

**Національна академія наук України
Інститут теоретичної фізики ім. М. М. Боголюбова**

Кравчук Ксенія Григоріївна

УДК 53.047, 577.38, 519.216

**Статистичні властивості активності імпульсних нейронів
за наявності зворотніх зв'язків**

01.04.02 – теоретична фізика

Автореферат
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата фізико-математичних наук

Київ – 2014

Дисертацією є рукопис

Робота виконана в Інституті теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України.

Науковий керівник:

доктор фізико-математичних наук

Відибіда Олександр Костянтинович,

Інститут теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України, головний науковий співробітник відділу синергетики

Офіційні опоненти:

доктор фізико-математичних наук **Рязанов Василь Васильович,**

Інститут ядерних досліджень НАН України, провідний науковий співробітник відділу теорії ядерних реакторів

доктор фізико-математичних наук **Васильєв Олексій Миколайович,**

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, професор кафедри теоретичної фізики фізичного факультету

Захист відбудеться « 22 » травня 2014 р. об 11 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.191.01 Інституту теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова Національної академії наук України за адресою: вул. Метрологічна 14-б, м. Київ, 03680, Україна.

З дисертацією можна ознайомитись у науковій бібліотеці Інституту теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова Національної академії наук України за адресою: вул. Метрологічна 14-б, м. Київ, 03680, Україна.

Автореферат розісланий « 19 » квітня 2014 р.

Вчений секретар

спеціалізованої вченої ради Д 26.191.01,

доктор фіз.-мат. наук

В. Є. Кузьмичев

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми

Нейрон, тобто нервова клітина, є елементарною одиницею, яка здатна до обробки сигналів в нервовій системі. Нейрони обмінюються між собою електричними сигналами, що мають назву потенціалів дії, або спайків, або імпульсів. Імпульси найрізноманітніших нейронів однакові. Це означає, що інформативними в нервовій системі є саме моменти приходу імпульсів від одних нейронів до інших. Генерація вихідного імпульсу — це порогове явище, і зазвичай нейрон потребує декількох вхідних імпульсів для генерації вихідного. Нейрони з'єднані між собою за допомогою відростків (аксонів), якими імпульси дістаються від одних нейронів до інших. Всі нейрони можна розділити на дві групи: збуджуючі і гальмівні. Збудження — це така дія, що наближає стан нейрону до порогу генерації вихідного імпульсу, гальмування ж навпаки віддаляє стан нейрону від порогового. Скінченність швидкості розповсюдження імпульсу уздовж аксону призводить до появи затримки між генерацією імпульсу в одному нейроні і отриманням результуючого збудження/гальмування в наступному нейроні. Архітектура з'єднань між нейронами головного мозку є надзвичайно складною, зокрема вона передбачає значну кількість зворотніх зв'язків. Саме тому виникла необхідність дослідити вплив наявності затриманих в часі зворотніх зв'язків на статистику нейронної активності. Першим кроком у цьому напрямку є дослідження найпростішої рекурентної мережі — єдиного нейрону зі зворотнім зв'язком. Це і зумовлює актуальність теми дисертаційної роботи.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами

Результати, що увійшли в дисертаційну роботу, були отримані в рамках планової наукової тематики відділу синергетики Інституту теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України (тема ``Моделювання нелінійної динаміки синергетичних систем'', 2007–2011рр., шифр 1.4.7.2, № держ. реєстрації 0106U007884, тема ``Формування структур та нерівноважні процеси у відкритих системах'', 2013–2017рр., шифр 1.4.7, № держ. реєстрації 0113U001093, а також тема ``Мікроскопічні та феноменологічні моделі фундаментальних фізичних процесів у мікро- та макросвіті'', 2012–2016рр., шифр 1.4.1–1.4.9, № держ. реєстрації 0112U000056).

Мета і задача дослідження — дослідити аналітично та чисельно вплив наявності затриманого зворотнього зв'язку (ЗЗ) на статистичні властивості послідовності вихідних міжімпульсних інтервалів (МІІ) збуджуючих та гальмівних нейронів.

Досягнення поставленої мети передбачає розв'язання наступних задач:

1. Дослідити статистичні властивості послідовності довжин вихідних МІІ збуджуючого нейрону із затриманим ЗЗ та гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ. Зокрема, на основі моделі зв'язуючого нейрону (ЗН), знайти явні вирази для густини ймовірностей для довжин вихідних МІІ, середнього МІІ та коефіцієнту варіації. Порівняти отримані результати з тими, які раніше було знайдено для ЗН

без ЗЗ та з'ясувати, яким чином наявність затриманого ЗЗ змінює статистику активності збуджуючих та гальмівних нейронів;

2. Розвинути загальну методологію для знаходження багатоінтервальної густини ймовірностей для довжин вихідних МП нейрону із затриманим ЗЗ, придатну для будь-якої детерміністичної моделі нейрону;

3. На основі розвиненої методології, знайти явні вирази для умовної багатоінтервальної густини ймовірностей для довжин вихідних МП нейрону із затриманим ЗЗ для випадків збуджуючого ЗН, гальмівного ЗН та гальмівного ЗН з рефракцією. В кожному з випадків проаналізувати можливість представлення послідовності МП як процесу відновлення або як марківського ланцюга скінченного порядку;

4. Створити комп'ютерну програму для здійснення чисельного моделювання збуджуючого нейрону із затриманим ЗЗ, гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ та гальмівного нейрону з рефракцією і затриманим ЗЗ на основі моделей зв'язуючого нейрону та моделі інтегратор з втратами (ІВ). Порівняти чисельні та аналітичні результати, а також дослідити чисельно статистичні властивості активності нейрону із затриманим ЗЗ в області параметрів, де аналітичні розрахунки пов'язані зі значними математичними складностями і виходять за межі дисертаційної роботи. Порівняти результати, отримані для моделей ЗН та ІВ.

Об'єктами дослідження є — збуджуючий нейрон із затриманим зворотнім зв'язком (ЗЗ), гальмівний нейрон із затриманим ЗЗ та гальмівний нейрон з рефракцією та затриманим ЗЗ.

Предметом дослідження є статистичні характеристики послідовності міжімпульсних інтервалів нейрону із затриманим ЗЗ, зокрема, одноінтервальна та умовна багатоінтервальна густини ймовірностей для довжин вихідних МП, коефіцієнт варіації та тривалість середнього МП.

Методи дослідження. При виконанні досліджень використовувалися аналітичні та чисельні методи, а також абстрактні моделі нейрону. Зокрема, аналітичні розрахунки виконано з перших принципів на основі апарату теорії ймовірностей, для чисельних розрахунків застосовано моделювання за методом Монте Карло, в якості моделей нейрону взято зв'язуючий нейрон та інтегратор з втратами.

Наукова новизна одержаних результатів.

В дисертаційній роботі отримано наступні оригінальні результати:

1. Показано, що наявність затриманого зворотнього зв'язку призводить до появи виражених особливостей в густині ймовірностей для довжин МП нейрону. Зокрема, для збуджуючого нейрону такими особливостями є сингулярність типу δ -функції Дірака, мультимодальність, розриви;

2. У випадку гальмівного нейрону наявність затриманого ЗЗ призводить до бімодальності (2 максимуми) та розриву в густині ймовірностей для довжин МП;

3. Наявність затриманого ЗЗ призводить до збільшення коефіцієнту варіації довжин МП збуджуючих та гальмівних нейронів, порівняно з випадком без ЗЗ. Це дало змогу вперше пояснити експериментальні дані [1*] щодо високої варіативності довжин МП нейронів кори головного мозку;

4. Доведено, що наявність затриманого ЗЗ призводить до виникнення кореляцій між довжинами сусідніх МП збуджуючих і гальмівних нейронів, і, більше того, – до немарковості послідовності довжин вихідних МП;

5. Для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ доведено, що врахування в моделі нейрону рефракції не здатне забезпечити відновлення марковості в цій послідовності.

Практичне значення одержаних результатів

Результати, отримані в дисертаційній роботі, мають теоретичний характер та можуть бути застосовані для подальшого дослідження статистики нейронної активності в системах зі зворотними зв'язками.

Показано, що наявність затриманого ЗЗ призводить до появи ряду специфічних особливостей в густині ймовірностей довжин МП збуджуючих і гальмівних нейронів. Це відкриває можливість експериментальної перевірки. Дано пояснення відомим експериментальним даним [1*] щодо високої варіативності довжин МП нейронів в реальних нейронних мережах. Крім того, отримані результати вказують на некоректність застосування припущень про незалежність МП, або про марковість їх послідовності, для нейронів ЦНС через значну кількість зворотніх зв'язків між цими нейронами. Такі припущення на сьогодні ще широко застосовуються в роботах з теоретичної нейробіології.

Особистий внесок здобувача

В усіх роботах, виконаних спільно з науковим керівником О.К. Відибідою, здобувач безпосередньо проводила аналітичні розрахунки і доведення, комп'ютерні обчислення, брала участь в обговоренні та аналізі результатів досліджень, написанні статей, підготовці презентацій.

Основними результатами дисертаційної роботи, отриманими здобувачем особисто, є наступні. Отримано аналітичні вирази для густини ймовірностей довжин вихідних МП: в роботі [1] для великих значень довжини МП, в роботах [2,3] – для всіх значень довжини МП. В роботі [3] знайдено також явні вирази для середньої довжини вихідного інтервалу та коефіцієнту варіації. Знайдено точні аналітичні вирази для багатоінтервальної густини умовних ймовірностей для довжин вихідних МП: в роботі [4] для збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ, в роботі [5] – для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ, в роботі [6] – для гальмівного ЗН з рефракцією і затриманим ЗЗ. На основі знайдених виразів, доведено немарковість вихідного потоку нейрону із затриманим ЗЗ для випадків збуджуючого нейрону, гальмівного нейрону та гальмівного нейрону з рефракцією. Створено комп'ютерну програму для чисельної перевірки отриманих аналітичних результатів та для порівняння отриманих даних з результатами для інших нейронних моделей.

Апробація роботи

Результати дисертації доповідалися та обговорювалися на наступних конференціях: • ``VIII меморіальні Давидівські читання з теоретичної фізики та біофізики" (ІТФ ім. Боголюбова НАН України, Київ, Україна, 29 грудня 2008 р.) • Конференції молодих вчених ``Сучасні проблеми теоретичної фізики" (ІТФ ім. Боголюбова НАН України, Київ, Україна, 22-26 грудня 2009 р., 22-24 грудня 2010 р., 21-23 грудня 2011 р., 23-26 жовтня 2012 р.) • Київська боголюбівська конференція ``Сучасні проблеми теоретичної фізики" (ІТФ ім. Боголюбова НАН України, Київ, Україна, 15-18 вересня 2009 р.) • Міжнародна конференція ``2nd International Biophysics Congress and Biotechnology at GAP (Southeastern Anatolian Project) & the 21st National Biophysics Congress" (Діярбакир, Туреччина, 5-9 жовтня 2009 р.) • Конференція молодих вчених ``Підстригачівські читання — 2010" (ІППММ ім. Я.С.Підстригача НАН України, Львів, Україна, 25-26 травня 2010 р.) • ``XI конференція з біоніки, біокібернетики та прикладної біофізики" (КПІ, Київ, Україна, 4-6 листопада 2010 р.) • ``11-та Всеукраїнська школа-семінар та конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини" (ІФКС НАН України, Львів, Україна, 1-3 червня, 2011 р.) • Міжнародна конференція ``8-th European Conference on Mathematical and Theoretical Biology and Annual Meeting of the Society for Mathematical Biology" (Краків, Польща, 28 червня - 2 липня 2011 р.) • ``XI Харківська конференція молодих вчених з радіофізики, електроніки, фотоніки та біофізики" (ІРЕ ім. І.Я.Усікова НАН України, Харків, Україна, 29 листопада - 1 грудня 2011 р.) • ``12-та Всеукраїнська школа-семінар та конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини" (ІФКС НАН України, Львів, Україна, 30 травня - 1 червня, 2012 р.) • Міжнародна конференція ``BIOCOMP2012 Mathematical Modeling and Computational Topics in Biosciences" (Салерно, Італія, 4-8 червня 2012 р.) • Міжнародна конференція ``Neural Coding 2012: 10th International workshop" (Прага, Чеська республіка, 2-7 вересня 2012 р.) • Міжнародна конференція ``29-th European Meeting of Statisticians" (Будапешт, Угорщина, 20-25 липня 2013 р.) та на семінарах відділу синергетики та відділу математичного моделювання ІТФ ім. Боголюбова НАН України, а також на об'єднаному семінарі відділів теоретичної фізики та теорії ядерних реакторів в Інституті ядерних досліджень НАН України.

Публікації

Результати дисертації опубліковано у 23 роботах, із них 5 статей в наукових фахових журналах [1,3–6], 1 розділ в колективній монографії [2] та 17 тез доповідей, зроблених на наукових конференціях [7–23].

Структура дисертаційної роботи

Дисертаційна робота складається зі вступу, 5 розділів, висновків, списку використаних джерел зі 120 найменувань. Повний обсяг дисертації становить 166 сторінок машинописного тексту із врахуванням 42 рисунків та 1 таблиці.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ

У *вступі* обґрунтована актуальність обраної теми, сформульовані мета та задачі дослідження, показана наукова та практична цінність отриманих результатів.

У *першому розділі* дано математичне, біологічне та концептуальне підґрунтя дисертаційної роботи. Зокрема, дано визначення моделі зв'язуючого нейрону (ЗН) та викладені аналітичні результати, які були раніше отримані для цієї моделі і які використовуються в роботі. Також вказані причини, з яких досі не було досліджено вплив наявності затриманих зворотніх зв'язків на статистику нейронної активності.

У *другому розділі* здійснюється розробка загальної методології роботи. На основі елементарної теорії ймовірностей, пропонується метод отримання точних виразів для одноінтервальної $P(t)$ та умовної багатоінтервальної $P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0)$ густин ймовірностей для довжин вихідних міжімпульсних інтервалів (МІІ) нейрону із затриманим зворотнім зв'язком (ЗЗ). Розроблена схема розрахунків може бути застосована як до збуджуючого, так і до гальмівного нейрону.

Нейрон із затриманим ЗЗ представляє собою конструкцію, коли вихідні імпульси нейрону направляються знову до нього ж на вхід з певною фіксованою затримкою в часі Δ , Рис.1. В якості розподілу ймовірностей отримання вхідних імпульсів в певні моменти часу взято пуассонівський потік. Вважається, що в кожен момент часу лінія ЗЗ може проводити не більше 1 імпульсу.

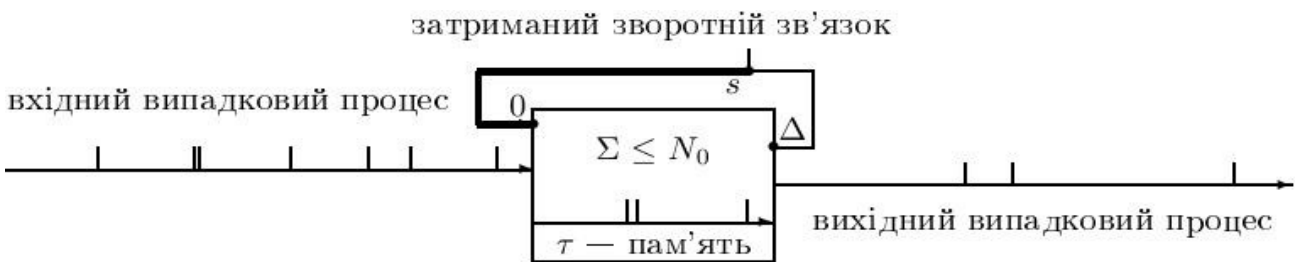


Рис.1 Зв'язуючий нейрон із затриманим зворотнім зв'язком. Δ — затримка імпульсу в лінії, s — час життя.

Метод ґрунтується на тому, що стан лінії зворотнього зв'язку може бути параметризований єдиною змінною, яка би визначала положення імпульсу в цій лінії. За таку змінну ми обираємо час життя s імпульсу в лінії ЗЗ, тобто час, який лишився імпульсу з лінії до досягнення входу нейрону, $s \in]0, \Delta]$. Ми розглядаємо значення s лише в момент початку вихідного МІІ — тобто одразу після вихідного пострілу. Ми вводимо допоміжні густини ймовірностей: густину умовних ймовірностей $F(t|s)$, яка задає ймовірність отримати вихідний МІІ довжиною в межах від t до $t+dt$ за умови, що час життя імпульсу в лінії ЗЗ у момент початку цього самого інтервалу складав s ; а також стаціонарну густину ймовірностей $f(s)$ для часів життя імпульсу в лінії на початку довільного інтервалу. Якщо функції $F(t|s)$ та $f(s)$ відомі, одноінтервальна густина ймовірностей може бути знайдена шляхом інтегрування їх добутку за всіма можливими значеннями часу життя s :

$$P(t) = \int_0^{\Delta} F(t|s) f(s) ds.$$

Густина ймовірностей $f(s)$ ми шукаємо як розв'язок балансного рівняння:

$$f(s') = \int_0^{\Delta} P(s'|s) f(s) ds,$$

де $P(s'|s)$ позначає густину ймовірностей для часів життя імпульсу в лінії s' у момент початку деякого МП за умови, що на початку попереднього вихідного МП час життя імпульсу в лінії ЗЗ складав s . В свою чергу, функції $P(s'|s)$ та $F(t|s)$ ми знаходимо точно, з перших принципів, шляхом розрахунку ймовірностей різних реалізацій вхідного пуассонівського процесу. Вирази для $F(t|s)$ будуть різними для випадків збуджуючого нейрону, гальмівного нейрону та гальмівного нейрону з рефракцією.

Для знаходження багатоінтервальної густини умовних ймовірностей $P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0)$ із довільною кількістю умов, $n=0, 1, \dots$, перейдемо від розгляду послідовності довжин вихідних МП t до розгляду послідовності пар $\{t_i, s_i\}$, де s_i позначає час життя імпульсу в лінії ЗЗ в момент початку вихідного інтервалу t_i . Введемо спільну густину ймовірностей $P(t_{n+1}, s_{n+1}; t_n, s_n; \dots; t_0, s_0)$ для реалізації $(n+2)$ -х послідовних пар $\{t_i, s_i\}$, а також відповідну густину умовних ймовірностей $P(t_{n+1}, s_{n+1}|t_n, s_n; \dots; t_0, s_0)$ для цих пар. В дисертаційній роботі ми доводимо, що послідовність пар $\{t_i, s_i\}$ є марківським процесом першого порядку. Далі, для знаходження $P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0)$ ми здійснюємо наступні кроки:

Крок 1. Використовуємо властивість марковості для послідовності пар $\{t_i, s_i\}$:

$$P(t_{n+1}, s_{n+1}; t_n, s_n; \dots; t_0, s_0) = P(t_{n+1}, s_{n+1}|t_n, s_n) \dots P(t_1, s_1|t_0, s_0) P(t_0, s_0),$$

де $P(t, s)$ та $P(t_k, s_k|t_{k-1}, s_{k-1})$ позначають відповідно стаціонарну густину ймовірностей та густину умовних ймовірностей для пар $\{t, s\}$.

Крок 2. Знаходимо $P(t_{n+1}, t_n, \dots, t_0)$ шляхом інтегрування за всіма змінними s_i :

$$P(t_{n+1}, t_n, \dots, t_0) = \int_0^{\Delta} ds_0 \int_0^{\Delta} ds_1 \dots \int_0^{\Delta} ds_{n+1} P(t_{n+1}, s_{n+1}; t_n, s_n; \dots; t_0, s_0).$$

Крок 3. Використовуємо означення умовних ймовірностей:

$$P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0) = \frac{P(t_{n+1}, t_n, \dots, t_0)}{P(t_n, \dots, t_0)}.$$

Далі в цьому розділі ми отримуємо вирази для $P(t, s)$ та $P(t_k, s_k|t_{k-1}, s_{k-1})$ в термінах означених вище функцій $F(t|s)$ та $f(s)$. В наступних розділах будуть отримані точні вирази для $F(t|s)$ та $f(s)$ окремо для випадків збуджуючого нейрону, гальмівного нейрону та гальмівного нейрону з рефракцією. Після цього, в кожному з трьох випадків, буде здійснено Кроки 1—3 для знаходження густини ймовірностей $P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0)$. Аналізуючи отримані вирази в кожному випадку, ми доводимо, що функція $P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0)$ залежить від умови t_0 для всіх n . Це означає, що необхідна умова марковості порядку n

$$P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_1, t_0) = P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_1)$$

не виконується за жодних значень n (визначення марківського процесу порядку n див. в [2*]). Таким чином, ми доводимо, що послідовність довжин вихідних МП нейрону із затриманим ЗЗ не може бути представлена як марківський процес деякого скінченного порядку. Ми доводимо це для випадку збуджуючого нейрону, гальмівного нейрону та гальмівного нейрону з рефракцією.

Крім цього, в другому розділі описано комп'ютерну програму, створену для чисельної перевірки отриманих аналітичних результатів, а також для отримання

результатів в тих випадках, коли аналітичні розрахунки пов'язані зі значними математичними складнощами.

У третьому розділі досліджується збуджуючий нейрон із затриманим зворотнім зв'язком. Всі вихідні імпульси збуджуючого нейрону — збуджуючі, в тому числі й ті, які він направляє до себе ж на вхід через лінію ЗЗ. Тож в цьому випадку нейрон отримує збуджуючі імпульси як від інших нейронів (пуассонівський потік), так і від власного вихідного потоку через лінію зворотнього зв'язку. На основі методології, розробленої в другому розділі, в третьому розділі вивчаються статистичні властивості послідовності довжин вихідних МП цієї конструкції. Зокрема, розраховано одноінтервальну $P(t)$ та умовну багатокінтервальну $P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0)$ густину ймовірностей (ГЙ) для довжин вихідних МП.

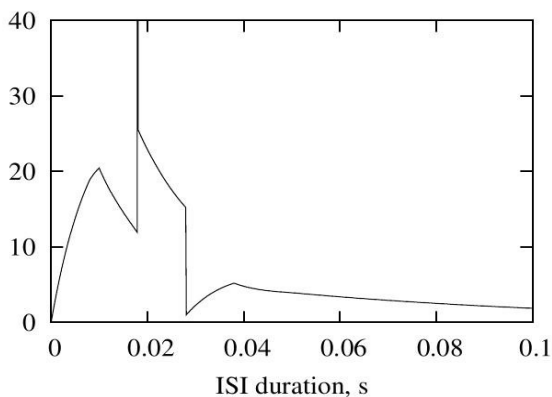


Рис.2 Одноінтервальна ГЙ $P(t)$ для довжин вихідних МП збуджуючого нейрону із затриманим ЗЗ як функція довжини t вихідного інтервалу. Затримка імпульсу в лінії ЗЗ $\Delta = 18$ мс. Наявність затриманого ЗЗ призводить до появи δ -функції в точці $t=\Delta$, виникнення розривів та мультимодальності функції $P(t)$.

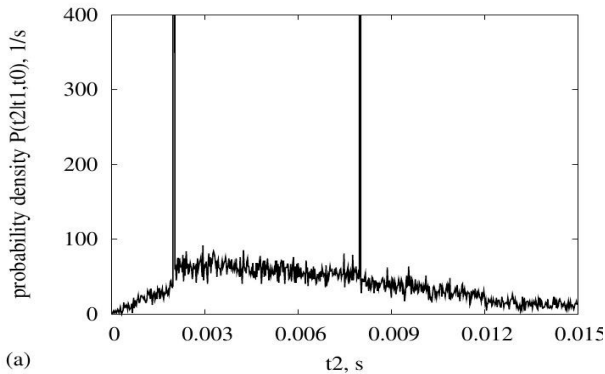
Для ЗН з порогом 2 (коли нейрон потребує щонайменше 2 вхідних імпульси для генерації вихідного) густини ймовірностей отримано аналітично та чисельно, для вищих порогів — чисельно. Отримані функції містять суттєві особливості, які свідчать про те, що може статися зі статистикою активності окремих збуджуючих нейронів, якщо з них утворити мережу із затриманими зворотніми зв'язками.

Так, наявність затриманого ЗЗ призводить до мультимодальності, появи δ -функції та розривів в одноінтервальній ГЙ $P(t)$, Рис.2. Положення δ -функції визначається часом Δ затримки імпульсу в лінії ЗЗ і пов'язане з приходом збуджуючого імпульсу з лінії через Δ одиниць часу після попереднього пострілу. В реальних нейронних мережах замість δ -функції слід очікувати появи різкого піку.

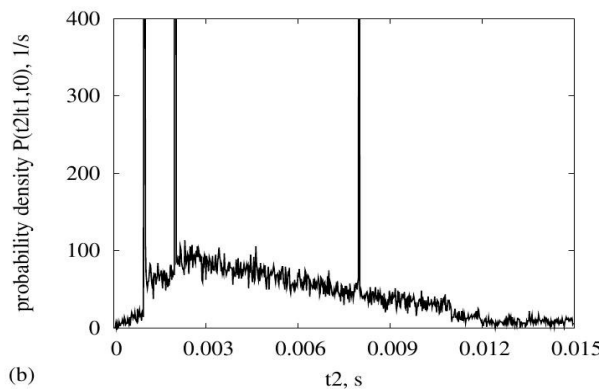
Крім цього, отримано точні вирази для середньої тривалості вихідного МП, $\langle t \rangle$, та коефіцієнту варіації (КВ), $CV^2 \equiv \frac{\langle t^2 \rangle - \langle t \rangle^2}{\langle t \rangle^2}$. Для фізіологічно реалістичних значень інтенсивності вхідної стимуляції було отримано високі значення КВ, в межах від 0.5 до 1, і навіть до 1.34 для деяких значень параметрів. Це узгоджується з відомими експериментальними результатами [1*] щодо високої варіативності довжин МП нейронів кори головного мозку. Досі не було запропоновано теоретичного пояснення цієї високої варіативності. Значення КВ для нейрону без ЗЗ було теоретично оцінено авторами [1*] в межах $0.2 \div 0.4$, що є значно нижче значень, отриманих з експерименту. Наші результати свідчать про те, що саме наявність затриманого зворотнього зв'язку призводить до збільшення варіативності довжин МП нейронів в мережі, що пояснює згадані експериментальні результати.

Нарешті, наявність затриманого ЗЗ призводить до появи δ -функцій в

багатоінтервальній ГЙ $P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0)$ для всіх $n=0,1, \dots$, Рис.3. Аналізуючи цю сингулярну частину, ми показуємо, що функція $P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0)$ із довільною кількістю умов завжди залежить від умови t_0 . Це означає, що послідовність довжин вихідних МП ЗН із затриманим ЗЗ не є марківським процесом якогось скінченного порядку. Таким чином, наявність затриманого ЗЗ призводить до немарківської статистики вихідного потоку нейрону. Оскільки в розглянутій системі немарківська поведінка виникає виключно завдяки затриманому самовпливу нейрону, природньо припустити наявність подібної поведінки в будь-якій системі із затриманими зворотніми зв'язками.



(a)



(b)

Рис.3 Густина умовних ймовірностей $P(t_2|t_1, t_0)$ для довжин трьох послідовних вихідних МП як функція тривалості інтервалу t_2 . Розглядається сингулярна частина функції $P(t_2|t_1, t_0)$. На двох графіках всі параметри однакові, окрім значення умови t_0 :

(a) $t_0 = 3$ мс;

(b) $t_0 = 1$ мс.

В обох випадках $t_1 = 6$ мс, $\Delta = 8$ мс. Кількість δ -функцій різна: при $t_0 < \Delta$, $t_1 < \Delta$, $t_0 + t_1 > \Delta$ дві δ -функції в точках $t_2 = \Delta$, $t_2 = \Delta - t_1$ (a), при $t_0 + t_1 < \Delta$ три δ -функції в точках $t_2 = \Delta$, $t_2 = \Delta - t_1$, $t_2 = \Delta - t_1 - t_0$ (b). З порівняння графіків очевидно, що наявна залежність функції $P(t_2|t_1, t_0)$ від t_0 .

Ці результати дозволяють зробити висновок про те, що наявність затриманого зворотнього зв'язку може суттєвим чином змінити статистику нейронної активності, порівнянно з випадком без ЗЗ.

Якісно подібні результати було отримано також чисельно для нейронної моделі інтегратор з втратами замість ЗН. Це підштовхує до висновку, що в мережі збуджуючих нейронів статистичні характеристики вихідного сигналу зумовлені в основному структурою мережі (архітектурою її зв'язків) та статистикою вхідного сигналу, і в значно меншій мірі — деталями функціонування та індивідуальними кількісними характеристиками окремих нейронів.

У четвертому розділі досліджується гальмівний нейрон із затриманим зворотнім зв'язком. Всі вихідні імпульси гальмівного нейрону — гальмівні, тому в цьому випадку нейрон отримує збуджуючі імпульси від пуассонівського потоку і гальмівні — від власного вихідного потоку через лінію ЗЗ. На основі методології, розробленої в другому розділі, в четвертому розділі вивчаються статистичні властивості послідовності довжин вихідних МП цієї конструкції. Зокрема, розраховано одноінтервальну $P(t)$ та умовну багатоінтервальну $P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0)$ густину ймовірностей для довжин вихідних МП: для ЗН з порогом 2

аналітично, для вищих порогів — чисельно. Отримані результати свідчать про вплив наявності затриманого ЗЗ на статистику нейронної активності.

З'ясовано, що наявність затриманого ЗЗ призводить до виникнення бімодальності функції $P(t)$ та появи в ній розриву (від'ємного стрибку) в точці $t = \Delta$, Рис.4. Наявність цього розриву пов'язана з приходом гальмівного імпульсу з лінії ЗЗ. Якісно подібні результати отримано також і для моделі інтегратор з втратами із затриманим зворотнім зв'язком гальмівної дії.

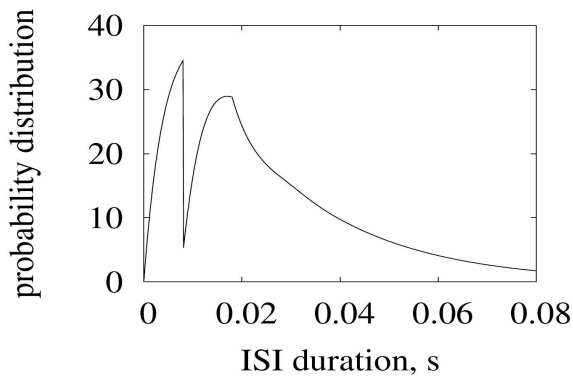


Рис.4 Одноінтервальна ГЙ $P(t)$ для довжин вихідних МП гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ як функція довжини t вихідного інтервалу. Затримка імпульсу в лінії ЗЗ $\Delta = 8$ мс. Наявність затриманого ЗЗ призводить до бімодальності та виникнення розриву в точці $t=\Delta$ функції $P(t)$.

Точні аналітичні вирази отримано також для середньої довжини МП та коефіцієнту варіації. За фізіологічно реалістичних значень інтенсивності вхідної стимуляції, значення коефіцієнту варіації отримано в межах від 0.5 до 1.0, що узгоджується з експериментальними даними [1*] щодо високої варіативності довжин МП нейронів кори головного мозку ссавців.

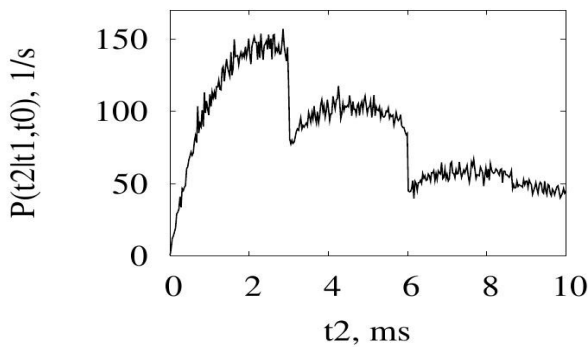
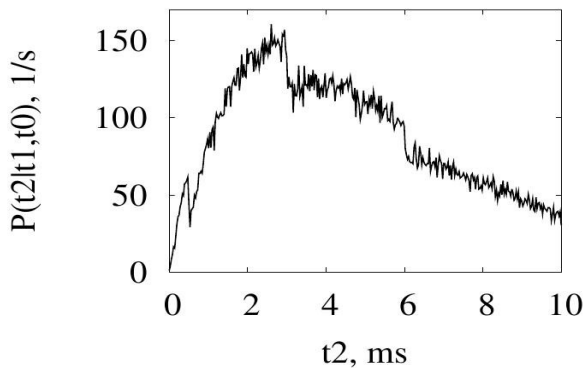


Рис.5 Густина умовних ймовірностей $P(t_2|t_1, t_0)$ для довжин трьох послідовних вихідних МП як функція тривалості інтервалу t_2 . Розглядаються розриви функції $P(t_2|t_1, t_0)$. На двох графіках всі параметри однакові, окрім значення умови t_0 :

(a) $t_0 = 3.5$ мс;

(b) $t_0 = 2.5$ мс.



В обох випадках $t_1 = 3$ мс, $\Delta = 6$ мс. Кількість розривів різна: при $t_0 < \Delta$, $t_1 < \Delta$, $t_0 + t_1 > \Delta$ два розриви в точках $t_2 = \Delta$, $t_2 = \Delta - t_1$ (а), при $t_0 + t_1 < \Delta$ три розриви в точках $t_2 = \Delta$, $t_2 = \Delta - t_1$, $t_2 = \Delta - t_1 - t_0$ (б). З порівняння графіків очевидно, що наявна залежність функції $P(t_2|t_1, t_0)$ від t_0 .

Нарешті, наявність затриманого ЗЗ призводить до появи розривів в багатоінтервальній ГЙ $P(t_{n+1}|t_n, \dots, t_0)$ для всіх $n=0,1,\dots$. Положення цих розривів виз-

начається співвідношеннями між значеннями умов t_0, t_1, \dots, t_n і параметром Δ , Рис. 5. Ми строго доводимо, що положення одного з розривів залежить від умови t_0 . Це означає, що послідовність вихідних МП гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ не є марківським процесом деякого скінченного порядку. Ми доходимо висновку, що саме наявність затриманого зворотнього зв'язку призводить до немарковості послідовності довжин вихідних МП. Цей факт має бути врахований при аналізі нейронної активності в будь-якій системі зі зворотніми зв'язками.

У п'ятому розділі досліджується гальмівний нейрон з рефракцією і затриманим зворотнім зв'язком. В цьому випадку нейрон протягом певного часу після кожного пострілу опиняється в стані рефрактерності, коли він ігнорує будь-які вхідні сигнали. Із загальних міркувань випливає, що наявність рефракції зменшує ефекти пам'яті в послідовності МП нейрону. У попередніх розділах було доведено, що послідовність довжин вихідних МП і збуджуючого, і гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ є немарківською. Метою цього розділу було перевірити, чи цей результат залишається справедливим за наявності ненульового рефрактерного періоду, тобто чи наявність рефракції не порушує немарковості.

Для цього, на основі методології, розробленої в другому розділі, було отримано точні аналітичні вирази для густини умовних ймовірностей $P(t_{n+1} | t_n, \dots, t_0)$. Показано, що і у випадку з рефракцією необхідна умова марковості порядку n не виконується за жодних значень n . Таким чином, не зважаючи на те, що наявність рефракції призводить до зменшення кореляцій та ефектів пам'яті в послідовності міжімпульсних інтервалів, вона все ж таки не здатна якісно змінити немарківського характеру нейронної активності системи зі зворотнім зв'язком.

Ми доходимо висновку, що саме наявність затриманого зворотнього зв'язку призводить до кореляцій та немарківської статистики нейронної активності, і вважаємо, що подібної поведінки в системі зі зворотніми зв'язками слід очікувати також при застосуванні інших нейронних моделей та для реальних нейронів.

Існування кореляцій в послідовності МП було неодноразово продемонстровано на основі експериментальних даних для реальних біологічних об'єктів. Найпростішими випадковими процесами з кореляціями є марківські процеси різних порядків. Ратнам і Нельсон [3*] оцінили порядок марковості в послідовності МП на основі експериментальних даних. Вони отримали, що послідовність МП є або марківським процесом порядку не менше 7, або це немарківський процес. Наші результати дають теоретичне пояснення згаданим експериментальним даним. А саме, наявність затриманих ЗЗ між нейронами нервової системи призводить до виникнення кореляцій та немарківської статистики нейронної активності.

У висновках підсумовуються основні результати роботи.

ВИСНОВКИ

В дисертації досліджено вплив наявності затриманого зворотнього зв'язку (ЗЗ) на статистику активності імпульсних нейронів. Розглянуто випадки збуджуючого нейрону із затриманим ЗЗ (i), гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ (ii) та гальмівного нейрону з рефракцією із затриманим ЗЗ (iii).

1. Знайдено явний вигляд та чисельно досліджено одноінтервальну густину ймовірностей для довжин вихідних міжімпульсних інтервалів (МІІ). У випадку (i) знайдена густина ймовірностей має ряд особливостей, зокрема, вона є полімодальною функцією (має декілька максимумів) та містить сингулярність у вигляді зсунутої δ -функції Дірака. Положення δ -функції визначається часом затримки імпульсу в лінії ЗЗ. Порівняння з аналогічним результатом для нейрону без ЗЗ дозволяє зробити висновок про те, що саме наявність затриманого ЗЗ призводить до появи вказаних особливостей в одноінтервальній густині ймовірностей;
2. У випадку (ii) одноінтервальна густина ймовірностей також має ряд специфічних особливостей: вона є бімодальною функцією довжини вихідного інтервалу та містить розрив, положення якого визначається часом затримки імпульсу в лінії ЗЗ. Бімодальність одноінтервальної густини ймовірностей означає, що довжини МІІ будуть переважно концентруватися навколо двох значень, що відповідають пікам в густині ймовірностей. Наявність розриву та виникнення бімодальності слід трактувати як результат дії лінії ЗЗ;
3. Для випадків (i) і (ii) знайдено явні вирази для довжини середнього вихідного інтервалу та для коефіцієнту варіації (КВ). Показано, що наявність затриманого ЗЗ призводить до збільшення варіативності довжин МІІ збуджуючих та гальмівних нейронів, порівняно з випадком без зворотнього зв'язку. Отримані значення КВ узгоджуються з експериментальними даними щодо високої варіативності міжімпульсних інтервалів нейронів кори головного мозку ссавців;
4. Для випадків (i) та (ii) досліджено багатоінтервальну густину ймовірностей для довжин вихідних МІІ. Шляхом аналізу отриманих аналітичних результатів доведено, що довжини сусідніх вихідних МІІ в обох випадках зкорельовані, і, більше того, що послідовність довжин вихідних МІІ не може бути представлена як марківський процес деякого скінченного порядку. Це узгоджується з експериментальними даними для нейронів головного мозку;
5. Вплив наявності рефракції на статистичні властивості нейрону зі зворотнім зв'язком досліджено на прикладі (iii). Доведено, що і в цьому випадку послідовність довжин вихідних МІІ не є марківським процесом якогось скінченного порядку. Таким чином, не зважаючи на те, що рефракція зменшує ефекти пам'яті в послідовності МІІ, відновити властивість марковості в цій послідовності вона все ж таки не здатна;
6. Якісно подібні результати отримано чисельно в результаті заміни моделі зв'язуючого нейрону на модель інтегратор з втратами. Це підштовхує до висновку, що статистичні характеристики вихідного сигналу зумовлені, в основному, структурою мережі (архітектурою її зв'язків) і тим, чи є нейрони в ній збуджуючими, чи гальмівними, і в значно меншій мірі – індивідуальними кількісними характеристиками окремих нейронів, чи деталями їх функціонування.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Vidybida A.K. Output stream of binding neuron with delayed feedback / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // Eur. Phys. J. B. - 2009. - Vol. 72, 279-287.
2. Vidybida A.K. Output Stream of Binding Neuron with Feedback / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // Knowledge-Based Intelligent System Advancements: Systemic and Cybernetic Approaches, Chapter 10. - 2011. - Ed. by Jozefczyk J., Orski D., Information Science Reference, Hersey, New York, p. 182-215.
3. Vidybida A.K. Firing statistics of inhibitory neuron with delayed feedback. I. Output ISI probability density / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // BioSystems. - 2013. - Vol. 112, № 3, 224-232.
4. Vidybida A.K. Delayed feedback causes non-Markovian behavior of neuronal firing statistics / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // Ukrainian Mathematical Journal. - 2012. - Vol. 64, 1587—1609; Ukrainian Mathematical Journal (Springer). - 2013. - Vol. 64, № 12, 1793-1815.
5. Kravchuk K.G. Firing statistics of inhibitory neuron with delayed feedback. II: Non-Markovian behavior / K.G. Kravchuk, A.K. Vidybida // BioSystems. - 2013.-- Vol. 112, № 3, 233–248.
6. Kravchuk K. Non-Markovian spiking statistics of a neuron with delayed feedback in presence of refractoriness / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Mathematical Biosciences and Engineering. - 2014. - Vol. 11, № 1, 81-104.
7. Kravchuk K. Non-markovian property of the output stream of neuron with delayed feedback // K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Modern Problems of Theoretical Physics, Bogolyubov Kyiv Conference, December 22-26: Program & Abstracts. - Ukraine, Kyiv, 2009. - P. 53.
8. Vidybida A.K. Output stream of binding neuron with delayed feedback is non-markovian / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // The 2nd International Biophysics Congress and Biotechnology at GAP (Southeastern Anatolian Project) & the 21st National Biophysics Congress, October 05-09: Book of Abstracts. - Turkey, Diyarbaki r, 2009. - P. OP-20.
9. Кравчук К. Немарковість вихідного потоку зв'язуючого нейрону зі збуджуючим затриманим зворотнім зв'язком / Кравчук К., Відибіда О.К. // Матеріали XI конференції з біоніки, біокібернетики та прикладної біофізики, 4-6 листопада. - Україна, Київ, 2010. - Стор. 54.
10. Відибіда О.К. Вихідний потік зв'язуючого нейрону з гальмівним затриманим зворотнім зв'язком / О.К. Відибіда, К.Г. Кравчук // Матеріали XI конференції з біоніки, біокібернетики та прикладної біофізики, 4-6 листопада. - Україна, Київ, 2010. - Стор. 20.
11. Kravchuk K. The influence of shunting inhibitory feedback on the output stream of a single neuron / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Modern Problems of Theoretical Physics: Young Scientists Conference, December 22-24: Program & Abstracts. -- Ukraine, Kyiv, 2010. - P. 47.
12. Кравчук К. Немарковість вихідного потоку збуджуючого зв'язуючого нейрону із затриманим зворотнім зв'язком / Кравчук К., Відибіда О.К. // 11-та Всеукраїнська школа-семінар та конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії

- конденсованої речовини, 1-3 червня: збірка тез. - Україна, Львів, 2011. - Стор. 28.
13. Відибіда О.К. Вихідний потік гальмівного зв'язуючого нейрону із затриманим зворотнім зв'язком / О.К. Відибіда, К.Г. Кравчук // 11-та Всеукраїнська школа-семинар та конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини, 1-3 червня: збірка тез. - Україна, Львів, 2011. - Стор. 48.
14. Kravchuk K. Delayed feedback results in non-Markovian statistics of neuronal firing / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // 8-th European Conference on Mathematical and Theoretical Biology and Annual Meeting of the Society for Mathematical Biology, June 28 - July 2: Book of abstracts. - Poland, Krakow, 2011. - P. 536.
15. Kravchuk K. Output stream of excitatory binding neuron with delayed feedback is non-Markovian / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // XI Харківська конференція молодих вчених з радіофізики, електроніки, фотоніки та біофізики, 29 листопада - 1 грудня: збірка тез. - Україна, Харків, 2011. - P. ВІО-13.
16. Vidybida A.K. Output stream of inhibitory binding neuron with delayed feedback / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // XI Харківська конференція молодих вчених з радіофізики, електроніки, фотоніки та біофізики, 29 листопада - 1 грудня: збірка тез. - Україна, Харків, 2011. - P. ВІО-12.
17. Kravchuk K. Output stream of inhibitory binding neuron with delayed feedback is not a Markovian one / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Modern Problems of Theoretical Physics: III Young Scientists Conference, December 21-23: Program & Abstracts. - Ukraine, Kyiv, 2011. - P. 24.
18. Кравчук К. Немарковість вихідного потоку гальмівного зв'язуючого нейрону із затриманим зворотнім зв'язком / К. Кравчук, О.К. Відибіда // 12-та Всеукраїнська школа-семинар та конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини, 30 травня - 1 червня: збірка тез. - Україна, Львів, 2012. - Стор. 35.
19. Kravchuk K. Delayed feedback results in non-Markovian statistics of neural firing – Generalization to high-order Markov processes / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // BIOCOMP2012 Mathematical Modeling and Computational Topics in Biosciences, June 4-8: Abstracts. - Italy, Vietri sul Mare, 2012. - P.116-117.
20. Vidybida A.K. Output stream of inhibitory neuron with delayed feedback / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // BIOCOMP2012 Mathematical Modeling and Computational Topics in Biosciences, June 4-8: Abstracts. - Italy, Vietri sul Mare, 2012. - P.173-175.
21. Kravchuk K. Non-markovian spiking statistics of a neuron with delayed feedback in the presence of refraction / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Neural Coding 2012: 10th International workshop, September 2-7: Book of Abstracts. - Czech Republic, Prague, 2012. - P. 69-70.
22. Kravchuk K. Effect of delayed feedback presence on spiking statistics of a neuron with refraction / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Modern Problems of Theoretical Physics: IV Young Scientists Conference, October 23-26: Program & Abstracts. -- Ukraine, Kyiv, 2012. - P. 45-46.
23. Kravchuk K. Delayed feedback results in non-Markov statistics of neuronal activity / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // 29-th European Meeting of Statisticians, 20-25 July: Abstract Book. - Hungary, Budapest, 2013. - P.312-313.

СПИСОК ЦИТОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- 1*. Softky W.R. The highly irregular firing of cortical cells is inconsistent with temporal integration of random EPSPs / W.R. Softky, C. Koch // J. Neurosci. - 1993. - Vol. 13, 334-350.
- 2*. Doob J.L. Stochastic Processes / J.L. Doob. - John Wiley & Sons, Inc., New York; Chapman & Hall, Limited, London, 1953.
- 3*. Ratnam R. Nonrenewal statistics of electrosensory afferent spike trains: Implications for the detection of weak sensory signals /
R. Ratnam, M.E. Nelson // J. Neurosci. - 2000. - Vol. 20, 6672-6683.

АНОТАЦІЯ

Кравчук К.Г. Статистичні властивості активності імпульсних нейронів за наявності зворотніх зв'язків – На правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата фізико-математичних наук за спеціальністю 01.04.02 – теоретична фізика. – Інститут теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України, Київ, 2014.

Дисертація присвячена дослідженню впливу наявності затриманих в часі зворотніх зв'язків на статистику нейронної активності. Розглянуто один нейрон із затриманим зворотнім зв'язком, стимульований пуассонівським потоком вхідних імпульсів. Особливо розглянуто випадки збуджуючого і гальмівного нейронів. Отримано точні аналітичні вирази для одноінтервальної та багатоінтервальної густин ймовірностей для довжин вихідних міжімпульсних інтервалів, а також для середньої тривалості вихідного інтервалу та коефіцієнту варіації. Показано, що наявність затриманого зворотнього зв'язку призводить до появи виражених особливостей в одноінтервальній густині ймовірностей, а також спричиняє суттєве збільшення коефіцієнту варіації, порівняно з випадком без зворотнього зв'язку. Доведено, що наявність затриманого зворотнього зв'язку призводить до немарківської статистики нейронної активності.

Ключові слова: нейрон, зворотній зв'язок, розподіл довжин міжімпульсних інтервалів, немарківська статистика, кореляції.

АННОТАЦІЯ

Кравчук К.Г. Статистические свойства активности импульсных нейронов при наличии обратных связей - На правах рукописи.

Диссертация на соискание научной степени кандидата физико-математических наук по специальности 01.04.02 – теоретическая физика. – Институт теоретической физики им. Н.Н. Боголюбова НАН Украины, Киев, 2014.

Диссертация посвящена исследованию влияния задержанных во времени обратных связей на статистику нейронной активности. Рассмотрен один нейрон с задержанной обратной связью, находящийся под действием пуассоновского потока входящих импульсов. Отдельно рассмотрены случаи возбуждающего и

тормозящего нейронов. Получены точные аналитические выражения для одно- и многоинтервальной плотностей вероятности для длин исходящих меж-импульсных интервалов, а также для средней длины исходящего интервала и коэффициента вариации. Показано, что наличие задержанной обратной связи приводит к появлению выраженных особенностей в одноинтервальной плотности вероятностей, а также к существенному увеличению коэффициента вариации, по сравнению со случаем без обратной связи. Доказано, что наличие задержанной обратной связи приводит к немарковской статистике нейронной активности.

Ключевые слова: нейрон, обратная связь, распределение длин межимпульсных интервалов, немарковская статистика, корреляции.

ABSTRACT

Kravchuk K.G. Statistical properties of impulse neurons activity in presence of delayed feedback – Manuscript.

Thesis for the Doctor of Philosophy degree (Candidate of science in Physics and Mathematics) in speciality 01.04.02 – theoretical physics. – Bogolyubov Institute for Theoretical Physics of National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2014.

The purpose of the thesis is to investigate the influence of time delayed feedback on the neuronal firing statistics. For this purpose, the simplest network with delayed feedback is considered, namely, we take a single neuron with delayed feedback. The construction is fed externally by a Poisson stream. The cases of excitatory and inhibitory neurons are considered. For analytical derivation we take the binding neuron model, as it allows rigorous mathematical treatment. Using the elementary probability theory, we obtain exact analytical expressions for output inter-spike intervals (ISI) probability density, mean output ISI, coefficient of variation and conditional ISI probability density with an arbitrary number of conditions.

Our results suggest that the delayed feedback presence can significantly change neuronal firing statistics. Particularly, delayed feedback presence results in prominent peculiarities in output ISI probability density, which were absent in the case of no feedback. For the case of excitatory neuron, output ISI probability density contains singularity of Dirac δ -function type, jumps and derivative discontinuities. For the case of inhibitory neuron, output ISI probability density is a bimodal function with a jump-type discontinuity. The position of both δ -function in the case of excitatory neuron and jump in the case of inhibitory neuron is defined uniquely by the time delay of the impulse in the feedback line.

Also, it is shown, that delayed feedback presence results in considerable increase in coefficient of variation (CV), as compared to the case of no feedback. For biologically realistic parameters, we have obtained the CV values ranging between 0.5 and 1, and for excitatory neuron with delayed feedback – even up to 1.3. This result is consistent with well known experimental data by Softky and Koch [1*] on high variability of inter-spike intervals in real cortical neurons. Until now, there was no theoretical explanation of this high variability. The CV of a neuron without feedback was theoretically estimated by many authors as $0.2 \div 0.4$, which is significantly lower than experimentally obtained value. Our results suggest, that namely the delayed

feedback presence can increase the variability of ISIs of a neuron in a network, which explains experimental results.

An important result of the present work is that the delayed feedback presence leads to correlations and non-Markovian statistics of neuronal firing. Indeed, in the system with delayed feedback interconnections future spiking moments of neurons depend on the present positions of impulses in interconnection lines (axons) between neurons, which in turn depend on the past spiking moments of the same neurons. That is why, one should expect correlations and non-Markovian statistics to be found in any network with delayed feedback interconnections. That is why, the spiking statistics of excitatory and inhibitory neurons is also considered in terms of multiple-ISI probability density functions. We derive the exact expressions for conditional ISI p.d.f. with an arbitrary number of conditions and prove that the necessary condition for the process to be m -order Markov chain does not hold for any finite number m .

The existence of correlations in ISI sequence was demonstrated by many authors on the base of experimental data on the neuronal activity in real biological objects. The simplest stochastic processes with correlations are Markov processes of various order. Ratnam and Nelson [3*] estimated the Markov order in ISI sequence on the base of experimental data. They obtained, that ISI sequence is either a Markov chain of the order no less than 7, or it is non-Markovian. Our results give a theoretical explanation of mentioned experimental data. Namely, the presence of delayed feedback interconnections between neurons in CNS leads to correlations and non-Markovian statistics of neuronal firing.

Also, the inhibitory neuron with refractoriness and delayed feedback is considered. It is clear from general reasons, that the refractory period of a neuron leads to decrease in correlations in output ISI sequence. Nevertheless, we prove, that even in the case of very pronounced refractoriness output ISI sequence still cannot be represented as a Markov chain of any finite order. We conclude, that refractoriness cannot restore the Markov property of an output ISI stream of a neuron with delayed feedback.

We also wanted to check weather the mentioned results are reproducible for other neuronal model as well. For this reason, the set of numerical simulations with a leaky integrate-and-fire (LIF) neuron with delayed feedback was performed. The cases of excitatory and inhibitory LIF neurons are considered. It was obtained, that all p.d.f. for LIF neuron are qualitatively the same as those found for binding neuron. We conclude, that it is namely the delayed feedback presence which results in peculiarities in output ISI probability density, in an increase of CV and in non-Markovian statistics of neuronal firing. One should take this facts into account when analyzing neuronal firing statistics in any network with delayed feedback interconnections.

The similarity in results for BN and LIF models also suggests, that neuronal spiking statistics in a network is determined mostly by architecture of the network interconnections and by the type of neurons in it (excitatory or inhibitory), but to much less extent – by individual quantitative characteristics of particular neurons, or by details of their functioning.

Key words: neuron, delayed feedback, inter-spike intervals distribution, non-Markovian statistics, correlations.

Кравчук Ксенія Григоріївна

Статистичні властивості активності імпульсних нейронів за наявності зворотніх зв'язків. (Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня кандидата фізико-математичних наук.)

Зам. – 3 Формат 60 x 84/16 Обл.-вид. арк. - 1.00

Підписано до друку 10.04.2014 р. Тираж 100 прим.

Поліграфічна дільниця ІТФ ім. М.М. Боголюбова НАН України,
03680, м. Київ, вул. Метрологічна, 14-б