

# Chapter1 神经元和数学方法

黄志权

2023 年 5 月 26 日

# 目录

第一章 IF 模型 (Integrate-and-fire models)	1
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

# 第一章 IF 模型

## (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。

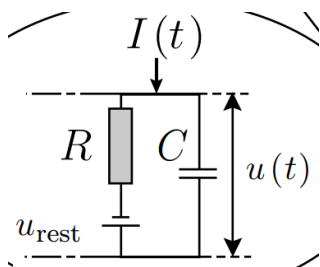


图 1.1: 细胞膜等效电路

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：

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

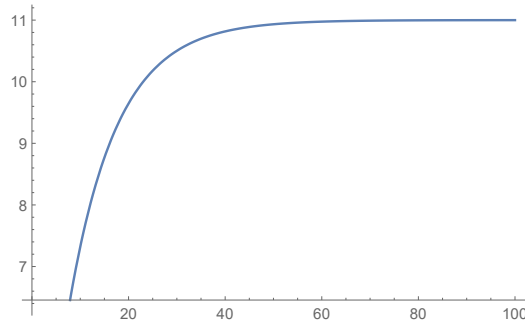


图 1.2: 脉冲充电图

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：

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

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

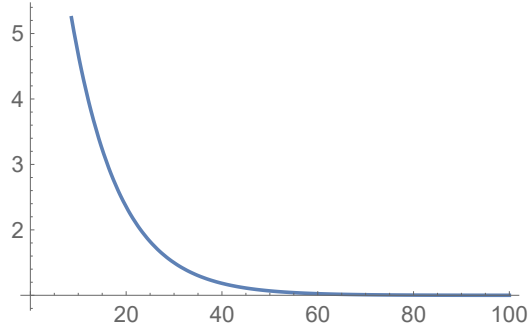


图 1.3: 脉冲放电图

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

```

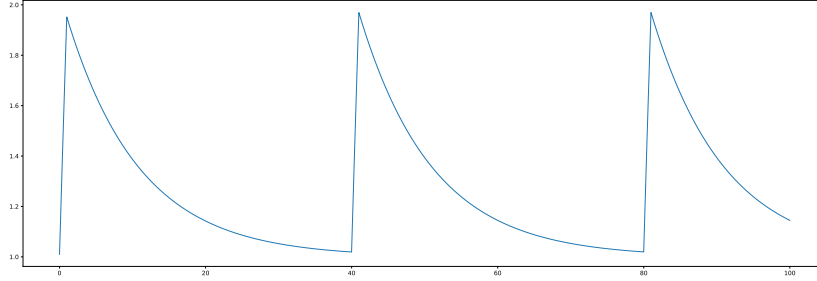


图 1.4: 方波输入响应图

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:

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

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：

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

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  $I(t) = I_0e^{i\omega t}$ , 代入 1.12可得:

$$\begin{aligned} u(t) &= \int_0^{+\infty} \kappa(s)e^{-i\omega s}ds I_0e^{i\omega t} \\ &= \kappa(\omega)I_0e^{i\omega t} \end{aligned} \quad (1.14)$$

考虑  $u(t) = u_0e^{i(\phi\kappa(\omega)+\omega t)}$ , 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。



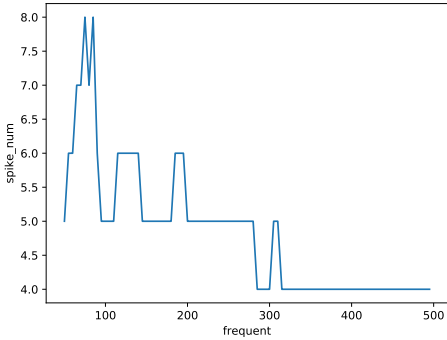


图 1.5: 增益和频率的关系图