

# Chapter1 神经元和数学方法

黃志权

2023 年 6 月 3 日

# 目录

|   |           |
|---|-----------|
| <b>第一章 LIF 模型 (Leaky-Integrate-and-fire models)</b> | <b>1</b>  |
| 1.1 膜电压 $u(t)$ 演变的线性微分方程推导                          | 1         |
| 1.2 输入电流为周期性驱动及其傅里叶变换                               | 6         |
| 1.3 LIF 模型的局限性                                      | 7         |
| 1.4 总结  | 8         |
| 1.5 练习题   | 9         |
| <b>第二章 离子通道和 Hodgkin-Huxley 模型</b>                  | <b>13</b> |
| 2.1 输入方波激励  | 15        |

# 第一章 LIF 模型

## (Leaky-Integrate-and-fire models)

神经元的动力模型可以被简化为：树突接收若干的脉冲信号，并积累到细胞膜上，致使细胞膜电压改变，从而产生动作电位。LF 模型则是将动作电位描述成事件的模型。

### 1.1 膜电压 $u(t)$ 演变的线性微分方程推导

对于神经元细胞，我们可以将其想象为如下的 RC 电路。细胞膜就像是一个与电阻并联的电容器，而电阻连接着一个电压为  $u_{rest}$  电池。当没有外界输入时，膜电压  $u(t)$  为初始值  $u_{rest}$ ；当有外界脉冲输入时，相当于给电容提供电流为  $I(t)$  的充电，从而改变膜电压  $u(t)$ 。//PS: 这个电阻也被称为漏电阻。由于在没有外界输入时，膜上电荷会逐渐穿过细胞膜泄露出去，让膜电压回归  $u_{rest}$ ，因此引入一个漏电阻来模拟这种现象。

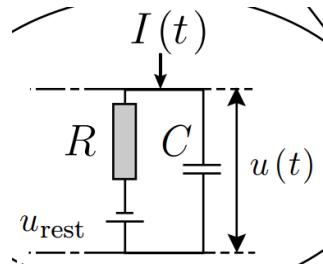


图 1.1: 细胞膜等效电路

考虑  $I(t)$  不为零的情况，即有外界输入时，来分析膜电压的变化。首先总电流由并联电路支电流和组成  $I(t) = I_r + I_C$ 。即：

$$I(t) = \frac{u(t) - u_{rest}}{R} + C \frac{du(t)}{dt} \quad (1.1)$$

模仿电路分析，定义膜时间常数 (membrane time constant)  $\tau_m = RC$ 。从而可以得到  $u(t)$  的线性微分方程：

$$\tau_m \frac{du(t)}{dt} = -[u(t) - u_{rest}] + RI(t) \quad (1.2)$$

上式在电路分析中称为 RC 电路响应方程，在神经科学领域称为无源膜方程 (equation of a passive membrane)。这个方程的解分为两个部分。即输入脉冲的充电过程 (零状态响应)，和没有输入脉冲，电压泄露到  $u_{rest}$  的过程 (零状态响应)。首先是输入脉冲的充电过程 (零状态响应)，我们假设输入电流脉冲在  $t_0$  时刻是一个幅值为  $I_{max}$  的方波，则其方程如下：

$$u(t) = u_{rest} + I_{max}R(1 - e^{-\frac{t-t_0}{\tau_m}}) \quad (1.3)$$

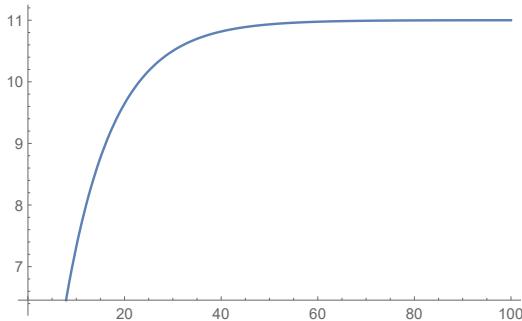


图 1.2: 脉冲充电图

然后是电压泄露到  $u_{rest}$  的过程 (零状态响应)，假设脉冲在  $t_1$  时刻结束：

$$u(t) = u_{rest} + \Delta u R e^{-\frac{t-t_1}{\tau_m}} \quad (1.4)$$

$$\Delta u = u(0) - u_{rest}$$

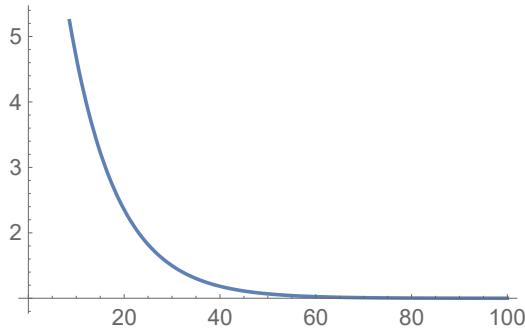


图 1.3: 脉冲放电图

从而，当没有外部脉冲输入的情况下，膜电压会以指数形式衰减到  $u_{rest}$ 。其衰减时间系数  $\tau_m$  一般为 10ms，与一般持续 1ms 的尖峰脉冲相比长了很多。

我们可以绘制对于方波输入，膜电压的变化图。我一开始打算利用解析解来绘制，但是发现分段条件太难设置了。因此我选择使用微分方程 1.2 来

模拟，这样子写成递归函数，会非常简便好看。代码和仿真图如下：

```

1 def U(t_scale, tou, u_t_1, I, R, u_rest):
2     return (-(u_t_1 - u_rest) + R*I)/tou*t_scale + u_t_1

```

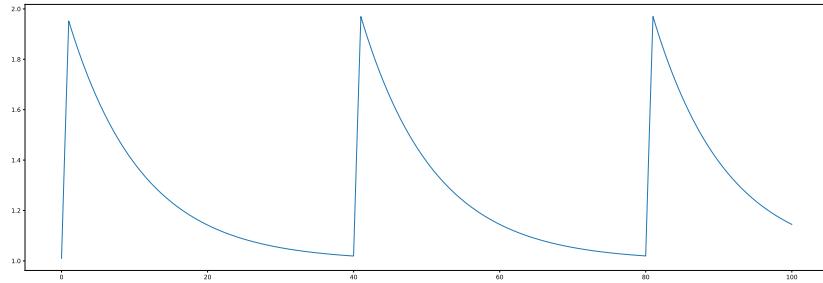


图 1.4: 方波输入响应图

接下来，考虑输入电流  $I(t)$  为一个持续时间为  $\Delta$  的一个非常短的脉冲。其膜电压轨迹由 1.3 改写得： $u(\Delta) = u_{rest} + I_{max}R(1 - e^{-\frac{\Delta}{\tau}})$ 。对  $e$  指数函数做泰勒展开，由于  $\Delta$  已经很小了，因此只需考虑其一阶情况即可：

$$u(\Delta) = u_{rest} + I_{max}R \frac{\Delta}{\tau_m} \quad \text{for } \Delta \ll \tau_m \quad (1.5)$$

然后我们把  $\Delta$  推至无穷小，并  $I(t)$  变形为一个  $\delta$  函数。从而得到一个总电量  $q = I_0\Delta$  不变的脉冲。将  $q = I_0\Delta$  以及  $\tau_m = RC$  代入上式可得：

$$u(\Delta) = u_{rest} + \frac{q}{C} \quad (1.6)$$

然后，可以得到输入脉冲结束后电压泄露到  $u_{rest}$  的过程。将上式带入 1.4，可得：

$$u(t) = u_{rest} + \frac{q}{C} e^{-\frac{t-t_0}{\tau_m}} \quad (1.7)$$

从而可以发现，非常窄电流脉冲输入等价于给细胞膜增加了一个  $\frac{q}{C}$  的电压。当膜电压高于阈值时，会发射一个脉冲，然后膜电压被重置为  $u_r$ ，一定要注意， $u_r \neq u_{rest}$ ，而是比  $u_{rest}$  要低一些。记在  $t^f$  时刻发射了脉冲。那么发射脉冲序列可以用狄拉克求和表示：

$$S(t) = \sum \delta(t - t^f) \quad (1.8)$$

前面 1.3 和 1.4 零状态响应和零输入响应描述的都是  $I(t)$  为恒定状态的情况。下面考虑  $I(t)$  为连续的变化信号的情况。由于离散的电流  $I$  输入实质上是给细胞膜引入一个  $\Delta u = \frac{q}{C} = IR$  的电压变化，因此连续变化的  $I(t)$  输入即公式 1.7 与  $I(t)$  的卷积：

$$\begin{aligned} u(t) &= u_{rest} + \frac{q}{C} e^{-\frac{t}{\tau_m}} \\ &= u_{rest} + I R e^{-\frac{t}{\tau_m}} \\ &= u_{rest} + R I(t) \bigotimes e^{-\frac{t}{\tau_m}} \\ &= u_{rest} + R \int_0^{+\infty} I(t-s) e^{-\frac{s}{\tau_m}} d\frac{s}{\tau_m} \\ &= u_{rest} + \frac{R}{\tau_m} \int_0^{+\infty} I(t-s) e^{-\frac{s}{\tau_m}} ds \end{aligned} \quad (1.9)$$

上面的式子相当于把输入电流分成无数多小的脉冲，每一个脉冲都会产生  $\Delta u e^{-\frac{t}{\tau_m}}$  的膜电压变化，然后全部积分起来。那么，同理，我们也可以用同样的方式描述发射脉冲的过程。发射一个脉冲，等价于膜上减少了  $\vartheta - u_r$  的电压，考虑到发射脉冲是离散的，因此我们可以表示为：

$$\sum_f -(\vartheta - u_r) e^{-\frac{t-t^f}{\tau_m}} \quad (1.10)$$

因此，描述 LF 整个输入-输出的膜电压函数为：

$$u(t) = u_{rest} + \sum_f -(\vartheta - u_r) e^{-\frac{t-t^f}{\tau_m}} + \frac{R}{\tau_m} \int_0^{+\infty} I(t-s) e^{-\frac{s}{\tau_m}} ds \quad (1.11)$$

## 1.2 输入电流为周期性驱动及其傅里叶变换

下面我们分析输入电流  $I(t)$  为周期性函数时，其膜电压响应的形式。我们定义  $\kappa(s) = \frac{1}{C}e^{\frac{s}{\tau_m}}$ ，则输入电流引起的膜电压的响应可以写作：

$$u(t) = \int_0^{+\infty} I(t-s)\kappa(s)ds \quad (1.12)$$

它具有很漂亮的滤波器的形式，可以看做是滤波器  $\kappa(s)$  对输入电流  $I(t)$  卷积。利用傅里叶变换 (Fourier transform) 可以得到其频域响应：

$$u(\omega) = I(\omega)\kappa(\omega) \quad (1.13)$$

现在我们考虑  $I(t) = I_0 e^{i\omega t}$ ，代入 1.12 可得：

$$\begin{aligned} u(t) &= \int_0^{+\infty} \kappa(s)e^{-i\omega s} ds I_0 e^{i\omega t} \\ &= \kappa(\omega) I_0 e^{i\omega t} \end{aligned} \quad (1.14)$$

考虑  $u(t) = u_0 e^{i(\phi\kappa(\omega)+\omega t)}$ ，那么其实部增益就可以写作：

$$\frac{u_0}{I_0} = |\kappa(\omega)| = \int_0^{+\infty} \kappa(s)e^{-i\omega s} ds = \frac{1}{C} \left| \frac{\tau_m}{1 + i\omega\tau_m} \right| \quad (1.15)$$

由于  $\omega\tau_m \gg 1$ ，因此增益约等于  $\frac{1}{C\omega}$ 。因此，其电压增益和输入频率成反比。下面我在 python 中试验一下嘿嘿。利用 Brian2 开源包构建 LIF 模型，频率从 50Hz-500Hz，我们观察其 spike 的次数。可以看到，spike 次数随频率增加有减少的趋势，一定程度上验证了上面的增益公式。

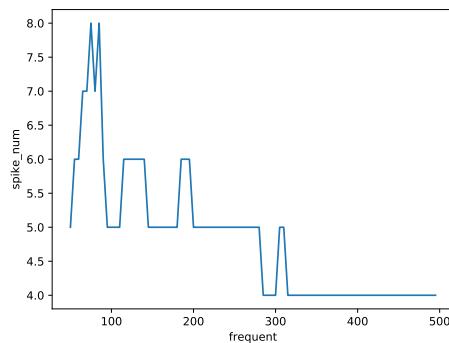


图 1.5: 增益和频率的关系图

### 1.3 LIF 模型的局限性

我们介绍几种生物学上常见的神经元并以此阐述 LIF 模型的局限性。如下图所示：

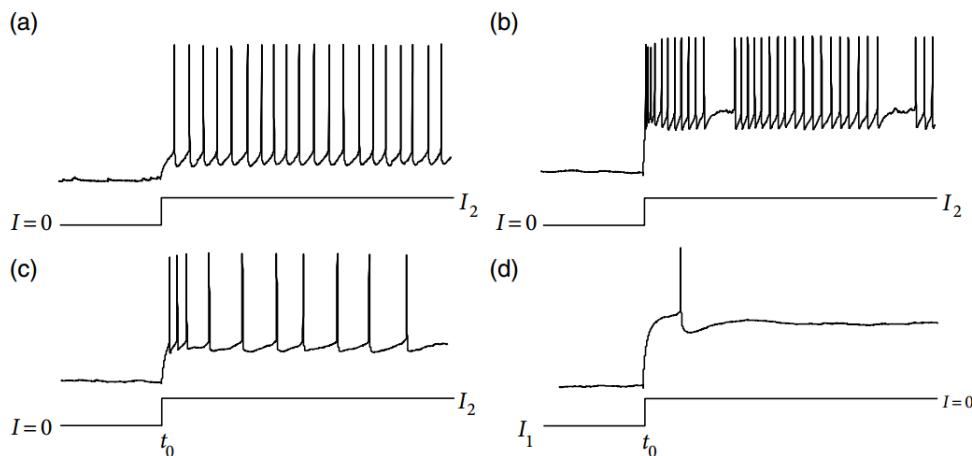


图 1.6: 四种神经元

图 (a) 所示就是 LIF 模型的神经元，对于一个持续的电流输入，由于神经元在每一次 spike 时都会重置为  $u_r$ ，因此输出的 spike 序列是一个周期性

的序列，这一类神经元也被称为快速神经元 (fast-spike neurons)。图 (b) 所示的神经元叫做突变口吃神经元 (bursting and stuttering neurons)，它的特点是对于一个持续的电流输入，在一段时间内表现出周期性的输出，又非周期的出现一段长时间的不应期。图 (c) 所示的神经元叫做适应性神经元 (adaptation neurons)，与快速神经元不同，它具有适应性，它会积累输入的变化，在一段时间后变成稳定的脉冲输出。最后一种是抑制后反弹神经元 (post-inhibitory rebound neurons)，它会在输入停止后出现一个尖峰脉冲。上述的神经元在后面的章节中会做进一步讨论。

## 1.4 总结

由此，我们得到了神经元膜电压的积分方程，以及脉冲发射的方程。

$$\tau_m \frac{du(t)}{dt} = -[u(t) - u_{rest}] + RI(t) \quad (1.16)$$

If  $u(t) = \vartheta$  then  $\lim_{\delta \rightarrow 0; \delta > 0} u(t + \delta) = u_r$

这个方程很简洁，也很好。但是在实际的神经元实验中，神经元会出现不应期 (refractory) 和适应性 (adaptation)。不应期好处理。适应性考虑如下办法：每输出一个脉冲，给阈值  $\vartheta$  加一个小量，当输出脉冲为零 (即静止状态时)，阈值  $\vartheta$  衰减为初始值。仿照电路响应的微分方程，可以得到如下形式：公式中  $\tau_{adapt}$  为适应的时间常数，根据神经科学的实验，一般为几百毫秒。

$$\tau_{adapt} \frac{\mathbf{d}}{\mathbf{d}t} \vartheta(t) = -[\vartheta(t) - \vartheta_0] + \theta \sum_f \delta(t - t^f) \quad (1.17)$$

## 1.5 练习题

1、考虑突触输入电流为  $\frac{q}{\tau_s} e^{-\frac{t-t_f}{\tau_s}} (t > t_f)$ ,  $t_f$  是电流到达突触的时间。

(a) 求膜电压响应

代入公式 1.9, 求解其卷积响应即可。我的信号与系统有点忘光了, 求了蛮久, 响应如下 (没化简):

$$u(t) = u_{reset} + \frac{qR}{\tau_m - \tau_s} e^{-\frac{t-t_f}{\tau_s}} [e^{(t-t_f)(\frac{1}{\tau_s} - \frac{1}{\tau_m})} - 1] \quad (1.18)$$

在 mathematica 文件 exercise.nb 中验证了上式的正确性。并绘制了响应图

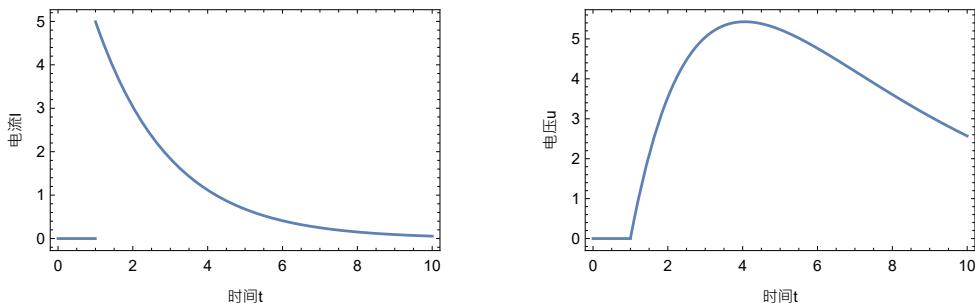


图 1.7: 1.apdf

(b) 在 (a) 的解中, 取极限  $\tau_s \rightarrow \tau_m$ , 并证明响应与  $[t - t^f] \exp[-\frac{t-t^f}{\tau_s}]$  成正比。这种形式的函数有时候被称为  $\alpha$  函数。

显然, 我们先计算如下部分:

$$\lim_{\tau_s \rightarrow \tau_m} = \frac{e^{(t-t_f)(\frac{1}{\tau_s} - \frac{1}{\tau_m})} - 1}{\tau_s - \tau_m}$$

利用等价无穷小

$$\begin{aligned} &= \lim_{\tau_s \rightarrow \tau_m} = \frac{(t - t_f)(\frac{1}{\tau_s} - \frac{1}{\tau_m})}{\tau_m - \tau_s} \\ &= \frac{t - t_f}{\tau_m \tau_s} \end{aligned} \tag{1.19}$$

代入公式 1.18, 可得:

$$u(t) = u_{reset} + \frac{qR}{\tau_m \tau_s} e^{-\frac{t-t_f}{\tau_s}} [t - t_f] \tag{1.20}$$

从而可以证明,  $u(t)$  确实是与  $[t - t_f] \exp[-\frac{t-t_f}{\tau_s}]$  成正比的。

(c) 在 (a) 的解中, 取极限  $\tau_s \rightarrow 0$ 。看看能不能把你的结论和狄拉克函数联系在一起?

对公式 1.18 取极限, 得:

$$\begin{aligned} &\lim_{\tau_s \rightarrow 0} u_{reset} + \frac{qR}{\tau_m - \tau_s} e^{-\frac{t-t_f}{\tau_s}} [e^{(t-t_f)(\frac{1}{\tau_s} - \frac{1}{\tau_m})} - 1] \\ &= \lim_{\tau_s \rightarrow 0} u_{reset} + \frac{qR}{\tau_m - \tau_s} [e^{-\frac{t-t_f}{\tau_m}} - e^{-\frac{t-t_f}{\tau_s}}] \\ &= u_{reset} + \frac{qR}{\tau_m} e^{-\frac{t-t_f}{\tau_m}} \quad (t > t_f) \end{aligned} \tag{1.21}$$

可以看到, 当  $\tau_s \rightarrow 0$  时, 膜电压变化公式退化为公式 1.7, 即输入为狄拉克脉冲时的情形。同样, 我们通过 mathematica 仿真一下。非常漂亮的一张图。

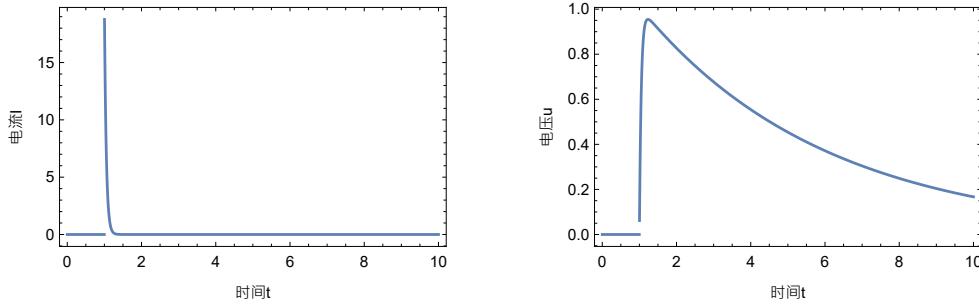


图 1.8: 1.cpdf

2、考慮突触输入电流为随时间变化的电流输入 (Time-dependent solution)。则可知其膜电压变化的解为公式 1.9。现在我们交换公式 1.9 里卷积的顺序 (卷积交换顺序不影响结果)。然后对该式求微分，比较一下微分方程两端的结果。

这一段推导到了一上午。主要是高数的很多知识都忘记了。

$$u(t) = u_{rest} + \frac{R}{\tau_m} \int_0^\infty e^{-\frac{t-s}{\tau_m}} I(s) ds$$

两边求导

(1.22)

$$\frac{du(t)}{dt} = \frac{1}{dt} [u_{rest} + \frac{R}{\tau_m} \int_0^\infty e^{-\frac{t-s}{\tau_m}} I(s) ds]$$

这个地方踩了一个大坑，实际的积分上限是  $t$ , ( $t \rightarrow \infty$ ) 区间没有意义，如果上限使用  $\infty$ ，计算不出结果。

$$\begin{aligned} \frac{du(t)}{dt} &= \frac{1}{dt} [u_{rest} + \frac{R}{\tau_m} \int_0^t e^{-\frac{t-s}{\tau_m}} I(s) ds] \\ \frac{du(t)}{dt} &= \frac{1}{dt} [u_{rest} + \frac{R}{\tau_m} e^{-\frac{t}{\tau_m}} \int_0^t e^{\frac{s}{\tau_m}} I(s) ds] \end{aligned} \quad (1.23)$$

这里链式积分和不定积分求导，应用  $\Phi'(x) = \frac{d}{dx} \int_{\phi(x)}^{\varphi(x)} f(t) dt = f[\varphi(x)]\varphi'(x) - f[\phi(x)]\phi'(x)$

$$\begin{aligned}\frac{du(t)}{dt} &= \frac{R}{\tau_m} \frac{-1}{\tau_m} \left[ \int_0^t e^{-\frac{t-s}{\tau_m}} I(s) ds + \frac{R}{\tau_m} I(t) \right] \\ \tau_m \frac{du(t)}{dt} &= -[u(t) - u_{rest}] + RI(t)\end{aligned}\quad (1.24)$$

最终得到的形式和公式 1.2 一致。这也正常，毕竟本身就是公式 1.2 的一个解。

3、假设在  $t_f$  时刻神经递质被传递到突触出，浓度为  $\tau_x \frac{dx}{dt} = -x + \delta(t - t_f)$ ，神经递质与突触受体结合，打开离子通道，产生电流为  $\tau_s \frac{dI}{dt} = -I + I_0 x(t)$ ，并引起膜电压变化为  $\tau_m \frac{du}{dt} = -u + RI(t)$ ，求出膜电压变化公式。这三个传递构成了一个线性方程组 (Chain of linear equations)

对三条线性方程依次求解即可，我决定利用 mathematica 来求解，解得：

$$x(t) = \frac{1}{\tau_x} e^{-\frac{t-t_f}{\tau_x}} \theta(t - t_f) \quad (1.25)$$

$$I(t) = \frac{I_0 (e^{\frac{t_f-t}{\tau_s}} - e^{\frac{t_f-t}{\tau_x}})}{\tau_s - \tau_x} \theta(t - t_f) \quad (1.26)$$

$$\begin{aligned}u(t) &= I_0 R \theta(t - t_f) e^{-\frac{t}{\tau_m} - \frac{t}{\tau_s} - \frac{t}{\tau_x}} \\ &\quad (\tau_s(\tau_x - \tau_m) e^{\frac{t}{\tau_m} + \frac{t}{\tau_x} + \frac{t_f}{\tau_s}} + \\ &\quad \tau_m(\tau_s - \tau_x) e^{\frac{t}{\tau_s} + \frac{t}{\tau_x} + \frac{t_f}{\tau_m}} + \\ &\quad \tau_x(\tau_m - \tau_s) e^{\frac{t}{\tau_m} + \frac{t}{\tau_s} + \frac{t_f}{\tau_x}}) \\ &\quad / ((\tau_s - \tau_m)(\tau_m - \tau_x)(\tau_s - \tau_x))\end{aligned}\quad (1.27)$$

具有某种规律性的美感。本章完结！

## 第二章 离子通道和 Hodgkin-Huxley 模型

Hodgkin-Huxley 模型其等效电路图和 LIF 模型的区别是它考虑的钠离子和钾离子两个通道，并且给出了生物学上的具体意义。电路图如下所示：

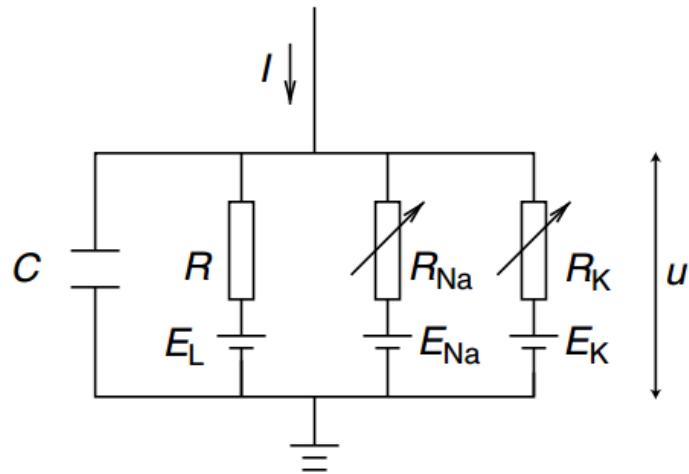


图 2.1: HH 模型电路图

它一共有 3 个支路， $R_{Na}$   $R_K$  支路是钠离子、钾离子通道的等效电阻， $E_{Na}$   $E_K$  是钠离子、钾离子的通道电势。这个电势是由离子浓度差引起的。它有一个专业名词叫能斯特电势 (Nernst potential)。利用基尔霍夫定律，可以得到电路的微分方程如下：

$$I(t) = I_C(t) + \sum_k I_k(t) = C \frac{du(t)}{dt} + g_{\text{Na}}(u - E_{\text{Na}}) + g_{\text{K}}(u - E_{\text{K}}) + g_{\text{L}}(u - E_{\text{L}}) \quad (2.1)$$

其中,  $g_{\text{Na}}$  和  $g_{\text{K}}$  是钠、钾通道的导纳。HH 模型的主要工作也就是去测量拟合这个导纳。它表示为:

$$\begin{aligned} g_{\text{Na}} &= \overline{g_{\text{Na}}} m^3 h \\ g_{\text{K}} &= \overline{g_{\text{K}}} n^4 \\ g_{\text{L}} &= \frac{1}{R} \end{aligned} \quad (2.2)$$

$\overline{g_{\text{Na}}}$  是钠离子通道的最大导纳,  $\overline{g_{\text{K}}}$  是钾离子通道的最大导纳。公式 2.1 被写作:

$$I(t) = C \frac{du(t)}{dt} + g_{\text{Na}} m^3 h (u - E_{\text{Na}}) + g_{\text{K}} n^4 (u - E_{\text{K}}) + g_{\text{L}} (u - E_{\text{L}}) \quad (2.3)$$

其中  $m$ 、 $n$ 、 $h$  为某种离子通道打开的概率。每种通道类型激活的概率可以由激活和失活两部分叠加组成, 其微分方程利用电压依赖性转换率  $\alpha$  和  $\beta$  来描述。

$$\begin{aligned} \frac{dm}{dt} &= \alpha_m(u)(1 - m) - \beta_m(u)m \\ \frac{dn}{dt} &= \alpha_n(u)(1 - n) - \beta_n(u)n \\ \frac{dh}{dt} &= \alpha_h(u)(1 - h) - \beta_h(u)h \end{aligned} \quad (2.4)$$

$\alpha$  和  $\beta$  是与当前膜电压相关的两组量, 通过实验拟合为如下形式。

| $x$ | $\alpha_x(u/\text{mV}) [\text{ms}^{-1}]$ | $\beta_x(u/\text{mV}) [\text{ms}^{-1}]$ |
|-----|--|---|
| $n$ | $0.02(u - 25)/[1 - e^{-(u-25)/9}]$       | $-0.002(u - 25)/[1 - e^{(u-25)/9}]$     |
| $m$ | $0.182(u + 35)/[1 - e^{-(u+35)/9}]$      | $-0.124(u + 35)/[1 - e^{(u+35)/9}]$     |
| $h$ | $1/[1 + e^{-(u+62)/6}]$                  | $4e^{(u+90)/12}/[1 + e^{-(u+62)/6}]$    |

由此，HH 模型就写完了。生物神经学有很多 HH 模型的变种，大概都是修改上面那个表格的拟合值。接下来用 python 模拟一下 HH 模型的神经元。

## 2.1 输入方波激励

我们给 HH 神经元输入一个方波电流激励，在文件 HH 模型.py 利用 brain2 框架仿真模拟一下，跟踪了  $u$ ,  $m$ ,  $n$ ,  $h$  的变化，如图所示。

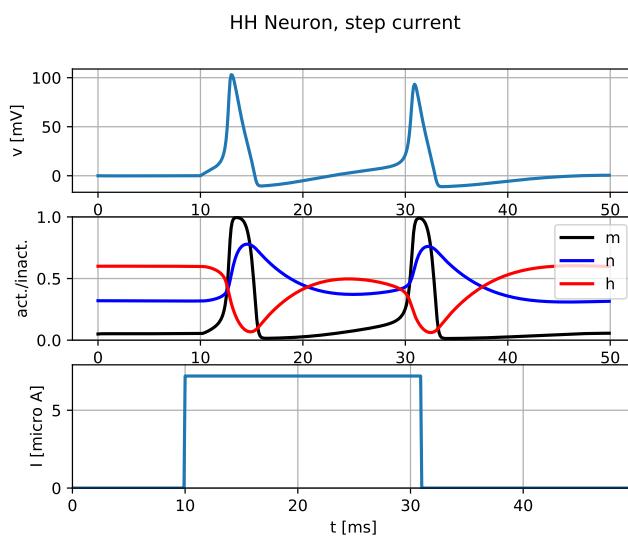


图 2.2: HH 模型方波激励

由于这组线性微分方程太复杂了。因此我只能从仿真图去理解。

第一个阶段：可以看到当给入外加电流后， $m$ ,  $n$ , 在快速上升， $h$  在快速下降。 $m$  和  $h$  是控制钠离子通道开关的，由于  $m$  的时间常数比  $h$  的时间常数要大，因此结合在一起，钠离子通道是持续打开的，电荷内流。 $n$  控制钾离子通道， $n$  变大控制钾离子通道打开，电荷外流。但是从图中的变化率可以看出， $n$ ,  $h$  的变化率都比  $m$  要慢，因此总的来说，电荷还是内流，从而使膜电压持续升高。

第二个阶段：当电压增加到一定程度， $dm/dt$  反转变号时， $m$  开始快速变小，由于  $n$ ,  $h$  的时间常数比较大，具有电压感知滞后性，因此他们还在增大。从而导致钠离子通道开始快速关闭，钾离子通道还在打开。从而导致膜电压快速泄露。

第三个阶段：当  $dn/dt$  反转时，钾离子通道也开始缓慢关闭，电压泄露的速度减缓。

第四个阶段： $dh/dt$  反转，电压泄露进一步减缓。由于  $n$ ,  $h$  对电压感知滞后性，因此电压泄露到零时，还会进一步泄露，导致产生过极化。

第五个阶段， $n$ ,  $m$ ,  $h$  会缓慢变化回初始值。观察图中两个脉冲后的恢复部分，可以发现，即便有外加电流的注入，这段恢复的过程也并没有很大的区别。因此，可以被称作不应期。

所以我对 HH 模型的直观理解是，它以连续的线性微分方程描述了在 LIF 模型中我们认为定义的 **spike** 和 **不应期**两个东西。但是这微分方程确实很复杂，而且计算量也很大。我在 brian2 上仿真上面那张图，大概花了 12 秒。

定义脉冲发射频率 (fire rate) 为  $v = \frac{1}{T}$ ，其中  $T$  是脉冲发射的时间间隔。由于脉冲发射频率是电流方波幅值  $I_0$  的函数，这个函数也被称为增益函数，我们可以画出增益函数来。

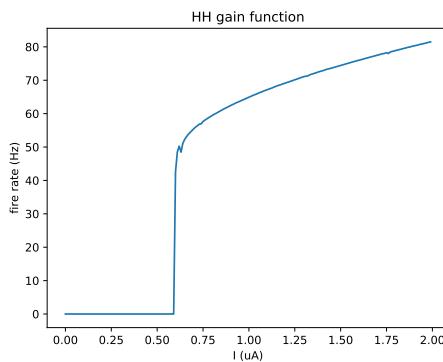


图 2.3: HH 增益函数

可以看到，即便是连续的电流输入，它也是有电流幅值的阈值约束的，只有当幅值大于阈值，才能激发脉冲。而且它的 fire rate 是阶跃的，这种叫二型 HH 模型 (type-II)。通过调整模型的参数，可以得到 fire rate 是连续的模型，称为一型 HH 模型 (type-I)。

## 2.2 总结

HH 模型从生物物理的角度解释了神经元的原理。其仿真结果与实际的生物的神经元电信号结果非常吻合。但是在后面的章节，还是会利用第一章讲的广义 LIF 模型去构建网络。所以这一章 HH 模型就是作为了解，作为其生物物理背景得补充。