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

НАЗВАНИЕ ОТЧЕТА

Научный руководитель:
доцент, к.ф.-м.н., __________ Клиньшов В.В.

Научный консультант:
ученая степень, звание __________ ФИО

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 тысячи синапсов, большинство из них от соседних нейронов; воздействие одного пресинаптического спайка на постсинаптическую клетку относительно невелико. Более того, спайковые цепочки кортикальных нейронов в высшей степени стохастичны и нерегулярны, следовательно, существует много шума в синхронизации спайков. 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 нейроны 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:

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

Разность напряжений $V(t)$ на мембране 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

$$\tau_m = \frac{C_m}{g_L} = 10\text{мс} \tag{2}$$

Генерация спайка происходит в момент достижения мембранного потенциала порогового напряжения V_{th} таким образом, что нейрон, как говорят, испускает спайк в момент времени t_{spk} всякий раз, когда $V(t = t_{\text{spk}}) = V_{\text{th}} = -50$ 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 соответствие с уравнением (1). $I(t)$ представляет собой общий синаптический ток, который равен линейной сумме вкладов каждой отдельной пресинаптической клетки.

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 C синапсов идут на нейрон, с величиной связи $J_i (i = 1, \ldots, C)$, то ток, поступающий в клетку может быть представлен как

$$I(t) = \sum_{i}^{C} J_i \sum_{j} \delta(t - t_j^i) \tag{3}$$

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

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

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. Эти предположения необходимо будет проверить на сетевом уровне чтобы теория была самосогласованной.

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 $J_{E_j} = J_I$ для всех j и аналогично для тормозящих нейронов. В этой простой ситуации среднее значение общего тока по времени является постоянным во времени и задается

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

Для процесса Пуассона $s(t)$ с интенсивностью $\nu < s(t) - \nu)(s(t') - \nu) >= \nu\delta(t - t')$. Таким образом, используя тот факт, что входы являются Пуассоновскими и независимыми, связанная корреляционная функция полного тока задается

$$\begin{gathered} < (I(t) - < I >)(I(t') - < I >) > = \left[\sum_{j=1}^{C_E} J_{E_j}^2 \nu_{E_j} - \sum_{j=1}^{C_I} J_{I_j}^2 \nu_{I_j}\right] \delta(t - t') = \\ = [C_E J_E^2 \nu_E - C_I J_I^2 \nu_I]\delta(t - t') = \sigma_C^2 \delta(t - t') \end{gathered} \tag{6}$$

2. Численное решение уравнения Фоккера-Планка

Поскольку входы в нейрон считаются стохастическими, временная эволюция $V(t)$ является вероятностной. Фундаментальным объектом для описания динамики мембранного потенциала является плотность вероятности $\rho(V, t|V_0, t_0)$ для $V(t) \in [V, V + dV]$ учитывая, что $V(t_0) = V_0$. Если мы рассмотрим ансамбль одинаковых нейронов с разным 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.

$$\frac{\partial \rho(V,t|V_0,t_0)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial V}\left[\frac{V - V_{ss}}{\tau_m}\rho(V,t|V_0,t_0)\right] + \frac{\sigma_V^2}{2\tau_m}\frac{\partial^2}{\partial V^2}\left[\rho(V,t|V_0,t_0)\right] \tag{7}$$

Для решения уравнения в частных производных будем использовать метод сеток. Рассмотрим отрезок $[V_L, V_{th}]$ и разобьем его на n частей с шагом $h = \dfrac{V_L - V_{th}}{n}$. Поскольку $\rho(V_{th}, t|V_0, t_0) = 0$, плотность вероятности должна быть равна нулю при $V = V_{th}$, в противном случае производная по напряжению была бы бесконечной при $V = V_{th}$. Поэтому мы имеем следующие граничные условия

$$\rho(V_{th}, t|V_0, t_0) = 0 \qquad \text{и} \qquad \frac{\partial}{\partial V}\rho(V,t|V_0,t_0) = -\frac{2\nu(t)\tau_m}{\sigma_V^2} \tag{8}$$

Условия того, что плотность вероятности исчезает достаточно быстро при $V \to -\infty$, дает дополнительные условия на левой границе

$$\lim_{V\to V_L}\rho(V,t|V_0,t_0) = 0 \qquad \text{и} \qquad \lim_{V\to V_L} V\rho(V,t|V_0,t_0) = 0 \tag{9}$$

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:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho(V,t|V_0,t_0)}{\partial V} &= \frac{\rho_{i+1} - \rho_i}{2h} \\ \frac{\partial^2 \rho(V,t|V_0,t_0)}{\partial V^2} &= \frac{\rho_{i+1} - 2\rho_i + \rho_{i-1}}{h^2} \end{aligned} \tag{10}$$

Тогда уравнение Фоккера-Планка примет вид:

$$\begin{cases} \rho_1 = 0 \\ \dfrac{d\rho_i}{dt} = \dfrac{V_i - V_{ss}}{2\tau_m}\cdot\dfrac{\rho_{i+1} - \rho_i}{2h} + \dfrac{\rho_i}{\tau_m} + \dfrac{\sigma_V^2}{2\tau_m}\cdot\dfrac{\rho_{i+1} - 2\rho_i + \rho_{i-1}}{h^2} \\ . \\ . \\ . \\ \rho_n = 0 \end{cases} \tag{11}$$

Первоначально все нейроны в ансамбле находятся в состоянии $V(0) = V_r$. Тогда условная плотность вероятности принимает вид $\rho(V, t_0|V_0, t_0) = \delta(V - V_r)$. 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 фундаментальным решением уравнения Фоккера-Планка в случае начального распределения в виде дельта-функции является нормальное распределение вида

$$\rho(V,t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi D_V(t)}}exp\left(-\frac{(V(t) - V_{mean}(t))}{2D_V(t)}\right) \tag{12}$$

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

Рассмотрим уравнение (7) и введем коэффициенты $a(V) = \frac{V_{ss}}{\tau_m}$, $b(V) = \frac{\sigma_V^2}{\tau_m}$. Разложим коэффициенты $a(V), b(V)$ в окрестности $V = V_{mean}$ до первого слагаемого

$$a(V) \approx a(V_{mean}) + a'(V_{mean})(V - V_{mean}), \qquad b(V) \approx b(V_{mean}) \tag{13}$$

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

$$\begin{cases} \dfrac{dV_{mean}}{dt} = \dfrac{V_{ss} - V_{mean}}{\tau_m} \\ \dfrac{dD_V}{dt} = 2D_V a'(V_{mean}) + b(V_{mean}) \end{cases} \tag{14}$$

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 $\sigma(t) = \dfrac{\sigma_V}{\sqrt{2}}\left[1 - e^{-\frac{2t}{\tau_m}}\right]^{1/2}$

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

$$ch = \frac{\sigma_V}{\sqrt{2}}\left[1 - e^{-\frac{2t'}{\tau_m}}\right]^{1/2} \tag{15}$$

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

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).

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

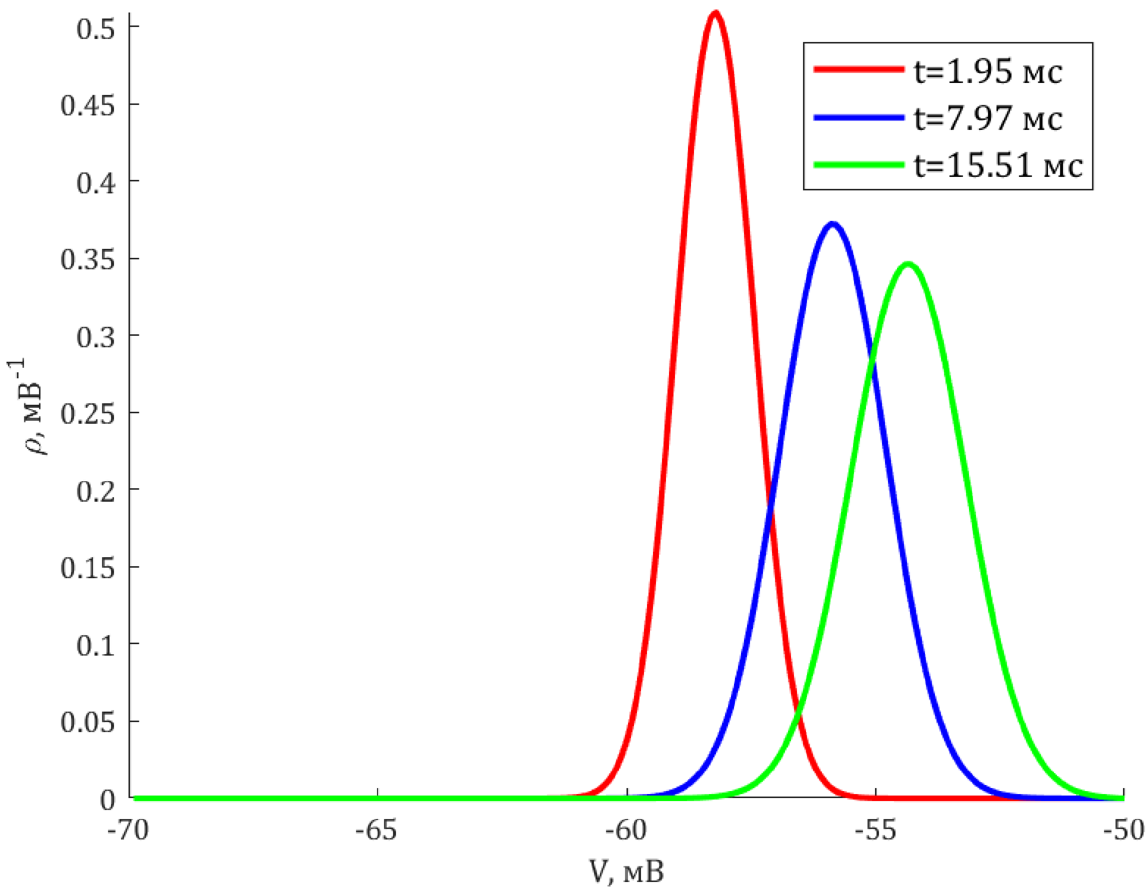

Рис. 1: Условная плотность вероятности $\rho(V,t)$ в разные моменты времени

Введем функцию потока вероятности $S(t) = \int_{V_L}^{V_{th}} \rho(V,t)dV$, 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 для ансамбля частиц. Вид этой функции представлен на рис. 2.

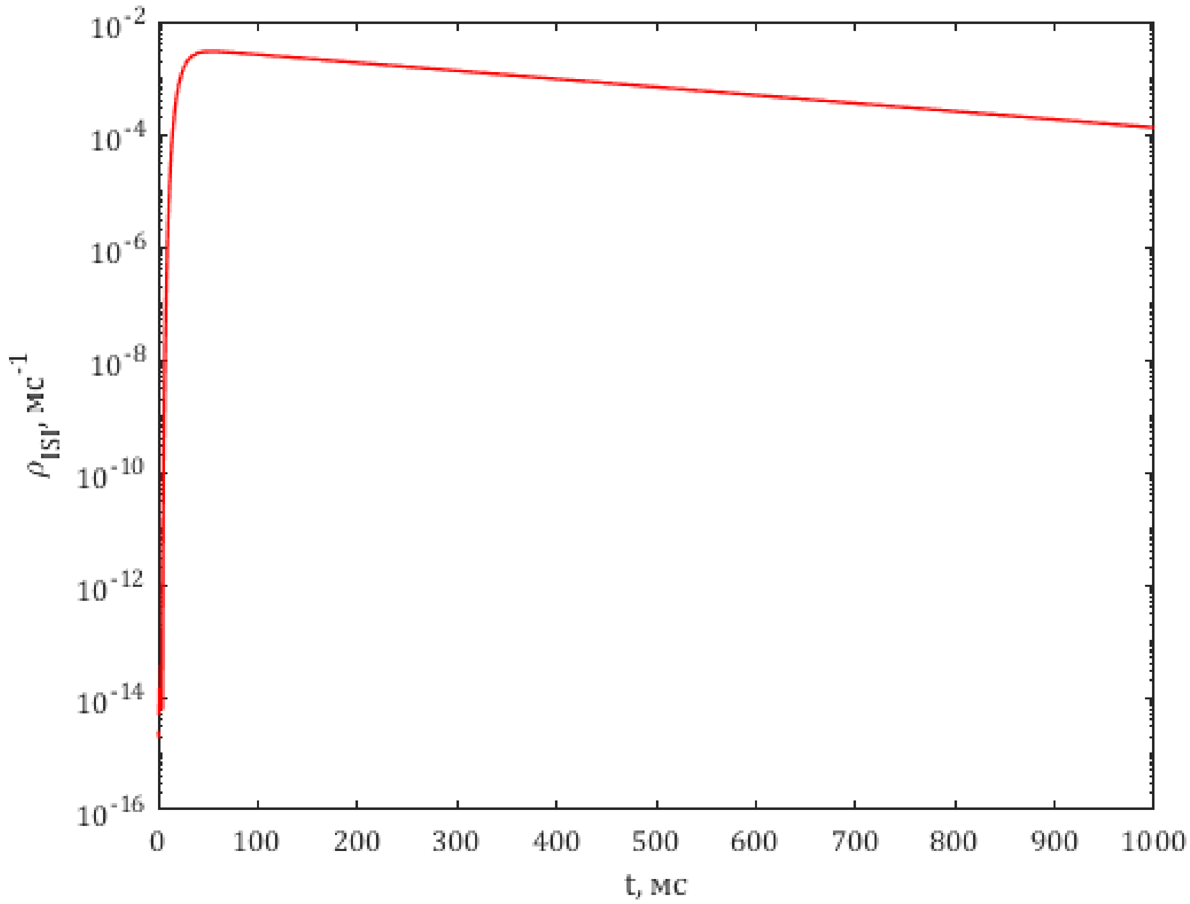

Рис. 2: Условная плотность вероятности межспайкового интервала $\rho_{ISI}(t)$

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 необходимо сравнить распределения, получаемые в результате численного решения уравнения ФП, с распределениями, получаемыми в результате моделирования большого числа нейронов N. 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.

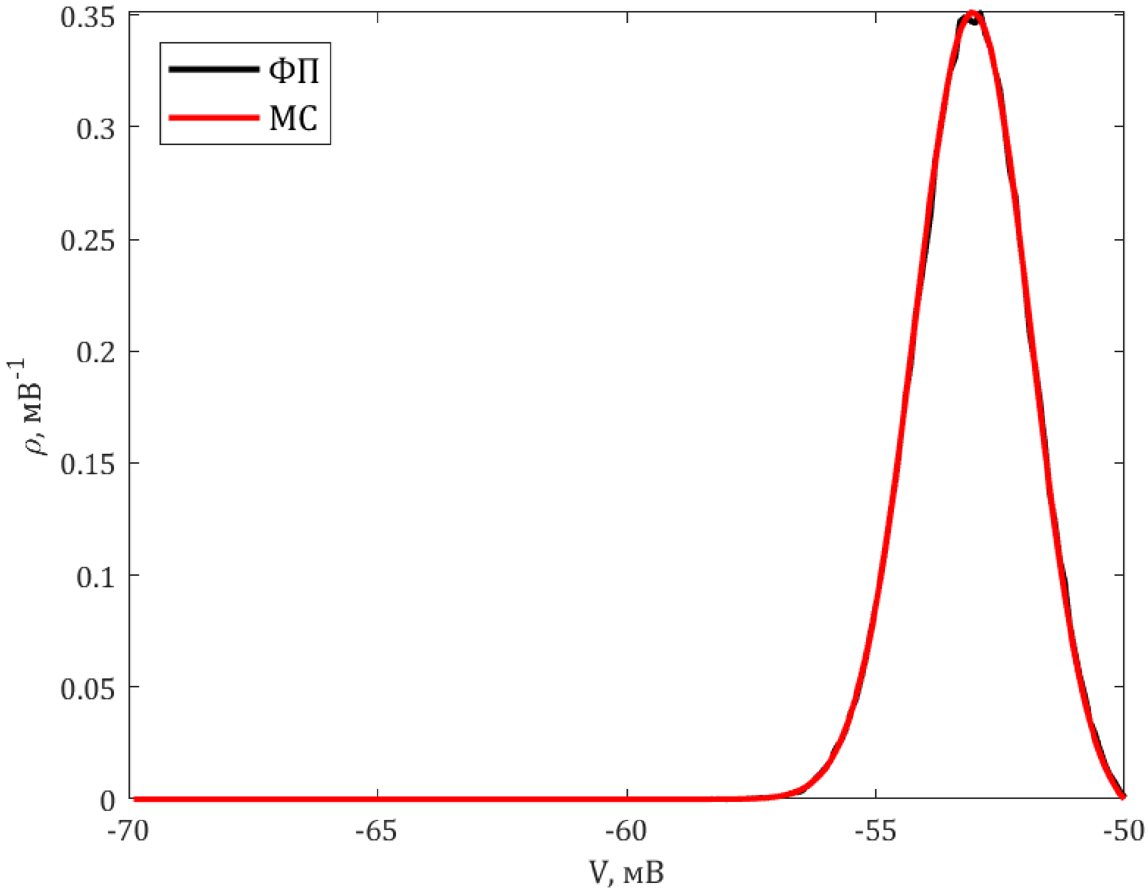

Рис. 3: Условная плотность вероятности $\rho(V, t)$ при численном решении уравнения ФП и для микроскопической системы (МС) в момент времени $t = 15$ мс

Чтобы определиться с числом нейронов, которые необходимо выбрать в микроскопической системе, необходимо проанализировать зависимость относительной ошибки распределений в случае решения уравнения ФП и микроскопической системы $\epsilon(N)$ от числа нейронов в системе N. График зависимости $\epsilon(N)$ представлен на рис. 4. Очевидно, что при $N \to \infty$ относительная ошибка 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 $N = 10^6$.

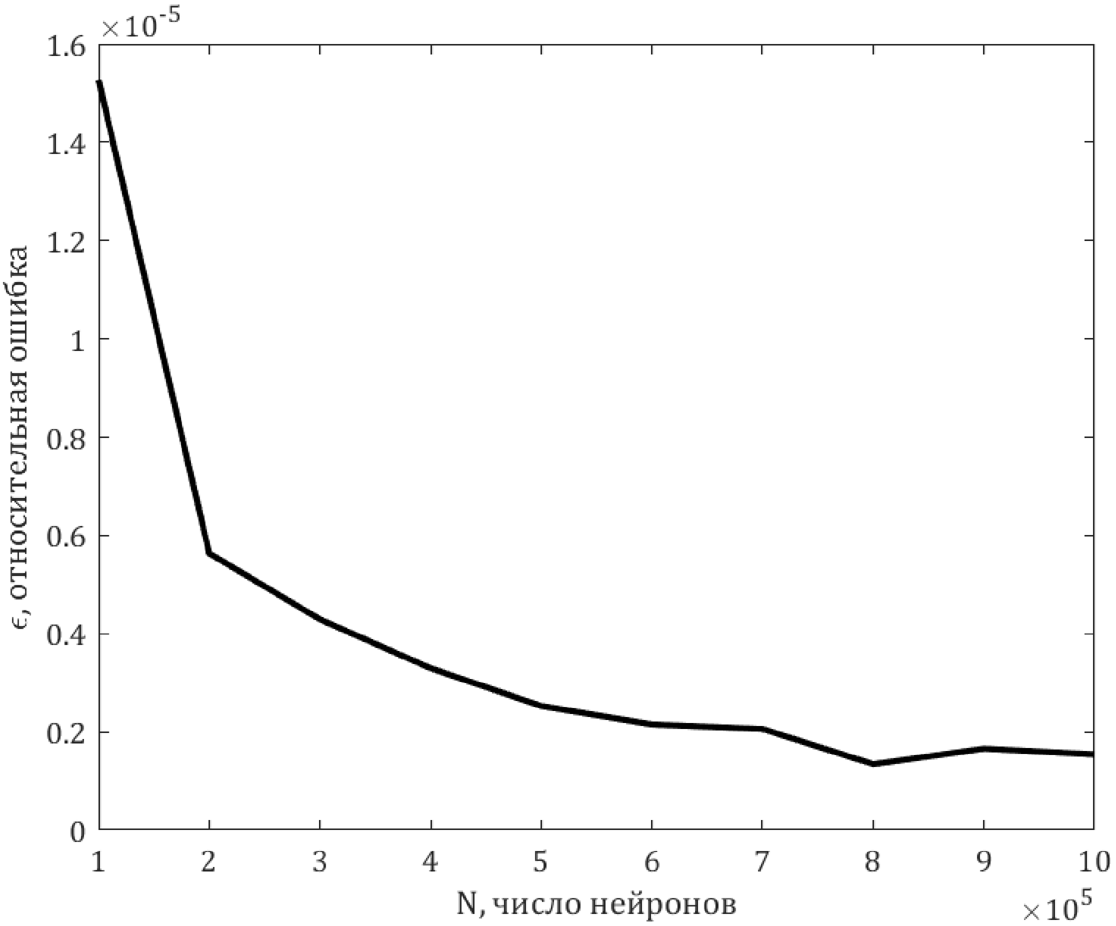

Рис. 4: Относительная ошибка $\epsilon(N)$ от числа нейронов в микроскопической системе N

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

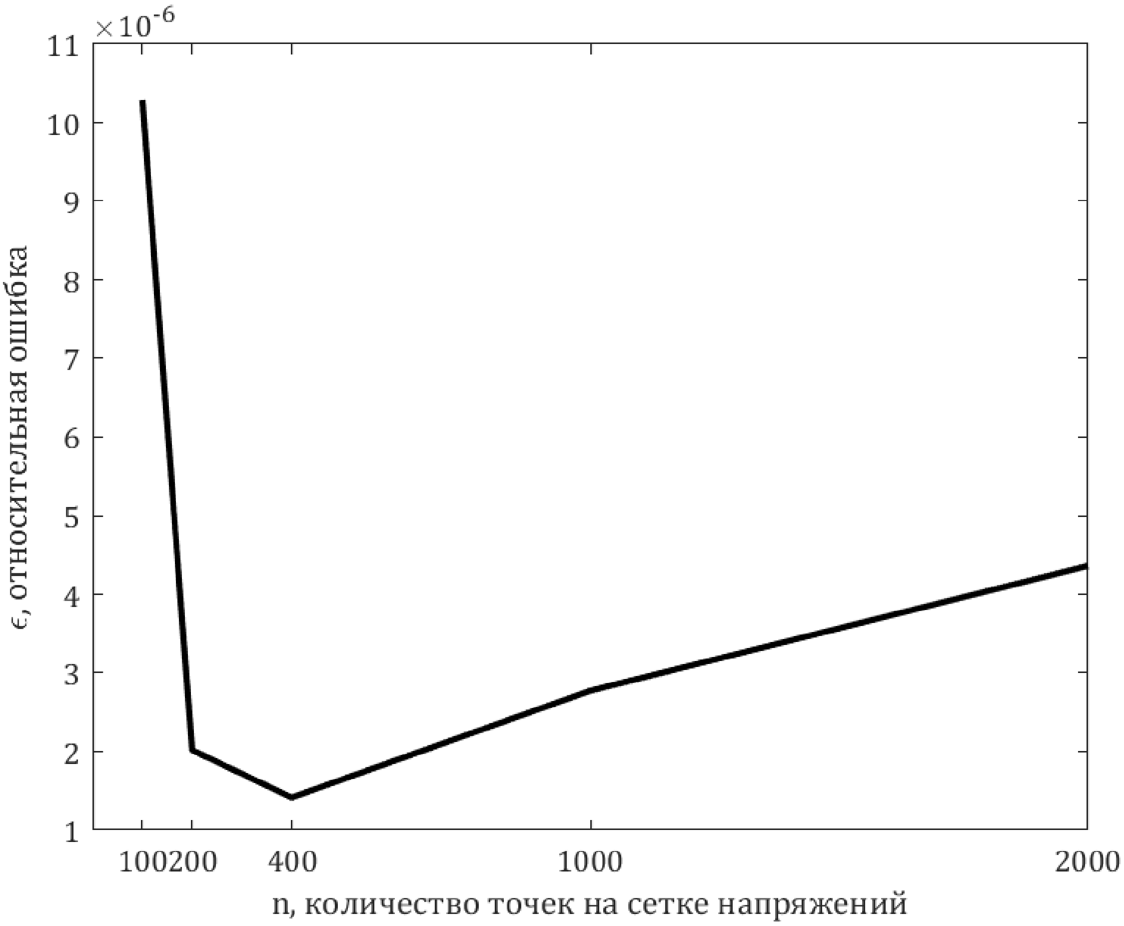

Рис. 5: Относительная ошибка $\epsilon(n)$ от числа ячеек в интервале напряжений n

4. Анализ области параметров входного сигнала

Так как следующей задачей в данной работе является анализ характеристик сети, состоящей из большого числа нейронов, то необходимо проанализировать динамику одного нейрона в зависимости от характеристик входного сигнала. Каждый нейрон в связанной сети получает на входе сигнал с определенными характеристиками, под действием которого генерирует выходной сигнал, характеристики которого определяются характеристиками входного сигнала. Однако в сети выходные сигналы с нейронов складываются и вновь подаются на их вход, поэтому характеристики входного сигнала также зависят от характеристик выходного сигнала. Мы полагаем, что на вход клетки поступает пуассоновский поток событий, в таком случае выходным сигналом также должен являться сигнал с распределением Пуассона для большой сети. В таком случае фактор Фано должен стремиться к единице $f = \dfrac{< T_{ISI} >}{\sigma(T_{ISI})} \to 1$. Рассмотри два режима работы нейрона:

Область регулярного срабатывания нейронов Будем полагать, что начальное распределение плотности вероятности является δ-функцией в точке V_r. Рассмотри 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 $\lim_{t\to\infty}\sigma(t) = \frac{\sigma_V}{\sqrt{2}}\left[1 - e^{-\frac{2t}{\tau_m}}\right]^{1/2} = \Delta V_{ss} = \frac{\sigma_V}{\sqrt{2}}$, то есть $\Delta V << \frac{\sigma_V}{\sqrt{2}}$ 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 $\Delta T_{ISI} << T_{ISI}$, тогда $\Delta T_{ISI} = \frac{\Delta V}{\dot{V}|_{t=T_I SI}} << T_{ISI}$. В итоге получим ограничение на эту область

$$\frac{\sigma_V}{\sqrt{2}}\left[1 - \left(\frac{V_{th} - V_{ss}}{V_r - V_{ss}}\right)^2\right]^{1/2} << (V_{ss} - V_{th}) ln\frac{V_r - V_{ss}}{V_{th} - V_{ss}} \tag{16}$$

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 $\Delta V_{ss} << V_{th} - V_{ss}$, то есть будет справедливо следующее соотношение

$$\frac{\sigma_V}{\sqrt{2}} << V_{th} - V_{ss} \tag{17}$$

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

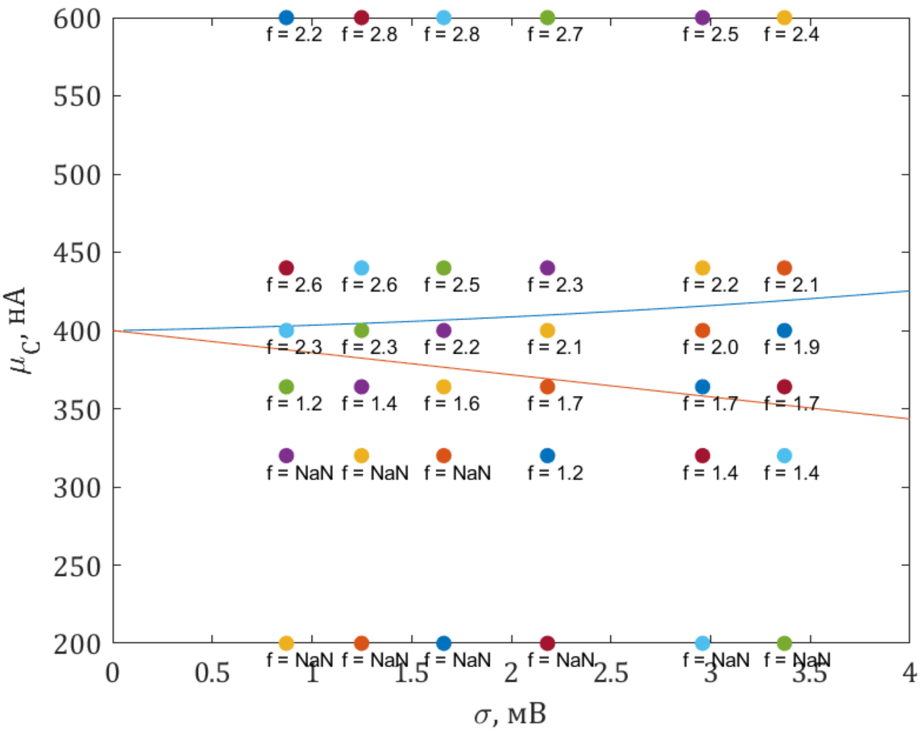

Рис. 6: Область параметров внешнего воздействия

Заключение

В данной работе было рассмотрено численно решение уравнение Фоккера-Планка для условной плотности вероятности $\rho(V, t|V_0, t_0)$. Было показано, что распределения, полученные в результате решения уравнения (7), имеют хорошее соответствие с распределениями 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.