Giant Diffusion in einem zweidimensionalen Neuronenmodell

Richard Kullmann

28. Oktober 2019

Giant Diffusion

- "Giant Enhancement of (thermal) Diffusion"
- bereits von Risken bei Brownschen Teilchen in gekipptem periodischen Potential gefunden (1984)
- Bezeichnung um 2000 in verschiedenen Papers eingeführt
- im Allgemeinen bei bistabilen Systemen zu finden
- im Limes verschwindenden Rauschens divergiert Diffusionskoeffizient

$$D_{eff} = lim_{t \to \infty} \frac{\langle x^2(t) \rangle - \langle x(t) \rangle^2}{2t} \left(= \frac{\langle N^2(t) \rangle - \langle N(t) \rangle^2}{2t} \right)$$

- große Verbesserung des SNR erwartet

$$SNR = \frac{\varepsilon^2 T |dr/dI|^2}{8 \cdot D_{eff}}$$

Weitere Größen von Interesse

- mittlere Geschwindigkeit (Feuerrate):

$$r = lim_{t\to\infty} \frac{\langle x(t) - x(0) \rangle}{t} \left(= \frac{\langle N(t) \rangle}{t} \right)$$

- Fano-Faktor:

$$F = \frac{\left\langle \Delta N^2(t) \right\rangle}{\langle N(t) \rangle} = \frac{2D_{eff}}{Lr}$$

Brownsche Teilchen im gekippten periodischen Potential

Theorie: Bewegungsgleichungen

- Langevin-Gleichung:

$$\dot{x} = v$$
$$\dot{v} = -\gamma v - U'(x) + \sqrt{2\gamma k T}\,\xi(t)$$

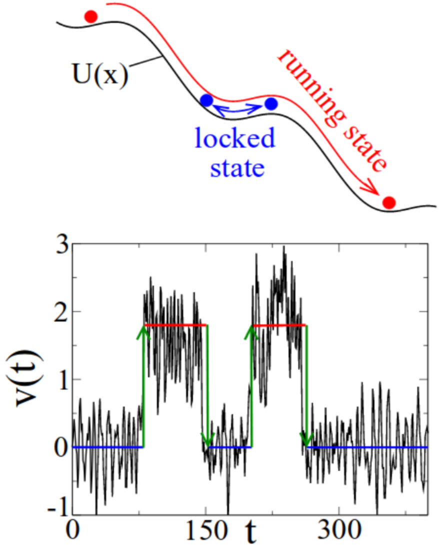
mit[1]

$$U(x) = -Fx - d\cos(x)$$

- γ: Reibungskoeffizient, $\langle \xi(t)\xi(t') \rangle = \delta(t-t')$, $d = 1$

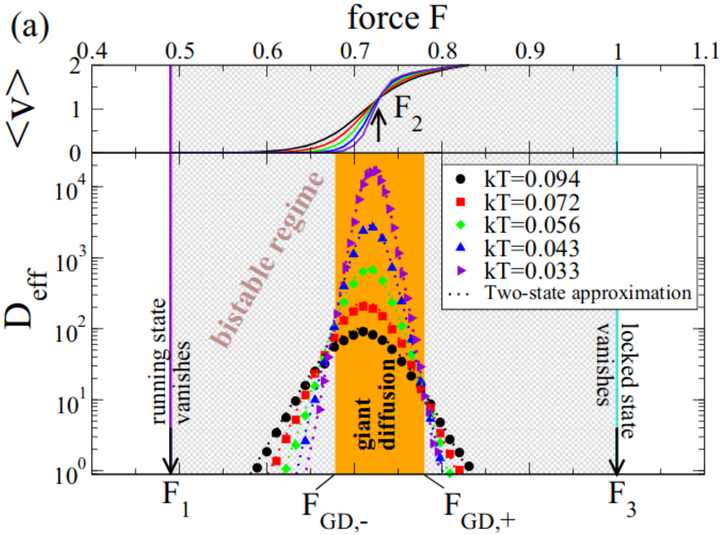
[1] Benjamin Lindner und Igor M. Sokolov, "Giant diffusion of underdamped particles in a biased periodic potential," *Physical Review E 93*, 2016.

Theorie - Potential

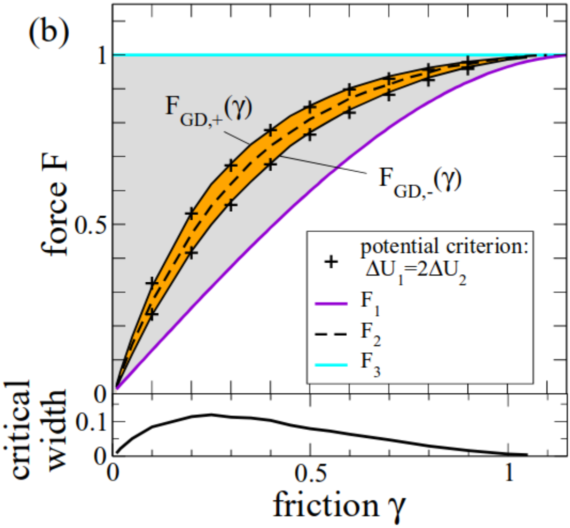


- Bewegung von Kugeln in einem gekippten Kosinuspotential
- Bistabilität der Geschwindigkeit

Simulation: Diffusionskoeffizient



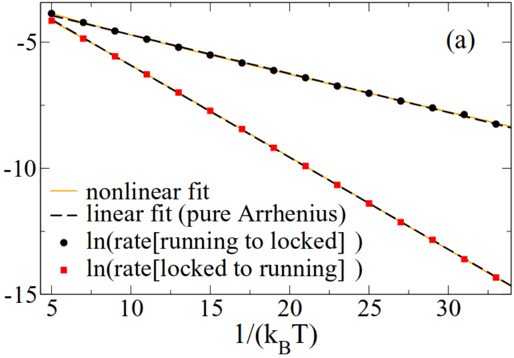
Simulation - kritischer Bereich



Berechnung effektiver Potentialbarrieren

- Annahme: Übergangsraten zeigen Kramers-ähnliches Verhalten:

$$w \propto T^{\alpha} e^{-\frac{\Delta U}{kT}}$$



- Fits für $\alpha = 0$ und $\alpha \neq 0$ liefern ähnliche Barrieren

Zwei-Zustands-System

- geringes Rauschen: Verhalten des Systems durch Übergange zwischen Zuständen bestimmt
- für Übergangsraten wird Arrhenius-Gleichung angenommen:

$$w_{\pm} = w_{0,\pm} \mathrm{e}^{-\frac{\Delta U_{\pm}}{Q}}$$

- w_{-}: ruhend zu laufend, w_{+} umgekehrt, Q: Rauschintensität
- D_{eff} aus Raten und $\Delta r = r_{+} - r_{-}$:

$$D_{\text{eff}} = \frac{(\Delta r)^2 w_{+} w_{-}}{(w_{+} + w_{-})^3}$$

Zwei-Zustands-System

- gesucht: F_{crit}
- nahe Schnittpunkt: $D_{\text{eff}}(Q, F) = D_{\text{eff}}(F)$
- Einsetzen:

$$\begin{aligned}
D_{\text{eff}} &= \frac{(\Delta r)^2 w_{0,+} w_{0,-} e^{-\frac{\Delta U_+ + \Delta U_-}{Q}}}{\left(w_{0,+} e^{\frac{-\Delta U_+}{Q}} + w_{0,-} e^{\frac{-\Delta U_-}{Q}}\right)^3} \\
&= \frac{(\Delta r)^2 w_{0,+} w_{0,-}}{\left(w_{0,+} e^{-\frac{3\Delta U_+ - \Delta U_+ - \Delta U_-}{3Q}} + w_{0,-} e^{-\frac{3\Delta U_- - \Delta U_+ - \Delta U_-}{3Q}}\right)^3} \\
&= \frac{(\Delta r)^2 w_{0,+} w_{0,-}}{\left(w_{0,+} e^{-\frac{2\Delta U_+ - \Delta U_-}{3Q}} + w_{0,-} e^{-\frac{2\Delta U_- - \Delta U_+}{3Q}}\right)^3}
\end{aligned}$$

Zwei-Zustands-System

$$D_{\text{eff}} = \frac{(\Delta r)^2 w_{0,+} w_{0,-}}{\left(w_{0,+} \mathrm{e}^{-\frac{2\Delta U_+ - \Delta U_-}{3Q}} + w_{0,-} \mathrm{e}^{-\frac{2\Delta U_- - \Delta U_+}{3Q}} \right)^3}$$

- Fall 1: $\Delta U_+ > \Delta U_-$:

$$D_{\text{eff}} \approx \frac{(\Delta r)^2 w_{0,+}}{w_{0,-}^2} \mathrm{e}^{-\frac{\Delta U_+ - 2\Delta U_-}{Q}}$$

- bei $\left| \frac{d}{dF} \left(\frac{(\Delta r)^2 w_{0,+}}{w_{0,-}^2} \right) / \frac{d}{dF} D_{\text{eff}} \right| \ll 1$:

$$\Delta U_+ = 2\Delta U_-$$

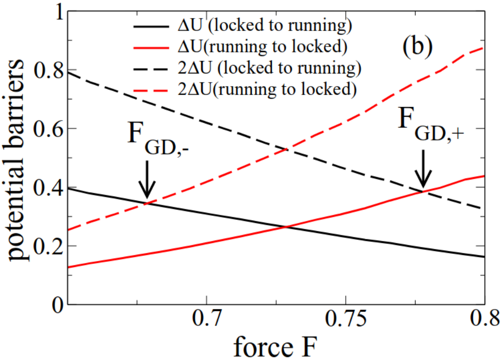
- symmetrisches Problem $\rightarrow$ 2. Schnittpunkt bei

$$\Delta U_- = 2\Delta U_+$$

- $\Delta U_\pm = 2\Delta U_\mp$

Berechnung effektiver Potentialbarrieren

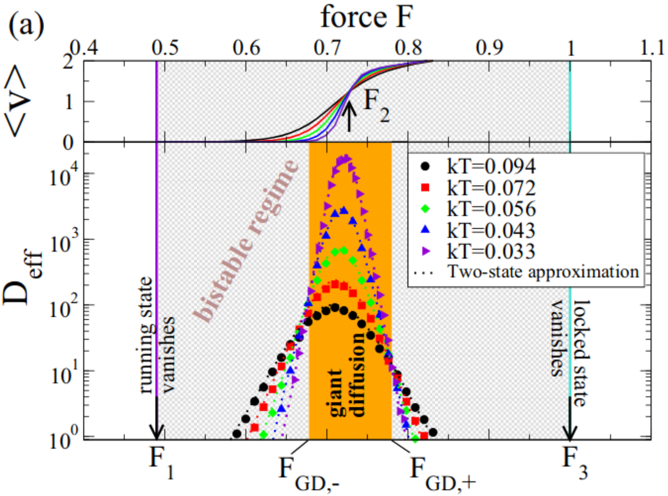
- Plotten von ΔU und $2\Delta U$ für verschiedene Kräfte



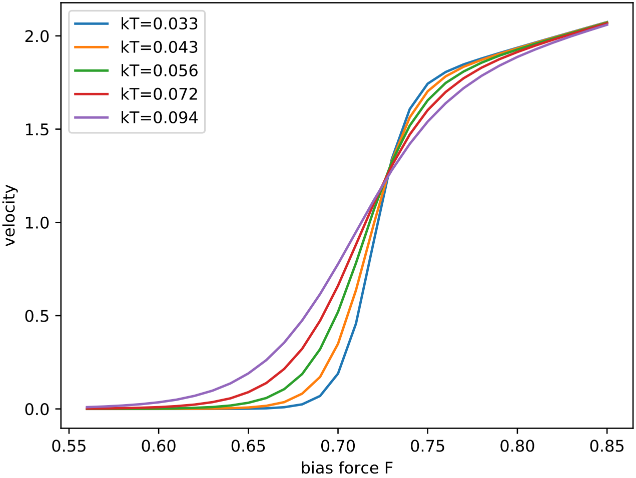
- Schnittpunkte etwa bei $F = 0.68$ und $F = 0.78$

Berechnung effektiver Potentialbarrieren

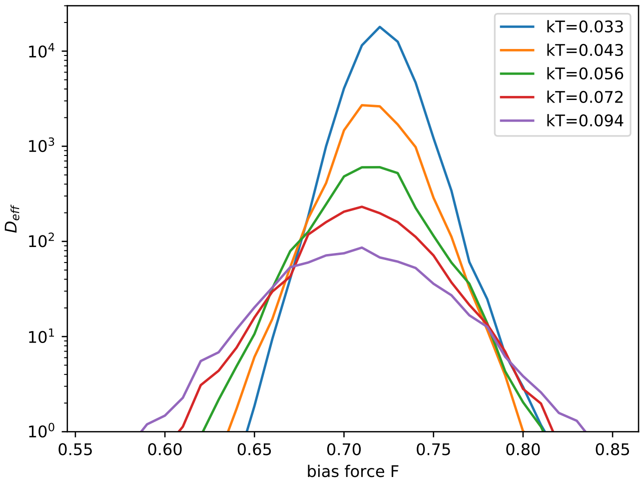
- Vergleich mit Simulation



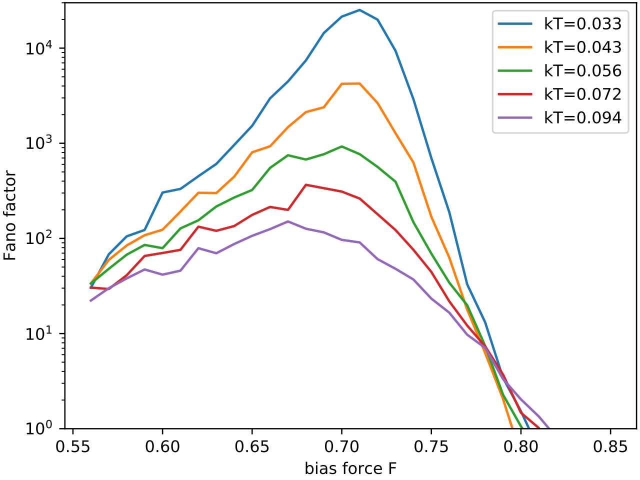
Reproduktion: Geschwindigkeit



Reproduktion: Diffusionskoeffizient



Reproduktion: Fano - Faktor



Zwei-Zustands-System

- gesucht: mögliche Schnittpunkte im Fano-Faktor

$$F = \frac{2D_{\text{eff}}}{r}$$

- Mittelwert der Geschwindigkeit:

$$r = r_+ \frac{w_-}{w_+ + w_-}$$

- Einsetzen der Übergangsraten:

$$F = \frac{2r_+ w_+}{(w_+ + w_-)^2} = \frac{2r_+ w_{0,+} \mathrm{e}^{-\frac{\Delta U_+}{Q}}}{\left(w_{0,+}\mathrm{e}^{-\frac{\Delta U_+}{Q}} + w_{0,-}\mathrm{e}^{-\frac{\Delta U_-}{Q}}\right)^2}$$

$$= \frac{2r_+ w_{0,+}}{\left(w_{0,+}\mathrm{e}^{-\frac{2\Delta U_+ - \Delta U_+}{2Q}} + w_{0,-}\mathrm{e}^{-\frac{2\Delta U_- - \Delta U_+}{2Q}}\right)^2}$$

Zwei-Zustands-System

$$F = \frac{2r_+ w_{0,+}}{\left(w_{0,+} e^{-\frac{2\Delta U_+ - \Delta U_+}{2Q}} + w_{0,-} e^{-\frac{2\Delta U_- - \Delta U_+}{2Q}}\right)^2}$$

- $\Delta U_+ > \Delta U_-$:

$$F = \frac{2r_+ w_{0,+}}{w_{0,-}^2} e^{-\frac{\Delta U_+ - 2\Delta U_-}{Q}} \to \Delta U_+ = 2\Delta U_-$$

- $\Delta U_+ < \Delta U_-$:

$$F = \frac{2r_+}{w_{0,+}} e^{-\frac{\Delta U_+ - 2\Delta U_+}{Q}} \to \Delta U_+ = 0$$

- eine Barriere muss verschwinden $\to$ Rand des Gültigkeitsbereichs der Zwei-Zustands-Theorie erreicht
- rechter Schnittpunkt bleibt erhalten, linker verschiebt sich weiter nach links

Nervenmodell

Übergang Brownsche Teilchen → Nervenmodell

mechanical interpretation	**neuroscience interpretation**
position, phase	spike count
mean velocity	firing rate
diffusion coefficient	Fano factor x rate
Velocity power spectrum	Spike train power spectrum
temperature	inverse number of channels

Theorie: Modell

- $I_{Na,p} + I_K$-Modell:

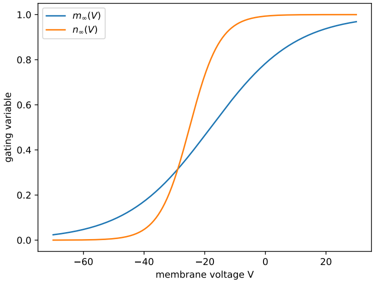
$$C\dot{V} = I - g_L(V - E_L) - g_{Na} m_\infty(V)(V - E_{Na}) - g_K n(V - E_K) + \sqrt{2D}\xi(t)$$
$$\dot{n} = (n_\infty(V) - n)/\tau(V)$$

Steady-State-Aktivierungsfunktion:

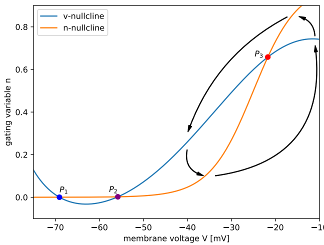
$$f_\infty(V) = \frac{1}{1 + \exp\{(V_{1/2} - V)/k\}}$$

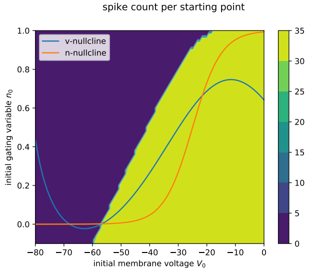
hierbei ist k die Steigung, sowie:

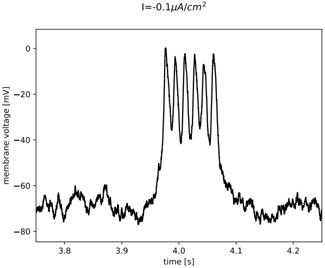
$$f_\infty(V_{1/2}) = 1/2$$

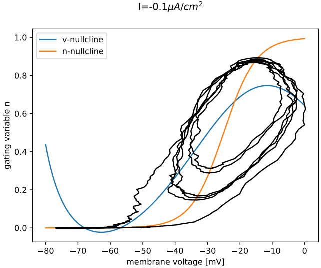


Phasenraum

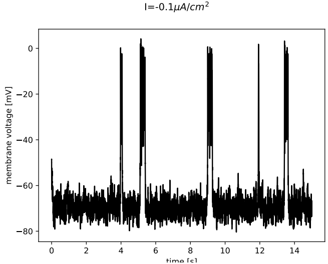

v-nullcline
n-nullcline
P_1
P_2
P_3
gating variable n
membrane voltage V [mV]

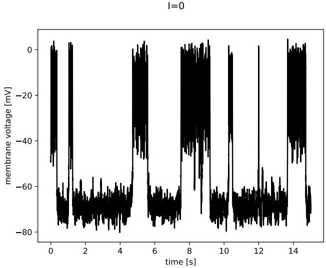

spike count per starting point
v-nullcline
n-nullcline
initial gating variable n_0
initial membrane voltage V_0

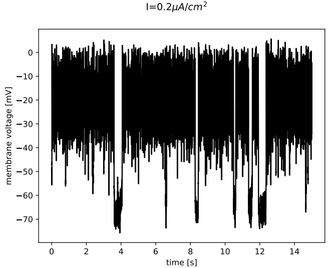

I=-0.1$\mu A/cm^2$
membrane voltage [mV]
time [s]

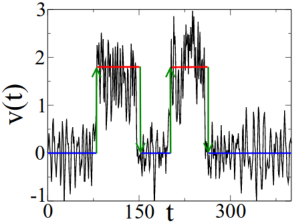

I=-0.1$\mu A/cm^2$
v-nullcline
n-nullcline
gating variable n
membrane voltage [mV]

Variation von I

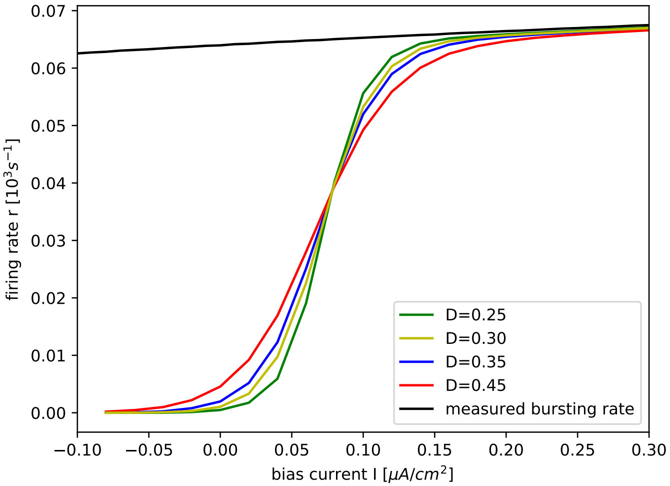




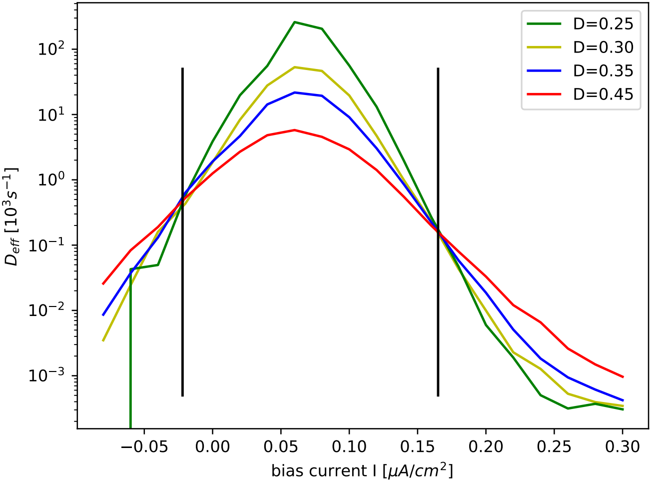




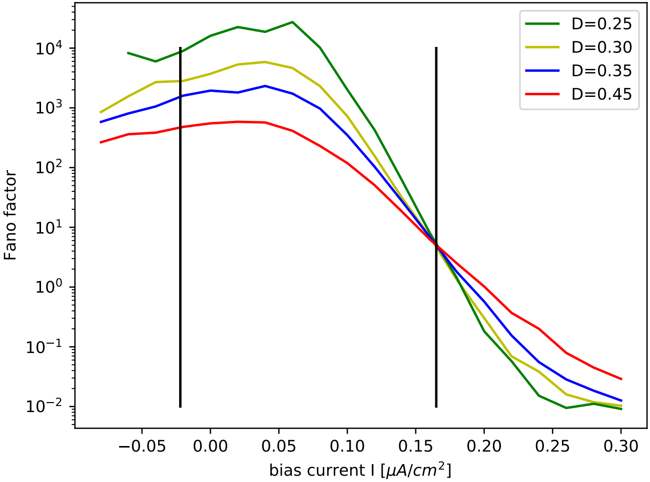
Simulation: Feuerrate



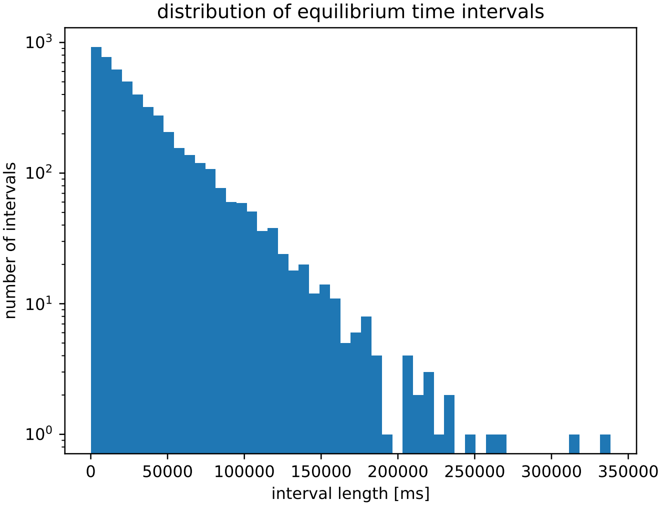
Simulation: Diffusionskoeffizient



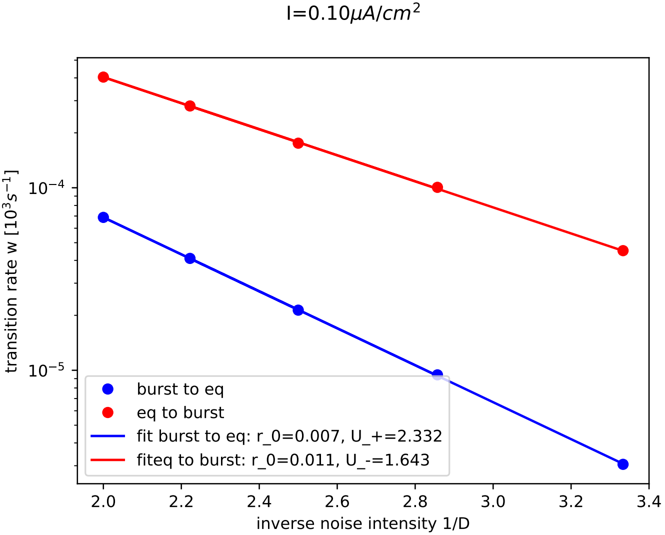
Simulation: Fano-Faktor



Intervallstatistik



Arrhenius-Fit



Arrhenius-Fit

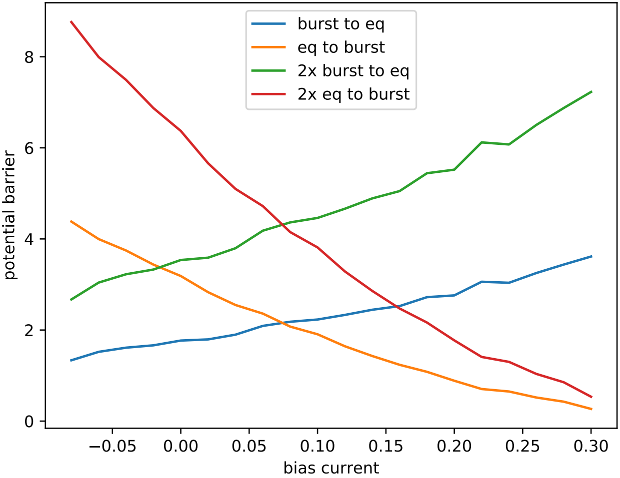
- Übergangsraten:

$$w_\pm = w_{0,\pm} e^{-\frac{\Delta U_\pm}{Q}}$$

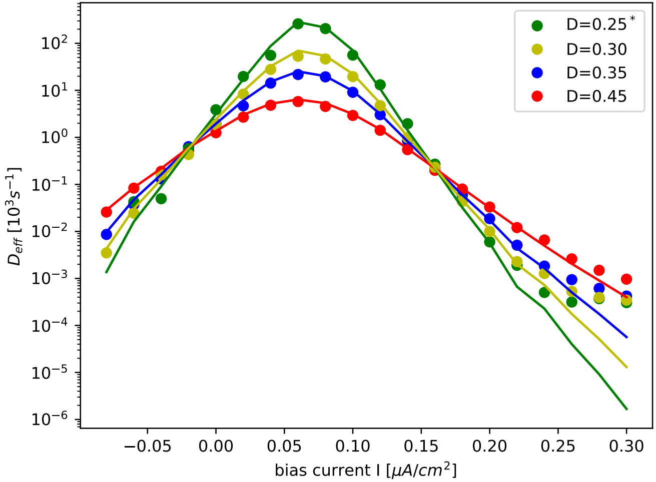
- $w_{0,\pm}$ und $\Delta U_\pm$ aus Fits:
- D_{eff} und F aus Raten und $\Delta r = r_+ - r_- = r_+$:

$$D_{\text{eff}} = \frac{r_+^2 w_+ w_-}{(w_+ + w_-)^3}$$
$$F = \frac{2 r_+ w_+}{(w_+ + w_-)^2}$$

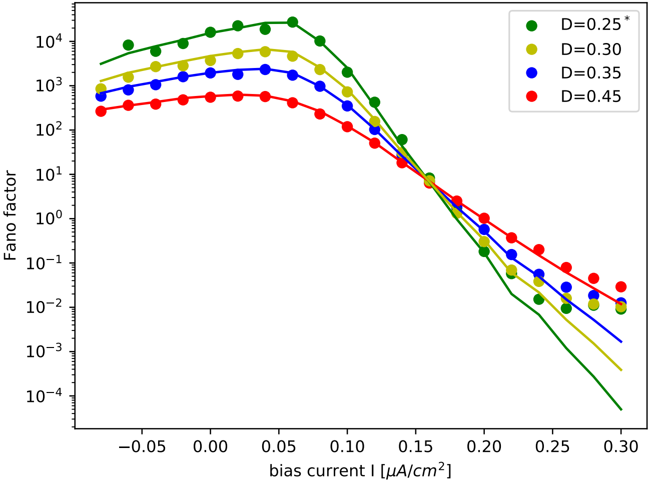
Barrieren für verschiedene Ströme



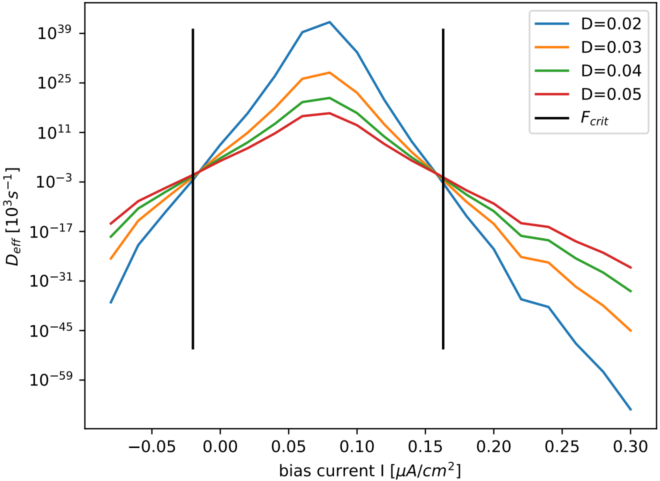
Vergleich mit Zwei-Zustands-Modell: D_{eff}



Vergleich mit Zwei-Zustands-Modell: F



Vorhersage des Zwei-Zustands-Modells



Bestimmung des SNR

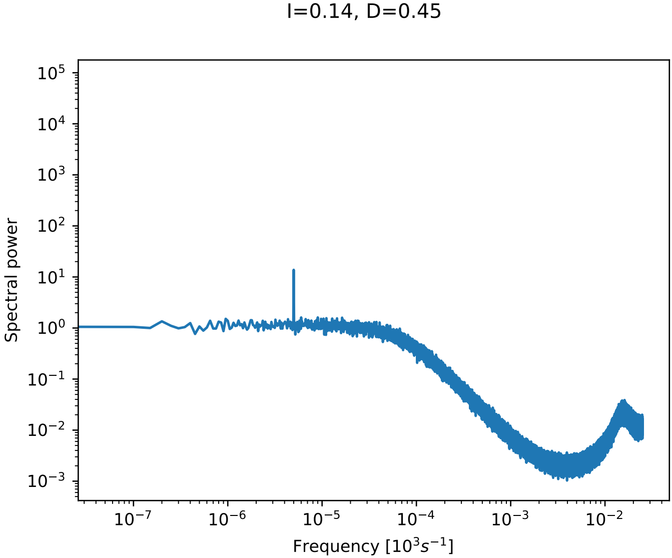
- System mit schwachem Cosinus-Signal:

$$C\dot{V} \to C\dot{V} + \varepsilon \cos(\omega t + \phi)$$

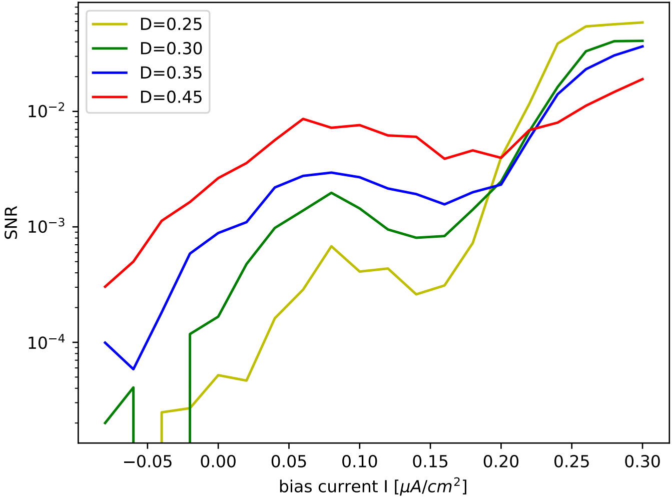
- Spektrum aus FT des δ-Spike-trains
- SNR kann aus Feuerrate und D_{eff} berechnet werden:

$$SNR = \frac{\varepsilon^2 T}{4} \frac{|\chi(\omega)|^2}{S_0(\omega)} = \frac{\varepsilon^2 T |dr/dI|^2}{8 \cdot D_{eff}}$$

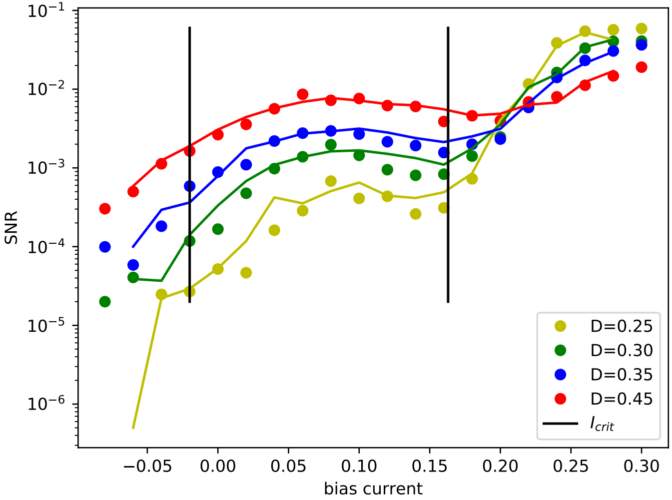
Spektrum mit schwachem periodischen Signal



SNR


D=0.25
D=0.30
D=0.35
D=0.45
SNR
10^{-2}
10^{-3}
10^{-4}
−0.05
0.00
0.05
0.10
0.15
0.20
0.25
0.30
bias current I [$\mu A/cm^2$]

Vergleich SNR - Theorie



SNR in Zwei-Zustands-Theorie

- Ableitung der Feuerrate:

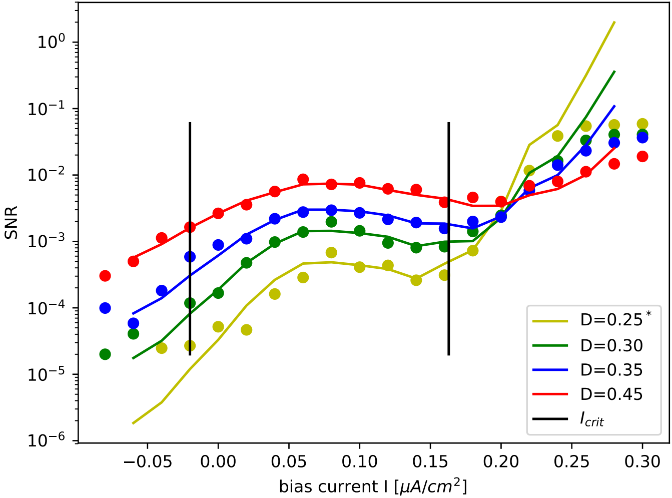
$$\frac{dr}{dI} = \frac{d}{dI}\left(\frac{r_+ w_-}{w_+ + w_-}\right) = \frac{r'_+ w_-}{w_+ + w_-} + \frac{r_+ w'_-}{w_+ + w_-} - \frac{r_+ w_-(w'_+ + w'_-)}{(w_+ + w_-)^2}$$
$$= \frac{r'_+ w_-}{w_+ + w_-} + \frac{r_+(w_+ w'_- - w_- w'_+)}{(w_+ + w_-)^2}$$

- Ableitung der Übergangsraten:

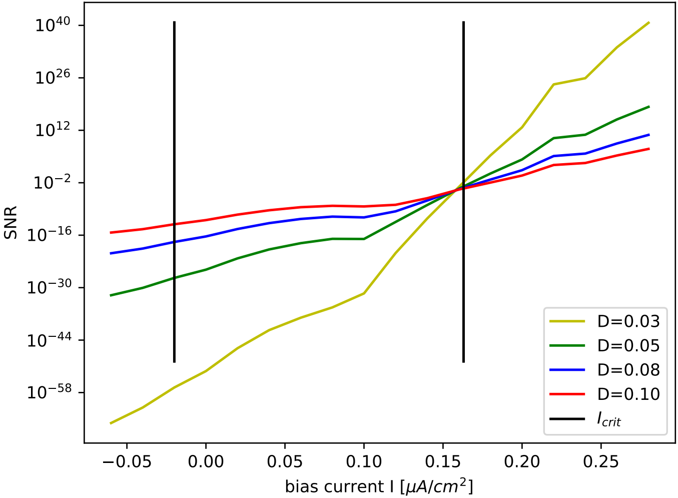
$$w'_\pm = \frac{w'_{0,\pm}}{w_{0,\pm}} w_\pm - \frac{\Delta U'_\pm}{D} w_\pm = \left(\frac{w'_{0,\pm}}{w_{0,\pm}} - \frac{\Delta U'_\pm}{D}\right) w_\pm$$

- r'_+, $w'_{0,\pm}$ und $\Delta U'_\pm$ numerisch

Vergleich SNR - Zwei-Zustands-Theorie



Vorhersage mit Zwei-Zustands-Theorie



Zusammenfassung und Ausblick

- analog zu Brownschen Teilchen wurde im Nervenmodell ein Bereich gefunden, in dem Giant Diffusion auftritt
- kritische Punkte, an denen D_{eff} von Rauschen unabhängig
- Zwei-Zustands-Theorie liefert gute Beschreibung
- starke Verbesserung des SNR beobachtet
- als nächstes: Untersuchung vergleichbarer, realistischerer Nervenmodelle auf Giant Diffusion

Zusammenfassung und Ausblick

- vereinfachtes Hodgkin-Huxley Modell mit 2 Variablen:

$$\begin{aligned} C\dot{V} &= I_{app} - g_{Na} m_\infty^3(V)(1-W)(V-V_N a) \\ &\quad - g_K (W/S)^4 (V-V_K) - g_L(V-V_L) \\ \dot{W} &= \phi\left[W_\infty(V) - W\right]/\tau(V) \end{aligned}$$