Лекция 3. Топология нейронных сетей. Синхронизация

Николай Ильич Базенков, к.т.н.

Институт проблем управления им. В.А. Трапезникова РАН

Летняя школа РАИИ, 5-18 июля 2021 г.

План

1. Введение в теорию сложных сетей
2. Сети в мозге
    1. Экспериментальные методы
    2. Коннектом
3. Синхронизация
    1. Экспериментальные наблюдения
    2. Модели осцилляторов
    3. Синхронизация в сетях простых нейронов

Что такое сеть

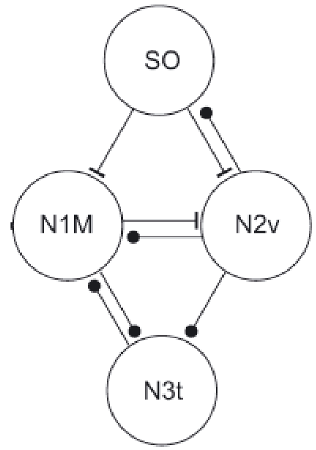
Сети, или графы, служат для описания бинарных отношений между объектами.

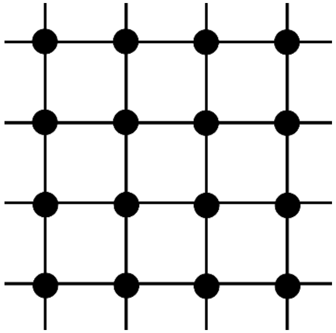
Сеть (граф) G(V,E) задается множеством узлов (вершин) V и множеством ребер E

- Алиса и Боб друзья – неориентированное ребро
- Шарик любит колбасу – ориентированное ребро

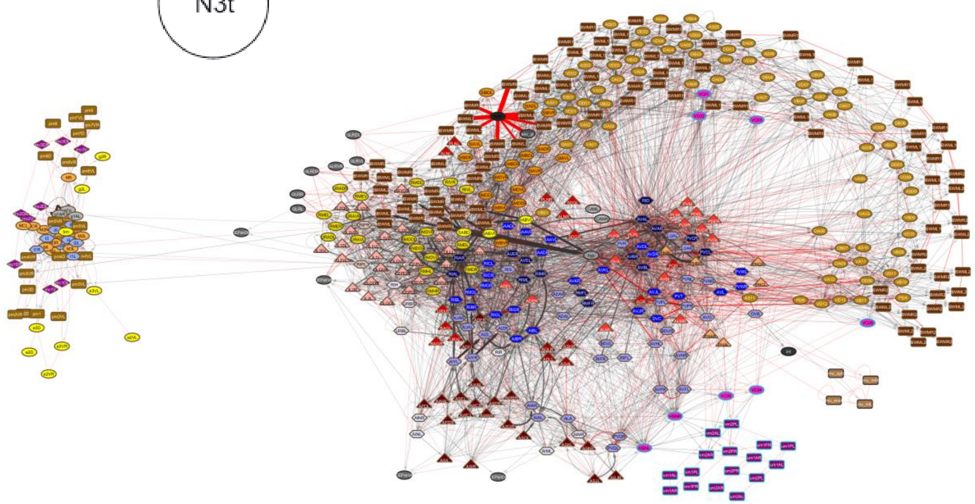
Сложные сети

Простые сети





Сложные сети

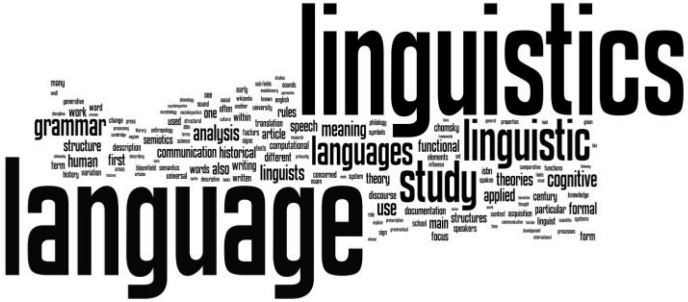


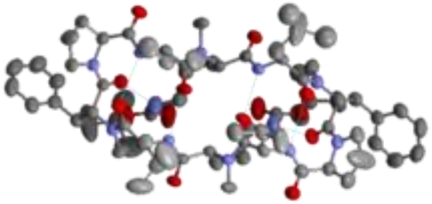
Vavoulis, D. et.al. 2007. Dynamic control of a central pattern generator circuit: a computational model of the snail feeding network. (2007)

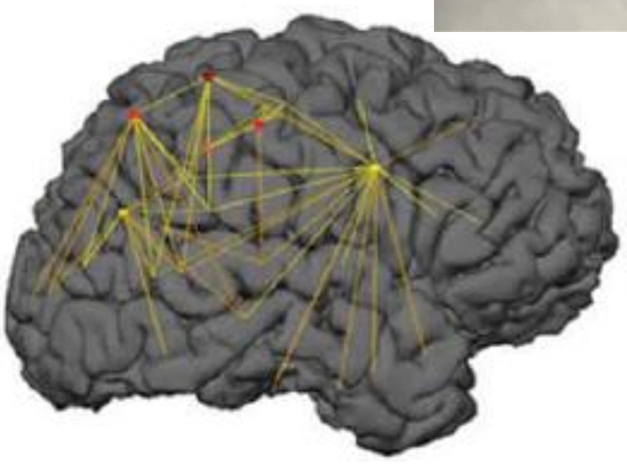
https://wormwiring.org/pages/network%20diagrams.html

Сложные сети

- Биология:
    - Генные сети
    - Нейронные сети мозга
- Социальные сети
- Компьютерные сети (Интернет)
- Транспортные и инфраструктурные сети
- Лингвистические и когнитивные
- Финансовые и экономические







Как описать сложную сеть?

Основные характеристики :

- Связность и длина путей
- Кластеризация узлов
- Распределение степеней
- Модулярность

Вспомогательные:

- Ассортативность (связи возникают между похожими узлами)
- «Клуб богатых» (Rich club network) – большая доля связей приходится на небольшую долю узлов

Математическое моделирование:

Построить модель формирования сети, которая воспроизводит характеристики реальных сетей

Bullmore, E., & Sporns, O. (2009). Complex brain networks: graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature reviews neuroscience*, *10*(3), 186-198.

Связность и длина путей

Связность
Граф (неориентированный) связен, если между любыми двумя вершинами существует путь

Сильная и слабая связность
Ориентированный граф сильно (слабо) связен, если между любыми вершинами существует путь с учетом (без учета) ориентации

Плотность
Отношение числа ребер в графе к числу ребер в полном графе

Диаметр
Длина пути между двумя наиболее удаленными друг от друга вершинами

Плотность сложных сетей

Сложные сети, как правило, связные и разреженные.
Число ребер намного меньше числа ребер в полном графе.

Сеть	C.Elegans	WWW (nd.edu) 1999	WWW 2014	LiveJournal RUS 2011	Facebook 2011
Количество узлов	272	3.26×10^5	1.7×10^9	2.92×10^5	7.21×10^8
Количество ребер	4451	1.47×10^6	64×10^9	6.2×10^6	6.87×10^{10}
$\frac{2\|E\|}{n(n-1)}$	0.06	1.39×10^{-5}	2.21×10^{-8}	7.27×10^{-5}	1.32×10^{-6}

Связность в сложных сетях

Население США в 1967 ≈ 200 млн чел
Длина пути ≈ 5 посредников (6 рукопожатий)

Стэнли Милгрэм

S. Milgram The Small-World Problem. – 1967

Распределение степеней

Степень вершины
Количество ее ребер в графе

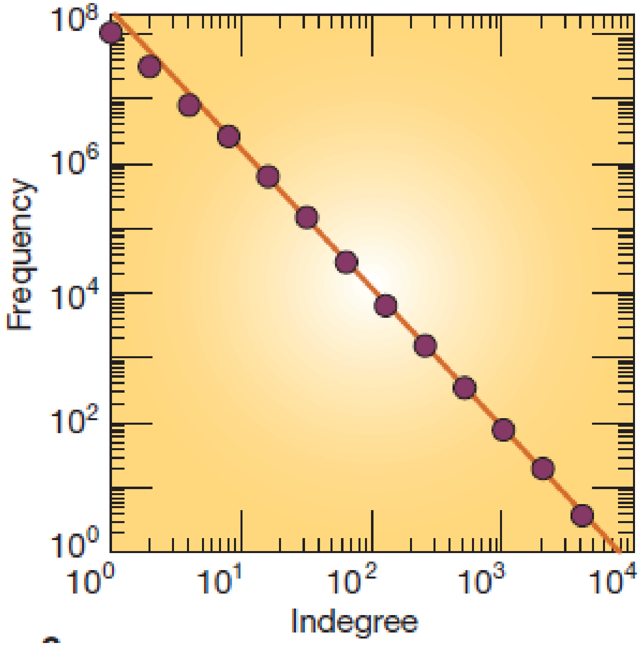
Распределение степеней
p(k) – доля узлов степени k в графе

Степенной закон (безмасштабное распределение)

$$p(k) \sim k^{-\gamma}$$

$$\gamma > 1$$

Безмасштабные распределения



Albert-László Barabási

Réka Albert

Распределение степеней Интернета подчиняется степенному закону с показателем $2 < \gamma < 3$

R. Albert, A.-L. Barabasi Emergence of scaling in random networks. – 1999

Кластеризация

Кластеризация
Плотность связей между соседями некоторой вершины i больше, чем между случайными узлами в графе

Коэффициент кластеризации C_i вершины i :

$$C_i = \frac{2e_i}{k_i(k_i - 1)}$$

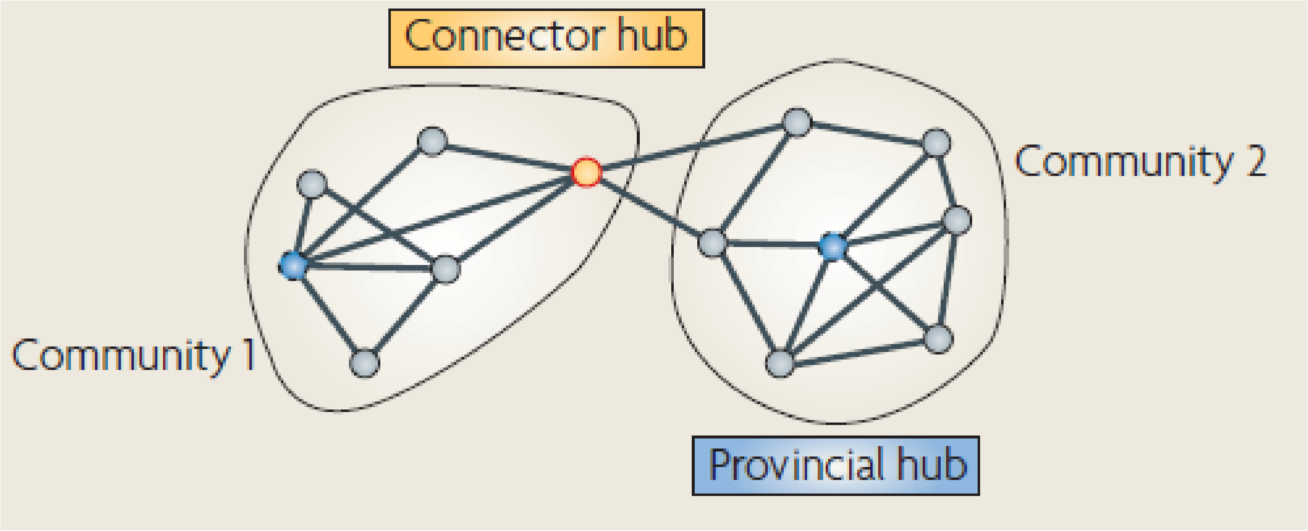
e_i - число связей между соседями вершины i
k_i – степень вершины i

В сложных сетях кластеризация, как правило, высокая

Модулярность и сообщества

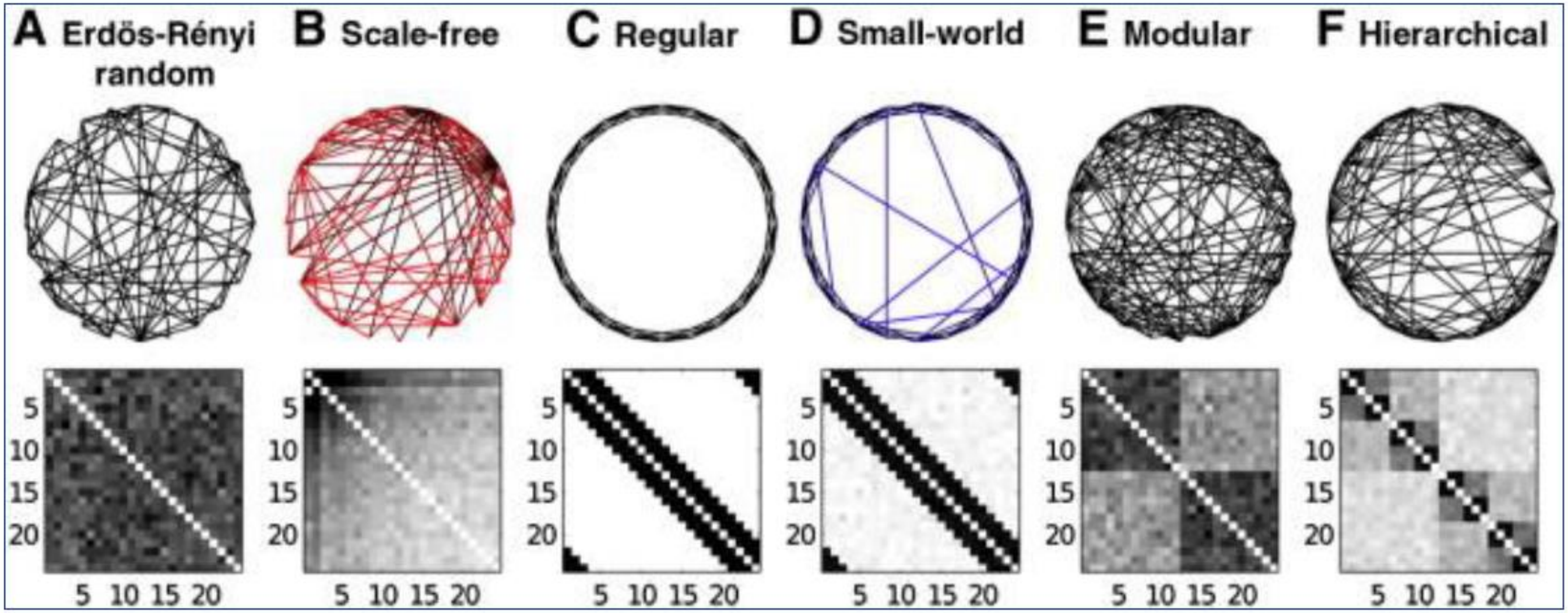
Сложные сети часто организованы как отдельные сообщества, связанные редкими связями через хабы

Сообщество
Группа узлов, которые связаны друг с другом теснее, чем с другими узлами в сети

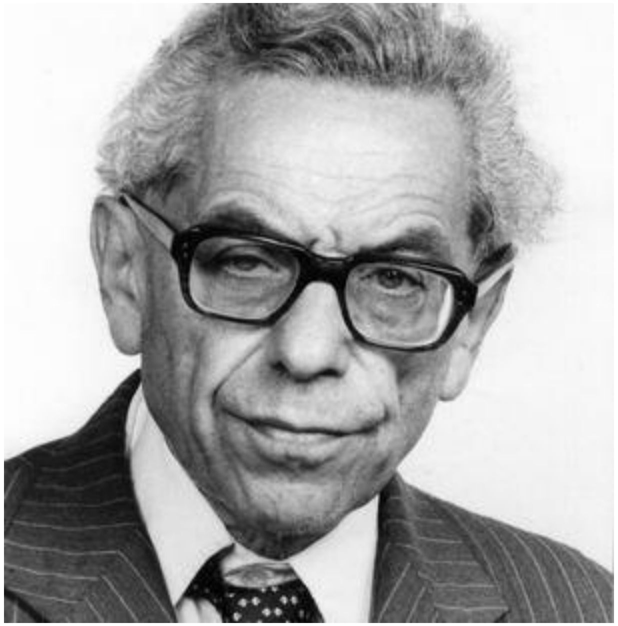


Модели сетей

- Регулярные сети
- Случайные сети
- Сети тесного мира
- Безмасштабные сети



Случайные графы



Поль Эрдёш

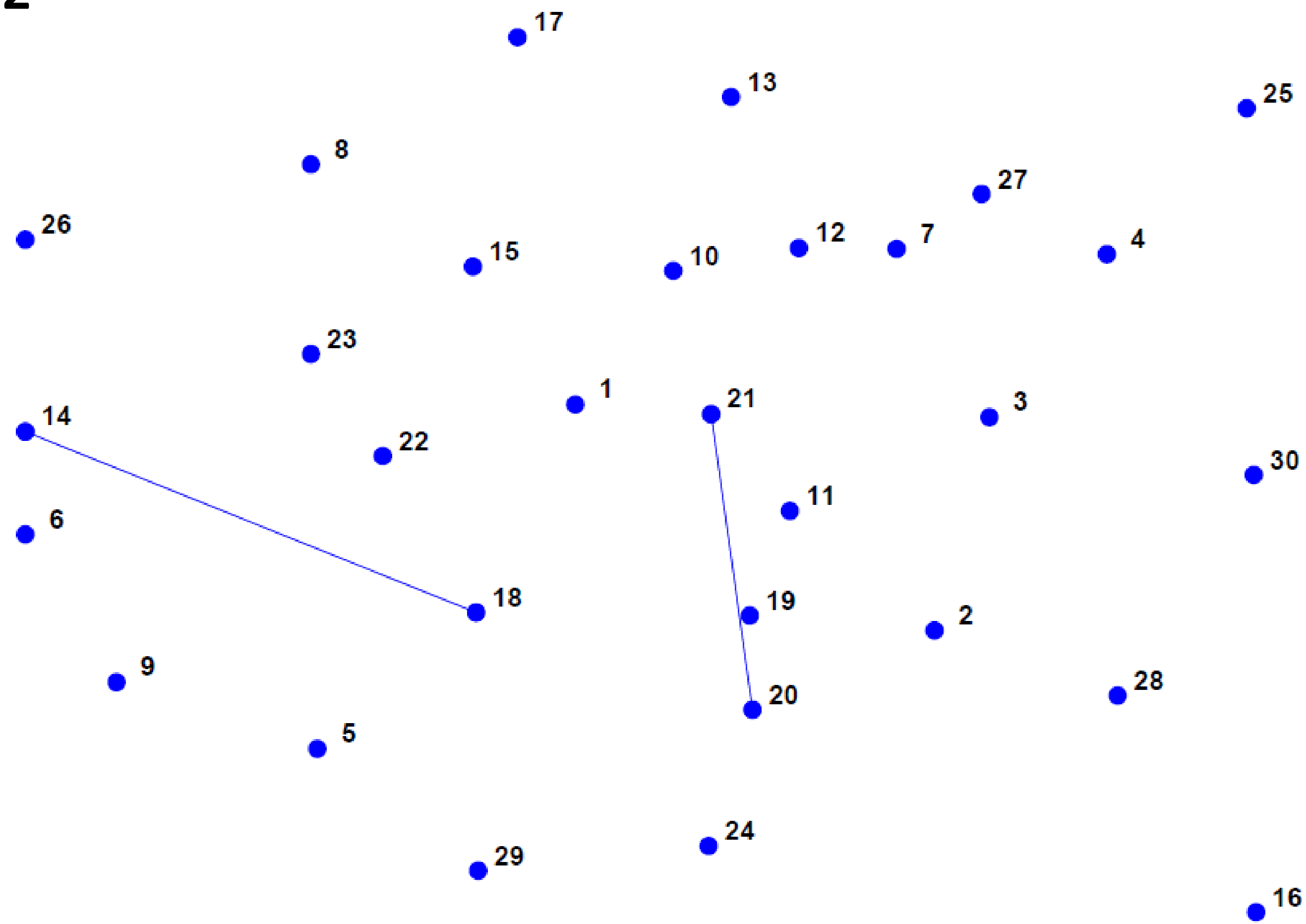
Альфред Реньи

Erdos P., Renyi A. On Random Graphs. – 1959

Случайные графы

Ребро между парой вершин появляется с вероятностью p

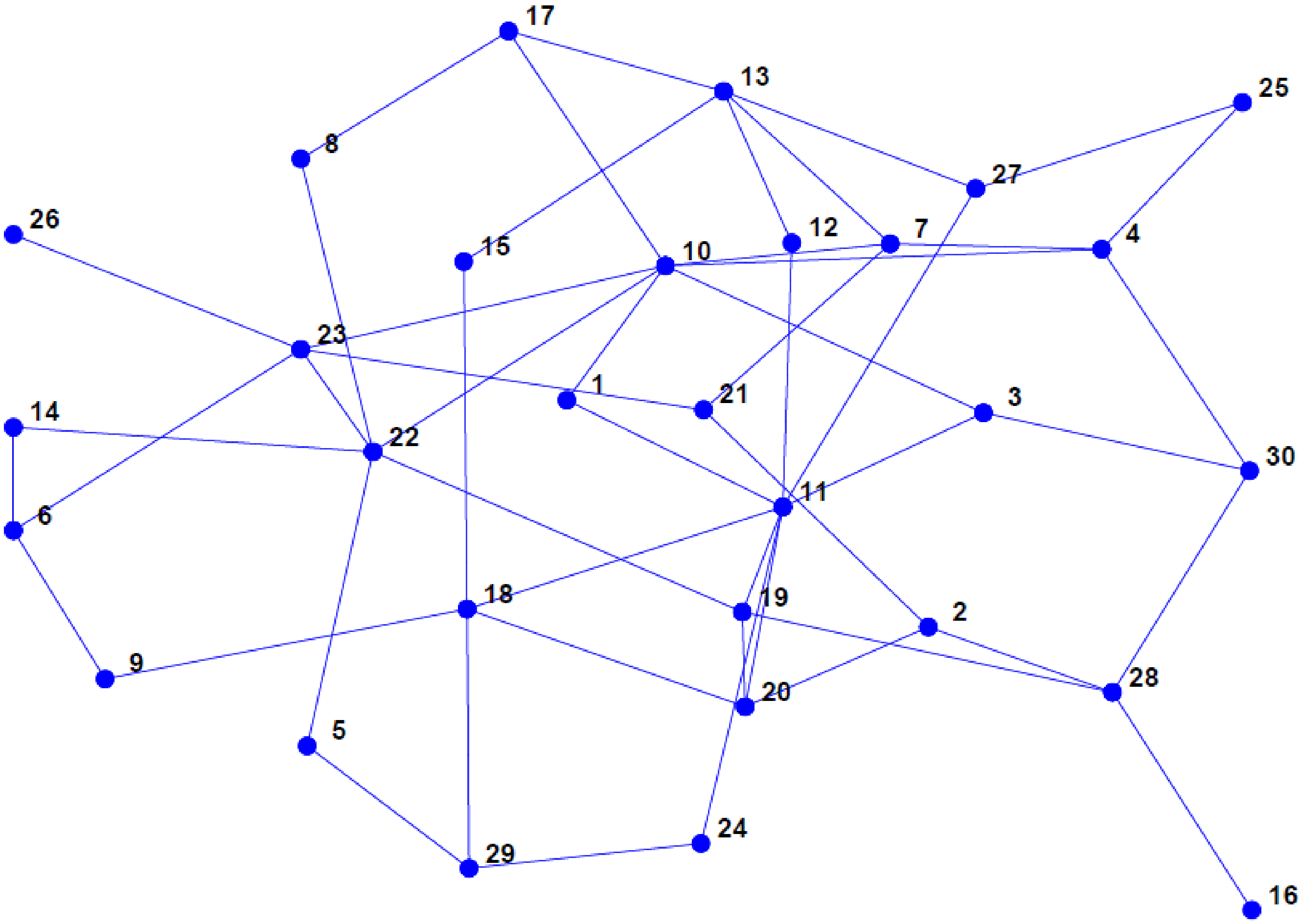
P=0.02



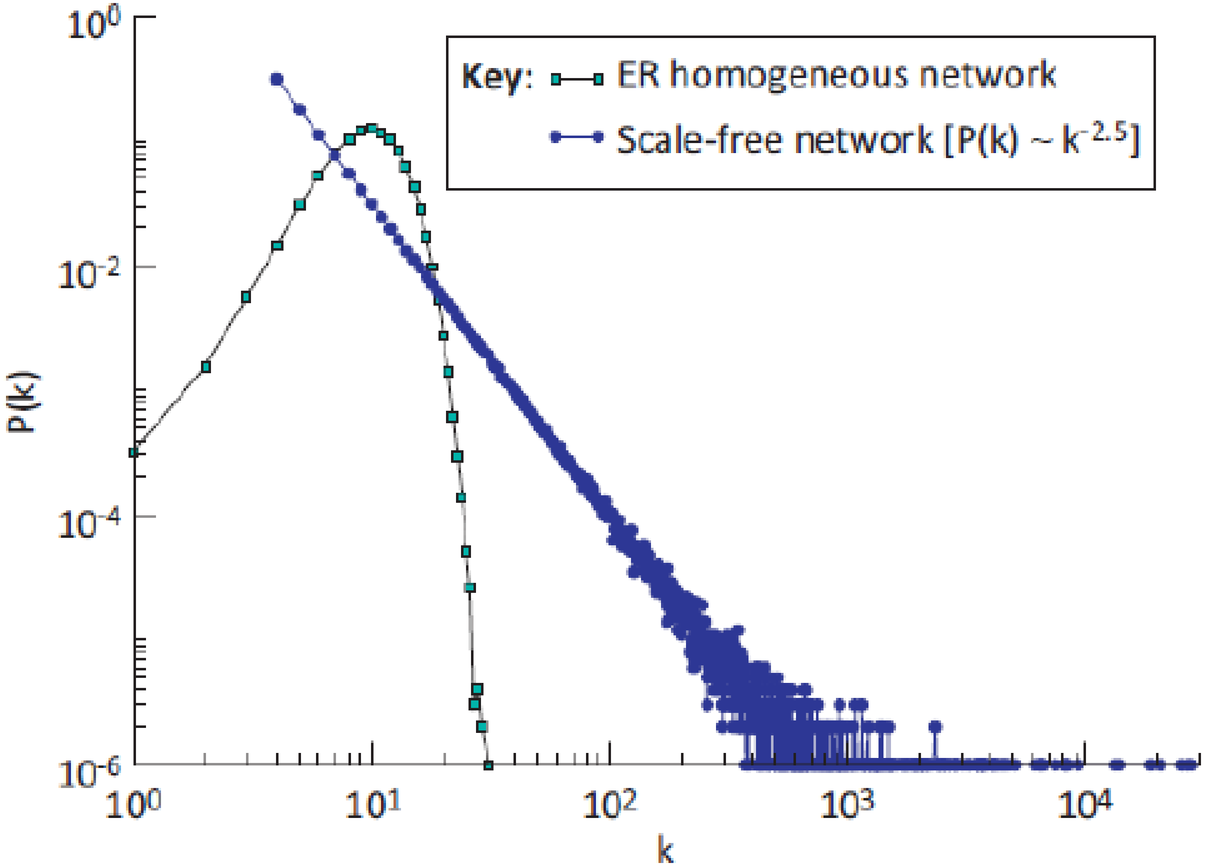
Случайные графы. Связность

Начиная с некоторой вероятности p, случайный граф почти всегда связен.

Пример: p=0.2



Распределение степеней



Безмасштабные сети

$$p(k) \sim k^{-\gamma},$$

$$\gamma > 1$$

Случайные графы

$$p(k) \sim \frac{\lambda^k}{k!} e^{-\lambda}$$

Свойства случайных графов Э-Р

Связность – при достаточно большой плотности ребер

Длина пути – уменьшается с ростом плотности

Распределение степеней – стремится к Пуассоновскому с ростом числа узлов

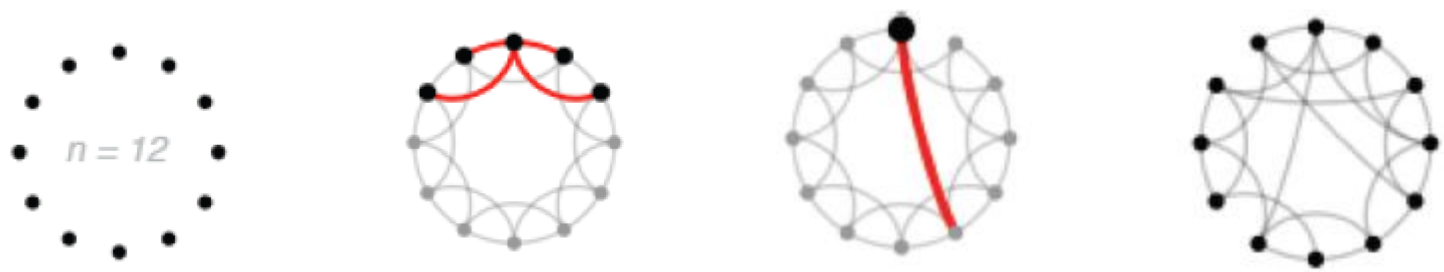
Кластеризация – низкая

Несмотря на то, что свойства случайных графов плохо отражают свойства сложных сетей, их часто используют для моделирования сети с неизвестной топологией

Сети тесного мира

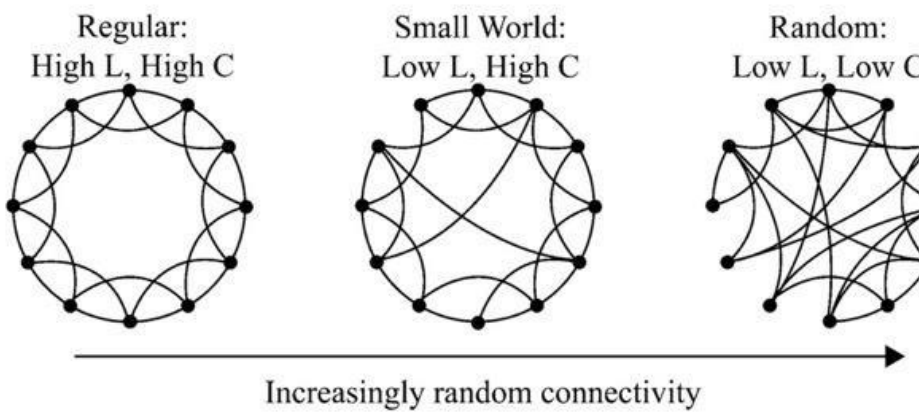
Формирование тесного мира

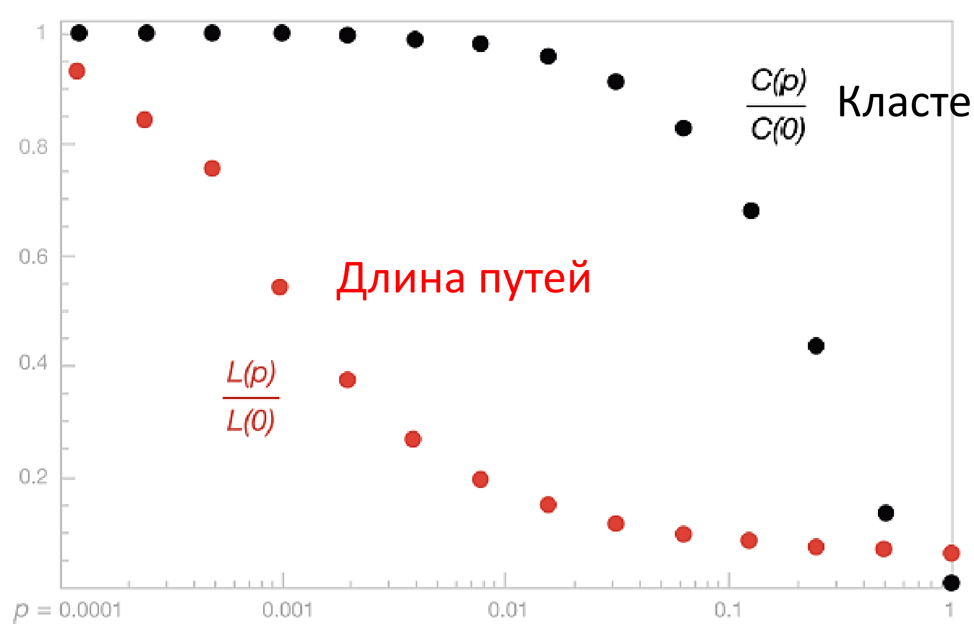
1. Расположим вершины на окружности
2. Соединим каждую вершину с k ближайших соседей
3. С вероятностью p разорвем ребро и соединим со случайной вершиной
4. Повторим п.3 для каждого ребра



D.J. Watts, S.H. Strogatz Collective Dynamics of Small-World Networks, 1998

Сети тесного мира





Кластеризация

регулярный граф p случайный граф

Свойства модели Уоттса-Строгатца

Граф связный, при этом разреженный

Малая длина путей

Высокая кластеризация

Распределение степеней похоже на случайный граф

Похоже на свойства реальных сетей:

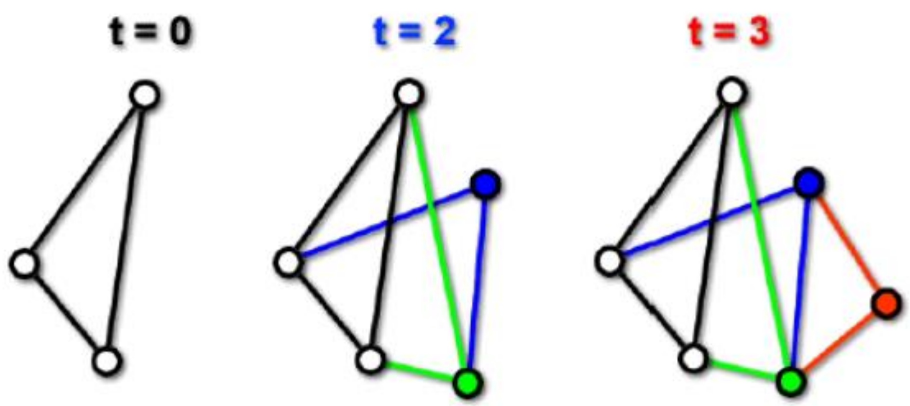
	L_{actual}	L_{random}	C_{actual}	C_{random}
Film actors	3.65	2.99	0.79	0.00027
Power grid	18.7	12.4	0.080	0.005
C. elegans	2.65	2.25	0.28	0.05

Модель предпочтительных присоединений

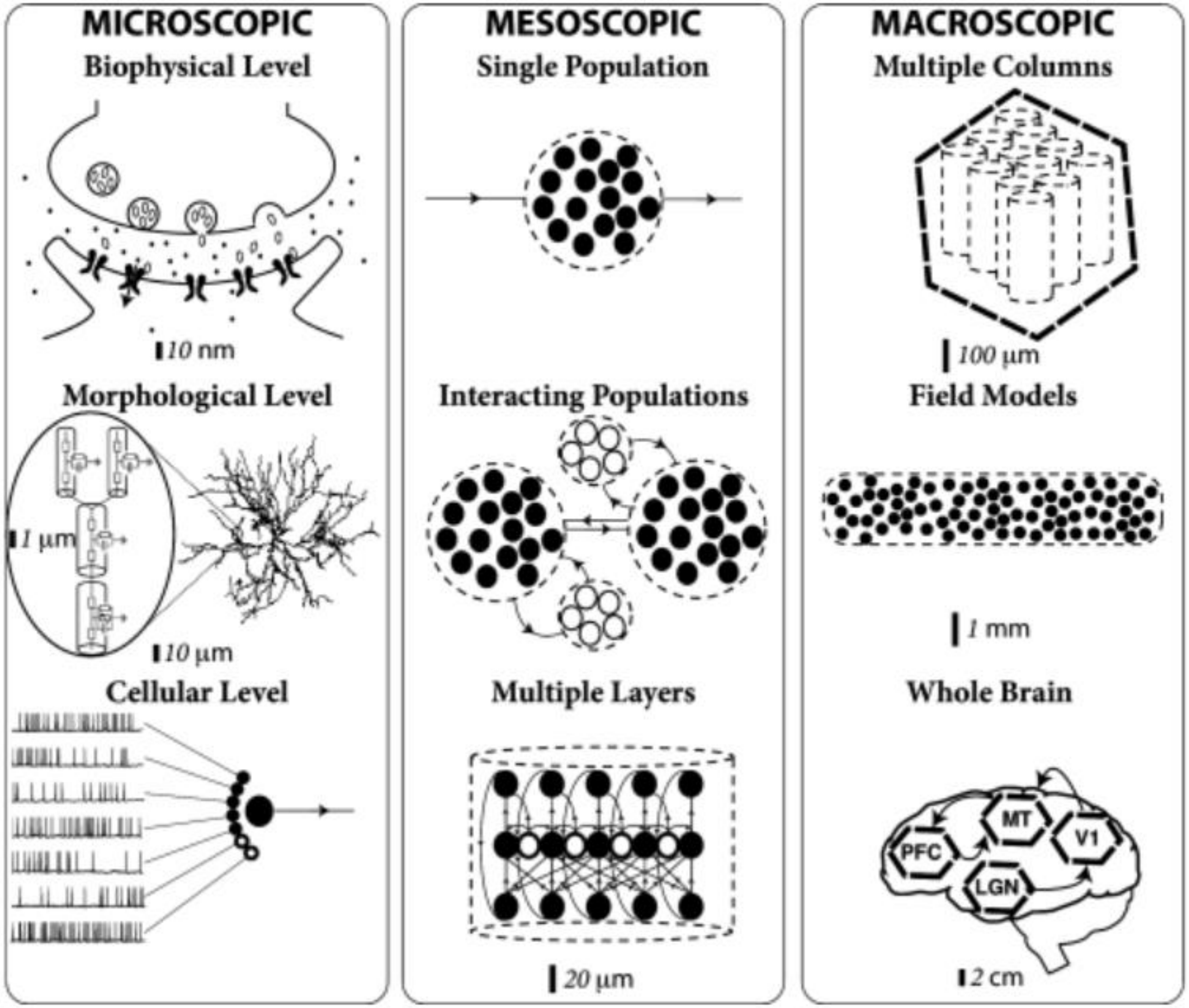
1. Начинаем с m_0 вершин
2. На шаге t добавляется новая вершина с m ребрами
3. Вероятность присоединения ребра к вершине i равна

$$P(k_i) = \frac{k_i}{\sum_{j=1}^{N-1} k_j}$$

k_i – степень вершины i

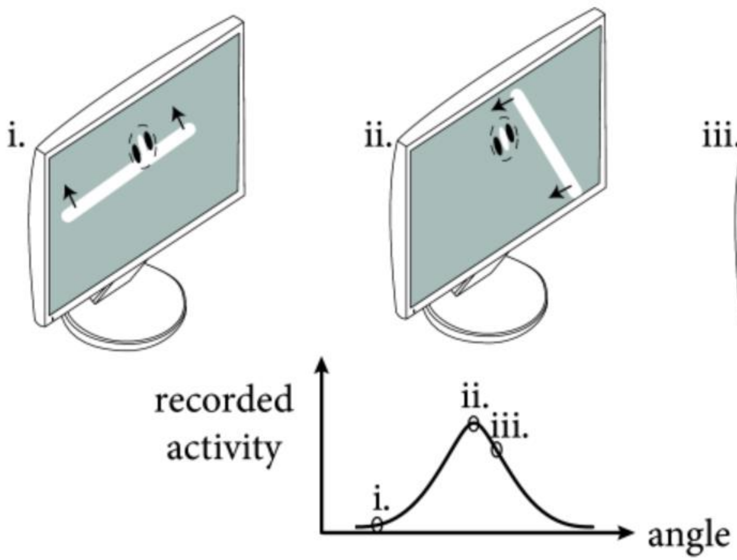


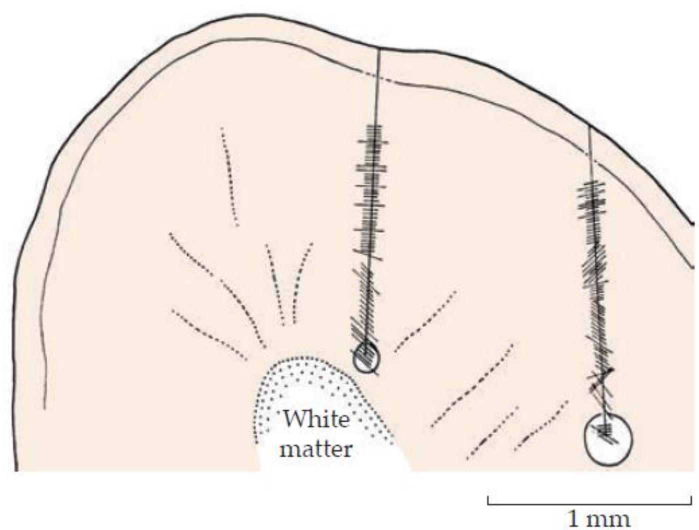
Сетевая организация мозга



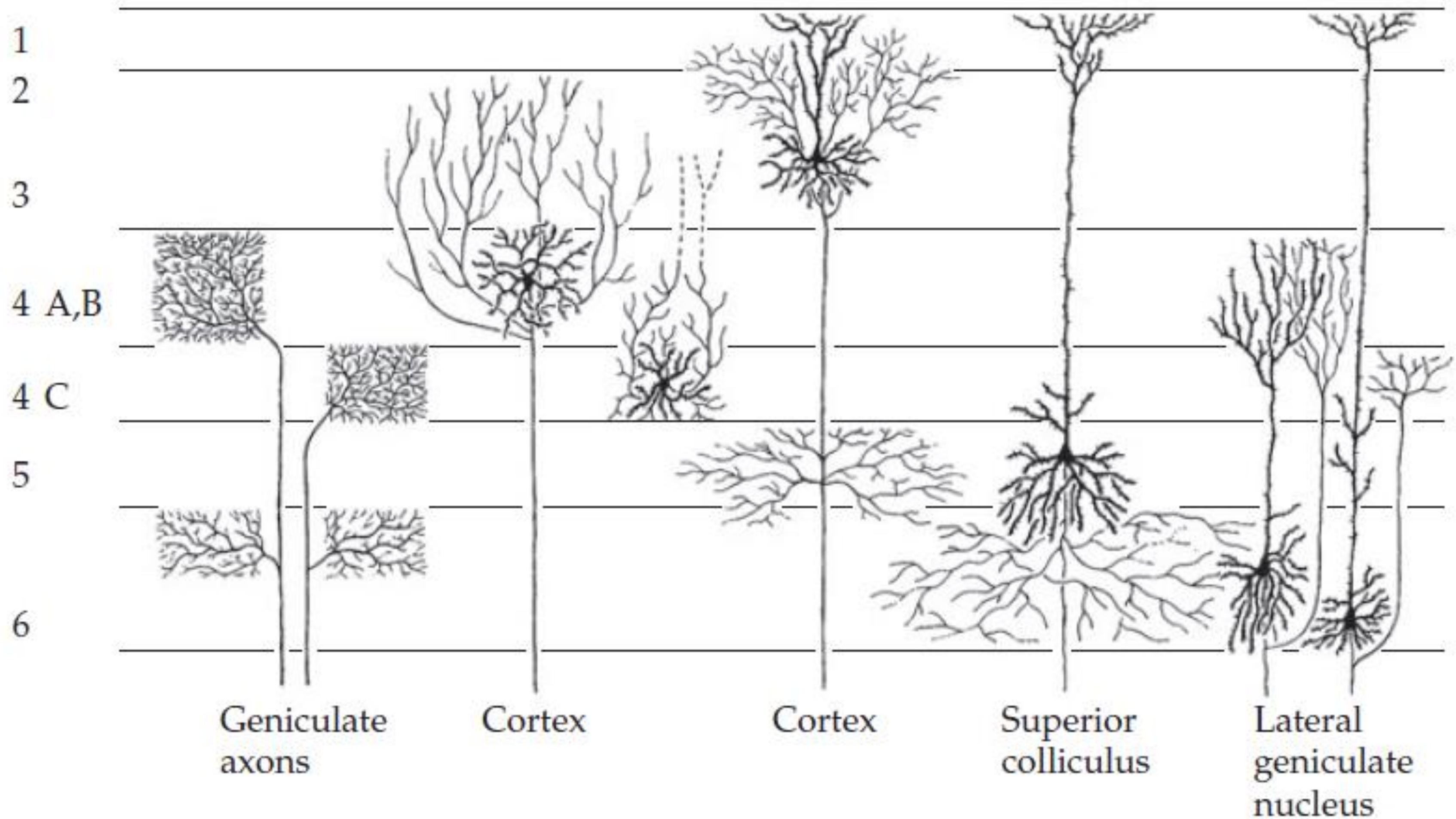
Колонки

Колонка (column, macrocolumn)
Группа нейронов неокортекса, которые расположены рядом и имеют общее рецептивное поле.



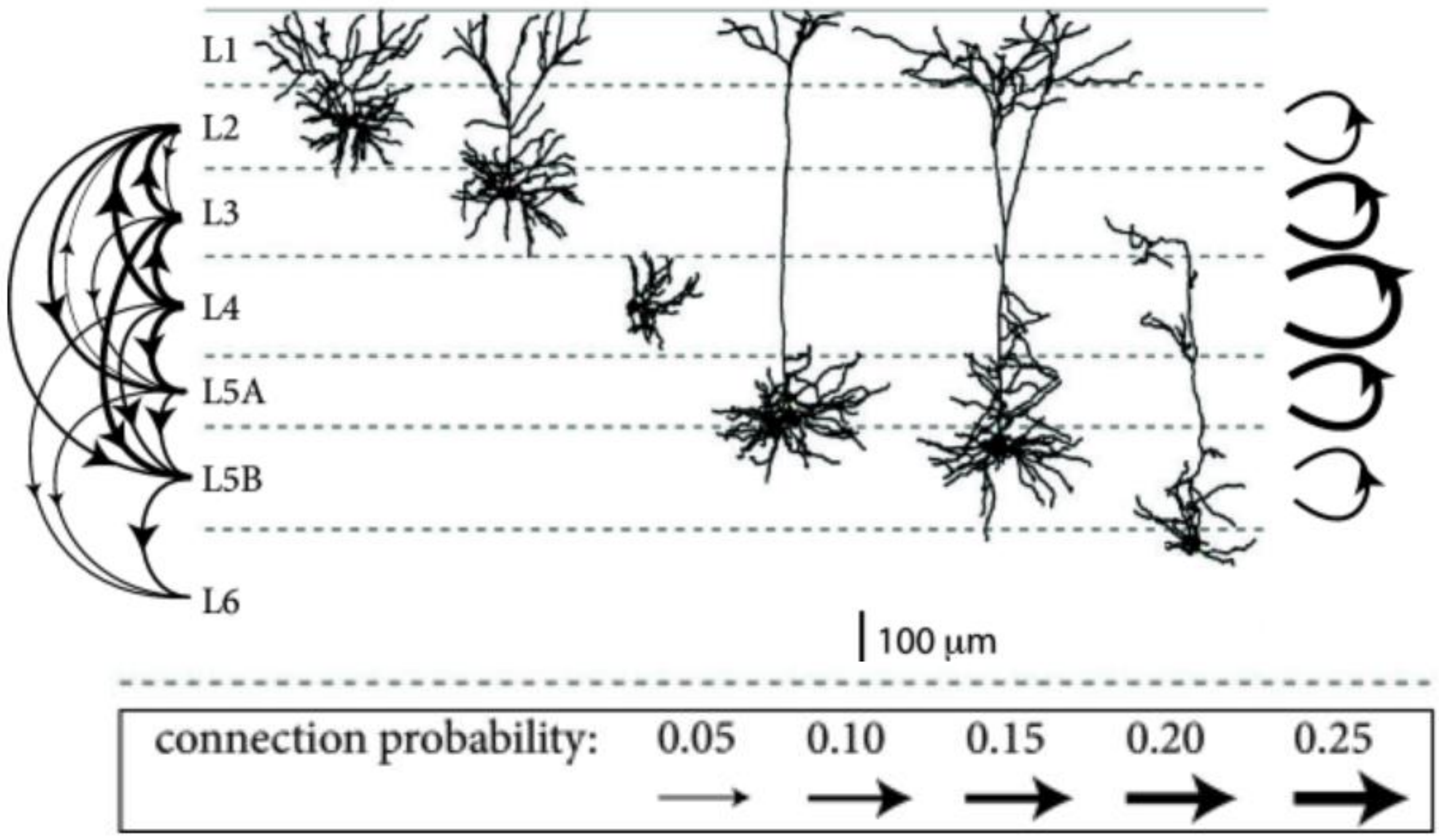


Структура колонки

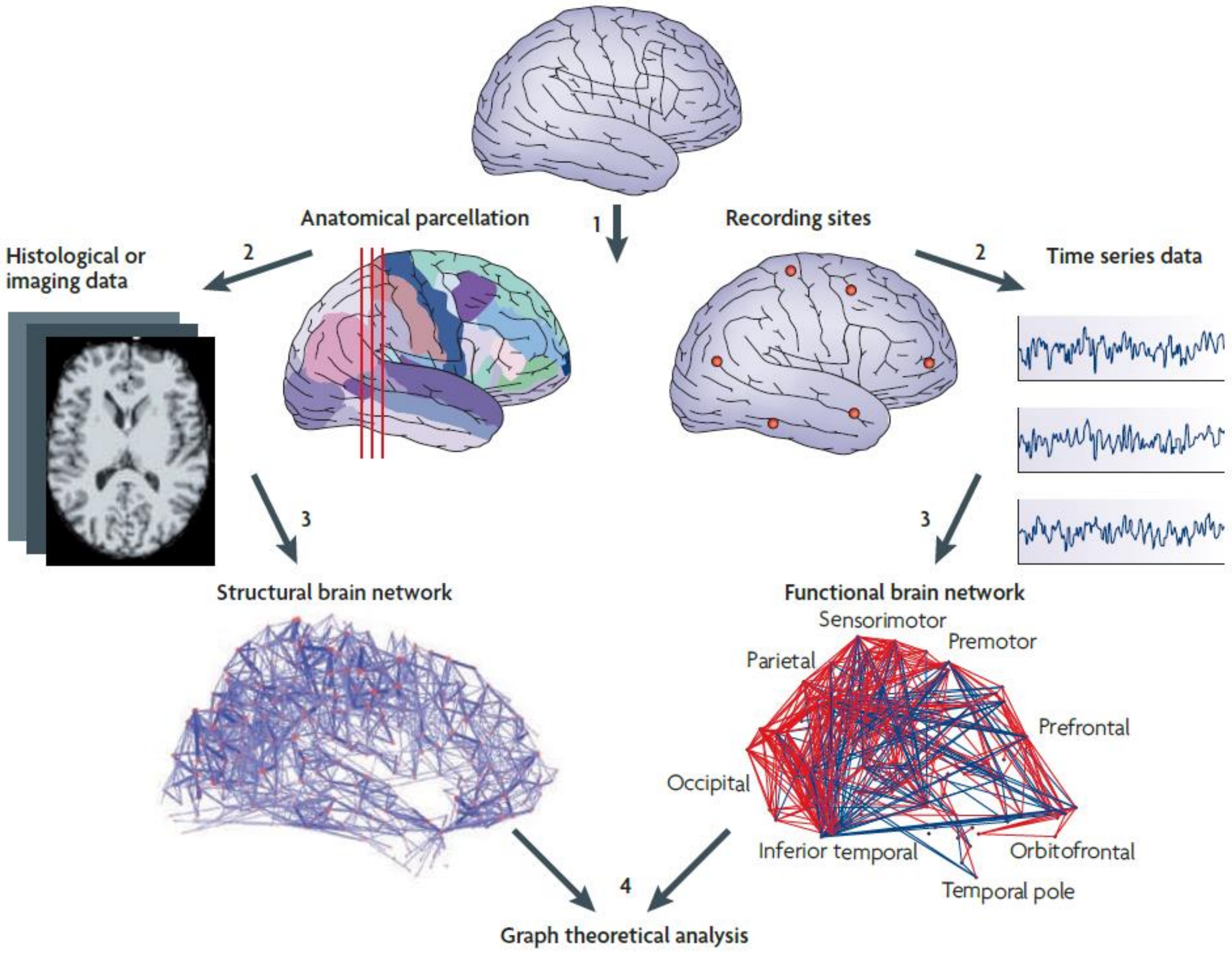


Связность в колонке

Колонки часто моделируют как несколько взаимодействующих популяций нейронов, каждая из которых представлена случайным графом

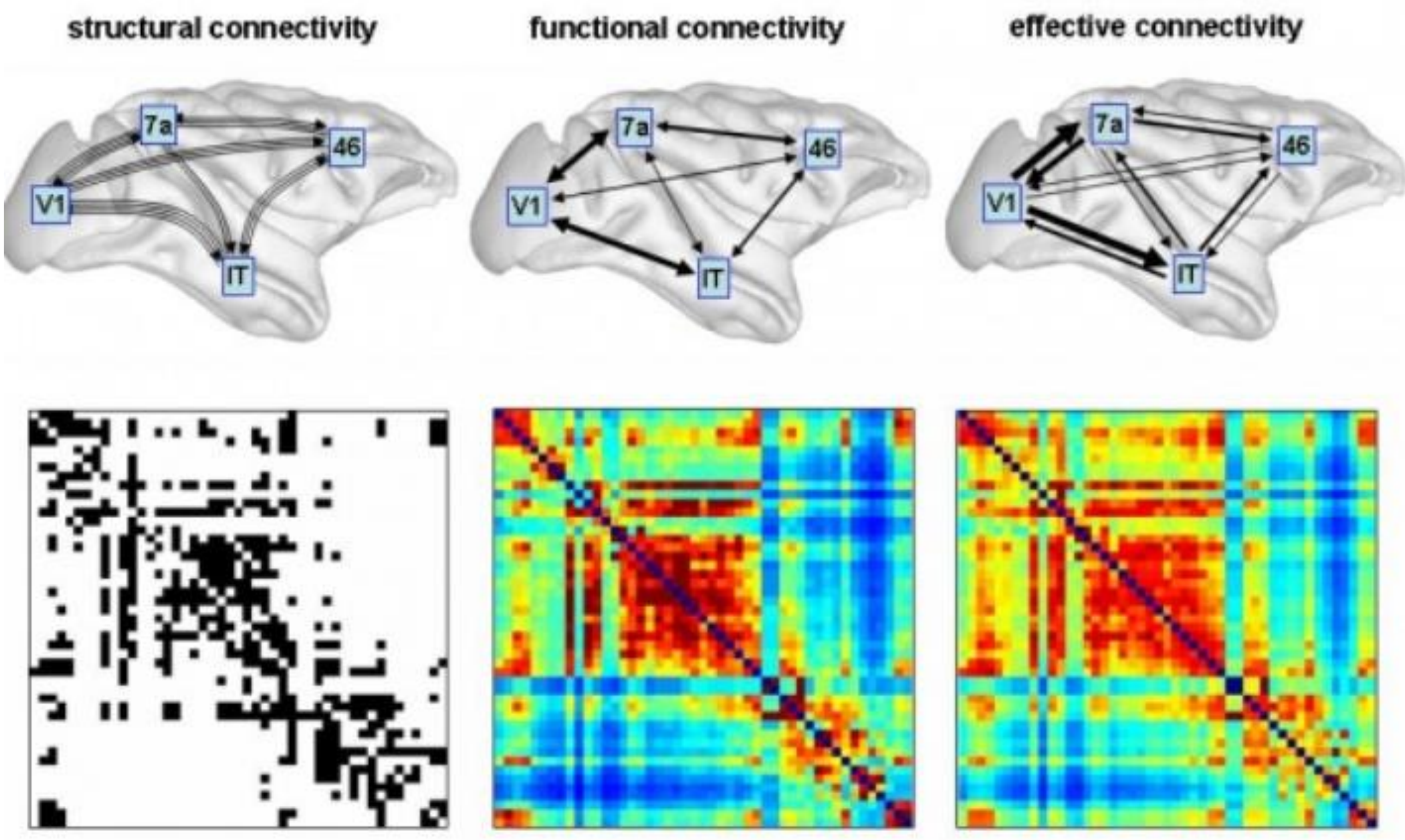


Крупные участки мозга. Коннектом



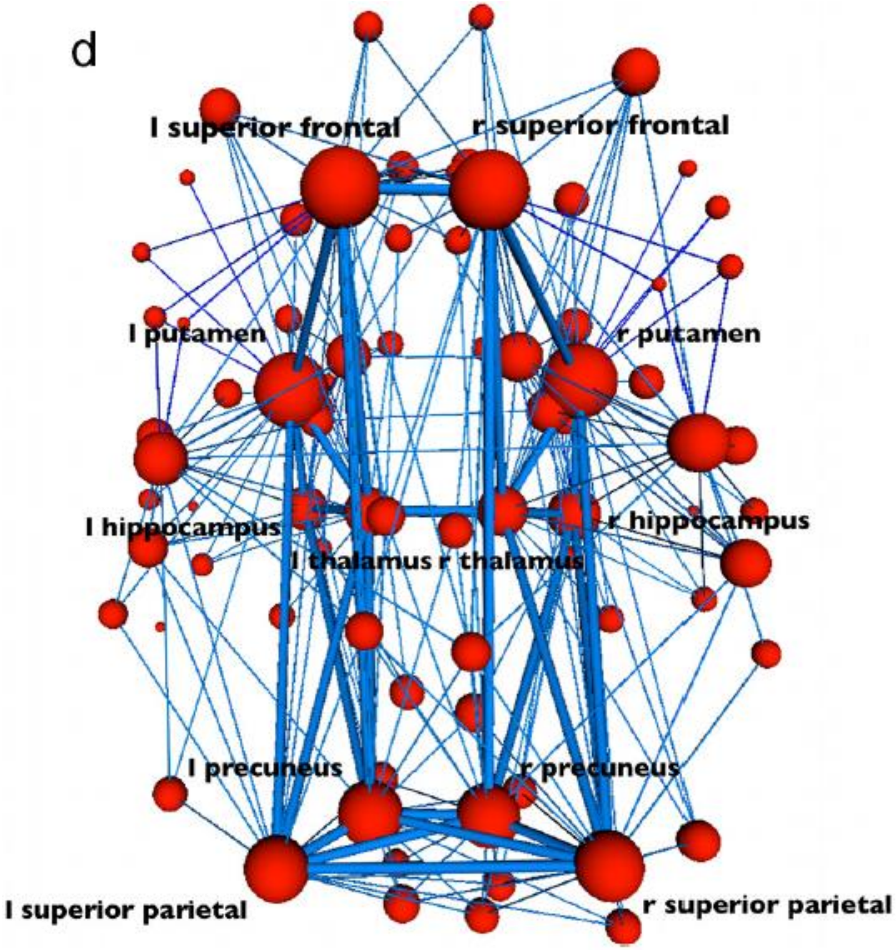
Bullmore, E., & Sporns, O. (2009). Complex brain networks: graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature reviews neuroscience*, *10*(3), 186-198.

Виды связей



Rubinov, M., & Sporns, O. (2010). Complex network measures of brain connectivity: uses and interpretations. *Neuroimage*, *52*(3), 1059-1069.

Коннектом как сложная сеть



Свойства коннектома

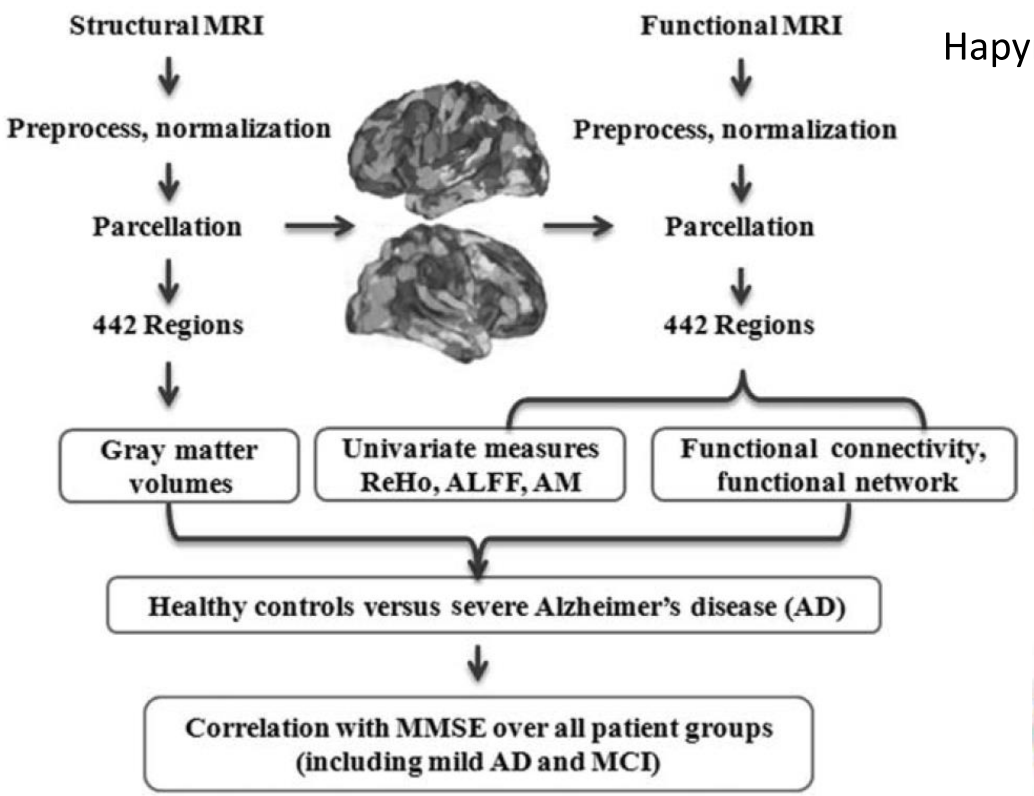
1. Тесный мир
2. Модулярность
3. «Клуб богатых»

Van Den Heuvel, M. P., & Sporns, O. (2011). Rich-club organization of the human connectome. *Journal of Neuroscience*, *31*(44), 15775-15786.

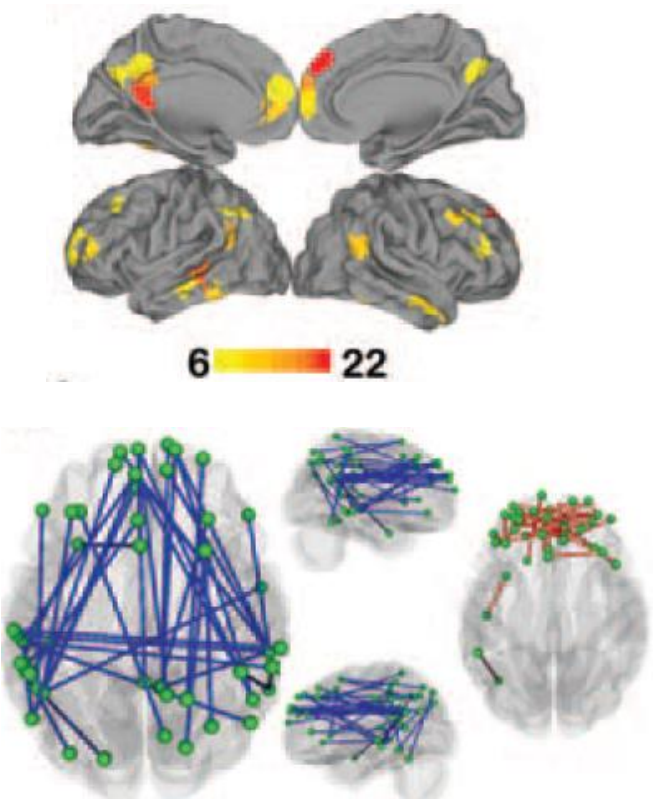
Приложения в медицине

Baronchelli et.al. *Networks in Cognitive Science*. – 2013

Y. Liu et.al. *Impaired Long Distance Functional Connectivity and Weighted Network Architecture in Alzheimer's Disease.* – 2013



Нарушение связности при болезни Альцгеймера



Резюме

Уровни организации мозга

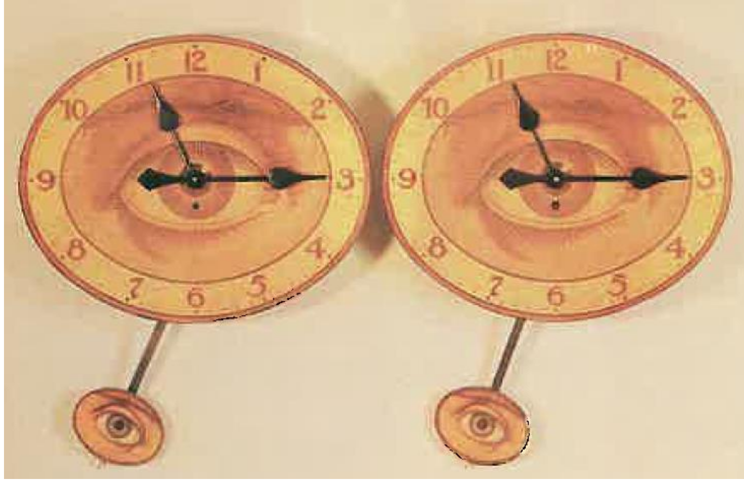
Слои колонок (случайный граф)
Колонки (послойные случайные графы)
Крупные области (коннектом – сложная сети)

Исследовательские вопросы

1. Как происходит синхронизация в такой сети
2. Как влияют повреждения на синхронизацию

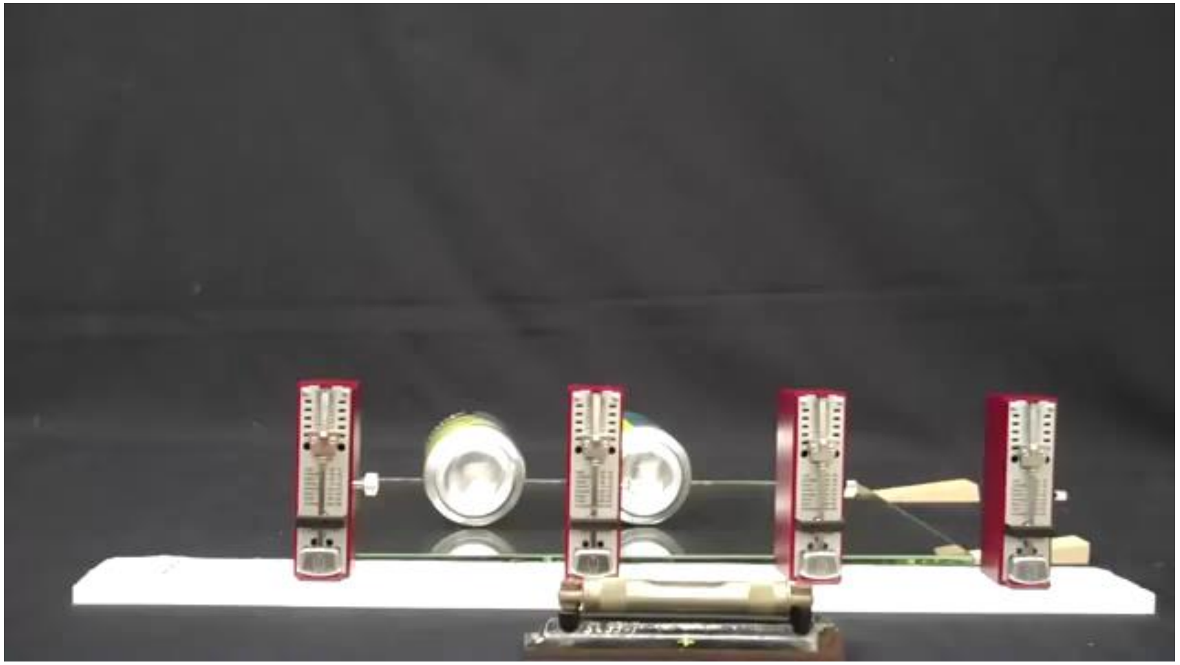
Синхронизация

Первооткрывателем считается Кристиан Гюйгенс, который заметил, что у часов, висящих рядом на стене, маятники всегда начинают раскачиваться синхронно.



S. Strogatz & Y. Stewart *Coupled Oscillators and Biological Synchronization*, Scientific American, 1993

Синхронизация



https://en.wikipedia.org/wiki/File:Wesphysdemo_-_Synchronized_Metronomes.webm

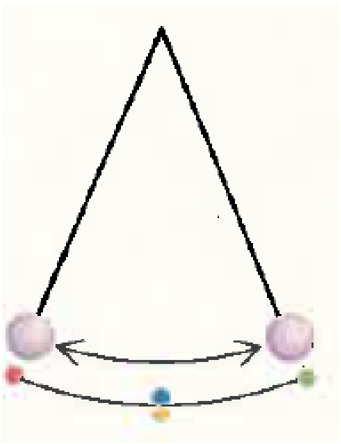
Примеры

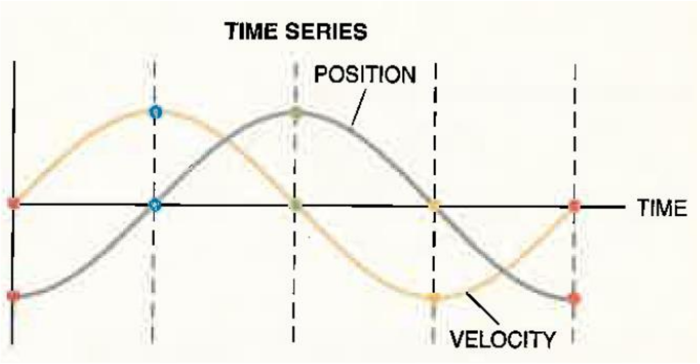
В биологии, химии и физике есть множество примеров, когда отдельные элементы системы синхронизируют свое поведение без внешнего управления

- Мерцание светлячков
- Сокращения клеток сердечной мышцы
- Циркадные ритмы, в которых клетки синхронизируют свои внутренние молекулярные реакции
- Электрогенераторы, подключенные к одной сети
- Колебательные химические реакции (Белоусова-Жаботинского)

S. Strogatz & Y. Stewart *Coupled Oscillators and Biological Synchronization*, Scientific American, 1993

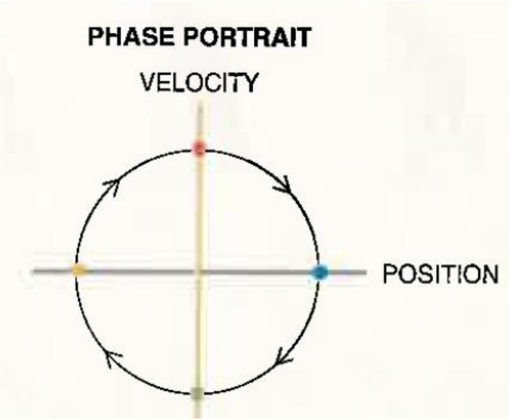
Периодические процессы





Периодический процесс движется по замкнутой траектории в фазовом пространстве

Состояние однозначно описывается *фазой* процесса



Периодически спайкующий нейрон

Изолированный нейрон:

$$\dot{x}_i = f_i(x_i)$$

Если $f_i(x_i)>0$ для $x_i \epsilon [0,1]$, то нейрон спайкует, будучи изолированным от сети

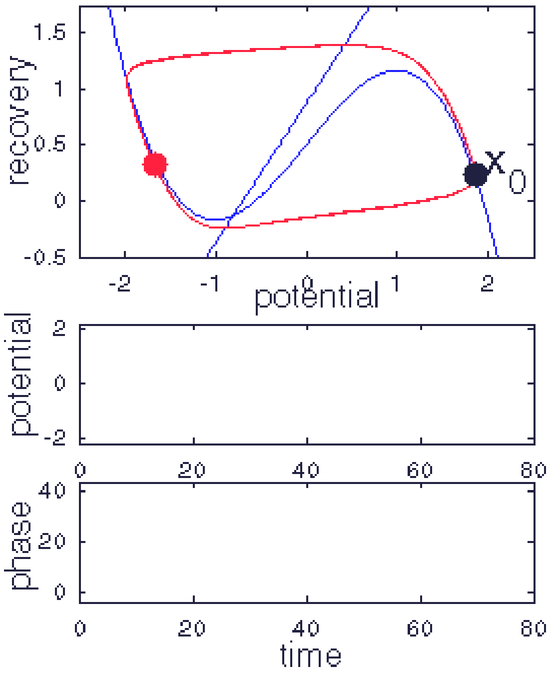
Период:

$$T_i = \int_0^1 \frac{dx}{f_i(x)}$$

Частота:

$$\Omega_i = \frac{2\pi}{T_i}$$

Нейрон ФитцХью – Нагумо:

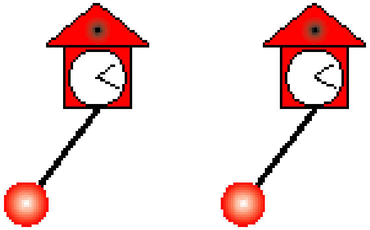


http://www.scholarpedia.org/article/Weakly_coupled_oscillators

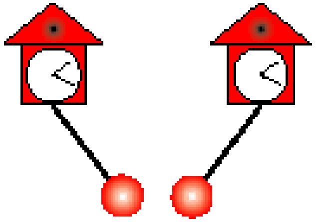
Периодические процессы

Синхронизация – разность фаз между двумя процессами постоянна

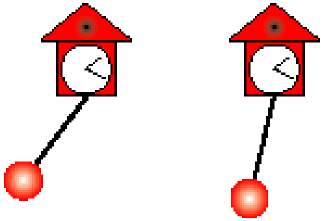
Синфазные колебания



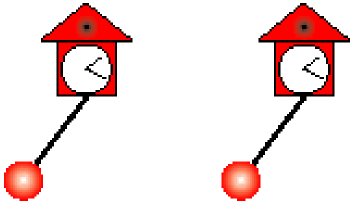
В противофазе



Постоянный сдвиг фаз



Нет синхронизации



Модель Курамото (1975)

$$\dot{\theta}_i = \omega_i + \sum_{j=1}^{N} \Gamma_{ij}(\theta_j - \theta_i), \quad i = 1, \ldots, N$$

θ_i – фаза i-го осциллятора
ω_i – собственная частота i-го осциллятора
Γ_{ij} – функция влияния.

В самом простом случае

$$\Gamma_{ij}(\theta_j - \theta_i) = \frac{K}{N} \sin(\theta_j - \theta_i).$$

S. Strogatz *From Kuramoto to Crawford: exploring the onset of synchronization in populations of coupled oscillators*, Physica D, 2000

Модель Курамото (1975)

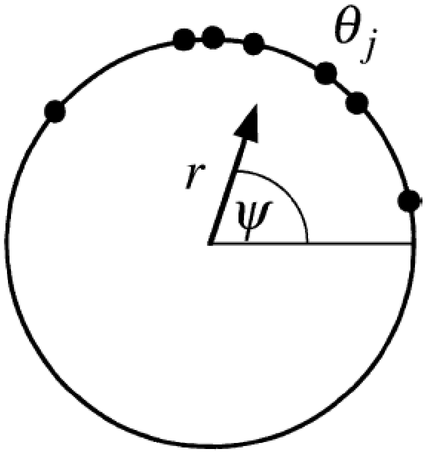
$$\dot{\theta}_i = \omega_i + \frac{K}{N}\sum_{j=1}^{N}\sin(\theta_j - \theta_i), \qquad (1)$$

Пусть g(ω) – распределение собственных частот.
Предполагается, что g(ω) симметрично вокруг Ω - средней частоты:
g(Ω - ω) = g(Ω + ω)

Можно сделать замену $\theta_i \to \theta_i + \Omega t$
Тогда средняя частота равна 0 и g(-ω) = g(ω).
Уравнение (1) остается неизменным

Мера упорядоченности (order parameter)

$$r\,\mathrm{e}^{\mathrm{i}\psi} = \frac{1}{N}\sum_{j=1}^{N} \mathrm{e}^{\mathrm{i}\theta_j}$$



$0 \le r \le 1$ – мера упорядоченности колебаний
Ψ – средняя фаза колебаний

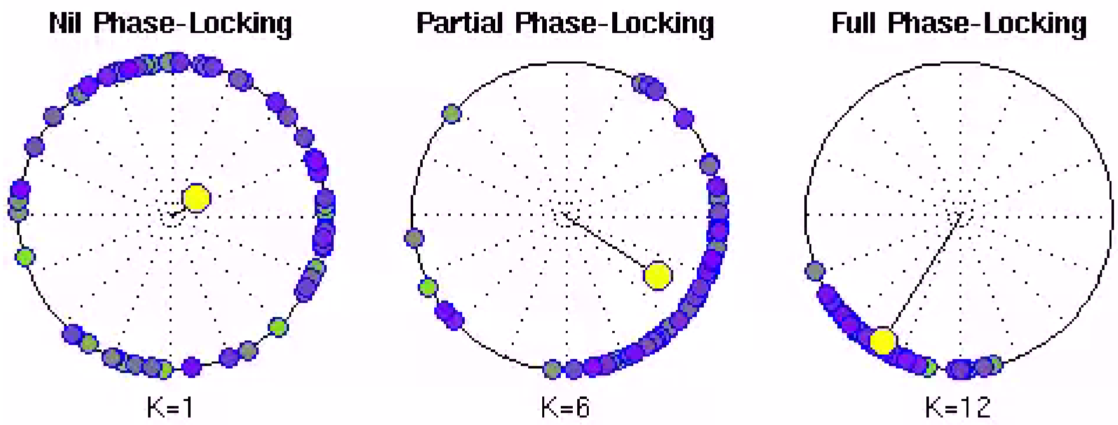
Уравнение (1) теперь можно преобразовать в

$$\dot{\theta}_i = \omega_i + Kr\sin(\psi - \theta_i) \qquad (2)$$

Получается, что на каждый отдельный осциллятор влияют средние значения: *r* и *Ψ*.

Переход от неупорядоченного движения к синхронизации

Kuramoto Oscillators

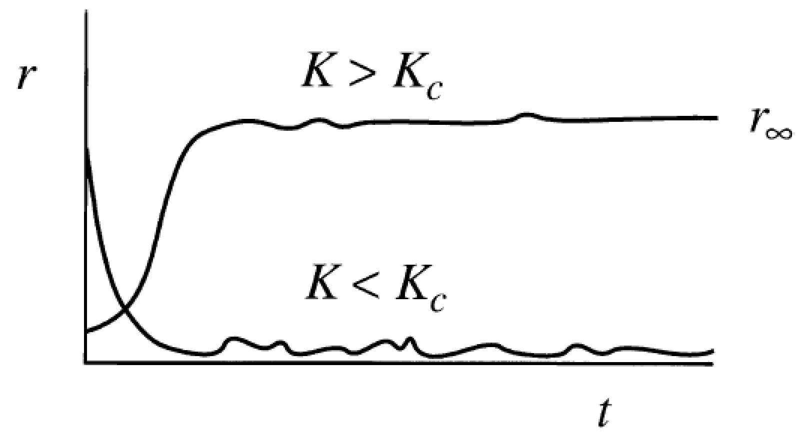


Nil, partial and full phase-locking in an all-to-all network of Kuramoto oscillators. Phase-locking is governed by the coupling strength K and the distribution of intrinisic frequencies ω. Here, the intrinsic frequencies were drawn from a normal distribution (M=0.5Hz, SD=0.5Hz). The yellow disk marks the phase centroid. Its radius is a measure of coherence.

Переход от неупорядоченного движения к синхронизации

Возможные состояния модели:

1. **Неупорядоченное (incoherent)** – фазы осцилляторов распределены равномерно по окружности
2. **Частичная синхронизация** – часть осцилляторов синхронизировалась
3. **Полная синхронизация** – все осцилляторы колеблются с одной частотой

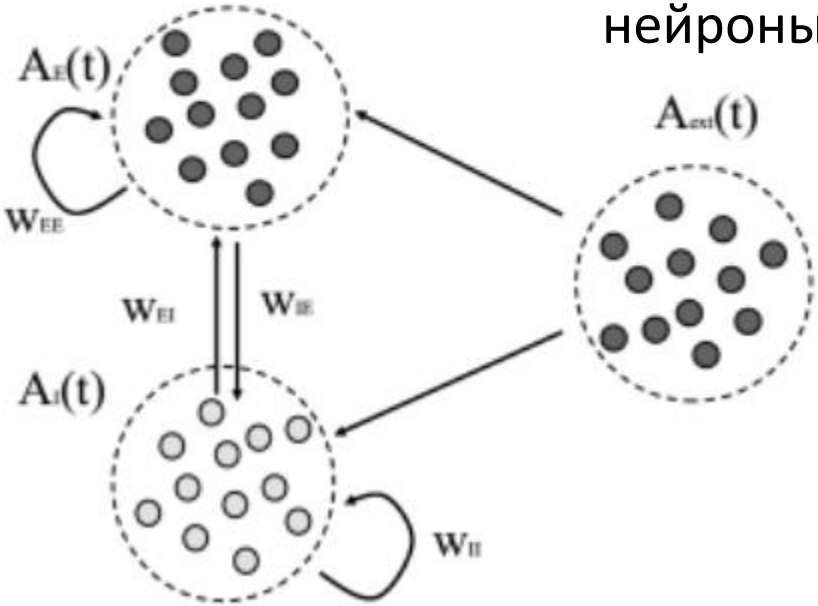


Синхронизация в популяции

Brunel network

Внешние возбуждающие нейроны

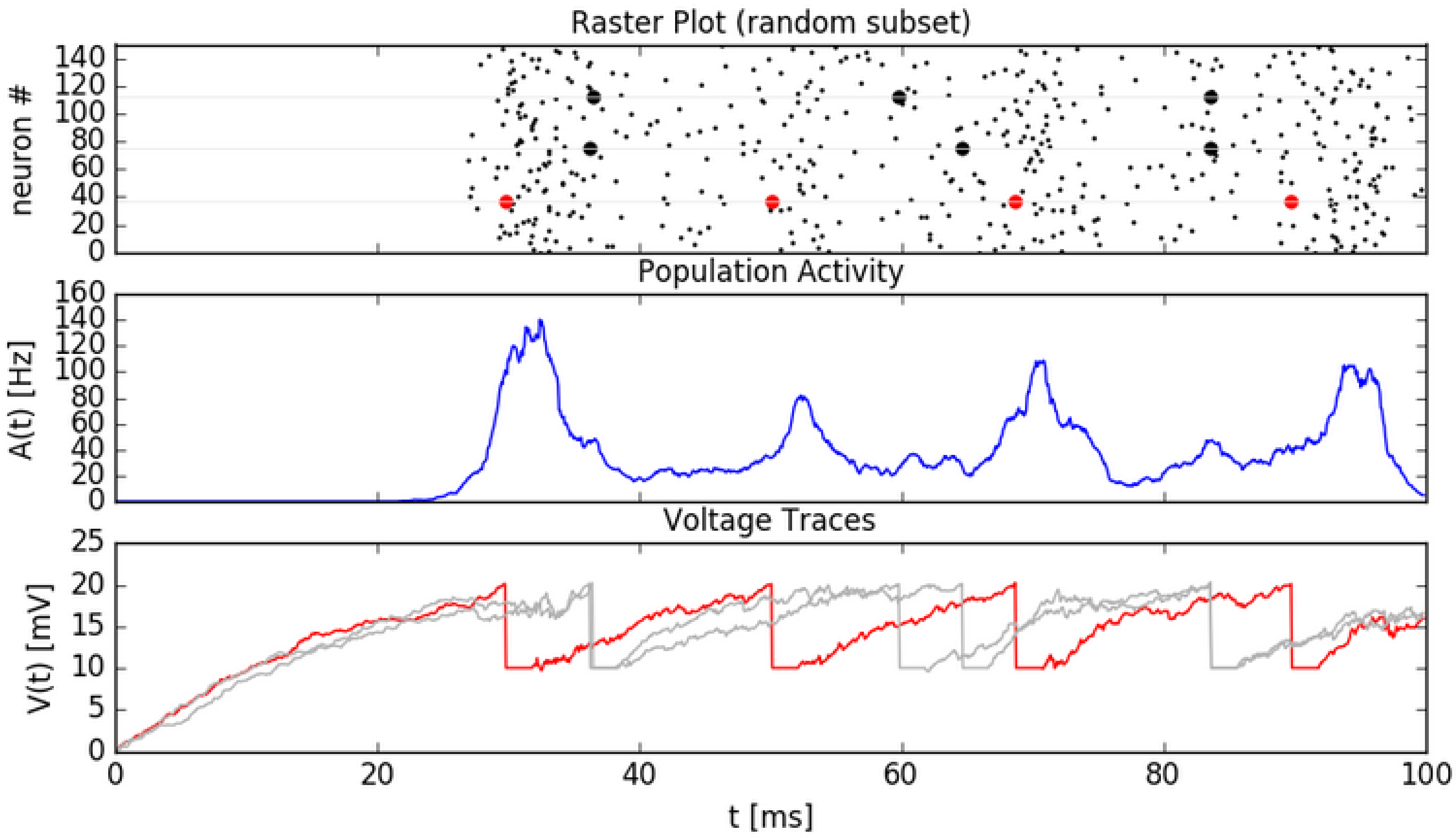
Возбуждающие нейроны N_E



Тормозящие нейроны N_I

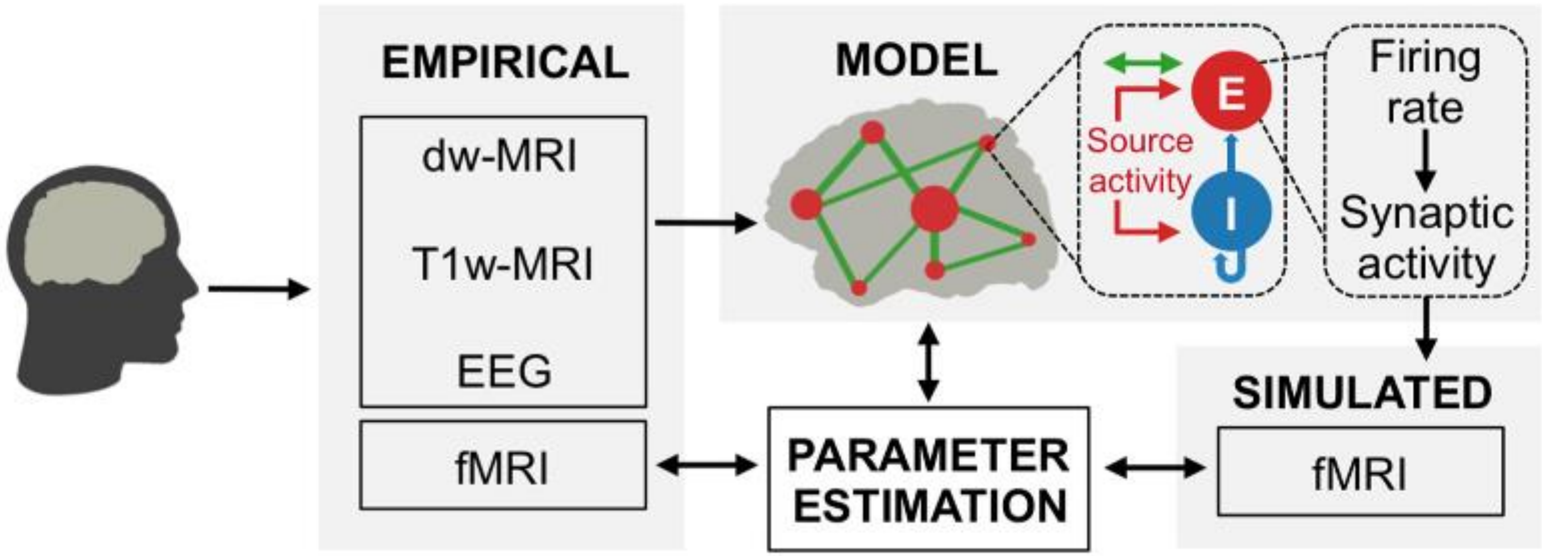
https://neuronaldynamics-exercises.readthedocs.io/en/latest/exercises/brunel-network.html

Синхронизация в популяции



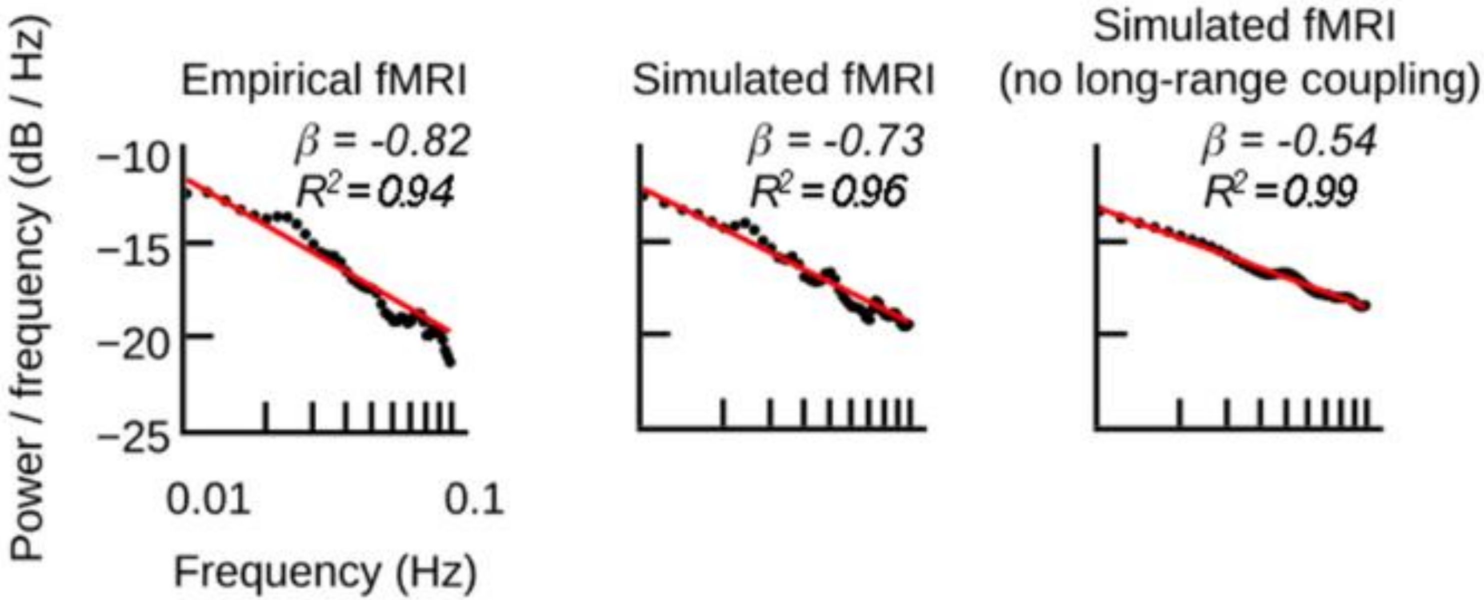
https://neuronaldynamics-exercises.readthedocs.io/en/latest/exercises/brunel-network.html

Приложения. Симуляция ритмов



Schirner, M., McIntosh, A. R., Jirsa, V., Deco, G., & Ritter, P. (2018). Inferring multi-scale neural mechanisms with brain network modelling. *Elife*, *7*, e28927.

Приложения. fMRI <-> EEG



Schirner, M., McIntosh, A. R., Jirsa, V., Deco, G., & Ritter, P. (2018). Inferring multi-scale neural mechanisms with brain network modelling. *Elife*, *7*, e28927.

Заключение

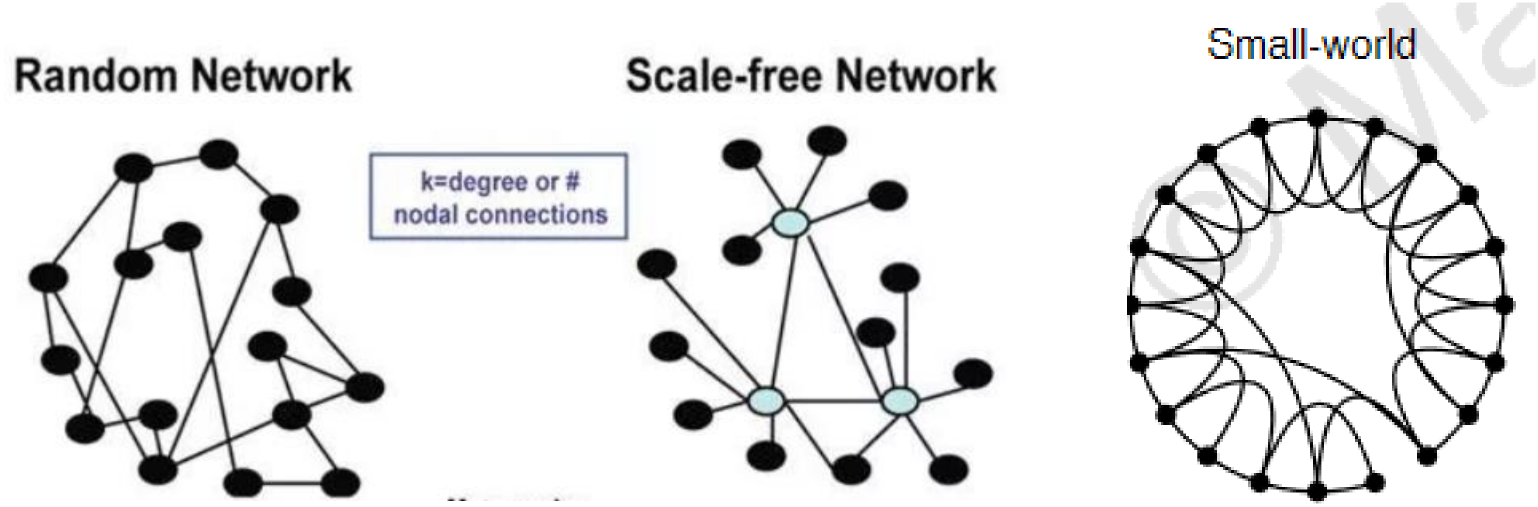
1. Сети мозга обладают характерной топологией
    1. Случайные графы на уровне колонки
    2. Тесный мир и клуб богатых на уровне крупных участков
2. Модели простых I&F нейронов позволяют исследовать синхронизацию в таких сетях
3. Приложения
    1. Моделирование ритмов fMRI, EEG
    2. Диагностика заболеваний?

Исследование нестандартной топологии сети

В сети спайкующих нейронов исследовать возникновение синхронных колебаний. Создать сеть со сложной топологией:

scale-free или small-world.

Исследовать, какое влияние на синхронизацию оказывает расположение нейрона в сети.

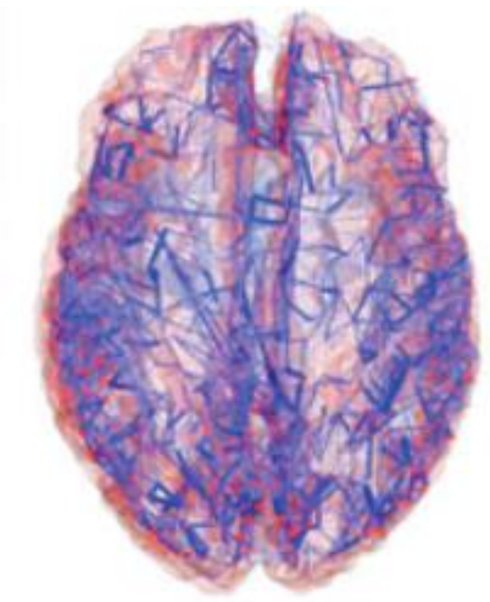


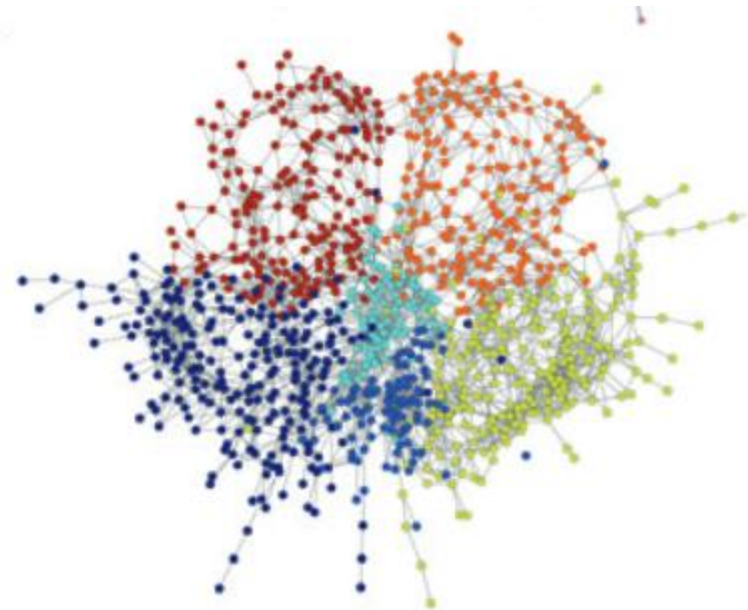
Roxin, A., Riecke, H., & Solla, S. A. (2004). Self-sustained activity in a small-world network of excitable neurons. *Physical review letters*, *92*(19), 198101. https://arxiv.org/pdf/nlin/0309067.pdf

Исследование нестандартной топологии сети

Мотивация: мозг это сеть «тесного мира», а не случайный граф.

Сети тесного мира позволяют получить короткое расстояние между узлами при небольшом числе связей





Sporns, O. (2011). The human connectome: a complex network. *Annals of the new York Academy of Sciences*, *1224*(1), 109-125.