end
end
figure (2)
plot([0 dt:dt:timeWindow], [0.7*V th (Vm(1:end-
1))'],'LineWidth',1.5);
hold on; plot([0 timeWindow],[V th V th],'--r', 'LineWidth',1);
xlim([0 timeWindow]); ylim([0 1.2*V th]);ylabel('Vm');
```







