

ハエ動き検知神経回路モデルによる Waterfall illusionの機序理解

杉本 健太郎^{1,a)} 小池 千尋^{1,b)} 森本 高子^{2,c)} 青西 亨^{1,3,d)}

概要: Waterfall illusion とは、一定方向に回転する刺激を暫く見続けた後に刺激が停止すると、刺激が動いていたときは逆方向に動いてみえるという錯視である。Srinivasan と Dvorak は、実験によりハエが Waterfall illusion を知覚する可能性を示し、さらに、視葉内の動き検知細胞においてその知覚と相関したリバウンド応答および抑制性応答を報告している。これを受け、本研究ではハエの Waterfall illusion の知覚が、視葉内の動き検知細胞の一種である Lobula plate tangential cells (LPTCs) が構成するネットワークに起因すると仮説を立てた。そして、T 型 Ca チャネルを導入した LPTCs の回路モデルを構築し、この特徴的な膜電位応答の再現を試みた。その結果、刺激停止後での特徴的な膜電位応答であるリバウンド応答および抑制性応答を再現できた。本モデルから、T 型 Ca チャネルはリバウンド応答のトリガーの役割を果たし、LPTCs 回路が反響回路として動作してリバウンド応答を促進することが示された。また、抑制性応答はリバウンド応答した細胞からの抑制により生じ得ることが示された。これらの結果は、ハエの Waterfall illusion の知覚の背後にある神経基盤の可能性の一つを示すものである。

キーワード: Waterfall illusion, ショウジョウバエ, Lobula plate tangential cells, 数理モデル

Understanding the neural mechanisms of waterfall illusion using network model of fly motion-sensitive neurons

KENTARO SUGIMOTO^{1,a)} CHIHIRO KOIKE^{1,b)} TAKAKO MORIMOTO^{2,c)} TORU AONISHI^{1,3,d)}

Abstract: Waterfall illusion is a motion aftereffect experienced when looking at a stationary stimulus after watching a stimulus moving in one direction for some time. The stationary stimulus appears to have movement in the opposite direction to the moving stimulus previously exposed. Srinivasan and Dvorak suggested the possibility that the fly could perceive the waterfall illusion, and its motion-sensitive neurons might induce rebound and inhibitory responses correlated with this perception. In this paper, we hypothesized that this perception is based on a network consisting of Lobula plate tangential cells (LPTCs), which were ones of motion-sensitive neurons. To test the hypothesis, we constructed a circuit model of LPTCs getting the newly introduced T-type calcium channel, and tried to reproduce this characteristic neural response after the stimulation was stopped. As a result of numerical simulation using the circuit model of LPTCs, we were able to reproduce the rebound and inhibitory responses. The result of simulation suggested that T-type calcium channel could act as a trigger for the rebound response, and LPTCs circuit might work as a reverberation circuit to promote the rebound response. This result also showed that the inhibitory response could be caused by suppression from the cells inducing the rebound response. In conclusion, this study showed one of the possible neural mechanisms underlying fly's waterfall illusion.

Keywords: Waterfall illusion, Drosophila, Lobula plate tangential cells, Mathematical model

¹ 東京工業大学
Tokyo Institute of Technology

² 東京薬科大学

Tokyo University of Pharmacy and Life Sciences
³ 情報処理学会
IPSI, Chiyoda, Tokyo 101-0062, Japan
a) ken.squartet@gmail.com

1. はじめに

錯視現象は神経系の視覚情報処理の特性を露わにする。錯視現象の神経回路機序の理解は、視覚情報の神経回路での表現や処理の解明に繋がることが期待される [1-3]。本研究で着目する Waterfall illusion は、一定方向に動くパターンを所定の時間見続けたあとにパターンを静止すると動いていたときは逆方向にパターンが動いてみえるという錯視である [3-8]。Waterfall illusion の知覚機序の解明を試みることで、視覚的な動き情報が神経回路でどのように処理されるかを解明する一助になる可能性がある。しかしながら、この錯視を生み出す具体的な神経回路機序とその機序の解明には至っていない。

Srinivasan と Dvorak は、クロバエにおいて Waterfall illusion の知覚が生じていることを示唆している [4]。ハエには視運動反応という視覚的な動きに追従する性質があり、視覚情報処理の結果を反映するものとしてよく測定されている [9-12]。彼らは、左回転する格子を視覚刺激としてクロバエの両眼に一定時間呈示した後、刺激を停止するという実験を行い、その時の視運動反応と視小葉板に存在する動き検知神経細胞の神経活動を測定した。その結果、刺激停止直後、クロバエは数秒間右回転方向へ歩くとともに、右回転方向に選好をもつ細胞で発火率が高まるリバウンド応答、左回転方向に選好をもつ細胞で発火率が静止状態より低くなる抑制性応答が確認された。彼らはこれらを考慮し、ハエの Waterfall illusion の知覚と動き検知神経細胞の神経活動には関連があると示唆している。

これまでの研究で、視小葉板に存在する動き検知細胞の一種である Lobula Plate Tangential Cells (LPTCs) の活動と視運動反応には強い関連があることが報告されている [13-17]。そのため、上記の神経活動は、これら LPTCs の活動と関連があると考えられる。

本研究では、LPTCs の活動が Waterfall illusion の知覚と関連するという仮説のもと、LPTCs の回路モデルを構築し、彼らが観測したりバウンド応答と抑制性応答を数値的に再現できることを示す。Suzuki et al. [18]、中本ら [19]、森田ら [20] は水平方向の動きに選択的に応答する細胞のみを考慮した LPTCs の回路モデルを構築してきた (図 1)。本研究では、これら回路モデルの最小限の改変により、報告されている神経活動の再現を試みる。これにより、Waterfall illusion を引き起こす神経回路機序の可能性の一つを示す。

我々は、上記回路モデル [20] に対して回転刺激に対応する電流刺激を与え、刺激開始から停止後数秒間における細胞の膜電位変化をシミュレーションした。しかし、実験 [4] で観察されたような、刺激停止直後でのリバウンド応答

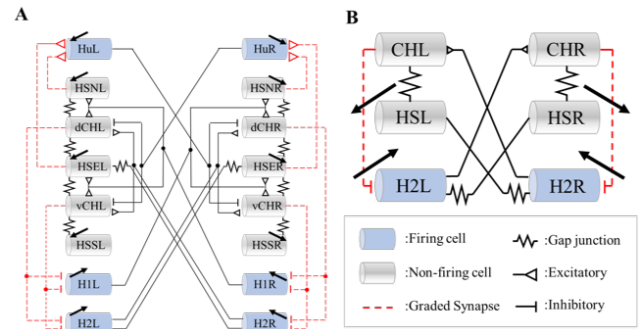


図 1 LPTCs の回路モデル。(A) Suzuki et al. が構築した 16-LPTCs モデル。(B) 中本ら、森田らが構築した 6-LPTCs モデル。

Fig. 1 LPTCs models

および抑制性応答は再現できなかった。そこで、我々は T 型 Ca チャネルに着目した。T 型 Ca チャネルは低閾値 Ca チャネルの一種であり、これにより膜電位がリバウンド応答を起こすことが示唆されている [21-25]。この T 型 Ca チャネルは、ハエの LPTCs にも存在することが示唆されている [26,27]。我々は、リバウンド応答と抑制性応答を再現することを目的とし、回路モデルに T 型 Ca チャネルを導入した。シミュレーションの結果、本モデルに左右対称に存在する 2 つの活動電位を発生する細胞にて、刺激停止直後に選好方向が回転刺激と反対の向きの細胞でのリバウンド応答、選好方向が回転刺激と一致する細胞での抑制性応答を再現することに成功した。また、LPTCs 回路は反響回路として動作し、リバウンド応答を促進している可能性を示した。

2. 方法

本研究では、森田ら [20] の 6-LPTCs モデルに基づき、以下に述べる 6-LPTCs モデルを NEURON シミュレータ [28] 上に構築し、このモデルの振る舞いを調べる。

モデルの各細胞の形態と膜特性は森田ら [20] と同様である。発火細胞である H2 細胞のモデルとして Connor-Stevens Model Type II を用い [29]、非発火細胞である HS 細胞および CH 細胞は受動的なケーブルとした。膜電位の揺らぎとして、平均 0[nA]、偏差 0.8[nA] の白色雑音を CH 細胞および HS 細胞に与えた。

細胞の結合様式も森田ら [20] と同様である。興奮性シナプス伝達のモデルは second-order kinetic モデルを採用し、以下のシミュレーションでは、明示しない限り最大シナプスコンダクタンスを 0.008[nS] とした。時定数は 10[ms](立ち上がり)と 30[ms](減衰)とした。電気結合の抵抗値は森田ら [20] に従った。抑制性伝達を構成する graded シナプス伝達のモデルおよびそのモデルの動作に必要な Ca 電流のモデルは、Schutter et al. を参考にした [30]。本研究では Ca 電流のモデルの電流のコンダクタンスを調節する

b) koike.c.ab@m.titech.ac.jp
 c) takako@toyaku.ac.jp
 d) aonishi@c.titech.ac.jp

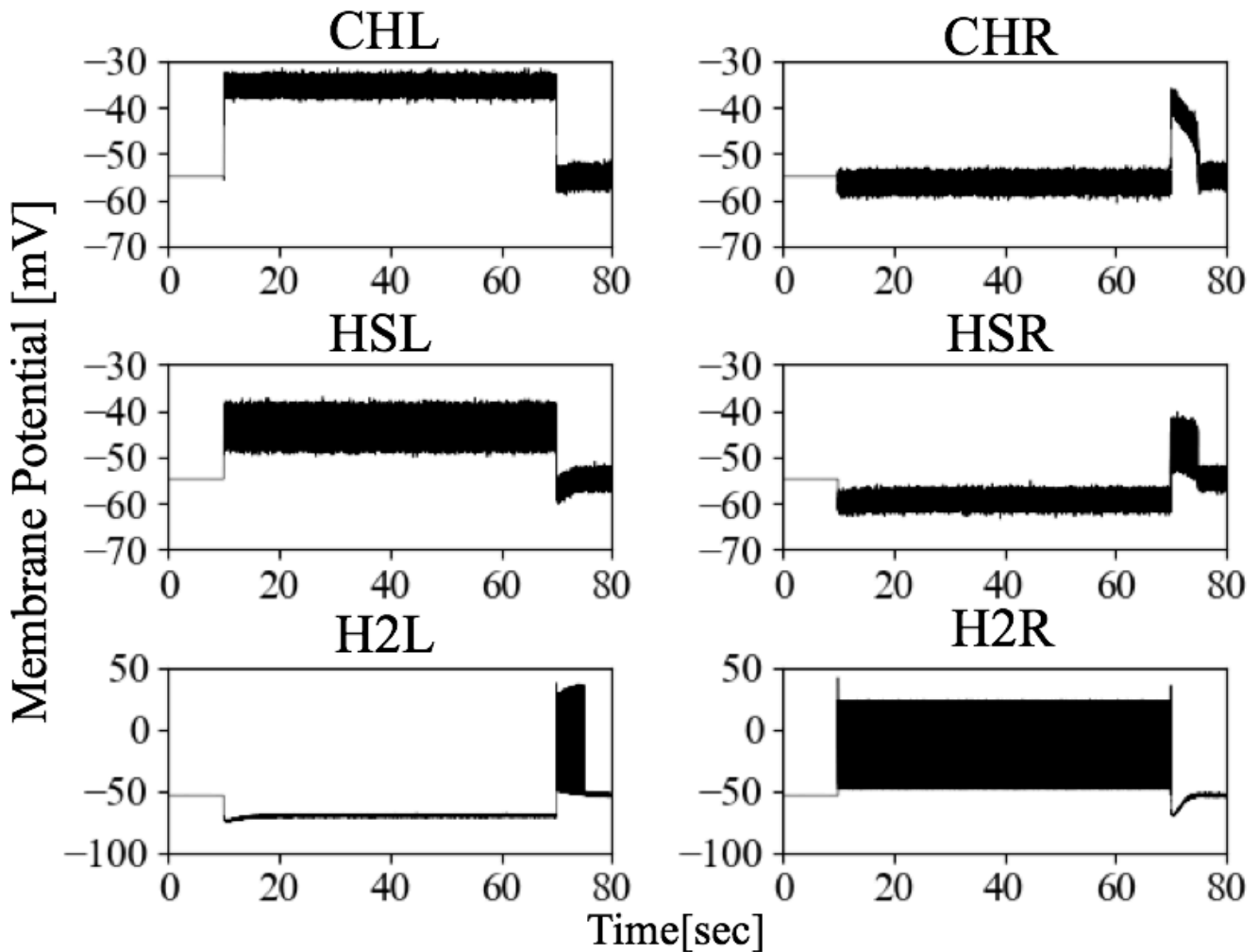


図 2 T 型 Ca チャネルを導入した 6-LPTCs モデルに左回転刺激を与えたとき全細胞の応答
 Fig. 2 Response of whole cells to leftward rotation stimuli in 6-LPTCs model with T-type Ca channel

パラメータ ($\bar{g}[uS/cm^2]$) を. $\bar{g}_{fast} = \bar{g}_{slow} = 1.2$ とした. また, Ca^{2+} 動態における Ca イオンバッファの細胞膜からの深さを $d=0.5[nm]$, Ca イオンが細胞内から取り除かれる速度を決定する時定数 $\tau_{Ca} = 10$ とした.

H2 細胞への T 型 Ca チャネルの導入は, Destexhe et al. [31] を踏襲し, パラメータは明示したもの以外同じ値を用いた. リバウンド応答が本シミュレーションで実現できるように, 手動による試行錯誤で $q_m, q_h, shift, actshift$ をそれぞれ 1, 12, 0.2, 12 とした. また, 以下のシミュレーションでは, 明示しない限り最大透過率を $\bar{P}_{Ca} = 0.00025$ とした. この最大透過率を変化させて, 回路の挙動を調べる実験も行った.

視覚刺激である左回転刺激を, 回路モデルでは定常な入力電流で表現した. 実験で測定されている神経活動の大きさ [27, 32, 33] を逸脱しないよう考慮し, HSL, HSR, H2L, H2R に入力する左回転刺激に対応する電流値をそれぞれ $-0.80[nA], 0.90[nA], 0.75[nA], -0.70[nA]$ とした.

3. 結果

3.1 モデルによる応答の再現

まず, T 型 Ca チャネルを導入していない 6-LPTCs モデルに左回転刺激に対応する入力電流を与えた場合を調べた. 数値積分の時間を 80 秒間とした. 左回転の視覚刺激に対応する入力電流の注入は 60 秒間で, その前後に 10 秒間ずつ無刺激の時間を設けた. 刺激呈示中は, 選好方向が刺激と一致する発火細胞 H2R は脱分極し活動電位を発生した. 逆に選好方向が刺激と反対の向きの発火細胞である H2L において過分極応答が生じた. また, H2R からの興奮性伝達を受け HSL と電気結合する非発火細胞 CHL は脱分極応答, H2R と CHL と電気結合している非発火細胞 HSL も脱分極応答を示した. H2L からの興奮性伝達を受け HSR と電気結合する非発火細胞 CHR は過分極応答, H2L と CHR と電気結合している非発火細胞 HSR も過分極応答を示した. 刺激停止後は, 発火細胞である H2L と

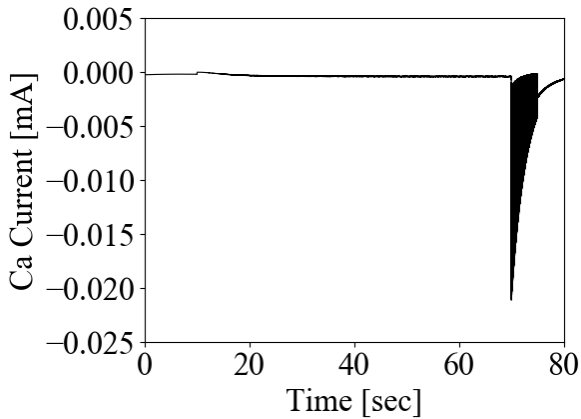


図 3 H2L における Ca 電流の時間変化
 Fig. 3 Behavior of calcium current in H2L cell

H2R にはリバウンド応答と抑制性応答が生じず、その他の非発火細胞においてもリバウンド応答と抑制性応答が生じなかった。用いたモデルのパラメータは、T 型 Ca チャネルを除き、以下の T 型 Ca チャネルありのモデルと同じである。細胞の形態やシナプス伝達強度などのパラメータを変更しても、実験 [4] で測定されたようなリバウンド応答と抑制性応答は生じなかった。

次に、T 型 Ca チャネルを導入した 6-LPTCs モデルに左回転刺激に対応する入力電流を与えた場合を調べた (図 2)。実験の条件は先程と同様である。刺激呈示中は T 型 Ca チャネルなしのモデルと同様の応答を示した一方、刺激停止直後は発火細胞 H2L においてリバウンド応答、発火細胞 H2R において抑制性応答が生じた。また、H2L からの興奮性伝達を受け HSR と電気結合する非発火細胞 CHR は脱分極応答、H2L と CHR と電気結合している非発火細胞 HSR も脱分極応答をした。さらに、H2R からの興奮性伝達を受け HSL と電気結合する非発火細胞 CHL は僅かであるが過分極応答、H2R と CHL と電気結合している非発火細胞 HSL は顕著な過分極応答を示した。方法で述べたパラメータ値を用いた T 型 Ca チャネルありのモデルにより、実験 [4] で測定された応答を、持続時間約 5 秒も一致させて再現することができた (図 2)。

3.2 T 型 Ca 電流の挙動および最大透過率 \bar{P}_{Ca} とリバウンド応答の持続時間の関係

図 2 のシミュレーションでの、刺激呈示前、呈示中、呈示後の H2L 細胞の Ca 電流の時間変化を調べた。刺激呈示前および刺激呈示中、電流はほぼ流れない。刺激が停止する 70[s] から図 2 に示したリバウンド応答が生じている約 5 秒間、負値のスパイク状の Ca 電流が生じ、Ca 電流が細胞内に流入していることが分かる (図 3)。スパイク状の Ca 電流のピーク値は -0.021[mA] であり、次第にピーク値が減

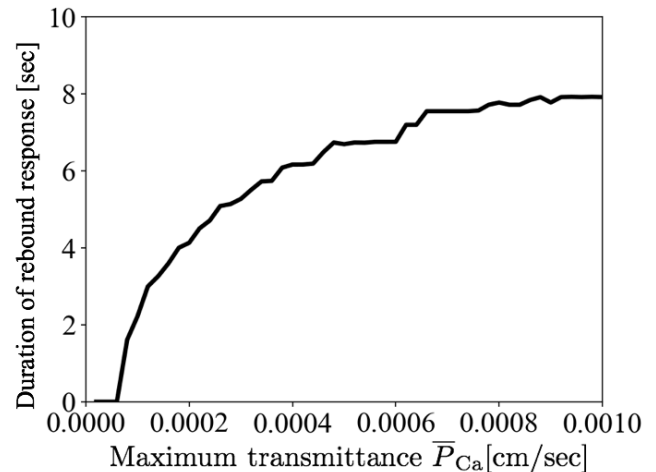


図 4 最大透過率 \bar{P}_{Ca} を変化させたときの H2L の応答の変化
 Fig. 4 Relationship between Maximum transmittance \bar{P}_{Ca} and duration of rebound response in H2L cell

衰している。

次に、最大透過率 \bar{P}_{Ca} を変化させ、リバウンド応答の持続時間がどのように変化するかを調べた。図 4 に最大透過率 \bar{P}_{Ca} と持続時間の関係を示す。最大透過率 \bar{P}_{Ca} の増加とともに、リバウンド応答の持続時間が増加する傾向にある。最大透過率が 0.00006[cm/s] 以下においてリバウンド応答は起こらず、0.00092[cm/s] 付近で持続時間が飽和している。

Srinivasan と Dvorak が報告している応答の持続時間 (5 秒) を再現できる最大透過率は、本実験条件において $\bar{P}_{Ca} = 0.00025$ である。

3.3 興奮性伝達のシナプスコンダクタンスとリバウンド応答の持続時間との関係

H2R から HSL へ、H2L から HSR への興奮性伝達のシナプスコンダクタンスを変化させ、リバウンド応答の持続時間がどのように変化するかを調べた。図 5 にシナプスコンダクタンスと持続時間の関係を示す。シナプスコンダクタンスが 0.007[uS] 以下において持続時間は変化せず、0.007[uS] 以上では単調に増加する傾向にある。

Srinivasan と Dvorak が報告している応答の持続時間 (5 秒) を再現できる興奮性シナプス強度は、本実験条件において 0.008[uS] である。

4. 考察

4.1 Srinivasan と Dvorak の研究との対応

Srinivasan と Dvorak の研究では、Waterfall illusion と関連したハエの視小葉板 (Lobula Plate) に存在する動き検知神経細胞の活動を測定した。そして選好方向が回転刺激と反対の向きの細胞において、刺激停止直後に発火率が高まるリバウンド応答の存在が確認された。また選好方向が

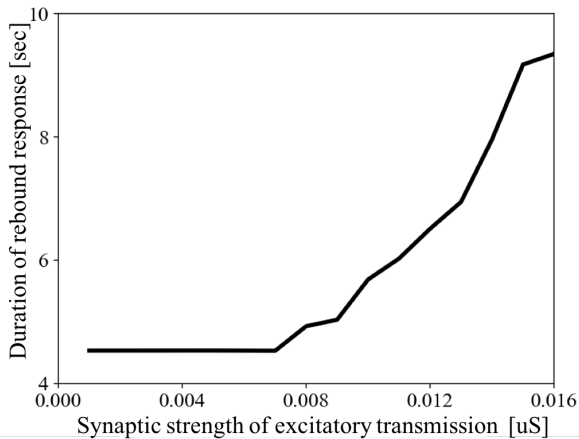


図 5 興奮性伝達のシナプス強度を変化させたときの H2L の応答の変化

Fig. 5 Relationship between synaptic strength of excitatory transmission and duration of rebound response in H2L cell

回転刺激と一致する細胞においては、刺激停止直後に発火率が静止状態より低くなる抑制性応答が確認された。これらリバウンド応答と抑制性応答の顕著な持続時間は約 5 秒程度であることが報告されている。

本研究で構築した T 型 Ca チャンネルを組み込んだ 6-LPTCs モデルでは、選好方向が回転刺激と反対の向きの H2L において刺激停止直後にリバウンド応答、また選好方向が回転刺激と一致する H2R において抑制性応答を再現することができた。このモデルでは、約 5 秒の応答持続時間も再現することができ、Srinivasan と Dvorak の研究と一致するものである。

したがって、本研究ではハエの Waterfall illusion と 관련된神経活動を再現することができた。

4.2 本モデルが示唆するハエ動き検知神経細胞のリバウンド応答と抑制性応答の機序

T 型 Ca チャンネルを導入していない 6-LPTCs モデルに左回転刺激に対応する入力電流を注入した場合、刺激停止後、発火細胞である H2L と H2R にリバウンド応答と抑制性応答が生じなかった。T 型 Ca チャンネルを導入していない 6-LPTCs 回路モデルでは、発火細胞である H2 の興奮膜モデルは Connor-Stevens Model Type II、非発火細胞である HS および CH は受動的なケーブルで表現している。Hopf 分岐で興奮状態になる Connor-Stevens Model Type II だけでは [34]、その分岐の構造上、高頻度発火を伴うリバウンド応答を 5 秒も持続するのは困難である。これら発火細胞に受動的なケーブルで表現した非発火細胞を加えたりカレント回路を構成しても、持続的なりバウンド応答や抑制性応答を実現する条件を見つけることはできなかった。

これに対して、T 型 Ca チャンネルを組み込んだ 6-LPTCs

モデルでは、刺激停止直後に選好方向が回転刺激と反対の向きの H2L においてリバウンド応答、また選好方向が回転刺激と一致する H2R において抑制性応答を再現することができた (図 2)。T 型 Ca チャンネルはリバウンド応答のトリガーの役割を果たす。まず、左回転刺激呈示により H2L は過分極し、H2L の T 型 Ca チャンネルの不活性化ゲートは脱不活性化する。刺激呈示停止後に H2L の膜電位が静止膜電位に近づくことにより、H2L の T 型 Ca チャンネルの活性化ゲートは開放状態、不活性化ゲートもその時定数により開放状態を短時間持続する。これにより Ca イオンが H2L 内に流入し (図 3)、H2L の膜電位が脱分極して活動電位を誘発するものである。H2L、CHR と HSR は興奮性伝達と電気結合によるループを形成して、H2L のリバウンド応答により CHR と HSR も脱分極応答する (図 2)。また、興奮性伝達のシナプス強度を増加させると、H2L のリバウンド応答の持続時間が長くなる (図 5)。これらの結果は、H2L、CHR と HSR が構成する興奮性伝達と電気結合によるループは反響回路として動作することを示している。このループによりリバウンド応答を促進することができる。

また、対側にある発火細胞 H2R は CHR 細胞を介して H2L から抑制されるため、刺激停止後に抑制性応答を示すものである。H2R と電気結合で繋がっている CHL と HSL も抑制性応答を示す (図 2)。

これが我々のモデルが示唆する、Waterfall illusion と 관련된動き検知神経細胞のリバウンド応答と抑制性応答の機序である。

5. 結び

本研究では T 型カルシウムチャンネルを含む 6-LPTCs モデルを構築し、左回転刺激を与えた際の各細胞の膜電位変化を NEURON シミュレータを用いて調査した。その結果、Srinivasan と Dvorak が報告した Waterfall illusion に 관련된動き検知神経細胞の神経活動の再現に成功した。T 型カルシウムチャンネルは、ハエの LPTCs にも存在することも示唆されている [26,27]。本モデルは、T 型カルシウムチャンネルはリバウンド応答のトリガーの役割を果たし、LPTCs 回路が反響回路として動作してリバウンド応答を促進できることを示した。また、抑制性応答はリバウンド応答した細胞からの抑制により生じ得ることを示した。これらの結果は、ハエの Waterfall illusion の知覚の背後にある神経基盤の可能性の一つを示すものである。

参考文献

- [1] Eagleman, D. M.: *Visual illusions and neurobiology.*, Nature Reviews Neuroscience (2001)
- [2] Seghier, M. L., Vuilleumier, P.: *Functional neuroimaging findings on the human perception of illusory contours.*, Neuroscience and Biobehavioral Reviews (2006)

- [3] Niu, Y. Q., Xiao, Q., Liu, R. F., Wu, L. Q., Wang, S. R.: *Response characteristics of the pigeon's pretectal neurons to illusory contours and motion.*, The Journal of physiology (2006).
- [4] Srinivasan, M. V., Dvorak, D. R.: *The waterfall illusion in an insect visual system*, Vision Research (1979).
- [5] Barlow, H. B., Hill, R. M.: *Evidence for a physiological explanation of the waterfall phenomenon and figural after-effects.*, Nature (1963).
- [6] Petersen, S. E., Baker, J. F., Allman, J. M.: *Direction-specific adaptation in area MT of the owl monkey*, Brain research (1985).
- [7] Giaschi, D., Douglas, R., Marlin, S., Cynader, M.: *The time course of direction-selective adaptation in simple and complex cells in cat striate cortex.*, Journal of Neurophysiology (1993).
- [8] Anstis, S., Verstraten, F. A., Mather, G.: *The motion aftereffect.*, Trends in cognitive sciences (1998).
- [9] Götz, K. G., Wenking, H.: *Visual control of locomotion in the walking fruitfly Drosophila.*, Journal of comparative physiology (1973).
- [10] Götz, K. G., Hengstenberg, B., Biesinger, R.: *Optomotor control of wing beat and body posture in Drosophila.*, Biological Cybernetics (1979)
- [11] Borst, A., Heisenberg, M.: *Osmototropaxis in Drosophila melanogaster.*, Journal of comparative physiology, (1982)
- [12] Seelig, J. D., Chiappe, M. E., Lott, G. K., Dutta, A., Osborne, J. E., Reiser, M. B., Jayaraman, V.: *Two-photon calcium imaging from head-fixed Drosophila during optomotor walking behavior.*, Nature methods (2010).
- [13] Borst, A., Haag J., Reiff, D. F.: *Fly motion vision.*, Annual review of neuroscience (2010).
- [14] Borst, A. Euler, T.: *Seeing things in motion: models, circuit and mechanisms.*, Neuron (2011).
- [15] Borst, A. Helmstaedter, M.: *Common circuit design in fly and mammalian motion vision.*, Nature neuroscience (2015).
- [16] Joesch, M., Plett, J. Borst, A. Reiff, D. F.: *Responses properties of motion-sensitive visual interneurons in the lobula plate of Drosophila melanogaster.*, Current biology (2008).
- [17] Farrow, K., Haag, J., Borst, A.: *Nonlinear, binocular interactions underlying flow field selectivity of a motion-sensitive neuron.*, Nature neuroscience (2006).
- [18] Suzuki, Y., Morimoto, T., Miyakawa, H., Aonishi, T.: *Cooperative integration and representation underlying bilateral network of fly motion-sensitive neurons*, PLoS ONE (2014).
- [19] 中本俊, 鈴木力憲, 森本高子, 宮川博義, 青西亨 : ショウジョウバエにおける視野闘争の理論研究—視覚系の安定構造解析, 信学技報 (2015).
- [20] 森田大樹, 中本俊, 森本高子, 青西亨 : ハエ動き検知細胞が構成する両側ネットワークの安定性解析, MPS (2017).
- [21] Llinás, R., Mühlethaler, M.: *Electrophysiology of guinea-pig cerebellar nuclear cells in the in vitro brain stem - cerebellar preparation.*, Journal of Physiology (1988).
- [22] Aizenman, C. D., Linden, D. J.: *Regulation of the rebound depolarization and spontaneous firing patterns of deep nuclear neurons in slices of rat cerebellum.*, Journal of Neurophysiology (1999).
- [23] Molineux, M. L., McRory, J. E., McKay, B. E., Hamid, J., Mehaffey, W. H., Rehak, R., Snutch, T. P., Zamponi, G. W., Turner, R. W.: *Specific T-type calcium channel isoforms are associated with distinct burst phenotypes in deep cerebellar nuclear neurons.*, Proceedings of the National Academy of Sciences (2006).
- [24] Pugh, J. R., Raman, I. M.: *Potentiation of mossy fiber EPSCs in the cerebellar nuclei by NMDA receptor activation followed by postinhibitory rebound current.*, Neuron (2006).
- [25] Alviña, K., Ellis-Davies, G., Khodakhah, K.: *T-type calcium channels mediate rebound firing in intact deep cerebellar neurons.*, Neuroscience (2009).
- [26] Haag, J., Borst, A.: *Spatial distribution and characteristics of voltage-gated calcium signals within visual interneurons.*, Journal of Neurophysiology (2000).
- [27] Borst, A., Haag, J.: *Neural networks in the cockpit of the fly.*, Journal of Comparative Physiology A (2002).
- [28] Yale University : NEURON(オンライン) 入手先 (<https://neuron.yale.edu/neuron/>) (参照 2019-09-13)
- [29] Dayan, P., Abbott, L. F.: *Theoretical neuroscience: computational and mathematical modeling of neural systems*, MIT press (2005).
- [30] De Schutter, E., Angstadt, J. D., Calabrese, R. L.: *A model of graded synaptic transmission for use in dynamic network simulations.*, Journal of neurophysiology (1993).
- [31] Destexhe, A., Neubig, M., Ulrich, D., Huguenard, J.: *Dendritic low-threshold calcium currents in thalamic relay cells*, Journal of Neuroscience (1998).
- [32] Haag, J., Vermeulen, A., Borst, A.: *The intrinsic electrophysiological characteristics of fly lobula plate tangential cells: III. Visual response properties.*, Journal of computational neuroscience (1999)
- [33] Haag, J., Wertz, A., Borst, A.: *Central gating of fly optomotor response.*, Proceedings of the National Academy of Sciences (2010)
- [34] Rush, M. E., Rinzel, J.: *The potassium A-current, low firing rates and rebound excitation in Hodgkin-Huxley models.* Bulletin of mathematical biology (1995).