



# Введение в нейробиологию и математические модели нейронов

*Николай Ильич Базенков, к.т.н.*

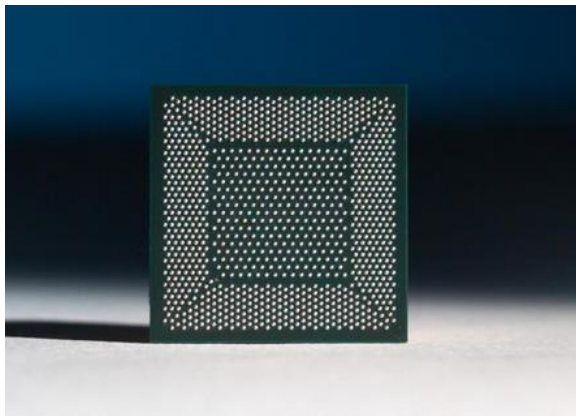
*Институт проблем управления им. В.А. Трапезникова РАН*

*Летняя школа РАИИ, 5-18 июля 2021 г.*

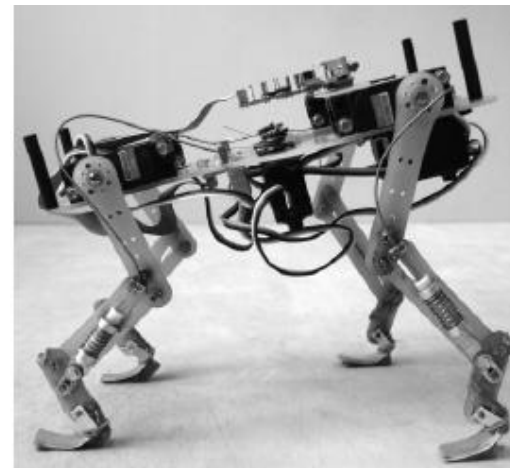
# О чем этот курс

**Нейроморфные вычисления** – имитация принципов работы мозга для решения вычислительных задач.

1. Аппаратные модели – самообучающиеся (on-chip learning) микросхемы, имитирующие сеть спайкующих нейронов (SNN).
2. Программные модели – имитируют работу нервной системы на обычном компьютере.



Intel “Loihi” chip



“Cheetah” quadruped robot

<https://www.intel.com/content/www/us/en/research/neuromorphic-computing.html>

Rutishauser, S. et.al. (2008). Passive compliant quadruped robot using central pattern generators for locomotion control. In *2008 2nd IEEE RAS & EMBS Int. Conf. Biomedical Robotics and Biomechatronics*

# Для кого этот курс

1. Все, кому интересно, как работает мозг 😊
2. Исследователи-нейробиологи
3. Исследователи в ИИ
4. Практики в некоторых областях ИИ и роботехники

# План курса

1. Основы нейробиологии. Простые модели нейронов и синапсов
2. Биологически точные модели
3. Управление моторными ритмами. Нейроуправление в робототехнике
4. Управление движениями человека
5. Обучение и память
6. Принятие решений и обучение с подкреплением
7. Мозговые интерфейсы. Протезирование мозга. Приложения моделей

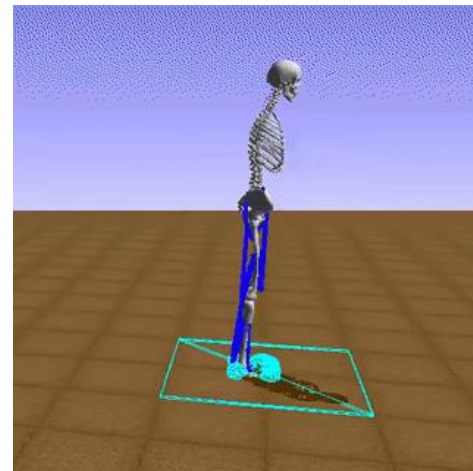
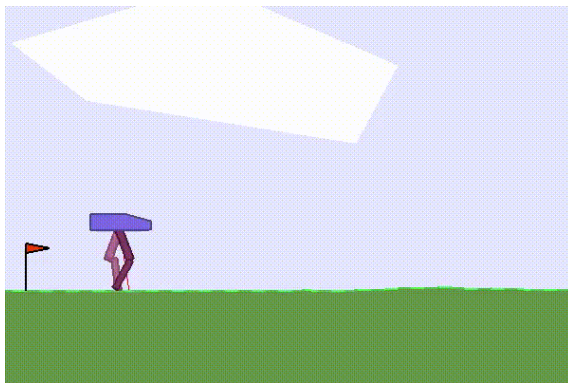
## Нейроморфное управление

На основе принципов работы нервной системы создать сеть, управляющую движениями робота.

- управление походкой на ровной поверхности
- восприятие – учет препятствий и изменений рельефа
- адаптация – перестройка сети при отказе сенсоров или актуаторов

*Объекты управления:*

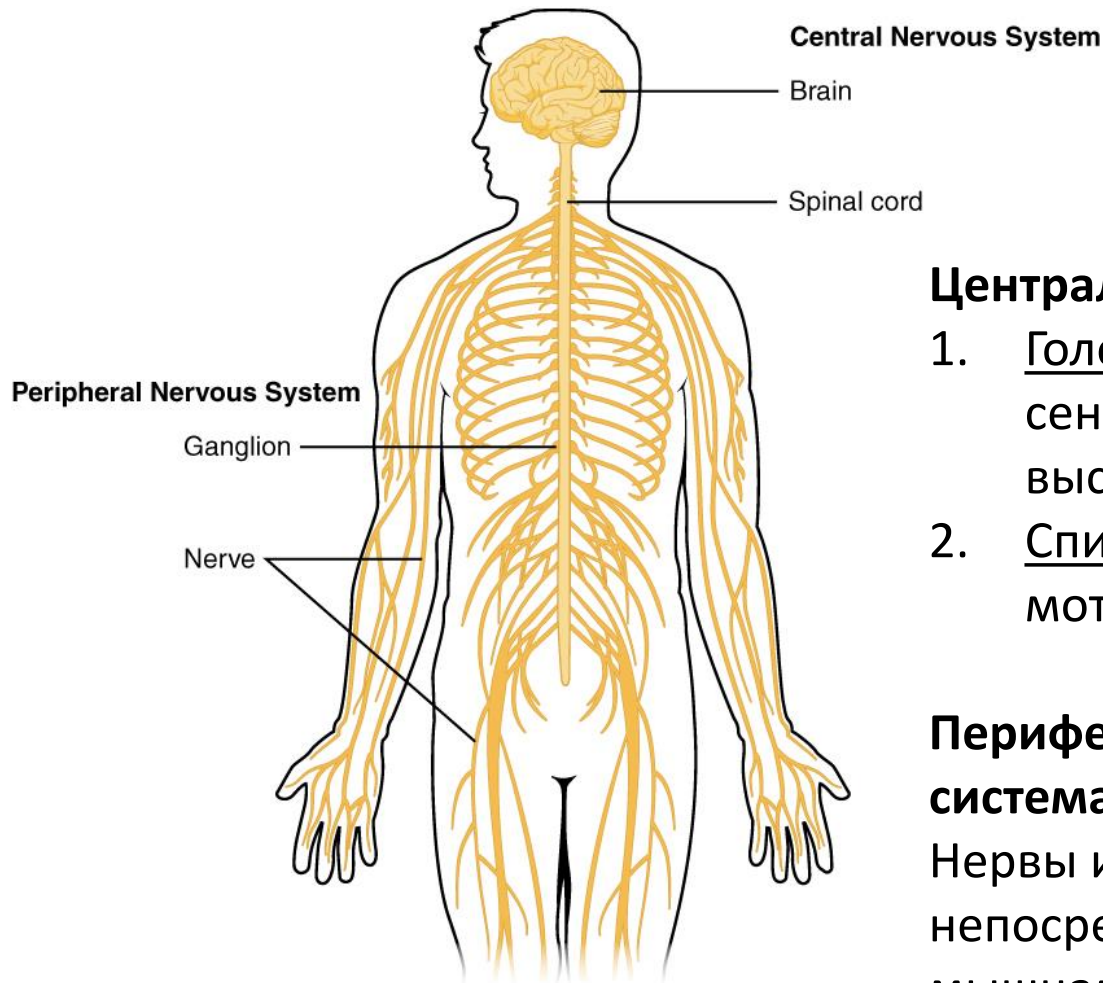
- 1) Модель робота BipedalWalker в OpenAI Gym
- 2) Мышечно-скелетная модель человека в OSIM-RL (advanced)



# Система оценивания

Финал = 50% Проект +  
40% ДЗ +  
10% Аудиторная работа

# Нервная система



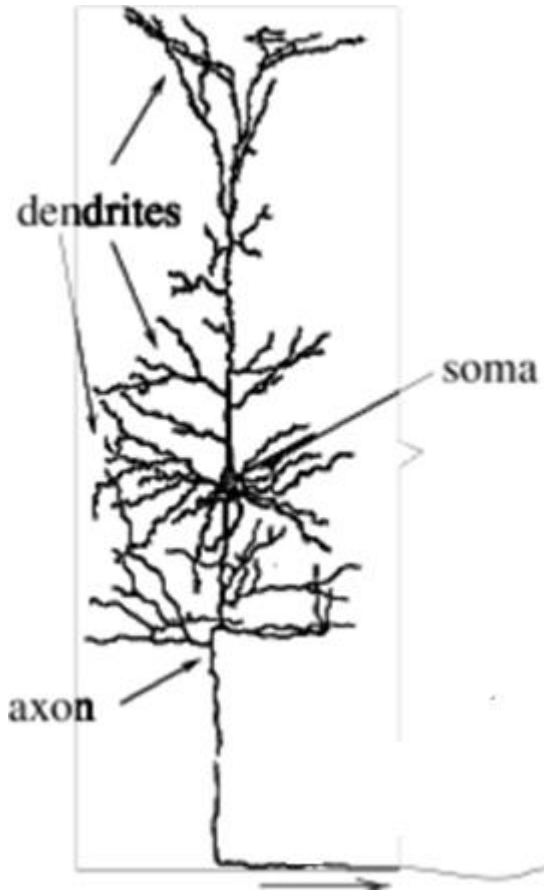
## Центральная нервная система:

1. Головной мозг (brain) – сенсорные образы, эмоции, высокоуровневые команды
2. Спинной мозг (spinal cord) – моторные команды

## Периферическая нервная система:

Нервы и нервные узлы (ганглии), непосредственно соединенные с мышцами, внутренними органами, кожей

# Нейроны



Нейроны состоят из:

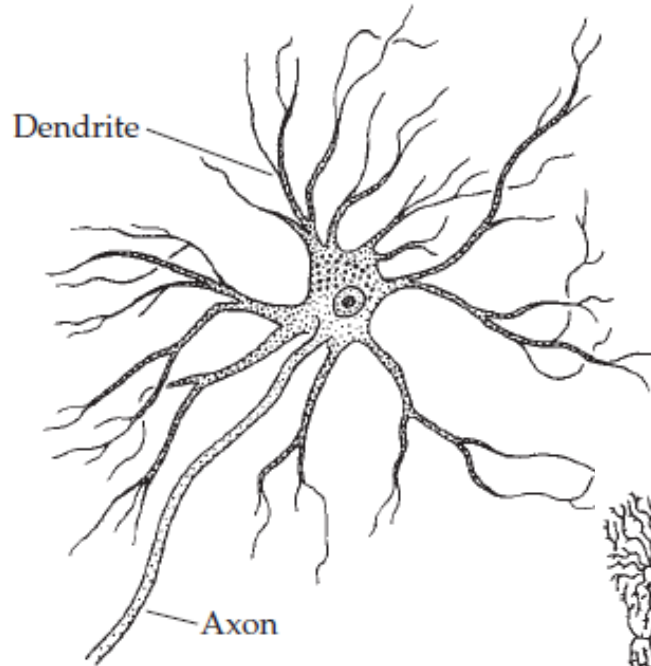
1. **Тела (сомы)**
2. **Дендритов**, которые принимают сигналы от других нейронов
3. **Аксона**, по которому сигнал распространяется к другим клеткам

Нейрон на рисунках Рамона-и-Кахаля

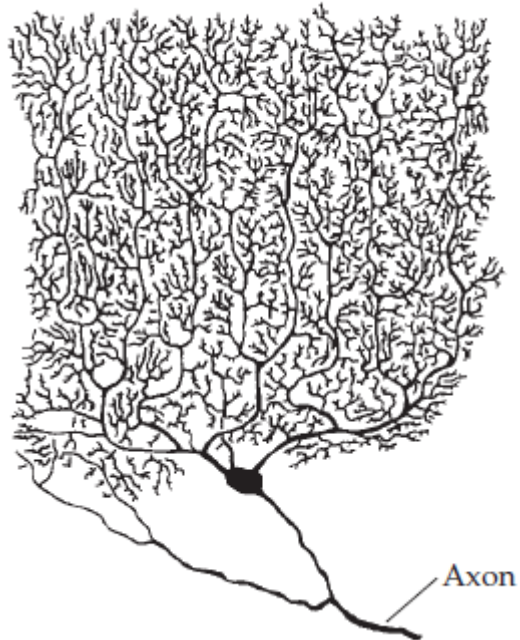


# Разнообразие нейронов

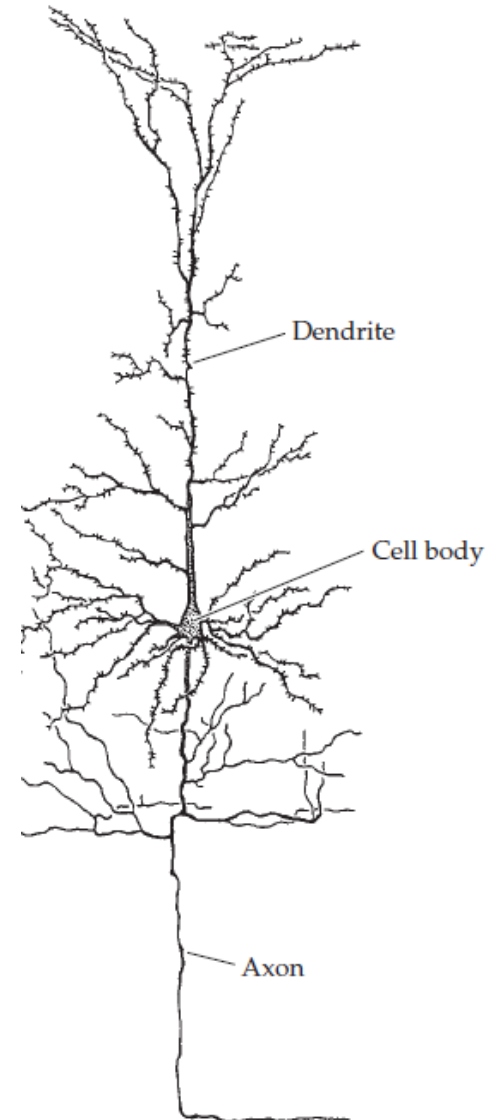
Motor neuron from spinal cord



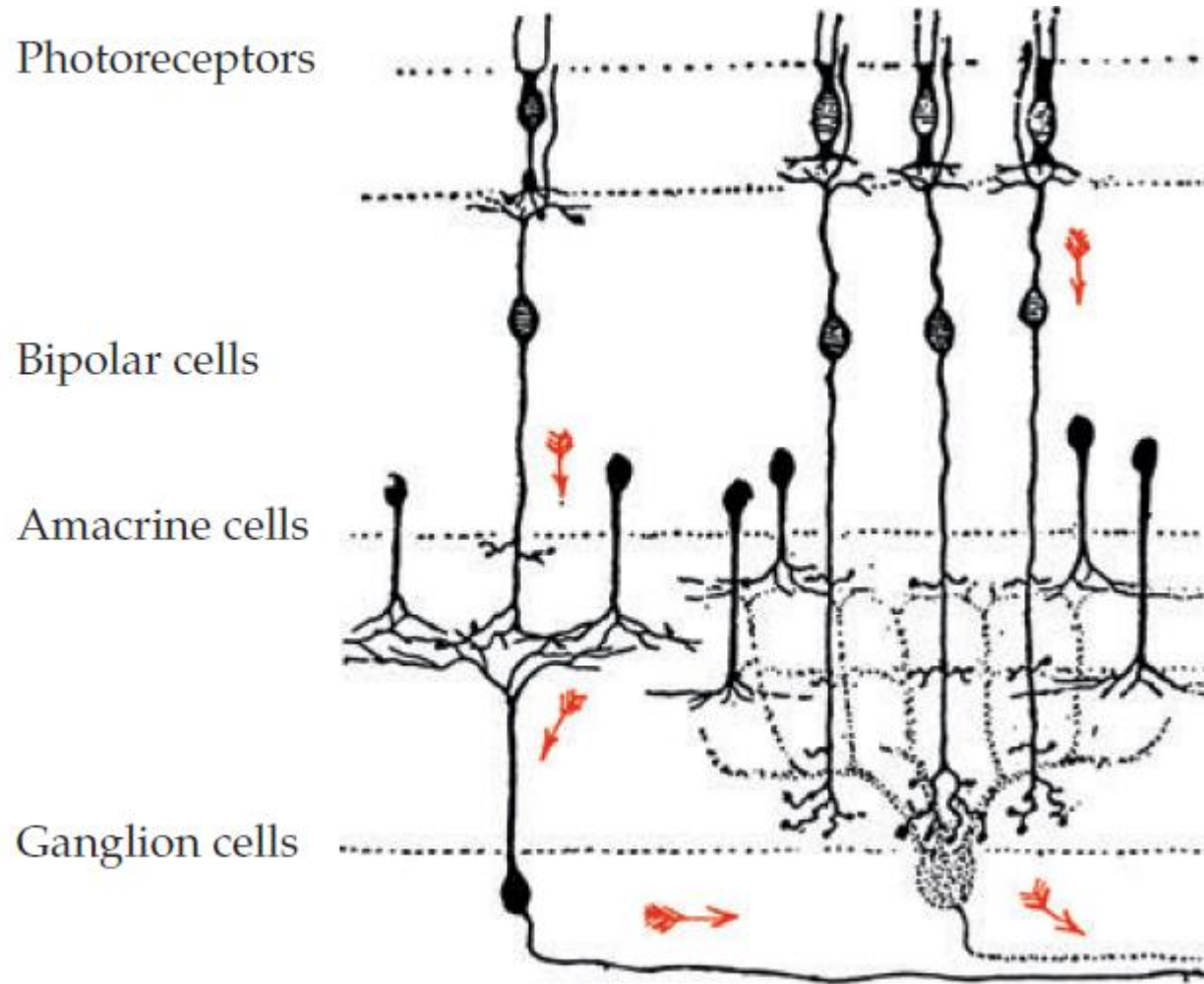
Purkinje cell



Pyramidal cell from cortex



# Пример. Устройство сетчатки



в визуальную  
кору

# Мембранный потенциал

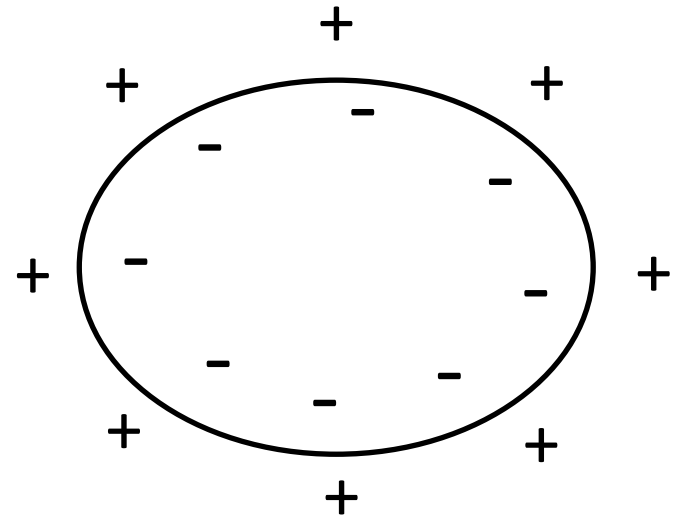
**Мембрана** – липидная оболочка, которая изолирует внутренности клетки от внешней среды.

Мембрана проницаема для некоторых ионов:  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$

**Мембранный потенциал** – электрический потенциал внутри мембраны по отношению к внешней среде.

**Потенциал покоя** – мембранный потенциал нейрона при отсутствии внешних воздействий.

Отрицателен, от -70 до -40 мВ



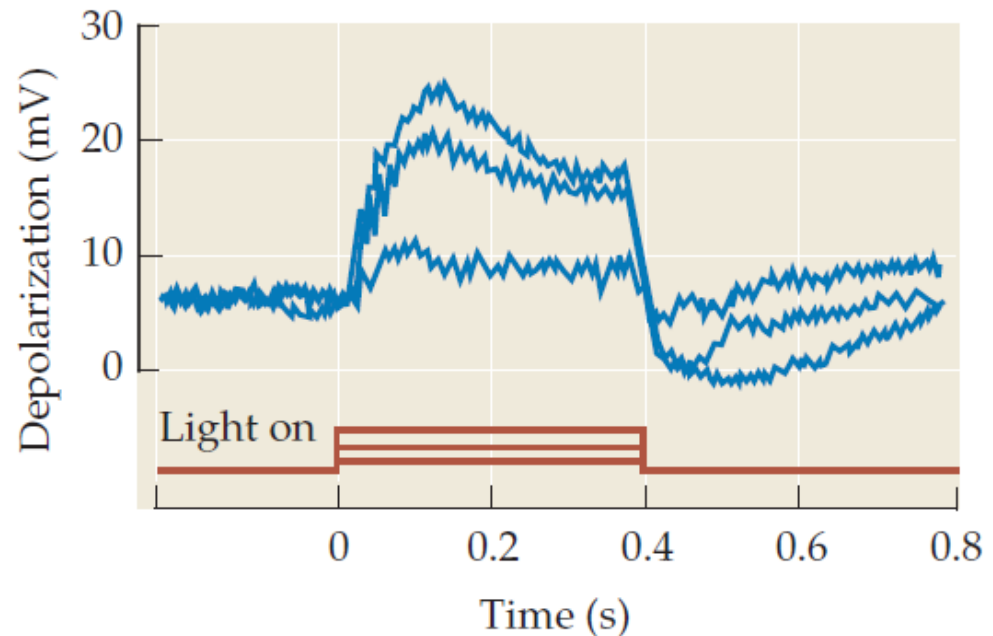
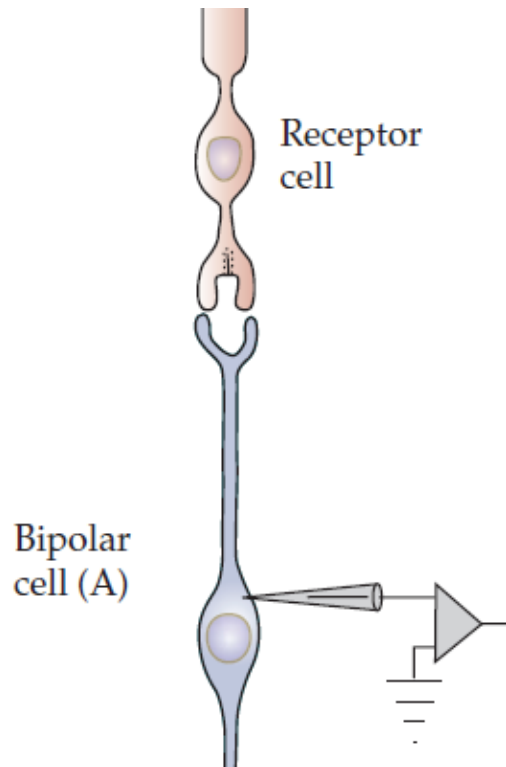
# Сигналы в нервной системе

Нейроны способны принимать и передавать электрические и химические сигналы.

## Виды электрических сигналов

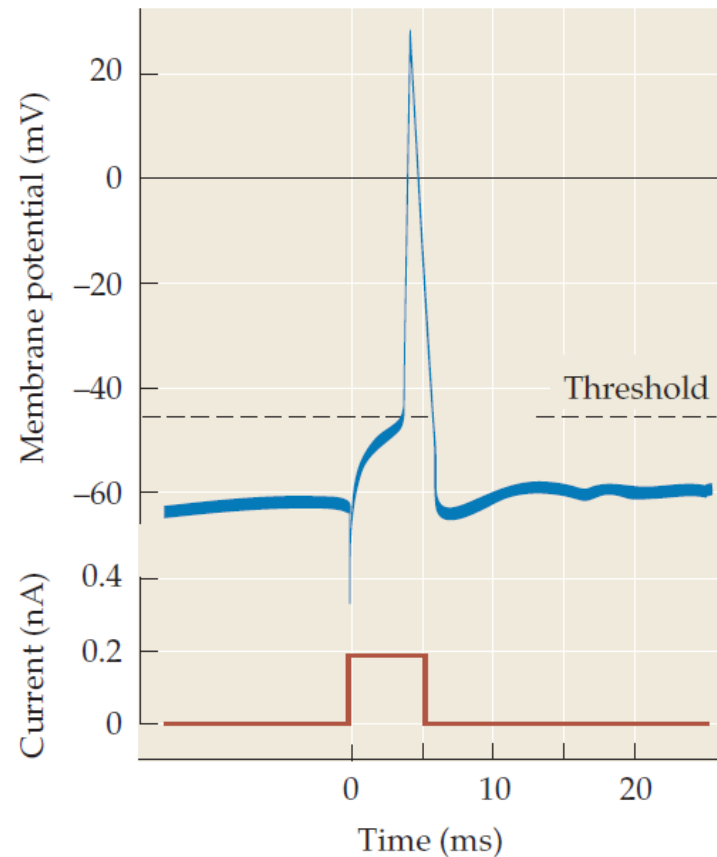
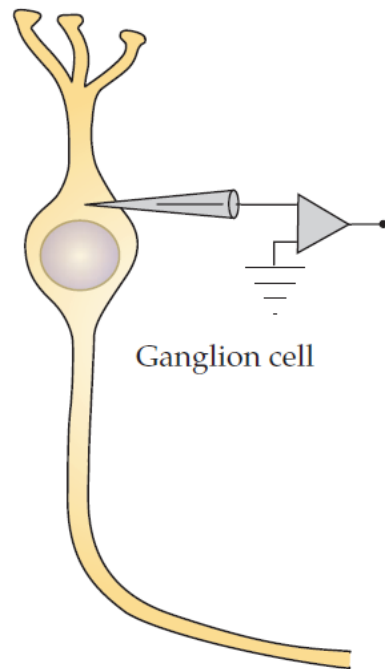
Градуальный потенциал – плавный и локальный, «непрерывный».

Распространяется на 1-2 мм



# Сигналы в нервной системе

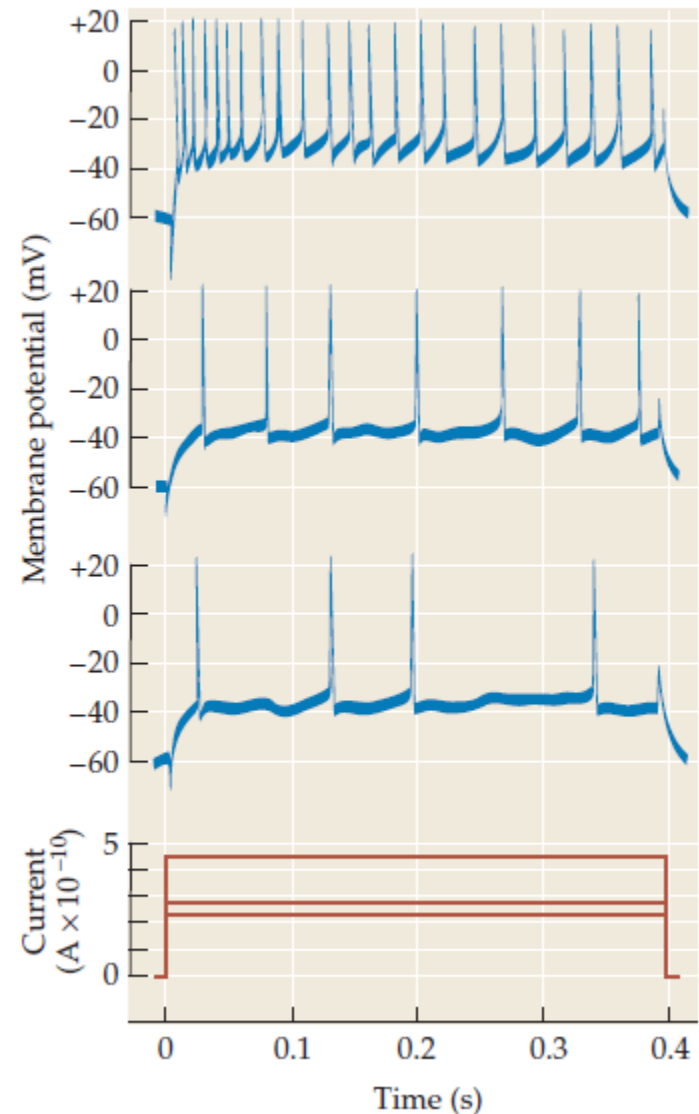
Потенциал действия (спайк) – «дискретный» нервный импульс, возникающий по принципу «все или ничего».



# Свойства потенциала действия

Потенциал действия распространяется по аксону со скоростью около 120 м/с. Это быстрый способ передачи информации. Например, сигнал от спинного мозга достигает пальца за 10 мс

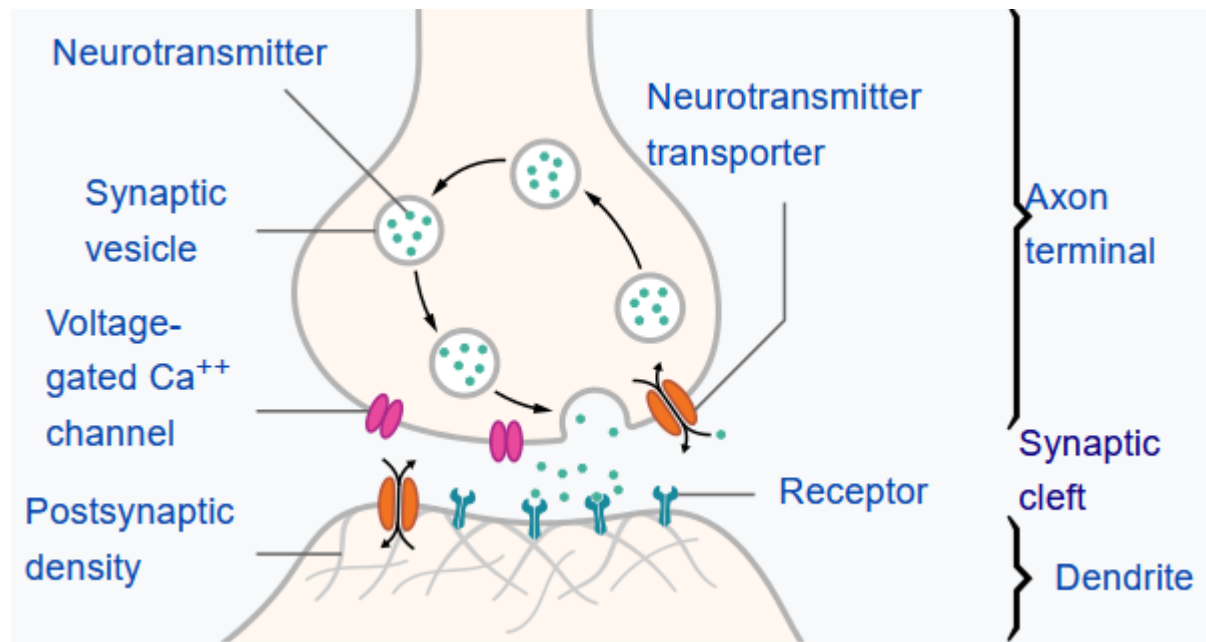
Частота спайков – основной способ кодирования информации в нервной системе. Частота может соответствовать интенсивности воздействия, степени близости стимула к некоторому эталону и др.



# Синапсы

Синапс – соединение, с помощью которого один нейрон передает сигнал другому

Нейротрансмиттеры – химические вещества, которые высвобождаются в синапсе и, воздействуя на рецепторы мембраны, создают в ней локальный постсинаптический потенциал

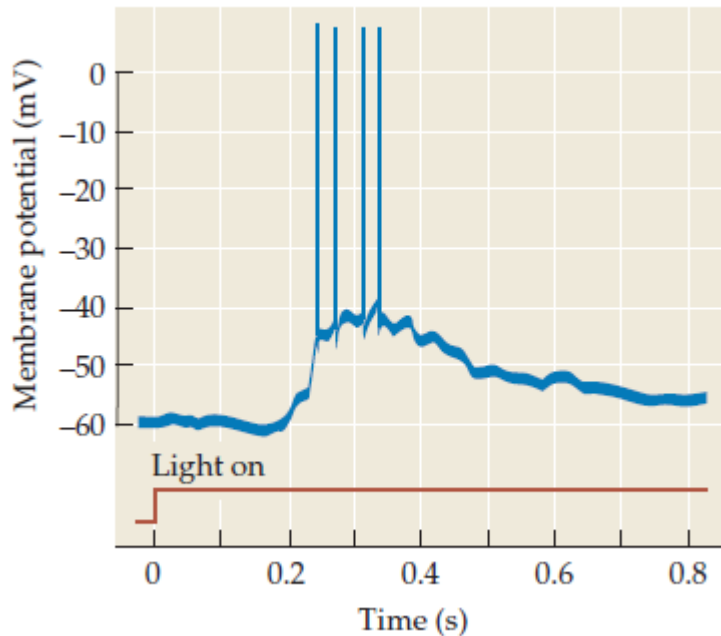


# Возбуждение и торможение

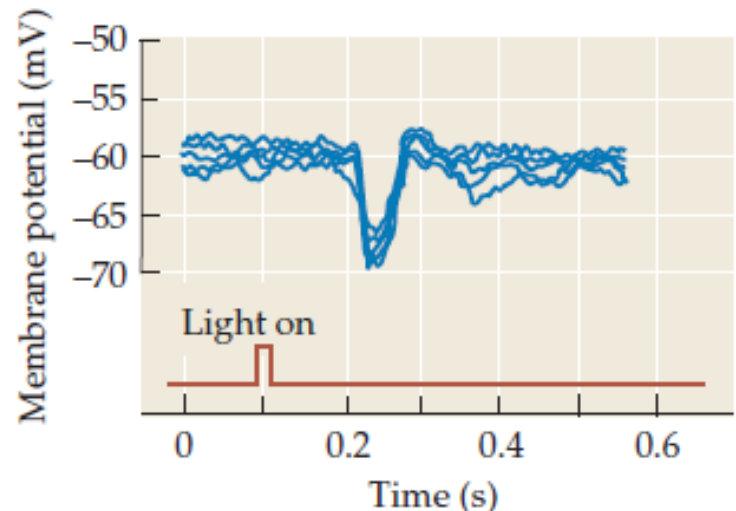
В зависимости от реакции рецепторов на высвобожденный нейротрансмиттер, постсинаптический потенциал может вырасти (деполяризация) или уменьшиться (гиперполяризация).

Это называют возбуждающими или тормозящими воздействиями.

(A) Excitatory synaptic potentials



(B) Inhibitory synaptic potential





# Нейромодуляция

Помимо возбуждения и торможения, нейротрансмиттеры могут оказывать более сложные воздействия, которые меняют свойства синапсов или нейронов:

1. Синаптическая пластичность

Изменение синаптической проводимости, появление новых или отмирание старых синапсов.

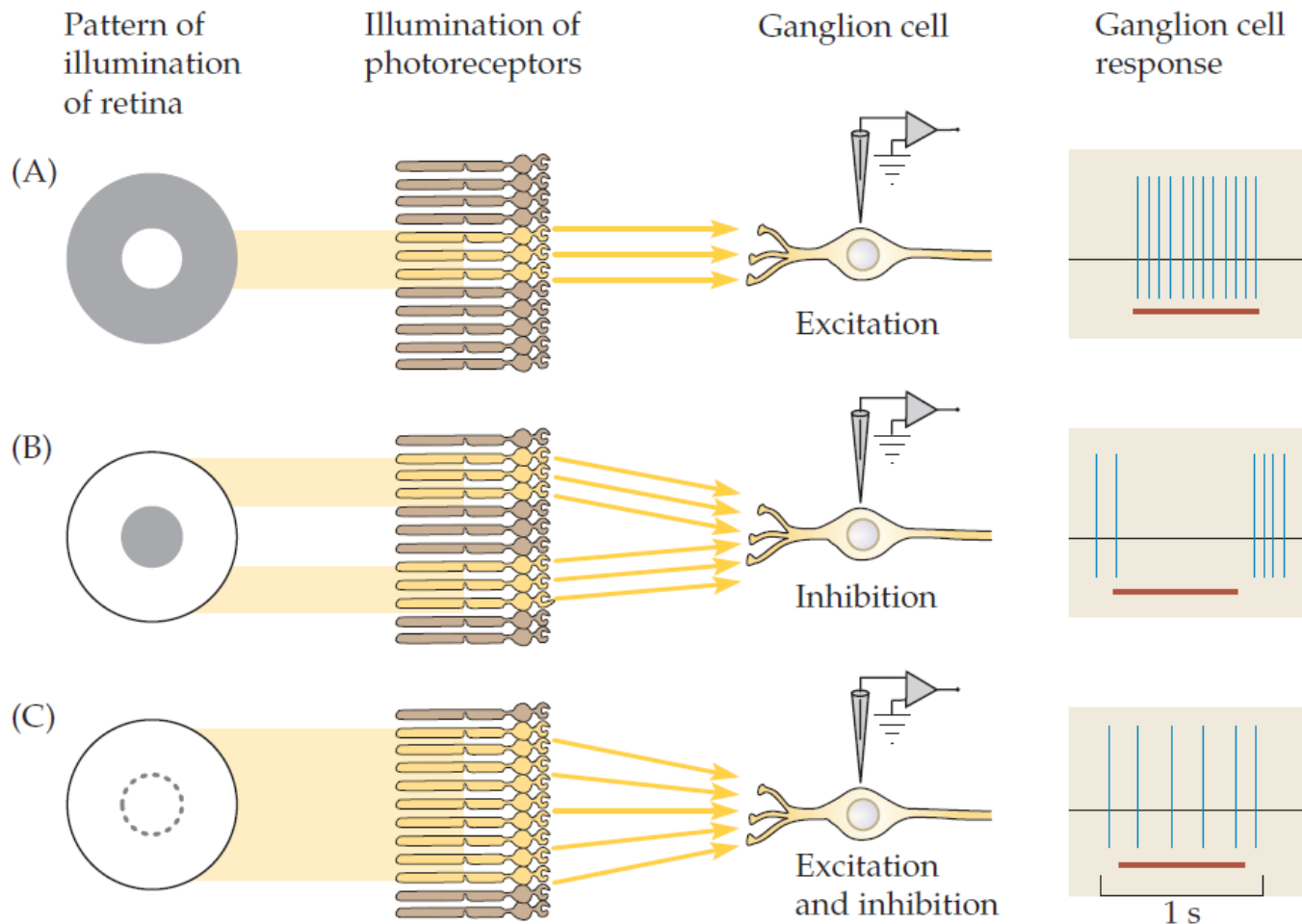
Память и обучение обусловлены этим механизмом

2. Нейронная пластичность

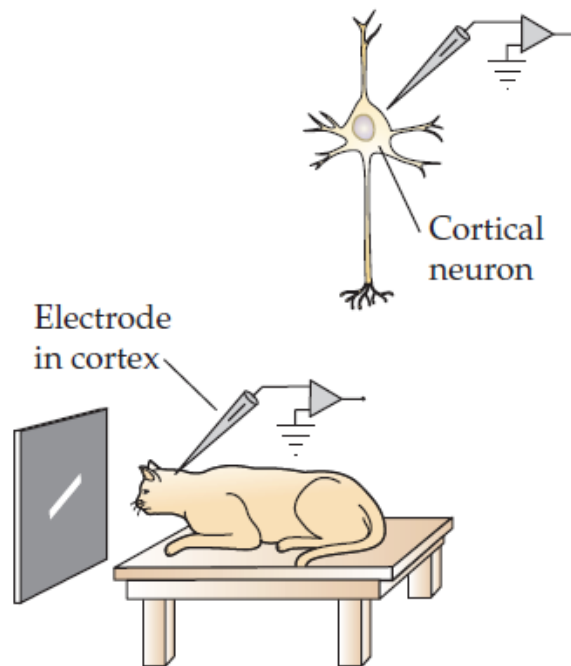
Изменение мембранных или внутренних свойств нейронов: повышение или понижение возбудимости, появление новых рецепторов, изменение типа активности и др.

# Интеграция информации

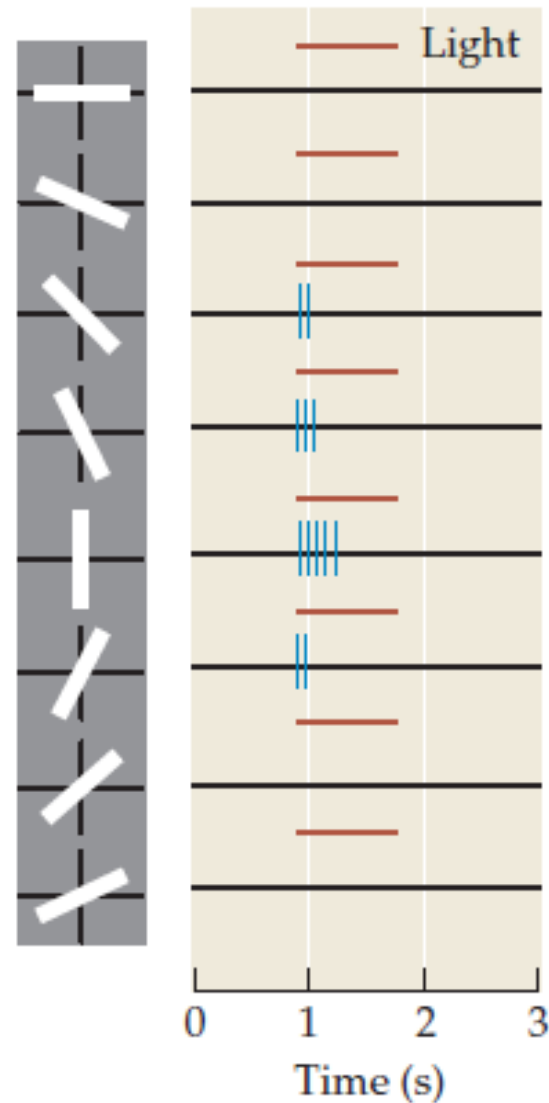
Каждый нейрон сетчатки получает сигналы от ~100 фоторецепторов, реагируя на определенные паттерны освещенности



# Интеграция информации в кортексе



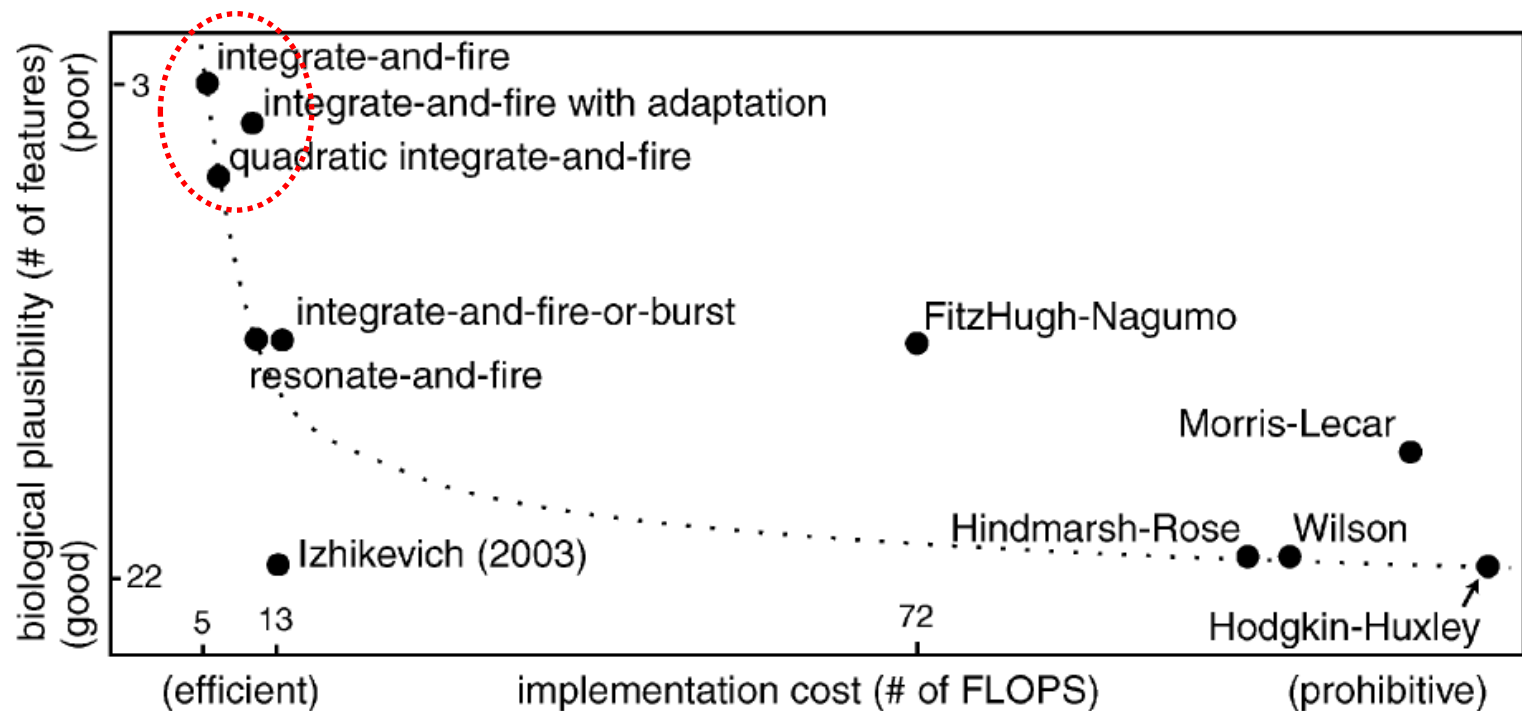
Неокортекс обрабатывает сенсорную информацию, создавая сложные комбинированные образы из простых признаков.



# Математические модели нейронов

Феноменологические модели – воспроизводят поведение, а не внутренние механизмы

Биофизические модели – стараются точно воспроизвести механизмы работы нейрона

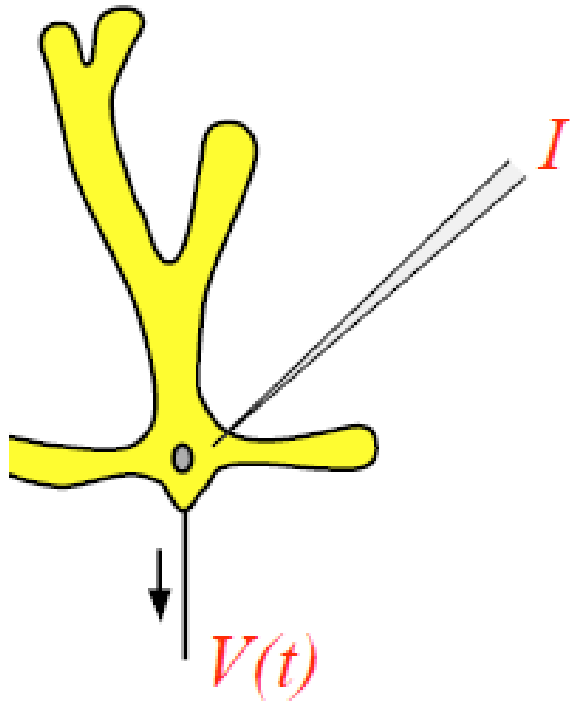


Izhikevich, E. M. (2003). Simple model of spiking neurons. IEEE Trans. on Neur. Networks

# Простые модели нейронов

1. Постсинаптический потенциал
2. Уравнение пассивной мембраны
3. Модель integrate and fire
4. Реакция на внешние воздействия
5. Сравнение с живым нейроном
6. Модификации:
  1. I&F с адаптацией
  2. Нелинейная I&F
7. Настройка параметров
8. Приложения

# Простые модели нейронов



Будут рассматриваться только модели электрических свойств мембраны.

Модели описывают поведение нейрона как реакцию на входной ток.

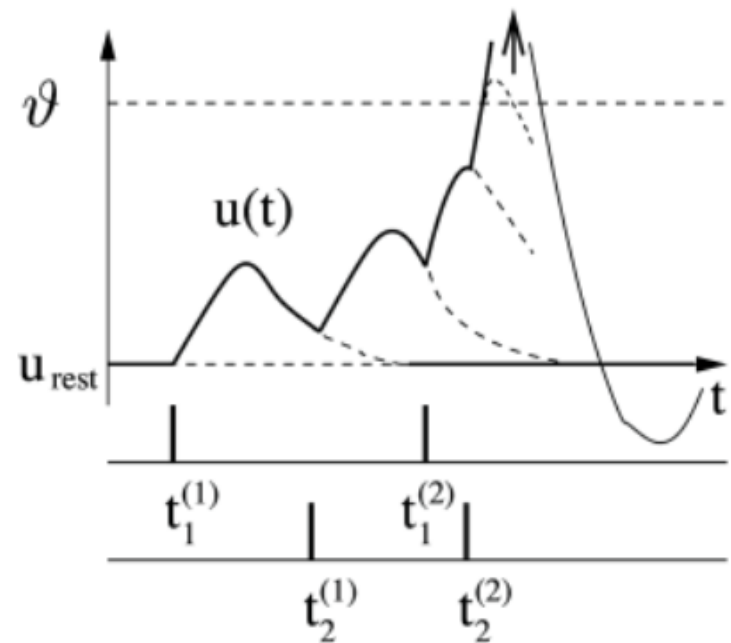
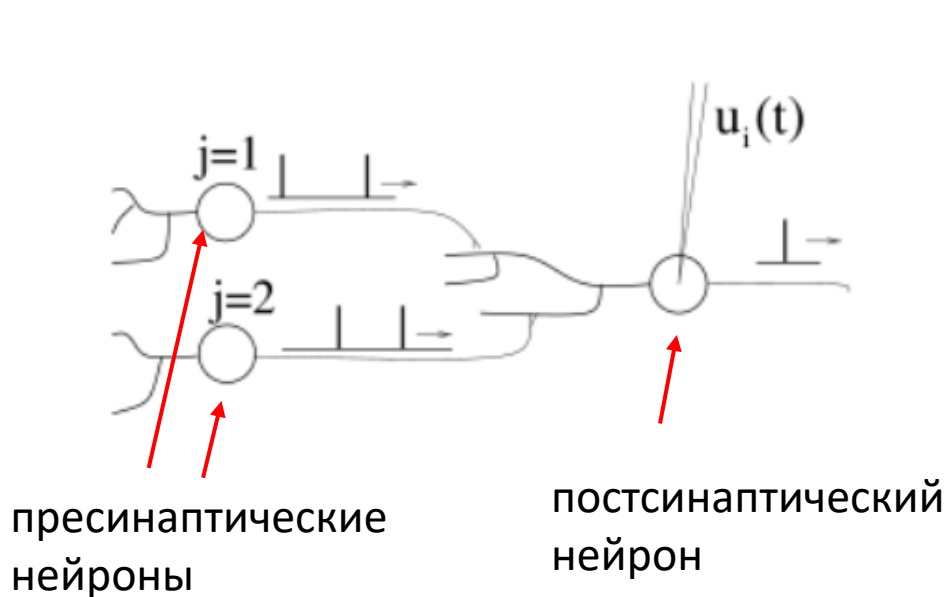
Не затрагиваются механизмы синаптической передачи, внутриклеточные реакции, действие разных нейротрансмиттеров и т.д.

# Постсинаптический потенциал

Два нейрона соединены синапсом.

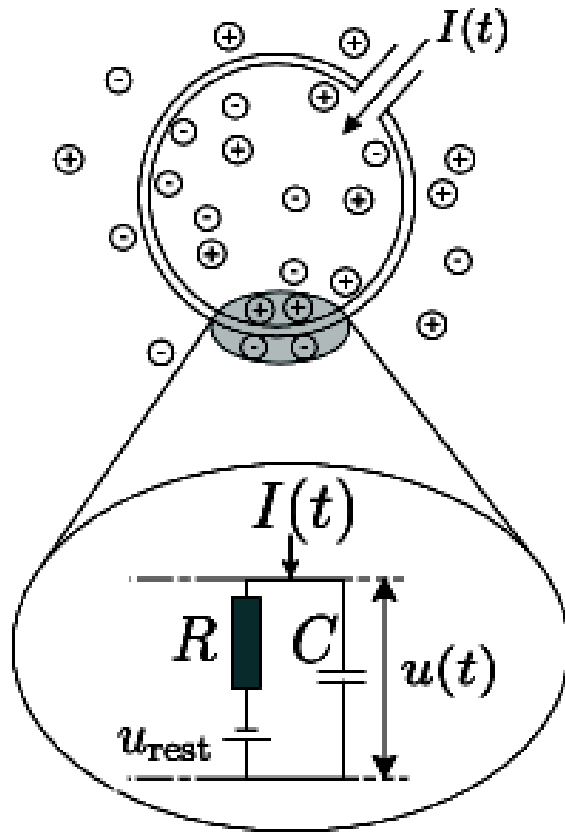
Когда пресинаптический нейрон генерирует спайк, на мембране постсинаптического нейрона возникает добавочный постсинаптический потенциал (PSP – postsynaptic potential)

В простейшем случае нейрон **суммирует синаптические сигналы**



# Электрическая схема пассивной мембраны

Мембрана = «дырявая изоляция»



**Составляющие схемы:**

$C$  – емкость мембраны

$R$  – сопротивление утечки

$u_{rest}$  – потенциал покоя

$I(t)$  – входной ток

$u(t)$  – мембранный потенциал

Gerstner et.al. (2014) Neuronal Dynamics

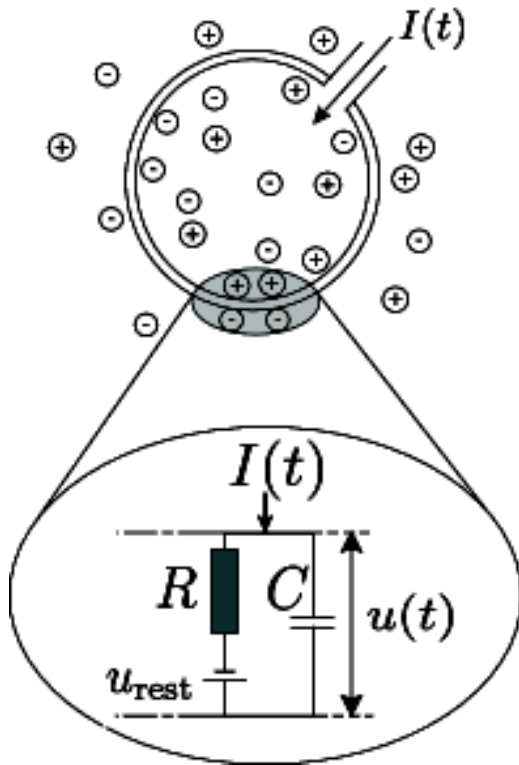
<http://neurondynamics.epfl.ch/online/Ch1.html>



# Уравнение пассивной мембраны

Параллельное соединение резистора и конденсатора:

$$I(t) = I_R + I_C$$



Ток утечки (резистор):

$$I_R = \frac{u_R}{R} = \frac{u(t) - u_{rest}}{R}$$

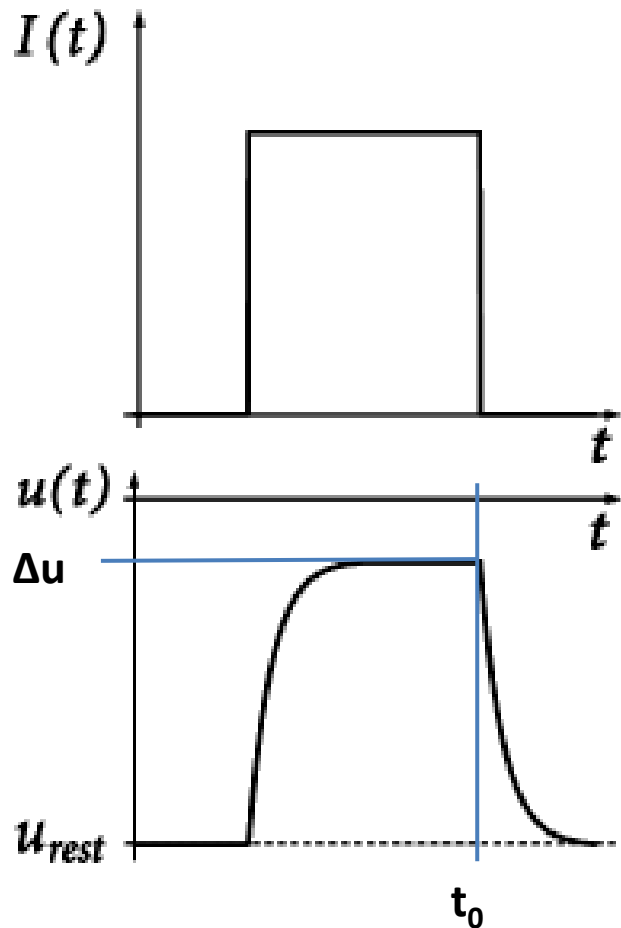
Ток зарядки (конденсатор)

$$I_C(t) = \frac{dq}{dt} = \frac{d[Cu(t)]}{dt} = C \frac{du(t)}{dt}$$

Получаем:

$$I(t) = \frac{u(t) - u_{rest}}{R} + C \frac{du}{dt}$$

# Динамика мембранного потенциала



$$\tau_m \frac{du}{dt} = -[u(t) - u_{\text{rest}}] + R I(t)$$

**Постоянный ток**  $I(t) = I_0$  при  $0 < t < t_0$ :

$$u(t) = u_{\text{rest}} + R I_0 \left[ 1 - \exp\left(-\frac{t}{\tau_m}\right) \right]$$

**Нулевой ток**  $I(t) = 0$ , начальный потенциал  $u(t_0) = u_{\text{rest}} + \Delta u$ ,  $t > t_0$

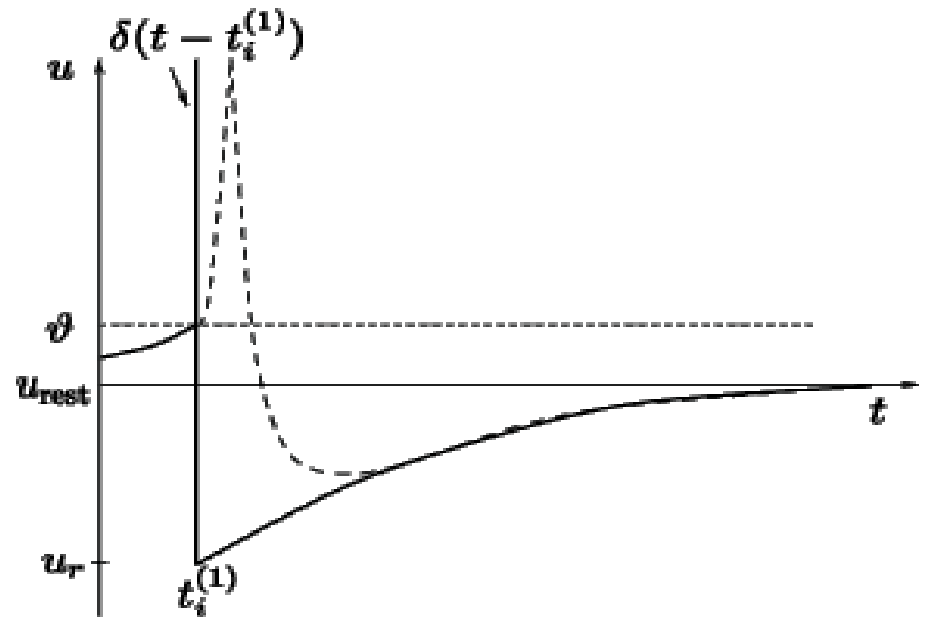
$$u(t) - u_{\text{rest}} = \Delta u \exp\left(-\frac{t - t_0}{\tau_m}\right)$$

# Генерация спайка

1. Когда мембранный потенциал достигает порога  $\vartheta$ , нейрон генерирует спайк:

$$t^{(f)} : u(t^{(f)}) = \vartheta$$

2. Затем мембранный потенциал мгновенно опускается до  $u_r$



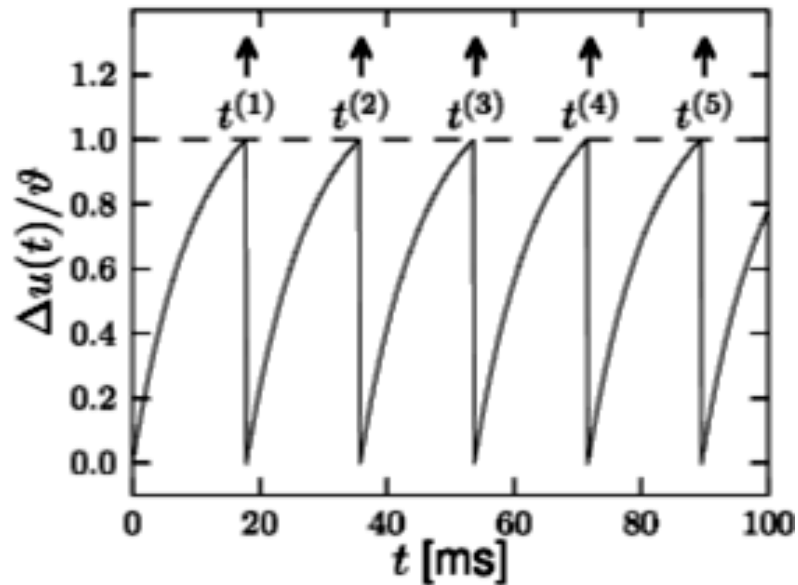
$$\tau_m \frac{du}{dt} = -[u(t) - u_{rest}] + RI(t) \quad (1)$$

$$\tau_m = RC$$

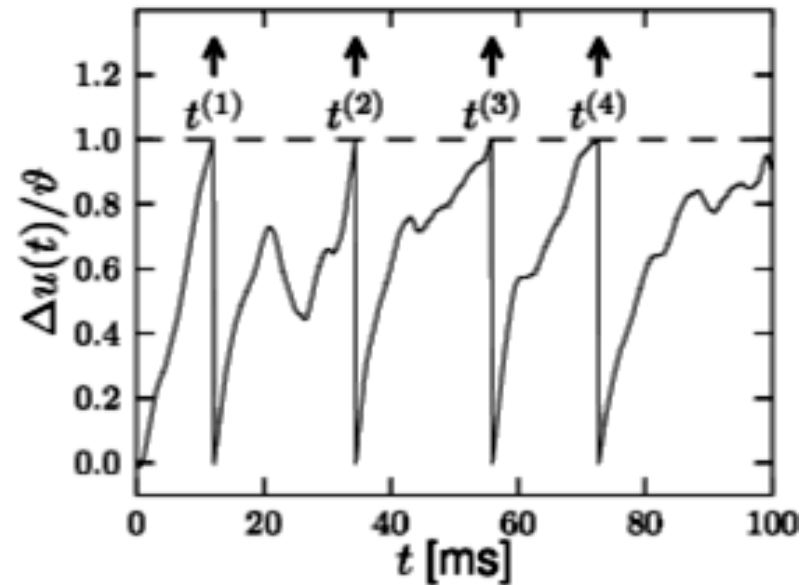
Уравнение (1) + условие (2) задают модель **leaky integrate-and-fire**

# Реакция на постоянный и переменный сигнал

Постоянный ток:



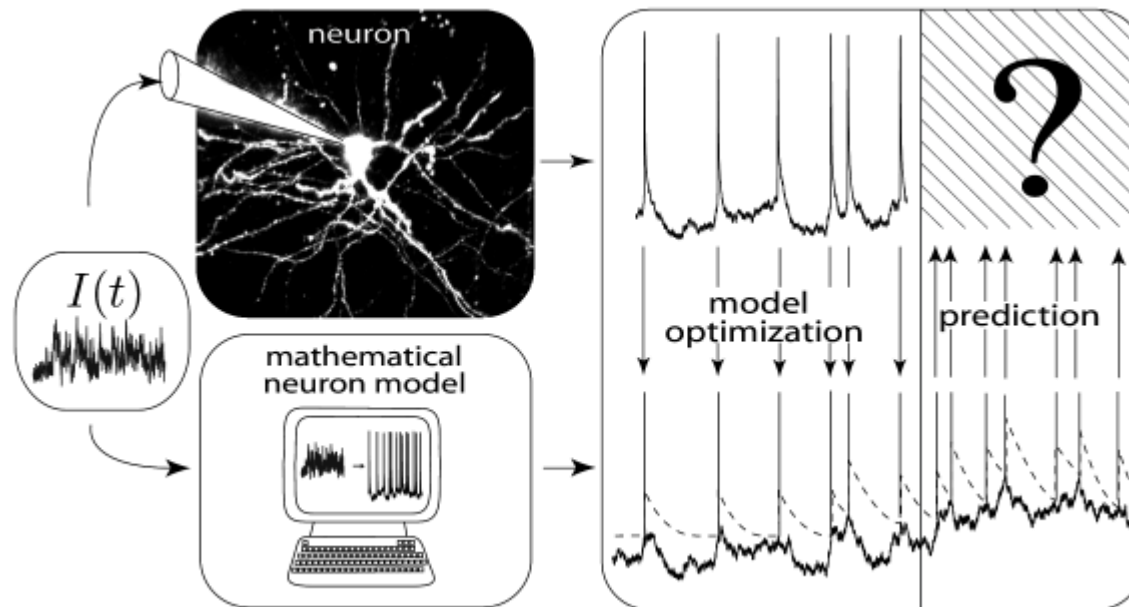
Переменный ток  $I(t)$   
(в данном случае зашумленный):



# Сравнение с биологическими нейронами

## Методика исследования модели

1. В нейрон вводится электрод. Подается ток  $I(t)$ , записывается мембранный потенциал  $u(t)$
2. По записанным показаниям подбираются параметры модели
3. Полученная модель используется для предсказания активности на новом входном сигнале



# Виды активности нейронов

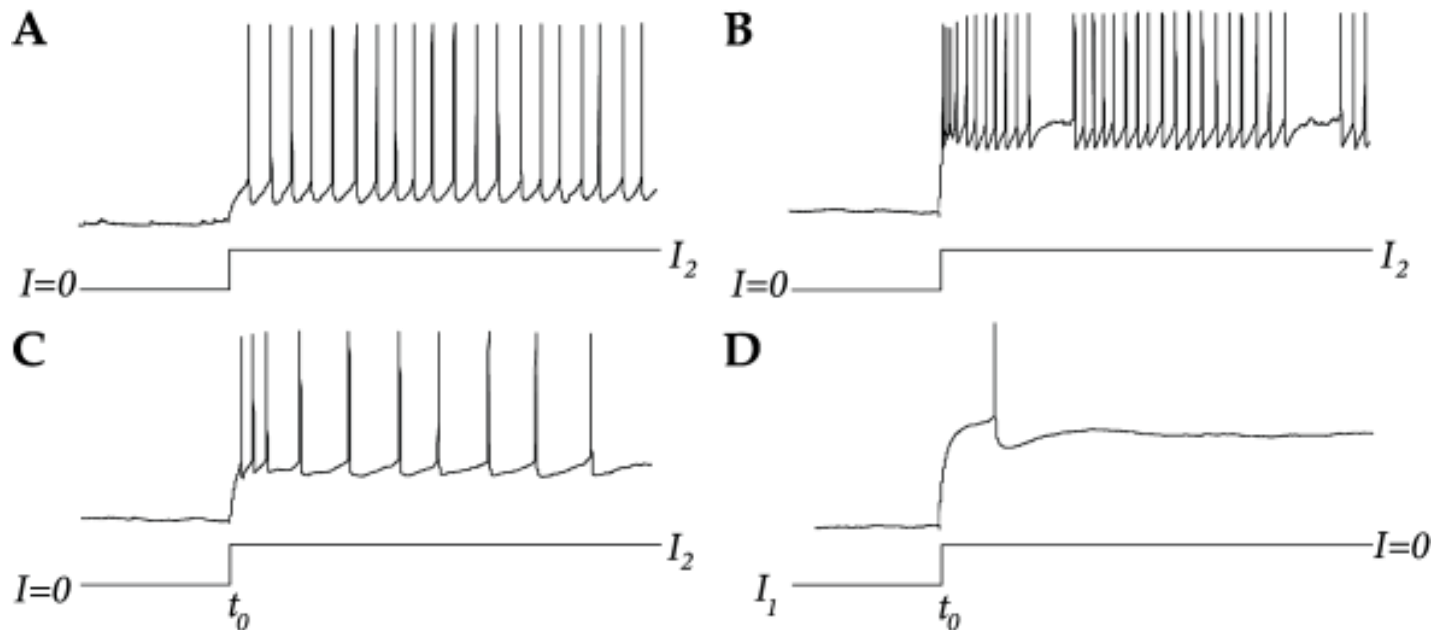
Модель leaky integrate-and-fire задает поведение нейрона **без памяти**.

(A) **Fast spiking** – описывается моделью

(B) Stuttering (заикающийся) neuron

(C) Regular spiking – нейрон медленно адаптируется к входному току, увеличивая интервалы между спайками

(D) Post-inhibitory rebound spike – спайк после снятия тормозящего тока



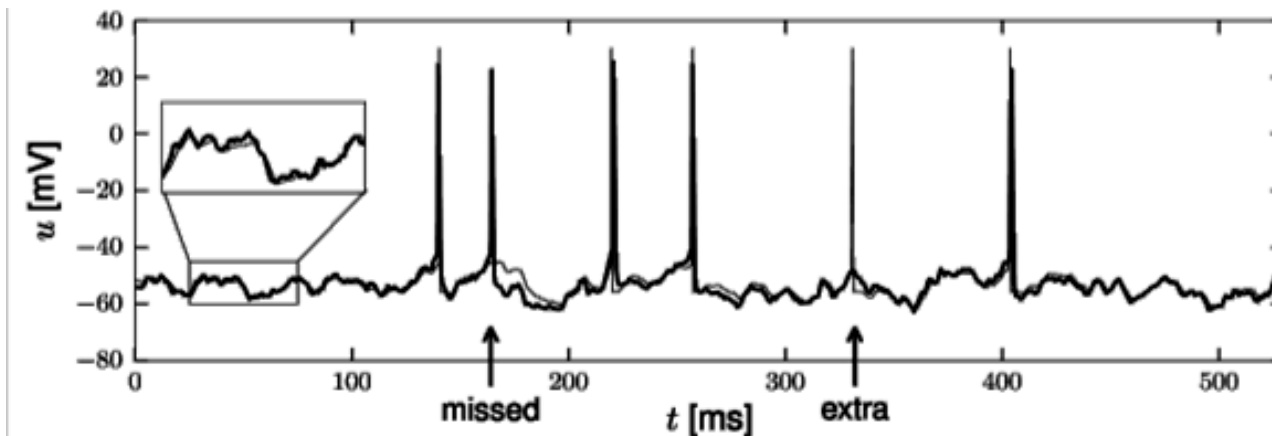
# Модификация модели: адаптация порога

Добавим изменение порога. Порог увеличивается на  $\theta$  после каждого спайка.

$t^{(f)} = t^{(1)}, t^{(2)}, t^{(3)}$  – моменты активации нейрона

$$\tau_{\text{adapt}} \frac{d}{dt} \vartheta(t) = -[\vartheta(t) - \vartheta_0] + \theta \sum_f \delta(t - t^{(f)})$$

Модель с переменным порогом неплохо предсказывает активность реального нейрона:



# Возможности модели I&F

**Воспроизводит следующие характеристики нейронов:**

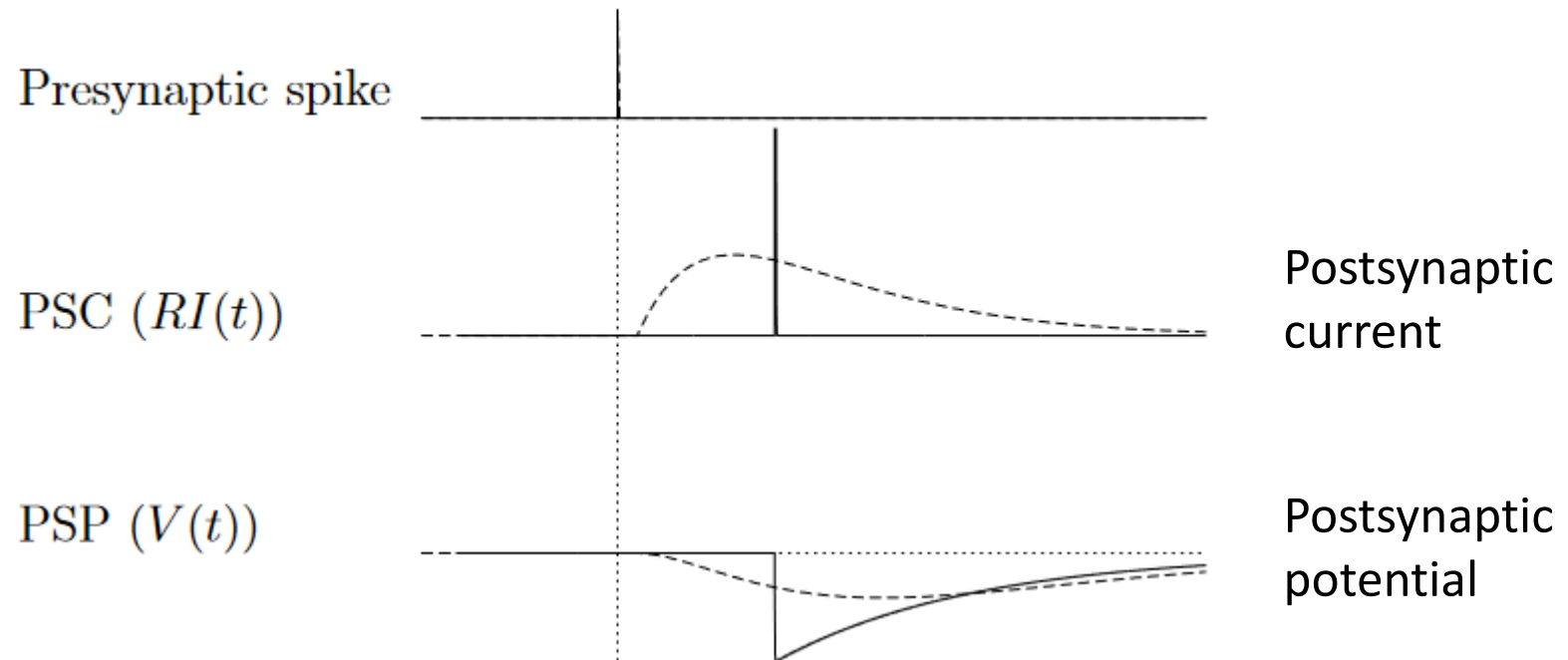
1. Базовый механизм – суммирование входных воздействий, генерация спайков при превышении порога
2. Зависимость частоты спайков от интенсивности воздействия

**Не воспроизводит:**

1. Механизм возникновения и распространения спайка
2. Разнообразие видов активности



# Простая модель синапса



Brunel, N., & Hakim, V. (1999). Fast global oscillations in networks of integrate-and-fire neurons with low firing rates. *Neural computation*, 11(7), 1621-1671.

# Сети простых I&F нейронов

**Мембранный потенциал**  $\tau \dot{V}_i(t) = -V_i(t) + RI_i(t)$

**Воздействие от других нейронов**  $RI_i(t) = \tau \sum_j J_{ij} \sum_k \delta(t - t_j^k - \delta)$

R – сопротивление мембраны

$\tau$  – постоянная времени

$J_{ij}$  – амплитуда постсинаптического потенциала.

$J_{ij}=J_{\text{ext}}>0$  для возбуждающих синапсов

$J_{ij}=J<0$  Для тормозящих синапсов

$\delta(t)$  – дельта-функция

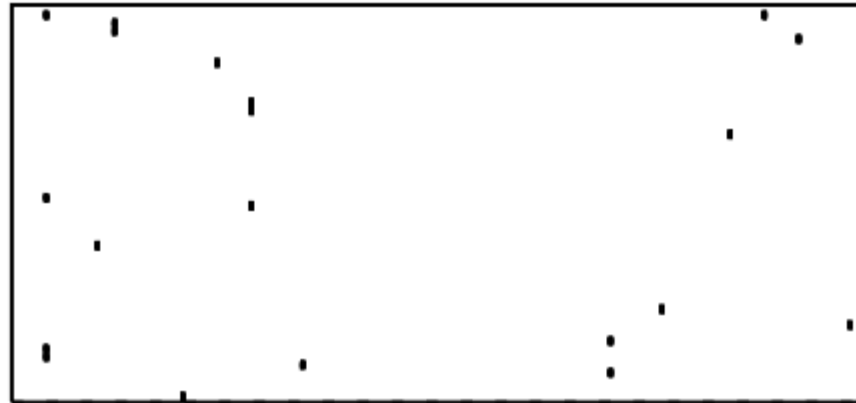
$\delta$  – задержка возбуждения/торможения

$t_j^k$  – время возникновения спайка k на нейроне j

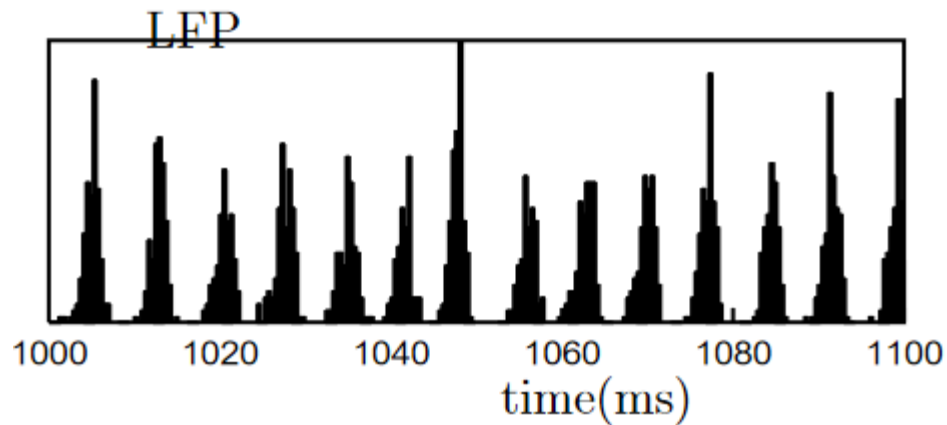
Brunel, N., & Hakim, V. (1999). Fast global oscillations in networks of integrate-and-fire neurons with low firing rates. *Neural computation*, 11(7), 1621-1671.

# Синхронизация

Случайные 50  
нейронов из  
1000



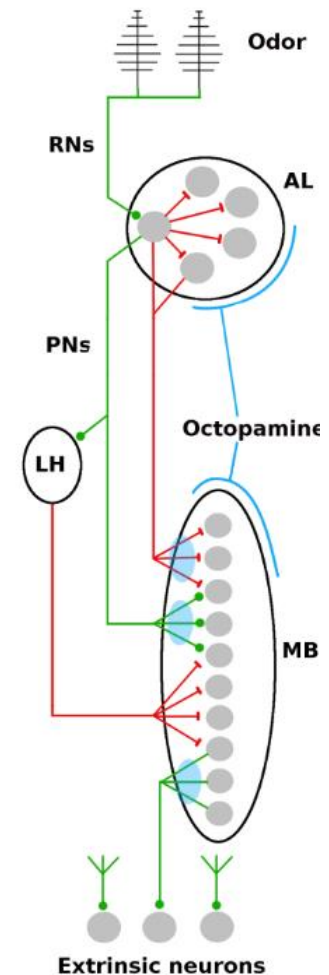
Суммарная  
активность



Brunel, N., & Hakim, V. (1999). Fast global oscillations in networks of integrate-and-fire neurons with low firing rates. *Neural computation*, 11(7), 1621-1671.

# Приложения модели I&F

Моделирование сетей, где не важны внутренние детали нейронов, но важна структура связей и вычислительная простота



Delahunt, C. B., Riffell, J. A., & Kutz, J. N. (2018). Biological Mechanisms for Learning: A Computational Model of Olfactory Learning in the *Manduca sexta* Moth, with Applications to Neural Nets. *arXiv preprint arXiv:1802.02678*

# Заключение

1. Нейроны взаимодействуют, генерируя электрические и химические сигналы
2. Потенциал действия (спайк) возникает на мембране и распространяется по аксону
3. Сигналы от нейрона к нейрону передаются в синапсах
4. Модель integrate and fire воспроизводит генерацию регулярных спайков при внешнем воздействии и восстановление потенциала покоя при отсутствии воздействия
5. Внутренние механизмы работы нейрона и сложные паттерны активности моделируются нелинейными модификациями I&F или биофизическими моделями
6. Сети из I&F нейронов используются для задач, где важны вычислительная простота и структура связей