

# От моделей единичных нейронов к моделям популяций нейронов\*

Чижов А.В.<sup>1)</sup>, Турбин А.А.<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Физико-технический институт им. А.Ф.Иоффе РАН, Санкт-Петербург,  
[anton.chizhov@mail.ioffe.ru](mailto:anton.chizhov@mail.ioffe.ru)

<sup>2)</sup> Санкт-Петербургский государственный политехнический университет, С.-Петербург,  
[Turbin\\_A\\_A@mail.ru](mailto:Turbin_A_A@mail.ru)

**Аннотация.** Составляется классификация существующих моделей нейронных популяций и моделей единичных нейронов, используемых в популяционных моделях. Приводятся уравнения типичных одномерных популяционных моделей, т.е. континуальных моделей, различающих состояние нейронов между спайками по одному параметру, в том числе двух моделей авторов статьи.

## 1. Введение

Согласно субъективному представлению авторов в любой конкретный процесс обработки информации мозгом вовлечены системы нейронов разного уровня. По-видимому, важными являются активность нейронной сети, состоящей из ограниченного числа нейронов, наиболее специфичных для данного процесса, и фоновая активность популяций нейронов, захватывающая большие области мозга. Поэтому для моделирования информационных процессов мозга необходимо сочетание моделей разного уровня подробности. В настоящее время известны модели единичных нейронов, модели нейронных популяций и модели электроэнцефалографических сигналов. Однако трудно проследить связь моделей разных уровней друг с другом. Значительная доля работ в области вычислительной нейрофизиологии посвящена построению моделей популяций нейронов. Целью этих работ является математическое описание активности большого числа подобных нейронов в ответ на получаемый общий стимул. Переход от описания отдельных клеток к описанию популяции, т.е. переход от микроскопического описания к макроскопическому, требует введения ряда допущений, не единственен и допускает несколько разных подходов. По этим причинам до сих пор не существует общепринятой популяционной модели, и нет общепринятого вывода уравнений таких моделей из уравнений единичных нейронов. В настоящей статье приводится классификация существующих популяционных моделей, приводятся уравнения наиболее типичных моделей и собственных моделей авторов статьи.

Рассмотрим путь построения моделей макроскопического уровня из моделей единичных нейронов. Общий формальный путь вывода уравнений активности популяции нейронов известен [1]. Он носит название *Density Approach*. Под популяцией будем понимать набор бесконечного количества подобных нейронов, различающихся либо своими параметрами, например, порогом возбуждения, либо флуктуациями входных воздействий, например, синап-

---

\* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 04-01-00048).

тических токов. В общем таком случае можно записать уравнение единичного нейрона в виде

$$\frac{d\vec{v}}{dt} = \vec{F}(\vec{v}) + \vec{S},$$

где  $\vec{v}$  – вектор состояния нейрона (для классических уравнений Ходжкина-Хаксли это – вектор с компонентами  $(V, m, h, n)$ , т.е. мембранным потенциалом и безразмерными параметрами активации и инактивации натриевых и калиевых каналов);  $\vec{F}$  – одинаковая для всех нейронов часть правой части уравнений,  $\vec{S}$  – оставшаяся часть, отражающая различия собственных параметров нейрона либо различия входных параметров.

Популяция нейронов может быть представлена распределением нейронной плотности в пространстве параметров состояния, т.е. в фазовом пространстве, составленном из компонентов вектора  $\vec{v}$ . Уравнение для нейронной плотности  $\rho(t, \vec{v})$  можно записать, пользуясь формализмом перехода от уравнения Ланжевена для единичной «частицы»-нейрона к уравнению Фоккера-Планка-Колмогорова для вероятности нахождения этой частицы в фазовом пространстве состояний этой частицы [2]. Таким образом, из уравнения единичного нейрона получаем уравнение для нейронной плотности типа

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = - \frac{\partial}{\partial \vec{v}} \cdot (\vec{F}(\vec{v}) \rho) + J,$$

где член  $J$  представляет собой сумму диссипативных членов, отражающих влияние  $\vec{S}$ , которые могут быть явно выписаны с помощью формул из [2].

Однако получившееся уравнение многомерно, что делает такой общий подход неэффективным в случае применения к сложным моделям нейрона. Редукция, в смысле понижения размерности этих уравнений, составляет основную задачу популяционного моделирования. В основе редукции популяционных уравнений лежит редукция базовой модели единичного нейрона.

## 2. Классификация моделей единичных нейронов

Кратко рассмотрим этапы редукции уравнений единичного нейрона (более подробное описание см. в [3,4]). В наиболее реалистичных моделях единичных нейронов воссоздаётся геометрия дендритного и аксонного деревьев и решаются распределённые уравнения типа Ходжкина-Хаксли, уравнения в частных производных [3,4,5] (рис.1). В более упрощённых моделях отдельные неветвящиеся волокна деревьев заменяются элементами (compartments), для каждого из которых решаются согласованные одноточечные уравнения типа Ходжкина-Хаксли. Согласно теории Ролла [5] отдельные ветви дендритного и аксонного деревьев могут быть заменены эквивалентными цилиндрами в допущении о пассивности процесса электротонического распространения и при соблюдении закона ветвления «3/2»:  $R^{3/2} = r_1^{3/2} + r_2^{3/2}$ , где  $R$  – радиус ветвящейся ветви,  $r_1, r_2$  – радиусы дочерних ветвей.

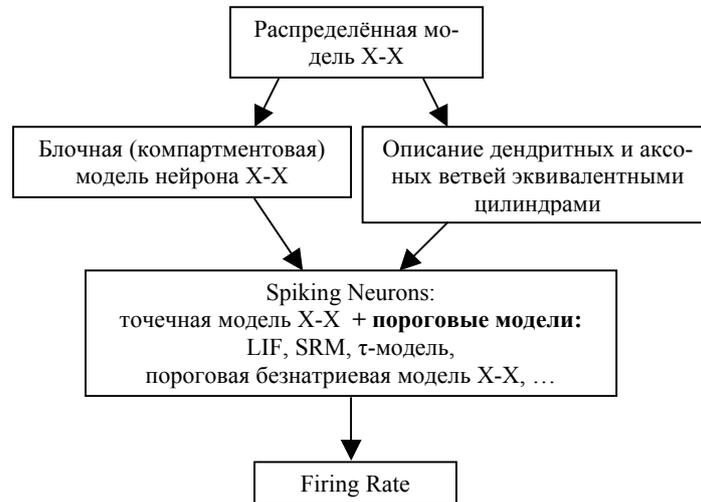


Рис.1. Иерархия моделей нейронов, используемых в популяционных моделях. Стрелки указывают направление упрощения моделей. Сокращения: «модель Х-Х» – модель Ходжкина-Хаксли, LIF – Leaked Integrate-And-Fire, SRM – Spike-Response-Model. Пояснения – в тексте.

Класс *Spiking Neurons* включает в себя модельные нейроны, генерирующие импульсы-спайки [3]. В этот класс входят односточечные модели типа Ходжкина-Хаксли, линейные и нелинейные модели пороговых интеграторов (*Leaked Integrate-And-Fire (LIF)*). Уравнения линейного порогового интегратора записываются следующим образом:

$$\tau_m \frac{dV}{dt} = -V + RI(t), \quad V_{reset} < V < T, \quad (1)$$

где  $V$  – мембранный потенциал,  $I$  – внешний или синаптический ток,  $\tau_m$  – временная постоянная мембраны,  $R$  – входное сопротивление или полное сопротивление мембраны нейрона. Потенциал обретает значение  $V_{reset}$  при достижении порога  $T$ .

Относящаяся к этому же классу *Spike-Response-Model (SRM)* [3] расщепляет мембранный потенциал на его составляющие, отражающие форму спайка, после-спайковую релаксацию и постсинаптический потенциал. Постсинаптический потенциал вычисляется посредством интеграла-свёртки, ядро которого аппроксимирует свойства нейрона Ходжкина-Хаксли. А именно,

$$V(t) = \eta(t - \hat{t}) + \int_0^{t - \hat{t}} k(t - \hat{t}, t') I(t') dt', \quad (2)$$

где  $V$  – мембранный потенциал,  $\eta$  – спайковый и релаксационный потенциал, аппроксимирующий форму типичного спайка,  $k$  – ядро постсинаптического потенциала, вычисляющееся по полной модели нейрона,  $I$  – внешний или синаптический ток,  $\hat{t}$  – момент времени предыдущего спайка. Момент спайка определяется по условию достижения потенциалом порога  $T$ .

К классу *Spiking Neurons* принадлежит также предложенная авторами  $\tau$ -модель [6,7], характеризующая нейрон единственным параметром – предполагаемым временем до следующего спайка (см. п. 3.2.3). Модель порогового интегратора, *SRM*-модель и  $\tau$ -модель являются пороговыми моделями. Наименее редуцированная пороговая модель типа Ходжкина-Хаксли предложена в [8]; эта модель заменяет действие натриевых каналов динамическим пороговым критерием на потенциал.

Завершает последовательность упрощений модель типа *Firing Rate*. Она сводится к алгебраической зависимости частоты спайков от силы стимулирующего тока, рассчитанной для режима стационарной генерации  $f = f(I)$ .

### 3. Популяционные модели

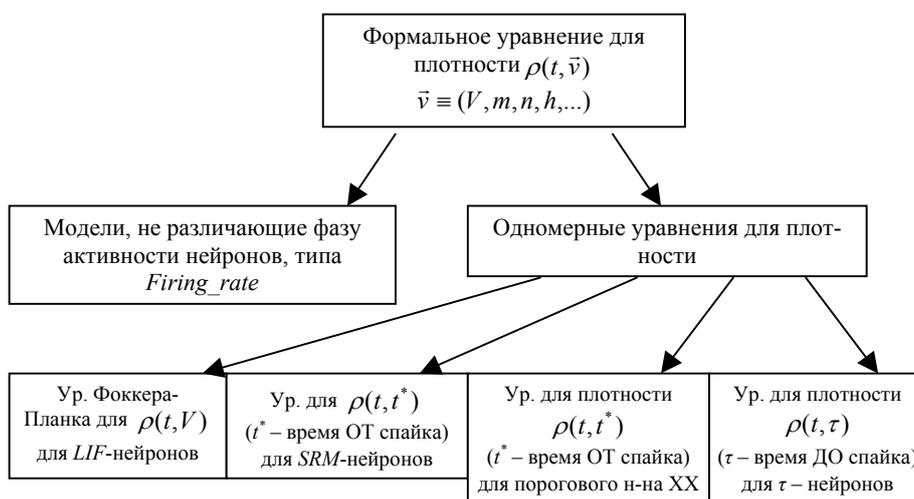


Рис.2. Иерархия популяционных моделей. Указанные модели охарактеризованы в соответствующих пунктах.

**3.1. Модель популяции Firing Rate.** Крайний случай редукции уравнений – популяционная модель типа *Firing Rate* (рис.2). Эта модель совпадает с аналогичной моделью для единичного «среднего» нейрона и сводится к алгебраической зависимости частоты спайков нейронов популяции (активности) от силы стимулирующего тока,

$$f = f(I). \quad (3)$$

Такая зависимость может быть рассчитана с помощью модели одного нейрона как зависимость частоты генерации спайков одним нейроном в стационарном случае. Однако, эта модель хорошо аппроксимирует активность популяции только в том случае, когда нейроны де-синхронизированы. В противном случае, например, при внезапно изменившемся, ступенчатом стимуле, первые спайки

нейронов синхронны и активность популяции может иметь ярко выраженные максимумы и минимумы, в то время как модель Firing Rate даёт постоянный уровень активности (рис.3). К этому классу моделей типа Firing Rate относятся модели типа Вилсона-Коуэна и модели ЭЭГ [9,10,11].

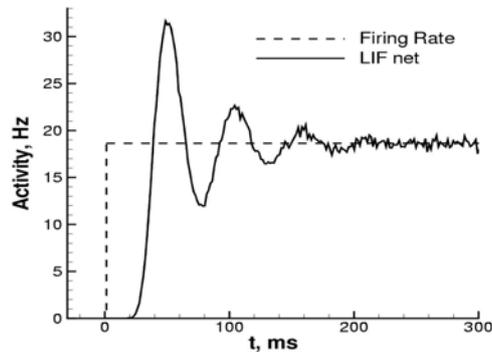


Рис.3. Ответ популяции нейронов-пороговых интеграторов и модели *Firing Rate* на внезапно возникающий в момент  $t=0$  стимул. Активность нейронов (Activity) представляет собой суммарное количество импульсов-спайков всех нейронов в единицу времени, нормированное на число нейронов.

**3.2. Одномерные модели распределения плотности.** Наиболее эффективными можно признать одномерные модели, в которых нейроны популяции различаются только по одному параметру состояния. При этом состояние нейронов может характеризоваться только этим одним параметром либо несколькими переменными, параметризованными этим единственным параметром. Ключевым для таких моделей является выбор этого единственного параметра.

**3.2.1. Уравнение Фоккера-Планка для  $\rho(t, V)$ .** Наиболее известный вариант выбора параметра состояния – потенциал  $V$  [1,12,13]. Существенным недостатком этого выбора является то, что потенциал не может однозначно характеризовать состояние нейрона, если потенциал немонотонен на межспайковом интервале. По этой причине такой подход работает только с упрощёнными моделями единичных нейронов, например с моделью линейного порогового интегратора. Пусть входной сигнал для нейрона, описываемого уравнением (1), состоит из тока, одинакового для всех нейронов популяции,  $I(t)$  и гауссова шума  $\eta(t)$ , т.е.

$$\tau_m \frac{dV}{dt} = -V + RI(t) + \eta(t), \quad \langle \eta(t) \rangle = 0, \quad \langle \eta(t) \eta(t') \rangle = \tau_m \sigma^2 \delta(t - t'), \quad (4)$$

где  $\delta(\cdot)$  – дельта-функция.

Это уравнение может описывать синаптически связанные или несвязанные нейроны популяции. В случае связанных нейронов ток  $I(t)$  должен представлять собой сумму внешнего тока, одинакового для всех нейронов, и среднего по популяции синаптического тока; флуктуации синаптического тока должны удовлетворять условиям гауссова шума  $\eta(t)$ . Тогда уравнение эволюции плотности распределения нейронов по значениям мембранного потенциала  $\rho(t, V)$  будет представлять собой уравнение Фоккера-Планка-Колмогорова, соответствующее

уравнению Ланжевена для одной «частицы», т.е. уравнению (4). Соответствующее уравнение Фоккера-Планка-Колмогорова имеет вид:

$$\tau_m \frac{\partial \rho}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial V} [(V - RI) \rho] + \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial^2 \rho}{\partial V^2} + f \cdot \delta(V - V_{reset}) \quad (5)$$

$$f(t) = \left. \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial \rho}{\partial V} \right|_{V=T},$$

где  $f$  – активность популяции (firing rate), равная потоку нейронов через порог. Граничные условия:  $\rho(t, -\infty) = 0$ ,  $\rho(t, T) = 0$ .

**3.2.2. Уравнение для плотности  $\rho(t, t^*)$  для SRM-нейронов.** Другой разновидностью подхода *Density Approach* является подход *Refractory Density Approach* [14,3], рассматривающий распределение нейронов по времени, прошедшему от момента предыдущего спайка  $t^*$  (рис.4). Уравнение для нейронной плотности  $\rho(t, t^*)$  имеет вид:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial \rho}{\partial t^*} = -\rho H \quad (6)$$

$$\rho(t, 0) \equiv f(t) = \int_0^\infty \rho(t, t^*) dt^*,$$

где  $H$  – функция вероятности генерации спайка одним нейроном, так называемая *hazard function*. Обычно, это функция имеет в качестве своего аргумента мембранный потенциал, который сравнивается с пороговым значением, т.е.  $H=H(V(t), T)$ . Вид функции  $H$  зависит от предположения о разбросе параметров нейронов внутри популяции или от модели шумовой части входного сигнала. Простейший вид функции  $H$  – сигмоидная функция. Наиболее известна реализация *Refractory Density* подхода с SRM-нейроном [3], когда потенциал находится согласно уравнению (2), т.е.

$$V(t, t^*) = \eta(t^*) + \int_0^{t^*} k(t^*, t') I(t') dt' \quad (7)$$

Недостатки этой реализации подхода заключены в недостатках модели SRM, а также в неточности функции  $H$ . SRM-модель не может в полной мере аппроксимировать свойства реального нейрона. Так, синаптическое воздействие выражено только в действии тока в пренебрежении шунтирующим эффектом, а также модель даёт ошибку в чувствительности нейрона при подаче стимула в разную фазу его активности между спайками. К тому же, SRM-модель приводит к сложному интегральному виду уравнений.

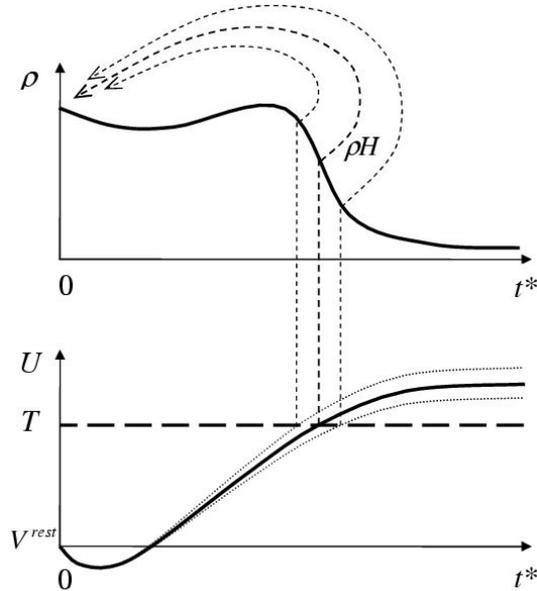


Рис.4. Схематическое представление эволюции нейронного континуума в фазовом пространстве переменной  $t^*$  – времени от предыдущего спайка. Распределению нейронной плотности  $\rho$  соответствует распределение среднего потенциала  $U$ . Отдельный нейрон «движется» вдоль оси  $t^*$  до пересечения потенциалом  $U$  порога  $T$ , когда он возвращается в состояние спайка  $t^*=0$ .

**3.2.3. Уравнение для плотности  $\rho(t, \tau)$ .** Среди скалярных переменных, наиболее полно описывающих состояние нейрона и имеющих физический смысл, согласно работам [7,15] можно признать время  $\tau$ , оставшееся до ожидаемого спайка. Соответственно, модель нейрона записывается в виде уравнения для  $\tau$ :

$$\frac{d\tau}{dt} = -1 + \frac{dg_E}{dt} L_E(\tau, g_E) + \frac{dg_I}{dt} L_I(\tau, g_I), \quad (8)$$

$$\tau \in [0, \tau_{MAX}(g_E, g_I)]; \quad \text{if } \tau = 0 \text{ then } \tau = \tau_{MAX}(g_E, g_I),$$

где функции  $L_E(g_E, g_I)$  и  $L_I(g_E, g_I)$  аппроксимируют чувствительность нейрона типа Ходжкина-Хаксли к изменениям возбуждающей и тормозной синаптических проводимостей  $g_E$  и  $g_I$ . Как показано в [6],  $\tau$ -модель точнее, чем  $SRM$ -модель воспроизводит чувствительность нейрона типа Ходжкина-Хаксли к возмущениям синаптических проводимостей, приходящих в разную фазу активности нейрона между спайками.

Данная модель нейрона приводит к модели популяции, т.е. к уравнению Фоккера-Планка для плотности  $\rho(t, \tau)$  распределения нейронов по параметру  $\tau$ :

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial \tau} \left[ \left( 1 - \frac{dg_E}{dt} L_E - \frac{dg_I}{dt} L_I \right) \rho \right] + \frac{\partial^2 (Q\rho)}{\partial \tau^2}, \quad (9)$$

где  $Q(\tau, g_E, g_I)$  – коэффициент диффузии, зависящий от параметров синаптического шума.

Данная модель популяции хорошо согласуется с расчётами прямым моделированием, т.е. с результатами моделирования большого числа единичных нейронов типа Ходжкина-Хаксли (рис.5). Недостатки этой модели заключаются в том, что  $\tau$ -модель работоспособна только в режиме генерации спайков, а также в том, что такие основные переменные как мембранный потенциал и проводимости ионных каналов не задействованы явно в уравнениях модели.

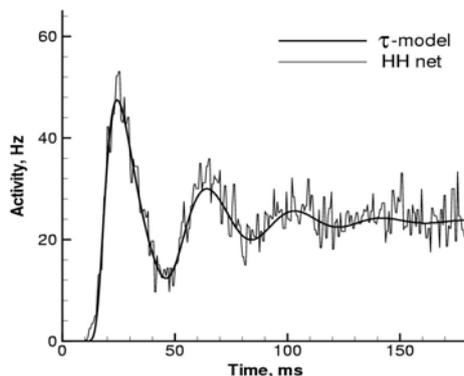


Рис.5. Сравнение  $\tau$ -модели ансамбля с прямым расчётом большого числа нейронов типа Ходжкина-Хаксли.

**3.2.4. Уравнение для плотности  $\rho(t, t^*)$  для нейронов типа Ходжкина-Хаксли.** Уравнение для нейронной плотности останется одномерным, если предположить, что переменные состояния всех нейронов могут быть параметризованы одной переменной (рис.4). В работах [8,16,17] предложено редуцировать уравнения типа Ходжкина-Хаксли до пороговой модели и параметризовать плотность, мембранный потенциал и безразмерные переменные активации ( $x$ ) и инактивации ( $y$ ) ионных каналов переменной  $t^*$  - временем, прошедшим от момента предыдущего спайка, т.е.  $\rho = \rho(t, t^*)$ ,  $V = V(t, t^*)$ ,  $x = x(t, t^*)$ ,  $y = y(t, t^*)$ . Тогда популяционная модель будет состоять из уравнения для плотности (6) и уравнений для потенциала и канальных переменных, записанных в терминах частных производных по времени  $t$  и параметру  $t^*$ . Основные уравнения этой модели для популяции пирамидных клеток области CA1 гиппокампа приведены ниже.

Для базовой односточечной модели нейрона типа Ходжкина-Хаксли используются аппроксимации кинетики натриевых и калиевых ионных токов  $I_{Na}$ ,  $I_{DR}$ ,  $I_A$ ,  $I_M$ ,  $I_H$  и значения проводимостей из работы [18], суммарный вклад кальциевых токов выражается в токе послеспайковой гиперполяризации  $I_{AHP}$ , аппроксимация для которого приведена в [19]. Пороговая безнатриевая модель типа Ходжкина-Хаксли получается обнулением натриевого тока. При этом для определения момента генерации спайка потенциал  $V$  сравнивается с порогом  $T$ . Приближённая зависимость порога от параметров состояния нейрона перед спайком выражена в однопараметрической зависимости  $T = T(dV/dt)$ , которая вычисляется сравнением полной и пороговой моделей и приведена на рис.6.

Полученная таким образом пороговая модель очень точно воспроизводит моменты спайков и потенциал на межспайковых интервалах, что видно на рис.7.

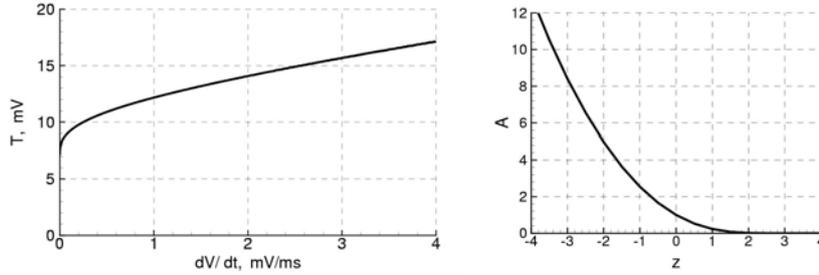


Рис. 6. Аппроксимирующие зависимости для динамического порога  $T$  и для вспомогательной функции  $A$ , аппроксимирующей функцию вероятности генерации спайка  $H$  в уравнении (10).

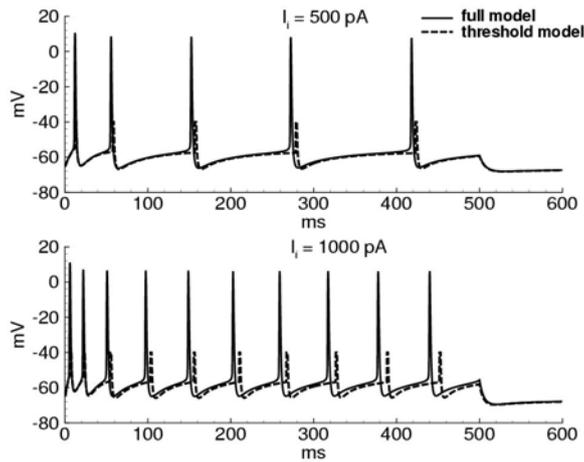


Рис.7. Сравнение полной и пороговой безнатриевой модели типа Ходжкина-Хаксли.

Уравнения в частных производных для нейронной плотности  $\rho$ , мембранного потенциала  $V$  и безразмерных переменных активации и инактивации ионных каналов  $x$  и  $y$  имеют вид:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial \rho}{\partial t^*} &= -\rho H, \\ C \left( \frac{\partial V}{\partial t} + \frac{\partial V}{\partial t^*} \right) &= -I_{DR} - I_A - I_M - I_H - I_L - I_{AHP} - I_i, \\ \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial t^*} &= \frac{x_\infty(V) - x}{\tau_x(V)}, \\ \frac{\partial y}{\partial t} + \frac{\partial y}{\partial t^*} &= \frac{y_\infty(V) - y}{\tau_y(V)}, \end{aligned} \quad (10)$$

где  $C$  – мембранная ёмкость,  $I_L$  – ток утечки,  $I_i$  – внешний или синаптический ток; аппроксимация для функции  $H$  имеет вид:

$$H(V) = \frac{1}{\tau_m} \left( A(z) - \tau_m \frac{dz}{dt} \tilde{F}(z) \right), \quad z = \frac{T-V}{\sigma},$$

$$\tau_m = C / (g_{DR}(t, t^*) + g_A(t, t^*) + g_M(t, t^*) + g_H(t, t^*) + g_L + g_{AHP}(t, t^*)),$$

$A(z)$  определяется кривой на рис.6;

$$\tilde{F}(z) = \sqrt{\frac{2}{\pi}} \frac{\exp(-z^2)}{1 + \operatorname{erf}(z)},$$

где  $\sigma$  – дисперсия потенциала, соответствующая параметру шума при прямом моделировании единичных нейронов. Обоснование аппроксимации для  $H$  выходит за рамки настоящей статьи.

Граничные условия:

$$\rho(t, 0) = \int_{+0}^{\infty} \rho F dt^*,$$

$$V(t, 0) = V^{reset} = -40 mV,$$

$$x(t, 0) = x^{reset}, \quad y(t, 0) = y^{reset} \quad \text{для } I_{DR}, I_A, I_H; \quad I_{DR}: x^{reset} = 0.262, \quad y^{reset} = 0.473;$$

$$x(t, 0) = x(t, t^{*T}) + \Delta x^{reset} \quad \text{для } I_M; \quad I_A: x^{reset} = 0.743, \quad y^{reset} = 0.691;$$

$$x(t, 0) = x(t, t^{*T}) + \Delta x^{reset} \quad \text{для } I_{AHP}; \quad I_H: y^{reset} = 0.002;$$

$$I_M: \Delta x^{reset} = 0.18 (1 - x);$$

$$I_{AHP}: \Delta x^{reset} = 0.018(1 - x).$$

Значения численных параметров  $x^{reset}$ ,  $y^{reset}$ ,  $\Delta x^{reset}$  измерены по полной модели единичного нейрона на спайке при  $V = -40 mV$ .

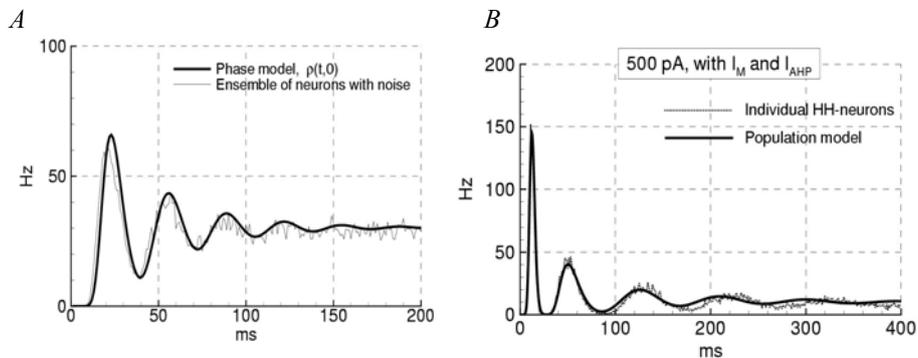


Рис.8. Согласование популяционной модели с расчётом прямым моделированием единичных нейронов при  $\sigma = 2 mV$ . A: неадаптирующиеся нейроны, ток стимуляции  $I_i = 300 pA$ ; B: адаптирующиеся нейроны,  $I_i = 500 pA$ .

Приведённая модель сравнивалась с расчётом прямым моделированием большого числа (4000 штук) единичных нейронов. При прямом моделировании разброс параметров нейронов и входных параметров выражался в дополнительном белом гауссовом шуме-токе с нулевым средним значением и дисперсией  $\sigma$ , т.е.  $\langle \eta(t) \rangle = 0$ ,  $\langle \eta(t) \eta(t') \rangle = \tau_m \sigma^2 \delta(t - t')$ . Популяционная модель очень точно

воспроизводит активность популяции неадаптирующихся клеток, т.е. в отсутствие токов  $I_M$ ,  $I_{AHP}$  (рис.8А). В случае учёта адаптации популяционная модель становится грубее, но такое согласование с «точным» решением можно признать вполне удовлетворительным (рис.8В).

#### 4. Заключение

Для описания любой фоновой активности нейросети, а также чисто популяционной ритмической или волновой активности актуально использование популяционной модели ансамбля нейронов. Такая модель должна выбираться из соображений точности описания единичных нейронов моделируемой нейросети. В настоящей статье приведён обзор существующих популяционных моделей и анализ их применимости в рамках выбранной модели единичного нейрона. Кратко можно сделать вывод, что если допустима упрощённая модель нейрона типа порогового интегратора, то можно использовать популяционную модель для плотности распределения нейронов по значениям мембранного потенциала. Если требуется рассматривать более подробную модель единичного нейрона, то в качестве упрощённой модели популяции всегда активных нейронов может быть порекомендована  $\tau$  – модель ансамбля из работы [7], рассматривающая распределение нейронов по предполагаемому времени до ожидаемого спайка. В качестве наиболее подробной модели популяции реалистичных нейронов может быть рекомендована модель из работы [8], рассматривающая распределение по времени, прошедшему от момента предыдущего спайка, пороговых нейронов типа Ходжкина-Хаксли.

#### Литература:

1. Omurtag A., Knight B.W., Sirovich L. On the Simulation of Large Populations of Neurons // Journal of Computational Neuroscience, 2000, v.8, pp 51–63.
2. Tuckwell H.C. Stochastic Processes in the Neurosciences. SIAM, Philadelphia, 1989.
3. Gerstner W., Kistler W.M. Spiking Neuron Models: Single Neurons, Populations, Plasticity. Cambridge: University Press, 2002. См. также <http://diwww.epfl.ch/~gerstner/SPNM>.
4. Покровский А.Н. Процессы управления в нервных клетках: Учеб. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987.
5. Rall, W. Cable theory for dendritic neurons. // In Koch, C. and Segev, I., editors, Methods in Neuronal Modeling, pages 9-62, Cambridge. MIT Press, 1989.
6. Турбин А.А., Чижов А.В. Сравнение одномерных моделей реалистичных нейронов. // Устойчивость и процессы управления. Труды межд. конф. памяти В.И.Зубова. – СПб.: СПбГУ 2005г. с. 1207-1211.
7. Турбин А.А., Чижов А.В. Модель нейронного ансамбля. // Нейроинформатика-2003. Сб. научных трудов. М.: МИФИ. 2003, 133-140 с.
8. Чижов А.В. Модель популяций нейронов как элемент крупномасштабной нейросети // Нейрокомпьютеры: разработка, применение, 2004, No.2-3, стр.60-68.
9. Бахарев Б.В., Жадин М.Н., Агладзе Н.Н. Ритмические процессы в биоэлектрической активации коры головного мозга при реакции активации: качественный нелинейный анализ с учетом рефрактерности // Биофизика 2001, т.46(4), стр.715-723

От моделей единичных нейронов к моделям популяций нейронов

10. Rowe D.L., Robinson P.A., Rennie C.J. Estimation of neurophysiological parameters from the waking EEG using a biophysical model of brain dynamics // *J. Theor. Biology*, 2004, v.231(3), pp.413-433.
11. Dudkin A.O., Sbitnev V.I. Coupled map lattice simulation of epileptogenesis in hippocampal slices // *Biol. Cybern.* 1998, v.78(6), pp.479-486.
12. Nycamp D.Q., Tranchina D. A Population Density Approach That Facilitates Large-Scale Modeling of Neural Networks: Analysis and an Application to Orientation Tuning // *Journal of Computational Neuroscience*, 2000, v.8, pp.19-50.
13. Brunel N. and Hakim V. Fast global oscillations in networks of integrate-and-fire neurons with low firing rates // *Neural Comput.*, 1999, v.11, pp.1621-1671.
14. Eggert J. and van Hemmen J. L. Modeling neuronal assemblies: theory and implementation // *Neural Computation*, 2001, v.13, pp.1923-1974.
15. Турбин А.А., Чижов А.В. Сравнение моделей популяционной нейронной активности. // *Нейроинформатика-2005. Сб. научных трудов. М.: МИФИ, 2005г. Ч.1, 122-126 с.*
16. Чижов А.В., Грэм Л. Популяционная модель нервной ткани для трактовки экспериментальных гамма и тета ритмов в гиппокампе // *Проблемы нейрокибернетики. Материалы 14-й междунар. конф. по нейрокибернетике. Ростов-на-Дону, 2005, с.198-203.*
17. Chizhov A.V., Graham L.J., Turbin A.A. Simulation of neural population dynamics with a refractory density approach and a conductance-based threshold neuron model // *Neurocomputing*, (accepted for publication), 2006.
18. Borg-Graham L. Interpretations of data and mechanisms for hippocampal pyramidal cell models // In P.S.Ulinski, E.G.Jones, and A.Peters, eds, *Cerebral Cortex*, 1999, v.13, pp. 19-138.
19. Kopell N., Ermentrout G.B., Whittington M.A., Traub R.D. Gamma rhythms and beta rhythms have different synchronization properties // *Neurobiology*, 2000, v.97(4), pp.1867-72.

Статья поступила 21 декабря 2005 г.  
После доработки 4 апреля 2006 г.