

Redes Neuronales - Práctico 2: El Modelo Neuronal de Izhikevich.

Reinaldo Magallanes Saunders*

Facultad de Matemática, Astronomía, Física y Computación, Universidad Nacional de Córdoba
M.Allende y H. de la Torre - Ciudad Universitaria, X5016LAE - Córdoba, Argentina

(Dated: 18 de noviembre de 2021)

I. INTRODUCCIÓN

Según su función y ubicación, las neuronas varían en tamaño, forma y estructura. En general, constan de tres partes esenciales, el soma, las dendritas y el axón, que contribuyen a la transmisión y recepción de señales electroquímicas. El soma o pericarion es el cuerpo celular de la neurona. Se encarga de mantener la estructura neuronal y proveer la energía requerida para su funcionamiento, y se encuentra encapsulado por una membrana que le permite interactuar con el exterior. Las dendritas son prolongaciones ramificadas que nacen del soma, y se encargan de recibir y procesar señales provenientes de otras neuronas. El axón es una estructura con forma de cola unida al soma, que permite la transmisión de señales a otras células.

Los impulsos nerviosos se transmiten mediante potenciales de acción, cambios en el potencial eléctrico neuronal a causa del flujo de iones a través de la membrana neuronal. El efecto del potencial de acción en la neurona se puede cuantificar mediante la diferencia de potencial entre el interior de la célula y su periferia, denominada potencial de membrana. Cuando el potencial de membrana alcanza un valor umbral, la neurona dispara, generando un impulso que viaja a otras neuronas, lo que hace que sus potenciales crezcan o decrezcan, y el potencial de membrana vuelve a su valor de reposo.

II. MODELO DE HODGKIN & HUXLEY

Los potenciales de acción son el resultado de corrientes que pasan a través de canales iónicos en la membrana. En una serie de experimentos sobre el axón gigante del calamar, Hodgkin y Huxley midieron estas corrientes y pudieron describir su dinámica en términos de ecuaciones diferenciales[1], lo que llevó a que se les otorgara el Premio Nobel de Medicina en 1963.

El modelo de Hodgkin y Huxley[2] en su forma original describe tres tipos de canales iónicos, aunque se puede extender a otros tipos de canales, y diferencia tres tipos de corrientes iónicas: sodio, potasio y fuga. Canales iónicos dependientes de la tensión, uno para iones de sodio y otro para iones de potasio, regulan el flujo de estos iones a través de la membrana. La corriente de fuga engloba los canales que no se describen explícitamente.

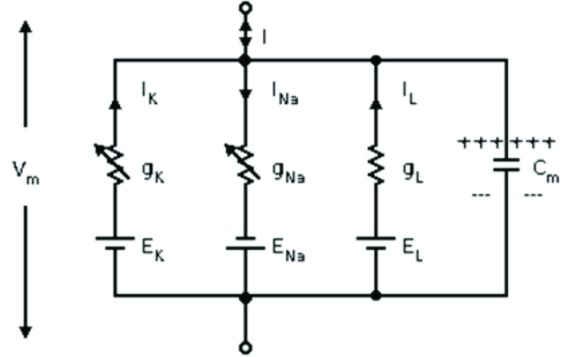


Figura 1: Circuito equivalente del modelo de Hodgkin y Huxley.

En la Figura 1[3] se muestra el diagrama del circuito para el modelo de Hodgkin y Huxley. La membrana neuronal que separa el interior de la neurona del espacio extraneuronal actúa como un capacitor. Si una corriente de entrada es aplicada, esta produce acumulación de carga en el capacitor o fluye a través de los canales en la membrana. Los canales actúan como una resistencia de conductancia g_i en serie con una tensión E_i . El subíndice K corresponde al potasio, Na al sodio y L a fuga. Notar que las resistencias correspondientes a los canales de sodio y potasio son variables, y que la polaridad de la tensión, y por ende la dirección de la corriente iónica, se encuentra invertida para el canal de sodio.

Una característica importante del modelo de Hodgkin y Huxley es la habilidad de generar potenciales de acción. El mecanismo básico para generar potenciales de acción es un flujo de iones de sodio hacia el interior de la neurona, seguido de un flujo hacia el exterior de iones de potasio. Mediante un análisis del circuito equivalente de la Figura 1 y relacionando la conductancia de los canales iónicos de sodio y potasio con la fracción de cada tipo de compuertas abiertas en función del potencial de membrana obtuvieron un sistema de cuatro ecuaciones diferenciales ordinarias. Tres de esas ecuaciones describen la dinámica de las fracciones de compuertas abiertas de tipo m y h , presentes en los canales de sodio, y de tipo n , presentes en los canales de potasio. La otra ecuación describe la dinámica del potencial de membrana en función de la corriente de entrada y las fracciones de compuertas abiertas. Estas ecuaciones capturan la esencia de la generación de impulsos debido a los flujos de los canales iónicos de sodio y potasio.

Las ecuaciones de Hodgkin y Huxley son tanto la ba-

*Correo electrónico: rei.magallanes@mi.unc.edu.ar

Constante/Parámetro	C_1	C_2	C_3	C_4	C_5	a	b	c	d
Valor	0,04	5	140	-1	1	0,02	0,2	-65	2
Unidades	$mV^{-1}ms^{-1}$	ms^{-1}	$mVms^{-1}$	$mVms^{-1}$	$mVms^{-1}nA^{-1}$	ms^{-1}	mV^{-1}	mV	1

Tabla I: Valores y unidades de las constantes C_i del modelo de Izhikevich. También se incluyen los valores típicos y unidades de los parámetros.

se para modelos neuronales complejos, que contemplan diferentes tipos de sinapsis y la geometría espacial de la neurona, como el punto de partida para la derivación de modelos neuronales simplificados, dentro de los cuales se encuentra el modelo neuronal de Izhikevich.

III. MODELO DE IZHIKEVICH

El modelo de Izhikevich surge[4] a partir de una reducción de las cuatro ecuaciones diferenciales del modelo de Hodgkin y Huxley. Una ventaja del modelo de Izhikevich es la reproducción de diferentes comportamientos de neuronas corticales, mediante la variación de cuatro parámetros, con la eficiencia computacional de un modelo *Integrate & Fire*.

El modelo consiste[5] en un sistema de dos ecuaciones diferenciales

$$\begin{aligned}\dot{V}_m(t) &= C_1 V_m^2(t) + C_2 V_m(t) + C_3 + C_4 u(t) + C_5 I(t) \\ \dot{u}(t) &= a[bV_m(t) - u(t)]\end{aligned}\quad (3.1)$$

junto con la condición de reinicio

$$V_m(t) \geq 30mV \implies \begin{cases} V_m(t) \rightarrow c \\ u(t) \rightarrow u(t) + d \end{cases} \quad (3.2)$$

El potencial de membrana de la neurona queda representado por $V_m(t)$ mientras que $u(t)$ es una variable de recuperación de la membrana. Esta última tiene en cuenta la activación de corrientes iónicas de potasio y la inactivación de corrientes iónicas de sodio, y da una realimentación negativa al potencial de membrana. La corriente de entrada está dada por $I(t)$.

El parámetro a hace de escala temporal de $u(t)$ (se puede pensar a a^{-1} como un tiempo característico); si a tiene un valor grande, el tiempo característico será pequeño, lo que se traduce en una recuperación rápida. El parámetro b describe la sensibilidad de $u(t)$ a las fluctuaciones de $V_m(t)$; un valor grande de b implica un alto grado de acoplamiento entre $u(t)$ y $V_m(t)$. El parámetro c da el valor de reinicio del potencial de membrana y el parámetro d describe el reinicio de la variable de recuperación.

Las unidades del potencial de membrana $V_m(t)$ son mV , mientras que el tiempo está dado en ms . Si se asume que las unidades de la corriente de entrada $I(t)$ son nA , y tomando $u(t)$ como adimensional, se pueden obtener las unidades correspondientes para los parámetros, y las constantes C_i , de las ecuaciones 3.1 y 3.2. En la Tabla I

se muestran los valores típicos de los parámetros, y las constantes, con sus correspondientes unidades.

A. Reproducción de diferentes tipos de dinámica

Variando los cuatro parámetros a , b , c y d , y controlando la corriente $I(t)$ de entrada, se puede reproducir distintos tipos de comportamientos neuronales. Al igual que en el paper de Izhikevich[5], se reprodujeron 8 tipos de dinámica neuronal:

- Neuronas RS (*regular spiking neurons*). Son neuronas corticales típicas que, ante un estímulo prolongado, disparan con frecuencia que disminuye hasta estabilizarse. Esta frecuencia aumenta con la corriente de entrada hasta un valor límite.
- Neuronas IB (*intrinsically bursting neurons*). Inicialmente producen una ráfaga de disparos, seguido de disparos individuales.
- Neuronas CH (*chattering neurons*). Presentan ráfagas de disparos periódicas.
- Neuronas FS (*fast spiking neurons*). Producen un tren de disparos a alta frecuencia, sin la presencia de adaptación de frecuencia.
- Neuronas LTS (*low-threshold spiking neurons*). Al igual que las neuronas FS, producen un tren de disparos a alta frecuencia, pero con umbrales de disparo bajo, y presentan adaptación de frecuencia.
- Neuronas TC (*thalamo-cortical neurons*). Presentan dos regímenes de disparo. Estando inicialmente en reposo, se despolarizan produciendo disparos tónicos. Pero si inicialmente se aplica una corriente negativa y luego se suspende, se hiperpolarizan produciendo una ráfaga de disparos antes de alcanzar el reposo. Estos regímenes de disparo se denotarán por TC_d y TC_h , respectivamente.
- Neuronas RZ (*resonator neurons*). Presentan oscilaciones amortiguadas o sostenidas de bajo umbral. Ante un breve estímulo apropiado, entran en un régimen de disparo repetitivo.

Las neuronas RS, IB y CH son neuronas corticales excitatorias, mientras que las neuronas FS y LTS son neuronas corticales inhibitorias, y las neuronas TC son neuronas talamocorticales.

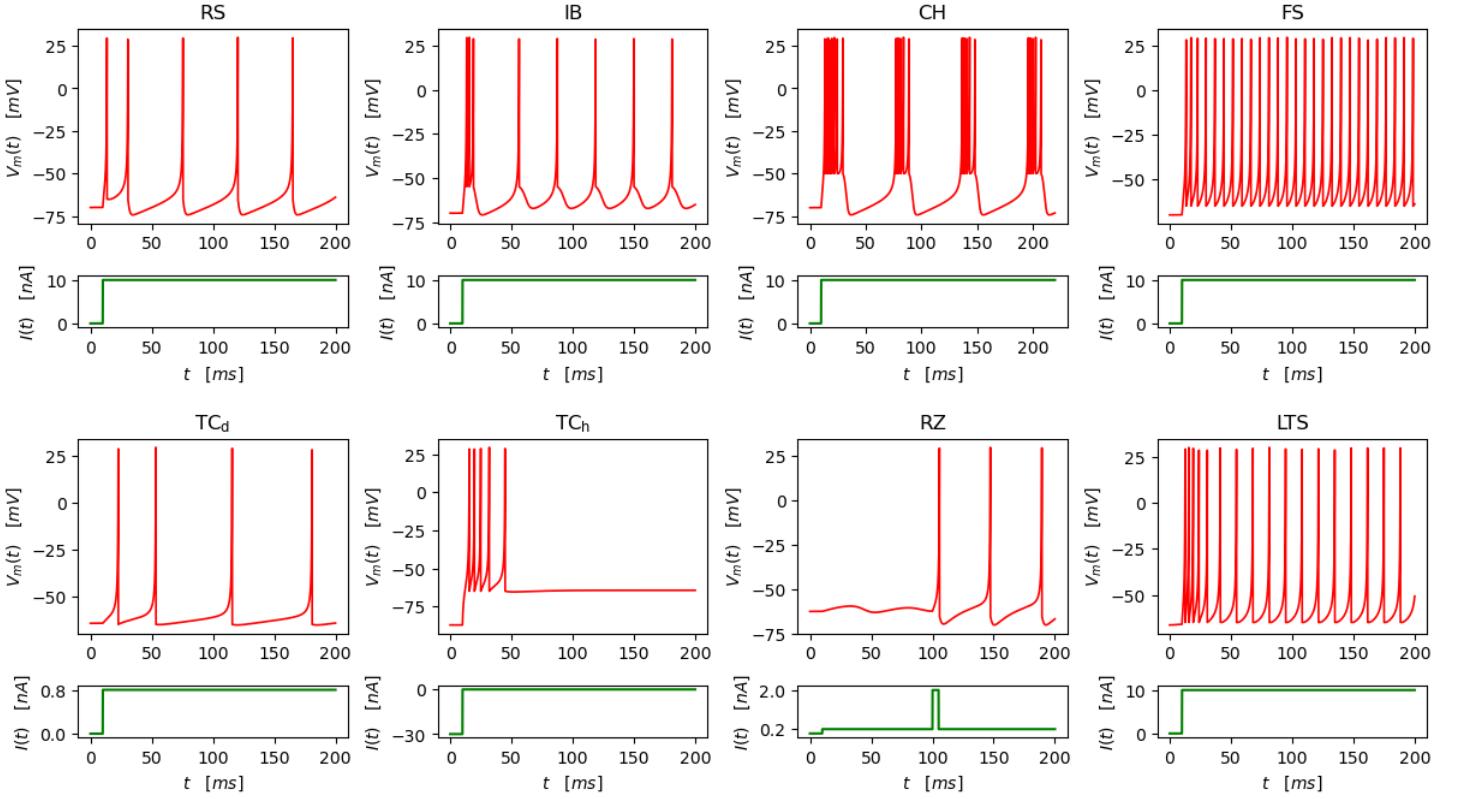


Figura 2: Comportamiento obtenido para cada tipo de dinámica neuronal utilizando los parámetros de la Tabla II y las condiciones iniciales de la Tabla III. Se incluye debajo la corriente de entrada en cada caso.

Para reproducir estos tipos de dinámica, se tomaron como punto de partida los valores de los parámetros indicados en el paper de Izhikevich, introduciendo modificaciones necesarias para lograr una dinámica similar a la mostrada en la Fig. 2 del mismo paper. Los valores usados para cada tipo de dinámica se pueden ver en la Tabla II. Como método de integración se utilizó Runge-Kutta de cuarto orden (RK4).

En cuanto a las condiciones iniciales, se realizó una integración preliminar con condiciones iniciales estimativas y a corriente nula para llevar al sistema al reposo, salvo para TC_h , donde la condición inicial requiere corriente

negativa. Los resultados de esta integración preliminar, que se pueden ver en la Tabla III, luego se usaron como condición inicial para la integración final.

Los resultados obtenidos se pueden observar en la Figura 2. Se ve que coinciden con los presentados en el paper de Izhikevich.

Debido a que en el paper de Izhikevich no se indican valores para la corriente de entrada, hubo prueba y error en cuanto a los tamaños de los escalones de corriente. Se pudo encontrar valores de corriente para replicar los comportamientos deseados, los cuales también se muestran en la Figura 2.

Dinámica neuronal	a [ms^{-1}]	b [mV^{-1}]	c [mV]	d [1]
RS	0,02	0,2	-65	8
IB	0,02	0,2	-55	4
CH	0,02	0,2	-50	2
FS	0,1	0,2	-65	2
TC_d	0,02	0,25	-65	0,05
TC_h	0,02	0,25	-65	0,5
RZ	0,1	0,26	-65	2
LTS	0,02	0,25	-65	2

Tabla II: Valores de los parámetros para la reproducción de los correspondientes comportamientos neuronales.

Dinámica neuronal	$V_m(0)$ [mV]	$u(0)$ [1]
RS	-70	-14
IB	-70	-14
CH	-70	-14
FS	-70	-14
TC_d	-64,41	-16,10
TC_h	-87,22	-21,80
RZ	-62,5	-16,25
LTS	-66,41	-15,64

Tabla III: Valores de las condiciones iniciales para los correspondientes comportamientos neuronales.

En el caso de la neurona RZ hubo que tomar un estímulo considerable para obtener el comportamiento buscado, lo que contrasta con la corriente mostrada en el paper de Izhikevich, donde el estímulo para lograr los disparos se ve mas bien pequeño en magnitud.

La mayoría de los comportamientos se pudieron obtener usando los valores de los parámetros indicados en el paper de Izhikevich. El único inconveniente respecto a los parámetros se encontró para el régimen TC_h de la neurona TC, donde se tuvo que modificar el valor del parámetro d para poder obtener el comportamiento mostrado en la Figura 2. En el paper de Izhikevich se indica un valor de $d = 0,05$, mientras que para obtener el comportamiento deseado se tuvo que tomar $d = 0,5$. Para el régimen TC_d no se realizaron modificaciones.

IV. CONCLUSIÓN

El modelo neuronal de Izhikevich presenta una característica muy buscada de un modelo; logra reproducir una

gran variedad de tipos de dinámica neuronal con un bajo costo computacional.

El sistema de ecuaciones diferenciales acopladas que lo describe es bastante simple, y, junto con la condición de reinicio, reproduce patrones de disparo de forma adecuada. Esto permite obtener buenos resultados sin la necesidad de recurrir a modelos con mas complejidad, como el modelo de Hodgkin & Huxley.

Se pudieron reproducir de forma satisfactoria 8 tipos diferentes de dinámica neuronal, dentro de los cuales se encuentran aquellos exhibidos por neuronas corticales excitatorias, neuronas corticales inhibitorias, y neuronas talamocorticales. Esto se logró solamente controlando la corriente de entrada y 4 parámetros, dos de los cuales se corresponden con la condición de reinicio.

Aunque hubo situaciones particulares donde se tuvo que introducir modificaciones, en general, los parámetros, junto con las corrientes de entrada, indicados en el paper de Izhikevich resultaron adecuados.

-
- [1] A. L. Hodgkin & A. F. Huxley (1952). “*A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve*”. J Physiol 117 (4), pp. 500–544.
 - [2] W. Gerstner, W. Kistler, R. Naud & L. Paninski. “*Neuronal Dynamics: From Single Neurons to Networks and Models of Cognition*”. Cambridge, Cambridge University Press, 2014.
 - [3] Adaptación (CC BY 4.0). Obra original por Zhenyu Zhu, Rubin Wang & Fengyun Zhu (2018). “*The Energy Coding of a Structural Neural Network Based on the Hodgkin–Huxley Model*”. Frontiers in Neuroscience. 12. 10.3389/fnins.2018.00122.
 - [4] E. M. Izhikevich. “*Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting*”. Computational Neuroscience. The MIT Press, 2007.
 - [5] E. M. Izhikevich (2003). “*Simple model of spiking neurons*”. IEEE Transactions on neural networks, 14(6):1569–1572.