

分段线性脉冲神经元模型的动力学特性分析

简想红^{1,2}, 张田文¹

(1. 哈尔滨工业大学计算机科学与技术学院, 黑龙江哈尔滨 150001;

2. 西北师范大学数学与信息科学学院, 甘肃兰州 730070)

摘要: 结合 Hodgkin Huxley 神经元模型的动力学特性与 Integrate and Fire 神经元模型的解析特性, 提出了一种新的二维分段线性脉冲神经元模型. 该模型的优点在于既可通过分叉理论对兴奋性系统进行定性描述, 又可通过状态变量的解析式对神经元行为进行定量分析. 通过详细的分析, 发现该模型具有许多一维 Integrate and Fire 神经元模型所不具有的新的神经计算特性. 在实验中, 应用该模型模拟了大部分已知皮层神经元的脉冲和簇放电行为.

关键词: 分段线性动力系统; Integrate and Fire 神经元; 分叉分析; 簇放电; 皮层神经元

中图分类号: TP18 **文献标识码:** A **文章编号:** 0372-2112 (2009) 06-1270-07

Dynamical Properties of Piecewise Linear Spiking Neuron Model

LI Xiang hong^{1,2}, ZHANG Tian wen¹

(1. School of Computer Science and Technology, Harbin Institute of Technology, Harbin, Heilongjiang 150001, China;

2. School of Mathematics and Information Science, Northwest Normal University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: We propose a two dimensional piecewise linear spiking neuron model that combines the dynamical property of Hodgkin Huxley neuron model and the analytical property of integrate and fire neuron model. We show that this framework allows a qualitative description of excitable systems through bifurcation theory but also a quantitative analysis of neuronal behavior through an explicit analytical representation of the state variables. A detailed analytical study of the model is presented. The model gives rise to new neuro computational properties not present in one dimensional integrate and fire neuron models. In experiments, using this model we simulated the spiking and bursting behavior of known types of cortical neurons.

Key words: piecewise linear dynamical system; integrate and fire neuron; bifurcation analysis; bursting; cortical neuron

1 引言

要通过人工神经网络来模拟神经系统的功能并对实际问题进行求解, 首要的问题是构建合适的脉冲神经元模型. 在过去的几十年, 涌现了很多脉冲神经元的计算模型, 根据复杂程度我们将这些模型分为 3 类: (1) 具有生物可解释性的生理模型. Hodgkin 和 Huxley^[1] 通过研究神经元膜电位和离子电导变化的关系, 给出了描述神经元兴奋性的四维耦合非线性微分方程. Hodgkin Huxley 神经元模型能够表达神经元兴奋性的很多特性, 是电生理、膜生物物理和计算神经等学科的基础. 然而 Hodgkin Huxley 神经元模型这种高维的非线性方程给动力系统的理论分析带来了困难, 于是一些研究者将其简化. Koriskii 和 Kokoz^[2] 发现门控变量 n 与 h 之和近似为一个常数, 这使得将四维的 Hodgkin Huxley 神经元模型简化为二维模型成为可能. 此外, Morris-Lecar 神经元模

型^[3]也是一种被广泛应用的二维生理模型. 虽然生理模型是基于各种离子通道的动力学特性来描述神经元膜电位的演化过程, 但这类模型在实际应用中存在以下局限性: 首先, 计算量较大, 很难实现大规模脉冲神经网络的模拟; 其次, 参数较多, 对于具体的问题很难找到合适的参数. (2) 具有脉冲生成机制的非线性模型. 从非线性动力系统的角度看, 神经元产生兴奋性的原因在于存在从静息状态到持续脉冲的转变, 即分叉机制所致. FitzHugh^[4] 最早采用相平面和零线研究了 Hodgkin Huxley 神经元模型, 用一条倒 N 型的三次曲线代表膜电位的零线, 用一条直线代表恢复变量的零线, 这个大大简化了的二维模型可以很好地描述 Hodgkin Huxley 系统的特性, 这就是著名的 FitzHugh Nagumo 神经元模型. Izhikevich^[5] 进一步提出了更加简单的二维模型, 该模型仅在膜方程中包含二次非线性项, 通过复位机制可表达丰富的神经计算特性. 类似的工作还有 Brette^[6] 提出的

二维模型, 该模型膜方程中的非线性项为指数项. 这类模型比较简单, 可实现大规模脉冲神经网络的模拟, 但它仍然是非线性的微分方程, 一般无法得到神经元状态变量的解析式, 只能进行近似的数值模拟. (3) 具有固定阈值的线性模型. Integrate and Fire^[7] 和 Resonator and Fire^[8] 神经元模型分别表示累积器和共振器, 前者用一维方程表示, 后者用二维方程表示. 这些模型具有一些共同的特征: 都是用线性微分方程描述神经元, 都具有固定的点火阈值和复位机制, 都在静息状态具有唯一的稳定平衡点. 实质上, 这类模型不能算作真正的脉冲神经元模型, 因为它们不具备脉冲生成机制, 当膜电位到达阈值时, 神经元生成的脉冲是假想的. 尽管存在很多缺点, 但这类模型, 特别是 Integrate and Fire 神经元模型, 长期以来在神经计算领域得到了广泛应用, 主要原因在于它是简单的线性模型, 不仅可以通过膜电位的解析式对神经元的性质进行定量研究, 而且可以应用事件驱动模拟策略实现脉冲神经网络的精确模拟.

如果要所构建的脉冲神经元模型既具有 Hodgkin Huxley 神经元模型的神经计算特性, 又具有 Integrate and Fire 神经元模型的解析特性, 可以采用分段线性这种最简单的非线性动力系统来实现^[9-12]. McKean^[9] 最早研究了 FitzHugh Nagumo 神经元的分段线性模型, Tornellier 和 Gerstner^[10] 在 McKean 模型的基础上, 研究了 FitzHugh Nagumo 和 Morris-Lecar 神经元的分段线性模型, 给出了一些一维 Integrate and Fire 神经元模型所不具有的新的神经计算特性. 但是, 这些模型的不同分段之间仅相差一个常数项, 不能很好地表达不同神经元在静息状态的动态特性, 只有有限的神经计算特性, 特别是不具有生物神经元的簇放电行为. Sato 和 Shiino^[11] 进一步推广了 FitzHugh Nagumo 神经元的分段线性模型, 并分析了神经元的同步现象.

我们通过对二维 Hodgkin Huxley 神经元模型相平面的分析, 发现在静息状态附近膜电位的零线一般为开口向上的抛物线, 因此, 可用两条直线段构成的 V 型曲线近似膜电位的零线, 仍用一条直线表示恢复变量的零线, 并用复位机制完成神经元的复极化过程, 这样就得到一种新的分段线性脉冲神经元模型. 我们应用分叉理论分析了该模型的各种分叉行为, 并用解析方法定量研究了不同分叉下神经元的神经计算特性. 最后, 应用该模型模拟了一些已知的生物皮层神经元, 并对模拟结果和实验数据进行了比较.

2 分段线性脉冲神经元模型

2.1 神经元模型

对于脉冲神经元模型来说, 可导致神经元产生脉冲的阈下动态特性比脉冲的形状更为重要, 因此我们仅对

Hodgkin Huxley 神经元模型静息状态附近的非线性动力学特性进行近似处理, 提出了如下所示的分段线性脉冲神经元模型:

$$\tau_m \frac{dv(t)}{dt} = -(v(t) - v_{rest}) + g(v(t) - v_{thresh})_+ - u(t) + I \quad (1)$$

$$\tau_r \frac{du(t)}{dt} = k(v(t) - v_{rest}) - u(t) \quad (2)$$

以及辅助的复位机制

$$\text{如果 } v(t) \geq v_{peak}, \text{ 则 } \begin{cases} v(t) \leftarrow v_{reset} \\ u(t) \leftarrow u(t) + \Delta u. \end{cases} \quad (3)$$

其中, 如果 $x > 0$, 则 $x_+ = x$; 否则, $x_+ = 0$. v 表示神经元的膜电位, u 表示恢复变量, 用来代替生理模型中激活的 K^+ 离子电流或失活的 Na^+ 离子电流, 实现对 v 的负反馈. 该模型共有十个参数: $\tau_m > 0$ 表示膜时间常量, v_{rest} 表示静息电位, 这两个参数用来描述神经元的漏电项; v_{thresh} 表示脉冲阈值, g 表示脉冲电导(基本单位为漏电导), 当 v 大于 v_{thresh} 时, 在 g 的作用下将生成脉冲, 因此 $g > 1$; $\tau_r > 0$ 表示恢复时间常量, k 表示 u 与 v 的耦合性; v_{peak} 表示脉冲峰值, 当 v 到达 v_{peak} 时, 将其复位于 v_{reset} ; Δu 表示脉冲前后离子电流的差值; I 表示突触输入电流或外部注入电流, 在下面的分叉分析中, 我们以它为分叉参数.

对于上面的神经元模型(1)与(2), 其状态空间被切换线 $v = v_{thresh}$ 分成两个区间, 在每个区间中系统是线性的, 其第 i 个区间的状态方程为

$$\frac{dx}{dt} = A_i x + b_i, \quad i = 1, 2 \quad (4)$$

其中, $x = [v, u]^T$ 表示系统的状态向量, $A_i \in \mathbf{R}^{2 \times 2}$ 和 $b_i \in \mathbf{R}^2$ 分别表示第 i 个区间状态方程的系数矩阵和常数向量.

2.2 平衡点的求解

通过对系统结构的分析发现, 各个参数的变化决定系统的平衡点为下面两点

$$S_1 = \left\{ \frac{I}{1+k} + v_{rest}, \frac{I}{1+k} \right\} \text{ 和 } S_2 = \left\{ \frac{I - g(v_{thresh} - v_{rest})}{1+k-g} + v_{rest}, \frac{kI - kg(v_{thresh} - v_{rest})}{1+k-g} \right\}$$

中的 2 个、1 个或 0 个. 设输入电流 I 的分叉值为 $I_0 = (v_{thresh} - v_{rest})(1+k)$, 则可分情况讨论如下: (1) 如果 $I < I_0$ 当 $k < -1$ 时, 系统有 1 个平衡点 S_2 ; 当 $-1 < k < g-1$ 时, 系统有 2 个平衡点 S_1 和 S_2 ; 当 $k > g-1$ 时, 系统有 1 个平衡点 S_1 . (2) 如果 $I > I_0$ 当 $k < -1$ 时, 系统有 1 个平衡点 S_1 ; 当 $-1 < k < g-1$ 时, 系统没有平衡点; 当 $k > g-1$ 时, 系统有 1 个平衡点 S_2 . (3) 如果 $I = I_0$, 系统有 1 个平衡点 $S_1 = S_2 = (v_{thresh}, k(v_{thresh} - v_{rest}))$,

是一个分叉点.

要判定平衡点 S_1 和 S_2 的类型和稳定性, 就需要计算矩阵 A_i 的迹 P_i 和行列式 Q_i , 以及二者的关系式 $\Delta_i = P_i^2 - 4Q_i$. 由线性动力系统的理论可知: (1) 当 $k < -1$ 时, S_1 是鞍点; 当 $k > -1$ 时, S_1 是稳定的结点 ($\Delta_1 > 0$) 或焦点 ($\Delta_1 < 0$). (2) 当 $k < g - 1$ 时, S_2 是鞍点; 当 $k > g - 1$ 时, S_2 是结点 ($\Delta_2 > 0$) 或焦点 ($\Delta_2 < 0$), 稳定 ($P_2 < 0$) 或不稳定 ($P_2 > 0$).

2.3 极限环的提取

对于上面给出的分段线性脉冲神经元模型, 随着参数的变化, 存在状态变量做周期运动的极限环, 根据运动的特点可分为两类: (1) 正常极限环, 这类极限环是封闭的轨道, v 的最大值小于 v_{peak} , 因此每次周期运动都不会发放脉冲. (2) 脉冲极限环, 这类极限环不是封闭的轨道, 当 v 到达 v_{peak} 时, 通过复位机制将状态变量变化到复位线 $v = v_{reset}$ 的相应点开始下一次周期运动, 这样每次周期运动都会发放脉冲. 由于该模型为分段线性动力系统, 因此可用解析方法提取极限环在各区间的轨道和运行时间.

假设系统在两个区间中存在完全闭合的极限环 Γ , Γ 在这两个区间中各有一段运行轨道, 第一段轨道的终点是第二段轨道的起点, 而第二段轨道的终点是第一段轨道的起点. 根据线性微分方程理论, 由式(4)可得

$$\begin{cases} x_2 = V_1 \Lambda_1(T_1) V_1^{-1}(x_1 + A_1^{-1}b_1) - A_1^{-1}b_1 \\ x_1 = V_2 \Lambda_2(T_2) V_2^{-1}(x_2 + A_2^{-1}b_2) - A_2^{-1}b_2 \end{cases} \quad (5)$$

其中, $\Lambda_i(t) = \text{diag}[e^{\lambda_1 t}, e^{\lambda_2 t}]$, λ_1, λ_2 表示系数矩阵 A_i 的特征值; $V_i \in \mathbb{C}^{2 \times 2}$, 其 2 个列向量是系数矩阵 A_i 的特征向量; T_i 表示极限环 Γ 在第 i 个区间的运行时间; $x_i \in \mathbb{R}^2$ 表示极限环 Γ 在第 i 个区间上的起始状态点 ($i = 1, 2$). 由式(5)可得到 4 个非线性代数方程, 由于 x_i 在切换线 $v = v_{thresh}$ 上, 因此又可得到 2 个方程, 将这些方程联立, 方程的个数和待求量的个数相同. 应用非线性代数方程的求解算法, 可求得各切换点坐标及各区间的运行时间.

脉冲极限环状态变量的起始点在复位线 $v = v_{reset}$ 上, 终止点在脉冲峰值线 $v = v_{peak}$ 上, 由于复位机制的作用, 和上面的极限环相比, 脉冲极限环具有以下特点: (1) 在从复位线到脉冲峰值线的一次脉冲运动中, 极限环穿过切换线的次数存在多种情况; (2) 极限环可能多次穿过复位线和脉冲峰值线, 比如周期性的簇放电行为. 对于脉冲极限环在各区间的轨道和运行时间, 也可用上面的方法求解. 设出脉冲极限环在切换线, 复位线和脉冲峰值线上的状态点, 以及各段的运行时间, 根据线性微分方程在各区间的解析式建立非线性代数方程组, 便可求得各状态点坐标和各段运行时间.

3 神经动力学特性分析

在一定的参数下, 神经元动力系统最终要达到稳态, 这个稳态可能是一个定态(稳定平衡点), 也可能是一个周期运动态(极限环吸引子), 或是其它更复杂的变化形式(混沌吸引子), 这个运动的变化趋势对应于相空间中状态轨道趋向一个吸引子的过程. 从这个意义上来说, 相空间吸引子结构决定了运动的演化趋势. 但随着参数的变化, 神经元动力系统的吸引子结构也会发生突变, 即分叉. 神经元随外界刺激所表现出的各种神经计算特性, 主要是由不同的分叉类型所致.

3.1 鞍-结分叉

对于分段线性脉冲神经元模型, 限定其参数的取值范围, 使 $-1 < k < g - 1$, $\Delta_1 > 0$. 如果分叉参数 $I < I_0$, 系统有两个平衡点, S_1 为稳定的结点, S_2 为鞍点, S_1 对应着神经元的静息状态, S_2 的稳定流形成神经元的阈值分界. 当神经元的状态处于分界线的左边时, 状态点会沿着一条单调轨道回到静息状态; 当神经元的状态处于分界线的右边时, 状态点会脱离结点的束缚而产生脉冲. 兴奋性刺激使神经元状态靠近阈值分界线, 相反, 抑制性刺激会使神经元状态远离阈值分界线, 因此神经元表现为累积器. 随着分叉参数 I 的增大, 当 $I = I_0$ 时, 结点 S_1 和鞍点 S_2 相撞, 湮灭成一个平衡点, 为鞍-结分叉点. 最后, 当 $I > I_0$ 时, 系统平衡点彻底消失, 神经元发放周期性脉冲, 即神经元动力系统存在稳定的脉冲极限环.

3.1.1 极限环上的鞍-结分叉

当 $v_{reset} < v_{thresh}$ 时, 分段线性脉冲神经元模型表现为极限环上的鞍-结分叉. 如图 1(a) 所示, 分叉前, 系统具有稳定的结点和鞍点, 系统的状态都被结点吸引子所吸引; 分叉时, 鞍点和结点的湮灭过程发生在脉冲极限环上; 分叉后, 系统具有稳定的脉冲极限环, 图中 $\max v(t)$ (或 $\min v(t)$) 表示极限环的最大(或最小)膜电位值. 图 1(b) 给出了分叉模拟结果, 随着输入电流的逐渐增大, 在分叉值 I_0 处, 神经元产生从静息状态到持续脉冲的转变. 当神经元的输入电流恒定时, 神经元产生稳定的周期脉冲, 应用脉冲极限环的提取方法求解脉冲的周期, 就可得到脉冲频率与输入电流的关系图 1(c). 从图中可以看出, 这类分叉表现为第 1 类兴奋性神经元, 脉冲可以以任意低的频率产生, 并且频率随输入电流的增大而增大.

3.1.2 极限环外的鞍-结分叉

当 $v_{reset} > v_{thresh}$ 时, 分段线性脉冲神经元模型表现为极限环外的鞍-结分叉. 其特点是: 分叉前, 存在双稳定区域, 稳定的结点和稳定的脉冲极限环共存, 即神经元既可为静息状态, 也可为周期性的脉冲状态, 两种状态

之间随着外界刺激可以相互转换; 分叉时, 鞍点和结点的湮灭过程不发生在脉冲极限环上(图 1(d)). 图 1(e) 和(f) 分别给出了分叉模拟结果和脉冲频率与输入电流

的关系. 神经元表现为第 2 类兴奋性, 脉冲频率处于某一频率带内, 与第 1 类兴奋性相比, 脉冲频率为非零值, 并且随着输入电流的增大, 频率增大不显著.

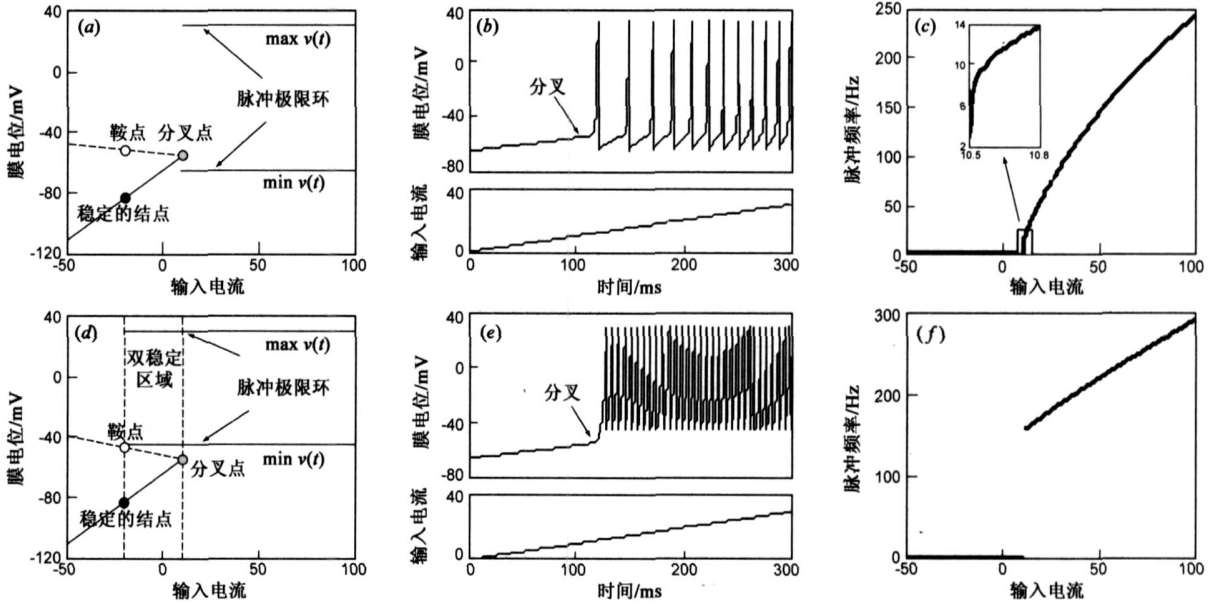


图1 鞍-结分叉

3.2 Andronov-Hopf 分叉

Andronov-Hopf 分叉是一个稳定的平衡点变为不稳定的平衡点, 并伴随着稳定极限环产生(超临界 Andronov-Hopf) 或不稳定极限环消失(亚临界 Andronov-Hopf) 的分叉现象. 随着参数的不同取值, 分段线性脉冲神经元模型表现出不同的 Andronov-Hopf 分叉.

3.2.1 超临界 Andronov-Hopf 分叉

在 $k > g - 1$, $\Delta_1 < 0$ 并且 $P_2 > 0$, $\Delta_2 < 0$ 的情况下, 分段线性脉冲神经元模型表现为超临界 Andronov-Hopf 分叉.

这类分叉就是在分叉前, 相平面中有一个稳定的焦点 S_1 , 随着输入电流的增大, 焦点的稳定性逐渐降低; 当 $I = I_0$ 时, 此焦点失稳, 分叉后, 焦点突变为一个不稳定焦点 S_2 , 并且产生一个稳定的极限环, 应用极限环的提取方法, 发现极限环膜电位的最大值随输入电流的增大而变大, 最后成为脉冲极限环, 神经元发放持续脉冲(图 2(a)). 在表 1 给出的神经元参数下, 图 2(b) 为超临界 Andronov-Hopf 分叉的模拟结果. 从脉冲频率与输入电流的关系图 2(c) 可看出, 这类分叉表现为第 2 类兴奋性.

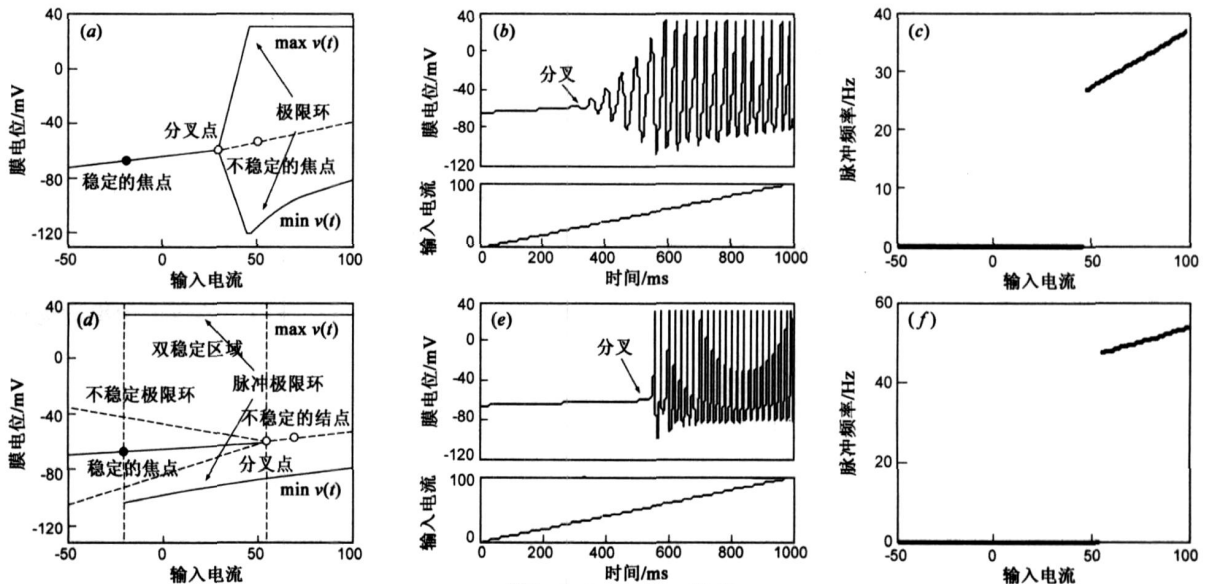


图2 Andronov-Hopf分叉

表 1 分段线性脉冲神经元模型的分叉类型

分叉类型	神经元类型	兴奋性类型	稳定性类型	分叉示例参数									
				τ_m	τ_r	g	k	v_{rest}	v_{thresh}	v_{reset}	v_{peak}	Δu	
鞍-结分叉	极限环上	累积器	第 1 类	单稳定	10	20	10	0.05	-65	-55	-65	30	4
	极限环外	累积器	第 2 类	双稳定	10	20	5	0.05	-65	-55	-45	30	4
Andronov-Hopf 分叉	超临界	不确定	第 2 类	单稳定	10	20	2.5	5	-65	-60	-65	30	20
	亚临界	共振器	第 2 类	双稳定	10	20	5	10	-65	-60	-65	30	10

3.2.2 亚临界 Andronov-Hopf 分叉

在 $k > g - 1$, $\Delta_1 < 0$, 并且 $P_2 > 0$, $\Delta_2 < 0$ 的情况下, 分段线性脉冲神经元模型表现为亚临界 Andronov-Hopf 分叉. 如图 2(d) 所示, 在分叉前相平面中有一个稳定的焦点 S_1 , 一个不稳定的极限环, 而且在双稳定区域, 不稳定极限环的外面还存在一个稳定的脉冲极限环. 这种吸引子结构使得不稳定极限环成为神经元的阈值分界线, 当神经元状态处于此极限环内部时, 系统状态会以渐进的螺旋线趋近于中间稳定的焦点; 当神经元状态处于此极限环外部时, 系统状态会脱离稳定焦点的吸引而产生脉冲, 甚至受到稳定脉冲极限环的吸引, 产生周期性的脉冲序列. 同时, 这种吸引子结构造成兴奋性和抑制性刺激都会使神经元状态靠近阈值分界线, 而且只有当刺激周期与渐进螺旋线的环绕周期满足一定共振条件时, 刺激才能成为兴奋性的, 因此神经元表现为共振器. 随着输入电流的增大, 不稳定的极限环向稳定的焦点收缩, 并在 $I = I_0$ 时, 不稳定极限环和稳定焦点相撞. 分叉后, 两者碰撞的结果生成一个不稳定的结点 S_2 , 外面有一个稳定的脉冲极限环. 图 2(e) 和 (f) 分别给出了分叉模拟结果和脉冲频率与输入电流的关系, 神经元表现为典型的第 2 类兴奋性.

表 1 总结了上面四类分叉的神经计算特性, 以及每类分叉示例的参数值. 其实, 对于分段线性脉冲神经元模型来说, 还存在一些特殊的分叉类型, 可进行相应的分析.

4 皮层神经元模拟

4.1 皮层神经元

哺乳动物的大脑皮层神经元是其进行各种智能行为的基础, 不同的皮层神经元具有不同的脉冲和簇放电行为, 生物学家根据放电模式将其分为六类, 其中前三类为兴奋性神经元, 后三类为抑制性神经元^[13-15].

■ RS (Regular Spiking) 神经元是皮层中一类主要的兴奋性神经元. 当输入电流保持恒定时, 神经元发放持续脉冲, 并且具有脉冲频率自适应特性; 当输入电流逐渐减小时, 神经元发放脉冲的频率越来越小, 表现为第 1 类兴奋性(图 3(a)). 从生物神经元的形态上来说, RS 神经元对应第 4 层的刺状星形神经元和第 2, 3, 5, 6 层的锥状神经元. 从动力学的角度看, 大部分该类神经元

对应着极限环上的鞍-结分叉.

■ IB (Intrinsically Bursting) 神经元在输入电流的刺激下, 首先生成簇放电, 然后发放持续脉冲(图 3(b)). 这类神经元与典型的 RS 神经元相比, 具有较低的脉冲频率和较高的基强度电流. 几乎所有的皮层中都存在这类兴奋性的锥状神经元, 尤其在第 5 层最为丰富.

■ CH (Chattering) 神经元也称 FRB (Fast Rhythmic Bursting) 神经元, 在输入电流的刺激下生成高频率的持续簇放电(图 3(c)). 输入电流的强度决定簇放电的周期, 一般在 15ms 到 100ms 之间, 每次簇放电发放脉冲 2 到 5 个. 在成年猫的初级视皮层中发现 CH 神经元, 形态上为刺状星形或锥状, 主要在第 3 层^[14].

■ FS (Fast Spiking) 神经元发放高频率的周期性脉冲, 脉冲周期基本保持不变(图 3(d)). Tateno 等人^[16] 系统研究了 FS 神经元的动力学特性, 从其脉冲频率与输入电流的关系可以看出, 这类神经元表现为第 2 类兴奋性, 并且当输入电流低于某一特定值时, FS 神经元脉冲的发放无规律性, 随机地在脉冲状态与快速阈下振荡状态之间转换, 从这些特征可以认为 FS 神经元的静息状态靠近亚临界的 Andronov-Hopf 分叉. FS 神经元一般为枝状中间神经元, 沿皮层的水平方向具有局部抑制作用.

■ LTS (Low-Threshold Spiking) 神经元可发放较高频率的脉冲序列, 但它具有明显的脉冲频率自适应特性(图 3(e)). 这类神经元具有较低的脉冲发放阈值和回弹脉冲, 对应非锥状的中间神经元, 沿皮层的垂直方向具有局部抑制作用.

■ LS (Late Spiking) 神经元具有特殊的放电模式, 当输入电流较小时, 膜电位缓慢增加, 最后才发放脉冲, 有时这种反应时间可达 1s; 当输入电流较大时, 可立即发放脉冲(图 3(f)). 这类神经元的放电频率远低于 FS 神经元, 一般为非锥状的中间神经元, 主要分布在皮层的第 1 层.

4.2 模拟结果

为了应用分段线性脉冲神经元模型模拟皮层神经元, 并与测试所得数据作比较, 就必须考虑模型中参数 I 的量纲, 设 $I = I_m R_m$, 其中 I_m 表示实际输入生物神经元的电流, 单位为 pA, R_m 表示神经元的输入电阻, 单位为 M Ω , 并使模型中的参数 I 和膜电位具有相同的单位 mV.

图 3 给出了各类皮层神经元的脉冲与簇放电行为, 其中左边的脉冲序列为生物神经元的测试数据, 右边为分段线性脉冲神经元模型的模拟结果, 模型的参数在表 2 中给出, 同时也给出了相应皮层神经元的数据来源

在对分段线性脉冲神经元模型参数的选择上, 主要从定量和定性两个方面考虑: (1) 选择和生物神经元相近的参数, 如 v_{rest} 和 v_{peak} 可从测试数据中得到, 尽可能地表现与生物皮层神经元相似的放电模式; (2) 考虑

神经元的动力学特性, 如 RS 神经元表现为第 1 类兴奋性, 其静息状态应靠近极限环上的鞍-结分叉, CH 神经元必须表现出内禀簇放电 (Intrinsic Bursting) 特性, FS 和 LTS 神经元存在阈下振荡特性, 因此神经元类型应为共振器。从模拟结果可以看出, 尽管我们给出的分段线性脉冲神经元模型比较简单, 但随着参数的变化, 表现出不同的分叉特性, 能表达各类皮层神经元复杂的脉冲与簇放电行为。

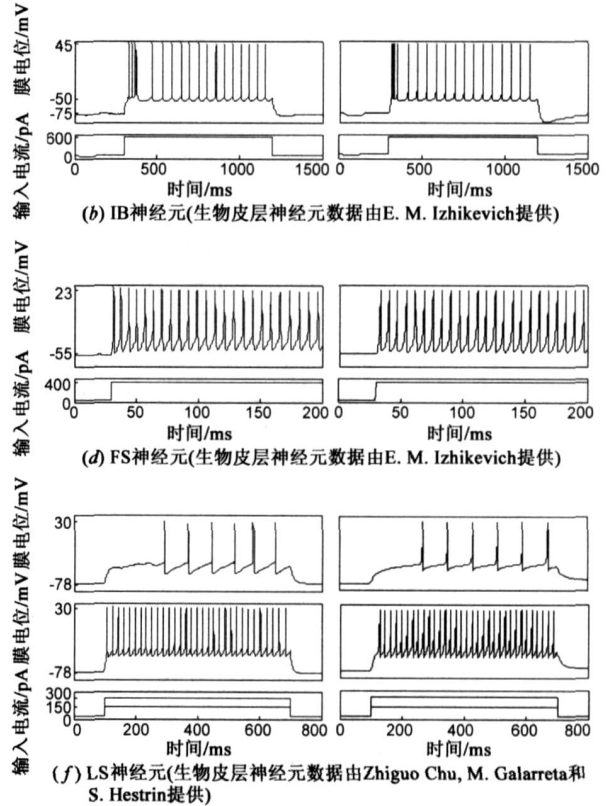
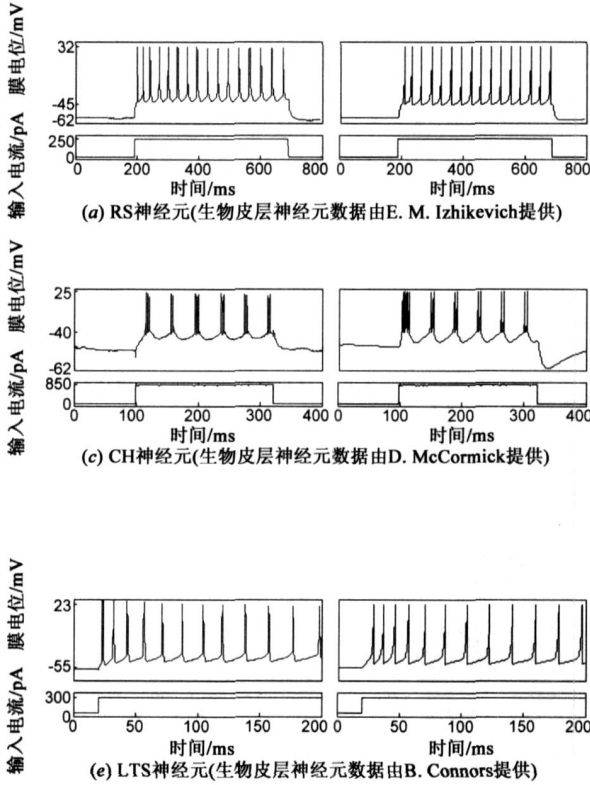


图3 皮层神经元测试数据与分段线性脉冲神经元模型模拟结果比较

表 2 分段线性脉冲神经元模型模拟皮层神经元的参数

神经元类型	生物皮层神经元	分段线性脉冲神经元模型参数									
		τ_m	τ_r	g	k	v_{rest}	v_{thresh}	v_{reset}	v_{peak}	Δu	R_{in}
RS 神经元	鼠的初级视皮层第 5 层锥状神经元	8	65	4	-0.65	-62	-42	-45	32	10	100
IB 神经元	鼠的初级视皮层第 5 层锥状神经元	15	150	10	0.1	-75	-50	-50	45	8	80
CH 神经元	猫的初级视皮层第 3 层锥状神经元	8	45	10	0.25	-62	-42	-40	25	21	80
FS 神经元	鼠的视觉皮层第 5 层中间神经元	6	3	8	3	-55	-45	-50	23	5	160
LTS 神经元	鼠的桶状皮层第 4 层中间神经元	15	45	15	1.2	-55	-45	-50	23	3	120
LS 神经元	鼠的视觉皮层第 1 层中间神经元	15	50	8	-0.45	-78	-45	-55	30	5	140

5 结论

本文提出了一种新的二维分段线性脉冲神经元模型, 其特点是: (1) 与 Hodgkin-Huxley 等生理模型相比, 虽然没有生物可解释性, 但具有与之相近的神经动力学特性, 并且可以实现大规模脉冲神经网络的实时模拟; (2)

与具有脉冲生成机制的非线性模型相比, 我们的模型是分段线性的, 其动力学分析简单, 而且可利用状态变量的解析式实现神经元性能的定量分析; (3) 与 Integrate and Fire 等线性模型相比, 该模型具有脉冲生成机制, 是真正的脉冲神经元模型, 可表达丰富的神经计算特性, 为智能行为的模拟提供了较好的实现工具。

参考文献:

- [1] Hodgkin A L, Huxley A F. A quantitative description of membrane and its application to conduction and excitation in nerve [J]. *Journal of Physiology*, 1952, 117(4): 500–544.
- [2] Krinskii V I, Kozyr Y M. Analysis of equations of excitable membranes. I. reduction of the Hodgkin-Huxley equations to a second order system [J]. *Biofizika*, 1973, 18(3): 506–511.
- [3] Morris C, Lecar H. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber [J]. *Biophysical Journal*, 1981, 35(1): 193–213.
- [4] FitzHugh R. Impulses and physiological states in models of nerve membrane [J]. *Biophysical Journal*, 1961, 1(6): 445–466.
- [5] Izhikevich E M. Simple model of spiking neurons [J]. *IEEE Transactions on Neural Networks*, 2003, 14(6): 1569–1572.
- [6] Brette R, Gerstner W. Adaptive exponential integrate-and-fire model as an effective description of neuronal activity [J]. *Journal of Neurophysiology*, 2005, 94(5): 3637–3642.
- [7] Lapique L. Recherches quantitatives sur l'excitation électrique des nerfs traitée comme une polarisation [J]. *Journal de Physiologie et Pathologie General*, 1907, 9: 620–635.
- [8] Izhikevich E M. Resonator and fire neurons [J]. *Neural Network*, 2001, 14(6–7): 883–894.
- [9] McKean H P. Nagumo's equation [J]. *Advances in Mathematics*, 1970, 4(3): 209–223.
- [10] Tonneier A, Gerstner W. Piecewise linear differential equations and integrate-and-fire neurons: Insights from two-dimensional membrane models [J]. *Physical Review E*, 2003, 67(2): 021908.
- [11] Sato Y D, Shiino M. Generalization of coupled spiking models and effects of the width of an action potential on synchronization phenomena [J]. *Physical Review E*, 2007, 75(1): 011909.
- [12] Storace M, Lino D, de Lange E. The Hindmarsh-Rose neuron model: Bifurcation analysis and piecewise linear approximations [J]. *Chaos*, 2008, 18(3): 033128.
- [13] Connors B W, Gutnick M J. Intrinsic firing patterns of diverse neocortical neurons [J]. *Trends in Neuroscience*, 1990, 13(3): 99–104.
- [14] Gray C M, McComick D A. Chattering cells: Superficial pyramidal neurons contributing to the generation of synchronous oscillations in the visual cortex [J]. *Science*, 1996, 274(5284): 109–113.
- [15] Gibson J R, Belerlein M, Connors B W. Two networks of electrically coupled inhibitory neurons in neocortex [J]. *Nature*, 1999, 402(6757): 75–79.
- [16] Tateno T, Harsch A, Robinson H P C. Threshold firing frequency-current relationships of neurons in rat somatosensory cortex: Type 1 and type 2 dynamics [J]. *Journal of Neurophysiology*, 2004, 92(4): 2283–2294.

作者简介:



简想红 男, 1976 年生于甘肃天水. 哈尔滨工业大学计算机科学与技术学院博士研究生. 研究方向为神经网络、进化计算.

E-mail: waih@hit.edu.cn



张田文 男, 1940 年生于辽宁大连. 哈尔滨工业大学计算机科学与技术学院教授, 博士生导师. 研究方向为虚拟现实、主动视觉、小波信号处理、自然计算、人工生命.