

大脑中神经回路的电位发放比较*

汪雷 刘深泉

(华南理工大学理学院应用数学系, 广州 510640)

摘要 通过对大脑神经中存在的四个回路: 嗅球网络、小脑皮层、海马结构和丘脑皮层, 建立基于解剖的神经元回路模型, 对四种神经元回路中神经元的动作电位进行数值模拟, 通过外加刺激来研究四种回路的网络特性, 得到丰富的发放模式, 分析比较这四种回路中信息传递特性, 模拟大脑中神经网络信号传递特性.

关键词 神经元, 嗅球网络, 小脑皮层, 海马结构, 丘脑皮层

引言

神经元回路在大脑中是普遍存在的结构, 它们是构成大脑神经系统的基本单元, 在脑信息传递和处理过程中扮演着很重要的作用, 本文通过对四种神经元回路: 嗅球网络、小脑皮层、海马结构和丘脑皮层等进行数值模拟, 来说明了四种回路的信息传递特性, 模拟大脑中神经网络信号传递特性. 神经元回路的理论研究十分广泛, 大量文献涉及到它们的神经元连接结构和控制功能, 本文对大脑神经系统中四种神经元回路: 嗅球网络、小脑皮层、海马结构和丘脑皮层进行数值模拟, 具体说明四种回路的电位发放特性, 为更深入的神经网络功能分析做准备.

单个神经元的描述, 一般格式是基于电导的神经元模型:

$$\begin{cases} C \frac{dV}{dt} = I_{ion} + I(t) + I_{compartment} + I_{syn} \\ \frac{dx}{dt} = (x_{\infty} - x) / \tau_x \end{cases}$$

其中 C 为膜电容, x 描述不同离子通道中通道打开的概率. x_{∞} 和 τ_x 描述通道变化率, $I(t)$ 为外界输入, $I_{compartment}$ 为房室之间的连接电流, I_{syn} 为突触电流 ($syn = GABA, AMPA$ 和 $NMDA$), 这里刺激采用 $B + A \cos \omega t$ 形式的交流刺激. 房室之间连接电流表示

形式为: $I_{compartment} = \frac{V_{i+1} - V_i}{R_{i+1}} + \frac{V_{i+1} - V_i}{R_{i-1}}$, 其中 R_i 表示两个房室之间的连接电导强度.

各个神经元之间的连接采用化学突触连接的形式^[1], 即: 若神经元 A 兴奋神经元 B , 则在 B 的接收端加上兴奋性的 $NMDA$ 和 $AMPA$ 型突触通道. 反之, 若 B 抑制 A , 则在 A 的接收端加上抑制性的 $GABA$ 型突触通道. 具体连接强度用兴奋和抑制强度来刻画, 其中:

(1) $GABA$ 突触用函数来表示: $I_{GABA} = g_{GABA} (\exp(-t/\tau_2) - \exp(-t/\tau_1)) (V - e_{GABA})$, 其中 τ_1, τ_2 分别为函数上升和下降时间, e_{GABA} 为反转电位, g_{GABA} 为抑制性突触强度系数;

(2) $AMPA$ 突触用函数来表示: $i_{AMPA} = g_{AMPA} \exp(-t/\tau) (V - e_{AMPA})$, 其中 τ 为延迟时间常数, e_{AMPA} 为反转电位, g_{AMPA} 为兴奋性突触强度系数;

(3) $NMDA$ 突触用函数来表示: $i_{NMDA} = g_{NMDA} mg (Ron + Roff) (V - e_{NMDA})$, 其中, g_{NMDA} 为兴奋性突触强度系数, $mg = 1 / (1 + \exp(-0.062V) / 3.57)$ 为镁离子浓度, $Ron' = -Ron / 2, Roff' = -0.035Roff$ 分别为通道打开和关闭的状态变量, 具体参数: $\tau_1 = 1, \tau_2 = 200, \tau = 3, e_{GABA} = -80, e_{NMDA} = 0, g_{GABA} = 0, g_{AMPA} = 0, 1$

神经元和突触连接模型确定后, 可以模拟神经网络的计算. 计算工具确定: 神经元和神经网络的计算工具是非常多的, 如: $MATLAB, GENESIS, NEURON$ 和 $SNNAP$ 等, 这里我们采用使用率最广泛的 $NEURON$ ^[2] 软件来对神经网络进行数值模拟和计算. 本文大脑神经元系统中四种神经元回路网络模型的计算均采用 $NEURON$ 软件, 并

2010-04-28收到第 1 稿.

* 国家自然科学基金资助项目 (10872069)

运用了 origin 软件对数据进行处理。

1 神经回路和数值计算

1.1 嗅球回路的网络模拟

嗅球是嗅觉传递和处理信息的初级中枢^[3],其内部的分层结构包括嗅上皮层、嗅小球层、僧帽细胞层和颗粒细胞层^[4]。僧帽细胞是嗅球中的主神经元,其几何形态中的主树突与小球相连,次级树突则存在于插入的外网丛层内分支和终止。僧帽细胞在离开嗅球前发生一个或几个侧支,然后进入侧嗅束分别投射到几个嗅皮层区域。丛状细胞通常被当做小型的僧帽细胞来看待。在嗅球内有两类主要的中间神经元,位于小球周围的是围嗅球细胞,它们的树突伸入小球内,轴突侧向联络于小球之间的区域;另一类中间神经元是颗粒细胞,其胞体密集在一起形成颗粒层^[4,5]。

本文构造的嗅球网络中共有 58 个神经元,其中 30 个感觉细胞、10 个僧帽细胞、9 个颗粒细胞和 9 个围嗅球细胞,每个僧帽细胞用三个感觉细胞与之连接,对应刺激输入。由电生理实验可知,嗅纤维经由小球内的轴突-树突型突触使得僧帽细胞和围嗅球细胞兴奋。实验表明^[4,6],围嗅球细胞是由树-树和轴-树型突触对僧帽细胞起一种中间神经元的作用,并且僧帽细胞可使颗粒细胞和围嗅球细胞兴奋^[7],而颗粒细胞则抑制僧帽细胞^[8],故颗粒细胞提供了自身的抑制和对僧帽细胞的侧抑制。离心纤维与小球内的僧帽细胞和围嗅球细胞建立突触关系,这些纤维对僧帽细胞有抑制作用。这样可以建立调制嗅球回路并控制嗅觉细胞兴奋性传入的嗅球网络模型^[9,10]。

嗅球网络中的四种神经元的连接如下:感觉细胞接收外界刺激,从而通过与僧帽细胞之间的轴-树兴奋性突触来使僧帽细胞兴奋,僧帽细胞又通过侧枝树-树兴奋性突触来兴奋围嗅球细胞和颗粒细胞,而围嗅球细胞和颗粒细胞又通过树-树抑制性突触来抑制僧帽细胞,对于另一侧的僧帽细胞,它与颗粒细胞的连接也是双向的,而与围嗅球细胞的连接则是单向的,即另一侧的围嗅球细胞通过轴-树抑制性突触来抑制僧帽细胞,嗅球网络中神经元的层次结构是十分鲜明的,各种神经元在嗅球内的结构也是很有序的。通过参考嗅球的解剖结构,本文构造了与实际嗅球结构十分接近的嗅球网

络^[11,12],如图 1。对于嗅球中四种神经元,各种离子通道的参数值见参考文献[1]。

嗅球网络中共用到 4 种神经元,感觉细胞、僧帽细胞、颗粒细胞和围嗅球细胞,由感觉细胞接受外界的刺激,以下是嗅球的网络图以及用 NEURON 软件所模拟的四种神经元的动作电位图。

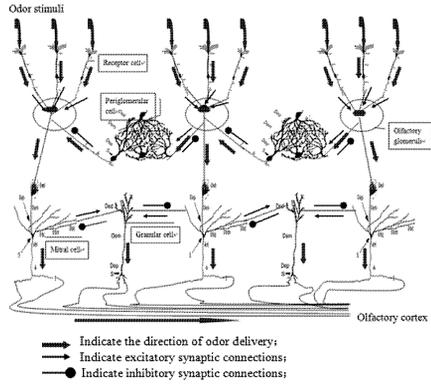


图 1 嗅球网络中神经元的突触连接(片段)

Fig 1 Neuronal synaptic connections in the olfactory bulb network (segment)

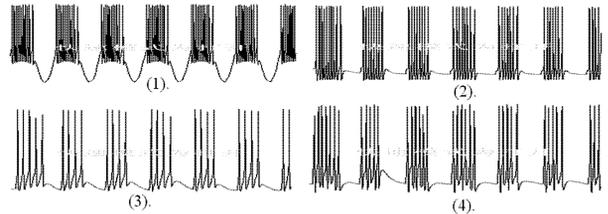


图 2 (1). 感觉神经元的发放图; (2). 僧帽神经元的发放图; (3). 颗粒神经元的发放图; (4). 围嗅球神经元的发放图。

感觉神经元接受的刺激为 $0.01 + 0.1 \sin(0.05t)$, 时间为 800ms

Fig 2 (1). Firing map of receptor cell (2). Firing map of mitral cell (3). Firing map of granule cell (4). Firing map of periglomerular cell

The stimulation adding on receptor cell is:

$$0.01 + 0.1 \sin(0.05t), \text{ duration } 800\text{ms}$$

由图 2 可以看出,嗅球网络中不同神经元的发放模式非常丰富,对于一个给定的刺激,神经元会产生不同的响应,不同的刺激所引起的响应是不同的,显示嗅觉系统对外界刺激的敏感性^[13,14]。

1.2 小脑皮层回路的网络模拟

小脑皮层与运动学习有着紧密的联系^[15],其组织学结构和神经元回路都十分简单。全部小脑皮层都是三层结构,由表及里分别是分子层、浦肯野细胞层和颗

粒层,其中含有苔状纤维和爬行纤维两种传入纤维,以及浦肯野细胞、颗粒细胞、篮状细胞、形状细胞和高尔基细胞 5 种神经元。在 5 种小脑皮层神

神经元中, 浦肯野细胞是小脑皮层的主神经元, 其余的 4 种细胞都是局部中间神经元. 因此, 小脑的传入纤维和局部中间神经元以浦肯野细胞为核心构成了小脑皮层感觉运动整合功能的神经元环路. 目前, 对于小脑皮层中各种传入纤维和神经元所使用的神经递质已有明确的了解. 苔状和爬行纤维都是使用兴奋性氨基酸的兴奋性传入纤维, 分别对颗粒细胞和浦肯野细胞发挥兴奋作用. 浦肯野细胞是一个抑制性神经元, 通过轴突末梢释放递质 GABA, 对所支配的小脑核团神经元和前庭核神经元发挥强烈的抑制作用. 在 4 种局部中间神经元种, 除了颗粒细胞释放谷氨酸, 是一个兴奋性神经元外, 其他的细胞均释放递质 GABA, 为抑制性神经元^[16].

本文构造的小脑皮层网络中共有 90 个神经元, 其中 5 个浦肯野细胞、50 个颗粒细胞、10 个篮状细胞、10 个星状细胞和 5 个高尔基细胞, 另有 5 条苔状纤维和 5 条爬行纤维, 每 10 个颗粒细胞用一条苔状纤维与之连接, 对应高频率刺激输入, 每个颗粒细胞又可形成 2 条平行纤维, 网络中 50 个颗粒细胞就能形成 100 条平行纤维. 每个高尔基细胞受 20 条平行纤维输入兴奋, 而每 10 个颗粒细胞受一个高尔基细胞的反馈抑制. 每个浦肯野上面有 100 个树突棘, 用来接受平行纤维的兴奋性输入, 每条平行纤维和每个浦肯野细胞只能形成一个单突触连接; 每个星状和篮状细胞分别受 10 条平行纤维的兴奋性输入, 而对应每 2 个星状细胞和 2 个篮状细胞抑制一个浦肯野细胞. 由此建立了可以调制小脑皮层回路并控制细胞兴奋性传入的小脑皮层网络模型.

网络中细胞的具体连接如下: 苔状纤维和爬行纤维接收外界刺激, 分别兴奋颗粒细胞和浦肯野细胞, 颗粒细胞通过平行纤维兴奋高尔基细胞树突, 高尔基细胞又通过与颗粒细胞的轴突—树突连接反馈抑制颗粒细胞. 平行纤维兴奋浦肯野树突顶端的棘和篮状/星状细胞的树突, 篮状/星状细胞轴突又抑制浦肯野的树突和胞体, 从而构成了整个小脑皮层网络的环路. 小脑皮层网络中神经元的层次结构是十分鲜明的, 各种神经元在网络内的结构也是很有序的, 图 3 显示了网络中神经元之间的连接. 对于浦肯野细胞, 各种离子通道的参数值见参考文献^[17]. 对于高尔基细胞, 各种离子通道的参数值见参考文献^[18-19]. 对于星状、篮状细胞以及苔

状纤维和爬行纤维, 各种离子通道的参数值见参考文献^[20]. 对于颗粒细胞, 各种离子通道的参数值见参考文献^[1].

小脑皮层网络中共用到 5 种神经元: 浦肯野细胞、颗粒细胞、高尔基细胞、篮状细胞和星状细胞, 两种纤维: 苔藓纤维和爬行纤维, 这两种纤维接受外界刺激, 以下是小脑皮层的网络图以及用 NEURON 软件所模拟的 5 种神经元的动作电位图.

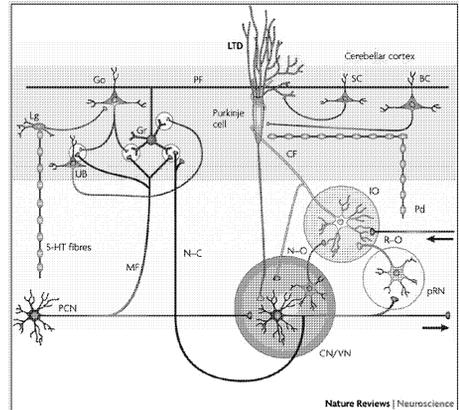


图 3 小脑皮层网络中神经元的突触连接^[28]

Fig 3 Neuronal synaptic connections in the cerebellar cortex network^[28]

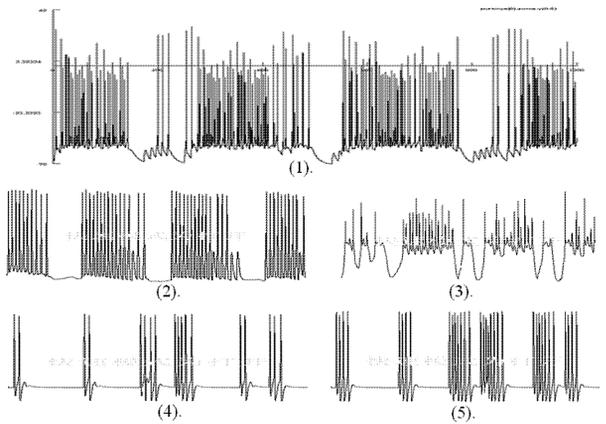


图 4 (1) 浦肯野神经元的发放图; (2) 颗粒神经元的发放图; (3) 高尔基神经元的发放图; (4) 篮状神经元的发放图; (5) 星状神经元的发放图. 此时苔状纤维和爬行纤维的刺激都是存在, 且大小分别为: $0.07 + 0.03 \cos(0.02t)$ 和 $0.06 + 0.06 \sin(0.07t)$, 刺激时间为 1000ms

Fig 4 (1) Firing map of purkinje cell (2) Firing map of granule cell (3) Firing map of golgi cell (4). Firing map of basket cell (5) Firing map of stellate cell The stimulation on mossy fibre and climbing fibre are: $0.07 + 0.03 \cos(0.02t)$ and $0.06 + 0.06 \sin(0.07t)$ respectively, duration: 1000ms

由图 4 可以看出, 小脑皮层网络中不同神经元的发放模式非常丰富, 对于给定的刺激, 神经元会

产生不同的响应,不同的刺激所引起的响应是不同的,显示小脑皮层系统对外界传入刺激的敏感性.尤其是浦肯野细胞,它的发放不但密集而且错综复杂,从而造成了电位发放的无序性.

1.3 海马回路的网络模拟

海马和人类的学习和记忆有着密切的关系^[21-22],经典的海马结构包括海马本体、齿状回(dentate gyrus DG)、下托(Subiculum)和内嗅皮质(entorhinal cortex, EC)四个部分.海马和齿状回与下托和内嗅皮质之间有广泛的直接纤维联系,功能上也不可分开.海马和齿状回两部分结构相对简单,内外纤维联系也比较清楚,一直被视为研究大脑皮质生理功能与活动机制的最好模型,有的文献将海马和齿状回统称为海马^[4].

海马分为 CA1~CA4 (Cornu Ammon 之缩写)四个区, CA2和 CA4在文献中已不多用,现在海马通常认为有 CA1和 CA3两个区域组成. CA1与下托连接,在向腹外方向延伸中演变为 CA3 转向腹内侧,插入齿状回,形状如大 C 字形.齿状回像一反写的小 C 与大 C 连接,构成 S 形状.由外及内,海马的三个基本层次是多形层 (polymorphic layer)、锥体层 (pyramidal layer) 和分子层 (molecular layer).齿状回由分子层、颗粒层 (granule layer) 和多形层或们区域组成^[16].

从内嗅皮质到海马区的主要传输时通过穿通路(perforant pathway pp)进行的.内嗅皮质的锥体细胞轴突汇成穿通路,投射到齿状回分子层,与颗粒细胞远端形成突触.颗粒细胞轴突又称为苔藓状纤维(mossy fiber mf)投射到 CA3分子层,与 CA3锥体细胞的树突形成突触. CA3锥体细胞的轴突分支形成: ① 投射到对侧海马的连合纤维(commisural fibers); ② 离开海马传出,通过穹窿主要终止到丘脑及下丘脑; ③ 发出的侧支折返与同一或相邻的 CA3锥体细胞形成突触,这些侧支称为回返性侧支(recurrent collaterals),或与 CA1区细胞形成突触,称为 Schaffer 侧支 (Schaffer collaterals Sch).

CA1细胞的轴突到达下托和内嗅皮质.穿通路纤维、颗粒细胞和锥体细胞是兴奋性的胺能细胞.除齿状回外,海马结构的每个部分都和两个以上区域有直接纤维联系.下托和内嗅皮质、齿状回、CA3 CA1构成了一个真正的闭合回路(图 5)^[23].

中 EC 部分我们用 16 个 HH 神经元来描述,其中左、右侧皮质各用 8 个(图 5);左右 DG 部分我们各用 4 种神经元(6 个颗粒细胞 granule cell GC、1 个苔状细胞 mossy cell MC、1 个篮状细胞 basket cell DG_BC 和 1 个前通路门细胞 hilar perforant-path associated cell HC), DG 中神经元的连接环路见图 5

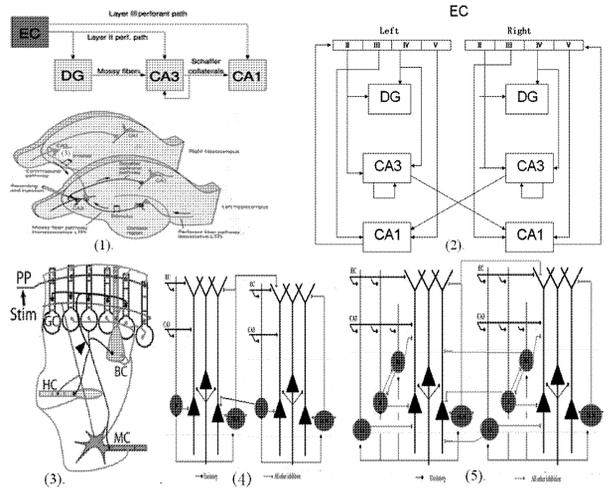


图 5 (1)上为从网络中从内嗅皮质 EC 到 DG、CA3 和 CA1 的信息传递图,下为左右两侧的海马片区图; (2)本文所建网络的连接分布图,左右皮质均分为 II、III、IV 和 V 四部分, DG 和 CA3 接受来自 II 和 IV 的传入, CA1 接受来自 III 和 V 的传入; (3)为 DG 中四种神经元的连接图; (4)为 CA3 片区中三种神经元的连接图; (5) CA1 片区中五种神经元的连接图

Fig 5 (1) Upper is the information transmission map from EC to DG, CA3 and CA1 in the network, Lower is the left and right hippocampus area (2) Connect distribution in the network of this paper left and right cortex both have four parts II, III, IV and V, DG and CA3 receive afferent from II and IV, CA1 receive afferent from III and V; (3) Neuronal synaptic connections in DG; (4) Neuronal synaptic connections in CA3; (5) Neuronal synaptic connections in CA1

左右 CA3 片区部分我们各用 3 种神经元(6 个 CA3 锥体细胞 pyramidal cell CA3_PY、2 个 basket cell CA3_BC、2 个 oriens lacunosum-moleculare cell CA3_OLMC), CA3 中神经元的连接环路见图 5; 左右 CA1 片区部分我们各用 5 种神经元(6 个 CA1 锥体细胞 pyramidal cell CA1_PY、2 个 basket cell CA1_BC、2 个 bifurcated cell CA1_BSC、2 个 axo-axonic cell CA1_AAC、2 个 oriens lacunosum-moleculare cell CA1_OLMC), CA1 中神经元的连接环路见图 5; 由于对下托部分参考文献甚少,因此我们所建海马网络包含 EC、DG、CA3 和 CA1 四部分,各部分的具体连接如图 5; 左右两侧海马片区通过 CA3 轴突连接, CA1 片区接受同侧或对侧 CA3 传入的信息.

对于内嗅皮质 EC 神经元, 各种离子通道的参数值见参考文献 [20]. 对于齿状回 DG 环路中神经元, 各种神经元所用离子通道及参数见参考文献 [24]. 对于 CA 片区 (CA1-CA3) 中神经元, 各种神经元所用离子通道及参数见参考文献 [25].

整个海马网络的输入是从 EC 得到的, 网络中 EC 由 16 个 HH 神经元构成, 这里我们给这 16 个神经元大小为 $0.1 + 0.18\sin(0.03t)$ 的交流刺激, 持续时间为 1000ms 以下是网络中各种神经元的电位发放图.

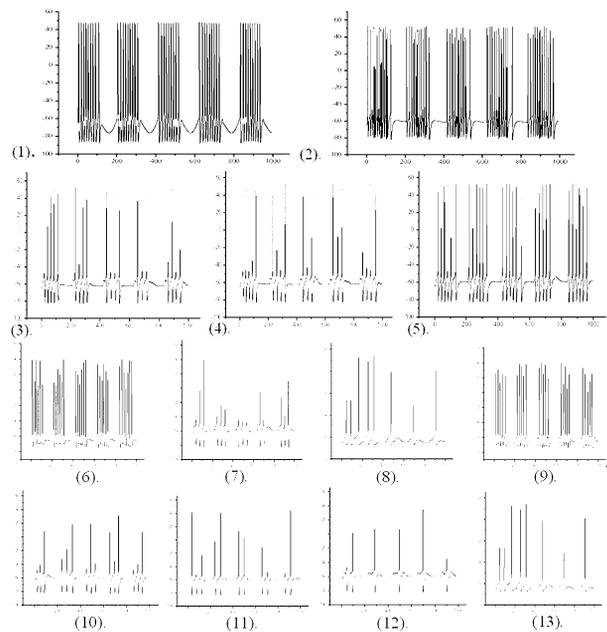


图 6 1~ 13 依次为 EC 神经元、DG_{gc}、DG_{bc}、DG_{mc}、DG_{hc}、CA3_{px}、CA3_{bc}、CA3_{ohc}、CA1_{px}、CA1_{bc}、CA1_{bsc}、CA1_{aac} 和 CA1_{ohc} 的电位发放图

Fig 6 1~ 13 are firing maps of EC, DG_{gc}, DG_{bc}, DG_{mc}, DG_{hc}, CA3_{px}, CA3_{bc}, CA3_{ohc}, CA1_{px}, CA1_{bc}, CA1_{bsc}, CA1_{aac} and CA1_{ohc}

上图说明了对于来自内嗅皮质 EC 的刺激, 海马结构中不同神经元会有不同的反应, 显示了海马各部分对外界传入刺激的敏感性.

1.4 丘脑皮层回路的网络模拟

丘脑皮层系统在哺乳动物大脑中占很大一部分, 并且随着脑大小的不同, 丘脑皮层的大小也随之改变. 丘脑与皮层之间的连接通路在拓扑上也分不同的等级, 最初的感觉信号, 如: 视觉、听力和触摸等, 都是通过丘脑传递到皮层 [26]. 有文献表明 [27], 丘脑皮层系统存在着丰富的实验现象, 如: Gamma 振荡、睡眠纺锤波和由癫痫引起的簇发放等, 这都值得更深入的研究. 这里的丘脑皮层网络

构造和计算结果均来自参考文献 [27], 网络中共 3560 个神经元, 神经元的种类以及详细的房室和离子通道描述见参考文献 [27].

由图 7 可以看出, 丘脑皮层网络中神经元种类和个数是非常多的, 并且锥体神经元的发放模式非常丰富, 作为网络中的主神经元, 锥体神经元不同的发放模式对应不同的网络特性, 这为研究丘脑皮层网络中存在的 Gamma 振荡、睡眠纺锤波和癫痫性簇发放提供了很好的理论依据. 丘脑皮层网络的理论分析有很多文献, 利用这样网络结构可以得到电位产生的波形图案, 这些图案可以解释皮层脑电和波形振荡等现象 [29].

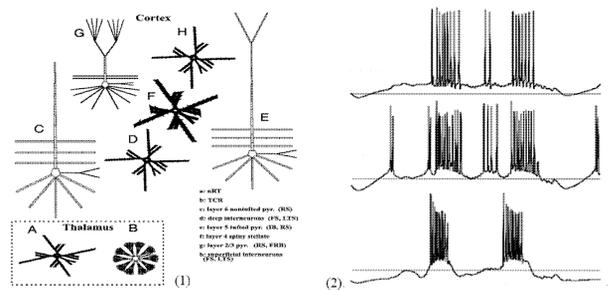


图 7 (1) 丘脑皮层网络中各种神经元的房室图, A. 丘脑网状神经元, B. 丘脑中继神经元, C. 皮层 6 锥体神经元, D. 深层篮状神经元, E. 皮层 5 锥体神经元, F. 皮层 4 星状神经元, G. 皮层 2/3 锥体神经元, H. 表层篮状神经元, 每种神经元之间的连接 [27]; (2) 丘脑皮层中锥体神经元的三种发放模式, 从上至下: Regular Spiking, Fast Rhythmic Bursting 和 Intrinsic Bursting 图形和计算 [27]

Fig 7 (1) Morphs of neuronal compartments in thalamo-cortical network. A. Thalamic reticular cell, B. Thalamic relay cell, C. Layer 6 pyramidal cell, D. Deep basket cell, E. Layer 5 pyramidal cell, F. Layer 4 stellate cell, G. Layer 2/3 pyramidal cell, H. Superficial basket cell. Neuronal synaptic connections is in reference [27]; (2) Three spiking modes of pyramidal cell in the thalamo-cortical network, from top to bottom: Regular Spiking, Fast Rhythmic Bursting and Intrinsic Bursting. Figures and Computation are from reference [27]

2 总结

在建立基于神经元形态的嗅球网络、小脑皮层网络和海马网络模型结构, 通过神经元的房室模型和 NERUON 软件, 数值研究了这些网络回路中主神经元的电位发放. 并与参考文献 [27] 的丘脑皮层网络数值结果一起, 数值比较了大脑神经内四种主要神经元环路中神经元的电位发放, 得出以下几点理论结果:

(1)、四种神经元环路内神经元的放电节律具

有丰富的发放模式,对于给定

的外界刺激,环路中不同的神经元有不同的反应,说明了它们在所处环路中所扮演的作用是不同的,而且从四种神经元环路中神经元的放电特性可说明四种环路在功能上的不同.

(2)、通过对四种环路的数值模拟,说明了大脑神经系统存在的很多神经元环路都是可计算的,更多的环路,如:视觉、听觉和基底神经节等都是可以理论计算分析的,这为计算神经科学在神经网络的计算上提供帮助.

(3)、模型得到神经回路中神经元的电位发放是理论研究大脑神经系统的第一步,如何分析这些网络的特点和意义十分重要.

由于大脑神经系统的实验不断精细,特别是神经元的类型,离子通道的密度,树突轴突的几何形态和具体的突触连接位置的确定,基于房室模型的理论描述非常接近神经系统的信号传递过程,本文关于嗅球网络、小脑皮层、海马结构和丘脑皮层^[27]的模型结果具有描述回路中神经元的电位发放的特性.而对不同单房室的神经元的发放特性,也有文献研究^{[30][31]}.更一般地,由于计算机的进步,神经网络的计算规模逐渐增大,从神经元到神经系统的模型研究变得十分紧迫,大脑神经系统的房室模型的结论也越来越重要,这更加说明了神经计算的重要性.

参 考 文 献

- 1 M M gliore, G M Shepherd. Dendritic action potentials connect distributed dendrodendritic microcircuits. *Journal of Computational Neuroscience*, 2008, 24: 207~221
- 2 Ted Carnevale, Michael Hines. *The Neuron Book*. Cambridge University Press, 2006
- 3 Pierre Marie Lledo, Gilles Gheusi, Jean Didier Vincent. Information processing in the mammalian olfactory system. *Physiological Reviews*, 2005, 85: 281~317
- 4 王建军主译. 神经科学-探索脑(第2版)(中文版). 北京:高等教育出版社, 2004(Wang J J. *Neuroscience-Explore the brain*(Second Edition)(Chinese Edition). Beijing Higher Education Press, 2004(in Chinese))
- 5 杨雄里主译. 神经生物学. 北京:科学出版社, 2003(Yang X L. *Neurobiology*. Beijing: Science Press, 2003(in Chinese))
- 6 Iren Vavva, Natacha Gueorguieva, Frank Tiescher, Oksana Lapteva. Modeling of inhibition/excitation firing in olfactory bulb through spiking neurons. *Neural Computing and Applications*, 2007, 16: 355~372
- 7 Jason M Christie, Gary L Westbrook. Lateral excitation within the olfactory bulb. *Journal of Neuroscience*, 2006, 26(8): 2269~3377
- 8 Francois David, Christiane Linster, Thomas A Cleland. Lateral dendritic shunt inhibition can regularize mitral cell spike patterning. *Journal of Computational Neuroscience*, 2008, 25: 25~38
- 9 Ian G Davison, Lawrence C Katz. Sparse and selective odor coding by mitral/tufted neurons in the main olfactory bulb. *Journal of Neuroscience*, 2007, 27(8): 2091~2101
- 10 Andrew P Davison, Jianfeng Feng, David Brown. Dendrodendritic inhibition and simulated odor responses in a detailed olfactory bulb network model. *Journal of Neurophysiology*, 2003, 90: 1921~1935
- 11 Brice Bathellier, Samuel Lagier, Philippe Faure, Pierre Marie Lledo. Circuit properties generating gamma oscillations in a network model of the olfactory bulb. *Journal of Neurophysiology*, 2006, 95: 2678~2691
- 12 Roberto Galan, Nicolas Fourcaud Trocmé, G Bard Ermentrout, Nathaniel N Urban. Correlation-Induced Synchronization of Oscillations in Olfactory Bulb Neurons. *Journal of Neuroscience*, 2006, 26: 3646~3655
- 13 Alan Gelperin. Olfactory Computations and Network Oscillations. *Journal of Neuroscience*, 2006, 26(6): 1663~1668
- 14 Kensaku Morji, Hiroshi Nagao, Yasuhiro F Sasaki. *Computation and Neural Systems*, 1998, 9: 79~102
- 15 Christopher H Yeo. Memory and the Cerebellum. *Current Neurology and Neuroscience Reports*, 2004, 4: 87~89
- 16 A. 朗斯塔夫著, 韩济生主译. 神经科学(中译本). 科学出版社, 2006(A. Longstaff. *Neuroscience*(Chinese translation). Science Press, 2006(in Chinese))
- 17 Walther Akemann, Thomas Knopfel. Interaction of Kv3 Potassium Channels and Resurgent Sodium Current Influences the Rate of Spontaneous Firing of Purkinje Neurons. *Journal of Neuroscience*, 2006, 26(17): 4602~4612
- 18 Sergio Solina, Lia Forti, Elisabetta Cesana, Jonathan Mapelli, Erik De Schutter, Egidio D'Angelo. Computational reconstruction of pacemaking and intrinsic electrosensitiveness in cerebellar golgi cells. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 2007, 1(2): 1~12

- 19 Sergio Solinas, Lia Forti, Elisabetta Cesana, Jonathan M. Apelli, Erik De Schutter, Egilio D' Angelo. Fast-reset of pacemaking and theta-frequency resonance patterns in cerebellar Golgi cells: Simulations of their impact in vivo. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 2007, 1(4): 1~9
- 21 Raymond P. Kesner. Behavioral functions of the CA3 sub-region of the hippocampus. *Learning & Memory*, 2007, 14: 771~781
- 22 L. Stan Leung, Bixia Shen. Hippocampal CA1 kindling but not long-term potentiation disrupts spatial memory performance. *Learning & Memory*, 2009, 13: 18~26
- 23 Susumu Tonegawa, Thomas J. M. Hugh. The Ins and Outs of Hippocampal Circuits. *Neuron*, 2008, 57: 175~177
- 24 Vijayalakshmi Santhakumar, Ildiko Aradi, Ivan Soltesz. Role of Mossy Fiber Sprouting and Mossy Cell Loss in Hyperexcitability: A Network Model of the Dentate Gyrus Incorporating Cell Types and Axonal Topography. *Journal of Neurophysiology*, 2005, 93: 437~453
- 27 Roger D. Traub, Diego Contreras, Mark O. Cunningham, Hilary Murray et al. Single-Column Thalamocortical Network Model Exhibiting Gamma Oscillations, Sleep Spindles and Epileptogenic Bursts. *Journal of Neurophysiology*, 2005, 93: 2194~2232
- 29 I. Timofeev and M. Bazhenov. Mechanisms and biological role of thalamocortical oscillations. In "Trends in Chronobiology Research", Editor: Frank Columbus, 2005, 1~47
- 30 王海侠, 陆启韶, 郑艳红. 神经元模型的复杂动力学: 分岔与编码. *动力学与控制学报*, 2009, 7(4): 293~296 (Wang H. X., Lu Q. S. and Zheng Y. H. Complex dynamics of the neuronal model bifurcation and encoding. *Journal of Dynamics and Control*, 2009, 7(4): 293~296 (in Chinese))
- 31 严传魁, 刘深泉. 海马结构中 DG 对 CA3 的信号传递作用. *自然科学进展*, 2007, 17(7): 884~892 (Yan C. K., Liu S. Q. The role of signal transduction from DG to CA3 in hippocampal structure. *Progress in Natural Science*, 2007, 17(7): 884~892 (in Chinese))

COMPARISON OF POTENTIAL SPIKE OF NEURAL CIRCUIT IN THE BRAIN*

Wang Lei, Liu Shenquan

(Department of Applied Mathematics South China University of Technology, Guangzhou 510640, China)

Abstract This paper studied the four existed circuits in the brain: olfactory bulb network, cerebellar cortex, hippocampus structure and thalamus cortex, and established their models of the neural circuit. The numerical results of these principal neurons' action potential in the circuits show abundance fire patterns when external stimulus were applied in the four circuits. These results can model the neural information transmission in the brain.

Key words neuron, olfactory network, cerebellar cortex, hippocampus structure, thalamus cortex