

Dinamika sistema tipičnih neurona sa šumom i sinaptičkim kašnjenjem

Nikola Burić

Institut za Fiziku, Univerzitet u Beogradu

August 31, 2010

PLAN:

- Tipični neuron: Eksitabilnost, Spiking i Bursting (nećemo pre-
voditi);

Hodchin-Huxley, Mnogo strukturno različitih neuronski ćelija ali rela-
tivno malo generičkih modela. Pojam tipičnog ponašanja (generičnosti)
u teoriji dinamičkih sistema.

-Primeri modela: FitzHugh (excitable) and Hindmarch-Rose(burst-
ing); Šum

-Sinapse: hemijska i električna; time-delay

Šum i time-delay su neizbežni pri modelovanju kompleksnih sistema,
uvode razne matematičke finese i odgovorni su za realne fenomene.

-Osnovni efekti kod kuplovanih sistema neurona:

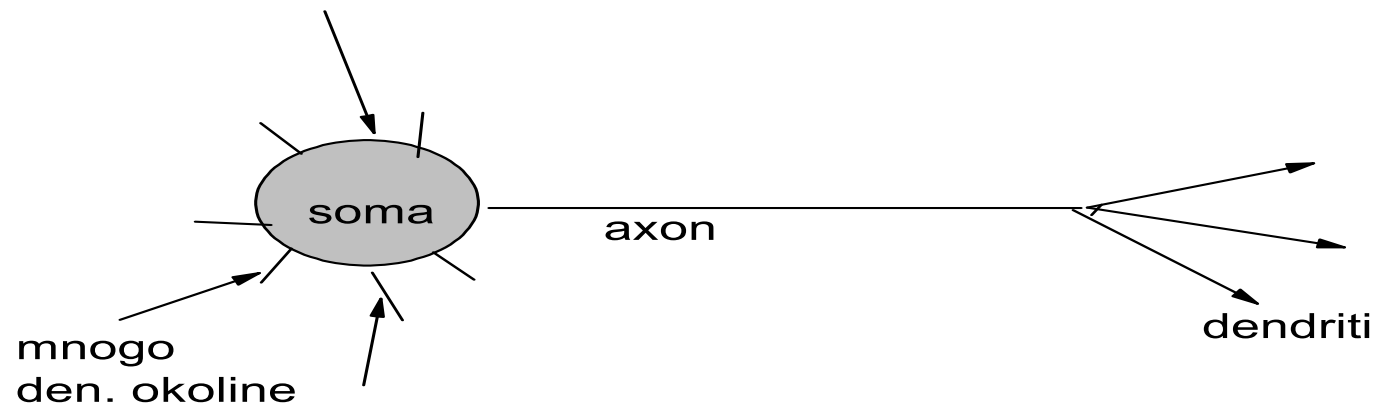
-Stabilnost stacionarnog stanja; Amplitudna smrt usled sinaptičkog
kašnjenja; Stabilnost sinhronizacije i tipovi sinhronizacije.

-Mean field; Mreže sa netrivialnom topologijom ; Modeli učenja

-Localna stabilnost i bifurkacije DDE (D. Ranković)

-Globalna stabilnost (sinhronizacije) SDDE (N. Vasovic)

-Koherencija indukovana šumom i kasnjenje (K. Todorović)



Vazan je jedino potencijal membrane

Figure 1: Neuron

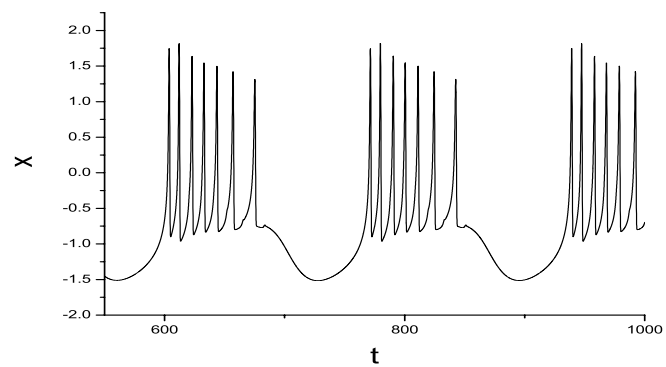
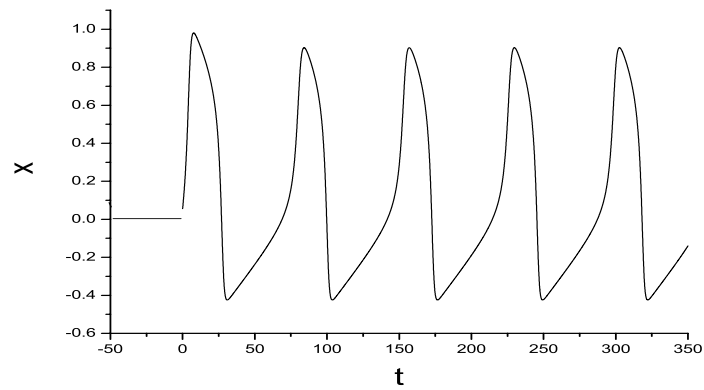
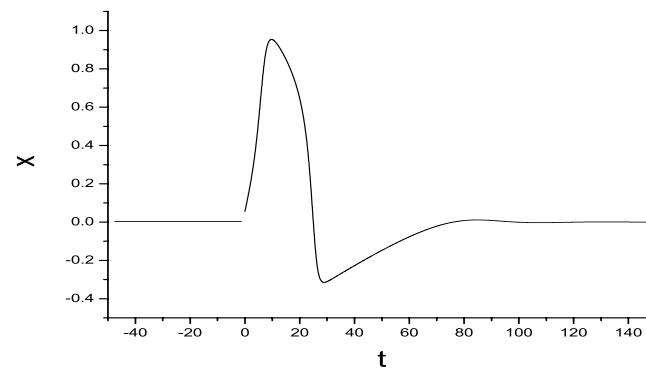
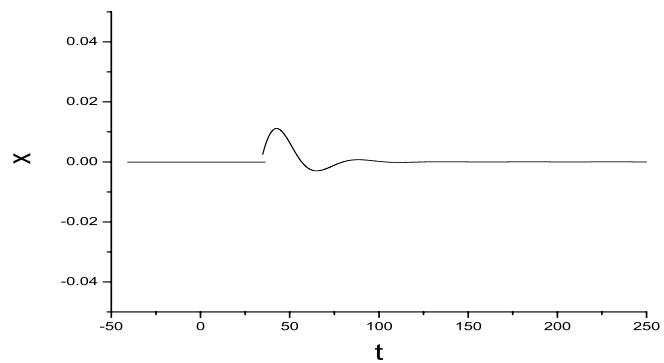


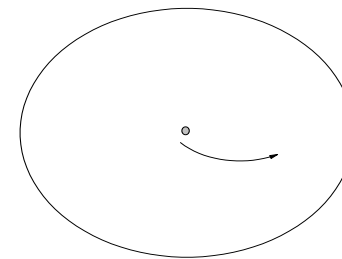
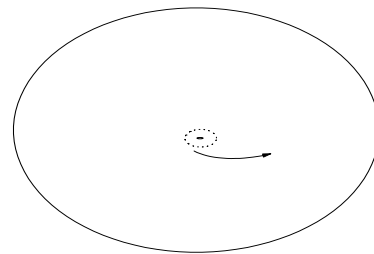
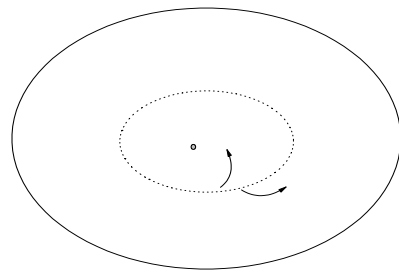
Figure 2: Excitability, Spiking, Bursting

Dva pojma stabilnosti:

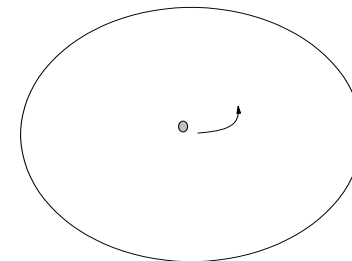
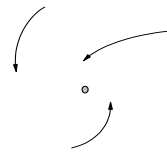
-Stabilnost na varijaciju početnih uslova

-Strukturna stabilnost

Modele neurona možemo podeliti na strukturno stabilne klase (po tipu bifurkacije) u kojima je stabilan jedan od tipova dinamike (nastao odgovarajućom bifurkacijom).



Hopf subcritical



Hopf supercritical

Figure 3: Hopf: Tip II

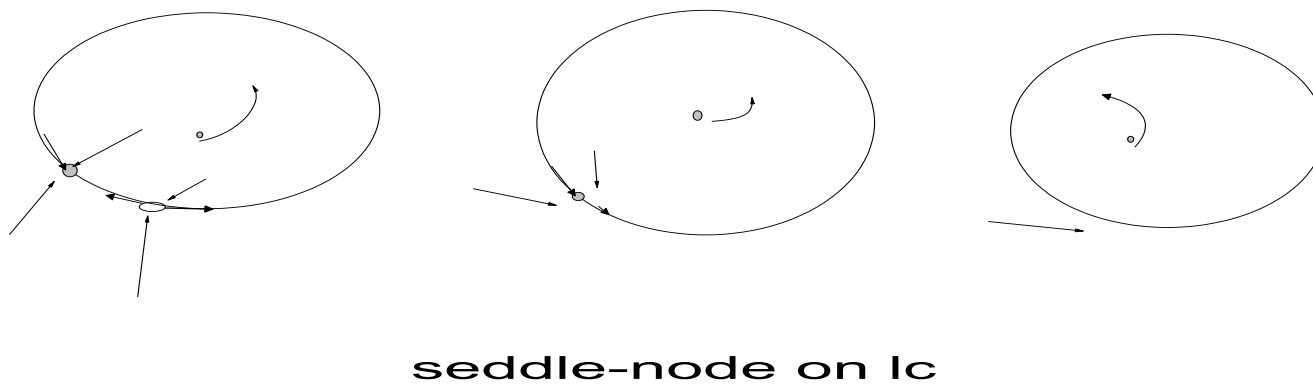
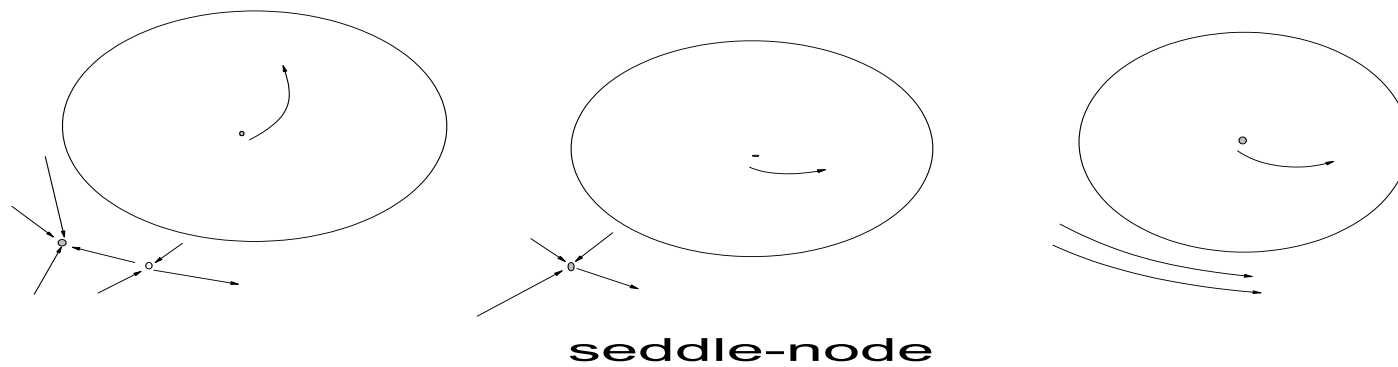


Figure 4: Sedlo-čvor na lc: Tip I

-FitzHugh-Nagumo model ekscitabilnog (Hopf) sistema

$$\begin{aligned} dx &= (-x^3 + (a + 1)x^2 - ax - y + I)dt + x\sqrt{2D}dW, \\ dy &= (bx - \gamma y)dt. \end{aligned} \quad (1)$$

a, b i γ unutrašnji parametri, I , spoljašnji parametar (pobuda). x je ekscitabilna promenljiva (potencijal membrane) a y je sve ostalo (recovery variable).

Hindmarch-Rose fast-slow model bursting (elliptic) sistema

$$\begin{aligned} dx &= (y + 3x^2 - x^3 - z + I)dt + x\sqrt{2D}dW, & dy &= (1 - bx^2 - y)dt, \\ dz &= -rzdt + rS(x - C_x)dt, \end{aligned} \quad (2)$$

x, y su brze promenljive a z kontroliše bursting.

Stohastične perturbacije su modelovane **aditivnim** ili **multiplicativnim** belim šumom $\sqrt{2D}dW$, gde $dW : dW^2 = dt$ je stohastički inkrement Wiener-ovog procesa.

Osnovni efekti kuplovanja elementarnih sistema

-Kuplovani elementarni sistemi

- Elementarni sistem može biti jedan neuron ili grupa neurona koji se ponašaju kao eksitabilan, spiking ili bursting system.

-Stabilnost stacionarnog stanja

-Bifurkacije u periodično ili komplikovanije ponašanje (periodični ili haotični spiking ili bursting).

-Stabilnost sinhronizacije (fazna sinh., tačna sinh., generalisana sinh. itd...)

Kuplovanje sinapsama

-Dva tipa kuplovanja-sinapsi: Hemijska i električna. Komplikovana dinamika: Uvodi se efektivno vremensko kašnjenje (time-delay).

Električna (gap junction, diffusive): je opisana sa

$$f(x_i, x_j^\tau) = -g [x_i(t) - x_j(t - \tau_{ij})] \quad (3)$$

Varijabilni parametar g je konstanta kuplovanja između i -tog (posmatranog) neurona u trenutku t i j -tog neurona u nekom prethodnom trenutku $t - \tau_{ij}$.

Hemijska: recimo FTM interakcija je opisana funkcijom

$$f(x_i, x_j^\tau) = -g(x_i - V_s) \frac{1}{1 + \exp[-k(x_j^\tau - \theta_s)]}, \quad (x_j^\tau(t) \equiv x_j(t - \tau)) \quad (4)$$

Osnovni opšti model

Totalni sistem je opisan sistemom Itô-SDDE sledećeg oblika:

$$dx^i = f_i(x^i, (x^i)^{\tau_i})dt + g_i(x^i)dW_i + \sum_{i,j} h_{i,j}(x^i, (x^j)^{\tau_{i,j}})dt.$$

Na primer:

$$\begin{aligned} dx_1 &= (-x_1^3 + (a+1)x_1^2 - ax_1 - y_1 + c(x_1 - x_2^\tau))dt + DdW \\ dy_1 &= (bx_1 - \gamma y_1)dt \\ dx_2 &= (-x_2^3 + (a+1)x_2^2 - ax_2 - y_2 + c(x_2 - x_1^\tau))dt + DdW \\ dy_2 &= (bx_2 - \gamma y_2)dt, \end{aligned} \tag{5}$$

ili

$$\begin{aligned} dx^i(t) &= [-x^i(t) + \mu \sin(x^i(t - \tau_1)) + c(x^{i-1}(t - \tau_2) + x^{i+1}(t - \tau_2) - 2x^i(t))] dt \\ &+ x^i(t)\sqrt{2D}dW, \quad i = 1, \dots, N, \quad x^0 \equiv x^N, \quad x^{N+1} \equiv x^1 \end{aligned} \tag{6}$$

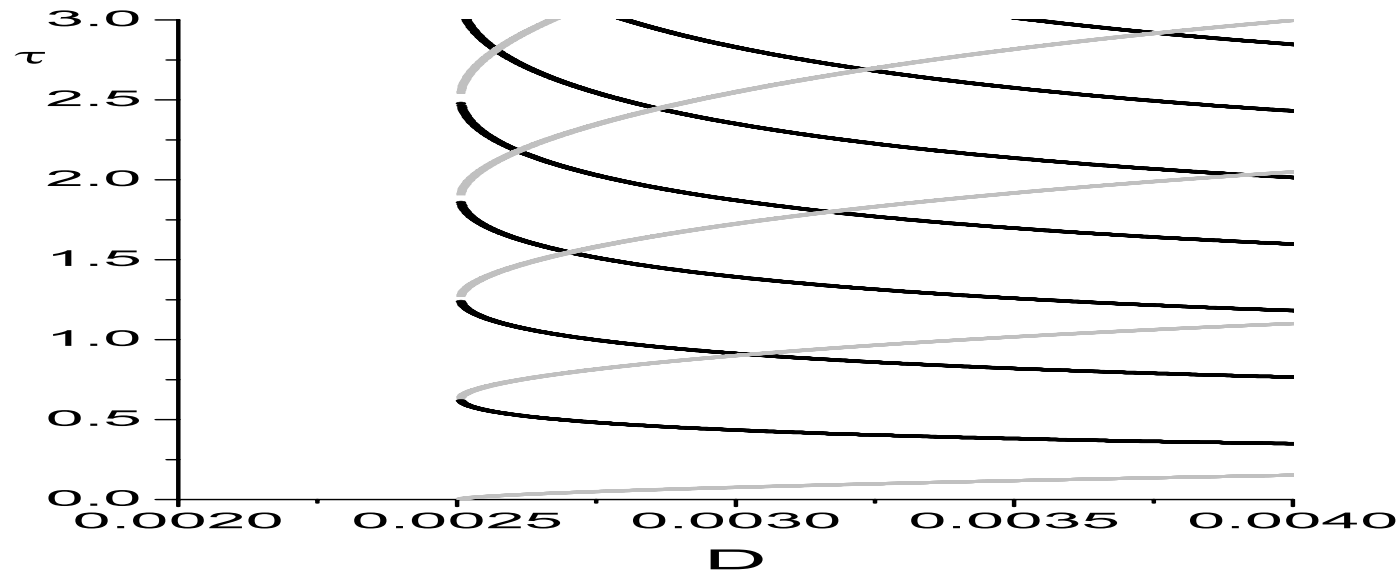


Figure 5: Hopf bifurcation curves

Stabilnost i bifurkacije stacionarnog rešenja

- Vrednosti parametara takve da je realni deo makar jednog korena karakteristične jednačine linearizovanog sistema jednak nula su bifurkacione vrednosti. Dinamika u okolini stacionarnog rešenja se drastično (kvalitativno) menja.

-Sistem je beskonačno dimenzionalan zbog kašnjenja. Ipak, moguća je bifurkaciona analiza stacionarnih rešenja. Bifurkacije Hopfovog tipa.

- U izvesnom smislu, šum samo malo (proporcionalno D za malo D) pomera bif. krive.

-Ako je sistem eksitabilan (tj. blizu bifurkacije) šum može izazvati niz impulsa tj. spiking. Primećena je stohastička koherencija (SK). Efekat kašnjenja na SK.

Sinhronizacija

-Tačna sinhronizacija: $\Delta_{ij} = x_i(t) - x_j(t) = 0$, $i, j = 1 \dots N$. Drugi tipovi sinhronizacije: fazna sinh..., vremenski pomerena sinh etc...

-Primena odgovarajućeg funkcionala Ljapunova:

$$L(\Delta(t)) = \frac{\Delta^2(t)}{2} + \sum_{i,j} b_{i,j} \int_{-\tau_{i,j}}^0 \Delta^2(t + \theta) d\theta, \quad (7)$$

gde $b_{i,j}$ su parametri koje treba odrediti. Dobijaju se dovoljni uslovi za globalnu eksponencijalnu stabilnost

-Globalna eksp. stabilnost je zamenjena analognom stabilnosti u srednjem. Dobijaju se rezultati sledećeg tipa:

Ako μ , D i c zadovoljavaju

$$\mu + D - 1 - c < 0 \quad (8)$$

onda je sistem eksponencijalno stabilan u srednjem.

-Localna stabilnost sinhronizacije: Ispitivanje najvećeg Ljapunovljevog koeficienta transverzalno na mnogostrukost sinhronizacije.

Local stability of synchronization

The largest Lyapunov exponent for the motion transversal to the synchronization manifold must be negative. Sufficient condition.

Example: Hindmarch-Rose units:

On the synchronization manifold $\Delta = 0$ the dynamical equation are:

$$\begin{aligned}
 \dot{x} &= -x^3 + 3x^2 + y - z + I + f(x, x^\tau) \\
 \dot{y} &= 1 - 5x^2 - y \\
 \dot{z} &= -rz + rS(x + 1.6) \\
 x &= x_i \quad y = y_i, \quad z = z_i.
 \end{aligned} \tag{9}$$

The motion transverse to the synchronization manifold can be described in terms of infinitesimally small variations $\delta x \sim o(x), \delta y \sim o(y), \delta z \sim o(z)$ by the equations

$$\begin{aligned}
 \dot{\delta x} &= -3x^2\delta x + 6x\delta x + \delta y - \delta z \\
 &+ g \left[(x - V_s) \frac{k \exp[-k(x^\tau - \theta_s)]}{(1 + \exp[-k(x^\tau - \theta_s)])^2} \delta x^\tau - \frac{\delta x}{1 + \exp[-k(x^\tau - \theta_s)]} \right] \\
 \dot{\delta y} &= -10x\delta x - \delta y
 \end{aligned}$$

$$\dot{\delta z} = rs\delta x - r\delta z, \quad (10)$$

The equations () can be treated as a nonautonomous system of DDE's for the dynamics of small variations $\delta x, \delta y, \delta z$, where the time dependence of x, y, z are determined by eq. (4). Stability of the stationary solution $(\delta x, \delta y, \delta z) = (0, 0, 0)$ corresponds to the stability of the synchronous dynamics of the original system.

The synchronization manifold is stable or unstable depending on whether $(\delta x(t), \delta y(t), \delta z(t))$ shrink to zero or grow asymptotically as $t \rightarrow \infty$.

Sufficient condition for the stability is that the largest Lyapunov exponent associated with (6) is negative.

Aproksimacija srednjeg polja za SDDE

Sistem eksitabilnih FHN neurona sa šumom i kašnjenjem u električnim sinapsama.

$$dx^i = FHN_i dt + \sqrt{2D}dW_i + \frac{1}{N} \sum_{i,j} c(x^i - (x^j)^\tau) dt.$$

-Predpostavke:

- a) Dynamika je takva da su distribucije x_i i y_i Gausove ($D \ll 1$).
- b) za velike N srenja polja zadovoljavaju:

$$X(t) = \frac{1}{N} \sum_i^N x_i(t) \equiv \langle x_i(t) \rangle \approx E(x_i), \quad Y(t) = \frac{1}{N} \sum_i^N y_i(t) \equiv \langle y_i(t) \rangle \approx E(y_i)$$

Zbog pretpostavke a) dobija se 5 jednačina za momente I i II reda:

$$s_x = \langle (X - x_i)^2 \rangle = \langle n_{x_i}^2(t) \rangle, s_y = \langle n_{y_i}^2(t) \rangle, u = \langle n_x n_y \rangle. \quad (11)$$

i to

$$\begin{aligned} \epsilon \frac{dX(t)}{dt} &= X(t) - X(t)^3/3 - s_x(t)X(t) - Y(t) + c(X(t - \tau) - X(t)), \\ \frac{dY(t)}{dt} &= X(t) + b, \\ \frac{\epsilon}{2} \frac{ds_x(t)}{dt} &= s_x(t)(1 - X(t)^2 - s_x(t) - c) - u(t) \\ \frac{1}{2} \frac{ds_y(t)}{dt} &= u(t) + D, \\ \frac{du(t)}{dt} &= \frac{u(t)}{\epsilon} (1 - X(t)^2 - s_x(t) - c) - \frac{1}{\epsilon} s_y(t) + s_x(t). \end{aligned}$$

Relaksacija momenata II reda je mnogo brža od relaksacije momenata I reda.

$$\begin{aligned}\epsilon \frac{dX(t)}{dt} &= X(t) - X(t)^3/3 - \frac{X(t)}{2} \left[1 - c - X(t)^2 + \sqrt{(c - 1 + X^2(t))^2 + 4D} \right] \\ &- Y(t) + c(X(t - \tau) - X(t)), \\ \frac{dY(t)}{dt} &= X(t) + b.\end{aligned}$$

Rezultat: Bifurkacione krive aproksimativnog sistema odlično opisuju bifurkacije tačnog sistema (već za $N \approx 100$).

Šta sa drugim tipovima lokalne dinamike i sinapsi?

Zaključak:

Puno (?interesantnih?) kratkorocnih i dugorocnih tema ali treba da se radi!

Sistem on $N = ?$ Hopf-oscilatora sa šumom i kasnjenjem.

Jedan sistem je oblika normalne forme za Hopfovu bifurkaciju (videti recimo u Wikipediji):

$$\dot{z} = z(\lambda + b|z|^2), \quad (12)$$

gde su z, b kompleksni a λ je realni parametar. N takvih sistema koji su kuplovani elektricnom ili hemijskom vezom

Ispitivalo bi se sta se desava: (a) usled kuplovanja tj kad se menja kapling konstanta, (b) usled suma tj kakve su oscilacije koje nastaju zbog suma (c) sta radi kasnjenje u kuplovanju.

Numericki racun:

- a) Integracija jednačina kretanja (eventualno za razne tipove mreža)
- b) Racunanje velicina koje karakterisu koherentnost oscilovanja i sinhronost faze i potpunu sinhronost.
- c) Kako se tacni numericki rezultati za srednje vrednost porede sa numerickim rezultatima za jednačine u mean-field aproksimaciji.

Analiticki:

- Dovoljni uslovi za potpunu sinhronizaciju.
- Bifurkacije u jednačinama mean-field aproksimacije.