# 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)

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，从而改变模电压 $u(t)$。//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。

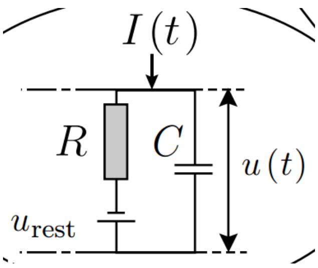


图 1.1: 细胞膜等效电路

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：

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

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：

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

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：

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

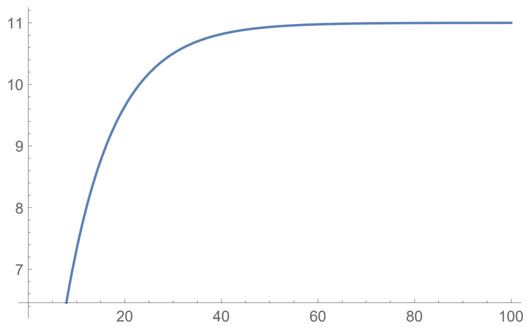


图 1.2: 脉冲充电图

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：

$$
\begin{aligned}
u(t) &= u_{rest} + \Delta u R e^{-\frac{t-t_1}{\tau m}} \\
\Delta u &= u(0) - u_{rest}
\end{aligned}
\tag{1.4}
$$

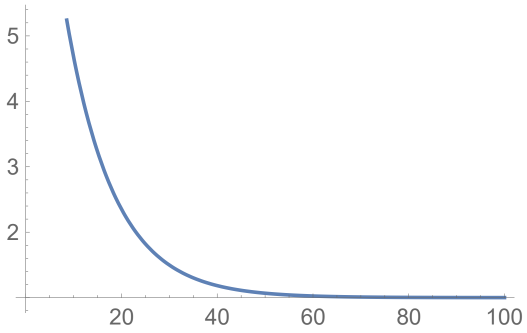


图 1.3: 脉冲放电图

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：

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

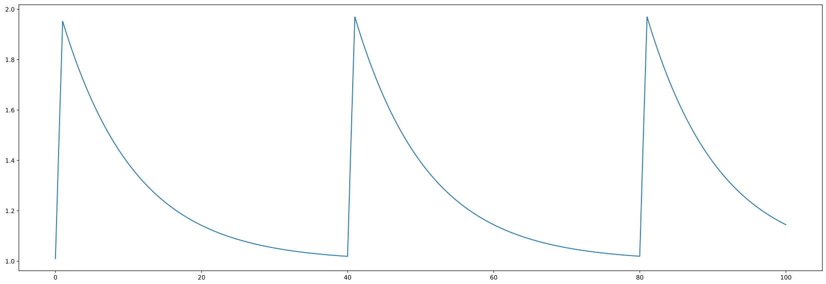


图 1.4: 方波输入响应图

接下来，考虑输入电流 I(t) 为一个持续时间为 Δ 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 Δ 已经很小了，因此只需考虑其一阶情况即可：

$$u(\Delta) = u_{rest} + I_{max}R\frac{\Delta}{\tau_m} \qquad for\Delta << \tau_m \tag{1.5}$$

然后我们把 Δ 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 $q = I(t)\Delta$ 不变的脉冲。将 $q = I(t)\Delta$ 以及 $\tau_m = RC$ 代入上式可得：

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

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：

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

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，$u_r != u_{rest}$，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：

$$S(t) = \sum \delta(t - t^f) \tag{1.8}$$

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：

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

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：

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

因此，描述 LF 整个输入-输出的膜电压函数为：

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

## 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:

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

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:

$$u(\omega) = I(\omega)\kappa(\omega) \tag{1.13}$$

现在我们考虑 $I(t) = I_0 e^{i\omega t}$**??**代入卷积公式可得：

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

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：

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

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。

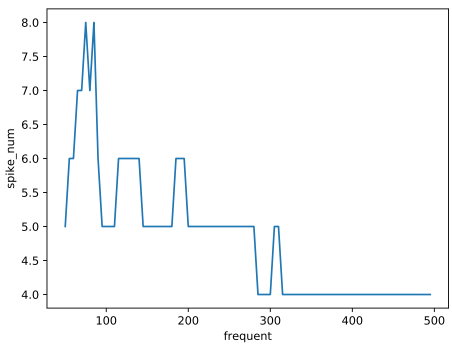


图 1.5: 增益和频率的关系图