

神经元模型对比分析

徐冷风 李传东 陈玲

Contrastive analysis of neuron model

Xu Ling-Feng Li Chuan-Dong Chen Ling

引用信息 Citation: *Acta Physica Sinica*, 65, 240701 (2016) DOI: 10.7498/aps.65.240701

在线阅读 View online: <http://dx.doi.org/10.7498/aps.65.240701>

当期内容 View table of contents: <http://wulixb.iphy.ac.cn/CN/Y2016/V65/I24>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

基于混沌神经网络的盲检测改进新算法

Novel improved blind detection algorithms based on chaotic neural networks

物理学报.2014, 63(6): 060701 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.63.060701>

基于幅值相位型离散 Hopfield 神经网络的多进制振幅键控盲检测

Blind detection of M-ary quaternary phase shift keying signals by a complex Hopfield neural network with amplitude-phase-type hard-multistate-activation-function

物理学报.2012, 61(14): 140701 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.61.140701>

一种具有正弦基函数权值的反馈型神经网络模型

A feedback neural network with weights of sinusoidal functions

物理学报.2012, 61(7): 070701 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.61.070701>

复数多值离散 Hopfield 神经网络的稳定性研究

Blind detection algorithm of complex multi-valued discrete Hopfield network

物理学报.2011, 60(9): 090703 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.60.090703>

一类不确定离散混沌系统的自抗扰控制器与小脑神经网络并行优化控制

ADRC and CMAC combined optimization and control for a class of discrete-time uncertain chaotic systems

物理学报.2011, 60(3): 030701 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.60.030701>

综述

神经元模型对比分析*

徐泠风¹⁾²⁾ 李传东^{1)†} 陈玲¹⁾

1)(西南大学电子信息工程学院, 重庆 400715)

2)(中国科学技术大学信息科学技术学院, 合肥 230027)

(2016年7月23日收到; 2016年8月30日收到修改稿)

近年来, 生物神经元模型的建立与应用已经获得了越来越多的关注, 逐渐成为神经科学的一个重要分支. 神经元模型不仅在仿生学、存储器设计、逻辑运算、信号处理等方面有重大应用, 对分析研究神经系统的动力学特性也具有重要意义. 本文总结了自1907年第一个神经元模型建立以来的发展历程, 归纳出17种最具代表性的数学模型, 分为电导依赖模型和非电导依赖模型进行比较分析, 重点展示包括最新神经芯片 TrueNorth 上的神经元在内的5种经典模型, 分析其仿真特性, 以及电路实现的需求, 方便研究者根据具体需求选择和改进神经元模型.

关键词: 神经元模型, 电导依赖模型, 非电导依赖模型, TrueNorth

PACS: 07.05.Mh, 87.19.lj, 87.85.dq

DOI: 10.7498/aps.65.240701

1 引言

生物神经网络历来是人工智能模拟的重点对象, 通过对其基本结构的探究, 人们可以构建高效率、低功耗的神经网络, 从而有力推动相关领域的进步. 近年来, 由于忆阻器和深度学习等的发现, 类脑学习和神经形态计算成为了研究的热点. 忆阻器作为一种天然的突触, 引领着神经形态电路向着纳米级发展. 而相较于突触的单一结构和功能, 神经元的结构和功能则复杂得多. 由于神经网络功能和结构的多样化, 研究者对神经元的要求越来越高. 一方面, 神经元模型必须尽可能逼近生物神经元的行为模式, 以便人们构建大型神经网络, 探索生物神经系统的反应机制和工作原理. 另一方面, 根据电路和算法上的需求, 神经元模型必须以尽可能简单的结构实现相应的功能, 从而使大规模集成

与生产成为可能. 神经元模型的发展与神经科学的发展息息相关. 随着生物神经元研究的深入和神经网络研究的推进, 神经元模型的数学表达和物理实现在不断完善和丰富.

神经元的发展历程贯穿整个神经网络的发展史, 百年来经历了“电导依赖模型”—“非电导依赖模型”—“电导依赖模型与非电导依赖模型结合”这三个阶段.

前期, 人们对神经元的认识还不完善, 遵循 Hodgkin-Huxley (H-H) 模型的模式, 期望提出能完整模拟神经元结构的电导依赖模型, 这一研究风潮一直持续到20世纪70, 80年代. 随着研究的深入, 人们渐渐意识到, 用电导依赖模型实现神经元模拟是低效且具有局限性的, 非电导依赖模型的地位因而逐渐增高. 从20世纪80年代起至21世纪初, 多种非电导依赖模型被提出, 而电导依赖模型的发展则有所放缓. 近十年来, 研究者对于神经元的行为

* 国家自然科学基金(批准号: 61374078, 61503307)、重庆市基础与前沿技术研究项目(批准号: cstc2015jcyjBX0052, cstc2016jcyjA0261)、中央高校基本科研业务费专项资金(批准号: XDJK2015C079)和博士后科学基金(批准号: 2016M590854)资助的课题.

† 通信作者. E-mail: licdswu@163.com

方式已经有了较为完善的认识, 以Izhikevich为首的科学家开始探索建立既具有丰富的生理学特性、又具有极高的运算效率的综合模型, 并取得了一系列突破.

TrueNorth类脑芯片的推出则将神经科学推向了又一个高峰. 本文对神经元模型进行了归纳总结, 以帮助研究人员快速了解和掌握经典的神经元模型, 并将其改进应用到传统神经行为研究、存储器设计^[1]、逻辑运算^[2]、信号处理^[3,4]等领域中.

2 神经元模型发展历程

神经元模型可以分为两类. 其一是现象级 (phenomenological) 或非电导依赖 (conductance-independent) 的模型, 旨在使用抽象的数学语言描述神经元的输入输出行为, 而不在意神经元的具体生理结构. 其二是生物物理级 (biophysical), 或电导依赖 (conductance-dependent) 的模型, 旨在通过模拟神经元细胞膜的具体电生理学特性, 重构其导电通道, 达到模拟神经元行为的目的.

在过去的一百多年中, 这两类模型的研究交替进步、共同发展, 可以将其分为三个时间段: 1900年代到1940年代, 1950年代到1990年代, 2000年至今.

1900年代到1940年代是神经元建模研究的

草创时期, 代表人物有法国生理学家Lapicque^[5] (Abbott^[6]及Brunel等^[7]对其工作进行了详细介绍), 神经学家McCulloch和逻辑学家Pitts^[8]等. 这一时代的多位科学家对神经元的行为进行了细致的研究, 只是碍于缺乏实验积累和实验条件, 人们还不能提出具有概括性的模型, 描述神经元的诸多行为. 但他们的研究^[9-14]为下一时代多种经典神经元模型的建立奠定了基础.

1950年代到1990年代这半个世纪中, 随着对神经元的研究进一步深入, 人们终于有能力提出具有生物物理基础的模型, 对复杂的神经元行为进行模拟^[15-26]. 这一时代前半段主要围绕Hodgkin和Huxley^[27]于1952年提出的H-H模型. 在该模型提出之后的几十年中, 一部分研究者一直致力于在保留其模拟特性的同时, 对其进行简化^[28-33]. 另一方面, 非电导依赖模型的理论也在进步, 如1961年Fitzhugh^[34]提出了著名的Fitzhugh-Nagumo模型.

到了20世纪70, 80年代, 神经元模型进入飞速发展时期, 多种经典的非电导依赖模型、电导依赖模型被提出^[35-48]. 在这段时间里, 研究者一方面逐渐发现H-H模型的局限性, 并着手对其进行修改, 一方面困扰于神经元模型在持续电流刺激下产生的各种重复放电行为 (repetitive spiking), 试图建立模型描述其复杂动态特性^[49-58].

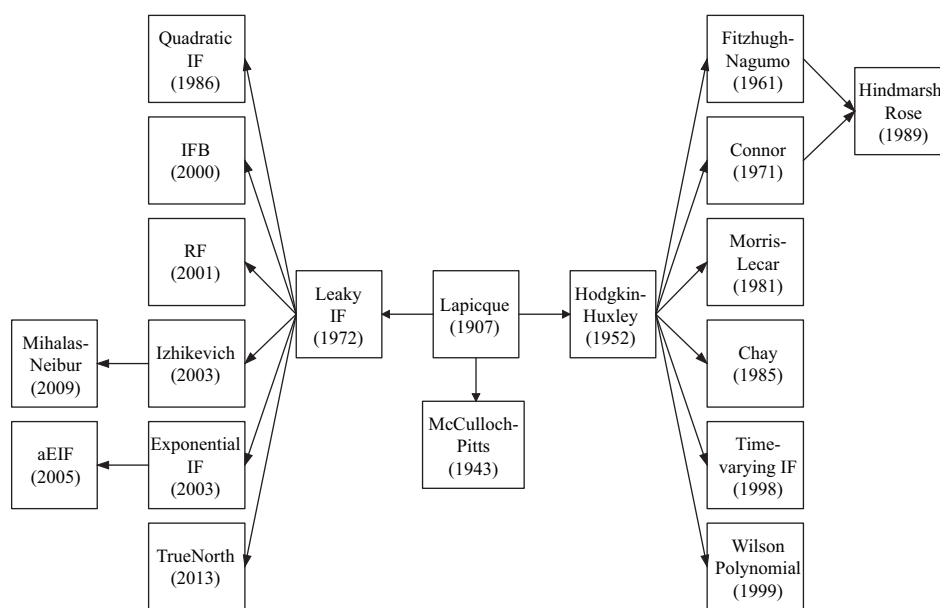


图1 神经元模型发展史

Fig. 1. History of neuron model.

20世纪90年代以来, 研究者们对神经元的行为已经有了较为清晰的认识^[59-82]. 一方面, 研究者开始细致考察神经元的其他复杂行为, 如对频率、幅度不停变化的刺激的反应, 而不仅仅限于恒定直流电流刺激下的重复放电. 另一方面, 人们已经不再满足于修改H-H模型, 而是着手于将其与IF模型统一, 从而得到既具有IF (Integrate-and-Fire)

模型特点(简单易用)又具有H-H模型特点(模拟准确、拥有丰富生理学含义)的模型. 最后, 神经元模型的建模对象开始精细化, 出现了多种针对特定一类神经细胞的精确模型.

具体每一时代的主要成就列于表1, 各神经元模型之间的时间关系如图1所示.

表1 各时代主要成就
Table 1. Major contribution of each generation.

时间阶段	主要成就
1900年代到1940年代	1902 Bernstein ^[9] 提出膜学说
	1907 Lapique模型被提出 ^[5]
	1939 Hodgkin ^[10] 测定神经元静息细胞膜两侧电位差
	1943 McCulloch-Pitts模型被提出 ^[8]
	1949 Hodgkin和Katz ^[11] 做了“钠离子对枪乌贼大纤维中产生的动作电位的作用”实验, 首次使用电压钳技术
1950年代到1990年代	1952 Hodgkin-Huxley模型被提出 ^[27] , Hodgkin等 ^[15] 提出钠学说
	1961 Fitzhugh-Nagumo模型被提出 ^[34]
	1972 Lapique模型被命名为Integrate-and-Fire模型 ^[25]
	1977 Connor模型于1971年被提出 ^[35] , 1977年被进一步改进 ^[36]
	1981 Morris-Lecar模型被提出 ^[37]
	1985 Chay模型被提出 ^[39]
	1986 Quadratic IF模型被提出 ^[41]
	1989 Hindmarsh等分别在1982, 1984, 1985提出三个非电导依赖模型 ^[42-44] , 综合后于1989年提出第四个模型 ^[45]
1999 Wilson Polynomial模型被提出 ^[67]	
2000年至今	2000 Integrate-and-Fire-or-Burst(IFB)模型被提出 ^[3]
	2001 Izhikevich ^[93] 提出了Resonate-and-Fire(RF)模型
	2003 Izhikevich ^[95] 总结对比已有模型, 并提出Izhikevich模型, Exponential IF模型被提出 ^[4]
	2005 Adaptive Exponential Integrate-and-Fire(aEIF)模型被提出 ^[97]
	2009 Mihalas-Neibur模型被提出 ^[98]
	2013 IBM公布TrueNorth芯片 ^[2]

3 模型对比分析

本节对上文提出的17个经典神经元模型从模型的复杂度、建模对象和模型特点三个方面进行比较分析, 如表2所列, 其对应的典型重复放电波形

如图2所示. 从图2可见, 不同模型虽然都具有“整合-放电-复位”的神经元激活过程, 但具体每一过程所需的时间各有不同, 这导致其激发曲线呈现不同的形态. 由此, 不同神经元对神经网络在特定时间的行为和演变会产生不同影响, 从而导致不同的输出结果.

表2 17个经典神经元模型
Table 2. 17 Canonical neuron models.

模型类型	模型名称	模型维数	参量个数	建模对象	模型特点
电 导 依 赖 模 型	Hodgkin-Huxley [27]	4	7	枪乌贼巨大神经纤维	可模拟大量行为, 参数有明确生理学含义. 但动态变量过多, 仿真实现困难. 不适于网络仿真
	Connor [36]	6	9	软体动物神经元、甲壳纲生物神经元	引入 A 电流验证重复放电频率与外电流幅度关系. 但极为复杂且对 K 通道和 A 通道描述有失误
	Morris-Lecar [37]	3(原模型) 2(简化模型)	13(原模型) 12(简化模型)	藤壶巨大肌肉神经纤维	较简化, 但不能模拟簇放电. 模型包含双曲正切和双曲余弦, 复杂度降低有限, 不适于网络仿真
	Chay [39]	3	11	心肌细胞、神经元、胰岛 β 细胞	可模拟神经元和分泌细胞行为, 及多种簇放电, 首个能简单描述自发混沌的模型. 仿真较为困难
	Rose-Hindmarsh [45]	6(原模型) 2(简化模型)	15(原模型) 13(简化模型)	蜗牛神经元、丘脑神经元	可精简到二维, 具有独特狭窄通道特性. 复杂度低, 但仅适用于具有 A 电流的神经元
Wilson-Polynomial [67]	4	7	哺乳动物新皮质神经元	模拟新皮质神经元行为, 表达简单, 仿真时长短, 适于网络仿真但参数难调整, Ca 电流描述有误	
非 电 类 导 模 依 赖 模 型 其 他	Leaky IF [21]	1	5	青蛙坐骨神经对电压的反应	仿真时间短, 适于低真实度要求的仿真. 仅能模拟极少神经行为, 缺乏对复位和恢复过程的模拟
	Quadratic IF [41]	1	3	Canonical Type I 模型的特例	简单易用, 适用于大型网络仿真. 阈值可变, 因而可以模拟丰富的神经元行为
	Time-varying IF [66]	1	4	修改 Leaky IF 得到	修正 Leaky IF 无法预测重复放电频率的缺陷. 不能模拟频率适应性, 且仍具有固定阈值
	IFB [3]	1	11	丘脑传递神经元	使用双阈值模拟丘脑传递神经元的行为. 结构简单, 适于网络仿真. 但对真实输入有效性待考
	RF [93]	2	2	有频率选择性的神经元	直观解释频率选择性, 运算高效, 可网络仿真. 缺乏生理含义, 无法模拟簇放电和频率适应性
	Izhikevich [95]	2	5	皮层和丘脑神经元	可模拟皮层神经元所有已知神经行为, 结构简单, 生理含义丰富, 运算效率高, 适于网络仿真
	Exponential IF [4]	1	7	皮层神经元	指数函数描述 Na 通道活化, 结构简单, 能力接近电导依赖模型
	aEIF [97]	2	9	对 Exponential IF 的改进	能力接近电导依赖模型, 参数易提取且抗噪能力较强, 结构较简单, 适合模拟皮层神经元行为
	Fitzhugh-Nagumo [34]	2	4	出于对 H-H 的简化	电路实现简单且没有固定阈值, 可模拟多种神经元行为. 但不能模拟自发混沌和簇放电
	Mihalas-Neibur [98]	4	14	皮层神经元	引入电压依赖的阈值. 系数能组成三角矩阵的形式, 方便对角化求解. 但无法模拟可变阈值
TrueNorth [2]	1	14	皮层神经元	可模拟多种行为, 平衡了模拟能力和物理实现成本, 低功耗、高效率、占地小	

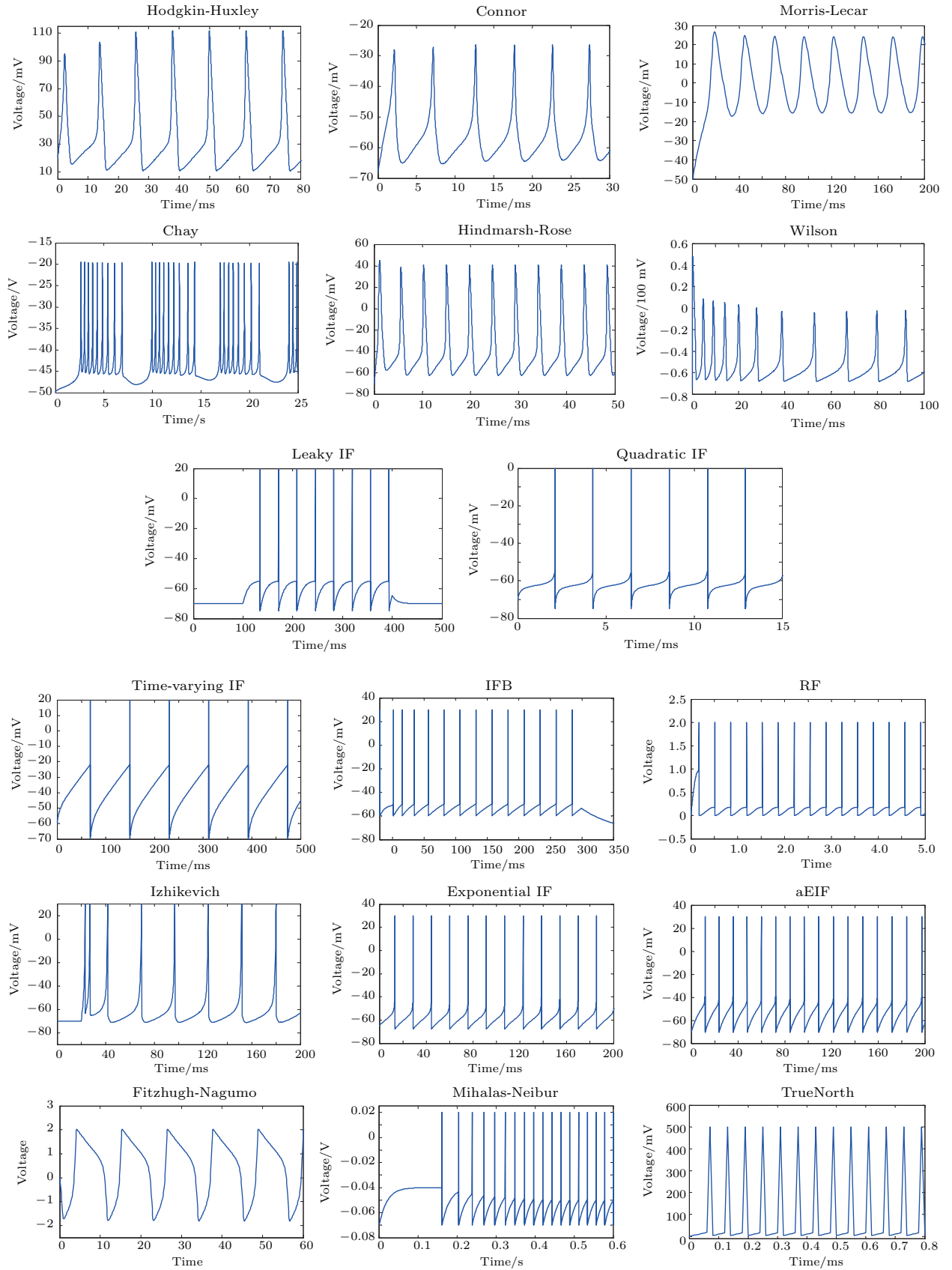


图2 17种神经元模型的重复放电波形

Fig. 2. Repetitive spiking of 17 neuron models.

4 经典神经元模型

经过总结筛选, 本节重点介绍影响力比较大的五个经典模型: H-H 模型、IF 模型、Fitzhugh-Nagumo 模型、Izhikevich 模型以及 TrueNorth 模型.

4.1 Hodgkin-Huxley 模型

1952年, Hodgkin 和 Huxley^[27]发表了重要的论文, 其中, 他们提出了一种根据其在枪乌贼巨大神经纤维上的实验结果推导而来的经验模型, 也就是H-H模型. 神经元的电导依赖模型, 大都仿照H-H模型, 因此也可以将其称为H-H类模型(Hodgkin-Huxley-type model). H-H模型的表达式如下:

$$I = C_M \frac{dV}{dt} + \bar{g}_K n^4 (V - V_K) + \bar{g}_{Na} m^3 (V - V_{Na}) + \bar{g}_l m^3 (V - V_l), \quad (1)$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n (1 - n) - \beta_n n, \quad (2)$$

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m (1 - m) - \beta_m m, \quad (3)$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h (1 - h) - \beta_h h, \quad (4)$$

其中, I 是膜电流的总和; V 是膜电位; V_K, V_{Na}, V_l 分别代表K电导、Na电导、漏电导的平衡电位; C_M 是单位面积的膜电容; 对于K通道, \bar{g}_K 为K电导的最大值; n 为一个在 $[0, 1]$ 之间的变量, 代表K离子在打开K通道的正确位置的概率; α_n 决定离子从外向内运动的速度, 即K通道从关闭到开放的速度; β_n 代表从内向外的速度, 即K通道从开放到关闭的速度.

类似地, 对于Na通道, \bar{g}_{Na} 为Na电导的最大值. m 是Na通道活化参数, 代表活化的Na离子在膜内部占的比例, $1 - m$ 则代表膜外活化Na离子占的比例. h 是Na通道失活化参数, 代表失活化Na离子在膜外占的比例, $1 - h$ 代表失活化Na离子在膜内的比例. m 和 h 都在 $[0, 1]$ 之间变化, 当 $h = 0$ 时, 通道完全失活化, 当 $h = 1$ 时, 通道不失活. $\alpha_m, \alpha_h, \beta_m, \beta_h$ 都是速度参数, \bar{g}_l 为漏电导的最大值.

各个速度参数可由下式求得:

$$\alpha_n = 0.01(V + 10)/[(V + 10)/10 - 1], \quad (5)$$

$$\beta_n = 0.125 \exp(V/80), \quad (6)$$

$$\alpha_m = \frac{0.1(V + 25)}{\exp\left(\frac{V + 25}{10}\right) - 1}, \quad (7)$$

$$\beta_m = 4 \exp(V/18), \quad (8)$$

$$\alpha_h = 0.07 \exp(V/20), \quad (9)$$

$$\beta_h = \frac{1}{\exp\left(\frac{V + 30}{10}\right) + 1}. \quad (10)$$

通过修改参数, H-H模型可以模拟大量神经元行为, 它所包含的参数既具有明确的生理学含义, 又可以通过实验测量获得. 不只是神经元行为模拟方面, 在研究突触整合、树突结构以及其他与单个神经元的动态特性相关的问题时, H-H模型都是有力的研究工具. H-H模型还为后人建立电导依赖模型指出了一条明路.

然而, H-H模型的缺点亦非常明显, 那就是它太过复杂. 动态变量过多, 意味着难以分析各变量的行为以及变量之间的关系. 尤其是当人们想要具体研究某一特定行为时, H-H模型繁复的参数设置和过于丰富的动态行为反而可能模糊化单一的行为, 从而对研究造成阻碍^[93].

Izhikevich通过实际仿真表明, 要模拟H-H模型在1 ms内的行为, 需要进行1200次浮点运算, 这是其他电导依赖模型的2到7倍, 是其他非电导依赖模型的几十倍. 因此, H-H模型仅能胜任少量神经元的仿真, 完全不适合大型网络仿真^[82].

4.2 原始IF模型及Leaky IF模型

以Lapicque于1907年提出的模型^[5]为蓝本, 具有“整合-放电”(integrate-fire)特性的模型, 都可以被称为IF类模型^[96](IF-type model), 它是非电导依赖模型的一大分支.

几十年来, 人们主要从三个方面设计IF类模型. 第一, 如Quadratic IF模型和Exponential IF模型等, 将Leaky IF中固定的电压阈值变成更加符合实际的一片阈值空间. 第二, 如RF模型和aEIF模型, 在IF中增加新变量, 由此扩展IF模型可以模拟的范围. 第三, 将实验中普通的电流刺激变成更符合实际的导电通道刺激, 使建模依照的数据更加可靠, 由此建立的IF模型自然更加符合实际.

最初的IF模型还并不完整, 它仅仅只是指出可以用一个电容和一个电阻构成电路模拟神经元的细胞膜, 如图3所示.

显然, 这个模型既不能产生动作电位, 也不能完成复位. 其表达式为

$$I(t) = C \frac{dV(t)}{dt}. \quad (11)$$

第一个真正可以在一定程度上模拟神经元行为的 IF 模型是 Leaky IF 模型. 它的表达式为

$$\tau \frac{dV(t)}{dt} = V_{eq} - V(t) + RI(t), \quad (12)$$

其中, 时间常数 $\tau = RC$, 且 $V(t)$ 必须减去平衡电位 V_{eq} ; R 为等效电阻, I 为外加电流.

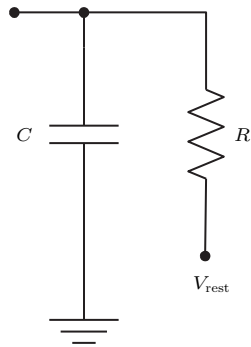


图3 原始IF模型

Fig. 3. Original IF model.

Leaky IF 可以模拟神经元的紧张性峰放电 (tonic spiking)、第一类可激活性 (class 1 excitability), 作为一个积分器神经元模型, 外来刺激频率越高, 它的激活概率越大. 因其简单性, Leaky IF 模型所需仿真时间最短, 因而适用于大型网络仿真及对模型真实度要求较低的仿真. 然而, 正是由于过分简单, 除了以上提到的三种神经元行为外, Leaky IF 几乎无法模拟任何其他行为, 包括紧张性簇放电 (tonic bursting)、反跳峰放电 (rebound spiking)、双稳态 (bistability) 等, 由于阈值固定, 它也无法模拟神经元的次阈值振荡 (subthreshold oscillation)、可变阈值 (threshold variability)、延迟放电 (spike latency) 等行为 [82].

Stevens 和 Zador [66] 的实验指出, 相同参数下, Leaky IF 对于重复放电的预测放电频率比真实神经元足足高了三倍. 仔细检查模型的工作方式就能发现, 实际的神经元在产生动作电位后, 膜电位会以一个较为光滑的凹轨迹下降和上升, 而 Leaky IF 模型中的膜电位则是在动作电位产生后立刻降低到重置电位, 并以一个凸轨迹上升靠近阈值电位. 显然, 由于缺乏对神经元充电过程和复位过程的模拟, Leaky IF 模型成为所有生物神经元模型中效果

较差的一种. 尽管如此, 作为刻画大脑皮层神经发放活动的重要模型, Leaky IF 模型依然被广泛用于如今的大脑皮层动力学研究中.

4.3 Fitzhugh-Nagumo 模型

自从 H-H 模型被提出后, 人们一直困扰于其复杂性. 为了仿真 H-H 模型, 研究者不得不建立占据四层楼的电子管计算机以完成运算. 1961 年, Fitzhugh [34] 结合 Bonhoeffer [12] 的研究成果和范德波尔方程 (van der Pol equation), 提出了一个简易的非电导依赖模型, 并将其命名为 Bonhoeffer-van der Pol 模型 (BVP 模型). 1962 年, 日本工程师 Nagumo 等 [19] 利用隧道二极管建立了 BVP 模型的等效电路. 自此以后, 该模型就被人们称为 Fitzhugh-Nagumo 模型 (图 4).

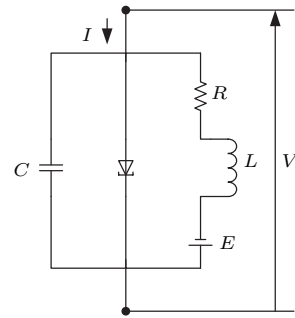


图4 Fitzhugh-Nagumo 模型的等效电路

Fig. 4. Equivalent circuit of Fitzhugh-Nagumo model.

相比于 H-H 模型, Fitzhugh-Nagumo 模型结构更为简单, 即使以 20 世纪 60 年代的技术, 仅需要建造两个乘法器电路即可完成仿真. 它的表达式如下:

$$\frac{dV}{dt} = c \left(W + V - \frac{1}{3} V^3 + z \right), \quad (13)$$

$$\frac{dW}{dt} = - (V - a + bW) / c. \quad (14)$$

可见, 其中包含 2 个动态变量, V 为膜电位, 它可以通过正反馈产生动作电位; W 为恢复变量, 它通过负反馈控制系统的重置; a, b, c, z 为常量, 每次仿真时可取不同值.

类似 H-H 模型, Fitzhugh-Nagumo 模型没有固定的阈值, 因此可以模拟更多神经元行为. 其中具有代表性的有阳极突变激活 (anode break excitation) 现象和输入适应性 (accommodation). 然而, 由于该模型仅由两个常微分方程构成, 复杂

度有限, 因而不能模拟自发混沌现象 (endogenous chaos) 或簇放电现象. 根据 Izhikevich 的仿真, 模拟该模型 1 ms 的行为需要 72 次浮点运算 [82].

4.4 Izhikevich 模型

2001 年, Izhikevich [93] 发表了一篇短文, 提出了一个 RF 模型. 在这篇文章中, Izhikevich 对神经元的建模进行了初步分类, 将其分为积分器 (integrator) 和共振器 (resonator) 两种.

紧接着 RF 模型的提出, Izhikevich 对神经元的动态特性进行了更为细致的研究, 并在接下来的几年中发表了一系列论文, 对神经元的行为、神经元模型的建模进行了高屋建瓴的概括 [70,82]. 在 2003 年末, Izhikevich [95] 发表了另一个神经元模型, 该模型相比 RF 模型更为优越, 可以展现皮层神经元所有已知的神经行为, 且结构简单, 仅需要 13 次浮点运算即可完成 1 ms 的仿真, 因而即使使用笔记本电脑就能对上千个神经元组成的网络进行仿真. Izhikevich 模型还具有丰富的生理学含义, 其中的每一个参数都有对应的意义. 正如 Izhikevich 本人所说, 长久以来神经元模型直观性与运算效率的矛盾, 从这一模型开始便不复存在.

Izhikevich 模型的表述如下:

$$\frac{dV}{dt} = 0.04V^2 + 5V + 140 - u + I, \quad (15)$$

$$\frac{du}{dt} = a(bV - u), \quad (16)$$

其中, V 代表膜电位, u 为膜恢复变量, 包含了 K 电流的活化与 Na 电流的失活; I 为外加电流. 当 $V \geq 30$ mV 时, 令 $V = c$, $u = u + d$.

模型之所以选择 $0.04V^2 + 5V + 140$ 这个表达式是出于对皮层神经元行为特性和结果的量纲的双重考虑. 选用这一形式最能贴合皮层神经元的行为, 同时保证膜电位变量 V 的单位是 mV, 时间 t 的单位是 ms. Izhikevich 模型没有固定的阈值, 根据之前的激活情况, 其阈值在 -55 mV 到 -40 mV 之间.

(15) 式和 (16) 式中的 a , b , c 和 d 都有对应的生理学意义. a 描述恢复变量 u 的变化速率, a 越小, 恢复越慢, 仿真中一般设 $a = 0.02$. b 描述恢复变量对膜电位在阈值附近的波动的敏感程度, b 越大, V 和 u 的联系越紧密, 可能导致次阈值振荡等行为, 仿真时一般取 $b = 0.2$. b 与 a 的相对大小决定模型

是积分器模型还是共振器模型, $b < a$ 时是积分器, $b > a$ 时是共振器. c 描述神经元激活后在 K 电流的影响下膜电位的重置值, 一般为 -65 mV. d 描述激活后 K 电导、Na 电导对恢复变量的重置值, 通常为 $d = 2$.

通过调整参数, Izhikevich 模型可以模拟超过 20 种神经元行为. 对于皮层神经元、丘脑神经元的行为, Izhikevich 模型具有极高的精确度.

4.5 TrueNorth 模型

TrueNorth 模型是 2013 年 IBM 推出的类脑运算芯片 TrueNorth 所使用的神经元模型 [2]. 它拥有 12 种模式, 4 种漏电压模式 (leak mode), 2 种阈值模式 (threshold mode), 6 种重置模式 (reset mode).

TrueNorth 的完整表达式 (包含所有模式) 如下:

突触整合

$$V_j(t) = V_j(t-1) + \sum_{i=0}^{255} A_i(t)w_{i,j} \left[(1 - b_j^{G_i})s_j^{G_i} + b_j^{G_i}F(s_j^{G_i}, \rho_{i,j})\text{sgn}(s_j^{G_i}) \right]; \quad (17)$$

漏电压整合

$$\Omega = (1 - \epsilon_j) + \epsilon_j \text{sgn}(V_j(t)); \quad (18)$$

$$V_j(t) = V_j(t) + \Omega[(1 - c_j^\lambda)\lambda_j + c_j^\lambda F(\lambda_j, \rho_j^\lambda)\text{sgn}(\lambda_j)]; \quad (19)$$

阈值比较, 激发放电, 复位

$$\eta_j = \rho_j^T \& M_j; \quad (20)$$

if $V_j(t) \geq \alpha_j + \eta_j$,

尖峰脉冲

$$V_j(t) = \delta(\gamma_j)R_j + \delta(\gamma_{j-1})[V_j(t) - (\alpha_j + \eta_j)] + \delta(\gamma_{j-2})V_j(t), \quad (21)$$

elseif $V_j(t) < -[\beta_j\kappa_j + (\beta_j + \eta_j)(1 - \kappa_j)]$,

$$V_j(t) = -\beta_j\kappa_j + \{-\delta(\gamma_j)R_j + \delta(\gamma_j - 1)[V_j(t) + (\beta_j + \eta_j)] + \delta(\gamma_j - 2)V_j(t)\}(1 - \kappa_j). \quad (22)$$

endif.

其中各参数的意义及其格式列于表 3. 表中, 黑线下方的参数是可以用户自定义的. 表达式中使用的

函数如下:

$$\text{sgn}(x) = \begin{cases} -1, & \text{if } x < 0, \\ 0, & \text{if } x = 0, \\ 1, & \text{if } x > 0; \end{cases} \quad (23)$$

$$F(s, \rho) = \begin{cases} 1, & \text{if } |s| \geq \rho, \\ 0, & \text{if else;} \end{cases} \quad (24)$$

$$\delta(x) = \begin{cases} 1, & \text{if } x = 0, \\ 0, & \text{if else.} \end{cases} \quad (25)$$

表3 TrueNorth 模型参数
Table 3. Parameters of TrueNorth model.

参数	符号	格式
膜电位	$V_j(t)$	signed int
时间步长	t	unsigned int
对第 i 个轴突的输入	$A_i(t)$	{0,1}
突触权值随机数	$\rho_{i,j}$	unsigned int
漏电压随机数	ρ_j^λ	unsigned int
阈值随机数 (drawn)	ρ_j^T	unsigned int
阈值随机数 (masked)	η_j	unsigned int
漏电压方向变量	Ω	{-1, 0, 1}
突触 (第 i 个轴突, 第 j 个神经元)	$w_{i,j}$	{0,1}
第 i 个轴突的类型	G_i	{0,1,2,3}
突触权值	$s_j^{G_i}$	signed int
突触权值模式	$b_j^{G_i}$	{0,1}
反向漏电压标志	ϵ_j	{0,1}
漏电压权值	λ_j	signed int
漏电压权值模式	c_j^λ	{0,1}
正阈值	α_j	unsigned int
负阈值	β_j	unsigned int
阈值比较随机数	M_j	unsigned int
重置电压	R_j	signed int
阈值模式	κ_j	{0,1}
重置模式	γ_j	{0,1,2}
PRNG 随机种子初值	ρ_j^{seed}	unsigned int

模型的表达式看似复杂, 其实大多数部分可以通过设置参数直接消去. 通过设置漏电压模式 (由 λ_j 和 ϵ_j 决定)、阈值模式 (由 κ_j 决定)、重置模式 (由 γ_j 决定, 同时与 κ_j 的值有关), 结合随机阈值 (设置 $M_j \neq 0$)、随机突触权值 (设置 $b_j^{G_i} = 1$)、随

机漏电压整合 (设置 $c_j^\lambda = 1$) 以及具体的电路搭建, TrueNorth 模型可以模拟超过 20 种神经元行为.

TrueNorth 模型平衡了模拟能力和物理实现成本, 在支持丰富的行为模拟的同时, 还具有低耗能、高效率、占地小的优点. 该模型使用 1272 个逻辑门即可实现 (924 个实现模型运算, 348 个用于构成随机数生成器).

5 结 论

20 世纪以来, 神经元模型的研究大多止步于纯数学推导, 许多经典的神经元模型尽管表现优秀, 却难以获得足够简洁的电路实现, 因而无法投入应用. H-H 模型和 IF 模型是神经网络电路中应用比较多的模型. 不过 H-H 模型动力学过于复杂, 不利于大规模集成, 而 IF 模型则过于简单, 难以表现出丰富的神经元行为. TrueNorth 神经元的实现方式为神经元模型的电路实现提供了新的思路, 即在结合电导依赖模型和非电导依赖模型的特点的同时, 进一步向物理实现的便捷性靠拢. 不过, 由于神经元和神经网络的多样性, 在构建神经元模型的时候, 必须思考以下三个问题, 才能构建高效有针对性的神经元模型:

- 1) 针对不同的研究对象和应用目的, 神经元模型应该具备怎样的行为特性?
- 2) 神经元模型的电路实现能够支持多大规模的神经网络集成?
- 3) 在神经元的特性和网络的集成度上如何平衡从而实现网络功能的最优化?

这三个问题也是在以后的神经网络构建中, 为确定最适用的神经元模型所要重点解决的问题.

参考文献

[1] Durstewitz D, Seamans J K, Sejnowski T J 2000 *Nat. Neurosci.* **3** 1184

[2] Cassidy A S, Merolla P, Arthur J V, Esser S K, Jackson B, Alvarez-Icaza R, Datta P, Sawada Jun, Wong T M, Feldman V, Amir A, Rubin D B, Akopyan F, McQuinn E, Risk W P, Modha D S 2013 *The 2013 International Joint Conference on Neural Networks (IJCNN)* Dallas, USA, August 4–9, 2013 p1

[3] Smith G D, Cox C L, Sherman S M, Rinzal J 2000 *J. Neurophysiol.* **83** 588

[4] Fourcaud-Trocmé D, Hansel D, van Vreeswijk C, Brunel N 2003 *J. Neurosci.* **23** 11628

- [5] Lapicque L 1907 *J. Physiol. Pathol. Gen.* **9** 620
- [6] Abbott L F 1999 *Brain Res. Bull.* **50** 303
- [7] Brunel N, van Rossum M C W 2007 *Biol. Cybern.* **97** 337
- [8] McCulloch W S, Pitts W 1943 *Bull. Math. Biol.* **5** 115
- [9] Bernstein J 1902 *Pflügers Arch.* **92** 521
- [10] Hodgkin A L 1939 *J. Physiol.* **94** 560
- [11] Hodgkin A L, Katz B 1949 *J. Physiol.* **108** 37
- [12] Bonhoeffer K F 1948 *J. Gen. Physiol.* **32** 69
- [13] Hodgkin A L 1948 *J. Physiol.* **107** 165
- [14] Hebb D O 1949 *The Organization of Behavior: A Neuropsychological Theory* (1st Ed.) (London: Chapman & Hall) pp17–78
- [15] Hodgkin A L, Huxley A F, Katz B 1952 *J. Physiol.* **116** 424
- [16] Eccles J C, Eccles R M, Lundberg A 1957 *J. Physiol.* **137** 22
- [17] Rosenblatt F 1958 *Psychol. Rev.* **65** 386
- [18] Fitzhugh R 1960 *J. Gen. Physiol.* **43** 867
- [19] Nagumo J, Arimoto S, Yoshizawa S 1962 *Proc. IRE* **50** 2061
- [20] Fuortes M G F, Mantegazzini F 1962 *J. Gen. Physiol.* **45** 1163
- [21] Stein R B 1965 *Biophys. J.* **5** 173
- [22] Geisler C D, Goldberg J M 1966 *Biophys. J.* **6** 53
- [23] Rall W 1967 *J. Neurophysiol.* **30** 1138
- [24] Stein R B 1967 *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* **167** 64
- [25] Knight B W 1972 *J. Gen. Physiol.* **59** 734
- [26] Kernell D, Sjöholm H 1973 *Acta Physiol. Scand.* **87** 40
- [27] Hodgkin A L, Huxley A F 1952 *J. Physiol.* **117** 500
- [28] Shapiro B I, Lenherr F K 1972 *Biophys. J.* **12** 1145
- [29] Krinskii V I, Iu M K 1973 *Biofizika* **18** 506
- [30] Krinskii V I, Iu M K 1973 *Biofizika* **18** 878
- [31] Plant R E, Kim M 1976 *Biophys. J.* **16** 227
- [32] Plant R E 1976 *Computer Programs Biomed.* **6** 85
- [33] Rinzel J 1978 *Studies in Mathematical Biology* (1st Ed.) (Washington: Mathematical association of America) pp1–66
- [34] Fitzhugh R 1961 *Biophys. J.* **1** 445
- [35] Connor J A, Stevens C F 1971 *J. Physiol.* **213** 31
- [36] Connor J A, Walter D, Mckown R 1977 *Biophys. J.* **18** 81
- [37] Morris C, Lecar H 1981 *Biophys. J.* **35** 193
- [38] Rinzel J, Troy W C 1982 *J. Chem. Phys.* **76** 1775
- [39] Chay T R 1985 *Physica D* **16** 233
- [40] Chay T R, Keizer J 1983 *Biophys. J.* **42** 181
- [41] Ermentrout G B, Kopell N 1986 *SIAM J. Appl. Math.* **46** 233
- [42] Hindmarsh J L, Rose R M 1982 *Nature* **296** 162
- [43] Hindmarsh J L, Rose R M 1984 *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* **221** 87
- [44] Rose R M, Hindmarsh J L 1985 *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* **225** 161
- [45] Rose R M, Hindmarsh J L 1989 *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* **237** 267
- [46] Rose R M, Hindmarsh J L 1989 *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* **237** 289
- [47] Rose R M, Hindmarsh J L 1989 *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* **237** 313
- [48] Chay T R, Rinzel J 1985 *Biophys. J.* **47** 357
- [49] Connor J A, Stevens C F 1971 *J. Physiol.* **213** 1
- [50] Connor J A, Stevens C F 1971 *J. Physiol.* **213** 21
- [51] Connor J 1975 *J. Neurophysiol.* **38** 922
- [52] Jack J J B, Noble D, Tsien R W 1975 *Electric Current Flow in Excitable Cells* (1st Ed.) (Oxford: Clarendon Press) pp132–224
- [53] Connors B W, Gutnick M J, Prince D A 1982 *J. Neurophysiol.* **48** 1302
- [54] Plant R E 1978 *Biophys. J.* **21** 217
- [55] Rinzel J 1985 *Ordinary and Partial Differential Equations* (1st Ed.) (Berlin: Springer-Verlag) pp304–316
- [56] Rinzel J 1985 *Fed. Proc.* **44** 2944
- [57] Mircea S, Jones E G, Llinás R R 1990 *Thalamic Oscillations and Signaling* (1st Ed.) (New York: John Wiley) pp1–43
- [58] Rinzel J 1987 *Mathematical Topics in Population Biology, Morphogenesis and Neurosciences* (1st Ed.) (Berlin: Springer) pp267–281
- [59] Connors B W, Gutnick M J 1990 *Trends Neurosci.* **13** 99
- [60] Rall W 1989 *Methods in Neuronal Modeling: from Ions to Networks* (2nd Ed.) (Cambridge: MIT Press) pp9–62
- [61] Ermentrout B 1996 *Neural Comput.* **8** 979
- [62] Hoppensteadt F C, Izhikevich E M 1997 *Weakly Connected Neural Networks* (1st Ed.) (New York: Springer-Verlag) pp25–101
- [63] Rinzel J, Ermentrout G B 1989 *Methods in Neuronal Modeling* (1st Ed.) (Cambridge: MIT Press) pp135–169
- [64] Roth A, Häusser M 2001 *J. Physiol.* **535** 445
- [65] Chay T R 1991 *Biopolymers* **31** 1483
- [66] Stevens C F, Zador A M 1998 *Proceedings of 5th Joint Symposium on Neural Computation* San Diego, USA, May 16, 1998 p172
- [67] Wilson H R 1999 *J. Theor. Biol.* **200** 375
- [68] Izhikevich E M 1999 *IEEE Trans. Neural Netw.* **10** 499
- [69] Izhikevich E M 2001 *SIAM Rev.* **43** 315
- [70] Izhikevich E M, Hoppensteadt F 2004 *Int. J. Bifurcat. Chaos* **14** 3847
- [71] Abbott L F, van Vreeswijk C 1993 *Phys. Rev. E* **48** 1483
- [72] Destexhe A, Rudolph M, Pare D 2003 *Nat. Rev. Neurosci.* **4** 739
- [73] Avoli M, Hwa G G, Lacaille J C, Olivier A, Villemure J G 1994 *Exp. Brain Res.* **98** 135
- [74] Hutcheon B, Miura R M, Puil E 1996 *J. Neurophysiol.* **76** 683
- [75] Mainen Z F, Sejnowski T J 1996 *Nature* **382** 363
- [76] Bower J M, Beeman D 1998 *The Book of Genesis* (1st Ed.) (New York: Springer) pp51–130
- [77] Destexhe A, Mainen Z F, Sejnowski T J 1994 *J. Comput. Neurosci.* **1** 195
- [78] Hutcheon B, Yarom Y 2000 *Trends Neurosci.* **23** 216

- [79] Latham P E, Richmond B J, Nelson P G, Nirenberg S 2000 *J. Neurophysiol.* **83** 808
- [80] Pike F G, Goddard R S, Suckling J M, Ganter P, Kasthuri N, Paulsen O 2000 *J. Physiol.* **529** 205
- [81] Hansel D, Mato G 2001 *Phys. Rev. Lett.* **86** 4175
- [82] Izhikevich E M 2004 *IEEE Trans. Neural Netw.* **15** 1063
- [83] Segev I, Fleshman J W, Burke R E 1989 *Methods in Neuronal Modeling* (1st Ed.) (Cambridge: MIT Press) pp63–96
- [84] Pinsky P F, Rinzel J 1994 *J. Comput. Neurosci.* **1** 39
- [85] Wang X J, Buzsáki G 1996 *J. Neurosci.* **16** 6402
- [86] Hutcheon B, Miura R M, Puil E 1996 *J. Neurophysiol.* **76** 698
- [87] Manor Y, Rinzel J, Segev I, Yarom Y 1997 *J. Neurophysiol.* **77** 2736
- [88] Koch C, Segev I 1998 *Methods in Neuronal Modeling: From Ions to Networks* (2nd Ed.) (Cambridge: MIT Press) pp93–136
- [89] Feng J, Brown D 2000 *Bull. Math. Biol.* **62** 467
- [90] Feng J 2001 *Neural Netw.* **14** 955
- [91] Kistler W M, Gerstner W, van Hemmen J L 1997 *Neural Comput.* **9** 1015
- [92] Izhikevich E M 2000 *Int. J. Bifurcat. Chaos* **10** 1171
- [93] Izhikevich E M 2001 *Neural Netw.* **14** 883
- [94] Gerstner W, Kistler W M 2002 *Spiking Neuron Models: Single Neurons, Populations, Plasticity* (1st Ed.) (Cambridge: Cambridge University Press) pp31–146
- [95] Izhikevich E M 2003 *IEEE Trans. Neural Netw.* **14** 1569
- [96] Jolivet R, Lewis T J, Gerstner W 2004 *J. Neurophysiol.* **92** 959
- [97] Brette R, Gerstner W 2005 *J. Neurophysiol.* **94** 3637
- [98] Mihalas S, Niebur E 2009 *Neural Comput.* **21** 704
- [99] McCormick D A, Wang Z, Huguenard J 1993 *Cereb. Cortex* **3** 387
- [100] Lumer E D 1998 *Cereb. Cortex* **8** 553
- [101] Yang Z Q 2010 *Acta Phys. Sin.* **59** 5319 (in Chinese) [杨卓琴 2010 物理学报 **59** 5319]
- [102] Liang X B, Liu X S, Liu A Z, Wang B L 2009 *Acta Phys. Sin.* **58** 5065 (in Chinese) [梁晓冰, 刘希顺, 刘安芝, 王博亮 2009 物理学报 **58** 5065]
- [103] Wang H Q, Yu L C, Chen Y 2009 *Acta Phys. Sin.* **58** 5070 (in Chinese) [王慧巧, 俞连春, 陈勇 2009 物理学报 **58** 5070]

REVIEW

Contrastive analysis of neuron model*

Xu Ling-Feng¹⁾²⁾ Li Chuan-Dong^{1)†} Chen Ling¹⁾

1) (College of Electronic and Information Engineering, Southwest University, Chongqing 400715, China)

2) (School of Information Science and Technology, University of Science and Technology of China, Hefei 230027, China)

(Received 23 July 2016; revised manuscript received 30 August 2016)

Abstract

In recent years, the modeling and application of biological neurons have gained more and more attention. By now, the research on neuron models has become one of the most important branches of neuroscience. Neuron models can be used in various areas, such as biomimetic applications, memory design, logical computing, and signal processing. Furthermore, it is significant to study the dynamic characteristics of neural system by using neuron models. In this paper, the historical development of neuron models is reviewed. The neuron models have experienced three development stages. In the pioneering stage, a group of scientists laid the experimental and theoretical foundation for later research. Then, the whole study started to blossom after the publication of Hodgkin-Huxley model. In the 1970s and 1980s, various models were proposed. One of the research focuses was the simulation of neural repetitive spiking. Since the 1990s, researchers have paid more attention to setting up models that are both physiologically meaningful and computationally effective. The model put forward by Izhikevich E M has been proved to solve the problem successfully. Recently, IBM presented a versatile spiking neuron model based on 1272 ASIC gates. The model, both theoretically understandable and physically implementable, has been used as a basic building block in IBM's neuro-chip TrueNorth. In the paper, seventeen neuron models worth studying are listed. To give a more explicit explanation, these models are classified as two groups, namely conductance-dependent and conductance-independent models. The former group's goal is to model the electrophysiology of neuronal membrane, while the latter group is only to seek for capturing the input-output behavior of a neuron by using simple mathematical abstractions. The complexity and features of each model are illustrated in a chart, while the prominent repetitive spiking curves of each model are also exhibited. Five of the models are further detailed, which are the Hodgkin-Huxley model, the Integrate-and-fire model, the Fitzhugh-Nagumo model, the Izhikevich model, and the most recent model used by IBM in its neuro-chip TrueNorth. Finally, three questions are put forward at the end of the paper, which are the most important problems that today's researchers must consider when setting up new neuron models. In conclusion, the feasibility of physical implementation remains to be a challenge to all researchers. Through the aforementioned work, the authors aim to provide a reference for the study that follows, helping researchers to compare those models in order to choose the properest one.

Keywords: neuron model, conductance-dependent model, conductance-independent model, TrueNorth**PACS:** 07.05.Mh, 87.19.1l, 87.85.dq**DOI:** 10.7498/aps.65.240701

* Project supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 61374078, 61503307), the Chongqing Research Program of Basic Research and Frontier Technology, China (Grant Nos. cstc2015jcyjBX0052, cstc2016jcyjA0261), the Fundamental Research Funds for the Central Universities, China (Grant No. XDJK2015C079), and the China Post-doctoral Science Foundation (Grant No. 2016M590854).

† Corresponding author. E-mail: licdswu@163.com