

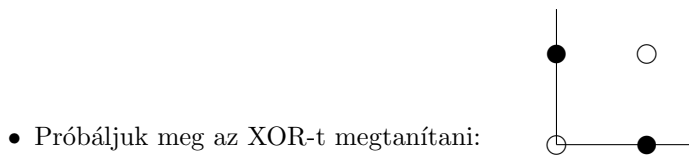
Gyakorlat vázlat Érdi Péter: *IDEGRENDSZERI MODELLEZÉS* c. órájához

Tartalomjegyzék

1.	Perceptron – Octave	1
2.	Dinamikai rendszerek egyszerű vizsgálata – XPP	2
2.1.	Bifurkációanalízis <i>folytatással</i> – az AUTO program használata	3
3.	Bevezetés a konduktancia-alapú, kompartmentális modellezésbe – GENESIS	4
3.1.	Ismerkedés a GENESIS-sel – egy passzív kompartment modellezése	5
3.2.	Hodgkin és Huxley kísérletének numerikus reprodukciója – legalábbis annak illusztrációja	6
3.3.	Tüzelési mintázatok a Hodgkin-Huxley modellben	7
3.4.	Többkompartmentes modellezés, „nagy” sejtek építése – a cellreader és a Traub '91-es modell	7
3.5.	Idegsejtek hálózata – a központi mintázatgeneráló (CPG)	8

1. Perceptron – Octave

- Octave honlapja: <http://www.octave.org/>
- MPC neuron $o_j = \sum_{i=1}^N w_i x_i$
- Tanulási szabály: delta szabály $\Delta w_{ij} = x_i (d_j - o_j)$
- MPC neuron + tanulási szabály = perceptron



- Error backpropagation és egyéb trükkök, azaz fekete mágia (Hebb-szabály, genetikus algoritmus) – nekem pl. nem is megy backproppal ☹.

Megj.: szövegszerkesztő pl.: jed, vagy vi

```

>----- Nyissz -----<
% Perceptron AND-re
% Bemenet, kimenet
train = ([0 0; 0 1; 1 0; 1 1])';
output = ([0; 1; 0; 1])';

r=0.2; % Tanulasi rata
global w=2*rand(2,1)-1; % Kapcsolat matrix :-)
```

w

```
function op = perc (in) %Az MPC neuron
```

```
    global w;
```

```
    op=round(w'*in);
```

```
end
```

```
serr=1; %A megallasi feltetelhez az osszes pontra vett hiba
```

```
while (serr != 0)
```

```
    l=round(rand*2+2) % Veletlenül választunk pontokat a tanitashoz
```

```
    dw=r*train(:,l)*(output(l)-perc(train(:,l)));
```

```
    w=w+dw % Megváltoztatjuk a súlyokat a delta szabály szerint ( ld . lentebb )
```

```
    serr=0;
```

```
    for l=1:4 % Megnezzuk, megtanulta-e már a pontokat
```

```
        serr=serr+abs(output(l)-perc(train(:,l)));
```

```
    end
```

```
end
```

w

<----- Nyissz ----->

2. Dinamikai rendszerek egyszerű vizsgálata – XPP

- XPP honlapja: <http://www.math.pitt.edu/~bard/xpp/xpp.html>
- XPP (XPPAUT is another name) is a tool for solving
 - differential equations,
 - difference equations,
 - delay equations,
 - functional equations,
 - boundary value problems, and
 - stochastic equations
- Ismerendő fogalmak
 - Differenciál hányados (bocs ☺), differenciál egyenlet
 - Iránymező
 - Nullkilinák
 - Fixpontok (stabil, instabil)
 - Határciklus (stabil, instabil)
 - Kaotikus attraktor
 - Bifurkáció
- Megvizsgálunk egy egyszerű kétdimenziós rendszert (Fitzhugh-Nagumo neuron), a fenti fogalmak fényében

A Fitzhugh-Nagumo egyenletek:

$$\frac{dV(t)}{dt} = I + V(t)(1 - V(t))(V(t) - a) - w(t)$$

$$\frac{dw(t)}{dt} = \epsilon(V(t) - \gamma w(t))$$

File: fhn.ode

```
>----- Nyissz -----<
# Fitzhugh-Nagumo equations
v'=I+v*(1-v)*(v-a)-w
w'=eps*(v-gamma*w)
par I=0,a=.1,eps=.1,gamma=.25
@xp=V,yp=w,xlo=-.25,xhi=1.25,ylo=-.5,yhi=1,total=100
@maxstor=10000
done
<----- Nyissz ----->
```

- File futtatása: `xppaut fhn.ode`
- Numerikus integrálás: `ig`
- Kék **ICs** gombocska – initial conditions
- Iránymező kirajzolása: `W` vs `V` rajzolása, majd `dd`, vagy `ds`
- Futtatás mindenféle kezdőpontból: `im`, vagy `ii`
- Nullklina kiszámoltatása: `nn`
- Fixpont stabilitásvizsgálata: `sm`
- Kis játék a paraméterekkel: növelve a „serkentő áramot” a „sejt” oszcillálni kezd, „akciós potenciálokot generál”

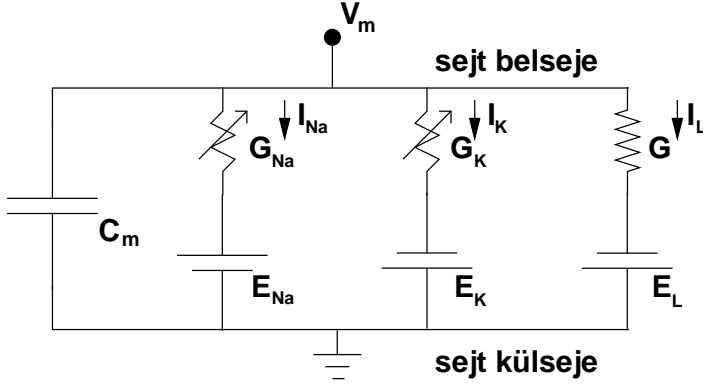
2.1. Bifurkációanalízis *folytatással* – az AUTO program használata

- Eljuttatjuk az FHN egyenleteket egy fixpontjukba `ig` → `i1` → `i1`. $I = 0$ (beállítása a **Param** gombocskával) esetén a $(V^*, w^*) = (0, 0)$ egy csodaszép fixpont.
- Elindítjuk az AUTO-t: `fa`
- AUTO-ban beállítjuk a grafikont: **Axes** gombocska, `hI-1o` menüpont, $x = [0, 2]$, $y = [0, 0.6]$
- AUTO-ban beállítjuk a paraméter keresési intervallumát: **Numerics** gombocska, `Par Max: 1.5`
- Elindítjuk a bifurkáció analízist: **Run** → `Steady State` menüpont
- Jól megvizsgáljuk az érdekes pontokat (egy darab lesz 😊)
- A Hopf-bifurkáció vizsgálata: a rendszert abban a pontból indítjuk, ahol a Hopf-bifurkáció van, majd a fentiekhez hasonlóan periodikus pályákat keresünk.
- A bifurkáció vizsgálata és magyarázata az iránymező és a nullklinák alapján.

3. Bevezetés a konduktancia-alapú, kompartmentális modellezésbe – GENESIS

A fejezetben szereplő példák részben a James M. Bower és David Beeman által írt *The Book of GENESIS* c. könyvből (ISBN 0-387-94019-7) származnak.

- GENESIS honlapja: <http://www.genesis-sim.org/>
- Egy másik igen hasznos program a NEURON. Honlapja: <http://neuron.duke.edu/>
- A Hodgkin és Huxley által javasolt áramkör leírja a sejtmembrán egy ekvipotenciális darabját.



Ennek matematikai leírását a következő képletek adják (Ohm törvény, aktív és passzív áramok, kinetika a kapukra). Megj.: a következőkben $V_m(t) = V_m$, $G_k(t) = G_k$, $k \in \{Na, K\}$, $p_i(V, t) = p_i$, $i \in \{m, h, n\}$ a rövideg kedvéért.

$$C_m \frac{dV_m}{dt} + I_{ion} = I_{ext} \quad (1)$$

$$I_{ion} = G_{Na} (V_m - E_{Na}) + G_K (V_m - E_K) + G_L (V_m - E_L) \quad (2)$$

$$\frac{dp_i}{dt} = \alpha_i (V_m) (1 - p_i) - \beta_i (V_m) p_i \quad (3)$$

A p_i kapuváltozók végtelenben vett határértékére, valamely $V_m = V$ esetén:

$$\begin{aligned} \frac{dp_i}{dt} &= 0, \quad t \rightarrow \inf \\ 0 &= \alpha_i(V) (1 - p_{i,t \rightarrow \inf}) - \beta_i(V) p_{i,t \rightarrow \inf} \\ p_{i,t \rightarrow \inf}(V) &= \frac{\alpha_i(V)}{\alpha_i(V) + \beta_i(V)} \end{aligned}$$

A folyamatra jellemző karakterisztikus idő, ismét $V_m = V$ esetén:

$$\begin{aligned} \frac{dp_i}{dt} &= \alpha_i(V) (1 - p_i) - \beta_i(V) p_i \\ \dot{p} &= -p(\alpha_i(V) + \beta_i(V)) + \alpha_i(V) \end{aligned}$$

A homogén egyenlet megoldása:

$$\begin{aligned} \dot{p}_i &= -p_i (\alpha_i(V) + \beta_i(V)) \\ \int \frac{dp_i}{p_i} &= - \int (\alpha_i(V) + \beta_i(V)) dt \\ \ln p_i &= -(\alpha_i(V) + \beta_i(V))t + C_i'' \\ p_i &= e^{-(\alpha_i(V) + \beta_i(V))t} C_i \end{aligned}$$

Vezessük be: $\tau_i(V) = \frac{1}{\alpha_i(V) + \beta_i(V)}$. Tovább az állandók variálásának módszerével:

$$\begin{aligned}
 C_i &\rightarrow C_i(t) && \text{Ezt vissza } p_i\text{-be} \\
 -\frac{1}{\tau_i(V)} e^{-\frac{t}{\tau_i(V)}} C_i(t) + e^{-\frac{t}{\tau_i(V)}} \dot{C}_i(t) &= -e^{-\frac{t}{\tau_i(V)}} \frac{1}{\tau_i(V)} C_i(t) + \alpha_i(V) \\
 \dot{C}_i(t) &= \alpha_i(V) e^{\frac{t}{\tau_i(V)}} \\
 C_i(t) &= \alpha_i(V) \tau_i(V) e^{\frac{t}{\tau_i(V)}} + C'
 \end{aligned}$$

Tehát a megoldás p_i -re:

$$\begin{aligned}
 p_i(V, t) &= \exp\left(-\frac{t}{\tau_i(V)}\right) \left(\alpha_i(V) \tau_i(V) \exp\left(\frac{t}{\tau_i(V)}\right) + C' \right) \\
 p_i(V, t) &= \alpha_i(V) \tau_i(V) + C' \exp\left(-\frac{t}{\tau_i(V)}\right)
 \end{aligned} \tag{4}$$

Azaz valóban, $\alpha_i(V) \tau_i(V) = \frac{\alpha_i(V)}{\alpha_i(V) + \beta_i(V)}$ a V feszültséghez tartozó $p_{i,t \rightarrow \text{inf}}$, és a karakterisztikus idő pedig $\tau_i(V) = \frac{1}{\alpha_i(V) + \beta_i(V)}$.

3.1. Ismerkedés a GENESIS-sel – egy passzív kompartment modellezése

Ha csak a passzív szivárgási áram van a rendszerben, az rendszert leíró egyenlet (1) helyett csak

$$C_m \dot{V} + G_L (V_m - E_L) = I_{\text{ext}} \tag{5}$$

alakot ölt. (Ugye emlékszünk előadásról az integrate-and-fire (i&f) modellre?) Ez egy (3)-hoz nagyon hasonló egyenlet, így rögtön leolvashatjuk, hogy megoldása egy exponenciális függvény lesz, mely $C_m R_m$ (ahol $R_m = 1/G_L$) karakterisztikus idővel tart $I_{\text{ext}} R_m + E_L$ -hez, ha $t \rightarrow \text{inf}$. Nézzük meg, GENESIS képes-e ezt a analitikus eredményt numerikusan közelíteni. Az ehhez szükséges kód megtalálható a `/usr/share/genesis/Scripts/tutorials/tutorial1.g` fileban:

```
//genesis script for a simple compartment simulation (Tutorial #1)

// create a parent element
create neutral /cell

// create an instance of the compartment object
create compartment /cell/soma

// set some internal fields
setfield /cell/soma Rm 10 Cm 2 Em 25 inject 5

// create and display a graph inside a form
create xform /data
create xgraph /data/voltage
xshow /data

// set up a message (PLOT Vm) to the graph
addmsg /cell/soma /data/voltage PLOT Vm *volts *red
addmsg /cell/soma /data/voltage PLOT inject *current *blue
```

```
// make some buttons to execute simulation commands
create xbutton /data/RESET -script reset
create xbutton /data/RUN -script "step 100"
create xbutton /data/QUIT -script quit

check // perform a consistency check for each element
reset // initialize each element before starting the simulation
```

Ezt futtassuk a meglepő `genesis /usr/share/genesis/Scripts/tutorials/tutorial1.g` paranccsal.

Kicsit érdekesebb neuro-fiziológiai jelenségek reprodukálásának lehetőségét rejti magában a `/usr/share/genesis/Scripts/tutorials/tutorial2.g` script, melybe már az (2) jobb oldalán lévő aktív áramokat is implementáltak. A `less /usr/share/genesis/Scripts/tutorials/tutorial2.g` parancs például hozzásegít a script listázásához. Ennek futtatásától azonban eltekintünk és sokkal érdekesebb tapasztalatok megszerzése elé nézünk a `genesis /usr/share/genesis/Scripts/squid/Squid.g` parancs kiadásával

3.2. Hodgkin és Huxley kísérletének numerikus reprodukciója – legalábbis annak illusztrációja

Ref.: **Hodgkin, A. and Huxley, A.** A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve, *Journal of Physiology (London)* **117**: 500–544, 1952

- Először *feszültség-clamp*-eljük a sejtet a gombbal.
- A **Holding Time**-ot 2 ms-re állítjuk, majd
Megj.: GENESISben akkor tudatosul, hogy egy mezőjébe új értéket írtunk, ha a beírás után Enter-t ütünk, vagy rákattintunk a mező címkéjére.
- ,
- Megjegyzés: GENESIS-ben az áramok irányára az „inward negative” konvenciót szokás használni.
- Először a kálium áramot karakterizáljuk, amihez blokkoljuk a nátrium konduktanciát az gombocskával.
- Miután a szimulációs időt átálltjuk 10 ms-ra a mezőben a clamping feszültséget 20, 40, 60, 80, 100 mV-ra állítjuk és felvesszük a K csatorna konduktanciaváltozását leíró függvényen ezen feszültségekre.
- Ezekre a függvényre kell illeszteni egy olyan görbét, melyet (4) ír le úgy, hogy a benne szereplő C' konstans kifejezzük a kezdeti értékből. Egy idő után kiderül, hogy csak akkor igazán jó az illeszkedés, ha nem (4) alakú, hanem ennek negyedik hatványát illesztünk.
Megj.: óráról emlékszünk, hogy $G_K = \bar{g}_K n^4$
- Ha a kapott görbék közül egyre, pl. a V_c clamping feszültséghez tartozóra illesztünk egy görbét az illesztés eredményeként megkapjuk az $n_{inf}(V_c)$, $\alpha_n(V_c)$, $\beta_n(V_c)$ értékeket. Ha több görbére illesztünk, kirajzolódnak az $\alpha_n(V)$ és $\beta_n(V)$ függvények
- A nátrium áramhoz tartozó kísérletet követő számítás és modellezés kicsit bonyolultabb. Futtassuk a modellt blokkolt kálium és szabad nátrium árammal úgy, hogy clamping feszültséget 10-től 70 mV között változtatjuk. Rögtön látszik, hogy míg a K konduktancia konstans értéken maradt, az Na konduktancia tranziens növekedés után újra lecsökken clampelés alatt is.
- HH úgy oldotta meg a problémát, hogy két változót vezetett be, egy aktivációs (m) és egy inaktivációs (h) változót. Továbbá az aktivációs változót a harmadik hatványra kellett emelniük, hogy a modell jó egyezést mutasson a mérésekkel, így kapták a Na konduktanciára vonatkozó $G_{Na} = \bar{g}_{Na} m^3 h$ képletet.

3.3. Tüzelési mintázatok a Hodgkin-Huxley modellben

Előző vizsgálataink folytatásaképpen feszültség clamp módból átkapcsolunk áram clampelésbe. Előadáson futólag láttuk, hogy a HH modell sok tulajdonsága reprodukálható a FHN modellel. Mint azt a 2. fejezetben láttuk, a küszöbviselkedést nagyon jól reprodukálja egy Hopf bifurkáción keresztül. Most csupán ránézésre, a bifurkáció numerikus analízise nélkül vizsgáljuk meg, mi történik a HH modellben a gerjesztő áram változtatásának hatására.

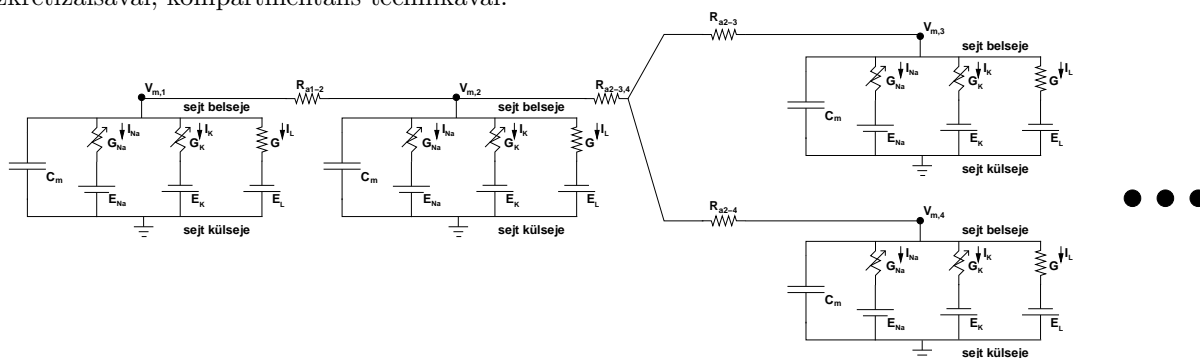
- Állítsuk a Na és a K áramot is unblocked helyzetbe
- A gombbal váltsunk át áram clamp módba.
- A gombbal kapcsoljuk be a a fázistér mettszetek megjelenítését.
- Különböző nagyságú injektált áramokat beállítva a mezőben, találjuk ki, hol lehet a bifurkációs pont, illetve, hogy I., vagy II. típusú a membrán (emlék: előadásról).
- Tipp: ha szeretnénk, hogy a fázistérben a trajektória szemmel követhető lassúsággal kigyózzék tova, állítsuk az integrálási időt a mezőben kicsire.

3.4. Többkompartmentes modellezés, „nagy” sejtek építése – a cellreader és a Traub '91-es modell

Ebben az alfejezetben a Traub és munkatársai által javasolt modellt fogjuk kicsit megvizsgálni, mely példa lesz több kompartmentes modellek építésére, illetve a *burst* nevű jelenség kialakulásának megértésére.

Ref.: Traub, R.D., Wong R.K.S., Miles, R. and Michelson, H. A model of a CA3 hippocampal neuron incorporating voltage-clamp data on intrinsic conductances, *Journal of Neurophysiology* **66**: 635–650

Hogyan lehet hosszú, elágazó membráncsoportokat (dendritikus fa) modellezni? Pl. kábelegetlet diszkrétizálásával, kompartmentális technikával.



Az egy ekvipotenciális kört leíró egyenletekben (1–3) szereplő paraméterek kompartmentenként különbözőek lehetnek. Természetesen a membránpotenciál is különböző a különböző kompartmentekben.

- Lépünk be a `/usr/share/genesis/Scripts/traub91` könyvtárba
- Indítsuk el a Neurokit nevű GENESIS scriptet, mely egy grafikus környezetet hoz létre, hogy kényelmesen lehessen bizonyos műveleteket elvégezni modelleken: `genesis Neurokit`
- → →
- *Recording electrode* elhelyezése a bal egérgombbal a *soma* és az *apical14* kompartmentekbe. Megj.: ha rossz helyre került az elektróda, a középső egérgombbal nem nulla valószínűséggel eltávolítható

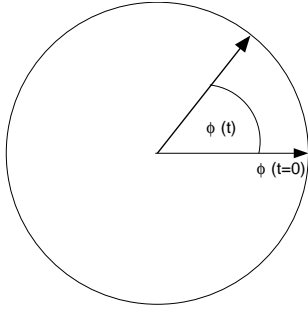
- `Iclamp` → `inject (nanoAmps)` mezőbe 0.2
Megj.: ne feledjük, GENESIS akkor eszi meg a beírt értékeket, ha a beírás után Enter-t ütünk, vagy rákattintunk a mező címkejére
- `Reset` → `Run`
- Eltöprengünk a látható görbéken a Na és Ca konduktancia térbeli eloszlásának ismeretében
- A jelenség jobb megértése érdekében lefuttatjuk a szimulációt kisebb integrálási időlépéssel, darabonként: `clock` mezőt állítsuk `5e-07`-re, a `runtime` mezőt `0.02`-re.
- Megvizsgáljuk a Ca és a [Ca] (kálcium konduktancia) függő K konduktanciákat. Ehhez bekapcsolunk még egy sejtet mutató ablakot a `Show extra cell window` gombocskával. Az ezen található `scale` gomb alatti menüvel beállíthatjuk, melyik csatorna konduktanciájának megfelelően színezzé a program a sejtet, illetve, hogy melyik konduktancia-idő görbét vegyük fel.
- Először rajzoltassuk ki a Ca csatorna konduktanciáját, majd a grafikonokat tartalmazó ablakon a `do not overlay` gomb megnyomásával kapcsoljuk be, hogy a következő grafikonok is egyszerre legyenek láthatóak az ábrán.
- A jelenség egy lehetséges magyarázata kísérleteink alapján tehát:
.tő-tsrub a evtetnüzsgem lezze ,tláicnetopnárbbmem sukítirdned a itnekkösc löbtjes a asálmaráik K a sé asátiyn anrotasc K öggüif]aC[sukítirdned a lügéV .evtígesőle tásaláreneg koláicnetop sóicka sukítamozs bbajú sé bbajú ,tláicnetopnárbbmem a avtrat nasagam ,aramózs a dejretazssiv óicáziraloped sukítirdned A .nabásátiynik anrotasc aC sukítirdned a tíges ima ,öngem láicnetopnárbbmem sukítamozs a lavásátiyn anrotasc aN sukítamozs a ygoh ,ótahtál avlágyszív tésédejret ilebrét kaibbótu evtelli ,takoláicnetopnárbbmem a sé takáicnatkudnok A
- „Biológusilag realiztikus” vizsgálat fenti hipotézisünk ellenőrzésére, hogy gátoljuk a Ca áramot
 - A `edit cell` menüvel egy grafikus interface nyerhető, ahol az egyes kompartmentekre kattintva (bal alsó ablak) a megfelelő csatornák (bal felső ablak) paraméterei (jobb alsó ablak) állíthatók.
 - Ember- (de mindenképpen programozó) barátabb megoldás, ha a GENESIS parancssorba beírjuk, hogy `setfield /CA3/##/Ca Gbar 0.0`, amely a Ca csatorna maximális vezetőképességét minden kompartmentben nullára állítja.

Egy további tanulságos kísérlet a sejtmodell különféle tüzelési mintázatainak vizsgálata: egyre nagyobb gerjesztő áramok a burstlő állapotból az akciós potenciál generálás irányába változtatják a sejt viselkedését.

3.5. Idegsejtek hálózata – a központi mintázatgeneráló (CPG)

Sok élőlénynek van szüksége arra, hogy helyét megváltoztatva elmozdulhasson valamerre. Egyesek izmos hasukat, mások egész testüket, megint mások végtagjaikat használják erre a célra. Ahhoz azonban, hogy a végtagok, izmos has, vagy az egész test a megfelelő módon, összhangban, különösebb odafigyelés nélkül működjön célszerű volt ezeknek az élőlényeknek kifejleszteni olyan neurális hálózatokat, melyek önmagukban képesek egyszerű, túlnyomórészt periodikus *mintázatokat* generálni, a megfelelő mozgató részeket idegi jelzésekkel ellátandó.

Mivel most periodikus jelekről fogunk beszélni, a lehető legegyszerűbb leírást választjuk, a fázismodellt.



A fázismodell grafikus megjelenítése

Mint emlékszünk a fázismodell a következő matematikai konstrukció írja le:

$$\dot{\theta}_i(t) = \omega_i, \theta_i(t) \in [0..2\pi]$$

Ennek az egyenletnek a megoldását jól ismerjük:

$$\theta_i(t) = (\omega_i t + \theta_i(t=0)) \pmod{2\pi}$$

Érdekesebb rendszert kapunk, ha ilyen oszcillátorokat összekapcsolunk.

$$h_{ij} \text{ csatolással csatolt oszcillátorok: } \begin{aligned} \dot{\theta}_1(t) &= \omega_1 + h_{12}(\theta_1, \theta_2) \\ \dot{\theta}_2(t) &= \omega_2 + h_{21}(\theta_2, \theta_1) \end{aligned}$$

Bevezetjük a fáziskülönbséget:

$$\Phi(t) = \theta_1(t) - \theta_2(t)$$

Ekkor:

$$\begin{aligned} \dot{\Phi}(t) &= \dot{\theta}_1(t) - \dot{\theta}_2(t) = \\ &= (\omega_1 - \omega_2) + (h_{12}(\theta_1, \theta_2) - h_{21}(\theta_2, \theta_1)) \end{aligned}$$

Tegyük fel, hogy

$$h_{ij}(\theta_i, \theta_j) = h'(\Phi), h_{ij}(\theta_i, \theta_j) = 0, \text{ ha } \theta_i = \theta_j$$

Például:

$$h_{ij} = a_{ij} \sin(\Phi)$$

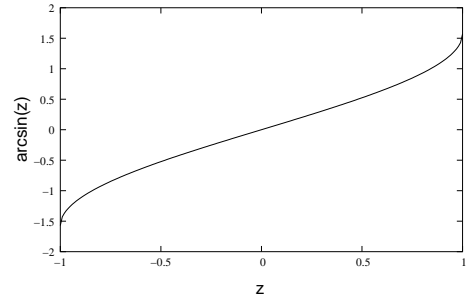
Ezzel a példával:

$$\dot{\Phi}(t) = (\omega_1 - \omega_2) - (a_{12} + a_{21}) \sin(\Phi(t))$$

Akkor kapunk 1:1 fáziscsatolt megoldást, ha az oszcillátorok közötti fáziskülönbség nem változik az időben, azaz, ha $\dot{\Phi}(t) = 0$, vagyis $\Phi(t) = \Phi = \arcsin\left(\frac{\omega_1 - \omega_2}{a_{12} + a_{21}}\right)$.

Mint hogy az arcus sinus függvény -1 és 1 között vesz fel valós értékeket, ha a fenti hányados ebbe az intervallumba esik, fáziscsatolt a két oszcillátor, frekvenciájuk azonos, a köztük lévő fáziskülönbséget az arcus sinus adja radiánban.

Ha ellenben a hányados értéke nagyobb egynél, vagy kisebb mínusz egynél, nincs fáziscsatolás, az oszcillátorok „sodródnak” egymáshoz képest



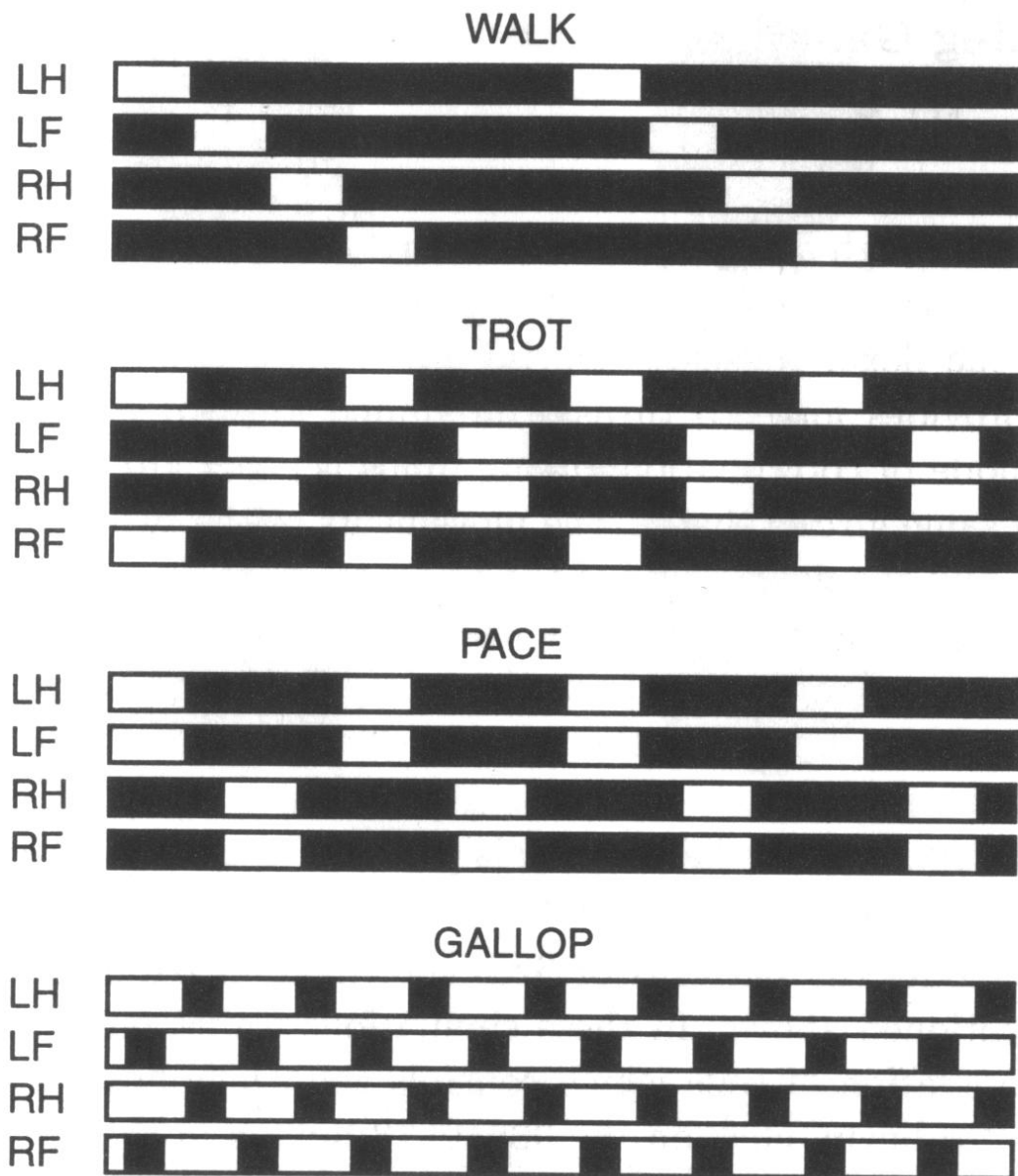
Az arcus sinus függvény

Hasonlóan tárgyalható több neuron különféle hálózatokba kapcsolt rendszere. Persze a számolás egy idő után meglehetősen fárasztó lesz. 😊

A fáziscsatolás jelenségét GENESIS segítségével is vizsgálhatjuk. Futtassuk a CPG szimulációt: `cd /usr/share/genesis/Scripts/CPG, majd genesis CPG.g`

- Vizsgáljuk meg, hogyan jöhet létre fáziscsatolt oszcilláció a sejtek közötti kölcsönösen serkentő, majd kölcsönösen gátló, végül serkentő-gátló kapcsolatokkal.
Megj.: Értelmes paraméterek: szómába injektált áram $\approx 0.00025 \mu\text{A}$, csatolási erősség ≈ 20 .
- Vizsgáljuk meg a kezdeti feltételek hatását: állítsuk az oszcillátorok frekvenciáját azonosra, például $0.00015 \mu\text{A}$ -ra. A fenti fejtegetésből az látszik, hogy ilyenkor minden csatolási erősségre fáziscsatolt megoldást kapunk, de két megoldás is létezik, a 0, illetve a 180 fokos fáziskésés. Ezt a jelenséget szépen modellezhetjük, ha a kezdeti feltételeket változtatjuk, a serkentő áram bekapcsolásának késleltetésével.

További érdekes kísérletek folytathatók, ha a négy rendelkezésre álló sejtet különféle szinaptikus mintázatokkal kapcsoljuk össze. Létrehozható aktivitáshullám-terjedés, szinkronizáció, illetve különféle járásmódokat modellező aktivitások.



A macska különféle járásmódjai. Fehér négyszög: felemelt láb, fekete négyszög: földön lévő láb. Ref.: **Pearson, K.** The control of walking, *Scientific American* **235**: 72-86