

PENGARUH PROBABILITAS KONEKTIVITAS NEURON PADA SINKRONISASI JARINGAN SARAF MODEL HH NEURON DENGAN STP

Mochamad Fu'ad Hasyim¹, Anis Yuniati^{1*}

¹ Program Studi Fisika, Universitas Islam Negeri Sunan Kalijaga, Jl. Marsda Adisucipto
519739, Indonesia

*E-mail: anis.yuniati@uin-suka.ac.id

INTISARI

Sinkronisasi jaringan saraf merupakan salah satu aktivitas otak yang telah ditemukan pada mamalia tingkat rendah pada tahap awal perkembangan. Sinkronisasi jaringan saraf memiliki frekuensi tertentu yang dapat diperoleh dari data elektrofisiologi yang terekam. Data rekaman tersebut merupakan data dari aktivitas neuron yang berosilasi dengan ritme tertentu. Pada penelitian ini telah dibuat pemodelan jaringan saraf model *Hodgkin-Huxley* (HH) neuron dengan model sinapsis *Short-Term Plasticity* (STP) menggunakan simulator *Brian2* dan dilakukan analisa pengaruh probabilitas konektivitas neuron terhadap sinkronisasi *firing*, konduktansi post-sinapsis dan dinamika membran potensial. Jaringan saraf yang dimodelkan memiliki sub grup neuron eksitatori dan inhibitori dengan jumlah neuron masing-masing 40 dan 10 neuron. Neuron-neuron tersebut dihubungkan secara acak dengan variasi probabilitas konektivitas jaringannya. Koneksi antara neuron meningkat dan lebih banyak sinapsis dibentuk dengan nilai p_e (probabilitas konektivitas neuron eksitatori) dan p_i (probabilitas konektivitas neuron inhibitori) yang lebih besar. Nilai p_e lebih besar dari nilai p_i menyebabkan jaringan menjadi lebih sinkron dan nilai p_i yang lebih besar dari p_e menyebabkan jaringan kurang sinkron. Semakin besar nilai p_e dan p_i menyebabkan nilai konduktansi *post-sinapsis*nya semakin besar sehingga neuron mengalami *spike* pada waktu yang hampir bersamaan. Dari pemodelan jaringan saraf ini didapatkan hasil nilai rata-rata frekuensi jaringan saraf sebesar 13.44 Hz.

Kata Kunci: frekuensi sinkronisasi, *Hodgkin-Huxley* (HH) neuron, probabilitas konektivitas neuron, *short-term plasticity* (STP), simulator *Brian2*

ABSTRACT

Synchronization of neural networks is one of the brain activities that has been found in low-level mammals in the early stages of development. Synchronization of neural networks has a certain frequency that can be obtained from recorded electrophysiological data. The recording data is data from the activity of neurons that oscillate with a certain rhythm. In this study, the Hodgkin-Huxley (HH) neuron model with Short-Term Plasticity (STP) was modeled using Brian2 simulator and the effect of neuronal connectivity probabilities on firing synchronization, the post-synaptic conductance and potential membrane dynamics was analyzed. The network has excitatory and inhibitory neurons subgroups with 40 and 10 neurons, respectively. These neurons are randomly connected with variations in the probability of network connectivity. The connection between neurons increases and more synapses were formed with a higher value of p_e (excitatory neuron probability) and p_i (inhibitory neuron probability). Furthermore, increasing the value of p_e higher than p_i causes the network becomes more synchronous and increasing the p_i value higher than p_e causes the network less synchronous. The higher value of p_e and p_i causes the greater value of the post-synaptic conductance so that the neurons spike at almost the same time. The network modeled has an average value of the neural network frequency of 13.44 Hz.

Keywords : Brian2 simulator, Hodgkin-Huxley (HH) neuron, probability of neuron connectivity, *short-term plasticity* (STP), synchronous frequency

Pendahuluan

Otak manusia terdiri dari milyaran neuron yang saling terhubung satu sama lain. Neuron dapat didefinisikan sebagai sel saraf yang merupakan unit terkecil penyusun sistem saraf. Setiap bagian dari neuron memiliki fungsi masing-masing dalam mengkomunikasikan informasi. Neuron telah dimodelkan oleh beberapa ilmuwan sebagai objek kajian penelitian. Salah satu ilmuwan yang memodelkan neuron adalah Alan Lloyd Hodgkin bersama Andrew Fielding Huxley menggunakan objek akson raksasa cumi-cumi. Mereka berhasil menjelaskan mekanisme ionik yang mendasari terjadinya potensial aksi [1]. Komunikasi antar satu neuron dengan neuron yang lain menunjukkan aktivitas yang bervariasi dan bersifat dinamis [2] dimana dinamika tersebut dapat mengantarkan kita mengetahui mekanisme kerja otak manusia.

Pada kondisi nyata, pada jaringan saraf, bobot sinapsis berubah seiring dengan pertumbuhan sel. Hal ini disebut sebagai plastisitas sinapsis (*synaptic plasticity*) [3]. Salah satu model sinapsis yang telah dikenal adalah *short-term plasticity* (STP) yang telah dikembangkan dalam beberapa penelitian terkait jaringan saraf [4-7]. Pada beberapa model sinapsis, bobot sinapsis berubah-ubah terhadap waktu. Beberapa hal yang membedakan model sinapsis satu dengan yang lainnya adalah parameter yang mendasari perubahannya.

Salah satu fenomena penting dari aktivitas otak adalah sinkronisasi jaringan saraf [8]. Aktivitas tersebut diketahui dan mulai banyak dikaji sejak ditemukannya *electroencephalography* (EEG) pada tahun 1930-an. Diawali dengan penelitian tentang α -*rhythm* pada mamalia [9], sinkronisasi jaringan saraf telah diteliti pada tahap awal perkembangan dan ditemukan pada hewan seperti serangga, katak, dan primata. Pada mamalia tingkat rendah, sinapsis antar neuron telah terbentuk pada masa awal perkembangan dan aktivitas yang mendorong sinkronisasi neuron kemungkinan terjadi selama masa perkembangan dan pembelajaran [10].

Pada penelitian ini dibuat pemodelan jaringan saraf Hodgkin-Huxley (HH) neuron dengan model sinapsis STP untuk mengetahui pengaruh probabilitas konektivitas neuron terhadap sinkronisasi *firing*, konduktansi post-sinapsis dan dinamika membran potensial. Selanjutnya, besarnya frekuensi jaringan saraf juga akan dicari melalui data waktu *spike* neuron. Pemodelan ini dibuat menggunakan simulator Brian2. Simulator Brian tersedia sebagai paket bahasa pemrograman Python. Adapun keunggulan dari simulator Brian2 adalah mudah dipelajari dan digunakan, sangat fleksibel dan mudah dikembangkan [11].

Metode Penelitian

Hodgkin dan Huxley memodelkan membran dari akson cumi-cumi menggunakan empat cabang paralel. Dua cabang bersifat pasif, yaitu pada cabang kapasitansi dan konduktansi membran. Sedangkan dua cabang lainnya bersifat aktif, yaitu pada cabang konduktansi sodium dan potassium. Persamaan arus yang dimodelkan oleh Hodgkin dan Huxley dapat kita tuliskan secara lengkap sebagai berikut:

$$I_{inj} = I_c + I_{leak} + I_{Na} + I_K \quad (1)$$

dimana I_{inj} adalah arus eksternal yang diinjeksikan ke dalam neuron, I_c adalah arus yang melewati kapasitansi membran, I_{leak} adalah arus yang melewati konduktansi membran, dan I_{Na} serta I_K masing-masing adalah arus yang melewati membran karena adanya keadaan aktivasi dan inaktivasi gerbang sodium dan potassium. Selanjutnya persamaan arus eksternal dapat dijabarkan menjadi:

$$I_{inj} = C_m \frac{dV_m}{dt} + G_m(V_m - V_{rest}) + \overline{G_{Na}} m^3 h (V - E_{Na}) + \overline{G_K} n^4 (V - E_K) \quad (2)$$

Apabila arus eksternal ditiadakan dan sedikit modifikasi matematis, persamaan (2) menjadi:

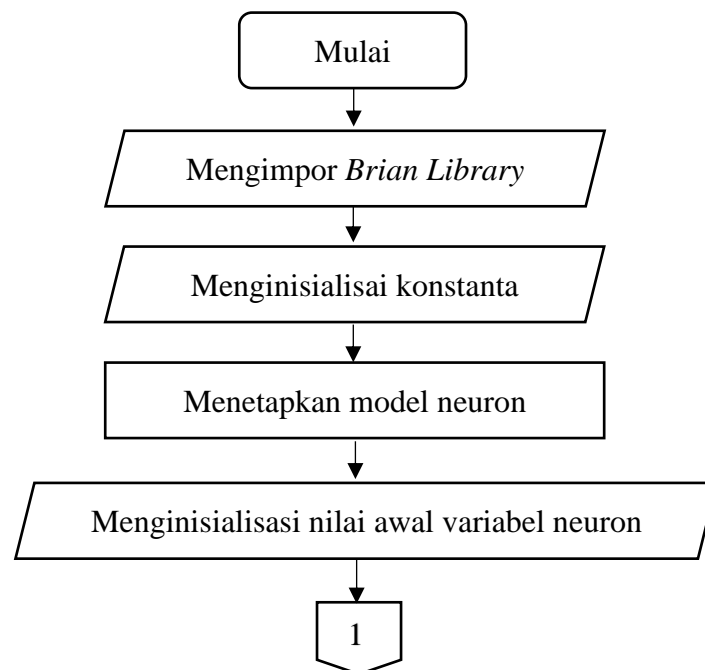
$$\frac{dV}{dt} = \frac{G_m(V_m - V_{rest}) - \overline{G_{Na}} m^3 h (V - E_{Na}) - \overline{G_K} n^4 (V - E_K)}{C_m} \quad (3)$$

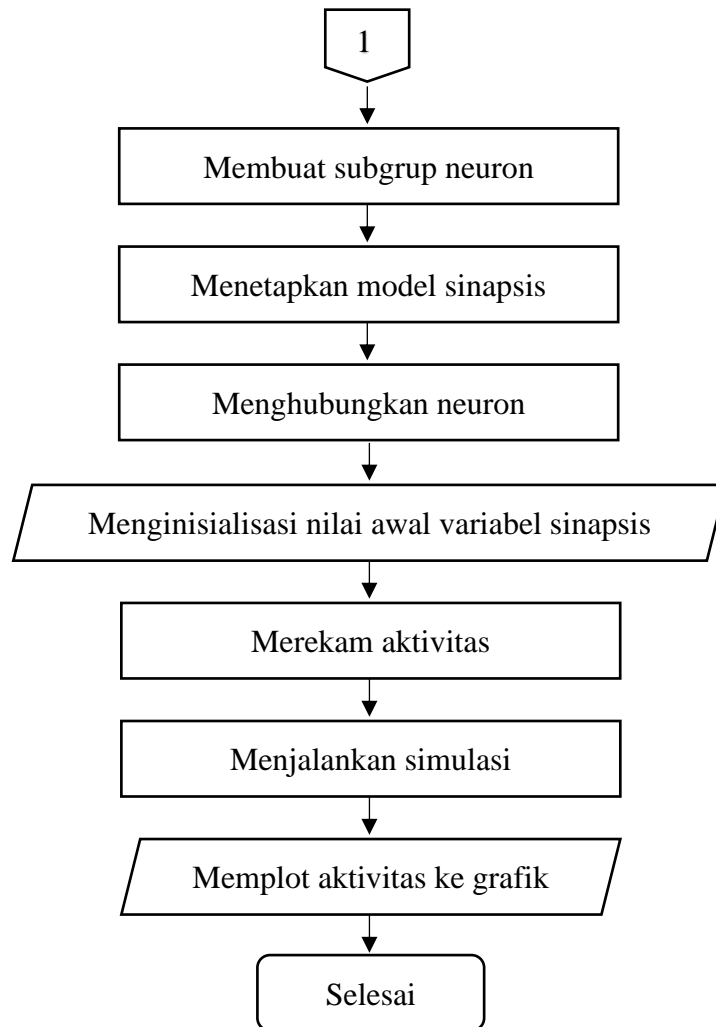
Konstanta yang dipilih diambil dari Traub dan Miles [12] yang merupakan modifikasi dari Model Hodgkin-Huxley. Konstanta-konstanta tersebut antara lain $C_m = 1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$, $G_m = G_{leak} = 5 \times 10^{-5} \text{ siemens}/\text{cm}^2$, $V_{rest} = E_l = -60 \text{ mV}$, $G_{Na} = 100 \text{ msiemens}/\text{cm}^2$, $E_{Na} = 50 \text{ mV}$, $\overline{G_K} = 30 \text{ msiemens}/\text{cm}^2$, $E_K = -12 \text{ mV}$, dan $V_T = -63 \text{ mV}$.

Short-term plasticity (STP) dapat disebut sebagai sinapsis yang dinamis [13], dimana hal ini merujuk pada fenomena efektivitas sinapsis yang berubah-ubah terhadap waktu yang merefleksikan riwayat aktivitas neuron pre-sinapsis. STP bersifat dinamis karena adanya perubahan baik itu peningkatan atau penurunan kekuatan sinapsis yang bersifat sementara dalam skala waktu milidetik hingga beberapa menit [7]. STP memiliki kontribusi pada keseimbangan dan regulasi pada jaringan otak. Selain itu, STP juga memiliki peran dalam mengoptimalkan transmisi informasi [5]. Terdapat dua jenis STP yang telah diamati dalam eksperimen dimana keduanya memiliki efek yang berlawanan pada efektivitas sinapsis yaitu *short-term depression* (STD) dan *short-term facilitation* (STF). STD disebabkan oleh penipisan persediaan *neurotransmitter* yang digunakan selama proses transfer informasi pada terminal akson neuron pre-sinapsis, sementara STF disebabkan oleh masuknya ion kalsium ke dalam terminal akson setelah datangnya potensial aksi, yang mana hal ini dapat meningkatkan probabilitas pelepasan *neurotransmitter*.

Dalam model yang dideskripsikan oleh Tsodyks dan Markram, STD dimodelkan sebagai variabel yang dinormalisasi, x ($0 \leq x \leq 1$). Variabel x_s menunjukkan fraksi dari total *neurotransmitter* yang tersedia untuk dilepaskan setelah berkurangnya kuantitas *neurotransmitter* karena dilepaskan [7, 11, 13]. STF dimodelkan sebagai variabel u_s yang merepresentasikan fraksi dari probabilitas pelepasan *neurotransmitter*.

Penulisan program dapat dilakukan di perangkat lunak IPython atau Jupyter Notebook. Program ditulis menggunakan bahasa python. Untuk membuka IPython atau Jupyter Notebook dapat melalui Anaconda Prompt atau melalui Anaconda Navigator. Selanjutnya program untuk memodelkan jaringan saraf dituliskan di Jupyter Notebook dengan tahapan sebagai berikut



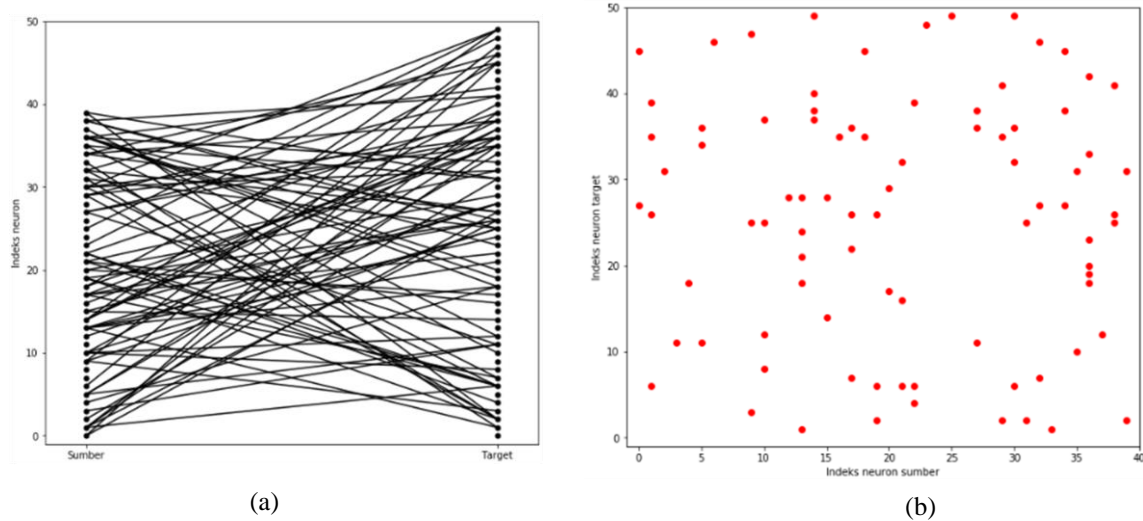


Gambar 1. Algoritma penulisan program

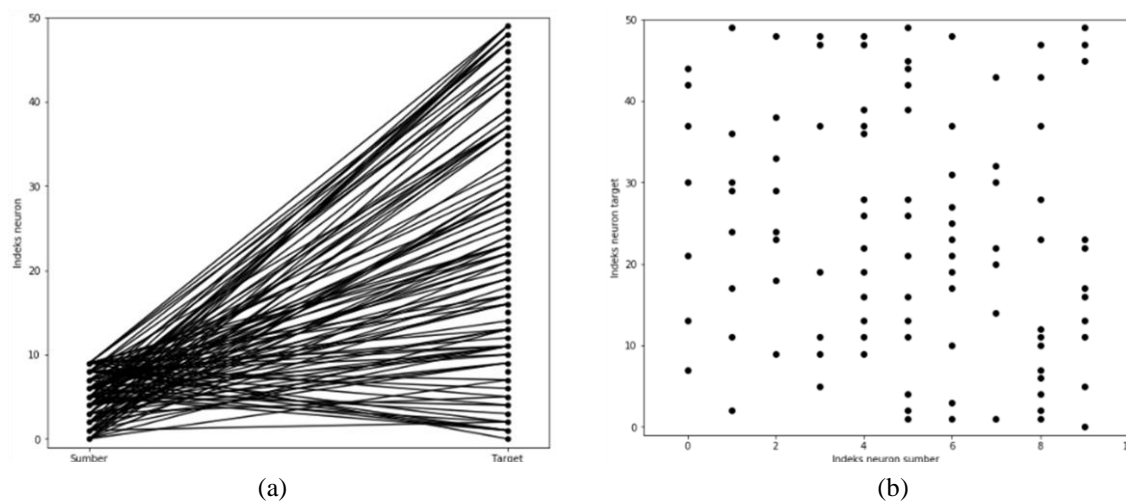
Hasil dan Pembahasan

Pada penelitian ini dibuat visualisasi dua buah subgrup neuron yaitu subgrup neuron eksitatori dan inhibitori. Jumlah neuron dalam subgrup eksitatori adalah 40 neuron, sementara inhibitori adalah 10 neuron. Bentuk visualisasi konektivitas antara subgrup neuron eksitatori dengan total neuron yang ada pada jaringan saraf ditampilkan pada **Gambar 2.a**. Neuron subgrup, dari neuron 0 hingga neuron ke- i , diwakili oleh titik-titik hitam yang terdapat di bagian kiri gambar (neuron sumber). Sementara itu, titik-titik hitam yang terdapat di bagian kanan gambar adalah mewakili neuron-neuron jaringan saraf (neuron target). Adapun garis yang menghubungkan neuron sumber dengan target memiliki arti neuron tersebut saling terhubung. Nilai probabilitas konektivitasnya dengan neuron target $pe = 0.05$ memiliki arti 5% dari total konektivitas yang bisa dibuat. Adapun konektivitas tersebut terbentuk secara acak atau *random*. **Gambar 2.b** adalah bentuk visualisasi dari sinapsisnya. Sumbu x mewakili neuron sumber, sementara sumbu y mewakili neuron target. Titik-titik merah adalah sinapsis antara subgrup neuron eksitatori dengan neuron target. Adapun pola sinapsisnya adalah mengikuti konektivitasnya. Misalnya, pada **Gambar 2.b** terdapat titik yang lurus dengan angka 0 (sumbu x) dan 30 (sumbu y). Hal ini menunjukkan neuron sumber yang ke-0 terhubung dengan neuron target yang ke-30. Adapun jumlah sinapsisnya baik neuron eksitatori dan inhibitori adalah 98 sinapsis. Bentuk visualisasi konektivitas antara subgrup neuron inhibitori dengan total neuron yang ada pada jaringan saraf ditampilkan pada **Gambar 3.a** dengan probabilitas konektivitas

inhibitori $pi = 0.2$ memiliki arti 20% dari total konektivitas yang bisa dibuat. **Gambar 3.b** adalah sinapsis antara subgrup neuron inhibitori dengan neuron target.



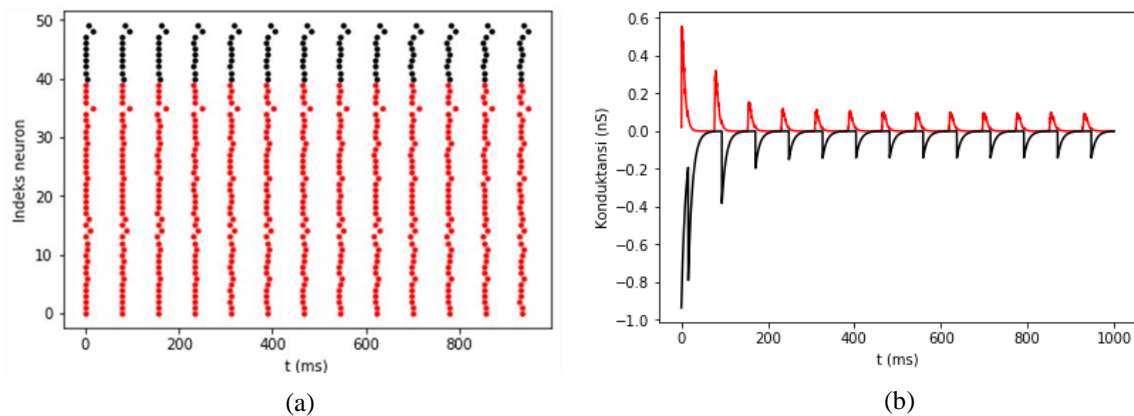
Gambar 2. Bentuk konektivitas (a) dan sinapsis (b) subgrup neuron eksitatori dengan nilai pe 0.05 dan pi 0.2



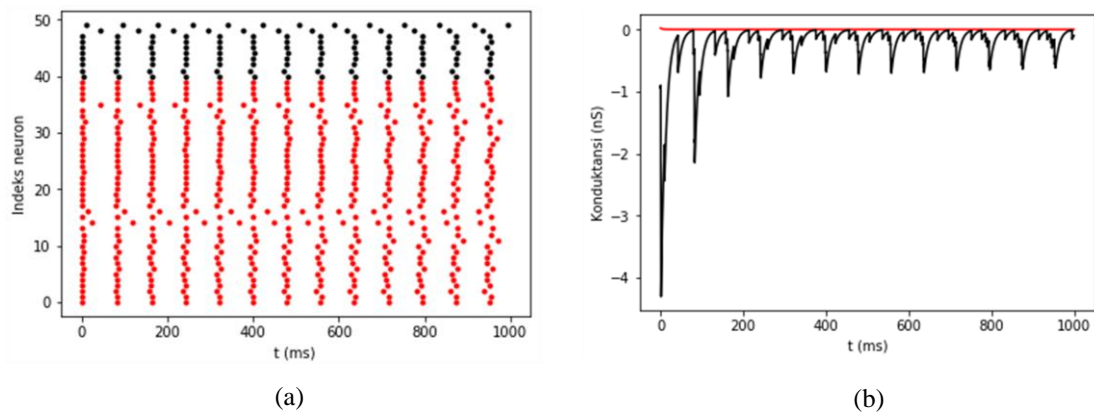
Gambar 3. Bentuk konektivitas (a) dan sinapsis (b) subgrup neuron inhibitori dengan nilai pe 0.05 dan pi 0.2

Aktivitas sinkronisasi *spike* dapat diplot melalui rekaman data neuron ke- i yang *spike* dengan waktu terjadinya *spike*. Sumbu x dan y pada **Gambar 4.a** dan **Gambar 5.a** mewakili masing-masing waktu terjadinya *spike* dan neuron ke- i yang mengalami *spike* dengan variasi nilai probabilitas konektivitas neuron eksitatori dan neuron inhibitori. **Gambar 4.a** menunjukkan plot aktivitas sinkronisasi *spike* jaringan saraf pada variasi probabilitas konektivitas neuron eksitatori (pe) sebesar 0.7 dengan probabilitas konektivitas neuron inhibitori (pi) sebesar 0.2. Dari gambar tersebut dapat kita lihat bahwa ketika nilai pe lebih besar daripada pi , maka neuron-neuron mengalami *spike* pada waktu yang hampir bersamaan sehingga jaringan saraf yang dimodelkan terlihat semakin sinkron dengan terdapat satu neuron yang *spike* pada waktu yang cukup berbeda. Hal ini dikarenakan adanya faktor keseimbangan antara jumlah sinapsis neuron eksitatori dengan inhibitori yang bergantung pada jumlah neuron dan probabilitas konektivitasnya. **Gambar 5.a** adalah hasil plot pada variasi probabilitas konektivitas neuron eksitatori (pe) sebesar 0.05 dengan probabilitas konektivitas neuron inhibitori (pi) sebesar 0.9. Pada variasi nilai pi lebih besar daripada pe , maka waktu *spike* dari neuron-neuron lebih acak

jika dibandingkan keadaan ketika nilai pe lebih besar daripada pi dan keadaan jaringan saraf terlihat semakin tidak sinkron karena jumlah sinapsis yang tidak seimbang antara neuron eksitatori dan inhibitori.



Gambar 4. Aktivitas sinkronisasi spike (a) dan pola konduktansi post-sinapsis (b) pada variasi pe 0.7 dan pi 0.2

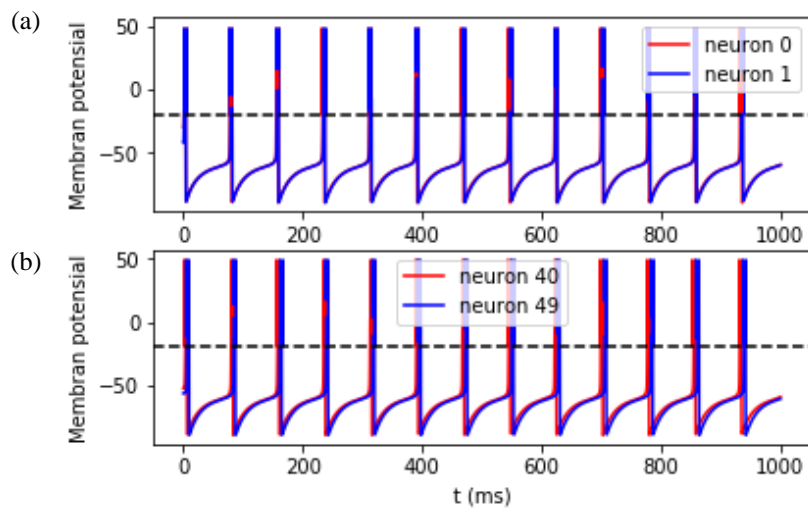


Gambar 5. Aktivitas sinkronisasi spike (a) dan pola konduktansi post-sinapsis (b) pada variasi pe 0.05 dan pi 0.9

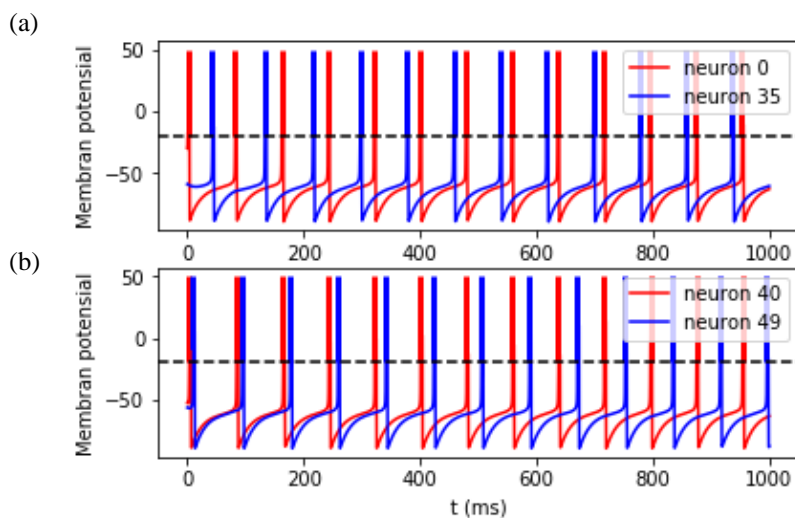
Pola konduktansi post-sinapsis diplot melalui data konduktansi hasil rekaman neuron ke- i yang berubah-ubah terhadap waktu. Disini neuron yang direkam adalah neuron ke-0. Adapun isi rekamannya adalah berupa data-data potensial membran, konduktansi eksitatori (ge), dan konduktansi inhibitori (gi). Perintah plot konduktansi inhibitori ditambahkan tanda negatif untuk membedakan dengan konduktansi eksitatori. **Gambar 4.b** dan **Gambar 5.b** masing-masing adalah grafik perubahan konduktansi post-sinapsis eksitatori dan inhibitori neuron ke-0 seiring dengan perubahan waktu. Konduktansi post-sinapsis yang ditunjukkan oleh **Gambar 4.b** berada pada variasi nilai pe sebesar 0.7 dan pi sebesar 0.2. Dari gambar tersebut terlihat bahwa nilai konduktansi eksitatori meningkat mendahului meningkatnya nilai konduktansi inhibitori. Hal tersebut disebabkan neuron target menerima arus dari neuron sumber yang bersifat menguatkan sehingga neuron tersebut mengalami *spike* terlebih dahulu sebelum mendapatkan arus yang bersifat melemahkan.

Pada **Gambar 5.b**, nilai konduktansi inhibitori meningkat mendahului naiknya nilai konduktansi eksitatori. Hal ini disebabkan karena nilai pi ($pi = 0.9$) lebih besar dari pada nilai pe ($pe = 0.05$). Pada kondisi tersebut neuron target mendapatkan arus yang bersifat melemahkan terlebih dahulu dan selanjutnya mendapatkan arus yang bersifat menguatkan. Hal ini menyebabkan adanya *delay* pada waktu *spike* neuron target. Meskipun terlihat seperti garis lurus, akan tetapi nilai konduktansi post-sinapsis eksitatori tidak nol dan mengalami fluktuasi. Karena nilai konduktansi post-sinapsis eksitatori berorde jauh lebih kecil dari pada konduktansi

post-sinapsis inhibitori, grafiknya terlihat seperti garis lurus. Ketika nilai probabilitas konektivitas neuron eksitatori atau inhibitori ditingkatkan, maka nilai konduktansi masing-masing juga akan meningkat. Hasil ini sesuai dengan teori yang ada. Ketika satu neuron target terhubung dengan banyak neuron sumber, maka nilai konduktansinya akan semakin besar karena besarnya konduktansi adalah jumlahan dari seluruh konduktansi dari neuron sumber. Dinamika potensial membran dapat dipelajari dan dianalisis melalui perubahan potensial membran terhadap waktu. **Gambar 6.a** dan **Gambar 7.a** merupakan grafik potensial membran neuron eksitatori, sedangkan **Gambar 6.b** dan **Gambar 7.b** merupakan grafik potensial membran neuron inhibitori. Dari hasil simulasi yang disajikan dapat dilihat ketika probabilitas konektivitas eksitatori (p_e) lebih besar dari inhibitori (p_i), maka *spike* terjadi pada waktu yang hampir bersamaan. Pada hasil tersebut menggunakan variasi $p_e = 0.7$ dan $p_i = 0.2$. Sebaliknya, ketika probabilitas konektivitas inhibitori (p_i) lebih besar dari eksitatori (p_e), maka terjadinya *spike* tidak pada waktu yang hampir bersamaan. Hasil tersebut menggunakan variasi $p_i = 0.9$ dan $p_e = 0.05$. Selain itu, lonjakan atau *spike* suatu neuron juga dipengaruhi oleh besarnya konduktansi. Ketika nilai konduktansi suatu neuron besar, maka potensi terjadinya *spike* pada neuron tersebut juga besar.



Gambar 6. Dinamika potensial membran pada variasi p_e 0.7 dan p_i 0.2. (a) Neuron eksitatori dan (b) inhibitori



Gambar 7. Dinamika potensial membran pada variasi p_e 0.05 dan p_i 0.9. (a) Neuron eksitatori dan (b) inhibitori

Besar frekuensi sinkronisasi jaringan saraf yang dimodelkan dapat dihitung berdasarkan selisih waktu antara terjadinya *spike* neuron satu dan lainnya. **Gambar 6** dan **Gambar 7** menunjukkan adanya puncak-puncak gelombang pada saat *spike*. Nilai selisih waktu tersebut sama seperti mencari periode dari satu panjang gelombang dimana satu panjang gelombang dihitung dari puncak *spike* satu dengan puncak *spike* selanjutnya. Setelah periode satu gelombang didapatkan, maka nilai frekuensi bisa dicari dengan persamaan $1/T$ dimana T adalah periode atau selisih waktu antar *spike*. Dari hasil perhitungan didapatkan nilai rata-rata frekuensi sinkronisasi sebesar 13,44 Hz. Menurut teori yang ada, besar frekuensi yang didapatkan adalah termasuk dalam rentang frekuensi gelombang.

Kesimpulan

Berdasarkan hasil penelitian pemodelan jaringan saraf Hodgkin-Huxley (HH) Neuron dengan *short-term plasticity* (STP) menggunakan Simulator Brian2 dapat disimpulkan bahwa variasi probabilitas konektivitas eksitatori (pe) yang lebih besar daripada inhibitori (pi) memberikan pengaruh pada nilai konduktansi post-sinapsis eksitatori yang naik mendahului nilai konduktansi post-sinapsis inhibitori sehingga aktivitas sinkronisasi spike (*firing event*) jaringan saraf yang telah dibuat berada pada kondisi sinkron. Sebaliknya, jika pi lebih besar dari pada pe , maka kondisi jaringan saraf menjadi tidak sinkron. Dari pemodelan tersebut diperoleh hasil nilai rata-rata frekuensi sinkronisasi jaringan saraf sebesar 13,44 Hz yang masuk dalam rentang gelombang alfa. Adapun beberapa saran untuk melengkapi penelitian ini antara lain pengembangan bahasan mengenai ingatan manusia (*working memory*) karena bahasan tersebut memiliki kaitan yang erat dengan model sinapsis STP, pengembangan bahasan mengenai penyakit yang berhubungan dengan frekuensi sinkronisasi jaringan saraf serta perlunya ditambahkan parameter lain seperti sel glia karena sel glia juga memiliki pengaruh pada proses kerja dalam sistem saraf.

Daftar Rujukan

- [1] F. Santamaria and J. M. Bower, "Hodgkin-Huxley Models," *Encyclopedia of Neuroscience*, pp. 1173-1180, 2009.
- [2] Q. Lu, H. Gu, Z. Yang, X. Shi, L. Duan, and Y. Zheng, "Dynamics of firing patterns, synchronization and resonances in neuronal electrical activities: experiments and analysis," *Acta Mechanica Sinica*, vol. 24, pp. 593-628, December 01 2008.
- [3] F. Han, Q. S. Lu, M. Wiercigroch, J. A. Fang, and Z. J. Wang, "Firing synchronization of learning neuronal networks with small-world connectivity," *International Journal of Non-Linear Mechanics*, vol. 47, pp. 1161-1166, 12// 2012.
- [4] M. Tsodyks, K. Pawelzik, and H. Markram, "Neural networks with dynamic synapses," *Neural Comput.*, vol. 10, pp. 821-835, 1998.
- [5] Z. Rotman, P.-Y. Deng, and V. A. Klyachko, "Short-Term Plasticity Optimizes Synaptic Information Transmission," *The Journal of Neuroscience*, vol. 31, pp. 14800-14809, 2011.
- [6] D. Hansel and G. Mato, "Short-Term Plasticity Explains Irregular Persistent Activity in Working Memory Tasks," *The Journal of Neuroscience*, vol. 33, pp. 133-149, 2013.
- [7] J. M. Cortes, M. Desroches, S. Rodrigues, R. Veltz, M. A. Muñoz, and T. J. Sejnowski, "Short-term synaptic plasticity in the deterministic Tsodyks–Markram model leads to unpredictable network dynamics," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 110, pp. 16610-16615, October 8, 2013 2013.
- [8] R. R. Borges, F. Borges, E. Lameu, P. Protachevich, K. Iarosz, I. Caldas, *et al.*, "Synaptic Plasticity and Spike Synchronisation in Neuronal Networks," *Brazilian Journal of Physics*, vol. 47, 09/01 2017.
- [9] D. Golomb, D. Hansel, and G. Mato, "Chapter 21 Mechanisms of synchrony of neural activity in large networks," in *Handbook of Biological Physics*. vol. 4, F. Moss and S. Gielen, Eds., ed: North-Holland, 2001, pp. 887-968.
- [10] H. Markram, J. Lübke, M. Frotscher, and B. Sakmann, "Regulation of Synaptic Efficacy by Coincidence of Postsynaptic APs and EPSPs," *Science*, vol. 275, pp. 213-215, January 10, 1997 1997.
- [11] M. Stimberg, D. F. M. Goodman, R. Brette, and M. De Pittà, "Modeling neuron-glia interactions with the Brian 2 simulator," *bioRxiv*, 2017.

- [12] R. D. Traub and R. Miles, *Neuronal Networks of the Hippocampus*: Cambridge University Press, 1991.
- [13] M. Tsodyks and S. Wu, "Short-term synaptic plasticity," *Scholarpedia*, vol. 8, p. 3153, 01/01 2013.