

Modelo Integrate and Fire

Ramiro Santamaria* and Lijandy Jiménez Armas
*Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires and
 Instituto de Matemática Aplicada del Litoral*
 (Dated: February 5, 2024)

Resumen: Se trabajó con el modelo de descripción del comportamiento neuronal llamado Integrate-and-Fire. Se estudió mediante métodos numéricos y analíticos como responde el sistema al estímulo de corrientes externas, tanto constantes como dependientes del tiempo. En particular para el caso de corrientes constantes se calculó las frecuencias de disparo, así como también la cota para la corriente en el cual las frecuencias son nulas.

I. INTRODUCCIÓN

El modelo Integrate-and-Fire (IaF) es una simplificación para la descripción del comportamiento eléctrico de una neurona.

Cada neurona tiene un potencial de membrana que mantiene en reposo (V_R) y que puede ser estimulada por corrientes sinápticas que provienen de otras neuronas, acumulando corriente eléctrica a lo largo del tiempo y disparando un potencial cuando se supera cierto umbral (V_u).

En el comportamiento real de una neurona, se observa que después de la emisión de un impulso, existe un breve período durante el cual no puede activarse de nuevo, ya que necesita restablecer su potencial de reposo V_R antes de poder responder a nuevas señales[1].

Matemáticamente el modelo IaF se puede expresar como una ecuación diferencial lineal de primer orden que describe la evolución temporal del potencial en la membrana:

$$f(V) = \frac{dV}{dt} = \frac{1}{\tau} (E - V(t) + IR) \quad (1)$$

con τ es el tiempo característico de la membrana, E es el potencial en reposo V_R , R la resistencia eléctrica al paso de corrientes iónica que presenta la membrana, e I la corriente que traspasa la membrana que no depende de la propia neurona (estímulo externo). Además debemos indicar un valor para el V_u que nos determine cuando debe restablecerse el potencial al valor V_R .

Los valores utilizados en este trabajo se encuentran en la tabla I.

En las siguientes subsecciones nos dedicaremos a estudiar la ec.1 desde dos diferentes enfoques, analítico y geométrico.

$\tau = 10ms$	$E = -65mV$
$R = 10M\Omega$	$V_u = -50mV$

TABLE I. Valores de las constantes utilizadas en el modelo de IaF.

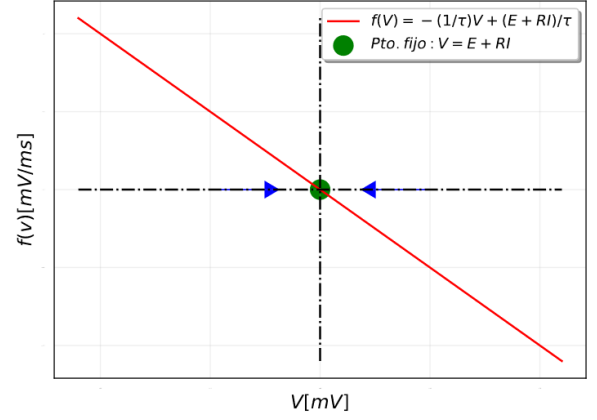


FIG. 1. Campo vectorial del modelo IaF con corriente externa I constante.

A. Mapeo Vectorial

Cómo se mencionó anteriormente, la ec.1 describe la razón de cambio del potencial en el tiempo. Es decir que para un determinado valor dado del potencial podemos saber que tan "rápido" va a cambiar[2].

Con ésta información es posible representar un campo vectorial en donde a cada valor del potencial V se le atribuye un valor de su velocidad ($\frac{dV}{dt} = f(V)$).

Para la construcción del campo vectorial se suele graficar la variable (V) en el eje \hat{x} y su razón de cambio ($f(V)$) en el eje \hat{y} . De esta manera las flechas del campo en el eje \hat{x} indicarán la dirección y la magnitud de la correspondiente velocidad a un dado punto de V . Las flechas apuntarán a la derecha si $f(V) > 0$ (la variable V evolucionará hacia los positivos), y apuntarán a la izquierda si $f(V) < 0$ (la variable V evolucionará hacia los negativos).

En la fig.1 se graficó el mapa vectorial de la ec.1, habiendo tomado una corriente constante.

El resultado es una recta con pendiente negativa ($-1/\tau$) que tiene un cero en $V_f = E + RI$. Es decir que si inicialmente colocáramos al sistema en tal valor de V no había ninguna variación ($f(V) = 0$). A éstos puntos se los denomina puntos fijos. Además si analizamos las direcciones de las flechas en el entorno del punto pode-

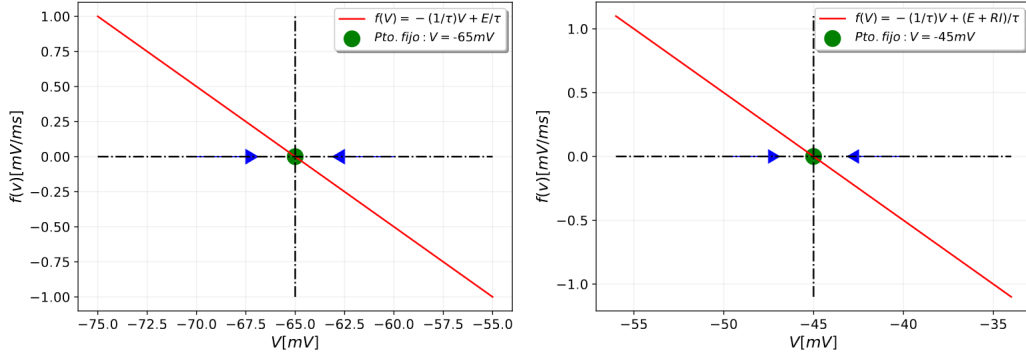


FIG. 2. Mapa vectorial del modelo IaF para corrientes externas constantes $I = 0\text{nA}$ (panel izquierdo), y $I = 2\text{nA}$ (panel derecho).

mos determinar si una pequeña perturbación al sistema hace que retorne al punto fijo, denominándolo punto fijo estable, o se aleje, punto fijo inestable.

En la fig.1 notamos que las flechas del campo apuntan hacia la dirección del punto fijo, con lo cual tenemos un punto fijo estable.

Dado que el único punto fijo que tiene la ec.1 es el que encontramos y además es estable, cualquier condición inicial que le demos al sistema, si dejamos pasar suficientemente tiempo, lo encontraremos en ése punto fijo.

B. Solución analítica del modelo IaF

Puesto que la ec.1 es una ecuación diferencial lineal de primer orden completa[3], podemos encontrar su solución analítica.

El método consta de encontrar la solución de la ecuación homogénea asociada, $dV/dt = -(1/\tau)V$, y luego determinar la solución particular de la ecuación completa. La solución general será la suma de estas dos.

Para la solución del homogéneo es fácil ver que:

$$V_{hom}(t) = Ae^{-\frac{t}{\tau}} \quad (2)$$

Para la solución particular vamos a proponer la misma función que la solución homogénea pero dejando el parámetro A la libertad de que pueda depender del tiempo, $V_{part}(t) = A(t)e^{-\frac{t}{\tau}}$. Reemplazando la solución particular en la ec.1:

$$\frac{dV_{part}}{dt} + \frac{1}{\tau}V_{part} = \frac{1}{\tau}(E + RI(t)) \quad (3)$$

Notar que la corriente externa I ahora puede depender del tiempo, para obtener una solución lo más general posible.

Cancelando términos se llega a:

$$\frac{dA}{dt} = \frac{1}{\tau}(E + RI(t))e^{\frac{t}{\tau}} \quad (4)$$

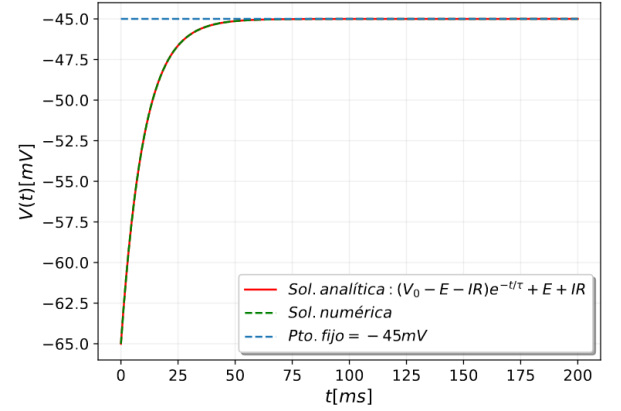


FIG. 3. Soluciones para el modelo IaF: aproximada, utilizando el método Runge Kutta, y la solución exacta de la ecuación diferencial con una corriente constante.

Integrado la ec.4 entre los tiempos t_0 y t obtenemos $A(t)$ y reemplazando en la solución particular llegamos a:

$$V_{part}(t) = A_0 e^{-\frac{t}{\tau}} + E \left(1 - e^{-\frac{t_0-t}{\tau}}\right) + \frac{R}{\tau} e^{-\frac{t}{\tau}} \int_{t_0}^t I(t) e^{\frac{t}{\tau}} dt \quad (5)$$

Sumando las solución del homogéneo y la particular se obtiene la solución general:

$$V_{Gen}(t) = C e^{-\frac{t}{\tau}} + E \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau}}\right) + \frac{R}{\tau} e^{-\frac{t}{\tau}} \int_0^t I(t) e^{\frac{t}{\tau}} dt \quad (6)$$

la constante C se determina a partir de las condiciones iniciales.

II. RESULTADOS Y DISCUSIONES

Dado que la resolución de la solución analítica es tan compleja como el cálculo de la integral de la ec.6,

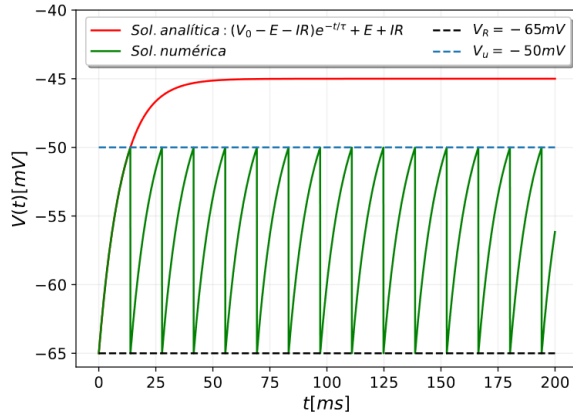


FIG. 4. Solución de la ecuación diferencial (en rojo) junto con la solución numérica implementando el mecanismo de disparo (en verde). También se muestran los potenciales umbral (V_u) en celeste y el potencial de reposos (V_R).

se utilizan métodos numéricos para la resolución de la ecuación diferencial 1. En particular los resultados que mostraremos serán los obtenidos a través del método Runge-Kutta de cuarto orden[4].

En ésta sección veremos como responde el modelo IaF a diferentes tipos de estímulos externos. Es decir, como evoluciona el sistema dependiendo de la forma funcional que tenga una corriente externa $I = I(t)$. En particular veremos que ocurre a diferentes $I = cte$, y a combinaciones de funciones trigonométricas dependientes del tiempo.

A. Respuesta a corriente constante

Como vimos en la secc.IB, es trivial la solución del modelo IaF (ec.1) si la corriente I es constante. En particular estudiaremos los casos en los que $I = 0nA$ y $I = 2nA$.

Con lo visto en la secc.IA podemos analizar como será el comportamiento de la solución a tiempos largos, ya que conocemos el punto fijo de la ec.1. Con los parámetros de la tabla I calculamos que el valor de los puntos fijos $V_f = -65mV$ para el caso con $I = 0nA$, y $V_f = -45mV$ para el caso en que $I = 2nA$.

Podemos ver gráficamente este resultado en los mapas vectoriales de la fig.2. El panel de la izquierda nos muestra el caso en el que $I = 0nA$, y al introducir al sistema una corriente constante de $I = 2nA$ tiene como resultado el desplazamiento del punto fijo (panel a la derecha).

Por lo que mencionamos en la secc.IA, los puntos fijos de este sistema son estables. Es decir que el sistema, no importa la condiciones iniciales que tengamos, tenderá a evolucionar hacia el punto fijo.

Resolviendo la ec.6 para una corriente constante y una determinada condición inicial V_0 , se llega la ecuación:

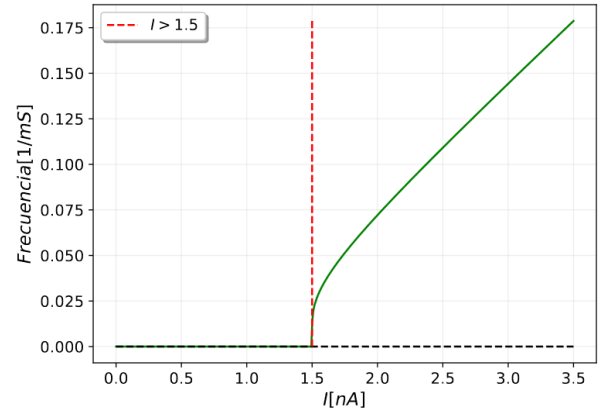


FIG. 5. Frecuencia de disparo del modelo IaF para diferentes valores de corrientes constantes.

$$V(t) = (V_0 - E - IR)e^{-\frac{t}{\tau}} + E + IR \quad (7)$$

y podemos corroborar una vez más que cuando $t \rightarrow \infty$, $V \rightarrow E + IR$ ya que el término que tiene a la exponencial tiende a cero.

El resultado se puede ver gráficamente en la fig.3, en donde se tomó $I = 2nA$ y como condición inicial $V_0 = E$. Se trazó con una línea continua de color rojo a la solución exacta (eq.7), y con línea punteada de color verde a la solución obtenida mediante el método de Runge-Kutta aplicada a la ec.1. Y con una línea punteada celeste al valor del punto fijo $V = -45mV$, al que la función tenderá a tiempos largos.

Se puede apreciar que la solución obtenida mediante el método Runge-Kutta se ajusta de manera consistente a la obtenida analíticamente. Se encontró que el error relativo entre las dos curvas siempre se mantuvo por debajo de 10^{-12} .

El ingrediente que nos falta para reproducir el modelo IaF es establecer un potencial umbral V_u que sea el valor máximo que puede alcanzar nuestro sistema. Cuando el potencial V tome dicho valor el sistema volverá a un potencial de reposo V_R .

Si al gráfico de la fig.3 le agregamos un potencial umbral $V_u = -50mV$ obtendremos lo graficado en la fig.4. Podemos apreciar que el sistema en $t = 0$ parte del valor $V_R = -65mV$ y crece hasta que alcanza el valor V_u , para luego volver al potencial V_R y repetir el mismo comportamiento en todo el intervalo de tiempo.

Dado conocemos la solución analítica podemos calcular la frecuencia en el que el potencial alcanza el valor V_u , es decir que la neurona dispara. Queremos encontrar un t_u en el cual $V(t_u) = V_u$:

$$V(t_u) = (V_0 - E - IR)e^{-\frac{t_u}{\tau}} + E + IR = V_u \quad (8)$$

Despejando t_u se obtiene el período de disparo:

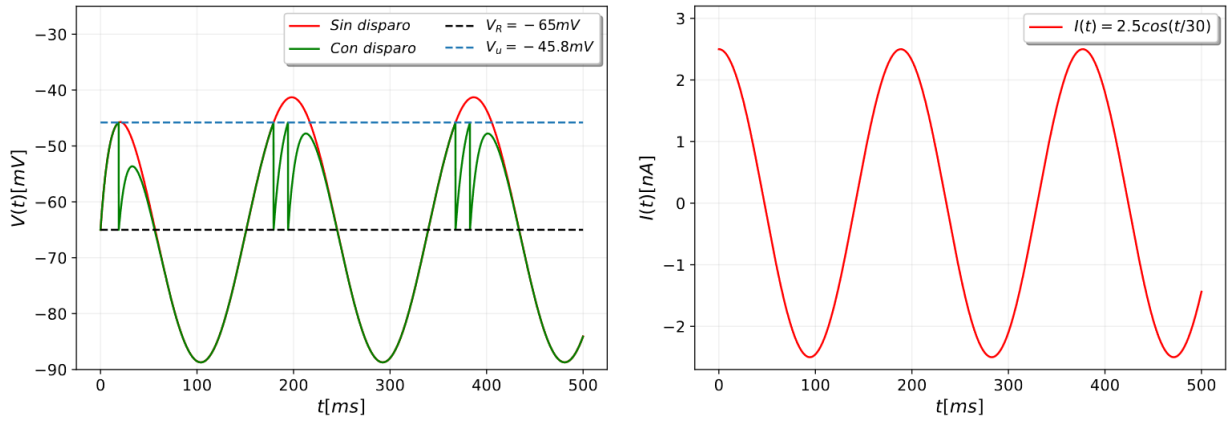


FIG. 6. Solución aprox. de la ecuación diferencial para el potencial con (verde) y sin (rojo) el mecanismo de disparo en el panel izquierdo, y la corriente de entrada al sistema en el panel derecho.

$$t_u = \tau \ln \left(\frac{V_0 - E - IR}{V_u - E - IR} \right) \quad (9)$$

y la frecuencia de disparo será simplemente la inversa del periodo, es decir $1/t_u$.

También podemos calcular de manera numérica el periodo de disparo. Si tomamos los tiempos de las diferencias en los que el potencial alcanza V_u y dividimos por la cantidad de picos que tenemos en la fig.4, para achicar el error, podemos determinar el periodo de disparo.

Los valores obtenidos para la frecuencia de disparo con los valores de los parámetros de la tabla I con condición inicial $V_0 = E$ y corriente $I = 2\text{nA}$ fueron:

- Frecuencia obtenida numéricamente: $0.07211[1/\text{ms}]$
- Frecuencia obtenida analíticamente: $0.07213[1/\text{ms}]$

en donde vemos que difieren recién en el quinto decimal.

De la ec.9 podemos ver que existirán valores de la corriente I en las cuales nunca se alcance el potencial V_u , ya que el dominio del logaritmo son los $x > 0$. En particular nos interesa las soluciones positivas del periodo. Entonces buscamos las condiciones en las cuales el argumento del logaritmo $\ln(x) > 0 \Rightarrow x > 1$, y sumado al echo que $V_0 < V_u$ llegamos a que se debe cumplir:

$$I > \frac{V_u - E}{R} \quad (10)$$

El comportamiento de la frecuencia de disparo en función de la corriente de entrada se puede ver en la fig.5. Podemos notar que cuando $I \rightarrow \infty$ también lo hace la frecuencia. Es decir que si hacemos crecer I tendremos más disparos en un mismo intervalo de tiempo. A medida que nos acercamos por la derecha al límite de la corriente permitida, la frecuencia empieza a tender a cero de manera de manera más abrupta teniendo de asíntota vertical al

valor de la corriente límite ($I = 1.5\text{nA}$ para los valores dados). Una vez se tomen valores menores a la corriente crítica no habrá mecanismo de disparo.

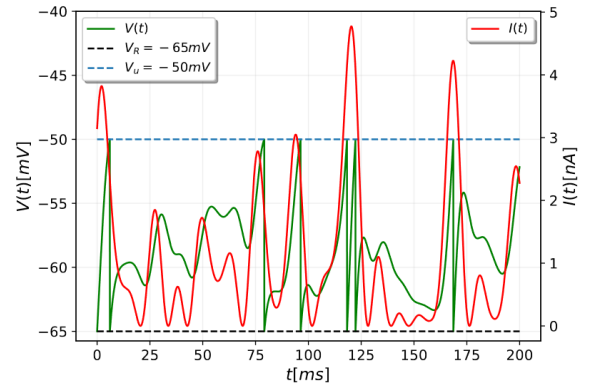


FIG. 7. Solución numérica del modelo IaF para corriente externa dependiente del tiempo en color verde, y en rojo la corriente de entrada.

B. Respuesta a corrientes dependientes del tiempo

En ésta sección vamos a analizar como responde nuestro sistema si la corriente con la que trabajamos tiene dependencia temporal.

Tomando la función:

$$I(t) = 2.5 \cos(t/30\text{ms})\text{nA} \quad (11)$$

y resolviendo la ec.1 mediante el método Runge-Kutta se obtiene como resultado lo graficado en la fig.6. Vemos en el panel derecho la figura la corriente de entrada al sistema, y en panel izquierdo la solución con (en verde) y sin (en rojo) el mecanismo de disparo. A diferencia del

estímulo a corriente constante, con esta corriente tenemos 'paquetes' de disparo que dependerán de la señal de entrada.

Otra corriente dependiente del tiempo con la que se trabajó fue:

$$I(t) = I_0(\cos(t/3ms) + \sin(t/5ms) + \cos(t/7ms) + \sin(t/11ms) + \cos(t/13ms))^2 nA$$

cuya resolución numérica puede verse en la fig.7, en donde se graficó en el eje izquierdo la evolución del potencial $V(t)$ y en eje derecho la variación temporal de la corriente de entrada al sistema.

Dado la forma de la corriente de entrada no será posible despejar analíticamente el tiempo de disparo, ya que queda una ecuación trascendente. Pero si podríamos encontrar los tiempos en los cuales nuestro $V(t)$ alcanza los valores V_u .

III. CONCLUSIONES

En este trabajo se estudió el modelo Integrate-and-Fire (IaF) que es una simplificación de la descripción del comportamiento eléctrico de una neurona.

Se trabajó con diferentes corrientes de entrada, tanto constantes como variables en el tiempo. En particular

para las corrientes constantes, $I = 0nA$ e $I = 2nA$, se obtuvo la solución analítica de la evolución del potencial, y mediante análisis geométrico de la ecuación que rige el modelo IaF se determinó el comportamiento del sistema a tiempos largos. Se mostró que $V = -65mV$ es un punto fijo cuando $I = 0nA$, y $V = -45mV$ cuando $I = 2nA$.

Para $I = 2nA$ también se obtuvo la frecuencia de disparo tanto analítica como numérica, obteniéndose los valores $0.07213[1/ms]$ y $0.07211[1/ms]$ respectivamente. Además se mostró la cota en la cual la corriente no es lo suficientemente alta para generar el mecanismo de disparo, siendo de $I = 1.5nA$.

Por último, el método Runge-Kutta de cuarto orden nos permitió estudiar la respuesta neuronal (mediante el modelo IaF) cuando la corriente de entrada es una función dependiente del tiempo.

* rami.santamaria92@gmail.com

- [1] E. M. Izhikevich, *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting* (2007).
- [2] S. H. Strogatz, *Nonlinear Dynamics and Chaos* (1999).
- [3] J. M. Gallardo, *Ecuaciones Diferenciales Ordinarias Una introducción con SAGE* (2012).
- [4] Runge-kutta methods.