Giant Diffusion in zweidimensionalen Neuronenmodellen

Richard Kullmann

18. Mai 2020

Giant Diffusion

- "Giant Enhancement of (thermal) Diffusion"
- Bezeichnung um 2000 in verschiedenen Papers eingeführt
- meist bei bistabilen Systemen zu finden
- im Limes verschwindenden Rauschens divergiert Diffusionskoeffizient

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

- für neuronale Systeme: große Verbesserung des Signal-zu-Rausch Verhältnis SNR erwartet

$$SNR \propto \frac{1}{D_{eff}}$$

Weitere Größen von Interesse

- mittlere Geschwindigkeit (Feuerrate):

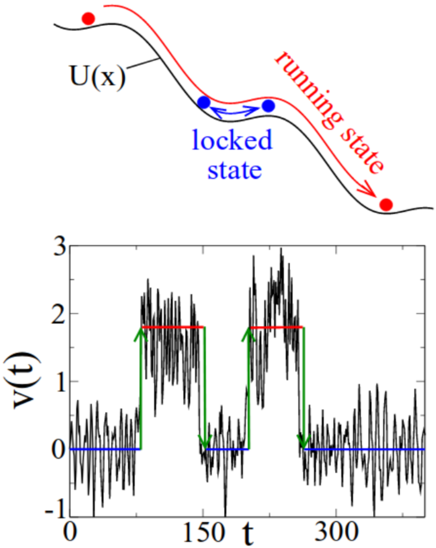
$$r = lim_{t\to\infty}\frac{\langle x(t) - x(0)\rangle}{t}\left(= \frac{\langle N(t)\rangle}{t}\right)$$

- Fano-Faktor:

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

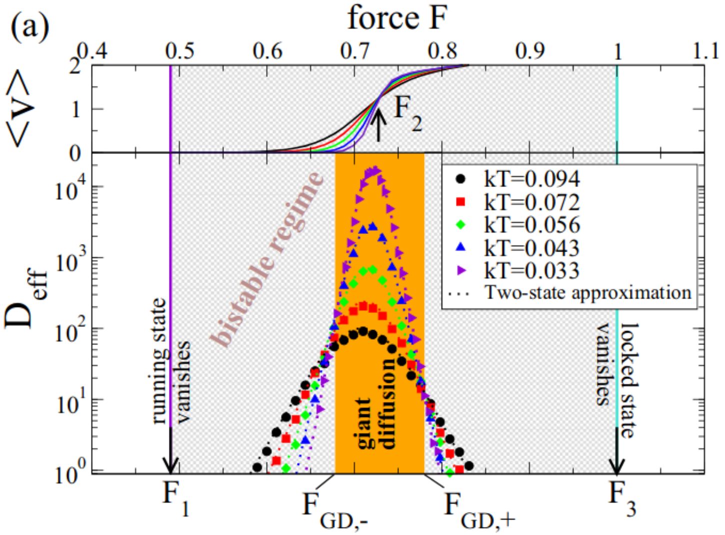
Brownsche Teilchen im gekippten periodischen Potential

Theorie - Potential



- Bewegung von Kugeln in einem gekippten Kosinuspotential (Lindner/ Sokolov, 2016.)
- Bistabilität der Geschwindigkeit

Simulation: Diffusionskoeffizient



Nervenmodelle

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

$I_{Na,p} + I_K$ Modell mit Andronov-Hopf-Bifurkation

Theorie: Modell

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

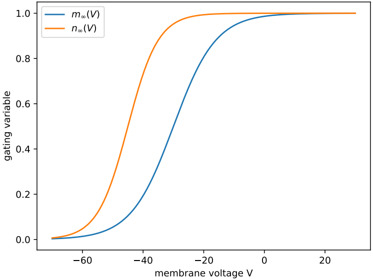
$$C\dot{V} = I - g_L(V - E_L) - g_{Na} m_\infty(V)(V - E_{Na}) - g_K n(V - E_K) + \sqrt{2D}\xi(t)$$
$$\dot{n} = (n_\infty(V) - n)/\tau(V)$$

Steady-State-Aktivierungsfunktion:

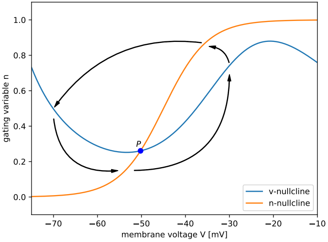
$$f_\infty(V) = \frac{1}{1 + \exp\{(V_{1/2} - V)/k\}}$$

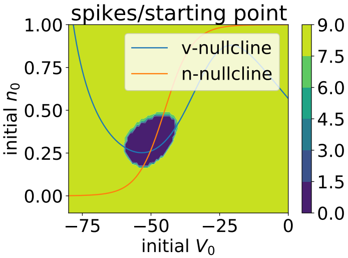
hierbei ist k die Steigung, sowie:

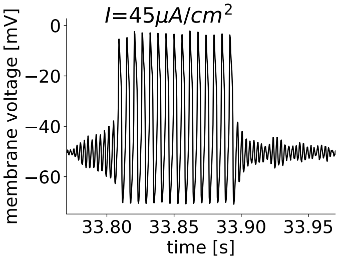
$$f_\infty(V_{1/2}) = 1/2$$

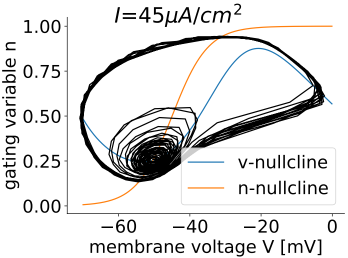


Phasenraum

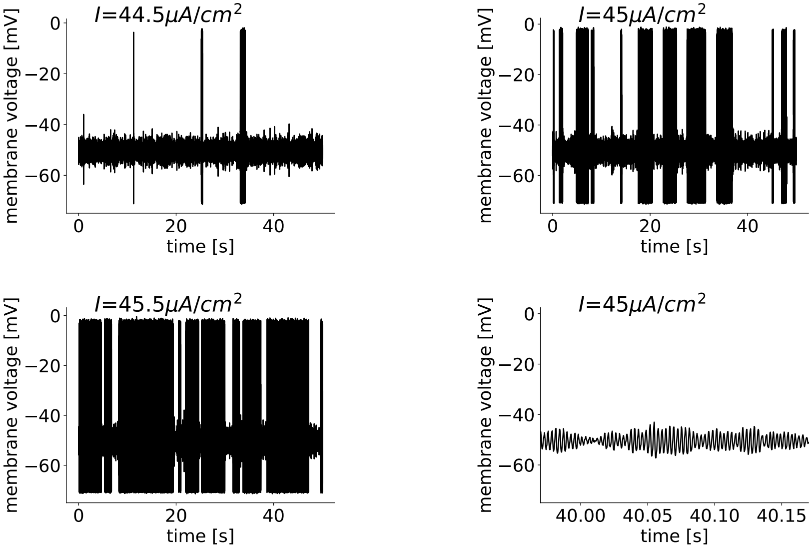

P
gating variable n
membrane voltage V [mV]
v-nullcline
n-nullcline


spikes/starting point
v-nullcline
n-nullcline
initial n_0
initial V_0

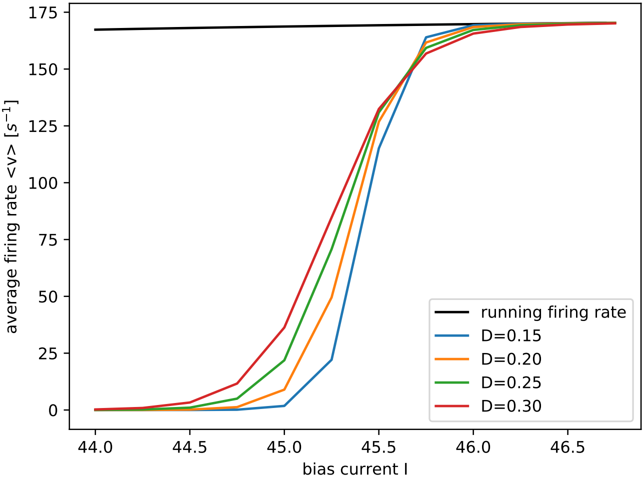

I=45$\mu A/cm^2$
membrane voltage [mV]
time [s]


I=45$\mu A/cm^2$
gating variable n
membrane voltage V [mV]
v-nullcline
n-nullcline

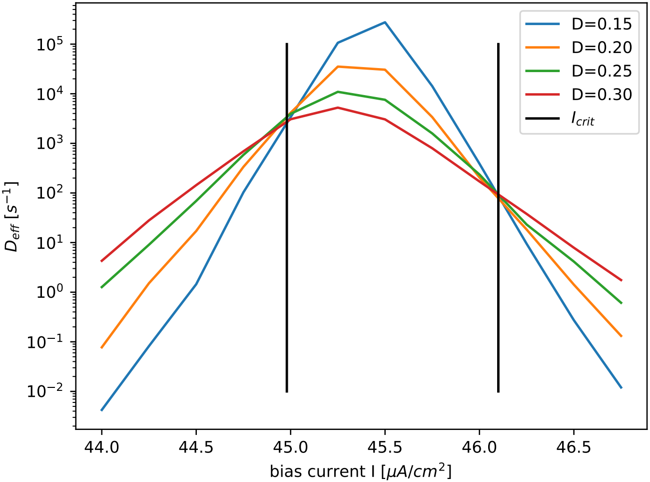
Variation von I



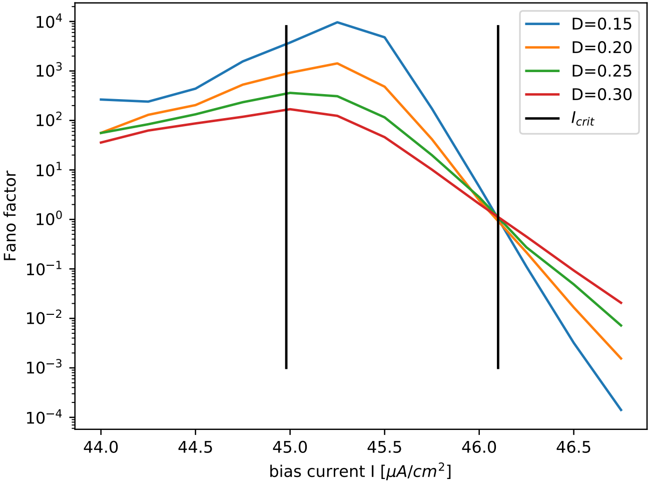
Simulation: Feuerrate



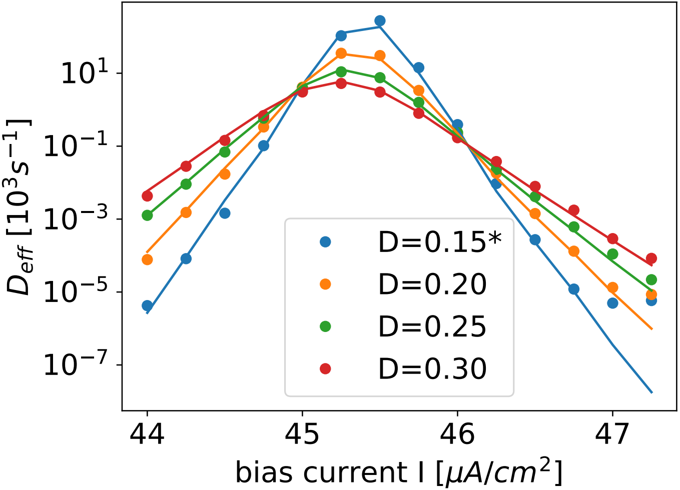
Simulation: Diffusionskoeffizient



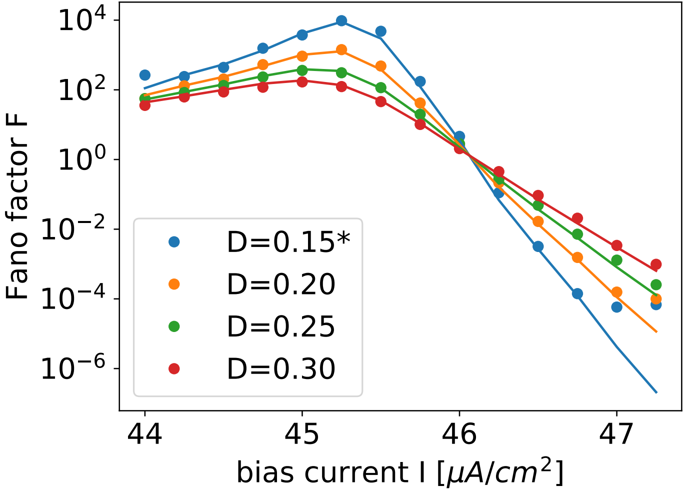
Simulation: Fano-Faktor



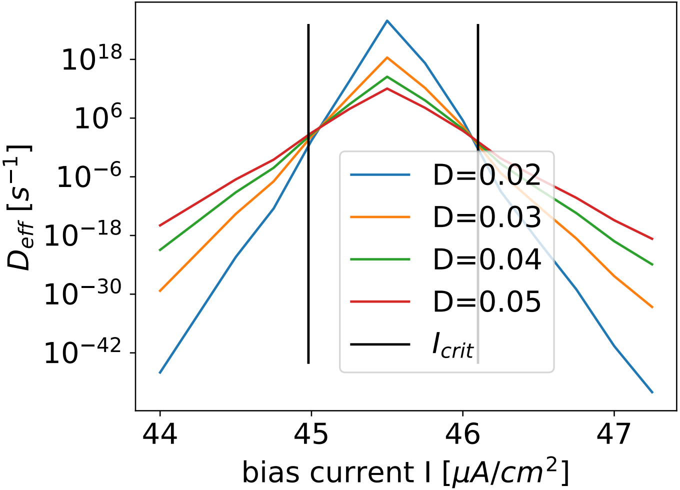
Vergleich mit Zwei-Zustands-Modell: D_{eff}



Vergleich mit Zwei-Zustands-Modell: F



Vorhersage des Zwei-Zustands-Modells



Konsequenzen

für

Signalübertragung

Bestimmung des SNR

- System mit schwachem Cosinus-Signal:

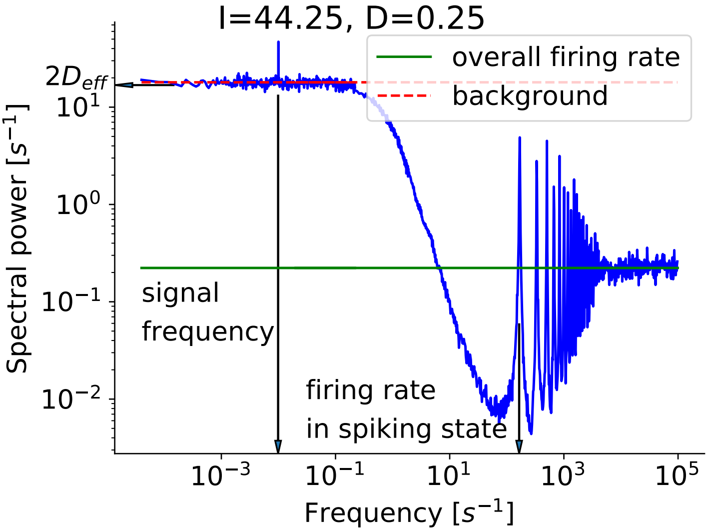
$$C\dot{V} = f(V, n, t) \rightarrow C\dot{V} = f(V, n, t) + \varepsilon \cos(\omega t + \phi)$$

- Spektrum aus Fourier-Trafo des δ-Spike-trains
- Signal-zu-Rausch Verhältnis SNR kann aus Feuerrate und D_{eff} berechnet werden:

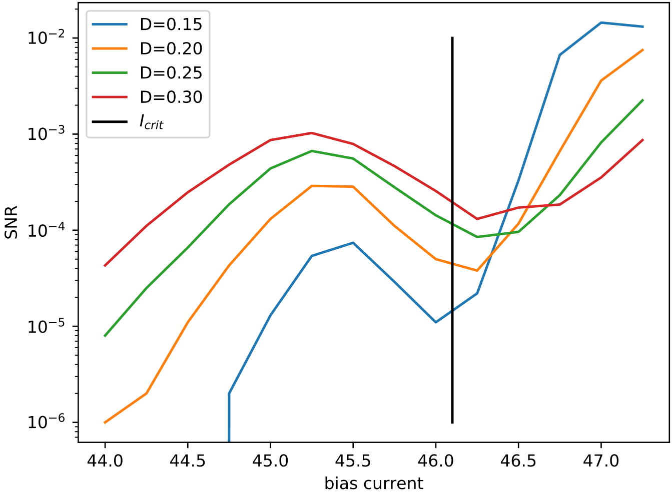
$$SNR = \frac{\varepsilon^2 T}{4} \frac{|\chi(\omega)|^2}{S_0(\omega)} = \frac{\varepsilon^2 T |dr/dI|^2}{8 \cdot D_{eff}}$$

$I_{Na,p} + I_K$ Modell mit Andronov-Hopf-Bifurkation

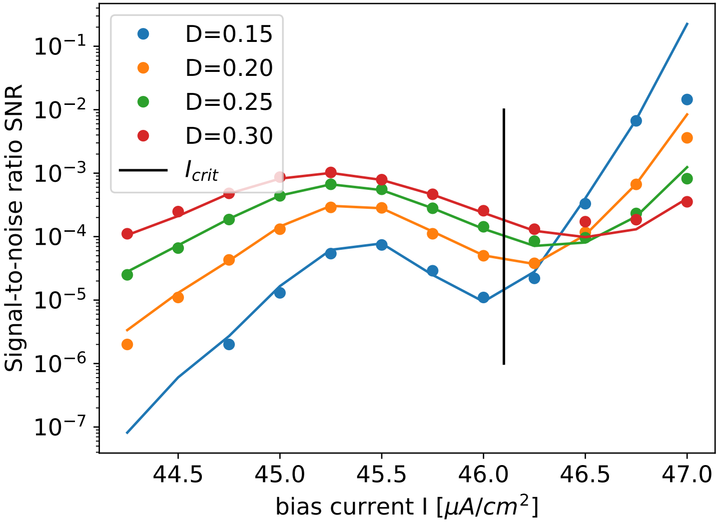
Spektrum mit Andronov-Hopf-Bifurkation



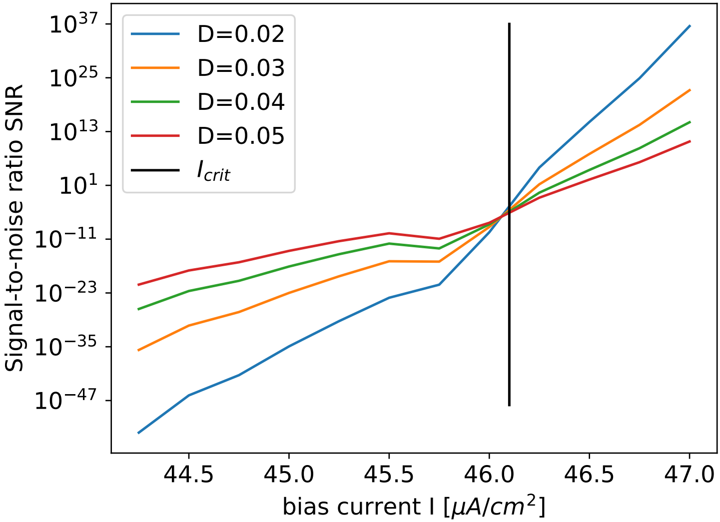
SNR


D=0.15
D=0.20
D=0.25
D=0.30
I_{crit}
10^{-2}
10^{-3}
10^{-4}
10^{-5}
10^{-6}
SNR
44.0
44.5
45.0
45.5
46.0
46.5
47.0
bias current

Vergleich SNR - Zwei-Zustands-Theorie



Vorhersage mit Zwei-Zustands-Theorie



Zusammenfassung und Ausblick

- analog zu Brownschen Teilchen wurde in verschiedenen bistabilen Nervenmodellen ein Bereich gefunden, in dem Giant Diffusion auftritt $\rightarrow$ Bistabilität scheinbar einzige Voraussetzung für Giant Diffusion in Neuronen
- kritische Punkte, an denen D_{eff} von Rauschen unabhängig
- Zwei-Zustands-Theorie liefert gute Beschreibung
- starke Verbesserung des SNR beobachtet
- als nächstes: experimentelle Untersuchung bistabiler Neuronen

Zusammenfassung und Ausblick

Fragen?

Zwei-Zustands-System

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

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

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

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

Zwei-Zustands-System

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

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

Zwei-Zustands-System

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

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

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

- 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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

SNR in Zwei-Zustands-Theorie

- Ableitung der Feuerrate:

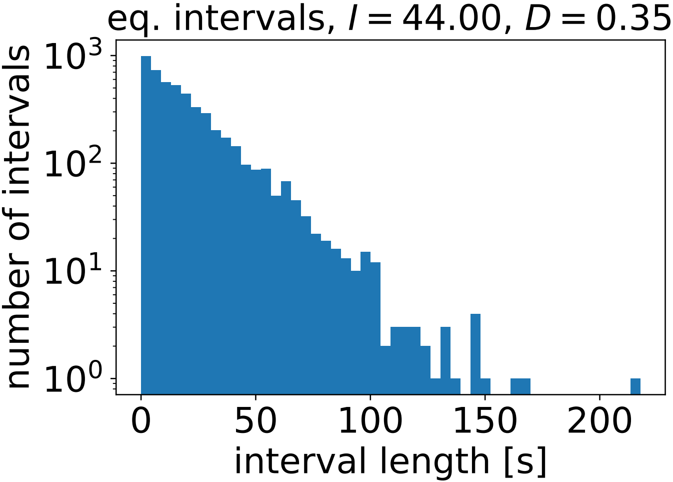
$$\frac{dr}{dI} = \frac{d}{dI}\left(\frac{r_+ w_-}{w_+ + w_-}\right) = \frac{r'_+ w_-}{w_+ + w_-} + \frac{r_+ w'_-}{w_+ + w_-} - \frac{r_+ w_-(w'_+ + w'_-)}{(w_+ + w_-)^2}$$
$$= \frac{r'_+ w_-}{w_+ + w_-} + \frac{r_+(w_+ w'_- - w_- w'_+)}{(w_+ + w_-)^2}$$

- Ableitung der Übergangsraten:

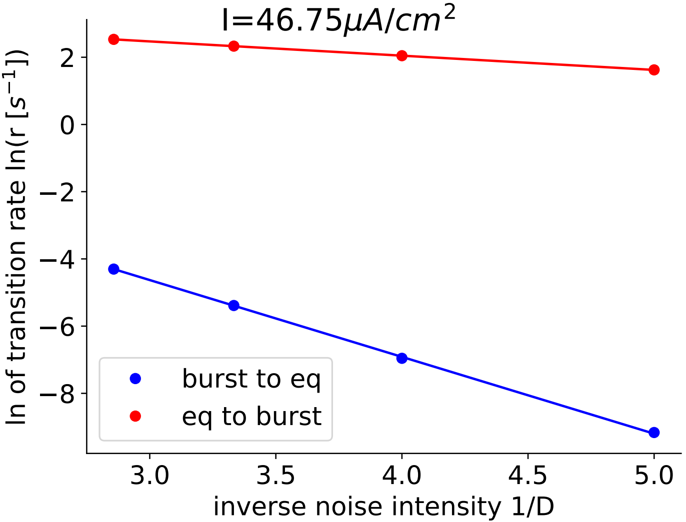
$$w'_\pm = \frac{w'_{0,\pm}}{w_{0,\pm}} w_\pm - \frac{\Delta U'_\pm}{D} w_\pm = \left(\frac{w'_{0,\pm}}{w_{0,\pm}} - \frac{\Delta U'_\pm}{D}\right) w_\pm$$

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

Intervallstatistik



Arrhenius-Fit



Barrieren für verschiedene Ströme