

СИНХРОНИЗАЦИЯ В ЧАСТОТНОЙ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИИ НЕЙРОНОВ

А. Ю. БУЧИН^{1 2} А.В.ЧИЖОВ²

1. Санкт-Петербургский государственный политехнический университет

2. Физико-технический институт им. А.Ф.Иоффе РАН, Санкт-Петербург

anton.chizhov@mail.ioffe.ru

anat.buchin@gmail.com

Введение

Одним из важнейших свойств центральной нервной системы является её способность поддерживать синхронные режимы активности большого количества нейронов, поэтому популяционные модели должны воспроизводить различные эффекты синхронизации клеток. Простейшим примером является управление сложным внешним сигналом, который в отличие от постоянного стимула делает поведение нейронов более предсказуемым. В тоже время многие простые модели одиночных нервных клеток и популяций не учитывают токи спайковой адаптации, которые изменяют с течением времени способность нейрона передавать спайки. Предлагаемая частотная модель [1] воспроизводит эффект быстрой стохастической синхронизации несвязанной популяции нейронов и эффект синхронной эпилептоформной активности в связанной популяции клеток с учётом токов спайковой адаптации.

Уравнения модели:

$$C \frac{dU}{dt} = I(t) - g_L(U - V_L)$$

$$v(t) = \bar{A}(U) + \bar{B}(U, dU/dt)$$

$$\bar{A}(U) = (\tau_m \sqrt{\pi})^{-1} \int_{(V_{reset}-U)/\sigma_V \sqrt{2}}^{(V^T-U)/\sigma_V \sqrt{2}} e^{u^2} (1 + \operatorname{erf}(u)) du$$

$$\bar{B}(U, dU/dt) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_V} \left[\frac{dU}{dt} \right]_+ \exp\left(-\frac{(V^T - U)^2}{2\sigma_V^2}\right)$$

Синхронизация сложным сигналом

В рамках предложенной популяционной модели возможно отождествить множественную регистрацию на одной клетке [2] с популяцией, где каждая запись потенциала представляет собой поведение одного нейрона. Видно, что при предъявлении сложного стимула такая гипотетическая популяция демонстрирует синхронное поведение, которое проявляется в виде пиков популяционной частоты, рис. 2. При стимуляции ступенчатым током в модели и эксперименте [2], наблюдается главный синхронный пик частоты и её постепенное падение до стационарного уровня, рис. 1 и 2, что говорит о постепенной десинхронизации моментов спайков внутри популяции.

Во многих моделях популяций нейронов [3] спайковая активность изначально предполагается десинхронизованной, что не позволяет учесть быструю синхронизацию. В данной модели популяционная частота состоит из 2 членов: стационарного, выведенного из предположения о начальной десинхронизации, и нестационарного, оценивающего неравномерную активность в моменты синхронизации. Видно, что при учёте только стационарного члена, рис. 3, происходит существенная недооценка популяционной частоты как при предъявлении шумоподобного, так и ступенчатого стимула.

Выводы

• Популяция несвязанных LIF нейронов может находиться в синхронном состоянии в течение долгого времени при предъявлении сложного шумоподобного стимула, в то время как длительная синхронизация невозможна при предъявлении постоянного стимула.

• При рассмотрении быстрой синхронизации в рамках частотных моделей необходимо учитывать вклад нестационарного решения для частоты, которое играет ключевую роль в описании процессов быстрой синхронизации.

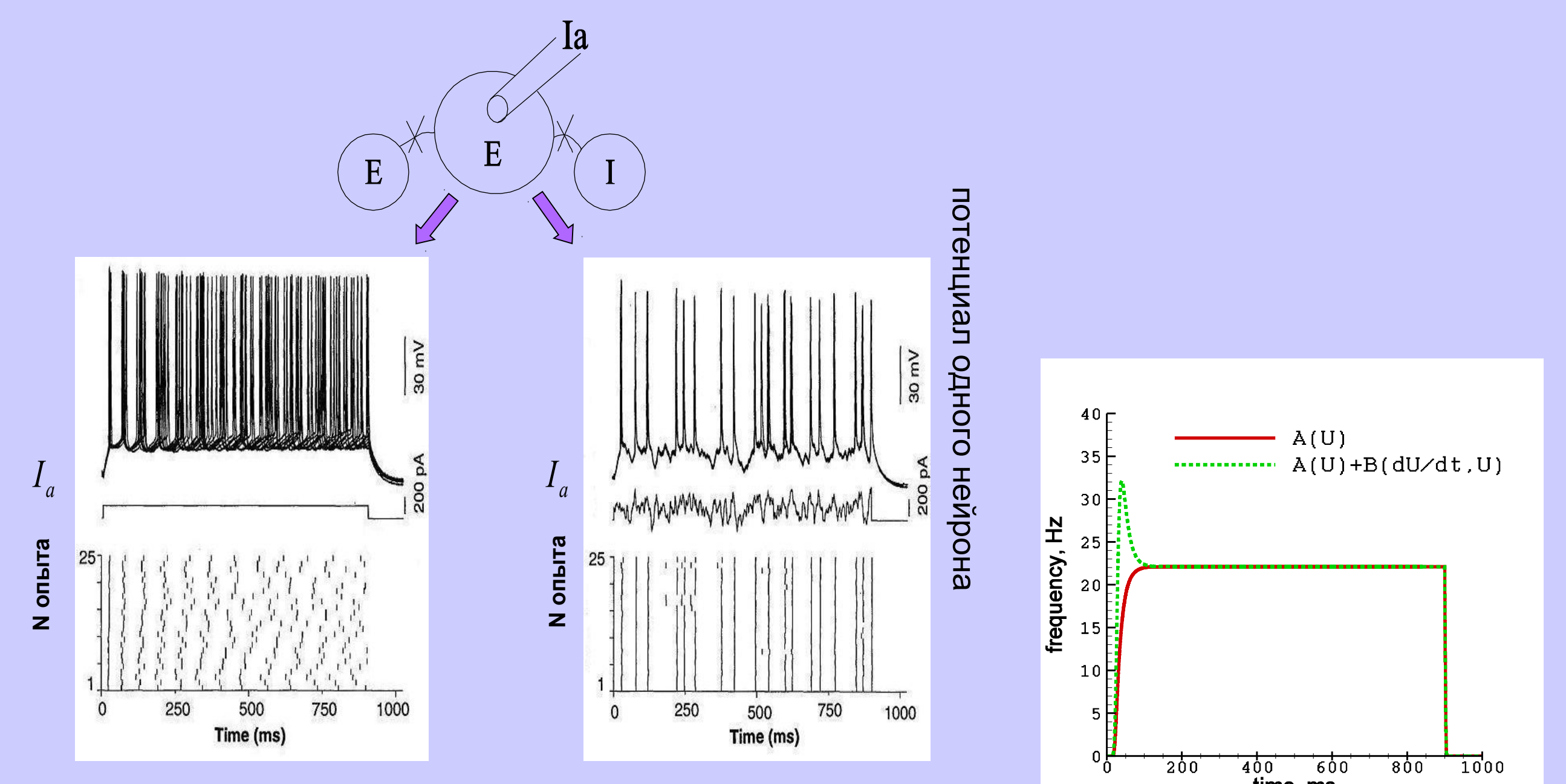


Рис. 1 (заимствован из [2]) Сверху – множество ответов одного и того же пирамидного нейрона на постоянный и сложный стимул. Внизу – растрограмма спайков.

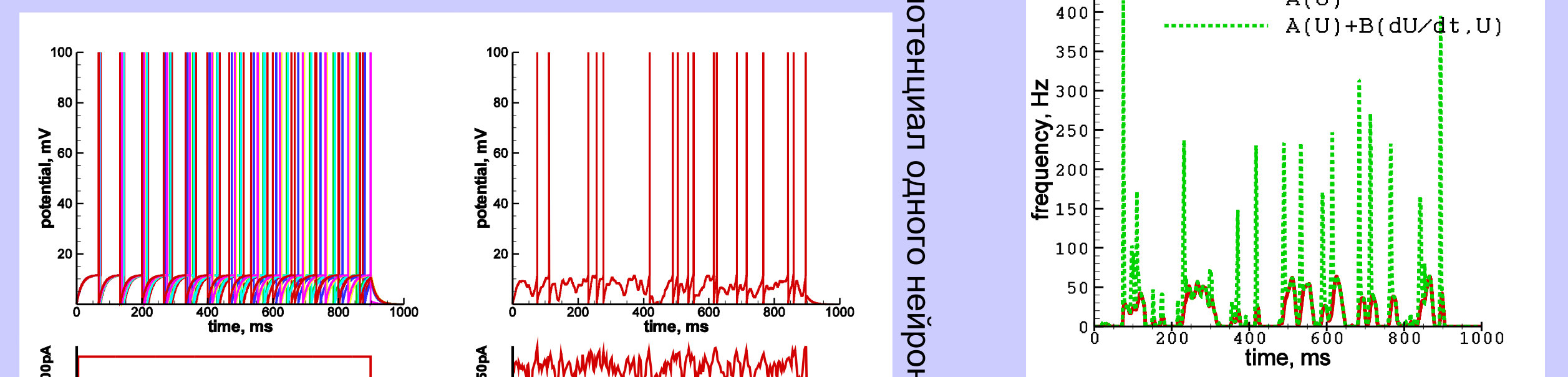


Рис. 2 Сверху - потенциалы LIF нейронов популяции, получающие постоянный и сложный стимулы. Внизу – частоты нейронной популяции при соответствующих стимулах, полученные с помощью частотной модели и метода Монте-Карло.

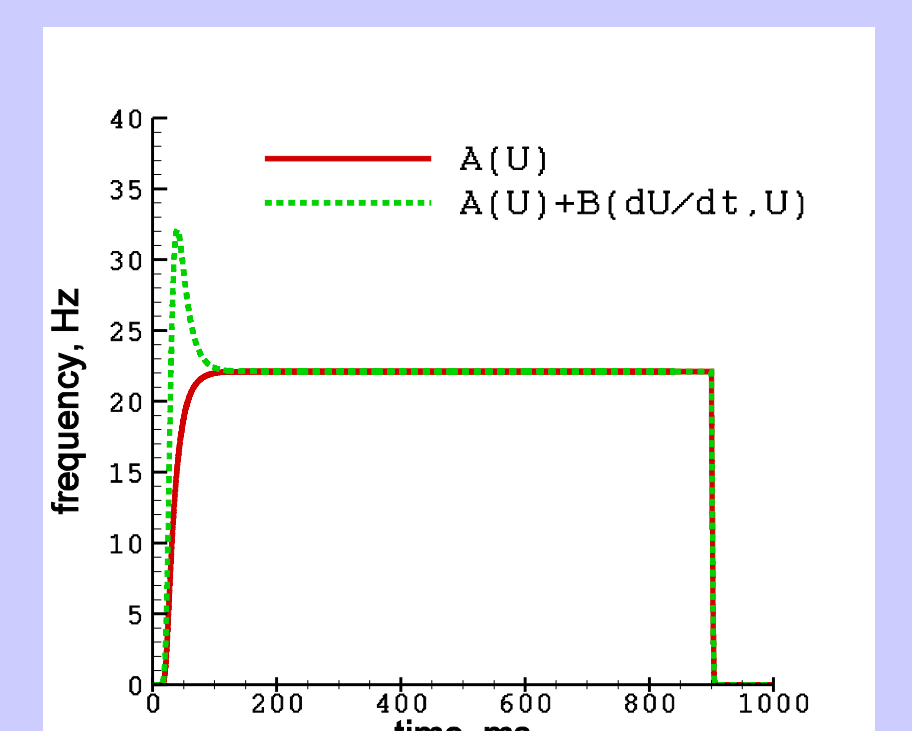


Рис. 3. Полная частота популяции и отдельно только стационарный член A(U). Сверху – при предъявлении ступенчатого стимула. Снизу – при стимуляции сложным сигналом.

Эпилептоформная популяционная активность

Эпилептическая активность в нервной системе проявляется в виде синхронизации больших групп нервных клеток. В эксперименте [4] было обнаружено, что при блокировании тормозных синапсов и при внеклеточной стимуляции в срезах гиппокампа может возникать синхронная интериктальная активность, которая проявляется в одновременном и периодическом возникновении спайков у всех нейронов популяции. Всплески активности при этом длятся около 50 мс, а интервалы между ними приблизительно 500 мс. Помимо этого в пирамидных клетках были найдены токи адаптации. В рамках предложенной частотной модели возможно приближённо рассмотреть данный случай. Пусть популяция нейронов получает общий вход и в каждом нейроне возбуждаются синаптические и адаптивные токи, которые управляются популяционной частотой, рис. 4. В таком случае модель связанной популяции адаптивных нейронов при определённом балансе возбуждения и адаптации, демонстрирует синхронную и периодическую частотную активность, рис. 5, во многом схожую с интериктальной эпилептоформной по длительности и характеру возникновения.

Вывод:

Частотная модель популяции адаптивных нейронов может воспроизводить интериктальную эпилептоформную активность, возникающую в связанной популяции в отсутствие торможения.

$$C \frac{dU}{dt} = I - I_{AHP}(v) - I_M(v) - g_L(v - V_L) - I_S(v)$$

$$v(t) = \bar{A}(U) + \bar{B}(U, dU/dt)$$

$$I_S = g_S(v)(U - V_S); I_{AHP} = g_{AHP}(v)(U - V_{AHP}); I_M = g_M(v)(U - V_{AHP})$$

$$\tau_{AHP}^1 \tau_{AHP}^0 \frac{d^2 w}{dt^2} + (\tau_{AHP}^1 + \tau_{AHP}^0) \frac{dw}{dt} - w_\infty + w = \frac{\chi(1-w)}{K(1/\tau_{AHP}^1 + 1/\tau_{AHP}^0)} v(t)$$

$$\tau_M^1 \tau_M^0 \frac{d^2 n}{dt^2} + (\tau_M^1 + \tau_M^0) \frac{dn}{dt} - n_\infty + n = \frac{\xi(1-n)}{K(1/\tau_M^1 + 1/\tau_M^0)} v(t)$$

$$\tau_S^2 \frac{d^2 g_S(t)}{dt^2} + 2\tau_S \frac{dg_S(t)}{dt} + g_S(t) = \tau_S v(t)$$

Уравнения модели при учёте адаптивных и синаптических токов.

$I_{AHP}(v), I_M(v)$

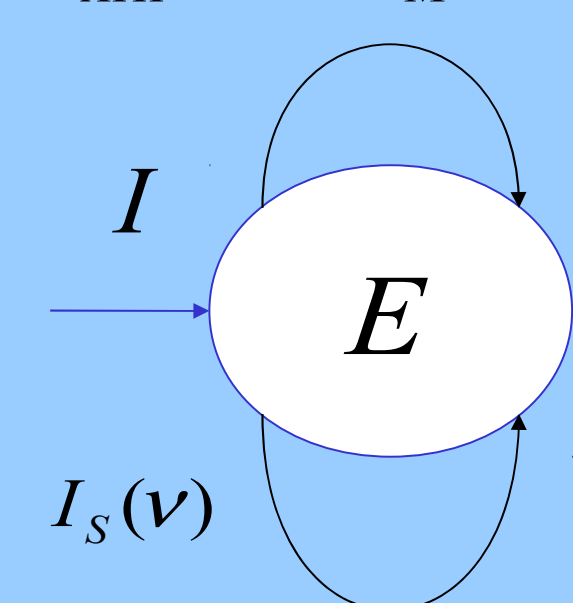


Рис. 4. Популяция возбуждающих LIF нейронов при предъявлении внешнего стимула, который возбуждает внутренние адаптивные (AHP, M) и синаптические (S) токи.

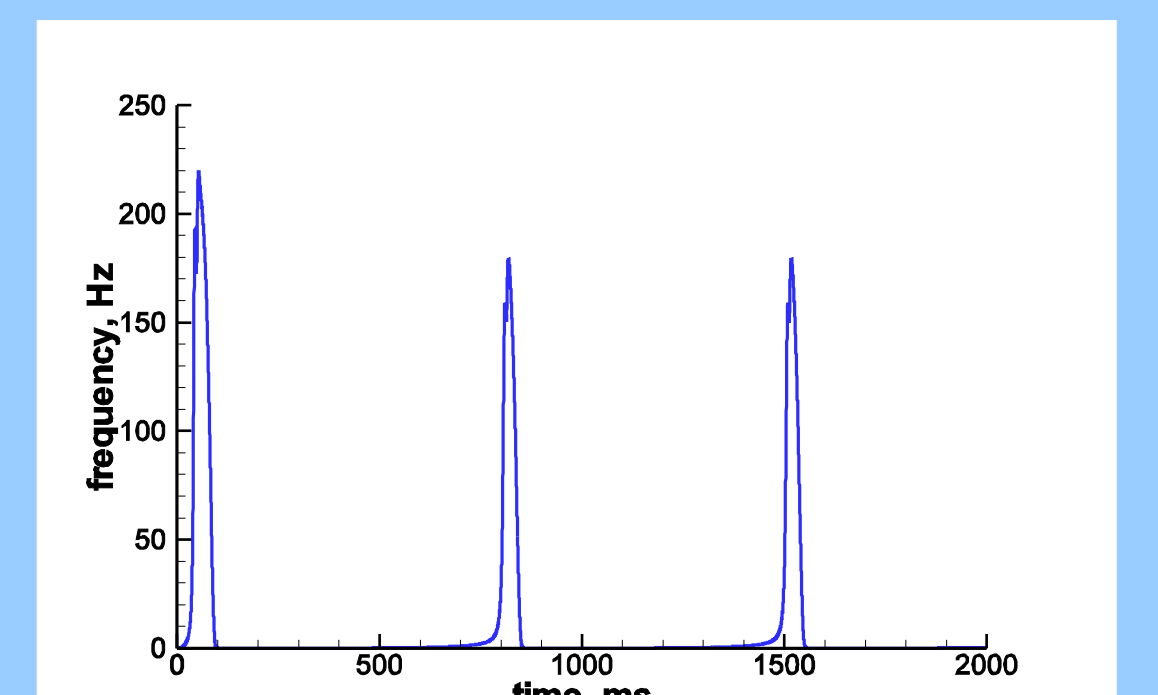


Рис. 5. Активности связанной популяции адаптивных LIF нейронов при стимуляции ступенчатым стимулом. Сверху – популяционная частота, снизу – синаптическая и адаптивные проводимости.

Литература:

- [1] Chizhov A.V., Rodrigues S., Terry J. R.. A comparative analysis of an EEG model and a conductance-based neural population model. // 2007. Physics Letters. A. Vol. 369.
- [2] Mainen Z. F., Sejnowsky T. J.. Reliability of spike timing in Neocortical neurons. // Science. New series. 1995.Vol. 268. No. 5216. P. 1503-1506.
- [3] Gerstner W., Kistler W. M.. Spiking neuron Models Single Neurons, Populations, Plasticity. // 2002. Cambridge University Press.
- [4] Karnup S., Stelzer A.. Seizure-like activity in the disinhibited CA1 minislice of adult guinea-pigs. // 2001. Journal of Physiology. 532. P. 713-730.