

基于生理连续性的WZ神经元模型改进及视网膜神经节细胞动力学仿真

林晨晔, 严传魁*

温州大学数理学院, 浙江 温州

收稿日期: 2026年5月26日; 录用日期: 2026年6月19日; 发布日期: 2026年6月26日

摘要

神经元动作电位动态机制是神经电生理学与计算神经科学的核心研究内容, 构建高生理保真度、低计算复杂度的量化模型是解析其内在规律的关键。针对传统WZ模型存在阈下兴奋过程缺失、生理适配性偏低、连续放电场景受限、优化后计算复杂度剧增等缺陷, 本文以生物电生理连续性为导向对WZ模型进行系统性改进。将动作电位划分为阈电位触发、去极化上升、复极化下降、超极化恢复四个阶段, 建立分段参数调控与跨阶段连续性约束, 引入时间重置机制保证动作电位“全或无”特性; 在此基础上开展连续时序刺激下神经元放电仿真, 并构建 4×4 感光阵列与侧向抑制模型, 实现视网膜神经节细胞拮抗感受野动力学模拟。结果表明, 改进模型可完整复现动作电位全周期波形, 严格遵循电生理规律, 在连续刺激下放电节律稳定; 仿真结果准确复现给光中心-撤光周边的经典感受野特性, 弥散光照下响应微弱, 与生理实验一致。本文模型在保留计算简洁性的同时显著提升生理真实性与场景适用性, 为神经元电信号解析、视网膜视觉通路建模与神经动力学仿真提供有效工具。

关键词

WZ模型, 动作电位, 分段调控, 水平细胞, 神经节细胞, 数值模拟

Improvement of WZ Neuron Model Based on Physiological Continuity and Dynamic Simulation of Retinal Ganglion Cells

Chenye Lin, Chuankui Yan*

College of Mathematics and Physics, Wenzhou University, Wenzhou Zhejiang

Received: May 26, 2026; accepted: June 19, 2026; published: June 26, 2026

*通讯作者。

文章引用: 林晨晔, 严传魁. 基于生理连续性的WZ神经元模型改进及视网膜神经节细胞动力学仿真[J]. 计算生物学, 2026, 16(2): 89-101. DOI: 10.12677/hjcb.2026.162008

Abstract

The dynamic mechanism of neuronal action potentials constitutes the core research content in neuroelectrophysiology and computational neuroscience. Constructing quantitative models with high physiological fidelity and low computational complexity is crucial for analyzing its intrinsic laws. Aiming at the defects of the traditional WZ model, such as the absence of subthreshold excitation processes, low physiological compatibility, restricted continuous firing scenarios, and a sharp increase in computational complexity after optimization, this paper systematically improves the WZ model guided by biological electrophysiological continuity. The action potential is divided into four stages: threshold potential triggering, depolarization rising, repolarization falling, and hyperpolarization recovery. Piecewise parameter regulation and cross-stage continuity constraints are established, and a time reset mechanism is introduced to ensure the “all-or-none” characteristic of action potentials. On this basis, neuronal firing simulations under continuous sequential stimulation are carried out, and a 4×4 photoreceptor array together with a lateral inhibition model is constructed to realize the dynamic simulation of the antagonistic receptive field of retinal ganglion cells. The results show that the improved model can fully reproduce the full-cycle waveform of action potentials, strictly follow electrophysiological laws, and maintain stable firing rhythms under continuous stimulation. The simulation results accurately replicate the classical receptive field characteristics of ON-center/OFF-surround, with weak responses under diffuse illumination, which is consistent with physiological experiments. While retaining computational simplicity, the model in this paper significantly improves physiological authenticity and scenario applicability, providing an effective tool for the analysis of neuronal electrical signals, modeling of retinal visual pathways, and neural dynamic simulation.

Keywords

WZ Model, Action Potential, Piecewise Regulation, Horizontal Cell, Ganglion Cell, Numerical Simulation

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

神经元动作电位是神经信息编码的基础[1][2], 其产生依赖电压门控离子通道的时序启闭, 呈现“全或无”发放特征[3][4]。现有模型可分为两类[5][6]: 精细模型以 HH 模型为代表, 生理保真度高[7], 但方程组复杂、计算开销大, 难以适配大规模神经网络仿真场景[8]; 简化模型如 LIF、Izhikevich 计算高效[9][10], 但对阈下过程、复极化与超极化细节刻画粗糙[11][12]。

WZ 模型基于等效电路与哈密顿能量框架构建, 以总电流为驱动变量, 兼具数学简洁、二阶积分稳定、求解高效的优势[13]-[15]。但传统 WZ 模型存在明显缺陷: 缺失阈下兴奋阶段、波形不连续、仅支持单脉冲、无法适配连续放电与视觉通路仿真[16]。后续改进虽提升波形平滑度, 但显著增加计算复杂度, 降低生理契合度[17]。

视网膜神经节细胞通过给光中心 - 撤光周边拮抗感受野实现边缘增强与对比度提升, 是视觉通路的核心环节[18]-[21]。目前缺少兼具高效性与真实性的模型复现该特性。为此, 本文基于生理连续性改进 WZ 模型, 实现动作电位全周期精准刻画与视网膜动力学仿真, 为神经建模与视觉通路研究提供支撑[22][23]。

2. WZ 模型简介及基于生理连续性的改进设计

为实现神经电生理过程的真实模拟, WZ 模型以细胞膜的生物物理功能为基础, 优化了等效电路的电流形式设计。在本文的研究框架中, 我们选取等效电路图 1 呈现的结构表示一个神经元的基础生物物理模型——这一模型是后续探讨神经电生理特性的核心工具。

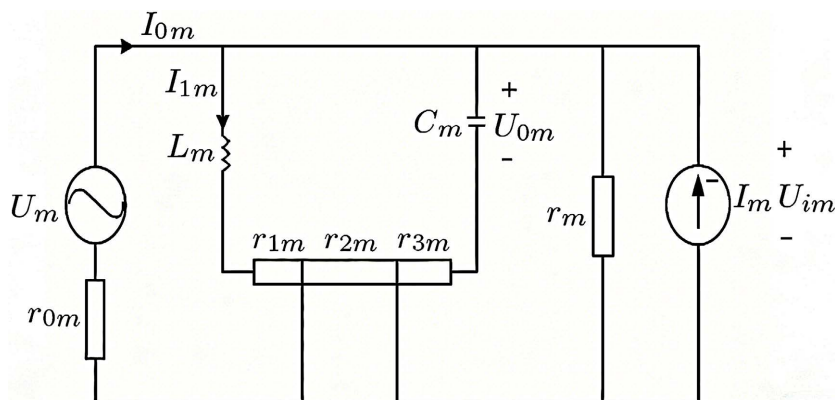


Figure 1. Neuronal biophysical model
图 1. 神经元生物物理模型

2.1. WZ 模型简介

在[24]中, 作者曾令膜电流 I_m 为:

$$I_m = i_{1m} + i_{0m}e^{-t} - i_{01m}e^{-t} \quad (1)$$

在计算动作电位时, 曾令 $i_{0m} = i_{01m}$ 。因此, 为了在减少参数的同时保证膜电流原有的形式一致, 本文令电流的形式为

$$I_m = i_{1m} + i_{0m}(e^{-t} - e^{-t}) \quad (2)$$

由图 1 可得, 第 m 个神经元的功率由电压源 U_m 和电流源 I_m 提供:

$$P_m = U_m I_{0m} + U_{im} I_m \quad (3)$$

其中:

$$\begin{aligned} U_m &= r_{0m} I_{0m} + r_{1m} I_{1m} + L_m \dot{I}_{1m} \\ I_{0m} &= I_{1m} - I_m + \frac{U_{im}}{r_m} + C_m \dot{U}_{0m} \\ U_{im} &= C_m r_{3m} \dot{U}_{0m} + U_{0m} \end{aligned} \quad (4)$$

另:

$$L_m \dot{I}_{1m} + r_{1m} I_m = K_{1m} \dot{U}_{0m} + K_{2m} U_{0m} - r_{2m} I_m \quad (5)$$

其中:

$$K_{1m} = C_m \left(r_{2m} + r_{3m} + \frac{r_{2m} r_{3m}}{r_m} \right), K_{2m} = 1 + \frac{r_{2m}}{r_m}$$

在上述方程中, I_m 表示神经元总膜电流, 是所有跨膜电流的叠加, 直接决定膜电位变化趋势; C_m 表

示细胞膜电容, 表征细胞膜储存电荷的能力, 决定电位变化的响应速度; U_m 则可以表示神经元的电压源。

如图 1 所示, 电阻 r_{1m} 表示神经元固有活动的损耗; 在神经元的不同位置存在电流源: 电压源在离子通道的小环路中提供电流, 而电流源则接收来自邻近神经元的刺激。因此, 它们之间的关系可通过电阻 r_{2m} 来表示; 电阻 r_{3m} 反映细胞膜内外正负离子碰撞产生的热损耗; 电阻 r_m 反映实际电流源的能量损耗; 而电感 L_m 则体现离子流动产生的电路电流中的自感效应。 i_{0m} 代表外部刺激产生的总效应——这些刺激以指数形式平稳、短暂地提供能量; l 与 l_1 是衰减因子[24]。

解方程(5)可得:

$$I_{1m} = e^{-at} \left\{ K + \frac{1}{L_m} \left[K_{1m} U_{0m} e^{at} + (K_{2m} - aK_{1m}) \int_{t_0}^t U_{0m} e^{at} dt - r_{2m} \int_{t_0}^t I_m e^{at} dt \right] \right\} \quad (6)$$

其中:

$$a = \frac{r_{1m}}{L_m}, K = I_{1m}(t_0) - \frac{r_m + r_{2m}}{r_m r_{1m}} U_{0m}(t_0)$$

如果我们假设 $K_{2m} - aK_{1m} = 0$, 即 $L_m = \frac{K_{1m}}{K_{2m}} r_{1m} = C_m r_{1m} \left(r_{3m} + \frac{r_m r_{2m}}{r_m + r_{2m}} \right)$, 方程(6)将变为:

$$I_{1m} = Ke^{-at} + \frac{r_m + r_{2m}}{r_m r_{1m}} U_{0m} - \frac{r_{2m}}{L_m} e^{-at} \int_{t_0}^t I_m e^{at} dt \quad (7)$$

解之可得:

$$I_{0m} = \alpha_1 \dot{U}_{0m} + \alpha_2 U_{0m} + A(t) \quad (8)$$

其中:

$$\alpha_1 = \frac{r_m + r_{2m}}{r_m r_{1m}} + \frac{1}{r_m}, \alpha_2 = C_m \left(1 + \frac{r_{3m}}{r_m} \right), A(t) = Ke^{-at} - \left(1 + \frac{r_{2m}}{aL_m} \right) i_{1m} - g_1 i_{0m} e^{-lt} + g_2 i_{0m} e^{-l_1 t}$$

$$g_1 = \frac{r_{2m}}{L_m(a-l)} + 1, g_2 = \frac{r_{2m}}{L_m(a-l_1)} + 1$$

将(8)式与方程组(4)、(5)代入(3)式整理得:

$$P_m = d_{1m} \dot{U}_{0m}^2 + d_{2m} \dot{U}_{0m} + d_{3m} \dot{U}_{0m} U_{0m} + d_{4m} U_{0m}^2 + d_{5m} U_{0m} + d_{6m} \quad (9)$$

其中:

$$d_{1m} = r_{0m} \alpha_2^2 + \alpha_2 K_{1m}, d_{2m} = 2r_{0m} \alpha_2 A(t) + A(t) K_{1m} - r_{2m} I_m \alpha_2 + C_m r_{3m} I_m,$$

$$d_{3m} = 2r_{0m} \alpha_1 \alpha_2 + \alpha_1 K_{1m} + \alpha_2 K_{2m}, d_{4m} = r_{0m} \alpha_1^2 + \alpha_1 K_{2m},$$

$$d_{5m} = 2r_{0m} \alpha_1 A(t) + A(t) K_{2m} - r_{2m} I_m \alpha_1 + I_m, d_{6m} = r_{0m} A^2(t) - r_{2m} I_m A(t)$$

则可以定义:

广义位移表示为 $q_m = U_{0m}$

广义动量记为 $p_m = \frac{\partial P_m}{\partial \dot{q}_m} = 2d_{1m} \dot{U}_{0m} + d_{2m} + d_{3m} U_{0m}$

则其哈密顿运动方程为:

$$\begin{cases} \dot{q}_m = \frac{p_m - d_{2m} - d_{3m}q_m}{2d_{1m}} \\ \dot{p}_m = 2d_{4m}q_m + d_{5m} + \frac{d_{3m}}{2d_{1m}}(p_m - d_{2m} - d_{3m}q_m) \end{cases} \quad (10)$$

解(10)可得膜电位 U_{im} 的形式为:

$$\begin{aligned} U_{im} = & (1 - C_m r_{3m} \lambda_m) C_2 e^{-\lambda_m t} + (1 - C_m r_{3m} a) \frac{\beta_1}{a^2 - \lambda_m^2} K e^{-at} - \frac{\beta_2}{\lambda_m^2} i_{0m} \\ & + (1 - C_m r_{3m} l) \frac{\beta_3}{l^2 - \lambda_m^2} i_{0m} e^{-lt} + (1 - C_m r_{3m} l_1) \frac{\beta_4}{l_1^2 - \lambda_m^2} i_{0m} e^{-l_1 t} \end{aligned} \quad (11)$$

2.2. 生理连续性导向的 WZ 模型改进

为兼顾膜电位波形的稳定性与输入信号适应性, 本研究结合生物神经元电生理响应规律, 将动作电位全过程拆解为阈电位触发、去极化上升、复极化下降、超极化恢复四个连续生理阶段, 并针对各阶段离子通道启闭与电位变化特征, 设计分段式动态调控机制, 具体调控逻辑如下:

针对第一阶段, 通过优化相关参数取值, 提高 i_{0m} 确保膜电位 U_{im} 能够顺利达到兴奋阈值。设膜电位达到触发阈值的时刻为 t_0 , 则该时刻满足约束条件:

$$U_{im}(t_0) = V \quad (12)$$

基于方程(12)可通过反推求解, 确定 t_0 的具体数值。

第二阶段为钠离子快速内流的去极化过程, 通过限定钠离子通道开放的时间 $T_1 = 0.2\text{ms}$, 并人为设定关键参数 i_{0m} , 实现对膜电位 U_{im} 上升幅值的精准调控。设钠通道关闭时刻为 t_1 , 该时刻需满足如下约束关系:

$$t_1 = t_0 + T_1 \quad (13)$$

第三阶段对应钠通道关闭、钾离子外流的复极化过程, 同理通过限定钾通道开放时长 $T_2 = 0.2\text{ms}$ 、设定关键参数 i_{0m} , 调控膜电位 U_{im} 下降幅值。设钾通道关闭时刻为 t_2 , 该时刻满足约束条件:

$$t_2 = t_1 + T_2 = t_0 + T_1 + T_2 \quad (14)$$

第四阶段为膜电位超极化后恢复静息的过程, 结合电位恢复约束 $U_{im}(\infty) = V_0$, 可反推求解该阶段对应的 i_{im} 参数取值。方程(11)中包含 4 个未知参数 C_2, K, i_{im}, i_{0m} , 在动作电位四阶段中需赋予差异化取值。针对第二阶段, 将原有参数替换为阶段专属参数 $C_{21}, K_1, i_{1m1}, i_{0m1}$; 在各阶段分界时刻已确定的前提下, 为保证膜电位与膜电流在时刻 t_0 处的连续性, 需满足如下连续性约束:

$$\begin{cases} \lim_{t \rightarrow t_0^-} U_{im}(t) = \lim_{t \rightarrow t_0^+} U_{im}(t) \\ \lim_{t \rightarrow t_0^-} U_{0m}(t) = \lim_{t \rightarrow t_0^+} U_{0m}(t) \\ \lim_{t \rightarrow t_0^-} I_m(t) = \lim_{t \rightarrow t_0^+} I_m(t) \end{cases} \quad (15)$$

依托上述三组约束条件, 即可求解得到第二阶段的三个未知参数 C_{21}, K_1, i_{1m1} (i_{0m1} 人为规定用以调控膜电位上升幅度)。

对第三阶段采用与第二阶段一致的处理方式, 将原有参数 $C_{21}, K_1, i_{1m1}, i_{0m1}$ 替换为阶段专属参数 $C_{22}, K_2, i_{1m2}, i_{0m2}$, 并人为设定阶段调控参数 i_{0m2} 。在模型各阶段均人为设定单一核心调控参数具备合理性, 该参数直接决定膜电位上升或下降的幅值大小; 本文所建模型仅需设定必要的核心参数, 剩余参数均可

通过连续性约束条件自主求解, 且数值模拟结果贴合生理实验规律, 由此证明所建神经元模型具备合理性与正确性。

第四阶段无需额外人为设定参数, 结合约束条件 $U_{im}(\infty) = V_0$, 该阶段关键参数已被唯一确定; 剩余三组连续性约束条件, 足以求解该阶段的三个未知参数, 无需增设额外假设条件。

2.3. 动作电位模拟

取 $i_{0m} = 0.09\text{mA}$ [25], 固定其余各项仿真参数不变, 模型输出神经元动作电位模拟结果见图 2。

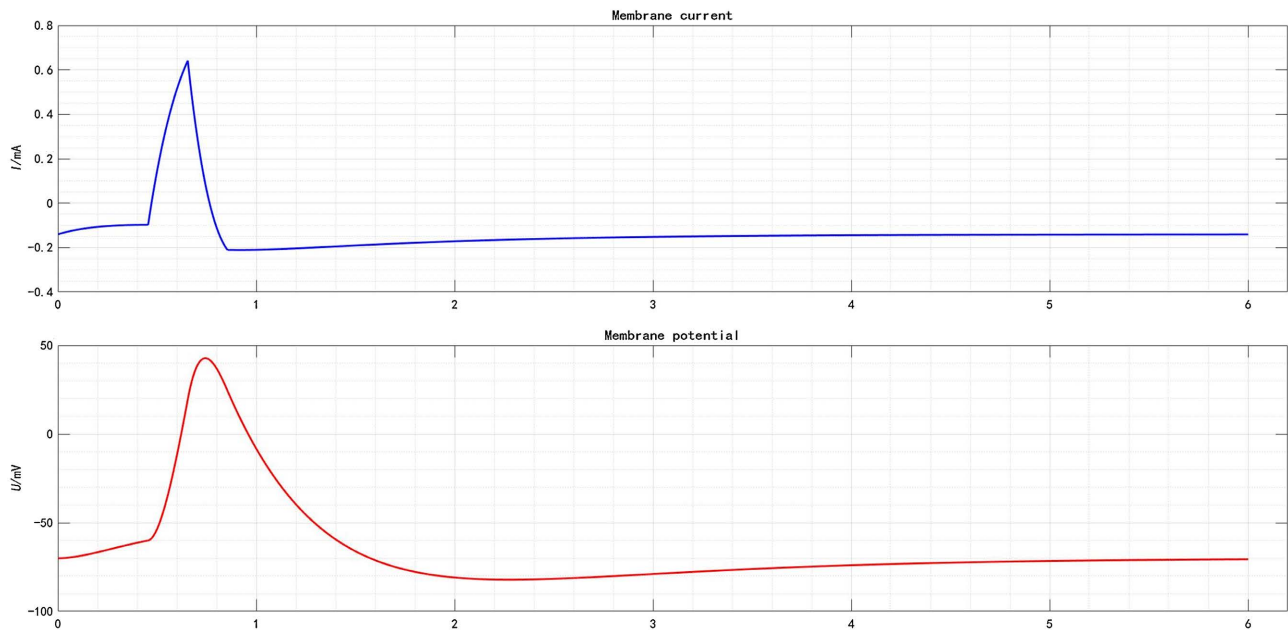


Figure 2. Numerical simulation of neuronal membrane current and membrane potential during action potential

图 2. 动作电位时神经元膜电流、膜电位的数值模拟

$$C_m = 1 \mu\text{F}, r_{0m} = 0.1 \text{ m}\Omega, r_{1m} = 0.1 \Omega, r_{2m} = 1000 \Omega, r_{3m} = 0.1 \Omega, r_m = 1000 \Omega, l = 1000, l_1 = 4000 \quad [26]$$

在此基础上, 为实现量化分析, 进一步对刺激强度进行数值映射与规范化定义, 具体对应关系设置如下表 1:

Table 1. Stimulus intensity parameter table for action potential simulation experiments

表 1. 动作电位模拟实验的刺激强度参数表

数字	刺激类型	刺激强度 i_{0m} (mA)
0	无刺激	$i_{0m} = 0$
1	弱刺激	$i_{0m} = 0.04$
2	中刺激	$i_{0m} = 0.09$
3	强刺激	$i_{0m} = 0.2$

例如, 在后续分析中, 当提及刺激 0 时, 即代表无外加初始刺激输入 $i_{0m} = 0 \text{ mA}$; 当提及刺激 2 时, 即代表强度为 $i_{0m} = 0.09 \text{ mA}$ 的中等阈上初始刺激输入。这表明, 由 0~3 之间整数构成的有序数组, 即可

完整表征一组动态变化的外部刺激序列, 具体形式如下图所示。

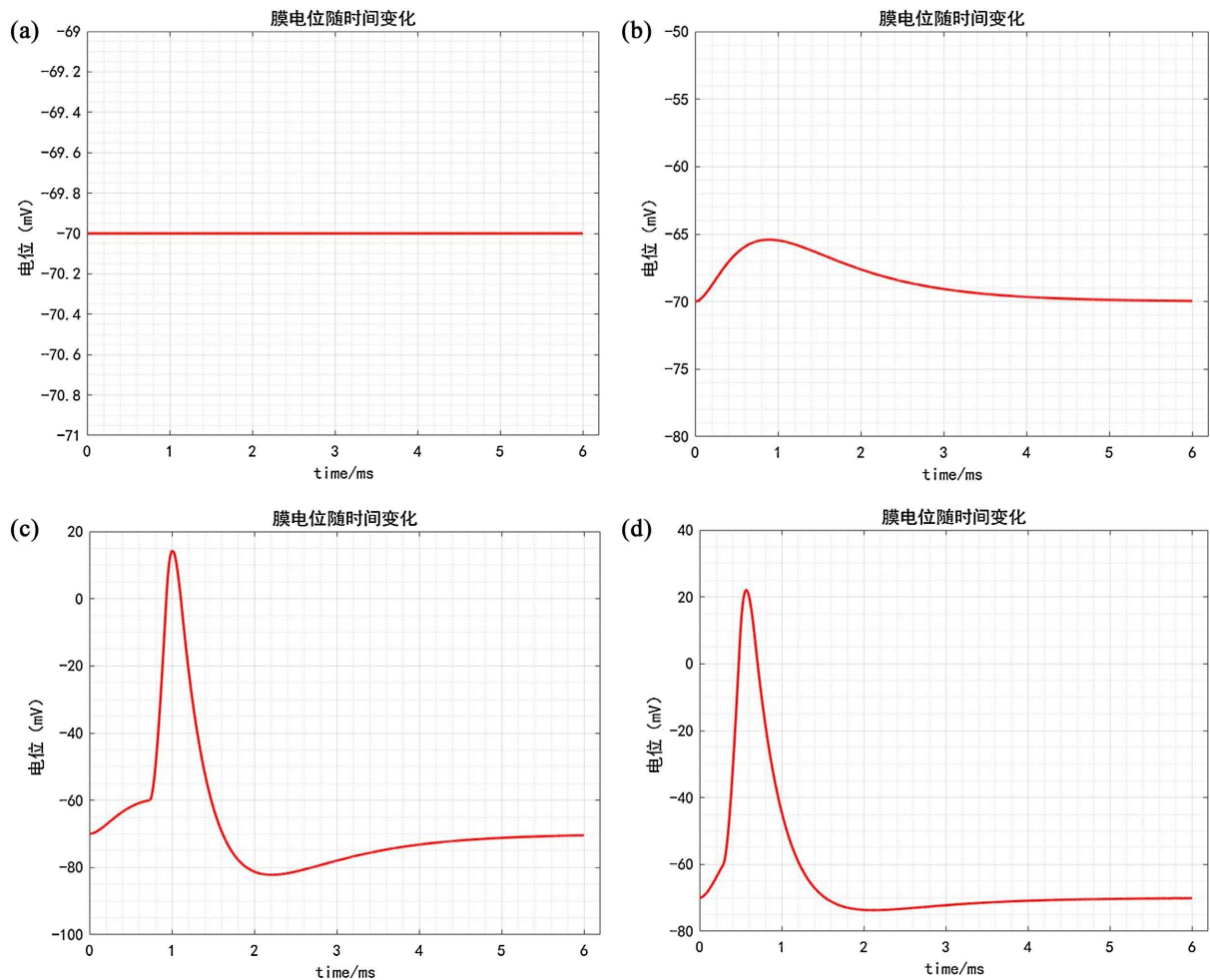


Figure 3. Numerical simulation of neuronal membrane potential under different stimuli

图 3. 不同刺激下神经元膜电位的数值模拟

在刺激强度为 0 的无外界输入条件下(图 3(a)), 该仿真结果直观展现了神经元静息状态下的电生理与能量代谢特征; 在弱刺激(阈下刺激)条件下(图 3(b)), 膜电位曲线在刺激作用下仅出现了小幅的去极化波动, 峰值约 -65 mV, 未达到动作电位发放阈值, 随后缓慢恢复至 -70 mV 的静息电位水平。在中等强度刺激条件下(图 3(c)), 膜电位在刺激作用下快速去极化, 形成典型的动作电位尖峰, 随后进入复极化与超极化阶段, 最终恢复至静息电位水平; 在强刺激条件下(图 3(d)), 膜电位在强刺激驱动下快速去极化, 形成与中刺激条件下幅值相近的动作电位尖峰, 随后迅速进入复极化与超极化阶段, 最终恢复至静息电位水平, 这一现象直接验证了神经元动作电位的“全或无”特性: 只要刺激强度达到发放阈值, 动作电位的幅度就会保持相对稳定, 不再随刺激强度的进一步增强而线性升高, 而是由离子通道的固有动力学特性决定。

3. 连续刺激与视网膜水平细胞、神经节细胞的神经元动力学仿真

结合前文建立的经生理连续性改进的 WZ 神经元模型与整数编码刺激机制, 本节进一步开展面向视网膜神经节细胞的生理响应特征, 完成对应放电行为与感受野特性的拟合模拟。

3.1. 水平细胞的神经元动力学仿真

1	2	3	4
5	6	7	8
9	10	11	12
13	14	15	16

Figure 4. Photoreceptor clusters arranged in a 4×4 array

图 4. 4×4 阵列排布的光感受器集群

水平细胞是视网膜外层的抑制性中间神经元, 胞体位于内核层, 突起广泛分布于外网状层, 与光感受器和双极细胞形成横向突触连接, 主要通过侧抑制实现视觉信号的空间调制与对比度增强。这类细胞不产生动作电位, 仅以分级电位形式响应刺激, 在视网膜早期视觉信息处理中起到重要的增益调节与信号整合作用。

在此基础上, 对于 4×4 阵列排布的光感受器集群场景, 仅需并行部署 16 组相互独立的改进 WZ 神经元模型, 即可完成底层感光阵列基础响应仿真。具体结构如图 4 所示。

水平细胞在视网膜通路中起到侧向抑制与反向负反馈调节的核心作用, 能够整合邻近光感受器的响应信息, 弱化同质背景、增强空间对比度, 进而塑造双极细胞的拮抗感受野结构。在 4×4 的神经元阵列中, 中心区域为第 6、7、10、11 号光感受器及其对应的 D 型双极细胞。当中心区域受到光照时, 光感受器发生去极化, 使双极细胞去极化并产生兴奋。水平细胞同样接收来自中心 4 个光感受器的输入, 但作用范围有限, 因此对中心通路的侧向负反馈较弱。周边双极细胞未接收直接光照, 其电位变化主要来源于水平细胞带来的侧向抑制, 进而产生相应电位偏移。

为在数值模型中等效实现该生理调节过程, 本研究首先统计上一仿真时刻内 16 个并行双极细胞的动作电位发放总数, 并依据总体活跃程度自适应调节下一周期的初始输入刺激强度。通过对原始激励进行适度衰减补偿, 直观、离散地表征由水平细胞传回光感受器端的链式平均侧向负抑制效应。即, 在第一轮刺激之后, 若记上一轮水平细胞接受的 16 个双极细胞动作电位个数为 n , 则输入光感受器(双极细胞)的初始刺激 i_{0m} 为:

$$i_{0m} = f_i(x) - \frac{1}{80} \log_2(n+1) (\text{mA}) \quad (16)$$

其中:

$$f_i(x) = \begin{cases} 0 & (x=0), \\ 0.04 & (x=1), \\ 0.09 & (x=2), \\ 0.2 & (x=3). \end{cases}$$

3.2. 神经节细胞的神经元动力学仿真

神经节细胞是视网膜唯一的输出神经元, 胞体位于神经节细胞层, 树突在内网状层接收双极细胞与无长突细胞的输入, 轴突构成视神经将视觉信号传入中枢。其典型特征是可产生全或无的动作电位, 具备明确的 ON/OFF 感受野结构, 能够对亮度变化、运动及边缘信息进行编码, 是视网膜信号向脑内传递

的关键环节。在视网膜的信号通路中, 神经节细胞并不直接接收来自水平细胞的突触输入, 因此其活动不受水平细胞的直接调控。水平细胞主要分布于外网状层, 通过对光感受器和双极细胞进行侧向抑制参与早期视觉信号加工; 而神经节细胞位于内网状层, 仅接收双极细胞与无长突细胞的输入信号。因此, 水平细胞介导的侧抑制效应仅作用于视觉通路的前端环节, 无法直接影响神经节细胞的膜电位变化与动作电位发放。

进一步开展神经节细胞模型的构建工作。鉴于神经节细胞对弥散性光照刺激几乎无应答反应, 可设定在同等光照强度条件下, 6、7、10、11 号区域产生的兴奋效应, 与其余 12 个区域介导的抑制效应基本持平。

此外, 神经节细胞的突触传入仅依赖于上一级 16 个双极细胞的动作电位发放频次, 而非直接受光照强度调控, 因此需对 16 个双极细胞的动作电位发放次数进行统计汇总, 通过重构输入信号完成模型重建。输入神经节细胞的初始刺激 i_{0m} 应为:

$$i_{0m} = \frac{1}{10} \operatorname{sgn} \left(n_{cen} - \frac{1}{3} n_{aro} \right) \log_2 \left(\left| n_{cen} - \frac{1}{3} n_{aro} \right| + 1 \right) (\text{mA}) \quad (17)$$

其中 n_{cen} 表示上一轮 4×4 光感受器集群中央兴奋区发放动作电位的次数, n_{aro} 表示周围拮抗区发放动作电位的次数。 $\operatorname{sgn}()$ 为符号函数, 若 $n_{cen} - \frac{1}{3} n_{aro} < 0$, 则说明周围拮抗区对神经节细胞的影响较大, i_{0m} 为负; 若 $n_{cen} - \frac{1}{3} n_{aro} = 0$, 则说明中央兴奋区与周围拮抗区效力等同, 神经节细胞不活动; 若 $n_{cen} - \frac{1}{3} n_{aro} > 0$, 则说明中央兴奋区对神经节细胞影响较大, i_{0m} 为正, 神经节细胞进行 EPSP 或发放动作电位。

对于弥散光刺激, 即在均以刺激强度 3 刺激 4×4 区域时, 神经节细胞的刺激分布与膜电位如图 5, 图 6。

3	3	3	3
3	3	3	3
3	3	3	3
3	3	3	3

Figure 5. Diffuse light stimulation
图 5. 弥散光刺激

图 6 为弥散光刺激下神经节细胞的膜电位变化曲线。结果显示在弥散均匀光照刺激下, 神经节细胞的膜电位始终稳定维持在约 -70 mV 的静息水平, 未出现去极化、超极化或动作电位发放等电活动, 这一现象与视网膜神经节细胞“给光中心-撤光周边”的拮抗感受野特性一致: 均匀光照下中心区的兴奋效应与周边区的抑制效应相互抵消, 细胞无显著响应, 直观体现了神经节细胞对对比度和边缘信息敏感、对均匀背景光不敏感的生理特征。

当刺激中央兴奋区时, 神经节细胞的刺激分布与膜电位如图 7, 图 8。

图 8 为刺激中央兴奋区时神经节细胞的膜电位变化曲线。结果显示在中央兴奋区光照刺激下, 神经节细胞产生了节律性的动作电位发放: 膜电位从约 -70 mV 的静息水平快速去极化, 达到约 25 mV 的峰值后迅速复极化, 随后进入短暂的超极化阶段并回到静息电位水平, 形成重复、规律的尖峰放电序列,

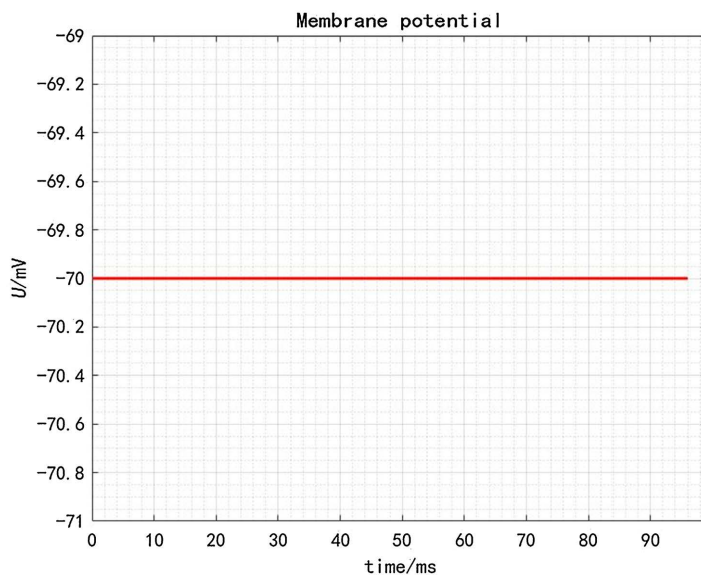


Figure 6. Membrane potential of ganglion cells under diffuse light stimulation
图 6. 弥散光刺激下神经节细胞的膜电位

0	0	0	0
0	3	3	0
0	3	3	0
0	0	0	0

Figure 7. Central excitatory region stimulation
图 7. 刺激中央兴奋区

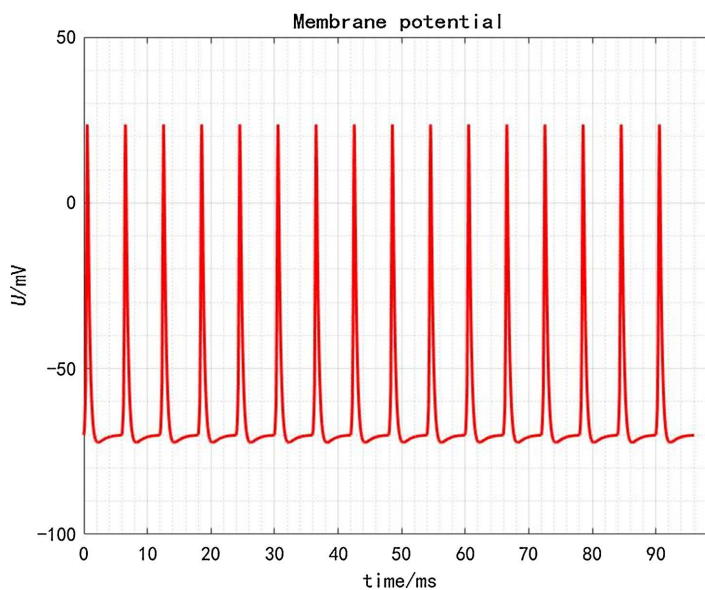


Figure 8. Membrane potential of ganglion cells during stimulation of the central excitatory region
图 8. 刺激中央兴奋区时神经节细胞的膜电位

这一现象直观体现了神经节细胞“给光中心”的兴奋响应特性，即当中心区域受到光照刺激时，细胞被激活并产生持续的动作电位发放，以编码中心区的光信号输入。

当刺激周围抑制区时，神经节细胞的刺激分布与膜电位如图 9，图 10。

3	3	3	3
3	0	0	3
3	0	0	3
3	3	3	3

Figure 9. Stimulation of the surrounding inhibitory region
图 9. 刺激周围抑制区

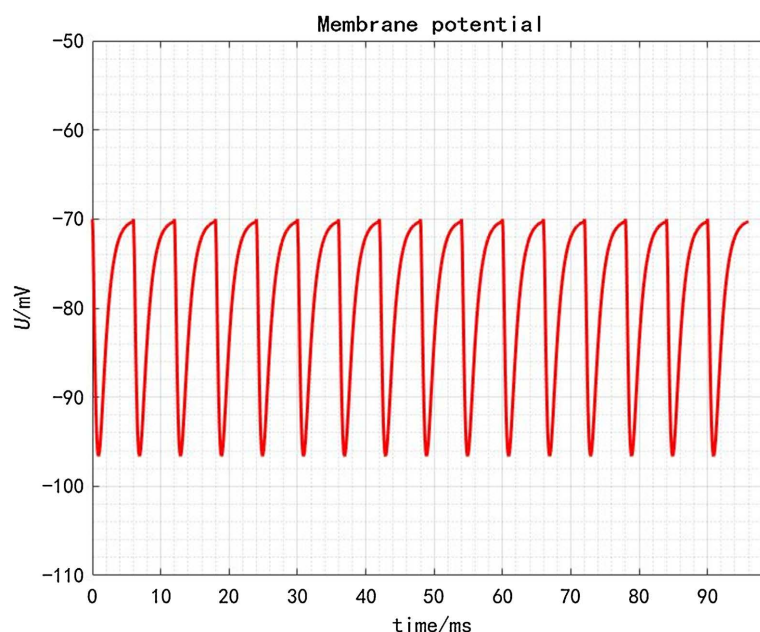


Figure 10. Membrane potential of ganglion cells during stimulation of the surrounding inhibitory region
图 10. 刺激周围抑制区时神经节细胞的膜电位

图 10 为刺激周围抑制区时神经节细胞的膜电位变化曲线。结果显示在周围抑制区光照刺激下，神经节细胞的膜电位呈现节律性超极化波动：膜电位从约 -70 mV 的静息水平快速下降至约 -97 mV 的超极化低谷，随后缓慢恢复至静息电位水平，形成规律的超极化 - 复极化序列，未出现动作电位发放，这一现象直观体现了神经节细胞“撤光周边”的抑制响应特性，即当周边区域受到光照刺激时，细胞被抑制，膜电位发生超极化，兴奋性降低，无法产生动作电位。以上结论均符合生理实验中揭示的神经节细胞的感受野。

4. 总结

本研究针对 WZ 神经元模型在动作电位仿真中存在的生理还原度不足、计算效率与适用性难以兼顾等核心缺陷，以生物电生理连续性为导向完成模型改进，并开展连续刺激与视网膜神经节细胞动力学仿

真, 取得了一定的成果。

原始 WZ 模型以总电流为核心变量, 数学形式简洁、二阶积分特性优良, 但缺失阈下兴奋过渡阶段, 无法完整复现动作电位全周期; 后续正弦波改进与一阶导数连续约束虽优化了电流平滑度, 却显著提升计算复杂度、强化人工拟合特征, 导致仿真信号与真实生理电信号偏差扩大, 同时仅适配单一动作电位场景, 难以支持连续放电、节律兴奋等复杂工况。

为破解上述矛盾, 本研究将神经元动作电位拆解为阈电位触发、去极化上升、复极化下降、超极化恢复四个连续生理阶段, 设计分段式动态调控机制, 通过阶段专属参数与连续性约束保证膜电位、膜电流在阶段切换处的光滑过渡; 引入时间重置机制, 消除初始刺激强度对动作电位波形的影响, 使模型严格遵循“全或无”生理规律。改进模型仅需设置少量核心调控参数, 其余参数可由约束条件自主求解, 在保留原始模型简洁求解优势的同时, 大幅提升生理真实性与仿真完整性。

在计算神经科学领域, 主流神经元模型在生理真实度与计算效率的权衡谱系中呈现显著分化: Hodgkin-Huxley (HH)模型基于离子通道动力学构建, 生理保真度最高, 可精准复现动作电位微观机制, 但方程复杂、参数繁多、数值求解开销巨大, 难以支撑大规模神经网络与长时间序列仿真; LIF 等简化发放模型计算效率极高、结构简洁, 却大幅牺牲生理细节, 无法刻画阈下电位累积、动作电位全周期波形与超极化后恢复等关键过程, 生理适配性偏低; Izhikevich 模型虽在二者间取得一定折中, 能复现多种放电模式, 但其对电生理连续性与“全或无”特性的还原仍存在局限, 且难以直接适配视网膜等具有明确生理结构的通路建模。本文提出的基于生理连续性改进的 WZ 模型, 在该权衡谱系中占据独特位置: 它以哈密顿能量框架为基础, 保留二阶积分稳定、求解高效、参数简洁的核心优势, 计算复杂度与简化模型相当, 可高效支持连续刺激放电与阵列级仿真; 同时通过四阶段分段调控、跨阶段连续性约束与时间重置机制, 完整复现动作电位全周期波形, 严格遵循“全或无”规律, 精准还原 EPSP、IPSP 及视网膜神经节细胞拮抗感受野等生理特性, 生理真实度显著优于传统简化模型, 且避免了精细模型的计算过载问题。相较于现有模型, 本模型在不牺牲计算效率的前提下, 实现了生理真实性、动力学完整性与场景适用性的协同提升。

本模型仍存在一定局限: 固定时间步长求解导致数值离散稳定性不足, 长时间仿真易累积偏差; 超阈刺激强度会轻微影响波形, 存在非理想的偏离; 等效电路建模偏宏观, 对离子通道精细动力学刻画有限。后续可采用自适应变步长算法提升数值稳定性; 加入刺激强度归一化处理, 消除超阈刺激对波形的微弱影响, 并嵌入简化电压依赖门控项, 在低复杂度前提下增强生理细节表达, 进一步完善模型性能。

参考文献

- [1] 韩济生. 神经科学原理[M]. 北京: 北京大学医学出版社, 2019: 123-156.
- [2] 于龙川. 神经生物学[M]. 第2版. 北京: 北京大学出版社, 2022.
- [3] Hille, B. (2001) *Ion Channels of Excitable Membranes*. 3rd Edition, Sinauer Associates.
- [4] 陈军, 胡三觉. 神经元阈下电位整合与动作电位触发机制[J]. 生理学报, 2020, 72(2): 235-244.
- [5] Gerstner, W., Kistler, W.M. and Naud, R. (2014) *Neuronal Dynamics: From Single Neurons to Networks and Models of Cognition*. Cambridge University Press.
- [6] Gewaltig, M.O. and Diesmann, M. (2012) NEST (Neural Simulation Tool): An Overview. *Neural Computation*, **24**, 2491-2528.
- [7] Hodgkin, A.L. and Huxley, A.F. (1952) A Quantitative Description of Membrane Current and Its Application to Conduction and Excitation in Nerve. *The Journal of Physiology*, **117**, 500-544. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1952.sp004764>
- [8] Maass, W. (1997) Networks of Spiking Neurons: The Third Generation of Neural Network Models. *Neural Networks*, **10**, 1659-1671. [https://doi.org/10.1016/s0893-6080\(97\)00011-7](https://doi.org/10.1016/s0893-6080(97)00011-7)

-
- [9] Izhikevich, E.M. (2003) Simple Model of Spiking Neurons. *IEEE Transactions on Neural Networks*, **14**, 1569-1572. <https://doi.org/10.1109/tnn.2003.820440>
- [10] Izhikevich, E.M. (2004) Which Model to Use for Cortical Spiking Neurons? *IEEE Transactions on Neural Networks*, **15**, 1063-1070. <https://doi.org/10.1109/tnn.2004.832719>
- [11] Burkitt, A.N. (2006) A Review of the Integrate-and-Fire Neuron Model: I. Homogeneous Synaptic Input. *Biological Cybernetics*, **95**, 1-19. <https://doi.org/10.1007/s00422-006-0068-6>
- [12] Destexhe, A., Mainen, Z.F. and Sejnowski, T.J. (1994) Synthesis of Models for Excitable Membranes, Synaptic Transmission and Neuromodulation Using a Common Kinetic Formalism. *Journal of Computational Neuroscience*, **1**, 195-230. <https://doi.org/10.1007/bf00961734>
- [13] 王如彬, 王毅泓, 徐旭颖. 认知神经科学中蕴藏的力学思想与应用[J]. 力学进展, 2020, 50(1): 450-505.
- [14] Wang, R.B. and Zhang, Z.K. (2007) Energy Coding in Biological Neural Networks. *Cognitive Neurodynamics*, **1**, 203-212. <https://doi.org/10.1007/s11571-007-9015-z>
- [15] 彭俊, 王如彬. 神经元膜电位对信息的编码[J]. 动力学与控制学报, 2020, 18(1): 24-32.
- [16] 王如彬, 张志康. 耦合条件下大脑皮层神经振子群的能量函数[J]. 力学学报, 2008, 40(2): 238-249.
- [17] 朱凤云, 王如彬, 潘晓川. 视知觉条件下步态运动的神经编码综述[J]. 振动与冲击, 2016, 35(21): 87-95.
- [18] 贾杉杉, 余肇飞, 刘健, 等. 面向生物视觉的神经编码模型研究: 进展与挑战[J]. 电子与信息学报, 2023, 45(8): 2689-2704.
- [19] 周逸峰, 寿天德. 去视皮层和视剥夺不影响猫外膝体神经元的两类方向敏感特性[J]. 科学通报, 1996, 41(7): 651-655.
- [20] Kuffler, S.W. (1953) Discharge Patterns and Functional Organization of Mammalian Retina. *Journal of Neurophysiology*, **16**, 37-68.
- [21] 吴迪, 陈志敏. 视网膜侧向抑制机制与计算模型[J]. 模式识别与人工智能, 2020, 33(7): 621-632.
- [22] 郑程驰, 范影乐. 视网膜功能启发的边缘检测层级模型[J]. 自动化学报, 2023, 49(8): 1771-1784.
- [23] Mead, C.A. (1990) Neuromorphic Electronic Systems. *Proceedings of the IEEE*, **78**, 1629-1636. <https://doi.org/10.1109/5.58356>
- [24] Wang, R., Zhang, Z. and Chen, G. (2009) Energy Coding and Energy Functions for Local Activities of the Brain. *Neurocomputing*, **73**, 139-150. <https://doi.org/10.1016/j.neucom.2009.02.022>
- [25] Ranck, J.B. (1975) Direct and Indirect Activation of Nerve Cells by Electrical Pulses Applied Extracellularly. *Experimental Brain Research*, **22**, 407-424.
- [26] 王如彬, 张志康. 基于信息编码的神经能量计算[J]. 力学学报, 2012, 44(4): 779-786.