

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ**

**Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»**

Радиофизический факультет
Кафедра теории колебаний и автоматического регулирования

Направление «Радиофизика»

ОТЧЕТ ПО УЧЕБНОЙ ПРАКТИКЕ

Практика по получению первичных профессиональных
умений и навыков

**ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ НЕЙРОНА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ
ШУМА**

Научный руководитель:
доцент, к.ф.-м.н.,

_____ Клиньшов В.В.

Студент 1-го курса магистратуры:

_____ Есюнин Д.В.

Нижний Новгород
2020 год

Введение

В больших нейронных сетях, где имеется огромное количество нейронов, организованных в сети функционально сходных нейронов, типичный кортикальный нейрон получает сигналы тысячи синапсов, большинство из них от соседних нейронов; воздействие одного пресинаптического спайка на постсинаптическую клетку относительно невелико. Более того, моменты генерации спайков кортикальных нейронов в высшей степени стохастичны и нерегулярны, следовательно, существует много шума в синхронизации сети. Возникает вопрос о том, передает ли наблюдаемая нерегулярность последовательности спайков информацию или, скорее, отражает влияние различных источников шума, присутствующих в клетке. Даже если время межспайковых интервалов от отдельных клеток зашумлено, информация все равно может передаваться в средней активности слабо коррелированных нейронов.

Целью работы является исследование динамики нейрона под воздействием шума с помощью уравнения Фоккера-Планка. Полученные характеристики выходного сигнала позволят в дальнейшем изучить возникающие режимы в больших нейронных сетях.

1. Модель нейрона «накопление и сброс»

Для описания динамики нейронов применяются модели разного уровня сложности. Одна из простейших моделей нейрона «накопление и сброс». Эта система описывается следующим дифференциальным уравнением:

$$C_m \frac{dV(t)}{dt} = -g_L(V(t) - V_L) + I(t) \quad (1)$$

Мембранный потенциал $V(t)$ изменяется в ответ на инжектируемый ток $I(t)$, $C_m = 0.2$ - емкость мембраны, $g_L = 20$ - проводимость утечки, V_L - потенциал покоя. Согласно модели "накопление и сброс" нейрон рассматривается как RC -цепь с постоянной времени

$$\tau_m = \frac{C_m}{g_L} = 10 \text{ мс} \quad (2)$$

Генерация спайка происходит в момент достижения мембранного потенциала порогового напряжения V_{th} таким образом, что нейрон, испускает спайк в момент времени t_{spk} всякий раз, когда $V(t = t_{spk}) = V_{th} = -50$ мВ, после чего его потенциал мгновенно приобретает значение $U_r = -60$ мВ. После этого система находится в состоянии сброса U_r в течение времени рефрактерности $\tau_r = 2$ мс, затем вновь начинает эволюционировать в соответствии с уравнением (1). $I(t)$ представляет собой общий синаптический ток, который равен линейной сумме вкладов каждого отдельного синапса.

Начнем с простейшего описания взаимодействия между пре- и пост-синаптическими нейронами. Это сводится к предположению, что каждый пресинаптический спайк вызывает мгновенное изменение постсинаптического напряжения, которое не зависит от текущего значения этого напряжения и зависит только от параметра J , измеряющего силу синапса. Если одна клетка связана с другими нейронами C синапсами с величиной связи

$J_i (i = 1, \dots, C)$, то ток, поступающий в клетку может быть представлен как

$$I(t) = \sum_i^C J_i \sum_j \delta(t - t_j^i) \quad (3)$$

где t_j^i - время j -го спайка от i -го пресинаптического нейрона. Если нейрон изначально находится в состоянии покоя, а спайк приходит в момент времени $t = 0$, то путем интегрирования уравнения (1) получается

$$V(t) = V_L + \frac{J_i}{C_m} \exp(-\frac{t}{\tau_m}) \Theta(t) \quad (4)$$

Мы рассматриваем нейрон, получающий синаптический вход от большого числа возбуждающих и тормозящих клеток. Мы делаем два важных предположения относительно активности этих входов: во-первых, каждый из них генерирует спайки в соответствии со стационарным процессом Пуассона, то есть с постоянной вероятностью испускания спайка в единицу времени. Во-вторых, эти пуассоновские процессы независимы от клетки к клетке, то есть возникновение спайка из любой данной клетки не дает никакой информации о вероятности срабатывания любого другого нейрона.

Обозначим частоту срабатывания возбуждающих (тормозящих) нейронов, как $\nu_{E_j} (\nu_{I_j})$, а величину воздействия соответствующих возбуждающих (тормозящих) синапсов, как $J_{E_j} (J_{I_j})$. Для простоты мы сначала предположим, что все частоты срабатывания и величины воздействия из каждой пресинаптической популяции идентичны, т. е. $\nu_{E_j} = \nu_E$ и $J_{E_j} = J_E$ для всех j и аналогично для тормозящих нейронов. В этой простой ситуации среднее значение общего тока по времени является постоянным во времени и задается

$$\langle I(t) \rangle = \mu_C = \sum_{j=1}^{C_E} J_{E_j} \nu_{E_j} - \sum_{j=1}^{C_I} J_{I_j} \nu_{I_j} = C_E J_E \nu_E - C_I J_I \nu_I \quad (5)$$

где C_E и C_I - количество возбуждающих и тормозящих нейронов. Для процесса Пуассона $s(t)$ с интенсивностью ν $\langle (s(t) - \nu)(s(t') - \nu) \rangle = \nu \delta(t - t')$. Таким образом, используя тот факт, что входы являются Пуассоновскими и независимыми, корреляционная функция полного тока задается

$$\begin{aligned} \langle (I(t) - \langle I \rangle)(I(t') - \langle I \rangle) \rangle &= \left[\sum_{j=1}^{C_E} J_{E_j}^2 \nu_{E_j} - \sum_{j=1}^{C_I} J_{I_j}^2 \nu_{I_j} \right] \delta(t - t') = \\ &= [C_E J_E^2 \nu_E - C_I J_I^2 \nu_I] \delta(t - t') = \sigma_C^2 \delta(t - t') \end{aligned} \quad (6)$$

При большом количестве нейронов в сети $N \gg 1$ и небольшом значении величины связи $J \ll 1$ пуассоновский процесс большой интенсивности $\sigma_C^2 \gg 1$ хорошо аппроксимируется постоянной составляющей $\mu_C = \frac{\sigma_C^2}{C_m^2}$ и белым шумом с интенсивностью $\sigma_V^2 = \frac{\sigma_C^2 \tau_m}{C_m^2}$. Тогда уравнение, описывающее динамику мембранного потенциала принимает следующий вид

$$\frac{dV(t)}{dt} = \frac{V(t) - V_{ss}}{\tau_m} + \frac{\sigma_V^2}{2\tau_m} \eta(t) \quad (7)$$

где $V_{ss} = V_L + \frac{\mu_C}{g_L}$, а $\eta(t)$ - белый шум с нулевым средним и единичной интенсивностью. Это приближение позволяет описывать динамику одного нейрона под воздействием шума с помощью уравнения Фоккера-Планка.

2. Численное решение уравнения Фоккера-Планка

Поскольку сигналы, поступающие на нейрон, считаются стохастическими, то для описания динамики мембранного потенциала можно рассмотреть функцию условной плотности вероятности $\rho(V, t|V_0, t_0)$ для $V(t) \in [V, V + dV]$ при условии, что $V(t_0) = V_0$. Если мы рассмотрим ансамбль одинаковых нейронов с разными реализациями, то $\rho(V, t|V_0, t_0)$ - это доля нейронов в ансамбле с мембранным потенциалом $[V, V + dV]$, учитывая, что все нейроны находились в V_0 при $t = t_0$. Уравнение, описывающее динамику функции $\rho(V, t|V_0, t_0)$ называется уравнением Фоккера-Планка.

$$\frac{\partial \rho(V, t|V_0, t_0)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial V} \left[\frac{V - V_{ss}}{\tau_m} \rho(V, t|V_0, t_0) \right] + \frac{\sigma_V^2}{2\tau_m} \frac{\partial^2}{\partial V^2} [\rho(V, t|V_0, t_0)] \quad (8)$$

Поскольку $\rho(V, t|V_0, t_0) = 0$, плотность вероятности должна быть равна нулю при $V > V_{th}$ так как мембранный потенциал ни одного нейрона не может быть больше V_{th} , то $\rho(V_{th}, t|V_0, t_0) = 0$ также равна нулю и на границе, в противном случае производная по напряжению была бы бесконечной при $V = V_{th}$, что соответствовало бы бесконечному потоку вероятности на поглощающей границе $V = V_{th}$. Поэтому мы имеем следующее граничное условия

$$\rho(V_{th}, t|V_0, t_0) = 0 \quad (9)$$

Условия того, что плотность вероятности исчезает достаточно быстро при $V \rightarrow -\infty$, дает дополнительное условие на левой границе

$$\lim_{V \rightarrow -\infty} \rho(V, t|V_0, t_0) = 0 \quad (10)$$

Для решения уравнения в частных производных будем использовать метод сеток. Рассмотрим отрезок $[V_L, V_{th}]$ и разобьем его на n частей с шагом $h = \frac{V_L - V_{th}}{n}$. Перейдем от уравнения в частных производных к системе уравнений в полных производных по времени. Для этого заменим производные по напряжению в уравнении (7) на разностные суммы:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho(V, t|V_0, t_0)}{\partial V} &= \frac{\rho_{i+1} - \rho_i}{2h} \\ \frac{\partial^2 \rho(V, t|V_0, t_0)}{\partial V^2} &= \frac{\rho_{i+1} - 2\rho_i + \rho_{i-1}}{h^2} \end{aligned} \quad (11)$$

где $\rho_i(t)$ - определяет вероятность нахождения мембранного потенциала V в ячейке с номером i в момент времени t , то есть $V \in [V_L + h \cdot (i - 1), V_L + h \cdot i]$. С учетом граничных условий (9) и (10) получим систему дифференциальных уравнений вида:

$$\begin{cases} \rho_1 = 0 \\ \frac{d\rho_i}{dt} = \frac{V_i - V_{ss}}{2\tau_m} \cdot \frac{\rho_{i+1} - \rho_i}{2h} + \frac{\rho_i}{\tau_m} + \frac{\sigma_V^2}{2\tau_m} \cdot \frac{\rho_{i+1} - 2\rho_i + \rho_{i-1}}{h^2} \\ \cdot \\ \cdot \\ \rho_n = 0 \end{cases} \quad (12)$$

Начальное распределение условной плотности равно $\rho(V, t_0|V_0, t_0) = \delta(V - V_r)$. Метод сеток для решения уравнения Фоккера-Планка устойчив только в том случае, если начальное распределение условной плотности вероятности имеет ширину, сравнимую с величиной шага h . Известно, что решением уравнения Фоккера-Планка в случае начального распределения в виде дельта-функции при отсутствии поглощающей границы V_{th} является нормальное распределение вида

$$\rho(V, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi D_V(t)}} \exp\left(-\frac{(V(t) - V_{mean}(t))^2}{2D_V(t)}\right) \quad (13)$$

Где $V_{mean}(t)$ - среднее значение условной плотности вероятности, а $D_V(t)$ - ее дисперсия.

В таком случае можно задать распределение условной плотности вероятности через момент времени t' в виде нормального распределения с заданным средним и дисперсией. Мы должны рассматривать достаточно малый интервал времени t' , чтобы не учитывать наличие поглощающего барьера на границе $V = V_{th}$, то есть нужно полагать, что хвост гауссова распределения в точке $V = V_{th}$ меньше погрешности решения системы уравнений (11).

Рассмотрим уравнение (7) и введем коэффициенты $a(V) = \frac{V - V_{ss}}{\tau_m}$, $b(V) = \frac{\sigma_V^2}{\tau_m}$. Представим их в виде

$$a(V) = a(V_{mean}) + a'(V_{mean})(V - V_{mean}), \quad b(V) = b(V_{mean}) \quad (14)$$

Подставив (13) в уравнение (7) и приравняв члены при одинаковых степенях разности $V - V_{mean}$ получим систему из двух обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \frac{dV_{mean}}{dt} = \frac{V_{ss} - V_{mean}}{\tau_m} \\ \frac{dD_V}{dt} = 2D_V a'(V_{mean}) + b(V_{mean}) \end{cases} \quad (15)$$

Таким образом получим выражение для смещения центра $V_{mean} = V_{ss} - (V_{ss} - V_r)e^{-\frac{t}{\tau_m}}$ и ширины условной плотности вероятности $\sigma(t) = \frac{\sigma_V}{\sqrt{2}} \left[1 - e^{-\frac{2t}{\tau_m}}\right]^{1/2}$

Определим время t' , когда СКО сравнимо с шагом сетки $\sigma(t') = ch$, где $c = 1, 2, \dots$

$$ch = \frac{\sigma_V}{\sqrt{2}} \left[1 - e^{-\frac{2t'}{\tau_m}}\right]^{1/2} \quad (16)$$

Решая это уравнение получим $t' = \frac{\tau_m}{2} \ln \frac{1}{1 - \frac{2c^2 h^2}{\sigma_V^2}}$

Численное решение системы уравнений (11) было найдено с помощью метода Рунге-Кутты 5 порядка при использовании встроенной функции ode45 в среде Matlab. Вид условной плотности вероятности в разные моменты времени представлен на рис. 1.

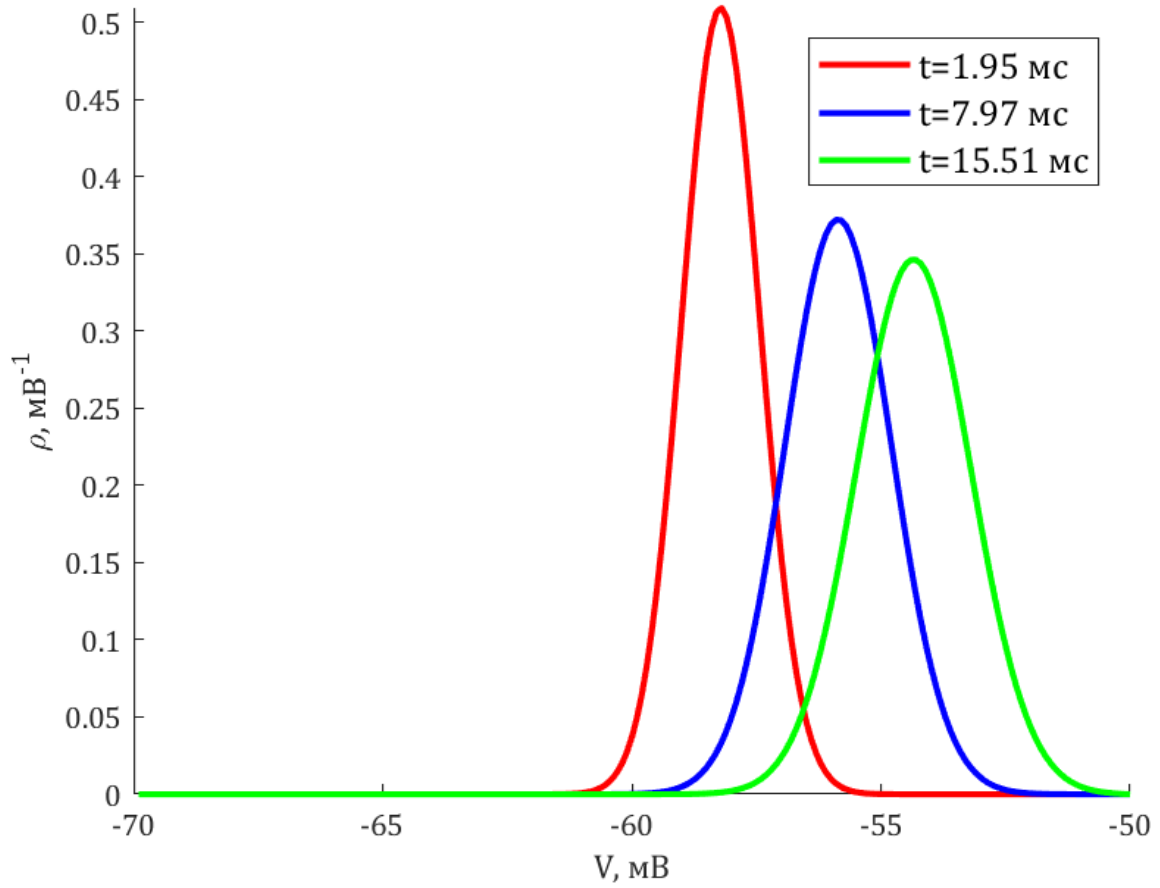


Рис. 1: Условная плотность вероятности $\rho(V, t)$ в разные моменты времени при $V_0 = V_r$

Введем функцию вероятности выживания $S(t) = \int_{V_L}^{V_{th}} \rho(V, t) dV$, которая характеризует вероятность нахождения мембранного потенциала к моменту времени t в интервале $V \in [V_L, V_{th}]$. В таком случае функция $1 - S(t)$ характеризует вероятность срабатывания нейрона к моменту времени t , то есть является интегральной функцией распределения межспайкового интервала. Продифференцировав это выражение по t получим условную плотность вероятности межспайкового интервала. Вид этой функции представлен на рис. 2.

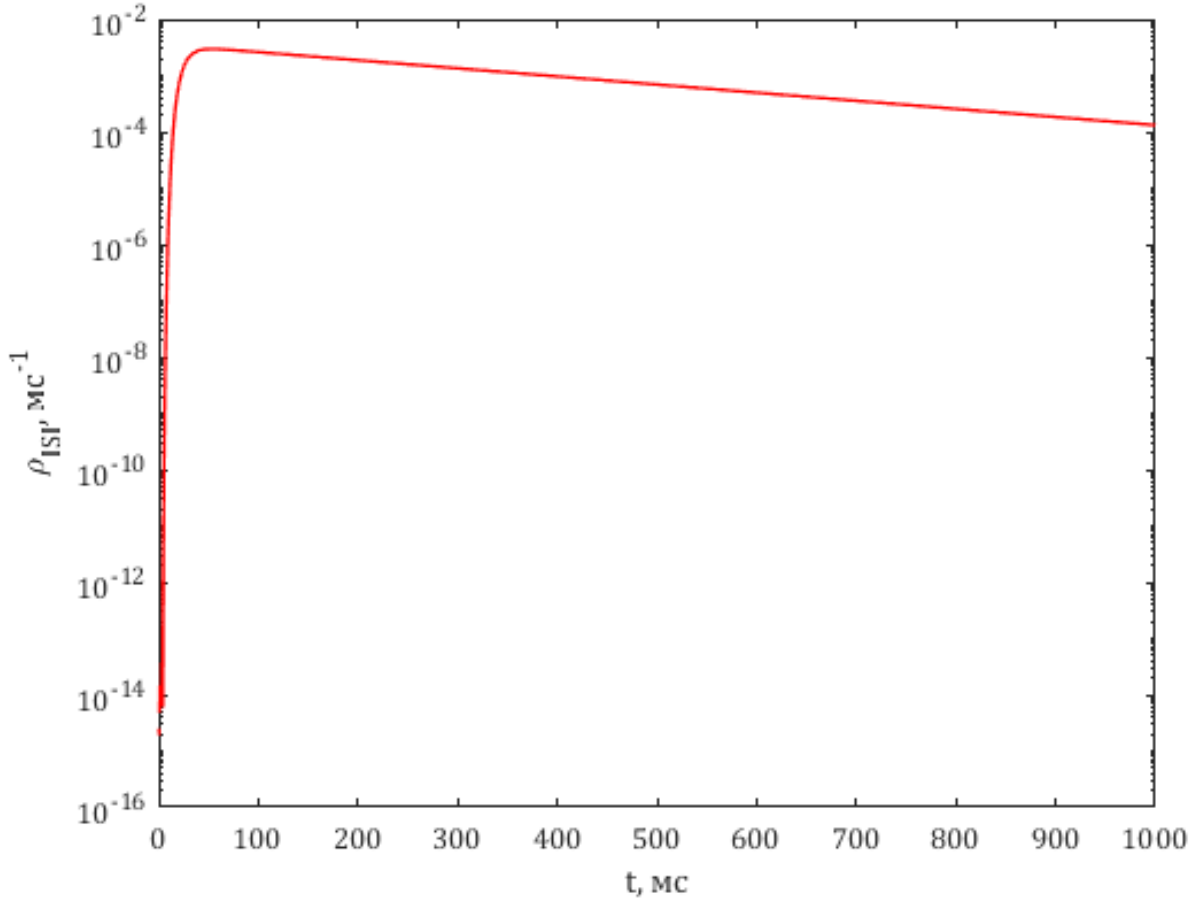


Рис. 2: Условная плотность вероятности межспайкового интервала $\rho_{ISI}(t)$

3. Сравнение решения уравнения Фоккера-Планка с микроскопической системой

Поскольку уравнение Фоккера-Планка описывает условную плотность вероятности нахождения мембранного потенциала клетки в интервале $V \in [V_L, V_{th}]$ для большого числа частиц, то возникает необходимость сравнить распределения, получаемые в результате численного решения уравнения ФП, с распределениями, получаемыми в результате моделирования большого числа нейронов N , чтобы убедиться в верности численного решения уравнения Фоккера-Планка.

Ансамбль, состоящий из N таких нейронов, называется микроскопической системой. Для того, чтобы найти условную плотность вероятности $\rho(V, t)$ для этой системы, необходимо промоделировать динамику N нейронов под воздействием белого шума с заданными характеристиками $\mu_C = g_L(V_{ss} - V_L)$ и $\sigma = \sigma_V$. График зависимости условной плотности вероятности в фиксированный момент времени представлен на рис. 3.

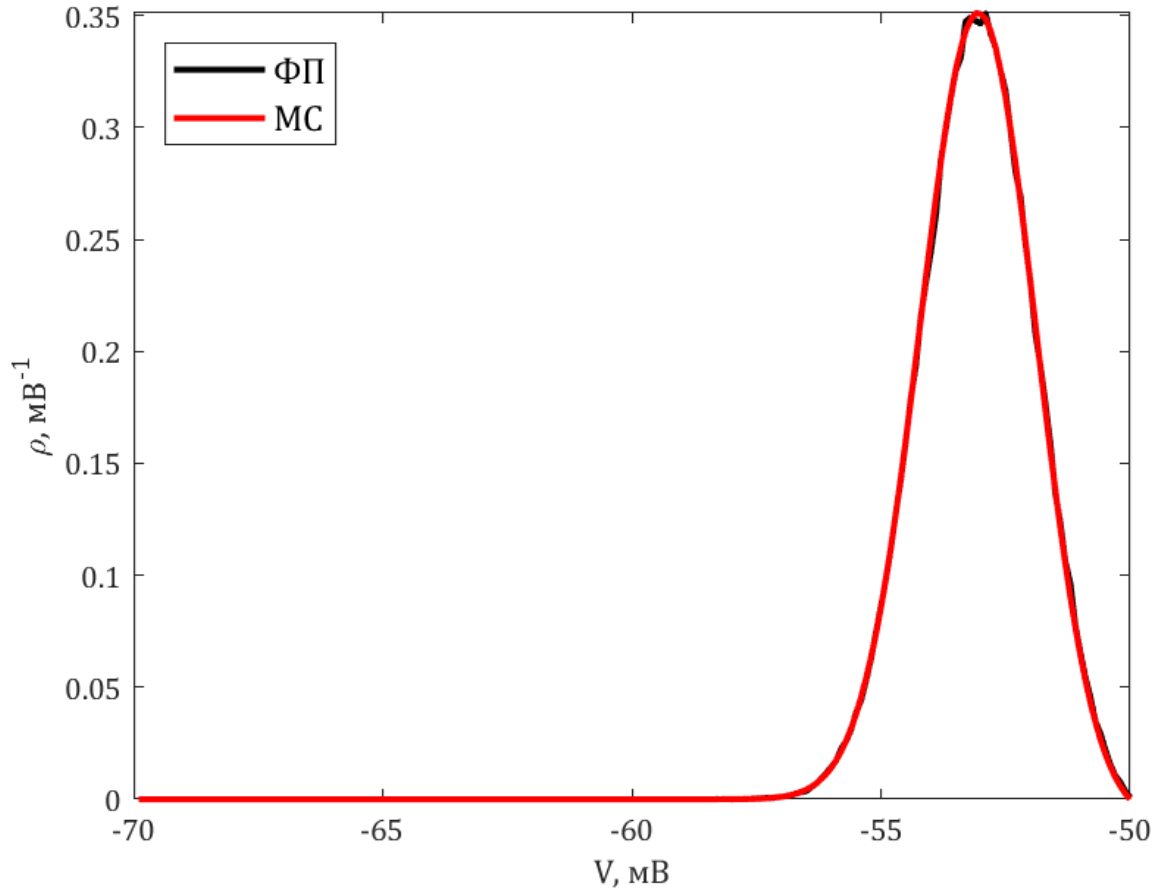


Рис. 3: Условная плотность вероятности $\rho(V, t)$ при численном решении уравнения ФП и для микроскопической системы (МС) в момент времени $t = 15$ мс

Очевидно, что при $N \rightarrow \infty$ относительная ошибка $\epsilon(N)$ распределений в случае решения уравнения ФП и микроскопической системы в зависимости от числа нейронов в системе N будет стремиться к нулю, но на программном уровне нельзя выбрать сколько угодно большое число N , так как это приводит к неограниченному росту времени симуляции. В качестве значения числа нейронов в системе мы остановились на величине $N = 10^6$. График зависимости $\epsilon(N)$ представлен на рис. 4.

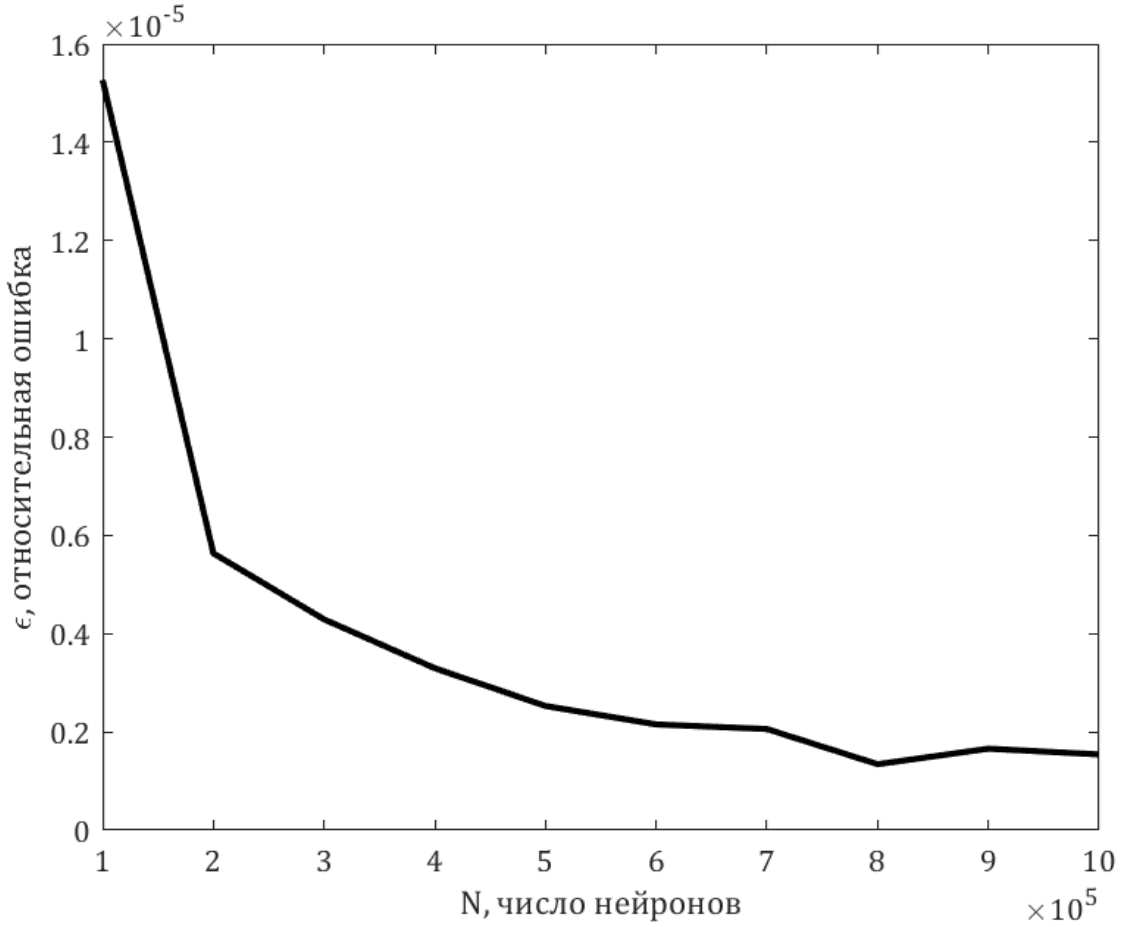


Рис. 4: Относительная ошибка $\epsilon(N)$ от числа нейронов в микроскопической системе N

При фиксированном числе нейронов в микроскопической системе стоит также следить за количеством ячеек по напряжению n . Так как с одной стороны шаг ячейки должен быть мал по сравнению со всем интервалом напряжений $h \ll \Delta V$, но с другой стороны в одну ячейку должно попадать большое число нейронов из микроскопической системы $\frac{N}{n} \gg 1$. Из этих условий получим ограничение на количество ячеек в интервале напряжений $1 \ll n \ll N$. В качестве оптимального значения n выберем среднее геометрическое из левой и правой границы неравенства $n \sim \sqrt{N}$. Проанализируем зависимость относительной ошибки $\epsilon(n)$ от количества ячеек в интервале напряжений n . График $\epsilon(n)$ представлен на рис. 5

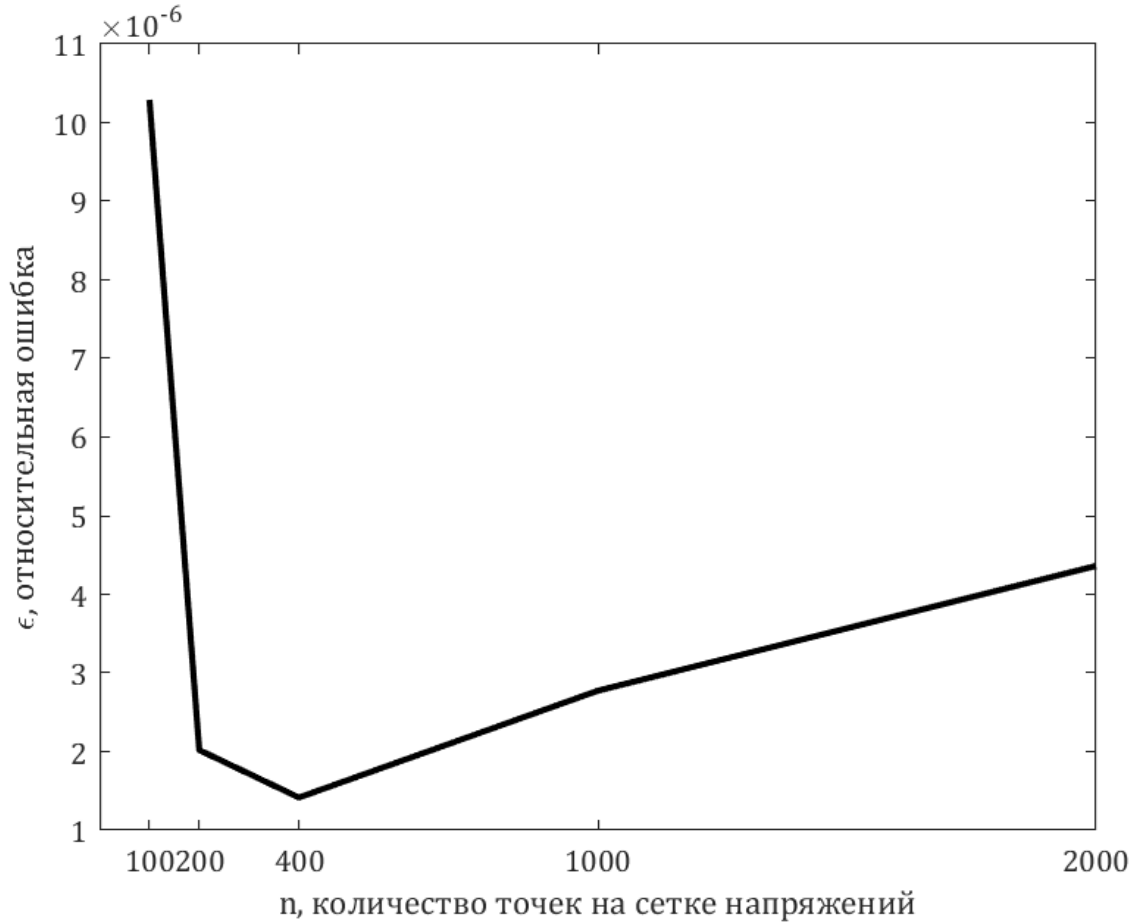


Рис. 5: Относительная ошибка $\epsilon(n)$ от числа ячеек в интервале напряжений n при $N = 10^5$

По графику видно, что предположение $n \sim \sqrt{N}$ подтверждается с хорошей точностью.

4. Анализ динамики нейрона в зависимости от параметров входного сигнала

Мы полагаем, что на вход клетки поступает пуассоновский поток событий, в таком случае выходным сигналом также должен являться сигнал с распределением Пуассона для организации большой сети. В таком случае фактор Фано должен стремиться к единице $f = \frac{\langle T_{ISI} \rangle}{\sigma(T_{ISI})} \rightarrow 1$. При фиксированном значении интенсивности шума можно выделить различные режимы работы нейрона в зависимости от среднего значения входного сигнала. Когда интенсивность шума мала по сравнению со средним значением входного сигнала, поступающего на нейрон, клетка будет генерировать последовательность спайков близкую к регулярной с высокой частотой, почти не реагируя на шумовую составляющую входного сигнала. В случае, когда интенсивность шума довольно велика по сравнению с величиной среднего входного сигнала, нейрон будет срабатывать нерегулярно и редко. Попробуем приближенно найти область параметров входного сигнала для этих режимов работы нейрона.

Область регулярного срабатывания нейронов Будем полагать, что начальное распределение плотности вероятности является δ -функцией в точке V_r . Рассмотрим решение уравнения Фоккера-Планка в отсутствии границы. Тогда ширина ΔV условной плотности вероятности в момент, когда ее центр проходит точку V_{th} должна быть много меньше $\lim_{t \rightarrow \infty} \sigma(t) = \frac{\sigma_V}{\sqrt{2}} \left[1 - e^{-\frac{2t}{\tau_m}} \right]^{1/2} = \Delta V_{ss} = \frac{\sigma_V}{\sqrt{2}}$, то есть $\Delta V \ll \frac{\sigma_V}{\sqrt{2}}$. Используя уравнение (14) можно найти ширину $\Delta V = \sigma(t) = \frac{\sigma_V}{\sqrt{2}} \left[1 - \left(\frac{V_{th} - V_{ss}}{V_r - V_{ss}} \right)^2 \right]^{1/2}$. Регулярное срабатывание означает, что СКО межспайкового интервала должно быть много меньше среднего значения $\Delta T_{ISI} \ll T_{ISI}$, тогда $\Delta T_{ISI} = \frac{\Delta V}{\dot{V}|_{t=T_{ISI}}} \ll T_{ISI}$. В итоге получим ограничение на эту область

$$\frac{\sigma_V}{\sqrt{2}} \left[1 - \left(\frac{V_{th} - V_{ss}}{V_r - V_{ss}} \right)^2 \right]^{1/2} \ll (V_{ss} - V_{th}) \ln \frac{V_r - V_{ss}}{V_{th} - V_{ss}} \quad (17)$$

Область редкого срабатывания нейронов Будем также полагать, что начальное распределение плотности вероятности является δ -функцией в точке V_r . В таком случае достижение этого режима возможно, если $\Delta V_{ss} \ll V_{th} - V_{ss}$, то есть будет справедливо следующее соотношение

$$\frac{\sigma_V}{\sqrt{2}} \ll V_{th} - V_{ss} \quad (18)$$

На рис. 6 представлено разбиение пространства параметров на области, описываемые уравнениями (16) и (17), где неравенство \ll переходит в уравнение $=$. На диаграмме также представлены значения Фано-фактора в зависимости от интенсивности шума σ_V и постоянного воздействия μ_C .

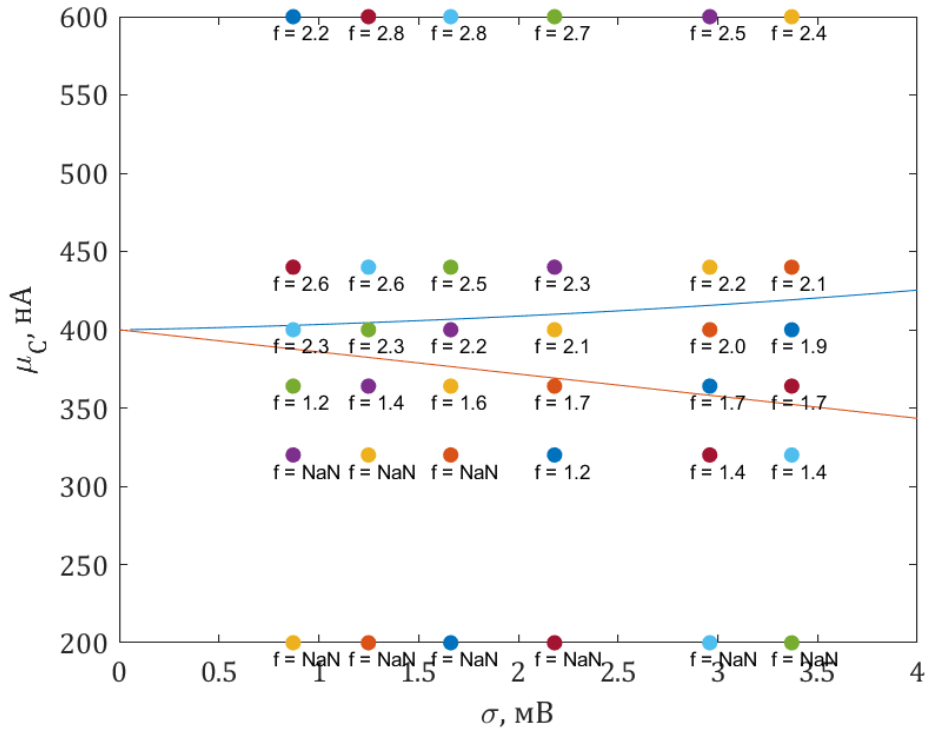


Рис. 6: Область параметров внешнего воздействия

Заключение

В данной работе была рассмотрена динамика нейрона "накопление и сброс" под воздействием шума. Было показано, что статистические характеристики, полученные в результате решения уравнения Фоккера-Планка, имеют хорошее соответствие с характеристиками, полученными в микроскопической системе. Этот факт позволяет в дальнейшем рассматривать коллективную динамику сети на основе уравнения ФК, а не микроскопического распределения, что значительно сильно экономить временные ресурсы на моделирование сети.