نظریه خنثی و پویایی‌های عصبی بدون مقیاس

علیرضا آستانه
کیاوش تیموری
یکتا علی نژاد

۶ بهمن ۱۴۰۳

فهرست مطالب

چکیده

این مقاله به بررسی پویایی‌های خنثی و رفتار بدون مقیاس در سیستم‌های عصبی می‌پردازد. معادلات حاکم بر مدل نورون‌های نشت‌کننده یکپارچه و شلیک‌کننده (IF) و همچنین پویایی خنثی ارائه شده و به صورت تحلیلی حل می‌شوند. نتایج نشان می‌دهند که بهمن‌های بدون مقیاس می‌توانند بدون نیاز به بحرانی بودن سیستم ایجاد شوند. تحلیل دقیق دینامیک‌های پایدار و تصادفی نشان می‌دهد که پویایی‌های خنثی می‌توانند توضیحی جایگزین برای رفتارهای مشاهده شده در سیستم‌های عصبی باشند.

۱ مقدمه

پویایی‌های بدون مقیاس در فعالیت‌های عصبی، مانند بهمن‌های نورونی، موضوع بسیاری از تحقیقات در زمینه علوم اعصاب بوده است. این پدیده‌ها معمولاً با رفتارهای بحرانی مرتبط دانسته شده‌اند که در آن سیستم در نزدیکی یک انتقال فاز قرار دارد. با این حال، در این مقاله به بررسی نظریه‌ای جایگزین، یعنی پویایی‌های خنثی پرداخته می‌شود. بر اساس این نظریه، رفتارهای مشاهده شده می‌توانند نتیجه تأثیرات تصادفی باشند، بدون آنکه سیستم در حالت بحرانی باشد. هدف این مقاله ارائه مدلی ریاضی و تحلیلی برای توضیح این پدیده‌ها است.

۲ بررسی مدل

در این بخش، مدل نورون‌های نشت‌کننده یکپارچه و شلیک‌کننده (IF) و همچنین معادلات پویایی خنثی معرفی شده و تحلیل می‌شوند.

۱.۲ مدل IF

نورون‌های نشت‌کننده یکپارچه و شلیک‌کننده توسط معادله دیفرانسیل زیر توصیف می‌شوند:

$$\frac{dV_i}{dt} = -\frac{V_i - V_r}{RC} + \sum_k \frac{I_k(t)}{C}, \tag{۱}$$

که در آن:

- V_i: پتانسیل غشاء نورون i.
- V_r: پتانسیل استراحت.
- R: مقاومت غشاء.
- C: ظرفیت غشاء.
- $I_k(t)$: جریان ورودی سیناپسی.

۱.۱.۲ حل معادله **IF**

برای یک ورودی ثابت $I_k(t) = I_0$، معادله به صورت زیر ساده می‌شود:

$$\frac{dV_i}{dt} + \frac{V_i}{RC} = \frac{V_r}{RC} + \frac{I_0}{C}. \qquad (۲)$$

این یک معادله دیفرانسیل خطی مرتبه اول است. جواب عمومی آن عبارت است از:

$$V_i(t) = Ae^{-t/\tau} + B, \qquad (۳)$$

که در آن $\tau = RC$ ثابت زمانی است. ضرایب A و B از شرایط اولیه تعیین می‌شوند:

$$B = V_r + RI_0, \quad A = V_0 - B. \qquad (۴)$$

بنابراین جواب نهایی:

$$V_i(t) = (V_0 - V_r - RI_0)e^{-t/\tau} + V_r + RI_0. \qquad (۵)$$

۲.۱.۲ زمان شلیک نورون

نورون زمانی شلیک می‌کند که $V_i(t)$ به آستانه θ برسد. این شرط را در معادله بالا قرار می‌دهیم:

$$\theta = (V_0 - V_r - RI_0)e^{-t_{\square\square\square\square}/\tau} + V_r + RI_0. \qquad (۶)$$

با حل این معادله برای t_{fire}:

$$t_{fire} = -\tau \ln\left(\frac{\theta - V_r - RI_0}{V_0 - V_r - RI_0}\right). \qquad (۷)$$

۲.۲ پویایی خنثی

معادلات پویایی خنثی تراکم نورون‌های فعال ρ را به صورت زیر توصیف می‌کنند:

$$\frac{d\rho}{dt} = \lambda\rho(1-\rho) - \mu\rho + \epsilon(1-\rho). \qquad (۸)$$

در حالت پایدار ($\frac{d\rho}{dt} = 0$):

$$\lambda\rho^*(1-\rho^*) - \mu\rho^* + \epsilon(1-\rho^*) = 0. \qquad (۹)$$

این معادله با ساده‌سازی به صورت زیر حل می‌شود:

$$\rho^* = \frac{\lambda - \mu - \epsilon + \sqrt{(\lambda - \mu - \epsilon)^2 + 4\epsilon\lambda}}{2\lambda}. \qquad (۱۰)$$

۳ روش شناسی

برای شبیه‌سازی دینامیک نورونی، مراحل زیر انجام شدند:

۱. **ایجاد گراف اردوش-رینی**: یک گراف جهت‌دار اردوش-رینی با میانگین درجه مشخص ساخته شد و ماتریس اتصالات آن ذخیره شد. ۲. **تولید جریان خارجی**: جریان خارجی I_{ext} با استفاده از توزیع پواسونی تولید شد. ۳. **مقداردهی اولیه**: - پتانسیل غشاء تمام نورون‌ها V_i روی مقدار استراحت V_r تنظیم شد که کمتر از آستانه θ است. - تمام گیت‌ها در ابتدا باز ($U = 1$) مقداردهی شدند. ۴. **حلقه اصلی شبیه‌سازی**: - وضعیت نورون‌ها بررسی شد تا مشخص شود آیا در حالت خواب هستند یا فعال. - تغییرات پتانسیل V و گیت‌ها U با استفاده از معادلات زیر محاسبه شدند:

$$\frac{dV}{dt} = -\frac{V - V_r}{\tau_m} + I_{input}, \tag{۱۱}$$

$$\frac{dU}{dt} = \frac{1 - U}{\tau_u}. \tag{۱۲}$$

- نورون‌هایی که پتانسیل آن‌ها از آستانه عبور کرده بود، اسپایک زدند و پتانسیل آن‌ها به مقدار استراحت بازگشت. - گیت‌های نورون‌های اسپایک‌زننده ریست شدند و این نورون‌ها برای مدت $T_{refractory}$ به حالت خواب رفتند. ۵. **محاسبه بهمن‌ها**: - تاریخچه اسپایک‌ها ذخیره شد و بهمن‌ها با شناسایی نقاط شروع و پایان فعالیت شناسایی شدند. - اندازه بهمن‌ها (S) و مدت زمان آن‌ها (T) محاسبه و تحلیل شد:

$$S = CumulativeSum(t_{end}) - CumulativeSum(t_{start}). \tag{۱۳}$$

۶. **تحلیل نتایج**: توزیع اندازه و مدت زمان بهمن‌ها رسم و رفتار بدون مقیاس آن‌ها تحلیل شد.

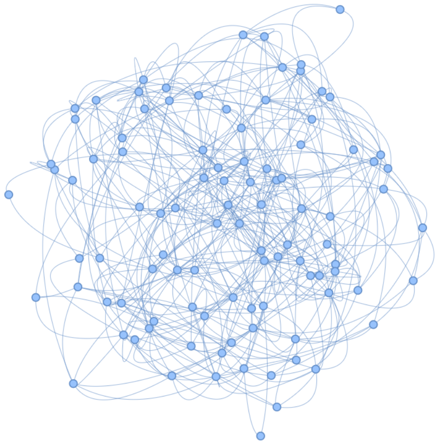
۴ بازتوصیف مدل

در این مقاله، مدل بر اساس یک گراف اردوش-رینی جهت‌دار (Directed Erdos-Renyi Graph) تعریف شده است۱. این گراف شامل نورون‌های تحریکی است که فاقد نورون‌های مهاری هستند. اتصالات گراف به صورت تصادفی و با احتمال یکسان برقرار می‌شوند و میانگین درجه $\langle k \rangle$ مشخص است.

هر نورون دارای یک پتانسیل غشاء V_i است که اگر از یک آستانه θ عبور کند، نورون اسپایک زده و جریان سیناپسی به نورون‌های متصل انتقال می‌یابد. جریان ورودی به نورون‌ها شامل دو مؤلفه است:

- جریان خارجی I_{ext} که از توزیع پواسونی با میانگین f پیروی می‌کند:

$$P(I_{ext} = k) = \frac{e^{-f} f^k}{k!}, \tag{۱۴}$$



□

شکل ۱: گراف شبکه نورنونی

□ جریان داخلی I_{syn} که با عبور اسپایک از گیت‌های باز به نورون‌های دیگر منتقل می‌شود. جریان داخلی از توزیع نمایی پیروی می‌کند:

$$P(I_{syn}) = \lambda e^{-\lambda I}, \tag{۱۵}$$

که در آن λ نرخ افت نمایی است.

نورون پس از اسپایک زدن به حالت استراحت باز می‌گردد و برای مدت τ_{rp} غیرفعال می‌شود. در این مدت، پتانسیل غشاء ثابت باقی می‌ماند اما گیت‌ها همچنان دینامیک خود را ادامه می‌دهند.

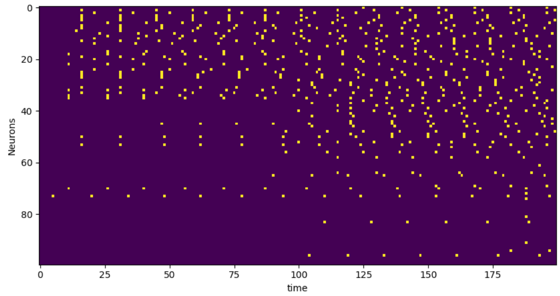
$$\dot{V_i} = -\frac{V_i - V_r}{RC} + \sum_k \frac{I_{e_i}^k(t)}{C} + \frac{1}{C} \sum_{i' \in n_i(i)} \sum_{j,k} \Theta\Big[p_r U_{i'j}(t_{s_i'}^k) - \zeta_{i'j}^k I_{in_{i'}}^k(t)\Big], \tag{۱۶}$$

$$\dot{U}_{ij} = \frac{1 - U_{ij}}{\tau_R} - \sum_k U_{ij} \Theta\Big(p_r - \zeta_{ij}^k\Big) \delta\big(t - t_{s_i'}^k\big). \tag{۱۷}$$

۱.۴ دینامیک گیت‌ها

هر نورون دارای n_r گیت خروجی است که باز و بسته شدن آن‌ها توسط احتمال P_r کنترل می‌شود. زمانی که یک گیت باز شود و اسپایک عبور کند، گیت به حالت بسته بازمی‌گردد و باز شدن دوباره آن طبق معادله زیر تنظیم می‌شود:

$$U(t) = U_0 \exp\left(-\frac{t}{\tau_R}\right), \tag{۱۸}$$



شکل ۲: نمودار فعالیت نورون ها در طول زمان

که در آن:

- U_0: مقدار اولیه گیت.
- τ_R: ثابت زمانی باز شدن گیت‌ها.

۲.۴ توقف فعالیت بهمن‌ها

زمانی که نورون‌ها اسپایک می‌زنند، فعالیت زنجیره‌ای آغاز می‌شود. این فعالیت به دلیل عوامل زیر متوقف می‌شود:۲

- بسته بودن گیت‌ها که از انتقال اسپایک جلوگیری می کند.
- اتلاف جریان به دلیل نورون‌های غیرفعال یا در حالت خواب.
- تحریک خارجی محدود که باعث می‌شود سیستم در حالت پایدار باقی بماند.

این عوامل باعث تولید بهمن‌های فعالیت نورونی با رفتار بدون مقیاس می‌شوند که تابع توزیع آن‌ها در مقیاس لگاریتمی-لگاریتمی خطی است.

۵ حل تحلیلی

در این بخش، معادلات کلیدی مقاله را به صورت تحلیلی حل کرده و توضیحات کاملی برای هر مرحله ارائه می‌دهیم. حل تحلیلی به ما امکان می‌دهد تا درک عمیق‌تری از پویایی سیستم به دست آوریم.

۱.۵ معادله دینامیک غشاء

معادله دینامیک غشاء نورون به صورت زیر است:

$$\frac{dV_i}{dt} = -\frac{V_i - V_r}{RC} + \sum_k \frac{I_k(t)}{C}. \tag{۱۹}$$

برای ساده‌سازی، فرض می‌کنیم که تنها یک جریان ورودی ثابت $I_k(t) = I_0$ وجود دارد. معادله بازنویسی می‌شود:

$$\frac{dV_i}{dt} + \frac{V_i}{RC} = \frac{V_r}{RC} + \frac{I_0}{C}. \tag{۲۰}$$

این یک معادله دیفرانسیل خطی مرتبه اول است که جواب عمومی آن به صورت زیر است:

$$V_i(t) = Ae^{-t/\tau} + B, \tag{۲۱}$$

که در آن $\tau = RC$ ثابت زمانی است و ضرایب A و B از شرایط اولیه تعیین می‌شوند. شرط اولیه این است که در زمان $t = 0$، $V_i(0) = V_0$، بنابراین داریم:

$$A = V_0 - B. \tag{۲۲}$$

جایگذاری در جواب عمومی و استفاده از معادله اصلی:

$$B = V_r + RI_0. \tag{۲۳}$$

در نتیجه جواب کامل معادله به صورت زیر است:

$$V_i(t) = (V_0 - V_r - RI_0)e^{-t/\tau} + V_r + RI_0. \tag{۲۴}$$

۲.۵ محاسبه زمان شلیک

نورون زمانی شلیک می‌کند که $V_i(t)$ به آستانه θ برسد. این شرط را در جواب عمومی جایگذاری می‌کنیم:

$$\theta = (V_0 - V_r - RI_0)e^{-t_{fire}/\tau} + V_r + RI_0. \tag{۲۵}$$

با حل این معادله برای t_{fire}، زمان شلیک به دست می‌آید:

$$t_{fire} = -\tau \ln\left(\frac{\theta - V_r - RI_0}{V_0 - V_r - RI_0}\right). \tag{۲۶}$$

۳.۵ معادله پویایی خنثی

معادله پویایی خنثی تراکم نورون‌های فعال ρ را توصیف می‌کند:

$$\frac{d\rho}{dt} = \lambda\rho(1-\rho) - \mu\rho + \epsilon(1-\rho). \quad (۲۷)$$

در حالت پایدار $\frac{d\rho}{dt} = 0$، بنابراین داریم:

$$\lambda\rho^*(1-\rho^*) - \mu\rho^* + \epsilon(1-\rho^*) = 0. \quad (۲۸)$$

با ساده‌سازی معادله بالا:

$$\rho^* = \frac{\lambda - \mu - \epsilon + \sqrt{(\lambda - \mu - \epsilon)^2 + 4\epsilon\lambda}}{2\lambda}. \quad (۲۹)$$

این مقدار نشان‌دهنده تراکم نورون‌های فعال در حالت پایدار است.

۴.۵ تحلیل پویایی تصادفی

برای بررسی پویایی‌های تصادفی، از معادله لانژوین استفاده می‌کنیم:

$$\frac{d\rho_k}{dt} = \sqrt{\frac{2\lambda\rho_k(1-\rho_k)}{N}}\eta(t), \quad (۳۰)$$

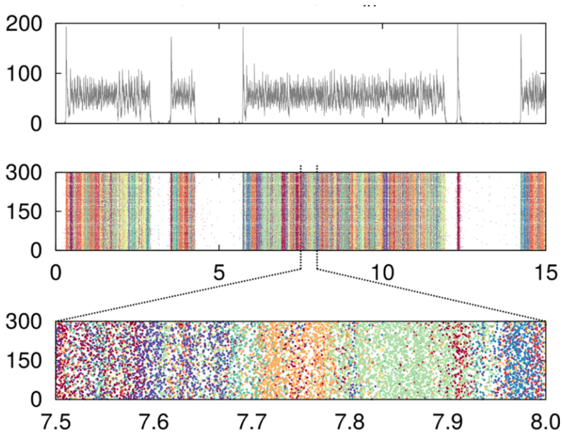
که $\eta(t)$ نویز گوسی با میانگین صفر و واریانس واحد است. با حل عددی این معادله می‌توان توزیع اندازه بهمن‌ها را محاسبه کرد. همچنین از تحلیل فاز برای تعیین پایداری نقاط ثابت استفاده می‌شود.

۶ توضیحات نتایج ما

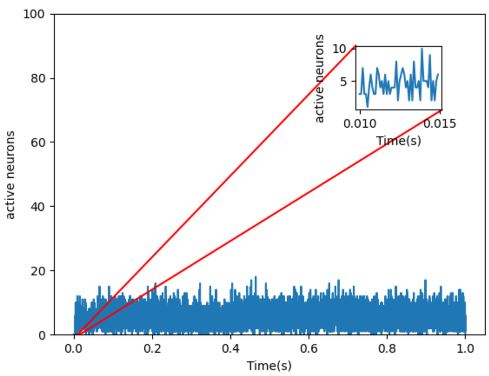
در این بخش، تحلیل نتایج بازسازی کدهای مقاله و پلات‌های به‌دست‌آمده ارائه می‌شود. هدف از این بخش بررسی فعالیت نورونی و تأیید رفتار مدل بر اساس نتایج مقاله اصلی است.۳

اولین پلات نشان‌دهنده تعداد نورون‌های فعال در هر لحظه از زمان است. این پلات نشان می‌دهد که در هر لحظه چند نورون فعال هستند. در طول زمان، فعالیت نورونی نویز دارد و بالا و پایین می‌رود، اما هیچ‌گاه مقدار آن به صفر نمی‌رسد. این نشان‌دهنده این است که سیستم در حال فعالیت است و نورون‌ها به‌طور مداوم اسپایک می‌زنند. کاهش فعالیت‌ها به دلیل ورود نورون‌ها به حالت خواب است و باعث پایان بهمن می‌شود، در حالی که افزایش فعالیت‌ها به دلیل تحریک خارجی و جریان‌های ورودی است که باعث فعال شدن نورون‌های بیشتری می‌شود.۴

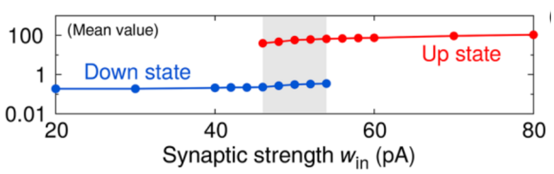
برای بررسی پارامتر w (قدرت اتصالات)، مشاهده کردیم که اگر مقدار w از حد معینی کمتر باشد، نورون‌ها غیرفعال می‌شوند و اگر از حد معینی بیشتر باشد، نورون‌ها فعال می‌شوند. در مقاله، محدوده میانی برای w بررسی شده است،۵ اما مدل و نتایج ما متفاوت بود.۶



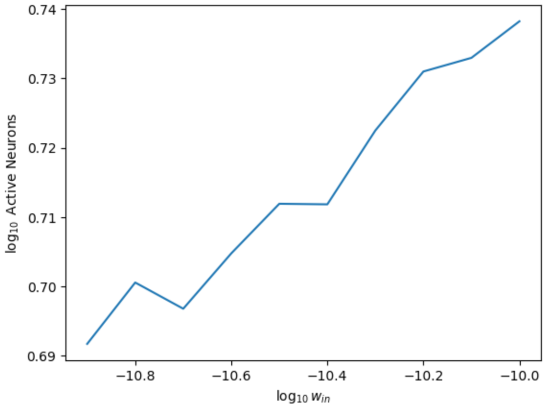
شکل ۳: نمودار فعالیت نورون ها برحسب زمان در مقاله اصلی



شکل ۴: نمودار فعالیت نورون ها برحسب زمان



شکل ۵: نمودار میانگین زمانی تعداد نورون های فعال بر حسب قدرت سیانپسی درونی در مقاله اصلی



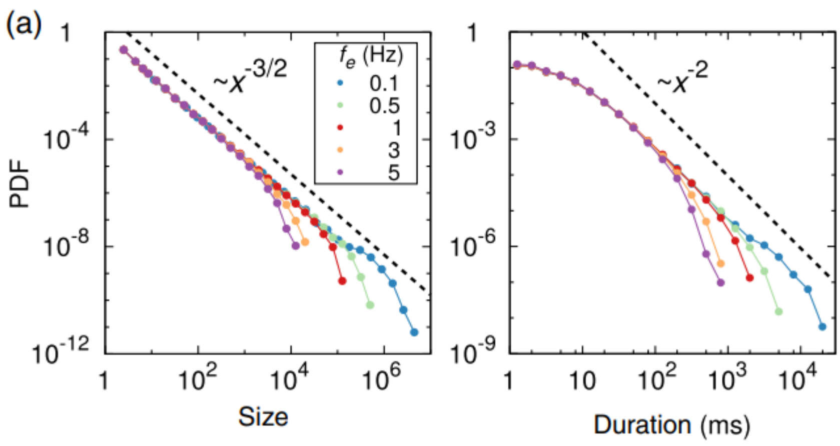
شکل ۶: نمودار میانگین زمانی تعداد نورون های فعال بر حسب قدرت سیانپسی درونی

ما w را بر اساس میانگین زمانی تعداد نورون‌های روشن محاسبه کردیم و پلات آن را نیز رسم کردیم. محور x به صورت لگاریتمی در نظر گرفته شد و مشاهده کردیم که رفتار سیستم در این محدوده یکنواخت است. تحلیل ما نشان می‌دهد که اگر مقدار w به صفر میل کند، به دلیل وجود جریان خارجی، تعدادی از نورون‌ها همچنان اسپایک می‌زنند و روشن می‌شوند. بنابراین، خط پلات به یک مقدار حداقلی غیرصفر میل می‌کند و فعالیت نورون‌ها به صفر نمی‌رسد. از سوی دیگر، اگر مقدار w از یک حد بالاتر رود، تمام نورون‌ها فعال نمی‌شوند. این به دلیل وجود محدودیت‌هایی مانند حالت خواب نورون‌ها و جریان‌های اتلافی است که باعث می‌شود برخی نورون‌ها پس از اسپایک زدن غیرفعال شوند. بنابراین، یک حد بالایی نیز برای w وجود دارد.

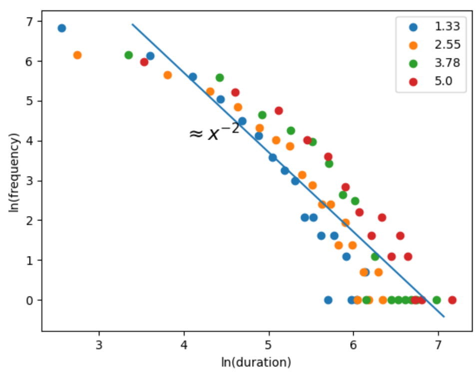
پیش‌بینی ما این است که هیچ‌کدام از این دو حد، صفر یا برابر با n (تعداد کل نورون‌ها) نیستند. بنابراین، محدوده میانی باید به صورت صعودی و یکنواخت باشد. به نظر می‌رسد که مقاله نیز به همین نکته اشاره داشته و چیزی که ما نشان دادیم، دقیقاً محدوده میانی است.

در مقاله، تأثیر پارامتر f (شدت جریان خارجی) بررسی شده است.۷ ما چهار پلات مشابه مفاله تهیه کردیم. با بررسی اثر f مشاهده شد که اگر مقدار f کاهش یابد، تأثیر خاصی روی توان رفتار اسکیل فری ندارد.۹،۸ این نشان می‌دهد که حتی برای جریان خارجی کم، مدل همچنان رفتار اسکیل فری را حفظ می‌کند. از سوی دیگر، رفتار سیستم با تغییر اندازه (n) نیز بررسی شد. بخش خطی اصلی پلات‌ها تقریباً با هم منطبق بودند و اندازه سیستم تأثیر خاصی روی توان رفتار ندارد. تنها در انتهای پلات، یک دم مشاهده می‌شود که تأثیر اندازه سیستم را نشان می‌دهد. اگر اندازه سیستم به بی‌نهایت میل کند، خط اندازه نیز تا بی‌نهایت ادامه می‌یابد.

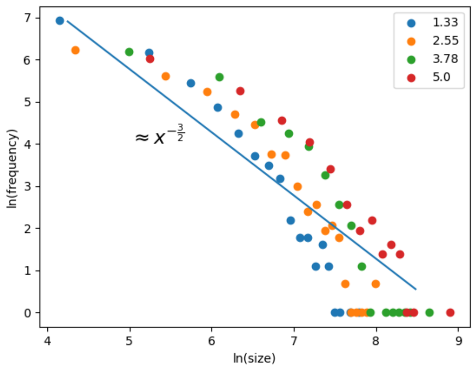
به دلیل محدودیت‌هایی مانند زمان‌بر بودن شبیه‌سازی، نیاز به حافظه رم بالا، و طولانی بودن زمان اجرا، ما نتوانستیم n را تا مقدار ۳۰۰۰ افزایش دهیم و شبیه‌سازی‌ها را برای مقادیر تا ۱۰۰۰ انجام دادیم.۱۱،۱۰



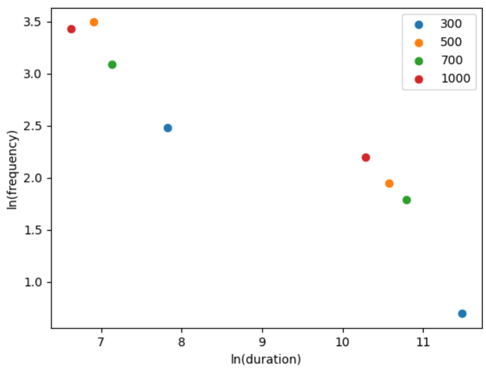
شکل ۷: نمودار تابع توزیع بهمن ها برحسب اندازه انها و نمودار تابع توزیع بهمن ها بر حسب مدت زمان آتها در مقاله اصلی



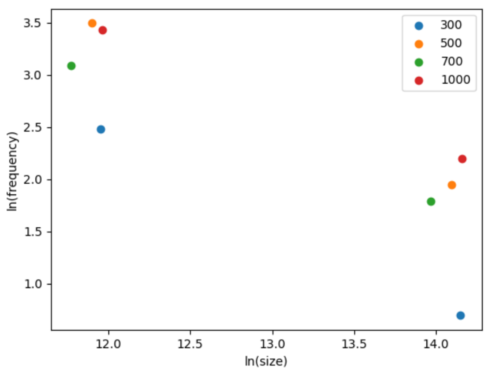
شکل ۸: نمودار تابع توزیع بهمن ها برحسب مدت انها به ازای شدت های مختلف برای جریان خارجی



شکل ۹: نمودار تابع توزیع بهمن ها برحسب اندازه انها به ازای شدت های مختلف برای جریان خارجی



شکل ۱۰: نمودار تابع توزیع بهمن ها برحسب مدت انها به ازای اندازه های مختلف برای شبکه نورونی



شکل ۱۱: نمودار تابع توضیع بهمن ها برحسب اندازه انها به ازای اندازه های مختلف برای شبکه نورونی

۱.۶ محدودیت‌ها

- زمان اجرای طولانی. - نیاز به حافظه رم بیشتر. - درک متفاوت از مدل در مقایسه با مقاله اصلی.

۲.۶ کارهای آینده

- بررسی دقیق‌تر حدود بالایی و پایینی w. - تغییر مقادیر w و بررسی تأثیر آن روی رفتار اسکیل فری.
- استفاده از منابع محاسباتی قوی‌تر برای بررسی مقادیر بزرگ‌تر n.

۷ نتایج

یافته‌ها نشان می‌دهند که بهمن‌های بدون مقیاس می‌توانند از پویایی‌های خنثی ناشی شوند. این پویایی‌ها نیازی به فرض بحرانی بودن سیستم ندارند و می‌توانند توضیحی جایگزین برای رفتارهای مشاهده شده در سیستم‌های عصبی ارائه دهند.

۸ بحث و نتیجه‌گیری

پویایی‌های خنثی یک چارچوب قوی برای توضیح فعالیت‌های عصبی بدون مقیاس ارائه می‌دهند. برخلاف نظریه‌های بحرانی، این چارچوب بر تأثیرات تصادفی تأکید دارد و می‌تواند رفتارهای پیچیده را بدون نیاز به فرض‌های بحرانی بودن مدل‌سازی کند.

آ پارامترهای شبیه‌سازی

- تعداد نورون‌ها: $N = 3000$
- مقاومت غشاء: $R = 2/3G\Omega$
- ظرفیت غشاء: $C = 30pF$
- ثابت زمانی سیناپسی: $\tau_s = 5ms$
- قدرت سیناپسی درونی: $w_{in} = 50pA$
- قدرت سیناپسی بیرونی: $w_e = 95pA$
- میانگین تعداد اتصالات نورون ها: $K = 7.5$
- تعدا گیت های هر نورون: $n_r = 6$
- پتانسیل آستانه: $V_r = -50mV$
- پتانسیل استراحت: $V_r = -70mV$

- ثابت زمانی باز شدن گیت ها : $\tau_R = 0.1s$
- ثابت زمانی خواب نورون ها: $\tau_{rp} = 1ms$
- احتمال عبور جریان از گیت : $p_r = 0.25$

مراجع

[۱] Martinello, Matteo, Jorge Hidalgo, Amos Maritan, Serena di Santo, and Dietmar Plenz. ”Neutral theory and scale-free neural dynamics.” *Physical Review X* 7, no. 4 (2017): 041071. https://doi.org/10.1103/PhysRevX.7.041071.

[۲] D. Millman, S. Mihalas, A. Kirkwood, and E. Niebur, SelfOrganized Criticality Occurs in Non-Conservative Neuronal Networks during ‘Up’ States, Nat. Phys. 6, 801 (2010): https://doi.org/10.1038/81453.

[۳] git-hub repository: link