Інститут теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України

Інститут теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Щур Ольга Володимирівна

УДК 53.047, 577.38, 519.216

ДИСЕРТАЦІЯ

Часова структура активності імпульсних неадаптивних нейронів за наявності прямих і опосередкованих затриманих зворотних зв'язків

01.04.02 Теоретична фізика

10 Природничі науки (104 Фізика та астрономія)

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____
(підпис, ініціали та прізвище здобувача)

Науковий керівник Відибіда Олександр Костянтинович,
доктор фіз.-мат. наук,
старший науковий співробітник

Київ - 2022

АНОТАЦІЯ

Щур О.В. Часова структура активності імпульсних неадаптивних нейронів за наявності прямих і опосередкованих затриманих зворотних зв'язків. - Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 01.04.02 "Теоретична фізика" (104 - Фізика та астрономія). - Інститут теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України, Київ, 2022.

Одним з основних питань сучасної нейронауки – міждисциплінарної галузі, яка займається вивченням нервової системи на різних рівнях, – є проблема нейронного кодування, а саме з'ясування механізмів кодування і переробки інформації/сигналів в мозку. Зокрема, вона включає в себе питання обробки інформації у нейронах. Зазвичай нейрони генерують стереотипні електричні імпульси, що називаються потенціалами дії або спайками. У більшості випадків інформація у нервовій системі передається точним часовим положенням спайків. Оскільки нейрони генерують окремі імпульси, і така генерація є випадковим процесом, з математичної точки зору активність нейрона, як і його стимуляцію, слід описувати як точковий стохастичний процес. Проте результатів такого опису мало, що пояснюється складністю такого математичного підходу.

В експериментах часто вимірюють міжспайкові інтервали (МСІ) – часові інтервали між двома послідовно згенерованими спайками одним нейроном. Це дозволяє обчислити функцію розподілу МСІ, а також визначити регулярність нейронної активності. Останнє визначається за допомогою коефіцієнту варіації МСІ.

Якщо розподіл МСІ є експоненційним та окремі МСІ є незалежними, це означає, що точковий процес, який описує генерацію спайків, є пуассонівським, а отже, процесом без пам'яті (інтенсивність процесу не залежить від попередніх подій та є сталою). Також нейронна активність є нерегулярною

(коефіцієнт варіації рівний одиниці). Часто у теоретичних та експериментальних роботах припускається, що нейронна активність є пуассонівською. Важливо перевірити, чи завжди таке припущення є обґрунтованим.

У дисертаційній роботі досліджується одна з можливих причин, яка може зробити нейронну активність непуассонівською, а саме наявність затриманого зворотного зв'язку. Затриманий зворотний зв'язок (ЗЗ) може бути результатом перебування нейрона у реверберативній нейронній мережі з затримками міжнейронної комунікації, або бути опесередкованим одним з структурних елементів нейрона – аутапсом. Про існування та важливу функціональну роль аутапсів – синапсів від нейрона до самого себе – свідчать нещодавні експерименти. Саме тому у дисертаційній роботі було дослідженно вплив двох типів затриманого ЗЗ – гальмівного та збуджувального – на статистику нейронної активності. Для цього було знайдено функцію розподілу МСІ та її моменти для поодинокого нейрона з пороговим характером відповіді на стимул, а також нейрона з двома типами затриманого ЗЗ. Нейронна стимуляція та активність були описані за допомогою точкових стохастичних процесів без застосування наближень. Було доведено, що у жодному з зазначених випадків нейронна активність не є пуассонівською. Також було показано, що змінюючи затримку зворотного зв'язку можна керувати регулярністю нейронної активності. Окрім цього, було доведено, що наявність збуджувального затриманого ЗЗ сприяє генерації нейроном пачкових спайків, які грають важливу роль у процесах навчання та пам'яті. Отримані результати можуть бути використані при аналізі експериментальних даних, а саме гістограм міжспайкових інтервалів, щоб з'ясувати, чи має досліджуваний нейрон аутапс.

Ще одним важливим питанням нейронного кодування є конденсація інформації. Відомо, що на периферії нервової системи інформація про об'єкти представлена в надлишковій формі, з багатьма неістотними деталями. У вищих відділах мозку ці ж самі об'єкти представлені в більш абстрактній формі, коли різним однотипним об'єктам відповідає одне й те ж представлення. Це

і є конденсація інформації. Раніше було запропоновано можливий фізичний механізм конденсації інформації як сходження деякого набору траєкторій реверберуючої нейронної мережі до одного і того ж періодичного режиму (атрактора), який і вважається вище зазначеним дискретним символом. Важливо, що у реверберативній нейронній мережі з затримками міжнейронної комунікації наявний опосередкований затриманий зворотний зв'язок. У дисертаційній роботі було досліджено динаміку реверберативної імпульсної нейронної мережі з затримками міжнейронної комунікації, що викликана різними початковими стимулами, з метою з'ясування фізичного механізму сходження траєкторій.

У дисертаційній роботі було одержано наступні нові результати:

- Для моделі інтегруючого нейрона з втратами з порогом двійка одержано вичерпний опис статистики довжин вихідних MCI в термінах твірної функції моментів, яку знайдено явно. Для моделі зв'язуючого нейрона з порогом 2 обчислено функцію розподілу вихідних MCI у випадку стимуляції потоком імпульсів, інтервали між якими розподілені згідно розподілу Ерланга. В обох випадках одержана функція розподілу не є експоненційною.

- Було досліджено вплив наявності лінії затриманого зворотного зв'язку на статистику активності імпульсних нейронів у двох випадках: гальмівного зворотного зв'язку та збуджувального. Для цього було доведено, що за стимуляції нейрона з гальмівним або збуджувальним затриманим ЗЗ будь-яким точковим процесом відновлення, у тому числі процесом Пуассона, його стохастична активність виходитиме на стаціонарний режим. Було знайдено умову існування та єдиності такого стаціонарного режиму, а також явні формули для обчислення його характеристик.

- Для класу нейронних моделей, що стимулюються точковим процесом відновлення, було отримано зв'язок між функцією розподілу вихідних

МСІ для нейрону з затриманим гальмівним ЗЗ та відповідною функцією розподілу для такого ж нейрона, але без ЗЗ, а також функцією розподілу МСІ для вхідного потоку. Було доведено для широкого класу нейронних моделей з затриманим гальмівним ЗЗ, що функція розподілу вихідних МСІ має розрив у точці, що відповідає затримці ЗЗ. Раніше це було доведено лише для моделі зв'язуючого нейрона, а також показано шляхом чисельного моделювання для інтегруючого нейрона з втратами.

- Для класу нейронних моделей з з затриманим збуджувальним ЗЗ з порогом 2 при стимуляції процесом Пуассона було отримано функцію розподілу МСІ, виражену через функцію розподілу МСІ для такого ж нейрона, але без ЗЗ. Було доведено для класу моделей нейронів зі збуджувальним затриманим ЗЗ, що функція розподілу має особливість типу δ-функції Дірака у точці, що відповідає затримці ЗЗ. Раніше це було доведено лише для моделі зв'язуючого нейрона з порогом 2, а також показано шляхом чисельного моделювання для зв'язуючого нейрона з порогом 4 та інтегруючого нейрона з втратами з порогом 2.

- За допомогою комп'ютерного моделювання було досліджено реверберативну динаміку імпульсної нейронної мережі з затримками міжнейронної комунікації, що викликана різними початковими стимулами. Було спостережено два типи самоорганізованої в часовій області поведінки: 1) об'єднання декількох динамічних траєкторій у одну траєкторію; 2) сходження кількох спочатку різних траєкторій в один періодичний режим. Встановлено, що фізичним механізмом процесу сходження різних динамічних траєкторій, викликаних різними початковими стимулами, є імпульсація нейронів.

Матеріали дисертації представлені в 4 журнальних публікаціях та одному препринті.

Робота складається із вступу, п'яти розділів, що відповідають логічно завершеним етапам досліджень, висновків та бібліографії, яка містить 109 посилань. Дисертація включає 24 рисунки та 4 таблиці. Загальний об'єм роботи становить 145 сторінок друкованого тексту.

Ключові слова: статистика нейронної активності, точковий процес Пуассона, процес відновлення, функція розподілу густини імовірності, моменти функції розподілу, твірна функція моментів, затриманий зворотний зв'язок, аутапс, міжспайковий інтервал, реверберативна нейронна мережа, атрактор, перцепція, стабільність, обробка сигналів, періодичний режим.

Список публікацій здобувача:

1. Vidybida, A., Shchur, O.: Information reduction in a reverberatory neuronal network through convergence to complex oscillatory firing patterns. BioSystems. 161, 24–30 (2017)

2. Vidybida, A., Shchur, O.: Relation Between Firing Statistics of Spiking Neuron with Delayed Fast Inhibitory Feedback and Without Feedback. Fluct. Noise Lett. 17, 1850005 (2018)

3. Shchur, O., Vidybida, A.: First Passage Time Distribution for Spiking Neuron with Delayed Excitatory Feedback. Fluct. Noise Lett. 19, 2050005 (2020)

4. Vidybida, A.K., Shchur, O.V.: Moment-Generating Function of Output Stream of Leaky Integrate-and-Fire Neuron. Ukr. J. Phys. 66, 254-259 (2021)

5. Shchur, O., Vidybida, A.: Firing statistics of a neuron with delayed feedback inhibition stimulated with a renewal process. ArXiv eprints (2021), arXiv: 2110.11161 [q-bio.NC]

ABSTRACT

Shchur O.V. Temporal structure of activity of spiking non-adaptive neurons with direct and indirect delayed feedback. – Manuscript.

Thesis for the Doctor of Philosophy in the speciality 01.04.02 "Theoretical physics" (104 - Physics and astronomy). – Bogolyubov Institute for Theoretical Physics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2022.

One of the main issues in modern neuroscience – an interdisciplinary field that studies the nervous system at various levels – is the problem of neural coding, namely the elucidation of the mechanisms of coding and processing of information/signals in the brain. In particular, it includes issues of information processing in neurons. Typically, neurons generate stereotyped electrical impulses called action potentials or spikes. In most cases, information in the nervous system is transmitted by the exact temporal position of the spikes. Since neurons generate separate impulses, and such generation is a random process, from a mathematical point of view, the activity of the neuron, as well as its stimulation, should be described as a point stochastic process. However, the results of such a description are few, due to the complexity of the mathematical approach.

In experiments interspike intervals (ISIs) – the intervals between two sequentially generated by a neuron spikes – are often measured. This allows to estimate the probability density function (PDF) of ISIs, as well as to determine the regularity of neural activity. The latter is measureed by the coefficient of variation of the ISIs.

If the distribution of ISIs is exponential and individual ISIs are independent, it means that the point process that describes the generation of spikes is Poissonian, and therefore it is a process without memory (the process intensity does not depend on previous events and is constant). Also, neural activity is irregular (coefficient of variation is equal to one). It is often assumed in theoretical and experimental work that neural activity is Poissonian. It is important to check

whether such an assumption is valid in all cases.

The thesis investigates one of the possible causes that can make neural activity non-Poissonian, namely the presence of delayed feedback. Delayed feedback may be the result of a neuron being embedded into a recurrent neural network with delayed interneuronal communication, or may be mediated by one of the structural elements of the neuron, an autapse. Recent experiments have shown the existence and functional importance of autapses, synapses from the neuron to itself. That is why in the dissertation the influence of two types of delayed feedback (inhibitory and excitatory) on the statistics of neural activity were studied. For this purpose, the ISIs PDF and its moments have been found for a single neuron with the threshold-type reaction to a stimulus, as well as a neuron with delayed feedback. Neural stimulation and activity have been described using point stochastic processes without any approximation made. It has been proven that in none of these cases the neural activity is Poissonian. It has also been shown that by changing the feedback delay, the regularity of neural activity can be controlled. In addition, it has been proven that the presence of excitatory delayed feedback promotes the generation of bursts, which play an important role in learning and memory. The obtained results can be used in the analysis of experimental data, namely histograms of ISIs to determine whether the studied neuron has an autapse.

Another important issue of neural coding is the information condensation. It is known that on the periphery of the nervous system, information about objects is presented in an excessive form, with many insignificant details. In the higher parts of the brain, the same objects are represented in a more abstract form, when different objects of the same type correspond to the same representation. This consitutes the information condensation. Previously, a possible physical mechanism of information condensation was proposed as the convergence of a set of trajectories of a recurrent neural network to the same periodic regime (attractor), which is considered to be the discrete symbol mentioned above. It is important that in a

recurrent neural network with delayed interneuronal communication, there is an indirect delayed feedback. In the dissertation, the dynamics of a recurrent neural network with delayed interneuronal communication, caused by different initial stimuli, has been investigated in order to elucidate the physical mechanism of the convergence of different trajectories.

The following new results were obtained in the thesis:

- For the model of leaky integrate-and-fire neuron with threshold 2, the statistics of ISIs is fully described in terms of the moment generating function, which is found explicitly. For the model of binding neuron with threshold 2, the ISIs PDF is found in the case of stimulation with stream of impulses, the intervals between which are distributed according to the Erlang distribution. In both cases, obtained PDF is not exponential.

- The influence of delayed feedback on the statistics of the activity of spiking neurons was studied in case of two types of feedback: inhibitory and excitatory. For this purpose, it has been proved that upon stimulation with a point renewal process, including the Poisson process, of a neuron with inhibitory or excitatory delayed feedback, its stochastic activity will reach stationary state. The condition for the existence and uniqueness of such a stationary state has been found as well as explicit formulas for calculating its characteristics.

- For the class of neural models stimulated with a renewal process, a relationship between the output ISIs PDF for a neuron with delayed inhibitory feedback and the corresponding PDF for the same neuron, but without feedback, and the ISIs PDF for input stream has been derived. It was proved for a wide class of neural models with delayed inhibitory feedback that the ISIs PDF has a jump-type discontinuity at the point corresponding to the feedback delay. This has previously been proven only for the binding neuron model with threshold 2, and also shown by means of numerical simulations

for the binding neuron model with threshold 3 and the leaky integrate-and-fire neuron with threshold 2.

- For the class of neural models with delayed excitatory feedack with a threshold of 2, when stimulated with a Poisson process, the ISIs PDF has been derived, and it is expressed through the ISIs PDF for the same neuron, but without feedback. It has been proved for a class of neural models with excitatory delayed feedback that the ISIs PDF has a δ-function type pecularity at the point corresponding to the feedback delay. This has previously been proven only for the binding neuron model, and also shown by means of numerical simulations for the leaky integrate-and-fire neuron.

- The recurrent dynamics of the spiking neural network with delays of interneuronal communication, caused by various initial stimuli, has been studied with the help of computer simulation. Two types of self-organized behavior in the time domain have been observed: 1) merging of several dynamical trajectories into one trajectory; 2) convergence of several initially different trajectories into one periodic regime. It has been established that the physical mechanism of the convergence of different dynamic trajectories caused by different initial stimuli is neuronal spiking.

The materials of the thesis are presented in 4 journal publications and one preprint.

The work consists of an introduction, five sections which correspond to the logically completed stages of research, conclusions and a bibliography that contains 109 references. The thesis includes 24 figures and 4 tables. The total number of printed pages is 145.

Keywords: statistics of neuronal activity, Poisson point process, renewal process, probability density function, moments of probability density function, moment-generating function, delayed feedback, autapse, interspike interval, recurrent

neural network, attractor, perception, stability, signal processing, periodic regime.

List of publications:

1. Vidybida, A., Shchur, O.: Information reduction in a reverberatory neuronal network through convergence to complex oscillatory firing patterns. BioSystems. 161, 24–30 (2017)

2. Vidybida, A., Shchur, O.: Relation Between Firing Statistics of Spiking Neuron with Delayed Fast Inhibitory Feedback and Without Feedback. Fluct. Noise Lett. 17, 1850005 (2018)

3. Shchur, O., Vidybida, A.: First Passage Time Distribution for Spiking Neuron with Delayed Excitatory Feedback. Fluct. Noise Lett. 19, 2050005 (2020)

4. Vidybida, A.K., Shchur, O.V.: Moment-Generating Function of Output Stream of Leaky Integrate-and-Fire Neuron. Ukr. J. Phys. 66, 254-259 (2021)

5. Shchur, O., Vidybida, A.: Firing statistics of a neuron with delayed feedback inhibition stimulated with a renewal process. ArXiv eprints (2021), arXiv: 2110.11161 [q-bio.NC]

Зміст

Перелік умовних позначень, скорочень і термінів **17**

Вступ **19**

1 Статистика активності поодинокого нейрона **29**

1.1 Вступ 29

1.1.1 Стохастичні точкові процеси 31

1.2 Статистика активності інтегруючого нейрона з втратами з порогом 2 34

1.2.1 Модель інтегруючого нейрона з втратами (IHB) 34

1.2.2 Попередні результати 36

1.2.3 Нове представлення функції розподілу MCI 38

1.2.4 Твірна функція моментів 39

1.2.5 Моменти функції розподілу MCI 41

1.2.6 Чисельна перевірка 44

1.3 Статистика активності зв'язуючого нейрона з порогом 2 44

1.3.1 Модель зв'язуючого нейрона 44

1.3.2 Попередні результати 45

1.3.3 Функція розподілу MCI та її моменти 46

1.3.4 Випадок пуассонівського вхідного потоку 47

1.3.5 Випадок вхідного потоку Ерланга 47

2 Статистика активності нейрона з затриманим гальмівним ЗЗ, стимульованого процесом Пуассона **51**

2.1 Вступ 51

2.2 Методи 54
2.2.1 Клас нейронних моделей, які досліджуються 54
2.2.2 Тип зворотного зв'язку 55
2.3 Результати та їх обговорення 58
2.3.1 Функція розподілу МСІ 58
2.3.2 Моменти функції розподілу МСІ 65
2.3.3 Початковий відрізок функції розподілу МСІ для нейрона без ЗЗ 66
2.3.4 Випадок нейрона з порогом 2 68

3 Статистика активності нейрона з затриманим гальмівним ЗЗ, стимульованого процесом відновлення 73
3.1 Вступ 73
3.2 Методи 74
3.3 Результати та їх обговорення 75
3.3.1 Загальний вираз для функції розподілу МСІ 75
3.3.2 Випадок пуассонівського вхідного потоку 82
3.3.3 Випадок нейрона з порогом 2, стимульованого потоком Ерланг-2 83
3.3.4 Твірна функція моментів та моменти функції розподілу МСІ 89

4 Статистика активності нейрона з затриманим збуджувальним ЗЗ 93
4.1 Вступ 93
4.2 Методи 95
4.2.1 Клас нейронних моделей, які досліджуються 95
4.2.2 Тип зворотного зв'язку 95
4.3 Результати та їх обговорення 95
4.3.1 Функція розподілу МСІ 95

4.3.2 Модельно-незалежний початковий відрізок розподілу MCI 98
4.3.3 Моменти функції розподілу MCI 100

5 Самоорганізація нейронної активності в часовій області за наявності опосередкованих затриманих зворотних зв'язків 103

5.1 Вступ 103
5.2 Методи досліджень 107
5.2.1 Симуляція інтегруючого нейрона з втратами за допомогою цілих чисел 107
5.2.2 Збір даних про динаміку мережі 113
5.3 Результати 115
5.3.1 Періодичні режими та їхні домени 115
5.3.2 Сценарії виходу на періодичний режим 118
5.3.3 Досягнення порогу збудження необхідне для сходження траєкторій 120
5.3.4 Стійкість знайдених періодичних режимів 120
5.4 Обговорення 123

Висновки 127

Список використаних джерел 131

ДОДАТКИ 145

Список публікацій за темою та відомості про апробацію 145

Перелік умовних позначень, скорочень і термінів

MCI	міжспайковий інтервал
IHB	інтегруючий нейрон з втратами
ЗЗ	зворотний зв'язок
ЗН	зв'язуючий нейрон
IT	нижня скронева кора
PV-нейрони	нейрони, що експресують парвальбумін

Вступ

Актуальність роботи. Одне з основних питань в дослідженні мозку - це як мозок робить розум (how brain makes mind). Частина цього питання - проблема нейронного кодування (neural coding). Це з'ясування механізмів кодування і переробки інформації/сигналів в реальних нейронних системах. Проблема нейронного кодування є міждисциплінарною і потребує зусиль фізиків, математиків, кібернетиків, біологів.

Одним з питань нейронного кодування є обробка інформації у нейронах. Нейрони генерують стереотипні електричні імпульси, що називаються спайками. Вважається, що інформація у нервовій системі передається не формою таких електричних імпульсів, а їхнім часовим положенням. Нейронна активність є випадковою, тому математично її слід описувати як точковий стохастичний процес [1]. Результатів такого опису нейронної активності точковими стохастичними процесами мало, що пояснюється складністю такого математичного підходу.

Вважається, що на нейронний вхід подається випадкова послідовність імпульсів, яка є реалізацією певного точкового процесу, і ставиться задача з'ясувати статистику часових інтервалів між послідовно згенерованими нейроном у відповідь на вхідний стимул спайками (міжспайкових інтервалів). Якщо розподіл міжспайкових інтервалів є експоненційним та окремі міжспайкові інтервали є незалежними, це означає, що точковий процес, який описує генерацію спайків, є пуассонівським, а отже, процесом без пам'яті та без будь-якої часової структури. Під останнім мається на увазі, що інтенсивність процесу не залежить від попередніх подій та є сталою. Точковий процес

Пуассона часто використовується як модель нейронної активності (див., наприклад, [2]). Тому є актуальним перевірити, чи завжди таке припущення є достатньо обґрунтованим.

Нещодавні експериментальні дослідження виявили поширеність у головному мозку та важливість для його функціонування нейронів з аутапсами [3, 4]. Це такі нейрони, які імпульси, що вони генерують, посилають не тільки до інших нейронів, а й на самих себе. Тобто має місце затриманого зворотного зв'язку, який може бути збуджувальним або гальмівним в залежності від типу нейрону. Тому є актуальним дослідження впливу наявності затриманого зворотного зв'язку на статистику активності імпульсних нейронів.

Ще одним важливим питанням нейронного кодування є конденсація інформації. Відомо, що на периферії нервової системи інформація про об'єкти представлена в надлишковій формі, з багатьма неістотними деталями. У вищих відділах мозку ці ж самі об'єкти представлені в більш абстрактній формі, коли різним однотипним об'єктам відповідає одне й те ж представлення. Це і є конденсація інформації. Раніше було запропоновано можливий фізичний механізм конденсації інформації як сходження деякого набору траєкторій реверберуючої нейронної мережі до одного і того ж періодичного режиму (атрактора), який і вважається вище зазначеним дискретним символом [5]. Важливо, що у реверберативній нейронній мережі з затримками міжнейронної комунікації наявний опосередкований затриманий зворотний зв'язок. У зв'язку з вище зазначеним, актуальним постає з'ясування фізичного механізму редукції інформації в реверберуючій нейронній мережі внаслідок самоорганізації в часовій області.

Об'єктами дослідження є імпульсні неадаптивні нейрони. *Предметами дослідження* є часові властивості їхньої активності, зокрема за наявності затриманого зворотного зв'язку.

Метою дисертаційної роботи є дослідження впливу затриманого зво-

ротного зв'язку на часову структуру активності імпульсних неадаптивних нейронів. Затриманий зворотний зв'язок може бути опесередкований безпосердньо структурним елементом нейрона – аутапсом, або бути результатом перебування нейрона у реверберативній нейронній мережі з затримками міжнейронної комунікації. Для досягнення поставленої мети було поставлено такі *задачі*:

1. дослідити статистику активності поодиноких імпульсних неадапативних нейронів, а саме інтегруючого нейрона з втратами та зв'язуючого нейрона;

2. дослідити статистику активності імпульсних неадапативних нейронів з гальмівним затриманим зворотним зв'язком при стимуляції точком процесом Пуассона, а також процесом відновлення;

3. дослідити статистику активності імпульсних неадапативних нейронів з збуджувальним затриманим зворотним зв'язком при стимуляції точком процесом Пуассона;

4. з'ясувати фізичний механізм редукції інформації в реверберуючій нейронній мережі внаслідок самоорганізації в часовій області.

Методи дослідження включають аналітичне дослідження статистики активності імпульсних нейронів. Для верифікації одержаних результатів були проведені чисельні моделювання стохастичної динаміки методом Монте-Карло. Також проводилося комп'ютерне моделювання динаміки реверберативної нейронної мережі. Аналіз динамічних траєкторій відбувався за допомогою розроблених здобувачем комп'ютерних програм.

Наукова новизна отриманих результатів. У дисертаційній роботі було одержано наступні нові результати:

- Для моделі інтегруючого нейрона з втратами з порогом двійка одержано

вичерпний опис статистики довжин вихідних міжімпульсних інтервалів в термінах твірної функції моментів, яку знайдено явно.

- Для моделі зв'язуючого нейрона з порогом 2, у випадку стимуляції точковим процесом відновлення, знайдено вираз для перетворення Лапласа функції розподілу вихідних міжспайкових інтервалів. За його допомогою було обчислено функцію розподілу вихідних міжспайкових інтервалів у випадку стимуляції потоком імпульсів, інтервали між якими розподілені згідно розподілу Ерланга.

- Було досліджено вплив наявності лінії затриманого зворотного зв'язку на статистику активності імпульсних нейронів у двох випадках: гальмівного зворотного зв'язку та збуджувального. Для цього було доведено, що за стимуляції нейрона з гальмівним або збуджувальним затриманим зворотним зв'язком будь-яким точковим процесом відновлення, у тому числі процесом Пуассона, його стохастична активність виходитиме на стаціонарний режим. Було знайдено умову існування та єдиності такого стаціонарного режиму, а також явні формули для обчислення його характеристик.

- Для класу нейронних моделей, що стимулюються точковим процесом Пуассона і задовольняють накладені умови, було отримано зв'язок між функцією розподілу вихідних міжспайкових інтервалів для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком та відповідною функцією розподілу для такого ж нейрона, але без зворотного зв'язку. Також було знайдено зв'язок між моментами функції розподілу вихідних міжспайкових інтервалів для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком та моментами відповідної функції розподілу для такого ж нейрона, але без зворотного зв'язку.

- Для класу нейронних моделей, що стимулюються точковим процесом

відновлення і задовольняють накладені умови, було отримано зв'язок між функцією розподілу вихідних міжспайкових інтервалів для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком, функцією розподілу вхідних міжспайкових інтервалів та функцією розподілу вихідних міжспайкових інтервалів для нейрона без зворотного зв'язку. Також було знайдено твірну функцію моментів і моменти функції розподілу вихідних міжспайкових інтервалів для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком при стимуляції процесом відновлення.

- Для класу нейронних моделей з порогом 2, що задовольняють накладені умови, було отримано зв'язок між функцією розподілу довжин міжспайкових інтервалів для нейрону з затриманим збуджувальним зворотним зв'язком та відповідною функцією розподілу для такого ж нейрона, але без зворотного зв'язку. Також було знайдено зв'язок між моментами функції розподілу довжин міжспайкових інтервалів для нейрону зі збуджувальним зворотним зв'язком та моментами відповідної функції розподілу для такого ж нейрона, але без зворотного зв'язку.

- Було досліджено ревербативну динаміку імпульсної нейронної мережі, що викликана різними початковими стимулами. Було досліджено фізичний механізм процесу сходження динамічних траєкторій, викликаних різними початковими стимулами. Встановлено, що таким механізмом є імпульсація нейронів.

Практичне значення отриманих результатів. Отримані результати можуть бути використані при аналізі експериментальних даних, а саме гістограм міжспайкових інтервалів, щоб з'ясувати, чи має досліджуваний нейрон аутапси.

Публікації. Результати даної дисертаційної роботи представлено у 4 журнальних публікаціях [6–9] та одному препринті [10].

Особистий внесок здобувача. У роботі [6] здобувачем було проаналізовано файли траєкторій імпульсної нейронної мережі за допомогою розроблених ним програм. Внесок здобувача у роботу [7] полягає у формулюванні постановки задачі (50%), розробці методу розв'язання (50%), розв'язанні задачі (100%), чисельній перевірці (100%), написанні і оформленні публікації (60%). Внесок здобувача у роботу [8] полягає у формулюванні постановки задачі (100%), розробці методу розв'язання (90%), розв'язанні задачі (100%), чисельній перевірці (100%), написанні і оформленні публікації (80%). Внесок здобувача у роботу [9] полягає у знаходженні твірної функції моментів та моментів функції розподілу вихідних міжспайкових інтервалів, чисельній перевірці (100%), написанні і оформленні публікації (50%). Внесок здобувача у роботу [10] полягає у розробці методу розв'язання (20%), розв'язанні задачі (100%), чисельній перевірці (100%), написанні і оформленні публікації (95%).

Апробація результатів дисертації. Матеріали роботи було представлено на семінарах в Інституті теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України, а також на таких конференціях та семінарах:

1. Neural Coding 2016: 12th International Neural Coding Workshop, 29 серпня – 2 вересня 2016 року, Кельн, Німеччина;

2. 17 Всеукраїнська школа-семінар зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини, 8 - 9 червня 2017 року, Львів, Україна;

3. VIII Conference of Young Scientists "Problems of Theoretical Physics", 12 - 14 грудня 2017 року, Київ, Україна;

4. Боголюбовські читання 2018 присвячені 100-річчю Національної академії наук України, Інститут теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України, 22-23 лютого 2018 року;

5. Nonlinear analysis and application, 4-rd International Conference in memory of V.S.Melnik, 4 - 6 квітня 2018 року, Київ, Україна (2 доповіді);

6. 18 Всеукраїнська школа-семінар та Конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини, 7 - 8 червня 2018 року, Львів, Україна;

7. IX Conference of Young Scientists “Problems of Theoretical Physics”, 4 - 5 грудня 2018 року, Київ, Україна;

8. EPS conference “Statistical Physics of Complex Systems”, 7 - 11 травня 2019 року, Стокгольм, Швеція;

9. 19 Всеукраїнська школа-семінар та Конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини, 13 - 14 червня 2019 року, Львів, Україна;

10. Bogolyubov Kyiv Conference “Problems of Theoretical and Mathematical Physics”, 24 - 26 вересня 2019 року, Київ, Україна;

11. X Conference of Young Scientists “Problems of Theoretical Physics”, 23 - 24 грудня 2019 року, Київ, Україна;

12. Youth and Progress of Biology: XVI International Scientific Conference for Students and PhD Students, dedicated to the 75th anniversary of the faculty of biology of Ivan Franko national university of Lviv and 90th anniversary from the birthday of prof. M.P. Derkach, 27 - 29 квітня 2020 року, Львів, Україна;

13. Neural Coding 2021: 14th International Neural Coding Workshop, 26 - 30 липня 2021 року, Сіетл, США (2 доповіді);

14. Спільний семінар Wigner Research Center for Physics і Center for Cognitive Computation Центральноєвропейського університету, 29 березня 2022 року, Будапешт, Угорщина;

15. Семінар Інституту експериментальної медицини, 18 травня 2022 року, Будапешт, Угорщина;

16. 2022 International Conference on Mathematical Neuroscience – Digital Edition, 6 - 8 липня 2022 року.

Структура дисертаційної роботи. Робота складається із вступу, п'яти розділів, що відповідають логічно завершеним етапам досліджень, висновків та бібліографії, яка містить 109 посилань. Дисертація включає 24 рисунки та 4 таблиці. Загальний об'єм роботи становить 145 сторінок друкованого тексту.

У Розд. 1 досліджується статистика активності 2 моделей поодиноких імпульсних неадапативних нейронів: інтегруючий нейрон з втратами при його стимуляції точковим процесом Пуассона, та зв'язуючий нейрон, який стимулюється потоком випадкових імпульсів, що є реалізацією процесу відновлення. У наступних розділах досліджується вплив наявності лінії затриманого зворотного зв'язку на статистику активності імпульсних нейронів. Зокрема у Розд. 2 описується статистика активності нейрона з гальмівним затриманим зворотним зв'язком при його стимуляції точковим процесом Пуассона. У Розд. 3 результати попереднього розділу узагальнені на випадок процесу відновлення. У Розд. 4 досліджується вплив збуджувального затриманого зворотного зв'язку на статистику активності імпульсних нейронів. У Розд. 5 досліджується ревербативна динаміка імпульсної нейронної мережі, що викликана різними початковими стимулами.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дослідження за темою дисертації проводились згідно з темами відділу синергетики Інституту теоретичної фізики ім. М. М. Боголюбова НАН України:

- "Динаміка утворення просторово-неоднорідних структур у багаточастинкових системах", № 0118U003535;

- "Індуковані шумом динаміка та кореляції в нерівноважних системах",

№ 0120U101347;

- “Математичні моделі нерівноважних процесів в відкритих системах”, № 0120U100857.

Розділ 1

Статистика активності поодинокого нейрона

1.1 Вступ

Інформація в мозку в основному представлена у вигляді нервових імпульсів. Усі ці імпульси приблизно однакові за висотою та шириною і називаються спайками, див. Рис. 1.1. Єдине, що має значення — це момент часу, коли такий імпульс був згенерований або отриманий. При записі спайків за допомогою належних біофізичних інструментів отримується сильно нерегулярна послідовність. Її називають послідовністю спайків (англ. *spike train*).

Важко знайти будь-який раціональний зміст у таких моментах отримання спайків, або часових проміжках між ними — міжспайкових інтервалах (МСІ). Насправді ситуація ще гірша: у більшості випадків ці послідовності не відтворюються, якщо до експериментальної тварини кілька разів застосувати однакову стимуляцію. Це може бути головною причиною, чому нейронауковці в основному цікавляться саме статистичними властивостями послідовностей спайків. Фізики-теоретики також намагаються передбачити, якою саме може бути статистика і як вона змінюється при зміні стимулів або параметрів моделі. Дискусія у цьому напрямку триває. Як насправді представлена корисна інформація у послідовностях спайків? Що є істотно важливим: середня кількість спайків за одиницю часу (частотне кодування), чи їх точні часові по-

Матеріали цього розділу базуються на публікаціях [9, 10].

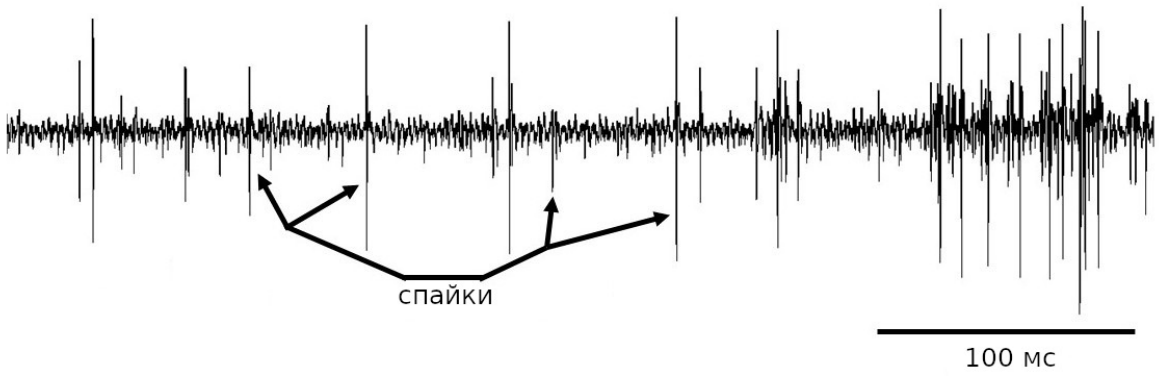

Рис. 1.1: Приклад електричної активності в середовищі нейронів. Запис зроблено електродом, який поміщено в середовище. Отже, реєструється активність декількох нейронів одночасно. У випадку генерації нейроном вихідного імпульсу його мембранний потенціал різко змінюється. На малюнку в ці моменти видно короткочасні стрибки напруги — спайки. Різні спайки мають різну висоту, оскільки належать різним нейронам, які знаходяться на різних відстанях від реєструючого електроду. Окремий нейрон генерує спайки однакової висоти. Модифіковано з `https://backyardbrains.com/experiments/spikerbox`.

ложення (часове кодування)? На це питання немає чіткої відповіді. Спочатку ми припускали, що частотне кодування працює на периферії нервової системи. Прикладом актюатора на периферії нервової системи є нервово-м'язові синапси мотонейронів [11]. Єдина команда, яка передається м'язу від мотонейрона, — це сила скорочення. Але сила скорочення визначається концентрацією нейромедіатора, який виділяється з нейронних закінчень з кожним приходом спайку. Чим більше спайків за одиницю часу, тим вищий рівень нейромедіатора, і тим більша сила скорочення м'язу. Отже, у цьому випадку має місце частотне кодування. Прикладом на сенсорній периферії головного мозку є рецептор нюху [12], де кількість спайків за одиницю часу залежить від концентрації запаху.

Але навіть на сенсорній периферії часове кодування може бути паради-

гмою кодування. Це спостерігається, наприклад, для ехолокації [13], де часове положення спайків з двох вух повинне бути визначеним з точністю до мікросекунд.

Зрозуміло також, що в механізмі часового кодування послідовність спайків може нести більше інформації, ніж у частотному кодуванні. Це може бути важливим для складніших інтелектуальних завдань, ніж скорочення м'язів або сприйняття запаху.

На жаль, більшість спроб обчислити статистику активності нейронів виключає можливість часового кодування через використання так званого дифузійного наближення. У такому підході нейронний стимул моделюється як дифузійний стохастичний процес, наприклад, Вінера або Орнштейна-Уленбека, див. [14, 15]. У дифузійному процесі будь-який скінченний інтервал часу містить нескінченно багато нескінченно малих спайків, отриманих при диференціюванні процесу Вінера. Тому у такому випадку для механізму часового кодування немає місця. У той же час вихідна активність нейрона, стимульована дифузійним процесом, представлена скінченними спайками, що генеруються, коли напруга нейронної мембрани перевищує поріг збудження. Інтервали часу між цими спайками є скінченними, див. Рис. 1.2.

Ці спайки представляють собою не дифузійний, а точковий процес, і, отже, їх не можна подавати в інший нейрон в рамках дифузійного наближення. Це означає, що підхід дифузійного наближення не є завершеним і самоузгодженим. Тому була зроблена спроба обчислити статистику вихідної активності нейрона без дифузійного наближення.

1.1.1 Стохастичні точкові процеси

Як уже було зазначено, природно описувати активність нейрона у вигляді послідовності спайків як стохастичний точковий процес [1]. Згідно [1],

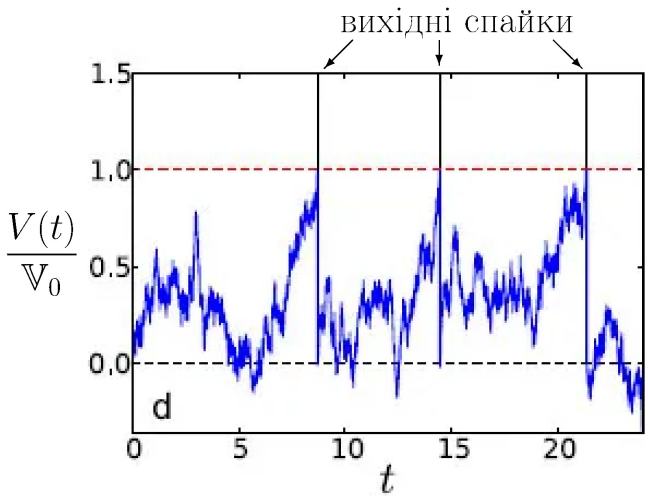

Рис. 1.2: Часовий хід мембранного потенціалу нейрона, що змодельований дифузійним процесом. У моменти досягнення мембранним потенціалом $V(t)$ порогу збудження $\mathbb{V}_0$ генеруються вихідні імпульси (спайки). Модифіковано з A Iolov, S Ditlevsen & A Longtin, DOI 10.1186/2190-8567-4-4.

Рис. 1.3: Схематичне зображення поодинокого імпульсного нейрона, що перетворює вхідний потік імпульсів на інший, вихідний потік.

для точкового стохастичного процесу імовірність події на часовому проміжку $[T; T + \Delta T)$ є наступною:

$$\Pr[\text{одна подія на інтервалі } [T; T + \Delta T) \mid N_T, \mathbf{w}_T] = \mu(T; N_T, \mathbf{w}_T)\Delta T; \quad (1.1)$$

$$\Pr[\text{більше однієї події на інтервалі } [T; T + \Delta T) \mid N_T, \mathbf{w}_T] = o(T, \Delta T),$$

де введені наступні позначення:

N_T — кількість подій, які відбулися до моменту часу T;

$\mathbf{w}_T = [w_1, w_2, \ldots, w_{N_T}]$ — вектор моментів часу, коли ці N_T подій відбулися;

$\mu(T; N_T, \mathbf{w}_T)$ — інтенсивність процесу;

$\lim_{\Delta T \to 0} \frac{o(T,\Delta T)}{\Delta T} = 0$.

Частковим випадком точкового процесу є процес відновлення. Для стаціонарного процесу відновлення інтенсивність процесу $\mu(T; N_T, \mathbf{w}_T)$ залежить лише від того, скільки часу пройшло з моменту настання останньої події:

$$\mu(T; N_T, \mathbf{w}_T) = h(T - w_{N_T}). \tag{1.2}$$

Стаціонарний процес відновлення повністю описується функцією розподілу інтервалів між послідовними подіями.

Найбільш простим точковим процесом є точковий процес Пуассона. Точковий процес Пуассона є частковим випадком процесу відновлення. Інтенсивність стаціонарного процесу Пуассона $\mu(T; N_T, \mathbf{w}_T)$ не залежить від попередніх подій та часу та є сталою:

$$\mu(T; N_T, \mathbf{w}_T) = \lambda, \tag{1.3}$$

де $\lambda > 0$ – інтенсивність процесу Пуассона.

У контексті нейронної активності вважатимемо, що на нейрон подається послідовність збуджувальних імпульсів, яка є реалізацією деякого стаціонарного стохастичного точкового процесу відновлення (у деяких випадках ми будемо розглядати частковий випадок процесу відновлення, а саме пуассонівський процес), див. Рис. 1.3. Вхідний процес відновлення повністю описується функцією розподілу інтервалів часу між двома послідовними спайками $p^{in}(t)$, де t — довжина МСІ. Нейрон перетворює вхідний потік імпульсів на вихідний потік. У цьому розділі ми будемо цікавитися розподілом МСІ вихідного потоку та його моментами для поодинокого нейрона, позначену як $p^0(t)$[2], t — довжина МСІ.

У випадку, якщо вхідний потік є реалізацією стаціонарного процесу Пуассона, функція розподілу вхідних МСІ є експоненційною:

$$p^{in}(t) = \lambda e^{-\lambda t}. \tag{1.4}$$

[2]У подальшому верхній індекс “0” означатиме, що дана величина стосується поодинокого нейрона, або без зворотного зв’язку, а верхній індекс “in” — вхідного потоку.

1.2 Статистика активності інтегруючого нейрона з втратами з порогом 2

У цьому підрозділі досліджується статистика активності інтегруючого нейрона з втратами (див. п. 1.2.1) з порогом 2.[3] Спочатку буде коротко сформульовано одержані раніше результати. Вони стосуються статистики ативності інтегруючого нейрона з втратами (ІНВ) з порогом 2. Зокрема, раніше, [17, 18], були одержані явні вирази для функції розподілу вихідних МСІ на початковій ділянці значень довжини МСІ. Розподіл вхідних імпульсів вважається пуассонівським. Для більших значень МСІ функція розподілу представлена у вигляді сум кратних інтегралів. Це дозволило обчислити перший момент функції розподілу (середній МСІ). У цьому підрозділі ми знаходимо інше представлення функції розподілу, яке дозволяє обчислити твірну функцію моментів. Ця функція дозволяє обчислити моменти розподілу всіх порядків шляхом застосування диференціювання до твірної функції. Крім того, за теоремою Куртіса [19] твірна функція моментів повністю визначає саму функцію розподілу.

1.2.1 Модель інтегруючого нейрона з втратами (ІНВ)

Одна з найбільш простих і найбільш вживаних в теоретичних нейронауках модель — інтегруючий нейрон з втратами (ІНВ) [20] — характеризується трьома позитивними константами: τ — час релаксації; $\mathbb{V}_0$ — поріг збудження; h — величина вхідного імпульсу. У будь-який момент t стан ІНВ характеризується невід'ємним дійсним числом $V(t)$, яке інтерпретується як відхилення трансмембранної різниці потенціалів від стану спокою в бік деполяризації, або, іншими словами, величина збудження. Тут вважається, що в стані спокою

[3] Див. [16], де розглянуто випадок вищих порогів.

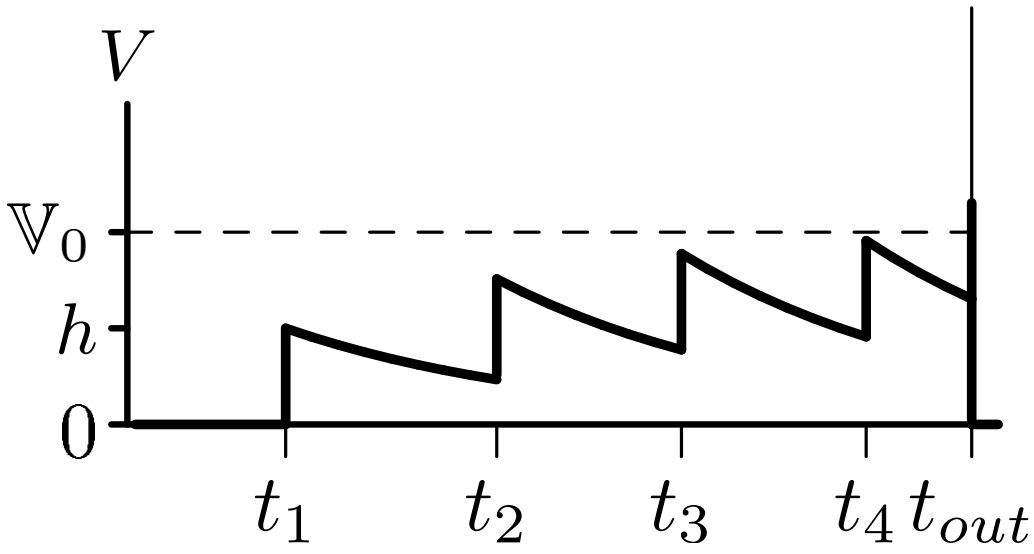

Рис. 1.4: Часова залежність напруги на мембрані нейрона в тригерній зоні відносно потенціалу спокою під дією вхідних імпульсів у моделі інтегруючого нейрона з втратами. t_1, t_2, t_3, t_4, t_{out} — моменти надходження вхідних імпульсів, h — висота вхідного імпульсу, $\mathbb{V}_0$ — висота порогу збудження.

$V = 0$, а деполяризації відповідає позитивне значення V. Наявність втрат означає, що за відсутності зовнішніх стимулів величина $V(t)$ експоненційно зменшується:

$$V(t+s) = V(t)e^{-s/\tau}, \qquad s > 0. \tag{1.5}$$

Вхідні стимули — це вхідні імпульси. Одержання вхідного імпульсу в момент t підвищує $V(t)$ на величину h:

$$V(t) \to V(t) + h. \tag{1.6}$$

Нейрон характеризується пороговим значенням збудження $\mathbb{V}_0$. Останнє означає, що як тільки виконано умову $V(t) > \mathbb{V}_0$, ІНВ генерує вихідний імпульс, або спайк, і переходить в стан спокою, $V(t) = 0$. Спайк — миттєва перезарядка нейронної мембрани до напруги протележного знаку, яка супроводжує постріл нейрона і генерацію вихідного імпульса. Також кажуть, що нейрон стріляє, коли він генерує спайк.

Перелічені вище властивості моделі інтегруючого нейрона з втратами проілюстровані на Рис. 1.2.1, де при надходженні 5 зовнішніх імпульсів однакової

амплітуди h напруга перевищує потенціал деполяризації $\mathbb{V}_0$ і нейрон створює електричний імпульс (стріляє), після чого напруга миттєво спадає до потенціалу спокою $V(t) = 0$.

У цьому підрозділі досліджується статистика активності ІНВ з порогом 2. Останнє означає, що відносно параметрів h і $\mathbb{V}_0$ ми робимо наступне припущення:

$$0 < h < \mathbb{V}_0 < 2h. \tag{1.7}$$

1.2.2 Попередні результати

З (1.5) і (1.6) випливає, що ІНВ може згенерувати вихідний імпульс тільки в момент одержання вхідного. Умова (1.7) означає, що одного вхідного імпульсу, застосованого до ІНВ в стані спокою, не досить для генерації вихідного імпульсу, але вже два вхідних імпульси, отримані за короткий проміжок часу, можуть збудити ІНВ вище порогу і згенерувати вихідний імпульс.

Ввважаємо, що описаний в підрозділі 1.2.1 нейрон стимулюється потоком вхідних імпульсів, який утворює стохастичний процес Пуассона інтенсивності λ. Останнє означає, що ймовірність одержати на вході МСІ тривалості t з точністю dt дається наступним виразом:

$$e^{-\lambda t}\,\lambda\,dt,$$

а також, що вхідні МСІ статистично незалежні. Введемо наступні позначення

$$T_2 = \tau \ln(\frac{h}{\mathbb{V}_0 - h}),\ T_3 = \tau \ln(\frac{\mathbb{V}_0}{\mathbb{V}_0 - h}),\ \Theta_m = T_2 + (m-3)T_3,\ m = 3, \ldots. \tag{1.8}$$

У роботах [17, 18] одержано наступну формулу для функції розподілу вихідних МСІ:

$$p^0(t)dt = \sum_{k=2}^{m-1} \left(P_k^0(t)\lambda dt - P_k^-(t)\lambda dt\right) + P_m^0(t)\lambda dt, t \in]\Theta_m; \Theta_{m+1}],\ m \geq 2, \tag{1.9}$$

де $p^0(t)dt$ — це ймовірність одержати вихідний МСІ тривалості t з точністю dt. Функції в правій частині (1.9) визначаються наступним чином:

$$P^0_{k+1}(t)\lambda\, dt = \int\limits_{\Theta_{k+1}}^{t} P^-_k(s)\lambda\, ds\, e^{-\lambda(t-s)}\lambda\, dt, t \geq \Theta_{k+1}, \quad k = 2, 3, \ldots, \tag{1.10}$$

$$P^-_k(t)\lambda dt = e^{-\lambda t}\lambda^k dt \int\limits_{\underline{t_1}}^{\overline{t_1}} dt_1 \int\limits_{\underline{t_2}}^{\overline{t_2}} dt_2 \cdots \int\limits_{\underline{t_{k-1}}}^{\overline{t_{k-1}}} dt_{k-1}, \tag{1.11}$$

де границі інтегрування визначаються з наступних нерівностей:

$$\begin{cases} 0 \leq t_1 \leq t - \Theta_{k+1}, \\ T_2 + \tau \ln\left(\sum\limits_{1\leq j\leq i} e^{t_j/\tau}\right) \leq t_{i+1}, \\ t_{i+1} \leq \tau \ln\left(e^{(t-\Theta_{k+1-i})/\tau} - \sum\limits_{1\leq j\leq i} e^{t_j/\tau}\right), \\ i = 1, \ldots, k-2. \end{cases} \tag{1.12}$$

Отже, функція розподілу вихідних МСІ повністю визначається функцією $P^-_k(t)$ при різних $k = 2, 3, \ldots$. Її фізичний зміст є наступним: якщо нейрон стартує зі стану спокою, $V(0) = 0$, то вираз $P^-_k(t)\lambda dt$ дає ймовірність одержати від вхідного процесу Пуассона k послідовних вхідних імпульсів так, що останній з них потрапляє в інтервал $[t; t + dt[$ і при цьому не відбулось пострілу нейрона (не було перевищено порогу збудження $\mathbb{V}_0$). У свою чергу, $P^0_k(t)\lambda\, dt$ дає ймовірність одержати k імпульсів, останній в інтервалі $[t; t + dt[$ так, що пострілів не відбулось до (k-1)-го імпульсу включно. Зауважимо, що в формулі (1.11) при фіксованому t k не може приймати значень, більших від k_{max}, де

$$k_{max} = \left[\frac{t - T_2}{T_3}\right] + 2,$$

а квадратні дужки позначають цілу частину числа.

1.2.3 Нове представлення функції розподілу МСІ

У цьому розділі ми подамо (1.11), (1.12) у більш простому вигляді, зручному для обчислення твірної функції моментів. Введемо з цією метою нові змінні інтегрування:

$$z_i = e^{-\frac{t-\Theta_{k+2-i}}{\tau}} \sum_{1\le j\le i} e^{\frac{t_j}{\tau}}, \quad i = 1, \dots, k-1.$$

Область інтегрування (1.12) у нових змінних набуває наступного вигляду:

$$\begin{cases} e^{-\frac{t-\Theta_{k+1}}{\tau}} \le z_1 \le 1, \\ z_i \le z_{i+1} \le 1, \quad i = 1, \dots, k-2. \end{cases} \tag{1.13}$$

Визначник якобіану переходу до нових змінних має наступний вигляд:

$$\left|\det ||\frac{\partial z_j}{\partial t_i}||\right| = \frac{1}{\tau^{k-1}} z_1 \prod_{2\le i\le k-1} (z_{i-1} - \beta z_i),$$

де $\beta = e^{-\frac{T_3}{\tau}}$. Враховуючи (1.13) і останнє, (1.11) можна подати в наступному вигляді:

$$P_k^-(t) = e^{-\lambda t}(\lambda\tau)^{k-1} \int\limits_{B_k(t)}^{1} \frac{dz_1}{z_1} \int\limits_{z_1}^{1} \frac{dz_2}{z_2 - \beta z_1} \cdots \int\limits_{z_{k-2}}^{1} \frac{dz_{k-1}}{z_{k-1} - \beta z_{k-2}}, \tag{1.14}$$

де

$$B_k(t) = e^{-\frac{t-\Theta_{k+1}}{\tau}}.$$

Якщо ввести набір допоміжних функцій $f_i(x)$ наступними співвідношеннями:

$$f_0(x) \equiv 1, \ f_{i+1}(x) = \int\limits_{x}^{1} \frac{dy}{y - \beta x} f_i(y), \ i = 0, \dots, \tag{1.15}$$

то (1.14) можна записати так:

$$P_k^-(t) = e^{-\lambda t}(\lambda\tau)^{k-1} \int\limits_{B_k(t)}^{1} \frac{dx}{x} f_{k-2}(x). \tag{1.16}$$

Останній вираз разом з (1.9) і (1.10) далі використовується для обчислення твірної функції моментів.

1.2.4 Твірна функція моментів

Моментами ймовірнісного розподілу $p^0(t)$ називаються величини μ_n^0, задані формулою[4]

$$\mu_n^0 = \int_{-\infty}^{\infty} t^n p^0(t) dt. \tag{1.17}$$

Тут перший момент — середнє значення випадкової величини, у нашому випадку — MCI. Обчислення конкретних моментів може бути складним з огляду на складність виразу для $p^0(t)$. Задача спрощується при використанні твірної функції моментів.

Згідно означення твірна функція моментів $M_t^0(z)$ визначається наступною формулою:

$$M_t^0(z) = \int_{-\infty}^{\infty} e^{tz} p^0(t) dt. \tag{1.18}$$

Для її обчислення, представимо функцію розподілу $p^0(t)$ (1.9) через допоміжні функції $f_i(x)$ (1.15). Для цього спочатку запишемо вираз (1.10) для $P_k^0(t)$ через функції $f_i(x)$, підставивши у нього (1.16):

$$P_{k+1}^0(t) = \lambda(t - \Theta_{k+1}) P_k^-(t) + e^{-\lambda t} r^k \int_{B_{k+1}(t)}^{1} \frac{\ln(x)}{x} f_{k-2}(x) dx, \tag{1.19}$$

де $r = \lambda\tau$.

Перегрупувавши доданки у сумі в правій частині (1.9) та підставивши туди (1.16) та (1.19), можна отримати наступний вираз для функції розподілу $p^0(t)$ через функції $f_i(x)$:

$$p^0(t)dt = \lambda t e^{-\lambda t} dt + e^{-\lambda t} dt \sum_{k=3}^{m} r^{k-2} \int_{B_k(t)}^{1} \frac{dx}{x} f_{k-3}(x)(\lambda(t - \Theta_k) - 1 + r\ln(x)),$$

$$t \in]\Theta_m; \Theta_{m+1}],\ m \geq 2.$$

[4] В нашому випадку $t \leq 0 \Rightarrow p^0(t) = 0$.

Отримане використаємо в (1.18) для обчислення твірної функції розподілу:

$$M_t^0(z) = \frac{\lambda^2}{(\lambda - z)^2} + \frac{\lambda z}{(\lambda - z)^2} \sum_{m=3}^{\infty} r^{m-2} e^{-(\lambda - z)\Theta_m} I_m(z),\ z < \lambda, \tag{1.20}$$

де введено наступні допоміжні функції $I_m(z)$:

$$I_m(z) = \int_0^1 dx\ f_m(x) x^{r-\tau z-1},\ m = 0, 1, \ldots.$$

Знайдемо рекурентне співвідношення для функцій $I_m(z)$, підставивши (1.15) в останній вираз:

$$I_m(z) = \Phi(\beta, 1, r - \tau z) I_{m-1}(z),\ m = 1, 2, \ldots;\ I_0(z) = \frac{1}{r - \tau z}. \tag{1.21}$$

Тут $\Phi(\beta, 1, r - \tau z)$ — трансцедент Лерха:

$$\Phi(z, s, a) = \frac{1}{\Gamma(s)} \int_0^1 \frac{dx}{1 - zx} (-\ln(x))^{s-1} x^{a-1},$$

або у вигляді суми:

$$\Phi(z, s, a) = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{z^n}{(n + a)^s}. \tag{1.22}$$

З рекурентного співвідношення (1.21) слідує, що

$$I_m(z) = \frac{1}{r - \tau z} \left(\Phi\left(\beta, 1, r - \tau z\right)\right)^m,\ m = 0, 1 \ldots.$$

Підставимо останній вираз у (1.20) та використаємо означення Θ_m (1.8):

$$M_t^0(z) = \frac{\lambda^2}{(\lambda - z)^2} + \frac{\lambda z}{(\lambda - z)^2} \frac{r}{r - \tau z} e^{-(\lambda - z)T_2} \sum_{m=0}^{\infty} \left(r \beta^{r(1-\frac{z}{\lambda})} \Phi\left(\beta, 1, r - \tau z\right)\right)^m. \tag{1.23}$$

Тут ряд $\sum_{m=0}^{\infty} \left(r \beta^{r(1-\frac{z}{\lambda})} \Phi\left(\beta, 1, r - \tau z\right)\right)^m$ збігається в околі точки $z = 0$, оскільки $r \beta^r \Phi\left(\beta, 1, r\right) < 1$. Останнє доведено у теоремі 3 роботи [18].

Остаточно, після підсумовування у правій частині (1.23), в околі точки $z = 0$ твірна функція моментів має наступний вигляд:

$$M_t^0(z) = \frac{\lambda^2}{(\lambda - z)^2} + a^r \frac{\lambda z}{(\lambda - z)^2} \frac{r}{r - \tau z} \frac{e^{zT_2}}{1 - r \beta^r e^{zT_3} \Phi(\beta, 1, r - \tau z)}, \tag{1.24}$$

де $a = e^{-\frac{T_2}{\tau}}$.

Оскільки в околі нуля твірна функція моментів скінченна, то, згідно теореми Куртіса [19], отримана твірна функція моментів (1.24) повністю визначає саму функцію розподілу $p^0(t)$.

1.2.5 Моменти функції розподілу MCI

За допомогою твірної функції моментів (1.24) можна знайти моменти функції розподілу:

$$\mu_n^0 = \left.\frac{d^n M_t^0(z)}{dz^n}\right|_{z=0} = \frac{(n+1)!}{\lambda^n} + a^r \sum_{k_1+k_2+k_3+k_4+k_5=n} \binom{n}{k_1, k_2, k_3, k_4, k_5} \times$$
$$\times \left.\frac{d^{k_1}}{dz^{k_1}}\left(\frac{\lambda}{(\lambda-z)^2}\right)\right|_{z=0} \left.\frac{d^{k_2}}{dz^{k_2}}\left(\frac{r}{r-\tau z}\right)\right|_{z=0} \left.\frac{d^{k_3}}{dz^{k_3}}\left(e^{z(T_2-T_3)}\right)\right|_{z=0} \times$$
$$\times \left.\frac{d^{k_4}}{dz^{k_4}}\left(\frac{1}{e^{-zT_3} - r\beta^r \Phi(\beta, 1, r-\tau z)}\right)\right|_{z=0} \left.\frac{d^{k_5} z}{dz^{k_5}}\right|_{z=0}. \quad (1.25)$$

В останньому виразі було використане правило Лейбніца. Обчислимо похідні, що входять в нього:

$$\left.\frac{d^{k_1}}{dz^{k_1}}\left(\frac{\lambda}{(\lambda-z)^2}\right)\right|_{z=0} = \frac{(k_1+1)!}{\lambda^{k_1+1}}; \quad (1.26)$$

$$\left.\frac{d^{k_2}}{dz^{k_2}}\left(\frac{r}{r-\tau z}\right)\right|_{z=0} = \frac{k_2! r \tau^{k_2}}{r^{k_2+1}} = \frac{k_2!}{\lambda^{k_2}}; \quad (1.27)$$

$$\left.\frac{d^{k_3}}{dz^{k_3}}\left(e^{z(T_2-T_3)}\right)\right|_{z=0} = (T_2 - T_3)^{k_3}; \quad (1.28)$$

$$\left.\frac{d^{k_5} z}{dz^{k_5}}\right|_{z=0} = \delta_{k_5,1}; \quad (1.29)$$

$$\frac{d^{k_4}}{dz^{k_4}}\left(\frac{1}{e^{-zT_3}-r\beta^r\Phi(\beta,1,r-\tau z)}\right)\Bigg|_{z=0}=\delta_{k_4,0}\frac{1}{1-r\beta^r\Phi(\beta,1,r)}+$$
$$+\sum_{l=1}^{k_4}\frac{(-1)^l l!}{(1-r\beta^r\Phi(\beta,1,r))^{l+1}}B_{k_4,l}(g'(0),g''(0),\ldots,g^{(k_4-l+1)}(0)), \quad (1.30)$$

що слідує з формули Фаа ді Бруно для знаходження вищих похідних від складених функцій. Тут

$$g^{(m)}(0)=\frac{d^m}{dz^m}\left(e^{-zT_3}-r\beta^r\Phi(\beta,1,r-\tau z)\right)\Bigg|_{z=0}=$$
$$=(-1)^m T_3^m-r\beta^r\,\frac{d^m}{dz^m}(\Phi(\beta,1,r-\tau z))\Bigg|_{z=0},$$

а $B_{k_4,l}(g'(0),g''(0),\ldots,g^{(k_4-l+1)}(0))$ — часткові поліноми Белла:

$$B_{k,l}(g_1,g_2,\ldots,g_{k-l+1})=$$
$$=\sum\frac{n!}{j_1!j_2!\cdots j_{k-l+1}!}\left(\frac{g_1}{1!}\right)^{j_1}\left(\frac{g_2}{2!}\right)^{j_2}\cdots\left(\frac{g_{k-l+1}}{(k-l+1)!}\right)^{j_{k-l+1}},$$

де сума береться по всіх послідовностях $j_1,j_2,j_3,\ldots,j_{k-l+1}$ невід'ємних цілих чисел таких, що виконуються такі дві умови:

$$j_1+j_2+j_3+\ldots+j_{k-l+1}=l,$$
$$j_1+2j_2+3j_3+\ldots+(k-l+1)j_{k-l+1}=k.$$

Для знаходження похідної від трансцедента Лерха, використаємо його представлення у вигляді суми (1.22):

$$\frac{d^m}{dz^m}(\Phi(\beta,1,r-\tau z))\Bigg|_{z=0}=\frac{d^m}{dz^m}\left(\sum_{s=0}^{\infty}\frac{\beta^s}{(s+r-\tau z)}\right)\Bigg|_{z=0}=\sum_{s=0}^{\infty}\frac{\beta^s m!\tau^m}{(s+r)^{m+1}}=$$
$$m!\tau^m\Phi(\beta,m+1,r).$$

Тому маємо, що

$$g^{(m)}(0)=(-1)^m T_3^m-r\beta^r m!\tau^m\Phi(\beta,m+1,r)=$$
$$=\frac{1}{\lambda^m}\left((-1)^m(\lambda T_3)^m-m!r^{m+1}\beta^r\Phi(\beta,m+1,r)\right).$$

З означення поліномів Белла, слідує, що

$$B_{k_4,l}(g'(0), g''(0), \ldots, g^{(k_4-l+1)}(0)) = \frac{1}{\lambda^{k_4}} B_{k_4,l}(g_1, g_2, \ldots, g_{k_4-l+1}), \tag{1.31}$$

де введено позначення $g_m = \lambda^m g^{(m)}(0)$. Підставимо знайдемо похідні (1.26-1.30) у вираз для моментів (1.25) та врахуємо (1.31):

$$\mu_n^0 = \frac{(n+1)!}{\lambda^n} + a^r \sum_{k_1+k_2+k_3+k_4=n-1} \binom{n}{k_1, k_2, k_3, k_4, 1} \frac{(k_1+1)!}{\lambda^{k_1+1}} \frac{k_2!}{\lambda^{k_2}} (T_2 - T_3)^{k_3} \times$$

$$\times \left(\frac{\delta_{k_4,0}}{1 - r\beta^r \Phi(\beta, 1, r)} + \sum_{l=1}^{k_4} \frac{(-1)^l l!}{(1 - r\beta^r \Phi(\beta, 1, r))^{l+1}} \frac{1}{\lambda^{k_4}} B_{k_4,l}(g_1, g_2, \ldots, g_{k_4-l+1}) \right) =$$

$$= \frac{(n+1)!}{\lambda^n} + \frac{n! a^r}{\lambda^n} \frac{1}{1 - r\beta^r \Phi(\beta, 1, r)} \sum_{k_3=0}^{n-1} \frac{(\lambda(T_2 - T_3))^{k_3}}{k_3!} \left(\sum_{k_1=0}^{n-1-k_3-k_4} (k_1+1) \right) \times$$

$$\times \sum_{k_4=0}^{n-1-k_3} \left(\delta_{k_4,0} + \frac{1}{k_4!} \sum_{l=1}^{k_4} \frac{(-1)^l l!}{(1 - r\beta^r \Phi(\beta, 1, r))^l} B_{k_4,l}(g_1, g_2, \ldots, g_{k_4-l+1}) \right).$$

Остаточно, після спрощення попереднього виразу та заміни індексів сумування, отримуємо наступний вираз для моментів:

$$\mu_n^0 = \frac{(n+1)!}{\lambda^n} +$$

$$+ \frac{n! a^r}{2\lambda^n} \frac{1}{1 - r\beta^r \Phi(\beta, 1, r)} \sum_{m=0}^{n-1} \frac{(\lambda(T_2 - T_3))^m}{m!} \sum_{k=0}^{n-1-m} (n - m - k)(n - m - k + 1) \times$$

$$\times \left(\delta_{k,0} + \frac{1}{k!} \sum_{l=1}^{k} \frac{(-1)^l l!}{(1 - r\beta^r \Phi(\beta, 1, r))^l} B_{k,l}(g_1, g_2, \ldots, g_{k-l+1}) \right),$$

$$g_m = (-\lambda T_3)^m - m! r^{m+1} \beta^r \Phi(\beta, m+1, r). \tag{1.32}$$

Поклавши в останньому виразі $n = 1$, для першого моменту маємо:

$$\mu_1^0 = \frac{2}{\lambda} + \frac{1}{\lambda} \frac{a^r}{1 - r\beta^r \Phi(\beta, 1, r)}, \tag{1.33}$$

що збігається з отриманим раніше у [18, Рівн. (46)]. Зауважимо, що у позначеннях роботи [18] $I(a, r) = \beta^r \Phi(\beta, 1, r)$.

Згідно (1.32) при $n = 2$ другий момент має наступний вигляд:

$$\mu_2^0 = \frac{6}{\lambda^2} + \frac{2}{\lambda^2}\frac{a^r}{1 - r\beta^r\Phi(\beta,1,r)}\Bigg(3 + \lambda T_2 + \\ + \frac{r\beta^r\Phi(\beta,1,r)}{1 - r\beta^r\Phi(\beta,1,r)}\left(\lambda T_3 + r\frac{\Phi(\beta,2,r)}{\Phi(\beta,1,r)}\right)\Bigg). \quad (1.34)$$

1.2.6 Чисельна перевірка

Для чисельної перевірки одержаних формул було написано програму, яка моделювала динаміку мембранного потенціалу нейрона, стимульованого потоком вхідних імпульсів, які утворюють стохастичний процес Пуассона. Поведінка нейрона моделювалась протягом такого часу, щоб в результаті було одержано 1000000 вихідних імпульсів, що дозволило обчислити густину ймовірності $p^0(t)$ і моменти розподілу, як означено в (1.17). Моделювання повторювалось для різних значень інтенсивностей вхідного потоку λ. Результати обчислення 2-го і 3-го моментів і їх порівняння з формулою (1.34) і (1.32) при $n = 3$ показано на Рис. 1.5.

1.3 Статистика активності зв'язуючого нейрона з порогом 2

У цьому підрозділі досліджується статистика активності зв'язуючого нейрона з порогом 2, що стимулюється потоком відновлення з функцією розподілу МСІ $p^{in}(t)$, де t — довжина МСІ.

1.3.1 Модель зв'язуючого нейрона

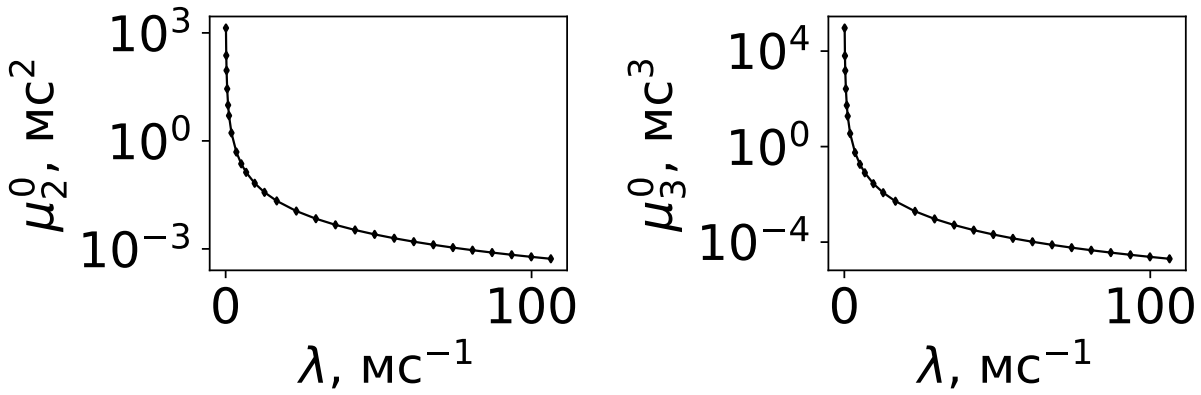

Рис. 1.5: Залежність другого μ_2^0 та третього μ_3^0 моментів функції розподілу тривалостей МСІ від інтенсивності вхідного потоку λ. Ромби — результати чисельного моделювання методом Монте Карло, суцільна лінія — обчислення згідно формул (1.34) і (1.32) при $n = 3$. Тут $\mathbb{V}_0 = 20$ мВ, $h = 11.2$ мВ, $\tau = 20$ мс.

У роботі [21] була запропонована модель зв'язуючого нейрона (ЗН). У цій моделі кожен вхідний імпульс зберігається в нейроні в незмінному вигляді протягом фіксованого часу τ. Після τ одиниць часу вхідний імпульс повністю зникає. Також модель зв'язуючого нейрона характеризується порогом збудження $N_0 \in \{2, 3, 4, \ldots\}$. Значення порогу N_0 вказує, скільки вхідних імпульсів повинно одночасно зберігатися у нейроні, щоб викликати генерацію вихідного імпульсу. У цьому підрозділі ми розглядатимемо лише випадок порогу $N_0 = 2$.

1.3.2 Попередні результати

Для випадку пуассонівського вхідного потоку, тобто коли вхідні МСІ розподілені згідно експоненційної функції розподілу (1.4), у роботі [22] були одержані явні вирази для функції розподілу вихідних МСІ та середнього МСІ. Пізніше, у роботі [23] було отримано перетворення Лапласа функції розподілу

вихідних МСІ для зв'язуючого нейрона з порогом 2 з миттєвим збуджувальним зворотним зв'язком у випадку, коли нейрон стимулюється стохастичним точковим процесом відновлення:

$$\mathcal{L}\{p^{o-if}(t); s\} = \frac{\mathcal{L}\{\chi(\tau - t)p^{in}(t); s\}}{1 - \mathcal{L}\{\chi(t - \tau)p^{in}(t); s\}}, \tag{1.35}$$

де τ — час зберігання внутрішньої пам'яті в моделі зв'язуючого нейрона, $\chi(t)$ позначає функцію Хевісайда. Наявність миттєвого зворотного зв'язку означає, що на початку кожного МСІ у ЗН уже зберігається один імпульс, який після τ одиниць часу зникає.

1.3.3 Функція розподілу МСІ та її моменти

У роботі [24] було отримано зв'язок між перетвореннями Лапласа функції розподілу вихідних МСІ для нейрона, що стимулюється процесом відновлення, з миттєвим збуджувальним зворотним зв'язком $p^{o-if}(t)$, того ж самого нейрона без зворотного зв'язку $p^0(t)$ та функції розподілу вхідних МСІ $p^{in}(t)$:

$$\mathcal{L}\{p^{o-if}(t); s\} = \frac{\mathcal{L}\{p^0(t); s\}}{\mathcal{L}\{p^{in}(t); s\}}. \tag{1.36}$$

Отже, з Рівн. (1.35) та (1.36) можна отримати наступний вираз для перетворення Лапласа функції розподілу вихідних МСІ для зв'язуючого нейрона з порогом 2 без зворотного зв'язку у випадку, коли нейрон стимулюється стохастичним точковим процесом відновлення з функцією розподілу МСІ $p^{in}(t)$:

$$\mathcal{L}\{p^0(t); s\} = \frac{\mathcal{L}\{p^{in}(t); s\}\mathcal{L}\{\chi(\tau - t)p^{in}(t); s\}}{1 - \mathcal{L}\{\chi(t - \tau)p^{in}(t); s\}}. \tag{1.37}$$

Обернувши перетворення Лапласа у виразі (1.37), можна отримати функцію розподілу $p^0(t)$ вихідних МСІ для ЗН з порогом 2, що стимулюється потоком відновлення. До того ж перетворення Лапласа функції розподілу $p^0(t)$ дозволяє обчислити всі її моменти, означені Рівн. (1.17):

$$\mu_n^0 = (-1)^n \left.\frac{d^n \mathcal{L}\{p^0(t); s\}}{ds^n}\right|_{s=0}.$$

1.3.4 Випадок пуассонівського вхідного потоку

Розглянемо зв'язуючий нейрон з порогом 2, стимульований потоком збуджувальних імпульсів, який є реалізацією точкового процесу Пуассона з постійною інтенсивністю $\lambda > 0$. Тоді інтервали між вхідними імпульсами розподілені експоненційно згідно формули (1.4).

Формула (1.37) після підстановки у неї останнього виразу дозволяє обчислити моменти функції розподілу вихідних МСІ:

$$\mu_n^0 = (-1)^n \frac{d^n}{ds^n} \left(\left(\frac{\lambda}{\lambda + s} \right)^2 \frac{1 - e^{-\tau(\lambda+s)}}{1 - \frac{\lambda}{\lambda+s} e^{-\tau(\lambda+s)}} \right) \Bigg|_{s=0} =$$

$$= \frac{n!}{\lambda^n} \sum_{k=0}^{n} \frac{1}{k!} \left(\sum_{j=0}^{k} \frac{(-1)^j j!}{(e^{\tau\lambda} - 1)^{j+1}} B_{k,j}(g_1, g_2, \ldots, g_{k-j+1}) \right) \times$$

$$\times \left((-1)^k (e^{\tau\lambda} - 1)(n - k + 1) + \sum_{l=1}^{n-k} \frac{(-1)^{k+l}(n - k - l + 1)}{l!} e^{\tau\lambda} (\tau\lambda)^l \right),$$

$$g_l = (\tau\lambda)^l e^{\tau\lambda} + (-1)^{l+1} l!, \quad (1.38)$$

де $B_{0,0} = 1$ і $B_{k,0} = 0$ для $k \geq 1$.

Поклавши в останньому виразі $n = 1$, для першого моменту маємо:

$$\mu_1^0 = \frac{2}{\lambda} + \frac{1}{\lambda(e^{\tau\lambda} - 1)},$$

що збігається з отриманим раніше виразом для першого моменту [22, ст. 1823].

Згідно (1.38) при $n = 2$ другий момент має наступний вигляд:

$$\mu_2^0 = \frac{6e^{2\tau\lambda} + e^{\tau\lambda}(2\tau\lambda - 6) + 2}{\lambda^2 (1 - e^{\tau\lambda})^2}.$$

1.3.5 Випадок вхідного потоку Ерланга

Оскільки опис розподілу МСІ гамма-розподілом широко використовується в теоретичних та експериментальних дослідженнях [25], розглянемо також

випадок, коли вхідні МСІ розподілені згідно розподілу Ерланга порядку n, що є частинним випадком гамма-розподілу:

$$p^{in}(t) = \lambda e^{-\lambda t}\frac{(\lambda t)^{n-1}}{(n-1)!},\ \lambda > 0,\ n = 1, 2, \ldots. \tag{1.39}$$

Поклавши в останньому виразі $n = 1$, отримуємо випадок пуассонівського вхідного потоку, розглянутий вище.

Підставивши (1.39) у (1.35), отримуємо наступну формулу для перетворення Лапласа функції розподілу вихідних МСІ:

$$\mathcal{L}\{p^0(t); s\} = \frac{\lambda^n}{(s+\lambda)^n}\frac{\frac{\lambda^n}{(s+\lambda)^n} - e^{-\tau(\lambda+s)}\lambda^n\sum_{k=0}^{n-1}\frac{\tau^k}{k!(s+\lambda)^{n-k}}}{1 - e^{-\tau(\lambda+s)}\lambda^n\sum_{k=0}^{n-1}\frac{\tau^k}{k!(s+\lambda)^{n-k}}}. \tag{1.40}$$

Обернувши перетворення Лапласа останнього виразу, отримуємо відповідну функцію розподілу:

$$\begin{aligned} p^0(t) = \lambda^{2n}e^{-\lambda t}\Bigg(\frac{t^{2n-1}}{(2n-1)!} + \sum_{l=1}^{\infty}\chi(t-l\tau)\lambda^{ln}\times \\ \times\Bigg(\sum_{m_0+m_1+\ldots+m_{n-1}=l}\binom{l}{m_0, m_1, \ldots, m_{n-1}}\frac{\tau^{\sum_{k=0}^{n-1}km_k}}{\prod_{k=0}^{n-1}k!^{m_k}}\times \\ \times\frac{(t-l\tau)^{n(l+2)-\sum_{k=0}^{n-1}km_k-1}}{(n(l+2)-\sum_{k=0}^{n-1}km_k-1)!} - \frac{1}{\lambda^n}\sum_{p=0}^{n-1}\frac{\tau^p}{p!}\times \\ \times\sum_{m_0+m_1+\ldots+m_{n-1}=l-1}\binom{l-1}{m_0, m_1, \ldots, m_{n-1}}\frac{\tau^{\sum_{k=0}^{n-1}km_k}}{\prod_{k=0}^{n-1}k!^{m_k}}\times \\ \times\frac{(t-l\tau)^{n(l+1)-p-\sum_{k=0}^{n-1}km_k-1}}{(n(l+1)-p-\sum_{k=0}^{n-1}km_k-1)!}\Bigg)\Bigg). \end{aligned} \tag{1.41}$$

Поклавши в останній формулі $n = 1$, отримаємо вираз для функції розподілу для ЗН з порогом 2, що стимулюється пуассонівським потоком імпульсів, що повністю збігається з отриманим раніше виразом [22, Рівн. (3)].

У випадку, коли вхідні МСІ розподілені згідно розподілу Ерланг-2, тобто згідно (1.39) для $n = 2$, з Рівн. (1.40) отримуємо наступні перші два моменти функції розподілу:

$$\mu_1^0 = \frac{4e^{\lambda\tau} - 2 - 2\lambda\tau}{\lambda\left(e^{\lambda\tau} - 1 - \lambda\tau\right)}, \tag{1.42}$$

та

$$\mu_2^0 = \frac{20e^{2\lambda\tau} + 6(1+\lambda\tau)^2 + 2e^{\lambda\tau}\left(-9 - 9\lambda\tau + 2\lambda^2\tau^2\right)}{\lambda^2\left(1 - e^{\lambda\tau} + \lambda\tau\right)^2}. \tag{1.43}$$

Розділ 2

Статистика активності нейрона з затриманим гальмівним ЗЗ, стимульованого процесом Пуассона

2.1 Вступ

Мозок складається з багатьох нейронів, з'єднаних між собою. У мозку є два головні типи нейронів — збуджувальні та гальмівні. Для виконання когнітивних завдань в корі головного мозку повинен підтримуватися баланс між активністю цих двох типів нейронів [26, 27]. Нещодавно було відзначено важливість розгальмування кори (cortical disinhibition), тобто тимчасового зменшення активності гальмівних нейронів, для навчання та пам'яті [28], сенсомоторної інтеграції [29], локомоції [30], соціальної поведінки [31] та уваги [32]. Розгальмування може бути досягнуте різними способами, наприклад, шляхом нейромодуляції [30,31], передачою гальмівних стимулів на далекі відстані (між різними частинами кори) [33], а також на рівні локальних ланцюгів. В останньому випадку для деяких типів гальмівних нейронів їх розгальмування здійснюється за рахунок гальмування прямої подачі (feedforward inhibition), отриманого від інших нейронів [34]. Навпаки, для нейронів, що експресують парвальбумін (PV-нейрони), основним джерелом гальмування є аутаптична передача [3]. Останнє означає, що PV-нейрони посилають синаптичні зв'язки не тільки до інших нейронів, але і на себе самих. Такі синапси

Матеріали цього розділу базуються на публікаціях [7, 10].

називаються аутапсами. Вони також були знайдені в інших відділах мозку за межами кори головного мозку [35–38]. Однак функція аутапсів за межами кори ще не досліджена [39].

Як уже було зазначено у Розд. 1.1, більшість нейронів мозку стимулюються послідовностями спайків, які виглядають випадковими [2, 40–45]. Математично такі послідовності зазвичай описуються як стохастичний точковий процес [1], див. Розд. 1.1.1. Часто для опису активності нейронів використовується найпростіший випадок точкового процесу, а саме процес Пуассона. Для процесу Пуассона, інтенсивність точкового процесу, означена Рівн. (1.1), є постійною (1.3). Вона не залежить від попередньої історії точкового процесу. Це призводить до того, що розподіл МСІ є експоненційним (1.4) та окремі МСІ є незалежними. У деяких випадках опис нейронної активності процесом Пуассона експериментально підтверджується [40–42]. Проте в багатьох інших випадках як і експериментальні дані [2, 43–45], так і теоретичні міркування [46] виключають можливість, що активність нейронів може бути описана процесом Пуассона.

Якщо послідовність спайків є реалізацією процесу Пуассона, то регулярність МСІ, або регулярність спайків, є низькою. Проте є експериментальні докази того, що деякі нейрони кори генерують спайки з точністю до мілісекунди у відповідь на сенсорні стимули [47, 48]. У роботі [49] було експериментально встановлено, що гальмівні аутапси підвищують точність синхронізації спайків на мілісекундному масштабі. Останнє важливо в ситуаціях, коли інформація в мозку передається за допомогою точних часових положень спайків (згадане у Розд. 1.1 часове кодування).

Вплив різних типів аутапсів на нейронну активність детально вивчалася, див., наприклад, [50–59]. Хоча теоретичних досліджень нейронів з аутапсами багато, більшість із них використовують чисельний підхід, наприклад [50, 53–58]. Аналітичні, математично строгі результати щодо активності нейронів з аутапсами є нечисленнними і отримані для окремих нейронних

моделей, якщо стимуляція є детерміністичною, наприклад, постійним струмом [59]. Єдиною аналітично дослідженою нейронню моделлю з аутапсом при стохастичної стимуляції є ЗН [51,52]. Так, для моделі ЗН аналітично було доведено, що коли зв'язуючий нейрон із збуджувальним аутапсом [51] або гальмівним [52] стимулюється пуассонівським потоком збуджувальних імпульсів, отриманий вихідний потік не є пуассонівським.

У цьому розділі досліджується статистика активності нейрона з гальмівним аутапсом, або, іншими словами, затриманим гальмівним зворотним зв'язком (ЗЗ), оскільки такі нейрони є поширеними в корі головного мозку, а також тому, що наявність затриманого гальмівного ЗЗ може бути причиною появи часової структури у вихідній нейронній активності (непуассонівської статистики), навіть якщо її немає у вхідному потоці (з пуассонівською статистикою).

У цьому розділі ми отримуємо аналітичні результати для ряду нейронних моделей, коли стимулюючий процес є пуассонівським. Акцент зроблений на ролі гальмівного аутапсу, або затриманого гальмівного ЗЗ. Це означає, що ми приймаємо як задану функцію щільності ймовірності МСІ $p^0(t)$ для того ж самого нейрона, але без зворотного зв'язку, коли він стимулюється пуассонівським потоком збуджувальних імпульсів, див. верхню частину Рис. 2.1. Маючи функцію розподілу $p^0(t)$, ми обчислюємо функцію розподілу $p(t)$ вихідних МСІ для нейрона із затриманим гальмівним ЗЗ, див. Розд. 2.3. У цій роботі ми розглядаємо швидке хлорне гальмування, див. Розд. 2.2.2.

Ми математично сторого розраховуємо розподіл інтервалів між спайками для нейрона з гальмівним аутапсом не для однієї конкретної моделі, а для набору неадаптивних спайкових нейронанних моделей, зазначених у Розд. 2.2.1, який включає модель ІНВ та ЗН. Отриманий загальний вираз для розподілу вихідних МСІ $p(t)$ перевіряється чисельним моделюванням стохастичного процесу, див. Рис. 2.2. Виявилося, що початкового відрізка, знайденого для $p(t)$, достатньо для вираження статистичних моментів $p(t)$ через моменти

$p^0(t)$, див. Розд. 2.3.2. Отримані в цьому розділі результати застосовуються до випадку нейрона з порогом 2, див. Розд. 2.3.4. Ми показали, що тоді розподіл вихідних МСІ $p(t)$ має модельно-незалежну частину, коли ймовірність деяких тривалостей МСІ не залежить від нейронної моделі, і вона знайдена явно. Для ІНВ з порогом 2 при стимуляції потоком Пуассона обчислюються перші два моменти $p(t)$. Помічено, що регулярність спайків, згенерованих нейроном з гальмівним аутапсом, може збільшуватися в порівнянні з випадком нейрона без ЗЗ, див. Рис. 2.3.

Протягом усіх розрахунків ми очікуємо, що активність нейронів перейшла на стаціонарний режим. Це не обов'язково так, що для будь-якої нейронної моделі та початкових умов стохастична активність з часом наближається до стаціонарного режиму. У Розд. 2.3.1 ми вказуємо умову на нейронну модель, див. Рівн. (2.11), яка гарантує вихід нейронної активності на стаціонарний режим, і знаходимо точні характеристики цього стаціонарного режиму.

2.2 Методи

2.2.1 Клас нейронних моделей, які досліджуються

У цьому розділі ми розглядаємо множину детерміністичних нейронних моделей із затриманим гальмівним ЗЗ під час стохастичної стимуляції. Нейрон перетворює вхідний точковий пуассонівських потік збуджувальних імпульсів у вихідний потік, див. Рис. 2.1. Замість того, щоб вказувати конкретну нейронну модель, розглянемо клас нейронних моделей, які задовольняють наступним умовам:

1. Нейрон є детерміністичним, тобто під дією однакових стимулів нейрон створює однакові послідовності спайків.

2. Нейрон стимулюється пуассонівським потоком збуджувальних імпульсів. Це означає, що окремі інтервали між вхідними імпульсами є незалежними та їх довжини є розподіленими експоненційно, див. Рівн. (1.4).

3. Нейрон може досягнути порогу збудження лише в момент отримання вхідного імпульсу.

4. Відразу після досягнення порогу збудження нейрон генерує спайк і негайно повертається у стан спокою, в якому залишається до отримання вхідного імпульсу.

5. Вихідна статистика описується функцією розподілу вихідних міжспайкових інтервалів $p^0(t)$, де t — довжина вихідного МСІ.

Також ми припускаємо, що, починаючи зі стану спокою, нейрону потрібно більше одного вхідного імпульсу для того, щоб досягнути порогу збудження і згенерувати вихідний спайк.

Нейронні моделі, що задовольняють вказані вище умови, включають ідеальний інтегратор [20], ІНВ [20] (див. Розд. 1.2.1), а також ЗН [60] (див. Розд. 1.3.1). Зверніть увагу, що розглянутий клас нейронних моделей є підмножиною відновлювальних (renewal), або неадаптивних, нейронів, як визначено в [61].

2.2.2 Тип зворотного зв'язку

Оскільки ми розглядаємо нейронні моделі з гальмівним аутапсом, кожен раз, коли нейрон генерує спайк, він також входить у лінію зворотного зв'язку, якщо в лінії зворотного зв'язку ще немає імпульсу, див. нижню панель Рис. 2.1. Це додатково означає, що лінія зворотного зв'язку може передавати не

більше одного імпульсу одночасно. Імпульсу в лінії зворотного зв'язку потрібні Δ одиниць часу, щоб потрапити в нейрон. Беручи до уваги всі згадані властивості зворотного зв'язку, на початку MCI, тобто одразу після останнього пострілу, у лінії зворотного зв'язку завжди є імпульс. Якщо лінія ЗЗ була порожньою безпосередньо перед останнім пострілом, то імпульс надходить у лінію ЗЗ через цей постріл. Інакше він потрапив у лінію ЗЗ внаслідок попереднього пострілу і все ще не пройшов повністю всю лінію ЗЗ. Час, потрібний імпульсу з лінії ЗЗ, щоб досягти нейрона, називається часом життя і позначається як s, див. нижню панель Рис. 2.1.

Властивості дії імпульсу з лінії гальмівного зворотного зв'язку на нейрон базується на швидкому гальмуванні аутапсами PV-нейронів [62]. Передача імпульсів по таких аутапсах здійснюється через рецептори гамма-аміномасляної кислоти типу A, що є проникними для іонів хлору. Імпульс, опосередкований такими рецепторами, має шунтуючий ефект на збудливу мембрану нейронів. Це означає, що збудження / деполяризація, якщо така є, зменшується внаслідок гальмівних вхідних імпульсів. Крім того, гальмівний імпульс не впливає на стан нейронів, якщо він знаходиться у стані спокою. Це тому, що рівноважний потенціал для іонів хлору дорівнює потенціалу спокою. Наскільки зменшується збудження через гальмівний імпульс залежить від сили гальмівного синапсу. У цій роботі ми припускаємо, що гальмівний імпульс негайно повертає нейрон до його стану спокою. Після цього гальмівний імпульс не впливає на нейронний стан.

Зауважимо, що випадок миттєвого гальмівного зворотного зв'язку (тобто, коли $\Delta = 0$) відповідає нейрону без зворотного зв'язку для нейронних моделей, які досліджуються в цій роботі.

Отже, ми припускаємо, що лінія затриманого гальмівного ЗЗ має такі властивості:

1. якщо нейрон вистрілив, то цей імпульс попадає у лінію зворотного

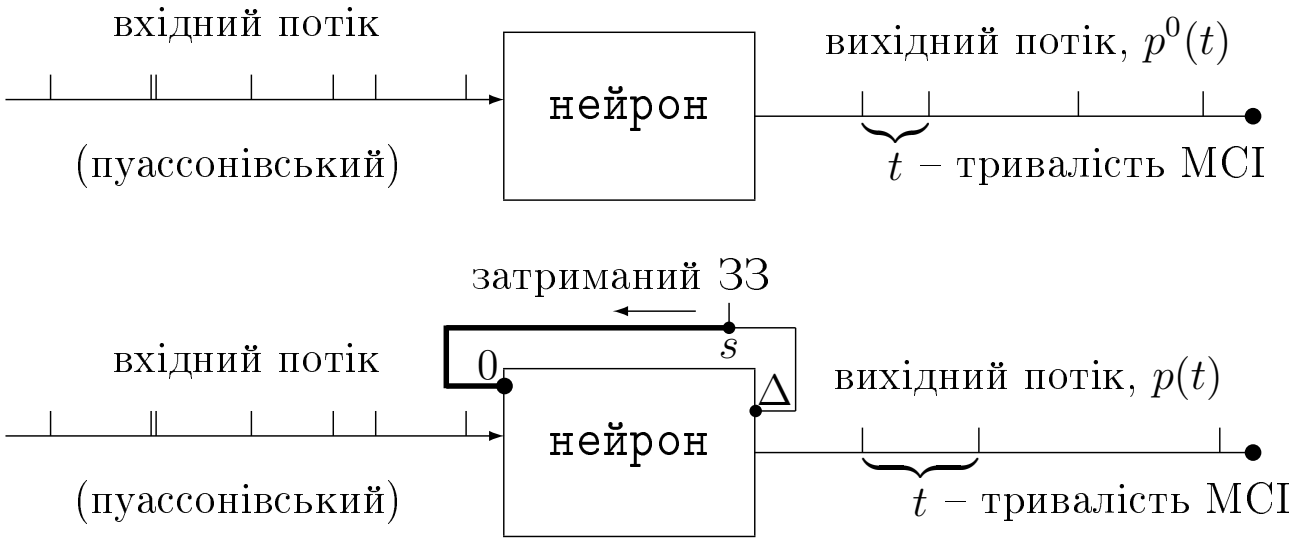

Рис. 2.1: Зверху: нейрон без зворотного зв'язку, що стимулюється пуассонівським потоком вхідних імпульсів. Знизу: нейрон із гальмівним затриманим зворотним зв'язком. Як `нейрон` на рисунку, ми розглядаємо будь-яку нейронну модель, що задовольняє набору умов 1-5 у Розд. 2.2.1.

зв'язку, але лише за умови, що у ній ще немає імпульсу;

2. часова затримка $\Delta > 0$ у лінії ЗЗ є сталою;

3. після отримання нейроном імпульсу з лінії зворотного зв'язку він миттєво повертається до свого стану спокою, та цей імпульс негайно забувається.

Основною метою цього розділу є отримання розподілу $p(t)$ інтервалів між імпульсами, що генеруються нейроном з гальмівним аутапсом при його стимуляції потоком Пуассона, де t позначає тривалість МСІ, див. нижню панель Рис. 2.1. Важливо підкреслити, що ми прагнемо виразити $p(t)$ через затримку зворотного зв'язку Δ та розподіл інтервалів між спайками для вихідного потоку за відсутності зворотного зв'язку, $p^0(t)$, див. верхню панель Рис. 2.1.

2.3 Результати та їх обговорення

2.3.1 Функція розподілу МСІ

Позначимо як $f(s)$ функцію розподілу часів життя s на початку міжспайкового інтервалу у стаціонарному режимі. Також введемо густину умовної імовірності $p(t|s)$, яка дозволяє знайти густину імовірності отримати міжспайковий інтервал тривалістю t за умови, що на його початку час життя дорівнював s. Тоді у стаціонарному режимі функція розподілу $p(t)$ може бути знайдена за допомогою наступного співвідношення [63]:

$$p(t) = \int_0^{\Delta} ds\, p(t|s) f(s). \tag{2.1}$$

Функція розподілу часів життя в стаціонарному режимі та вихід на нього

Припустимо, що існує ансамбль однакових нейронів. Кожен з них на початку МСІ, тобто в момент останнього пострілу, має імпульс у лінії зворотного зв'язку з часом життя s. Крім того, припустимо, що на початку s має розподіл $f_0(s)$. Зрозуміло, що розподіл s можна змінити лише після пострілу нейрона. Позначимо розподіл, отриманий після n-го пострілу кожного з нейронів ансамблю як $f_n(s)$. У цьому пункті ми доводимо, що $f_n(s)$ збігається до розподілу $f(s)$, який залишається незмінним після подальших пострілів (стаціонарний).

У роботі [63], щоб знайти розподіл часів життя $f(s)$, було введено перехідну функцію $\mathbf{P}(s|s')$. Вона дає густину ймовірності отримати на початку МСІ імпульс у лінії ЗЗ з часом життя s за умови, що на початку попереднього МСІ

час життя імпульсу був рівним s'. Щоб визначити точний вираз для $\mathbf{P}(s|s')$ ми враховуємо, що після одного пострілу час життя може або зменшитися, або стати рівним Δ. Тому має місце наступне:

$$s' \leqslant s < \Delta \Rightarrow \mathbf{P}(s|s') = 0. \tag{2.2}$$

Якщо ж $s < s'$, то постріл, який зумовлює перехід від s' до s, відбувається без участі лінії зворотного зв'язку. Тому

$$s < s' \Rightarrow \mathbf{P}(s|s')ds = p^0(s' - s)ds, \tag{2.3}$$

де $p^0(s)$ — функція розподілу МСІ для нейрона без ЗЗ.

Нарешті, можливо, стартуючи з s', отримати $s = \Delta$ після наступного пострілу. Для того, щоб це сталося, необхідно і достатньо, щоб протягом перших s' одиниць часу не було пострілів. Імовірність цього дає комплементарна кумулятивна функція розподілу МСІ $P^0(s')$:

$$P^0(s') = 1 - \int\limits_0^{s'} p^0(t)dt, \tag{2.4}$$

що дає імовірність відсутності пострілів протягом перших s одиниць часу МСІ. Маючи останнє на увазі, можна зробити висновок, що в площині (s, s') на прямій ($s = \Delta, s'$ – довільне) $\mathbf{P}(s|s')$ має особливість виду:

$$P^0(s')\delta(s - \Delta). \tag{2.5}$$

Тепер, беручи до уваги (2.2-2.5), перехідну функцію $\mathbf{P}(s|s')$ можна записати у наступному вигляді:

$$\mathbf{P}(s|s') = p^0(s' - s) + P^0(s')\delta(s - \Delta);\ s, s' \in]0; \Delta]. \tag{2.6}$$

Таким чином, якщо розподіл часу життя s на початку одного МСІ був

$f_n(s)$, то на початку наступного МСІ він визначається як

$$
\begin{aligned}
f_{n+1}(s) &= \int\limits_0^\Delta ds'\, \mathbf{P}(s|s') f_n(s') = \\
&= \int\limits_s^\Delta ds'\, p^0(s'-s) f_n(s') + \delta(s-\Delta) \int\limits_0^\Delta ds'\, P^0(s') f_n(s'),
\end{aligned}
\tag{2.7}
$$

де було враховано явний вигляд перехідної функції $\mathbf{P}(s|s')$ (2.6).

Оскільки $f_n(s)$ є функцією розподілу, то вона є нормованою на 1:

$$
\int\limits_0^\Delta ds\, f_n(s) = 1.
$$

За допомогою Рівн. (2.7), можна перевірити, що норма розподілу часів життя на початку кожного МСІ не змінюється:

$$
\int\limits_0^\Delta ds\, f_{n+1}(s) = \int\limits_0^\Delta ds\, f_n(s). \tag{2.8}
$$

Згідно Рівн. (2.7), $f_n(s)$ може бути представленим таким чином:

$$
f_n(s) = g_n(s) + a_n \delta(s-\Delta),
$$

де $g_n(s) \in C([0;\Delta])$, $a_n \in [0;1]$. Тоді (2.7) можна переписати як наступну систему рівнянь на $g_n(s)$ і a_n:

$$
\begin{cases}
a_{n+1} = \int\limits_0^\Delta ds'\, P^0(s') g_n(s') + a_n P^0(\Delta); \\
g_{n+1}(s) = \int\limits_s^\Delta ds'\, p^0(s'-s) g_n(s') + a_n p^0(\Delta - s).
\end{cases}
\tag{2.9}
$$

Однак, оскільки має місце рівність (2.8), коефіцієнт a_n може бути визначений з функції $g_n(s)$:

$$
a_n = 1 - \int\limits_0^\Delta ds\, g_n(s),
$$

який після підстановки у друге рівняння системи (2.9), дає автономний вираз для послідовності $\{g_n(s)\}$:

$$g_{n+1}(s) = \int\limits_s^\Delta ds'\, p^0(s'-s) g_n(s') + p^0(\Delta - s)(1 - \int\limits_0^\Delta ds'\, g_n(s')). \tag{2.10}$$

Припустимо, що $p^0(s) \in \mathcal{F} = C([0;\Delta]),\ s \in [0;\Delta]$. Тоді Рівн. (2.10) може бути записане через оператор $M : \mathcal{F} \to \mathcal{F}$:

$$(Mg)(s) = \int\limits_s^\Delta ds'\, p^0(s'-s) g(s') + p^0(\Delta - s)(1 - \int\limits_0^\Delta ds'\, g(s')).$$

Якщо ми введемо оператор $\tilde{M} : \mathcal{F} \to \mathcal{F}$ такий, що $M = Inv\ \tilde{M}\ Inv$, де $(Inv\ g)(s) = g(\Delta - s)$, тоді попереднє рівняння може бути записане таким чином:

$$(\tilde{M}g)(s) = \int\limits_0^s ds'\, p^0(s-s') g(s') + p^0(s)(1 - \int\limits_0^\Delta ds'\, g(s')).$$

Якщо виконується умова

$$\int\limits_0^\Delta p^0(s) ds + \Delta \sup_{s\in[0;\Delta]} p^0(s) < 1, \tag{2.11}$$

тоді оператор $\tilde{M} : \mathcal{F} \to \mathcal{F}$ є стискаючим. З цього слідує, що послідовність $\{g_n(s)\}$, визначена рівністю $g_{n+1}(s) = (\tilde{M}g)(s)$, збігається до нерухомої точки оператора $\tilde{M}$. Це доводить існування та єдиність стаціонарної функції розподілу часів життя $f(s)$. Стаціонарний розподіл $g(s)$ є розв'язком наступного інтегрального рівняння:

$$g(s) = \int\limits_0^s ds'\, p^0(s-s') g(s') + p^0(s)(1 - \int\limits_0^\Delta ds'\, g(s')).$$

Його роз'язок є таким [64, ст. 631]:

$$g(s) = \frac{g^0(s)}{1 + \int\limits_0^\Delta g^0(s') ds'}, \tag{2.12}$$

де

$$g^0(s) = \sum_{k=0}^{\infty} (V^k p^0)(s), \tag{2.13}$$

і оператор V визначений наступним чином:

$$(V\phi)(s) = \int_0^s ds'\, p^0(s-s')\phi(s'), \quad \phi \in \mathcal{F}.$$

Легко переконатися, що $||V|| < 1$. Останнє гарантує збіжність ряду в (2.13).

Отже, в стаціонарному режимі, функція розподілу часів життя $f(s)$, має наступну форму:

$$f(s) = g(s) + a\,\delta(\Delta - s), \tag{2.14}$$

де $g(s)$ задається Рівн. (2.12) та (2.13), а коефіцієнт a визначається з умови нормованості $f(s)$:

$$a = \frac{1}{1 + \int_0^{\Delta} g^0(s')ds'}. \tag{2.15}$$

Зауважимо, що результати цього пункту для функції розподілу часів життя $f(s)$ слідують лише з властивостей 1, 2 лінії ЗЗ (див. Розд. 2.2.2), та припущення, що активність нейрона без зворотного зв'язку описується точковим процесом відновлення, що слідує з умов 1-5 Розд. 2.2.1.

Отримані у цьому розділі аналітичні результати є справедливими, якщо виконується умова (2.11), що забезпечує існування єдиного стаціонарного розподілу часів життя $f(s)$. Насправді, умова (2.11) еквівалентна вимозі, що вихідні МСІ за відсутності ЗЗ, які є меншими за затримку ЗЗ Δ, є малоімовірними. Ця умова узгоджується з біологічними деталями синаптичної передачі. Справді, коли синапс (аутапс) передає імпульси з високою частотою, тобто короткі МСІ мають велику імовірність, час синаптичної передачі може бути подовженим до сотень мс через асинхронне синаптичне вивільнення. Експериментально встановлено, що останнє може статися з аутапсами

PV-нейронів [65]. Однак ми припускаємо, що вплив гальмівного імпульсу з лінії зворотного зв'язку на нейрон є миттєвим (див. Розд. 2.2.2 вище).

Густина умовної імовірності $p(t|s)$

Що стосується функції густини умовної імовірності $p(t|s)$, у [66] доведено, що для класу нейронних моделей з затриманим гальмівним зворотним зв'язком, що розглядається в даному розділі,

$$p(t|s) = \chi(s-t)p^0(t) + P^0(s)p^0(t-s), \tag{2.16}$$

де $P^0(s)$ дається Рівн. (2.4), а $\chi(t)$ — функція Хевісайда.

Формула (2.16) отримана з наступних міркувань. Якщо $s > t$, то лінія зворотного зв'язку не встигне вплинути на активність нейрону до моменту найближчого пострілу і розподіл міжспайкових інтервалів буде таким же, як і для нейрону без зворотного зв'язку, тобто $p^0(t)$. Тому

$$s > t \Rightarrow p(t|s)ds = p^0(t)ds. \tag{2.17}$$

Якщо ж $s < t$, то це означає, що в момент часу s з лінії зворотного зв'язку приходить гальмівний імпульс, який повертає нейрон до початкового стану і далі його активність до наступного пострілу уже не залежить від лінії зворотного зв'язку, бо вона до кінця міжспайкового інтервалу залишиться пустою. Тоді імовірність того, що міжспайковий інтервал буде рівний $t > s$, дорівнює добутку імовірності відсутності пострілу на проміжку $]0; s]$, яка рівна $P^0(s)$, та імовірності отримати міжспайковий інтервал тривалістю $(t-s)$ за відсутності зворотного зв'язку, тобто $p^0(t-s)$. Тому

$$s < t \Rightarrow p(t|s)ds = P^0(s)p^0(t-s)ds. \tag{2.18}$$

З Рівн. (2.17-2.18) безпосередньо слідує вираз (2.16) для умовної імовірності $p(t|s)$.

Загальний вираз для функції розподілу вихідних МСІ

Із виразів (2.1), (2.12-2.16) можна зробити висновок, що для знаходження функції розподілу міжспайкових інтервалів для нейрону зі затриманим гальмівним ЗЗ $p(t)$ потрібно знати лише аналогічну функцію розподілу для того ж нейрону без зворотного зв'язку $p^0(t)$ та величину затримки ЗЗ Δ.

Підставимо (2.14) у (2.1) і використавши (2.16), отримаємо такий загальний вираз для функції розподілу $p(t)$ вихідних МСІ для нейрона з затриманим гальмівним ЗЗ:

$$p\left(t\right)=\begin{cases}\int\limits_0^t P^0\left(s\right)p^0\left(t-s\right)g\left(s\right)ds+p^0\left(t\right)\left(\int\limits_t^\Delta g\left(s\right)ds+a\right),\ t<\Delta;\\ aP^0\left(\Delta\right)p^0\left(t-\Delta\right)+\int\limits_0^\Delta P^0\left(s\right)p^0\left(t-s\right)g\left(s\right)ds,\ t>\Delta.\end{cases} \tag{2.19}$$

Бачимо, що шукана функція розподілу $p(t)$ має розрив у точці, що відповідає тривалості вихідного МСІ, рівного затримці в лінії ЗЗ Δ:

$$\lim_{t\to\Delta^-}p(t)-\lim_{t\to\Delta^+}p(t)=a\,p^0(\Delta).$$

Отже, маємо наступний алгоритм знаходження функції розподілу $p(t)$, якщо відома $p^0(t)$:

1. обчисліть функцію $g(s)$, використовуючи Рівн. (2.12), а коефіцієнт a з Рівн. (2.15);

2. знайдіть $P^0(t)$ за допомогою Рівн. (2.4);

3. підставте все згадане вище у Рівн. (2.19).

Нижче (Розд. 2.3.3 – 2.3.4) ми проілюструємо отримані результати у випадку, коли є явний вираз для $p^0(t)$.

2.3.2 Моменти функції розподілу МСІ

Позначимо за допомогою μ_n і μ_n^0 n-і моменти $p(t)$ і $p^0(t)$ відповідно:

$$\mu_n^0 = \int_0^\infty t^n p^0(t) dt, \tag{2.20}$$

$$\mu_n = \int_0^\infty t^n p(t) dt. \tag{2.21}$$

Перший момент μ_1 функції розподілу $p(t)$ — це середня тривалість вихідного МСІ.

Підставивши в означення (2.21) моментів μ_n вираз для функції розподілу МСІ $p(t)$ (2.19), отримуємо такий вираз:

$$\mu_n = \int\limits_0^\Delta dt\, t^n \int\limits_0^t ds\, P^0(s) p^0(t-s) g(s) + \int\limits_0^\Delta dt\, t^n p^0(t) \left(\int\limits_t^\Delta ds\, g(s) + a \right) +$$
$$+ aP^0(\Delta) \int\limits_\Delta^\infty dt\, t^n p^0(t-\Delta) + \int\limits_\Delta^\infty dt\, t^n \int\limits_0^\Delta ds\, P^0(s) p^0(t-s) g(s) =$$
$$= A_1 + A_2 + A_3 + A_4.$$

Розглянемо спочатку доданок A_3. Після заміни змінної інтегрування t на $(t-\Delta)$ отримаємо наступне:

$$A_3 = aP^0(\Delta) \int\limits_0^\infty dt\, (t+\Delta)^n p^0(t).$$

Використовуючи визначення (2.20) моментів μ_n^0 розподілу для нейрону без зворотного зв'язку і беручи до уваги, що функція розподілу $p^0(t)$ нормована на одиницю, маємо:

$$A_3 = aP^0(\Delta) \sum_{k=0}^n \binom{n}{k} \mu_k^0 \Delta^{n-k}.$$

У A_4 змінимо порядок інтегрування:

$$A_4 = \int\limits_0^{\Delta} ds\, P^0(s)\, g(s) \int\limits_{\Delta}^{\infty} dt\, t^n p^0(t-s),$$

а потім і змінну інтегрування t на $(t-s)$:

$$A_4 = \int\limits_0^{\Delta} ds\, P^0(s) g(s) \int\limits_{\Delta-s}^{\infty} dt\, (t+s)^n p^0(t).$$

Зауважимо, що $\int\limits_{\Delta-s}^{\infty} dt = \int\limits_0^{\infty} dt - \int\limits_0^{\Delta-s} dt$. Використовуючи це і нормованість $p^0(t)$, а також визначення μ_n^0, можна отримати наступне:

$$A_4 = \int\limits_0^{\Delta} ds\, P^0(s) g(s) \left(\sum_{k=0}^{n} \binom{n}{k} \mu_k^0 s^{n-k} \right) - \int\limits_0^{\Delta} ds\, P^0(s) g(s) \int\limits_0^{\Delta-s} dt\, (t+s)^n p^0(t). \tag{2.22}$$

Змінимо порядок інтегрування в A_1. Це дасть такий же вираз як і другий доданок у (2.22). У результаті після віднімання маємо:

$$\begin{aligned} \mu_n = \int\limits_0^{\Delta} dt\, t^n p^0(t) \left(\int\limits_t^{\Delta} ds\, g(s) + a \right) + a P^0(\Delta) \sum_{k=0}^{n} \binom{n}{k} \mu_k^0 \Delta^{n-k} + \\ + \sum_{k=0}^{n} \binom{n}{k} \mu_k^0 \int\limits_0^{\Delta} ds\, s^{n-k} P^0(s) g(s). \end{aligned} \tag{2.23}$$

2.3.3 Початковий відрізок функції розподілу МСІ для нейрона без ЗЗ

Тут ми розглядаємо нейрон без зворотного зв'язку. Зрозуміло, що завдяки умовам 2-3 на нейронні моделі (див. Розд. 2.2.1) постріл нейрона може відбутись тільки в момент одержання вхідного імпульса.

Нехай останній постріл відбувся у момент 0 (початок МСІ). Позначимо як t час між останнім і наступним пострілами. Функція розподілу t і є функцією $p^0(t)$.

Зрозуміло, що для кожної з моделей, які належать множині, зазначеній у Розд. 2.2.1, існує таке ціле число n, що для нескінченно малих значень часу t отримання $(n-1)$-ого та менше імпульсів на часовому інтервалі $]0;t]$ не викличе пострілу нейрона, а n-ий вхідний імпульс на цьому короткому проміжку часу зумовлює генерацію спайку. При цьому не залишається шансів для $(n+1)$-ого імпульсу викликати постріл. Для більших значень t постріл нейрона може бути викликаний вхідним імпульсом з номером n або більше. У такому випадку кажуть, що нейрон має поріг n. Це може бути реалізовано, наприклад, для моделі ІНВ (див. Розд. 1.2.1), коли виконується умова

$$(n-1)h < V_0 < nh,$$

а також для моделі ЗН (див. Розд. 1.3.1) з порогом $N_0 = n$.

Далі, для будь-якого нейрону, що задовольняє умови 1-5 у Розд. 2.2.1, існує початковий інтервал значень t, $[0;T_n]$, такий, що ці значення можуть бути зумовлені приходом зовнішнього імпульсу лише під номером n. Для з'ясування величини T_n нам слід так розташувати в часі перші $(n-1)$ вхідних імпульсів, щоб одержати найменше збудження в момент одержання n-го вхідного. Після цього T_n слід вибрати найбільше з таких, що n-й вхідний, одержаний в момент T_n, викличе постріл. Найменше збудження в момент T_n від перших $(n-1)$ вхідних буде тоді, коли вони розташовані найближче до моменту часу 0. Граничний випадок одержання всіх їх в момент 0 дає збудження в момент T_n.

Наприклад, для моделі ЗН $T_n = \tau$. Для моделі ІНВ T_n можна знайти з умови

$$V(T_n) = (n-1)he^{-T_n/\tau} = \mathbb{V}_0 - h,$$

звідки

$$T_n = \tau \log \left(\frac{(n-1)h}{\mathbb{V}_0 - h} \right).$$

Згідно з означенням T_n, будь-які n вхідних імпульсів, одержані на інтервалі $]0; T_n]$, викличуть постріл в момент одержання останнього з них. $p^0(t)\,dt$ — це ймовірність одержати $(n-1)$ вхідних імпульсів на інтервалі $]0; t[$ і n-й в інтервалі $[t; t+dt[$. Якщо вхідний потік — це процес Пуассона, то $p^0(t)$ на інтервалі $]0; T_n]$ — розподіл Ерланга порядку n:

$$p^0(t)\,dt = e^{-\lambda t} \frac{(\lambda t)^{n-1}}{(n-1)!} \lambda dt, \quad t \leq T_n, \tag{2.24}$$

де λ — інтенсивність процесу Пуассона. Останній вираз узгоджується з [18, Рівн. (21)], де $p^0(t)$ на $]0; T_n]$ знайдено для інтегруючого нейрона з втратами з порогом 2, а також з [22, Рівн. (3)], де $p^0(t)$ на $]0; T_n]$ знайдено для зв'язуючого нейрону з тим же порогом.

Зауважимо, що фізичні властивості нейрона присутні в (2.24) тільки через T_n. Хід функції $p^0(t)$ на $]0; T_n]$ не залежить від фізичних характеристик нейрона, а повністю визначається вхідним процесом.

2.3.4 Випадок нейрона з порогом 2

Розглянемо в якості прикладу нейрон з порогом 2. Далі ми вважатимемо, що виконується наступна умова:

$$\Delta < T_2. \tag{2.25}$$

Накладання цієї умови дозволяє знайти модельно-незалежний початковий відрізок функції розподілу $p(t)$ для будь-якого нейрону з порогом 2 зі швидким гальмівним зворотним зв'язком, який задовольняє накладені нами раніше умови на клас нейронних моделей (див. Розд. 2.2.1).

Щоб знайти функцію розподілу часів життя $f(s) = g(s) + a\,\delta(\Delta - s)$, використаємо Рівн. (2.12) та (2.13) для знаходження $g(s)$, а коефіцієнт a визначимо з Рівн. (2.15):

$$g\,(s) = \frac{a\lambda}{2}\left(1 - e^{-2\lambda(\Delta - s)}\right), \tag{2.26}$$

$$a = \frac{4e^{2\lambda\Delta}}{1 + e^{2\lambda\Delta}\,(2\lambda\Delta + 3)}. \tag{2.27}$$

Останні два вирази узгоджуються з отриманими раніше іншим способом для зв'язуючого нейрону з порогом 2 [52, Рівн. (15-16)].

Оскільки для класу нейронних моделей без зворотного зв'язку, що розглядаються, існує початковий відрізок функції розподілу довжин міжспайкових інтервалів (2.24), що є однаковим для усіх моделей з однаковим порогом, то і те саме ж справедливо і для відповідних нейронних моделей зі зворотним зв'язком. Знайдемо його.

Для міжспайкових інтервалів $t < \Delta$ за допомогою першої з формул (2.19) після підстановки у неї (2.24), $n = 2$, (2.27) і (2.26) можна знайти функцію розподілу :

$$\begin{aligned} p\,(t) = {} & \frac{2\lambda e^{-\lambda t}}{3 + 2\Delta\lambda + e^{-2\lambda\Delta}} \times \\ & \times \left(\frac{1}{6}\lambda^3 t^3 - \frac{1}{2}\lambda^2 t^2 + \lambda^2 t\Delta + \lambda t\left(\frac{3}{2} + \frac{1}{4}e^{-2\lambda\Delta} + \frac{1}{4}e^{-2\lambda(\Delta - t)}\right)\right). \end{aligned} \tag{2.28}$$

Цей вираз повністю узгоджується з виразом, отриманим раніше для ЗН [52, Рівн. (21)].

Аналогічно для $\Delta < t < T_2$ з другої формули (2.19) після інтегрування:

$$\begin{aligned} p\,(t) = {} & \frac{2\lambda e^{-\lambda t}}{3 + 2\Delta\lambda + e^{-2\lambda\Delta}} \times \\ & \times \left(\lambda t\left(\frac{1}{2}\lambda^2\Delta^2 + \frac{5}{2}\lambda\Delta + \frac{7}{4} + \frac{1}{4}e^{-2\lambda\Delta}\right) - \frac{1}{3}\lambda^3\Delta^3 - 2\lambda^2\Delta^2 - 2\lambda\Delta\right). \end{aligned} \tag{2.29}$$

Справедливість отриманих формул (2.28-2.29) була перевірена за допомогою чисельного моделювання методом Монте-Карло стохастичної динаміки

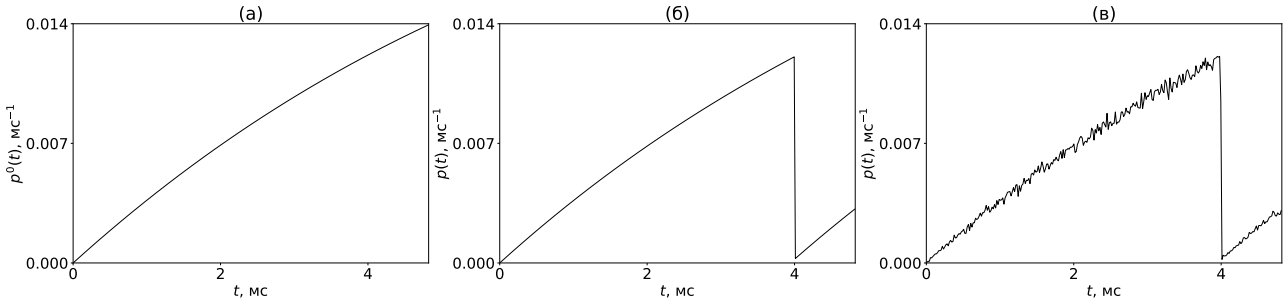

Рис. 2.2: Приклад функції розподілу МСІ для вихідного потоку ІНВ з порогом 2 без ЗЗ ((а), використовується Рівн. (2.24), $n = 2$) та з гальмівним ЗЗ ((б), використовується Рівн. (2.28), (2.29). Для обох графіків: $\tau = 20$ мс, $\mathbb{V}_0 = 20$ мВ, $h = 11.2$ мВ, $\lambda = 62.5$ с$^{-1}$. $\Delta = 4$ мс у (б). (в) — моделювання Монте-Карло для $p(t)$ (отримано 10 000 000 вихідних МСІ).

ІНВ, див. Рис. 2.2. Як бачимо, результати чисельного моделювання, зображені на графіку (в), відтворюють результати аналітичних розрахунків, зображених на графіку (б). Також на Рис. 2.2, графік (б), добре видно особливість функції розподілу $p(t)$ в околі точки, що відповідає довжині МСІ, рівній часу затримки в лінії ЗЗ. Ця особливість відсутня для функції розподілу МСІ для вихідного потоку того ж нейрона, але без ЗЗ, графік (а).

Щоб знайти моменти функції розподілу $p(t)$, потрібно підставити (2.24), $n = 2$, (2.26) і (2.27) у вираз (2.23). Наприклад, для середнього МСІ μ_1 після обрахунку всіх інтегралів у (2.23), $n = 1$, отримуємо:

$$\mu_1 = a(\mu_1^0 + \Delta) = \frac{4e^{2\lambda\Delta}}{1 + e^{2\lambda\Delta}\,(2\lambda\Delta + 3)}\left(\mu_1^0 + \Delta\right). \tag{2.30}$$

Остання формула повністю узгоджується з отриманою раніше для ЗН з порогом 2 [52, Рівн. (23)].

Аналогічно для другого моменту μ_2, використовуючи Рівн. (2.23), $n = 2$, маємо:

$$\mu_2 = \frac{2\left(-1 + 2\mu_1^0\lambda + 8e^{\Delta\lambda}(1 - \mu_1^0\lambda) + e^{2\Delta\lambda}\left(-7 + 6\lambda(\mu_1^0 + \Delta) + 2\mu_2^0\lambda^2\right)\right)}{\lambda^2\left(1 + e^{2\lambda\Delta}\,(2\lambda\Delta + 3)\right)}. \tag{2.31}$$

Варто зауважити, що отримані формули у цьому підрозділі є справедли-

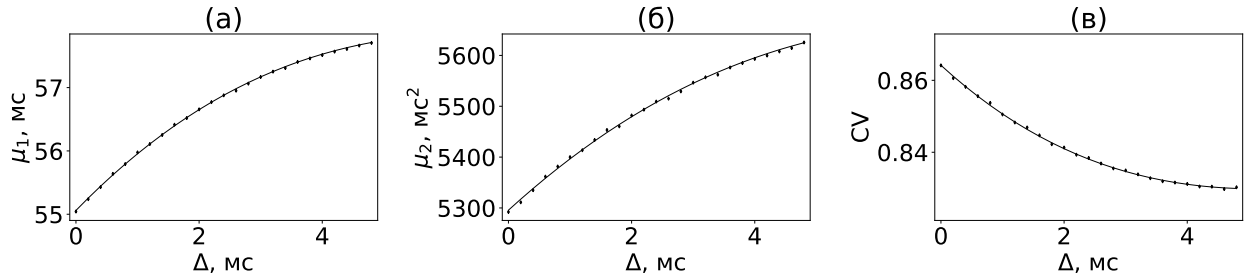

Рис. 2.3: Середнє μ_1 (а), другий момент μ_2 (б) та коефіцієнт варіації (в) функції розподілу МСІ для ІНВ з порогом 2, стимульованого пуассонівським потоком та з затриманим гальмівним ЗЗ. Ромби позначають результати чисельної симуляції методом Монте-Карло (отримано 10 000 000 вихідних МСІ для кожного значення Δ), неперервна лінія — обчислення згідно формул (2.30) (а), (2.31) (б), і (2.32) (в). Для всіх графіків: $\tau = 20$ мс, $\mathbb{V}_0 = 20$ мВ, $h = 11.2$ мВ, $\lambda = 62.5$ с$^{-1}$, $\Delta \in [0; 4.8]$ мс.

вими для цілого класу нейронних моделей, тоді як раніше вони були отримані лише для однієї моделі.

Середній МСІ μ_1 (2.30) разом із другим моментом μ_2 (2.31) можна використовувати для обчислення коефіцієнта варіації (CV) МСІ:

$$CV = \frac{\sqrt{\mu_2 - \mu_1^2}}{\mu_1}. \tag{2.32}$$

Чим менший коефіцієнт варіації МСІ, тим вищою є регулярність спайків.

Рівн. (2.30) і (2.31) перевірялися чисельно за допомогою моделювання Монте-Карло моделі ІНВ з порогом 2 з затриманим гальмівним ЗЗ при стимуляції точковим процесом Пуассона. Симуляції виконувались для різних значень затримки лінії зворотного зв'язку Δ. Значення Δ були обрані відповідно до умов (2.11) та (2.25), щоб аналітичні результати, отримані в поточному підрозділі, були справедливими. На Рис. 2.3, відображені результати для середнього μ_1 (а), другого моменту μ_2 (б) та коефіцієнту варіації (в) розподілу вихідних МСІ. Для аналітичних розрахунків, у Рівн. (2.30) і (2.31) були

підставлені вирази для перших двох моментів для IHB з порогом 2 без ЗЗ (1.33) і (1.34). Співпадіння результатів аналітичних та чисельних розрахунків, що відображено на Рис. 2.3, вказує на справедливість отриманих у даному розділі результатів. Зі зростанням затримки ЗЗ Δ монотонно зростають і середній MCI, графік (а), і другий момент функції розподілу MCI, графік (б), і регулярність спайків, графік (в). На останнє вказує зменшення коефіцієнту варіації зі зростанням Δ. Збільшення регулярності спайків узгоджується з експериментальним спостереженням, що гальмівні аутапси підвищують точність генерації спайків на мілісекундному масштабі [49]. Зауважте, що точки на трьох графіках зі значенням $\Delta = 0$ відповідають випадку нейрона без ЗЗ.

Розділ 3

Статистика активності нейрона з затриманим гальмівним ЗЗ, стимульованого процесом відновлення

3.1 Вступ

Як було зазначено у Розд. 2.1, теоретичні дослідження активності нейронів з гальмівними аутапсами є чисельними. Проте єдиним розглянутим типом стохастичної стимуляції в аналітичних дослідженнях є стохастичний точковий процес Пуассона [51, 52]. Це й не дивно. Для процесу Пуассона інтенсивність точкового процесу завжди однакова (1.3). Вона не залежить від попередньої історії реалізації процесу. Ця властивість значно спрощує аналітичні міркування та обчислення. Інша ситуація із загальним стохастичним процесом відновлення. У цьому випадку, на відміну від процесу Пуассона, інтенсивність процесу залежить від попередньої історії точкового процесу, а саме від часу, коли відбулася остання подія (1.2). Добре відомо, що в будь-якій задачі щодо стохастичних точкових процесів заміна процесу Пуассона більш загальним процесом справедливо представляє собою аналітичні труднощі [1, ст. 277], [67, ст. 5-6].

У цьому розділі ми намагаємось визначити, які типи статистики може мати нейрон із затриманим гальмівним зворотним зв'язком, якщо він стимулюється послідовністю випадкових збуджувальних імпульсів, що є реалізацією

Матеріали цього розділу базуються на публікації [10].

не пуассонівського процесу, але все ще процесу відновлення. Акцент робиться на ролі затриманого гальмівного зворотного зв'язку. Це означає, що ми приймаємо за задану функцію густини ймовірності МСІ $p^0(t)$ того ж самого нейрона, але без зворотного зв'язку, коли він стимулюється потоком збуджувальних імпульсів, інтервали між якими випадково розподілені відповідно до розподілу $p^{in}(t)$, див. Рис. 3.1. Тут $p^{in}(t)dt$ і $p^0(t)dt$ — ймовірність отримання відповідно вхідного та вихідного МСІ тривалості в межах інтервалу $[t; t+dt[$.

Знаючи $p^{in}(t)$ та $p^0(t)$, ми знайдемо функцію розподілу вихідних МСІ $p(t)$ для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком, див. нижню частину Рис. 3.1. У цьому розділі, ми також розглядаємо швидке шунтуюче гальмування, описане у Розд. 2.2.2 вище.

Відповідь було отримано для класу спайкових неадаптивних нейронних моделей, див. Розд. 3.2, що включає модель ІНВ та ЗН. Отриманий загальний вираз для $p(t)$ перевірено чисельним моделюванням стохастичного процесу, а також аналітично для розглянутого в Розд. 2 випадку стимуляції типу Пуассона.

3.2 Методи

Як і в попередньому розділі, у цьому розділі ми також розглядамо клас нейронних моделей, які (без зворотного зв'язку) задовольняють усім умовам, вказаним у Розд. 2.2.1, окрім умови 2. Оскільки у цьому розділі розглядається більш загальний випадок стимуляції нейрона стохастичним потоком збуджувальних імпульсів, що є реалізацією потоку відновлення, (і включає в себе випадок стимуляції потоком Пуассона), умова 2 на клас нейронних моделей, що розглядатиметься, є наступною:

2. Нейрон стимулюється стохастичним процесом відновлення збуджувальних імпульсів. Функція розподілу інтервалів часу між цими імпульсами за-

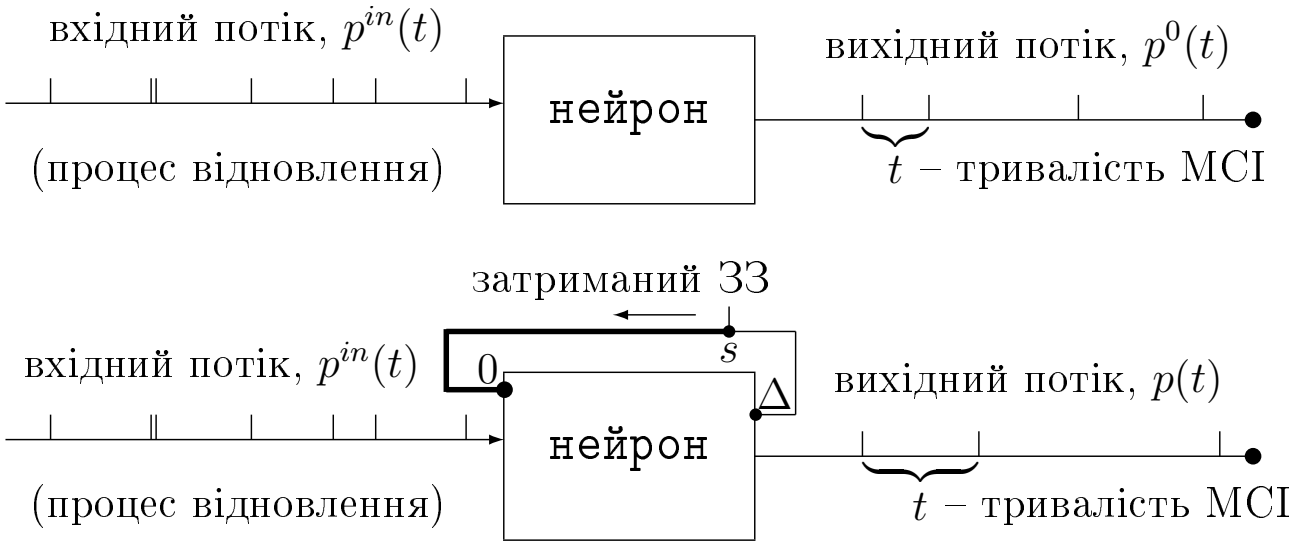

Рис. 3.1: Зверху: нейрон без зворотного зв'язку, що стимулєються точковим процесом відновлення. Знизу: нейрон із гальмівним затриманим зворотним зв'язком. Як `нейрон` на рисунку, ми розглядаємо будь-яку нейронну модель, що задовольняє набору умов, зазначених у Розд. 3.2.

дається $p^{in}(t)$, де t — довжина МСІ.

Також у цьому розділі ми припускаємо, що затриманий гальмівний зворотний зв'язок має такі ж властивості, зазначені в Розд. 2.2.2.

Основною метою цього розділу також є отримання розподілу $p(t)$ інтервалів між імпульсами, що генеруються нейроном з гальмівним аутапсом при стимуляції стохастичним точковим процесом відновлення, де t позначає тривалість МСІ, див. нижню панель Рис. 3.1 . Важливо підкреслити, що ми прагнемо виразити $p(t)$ через затримку ЗЗ Δ, розподіл інтервалів між спайками для вхідного потоку $p^{in}(t)$ та вихідного потоку у випадку відсутності ЗЗ, $p^0(t)$.

3.3 Результати та їх обговорення

3.3.1 Загальний вираз для функції розподілу МСІ

Схема знаходження функції розподілу МСІ $p(t)$ є такою ж, як і у попередньому розділі (див. Розд. 2.3). Тобто $p(t)$ можна отримати за допомогою виразу (2.1). Для цього треба знати функцію розподілу часів життя $f(s)$ та густину умовної імовірності $p(t|s)$.

Оскільки вираз для функції розподілу часів життя $f(s)$ у стаціонарному режимі знаходився з припущень, що активність нейрона без ЗЗ описується процесом відновлення, та властивостей 1 і 2 лінії ЗЗ, то результати щодо $f(s)$, отримані у Розд. 2.3.1, справедливі і у випадку гальмівного нейрона зі ЗЗ, що стимулюється потоком відновлення. Тому вираз для $f(s) = g(s) + a\,\delta(\Delta - s)$ дається Рівн. (2.12) та (2.15) за умови виконання умови (2.11) на функцію розподілу для нейрона без ЗЗ $p^0(t)$ та затримку в лінії ЗЗ Δ.

Що стосується густини умовної імовірності $p(t|s)$, то її вигляд є іншим у випадку стимуляції нейрона потоком відновлення, а не Пуассона. Щоб знайти $p(t|s)$, розглянемо різні випадки співвідношень між тривалістю вихідного МСІ t і часом життя s (див. Рис. 3.2). Зверніть увагу, що на початку кожного МСІ, тобто у момент часу 0, був отриманий вхідний імпульс, внаслідок чого нейрон стріляє. Тому у момент часу 0, вхідний стохастичний процес починається заново, оскільки він є процесом відновлення. У той же момент часу нейрон перебуває у стані спокою, а в лінії зворотного зв'язку є гальмівний імпульс із часом життя $s \in]0; \Delta]$.

Перший можливий випадок — отримати вихідний МСІ тривалістю $t < s$ (див. верхню панель Рис. 3.2). Останнє означає, що імпульс від лінії ЗЗ не досягає нейрона під час поточного МСІ. Таким чином імовірність $p(t)dt$ отримати МСІ тривалості в межах $[t; t + dt[$ для нейрона зі ЗЗ така ж, як і для того ж самого нейрона без ЗЗ, тобто

$$p(t|s) = p^0(t), \quad t < s.$$

Другий випадок — отримання вихідного МСІ тривалістю $t > s$. У цьому випадку слід розглянути два взаємовиключні сценарії. Перший — це відсу-

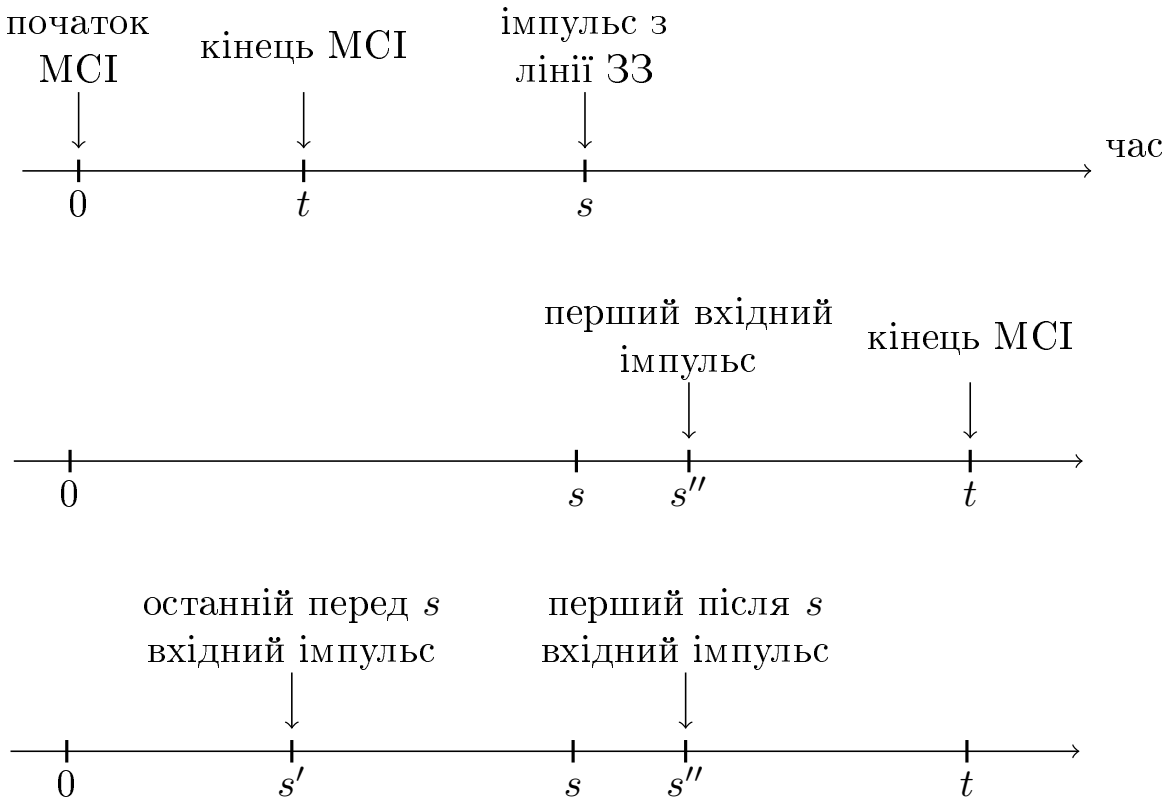

Рис. 3.2: Взаємозв'язки між t, s, а також параметрами s' і s'' у трьох взаємовиключних подіях. Верхня панель: подія "отримання першого вихідного імпульсу у момент часу $t < s$ ". Середня панель: подія "отримання першого вихідного імпульсу у момент часу $t > s$ за умови, що перший вхідний імпульс надходить після моменту часу s ". Нижня панель: подія "отримання першого вихідного імпульсу в момент часу $t > s$ за умови, що перший вхідний імпульс надходить до моменту часу s ".

тність вхідних імпульсів протягом інтервалу часу $]0; s]$ (див. середню панель Рис. 3.2). Подія "отримання першого вихідного імпульсу у момент часу $t > s$ за умови, що перший вхідний імпульс надходить після імпульсу, що надходить із лінії ЗЗ", складається з континууму альтернативних подій, індексованих параметром $s'' \in]s; t[$. s'' позначає час надходження першого вхідного імпульсу під час поточного МСІ. Кожна з альтернативних подій складається з наступних двох послідовних та статистично незалежних подій:

1. Перший вхідний імпульс отримано в момент часу $s'' \in]s; t[$. Така подія має ймовірність $p^{in}(s'')ds''$.

2. Вихідний імпульс згенеровано в момент часу $t > s''$. У момент s'', відразу після отримання вхідного імпульсу, завдяки умові 3 на клас нейронних моделей, нейрон перебуває в тому ж стані, що і на початку МСІ у випадку миттєвого збуджувального зворотного зв'язку, описаного у [24]. Після моменту часу s затриманий гальмівний ЗЗ вже не впливає на стан нейрона. Вхідний стохастичний процес відновлення також починається заново у момент часу s''. Таким чином, щільність ймовірності отримати вихідний МСІ тривалістю t дорівнює $p^{o_if}(t - s'')$, де $p^{o_if}(t)$ — це функція розподілу для того ж самого нейрона, але з миттєвим збуджувальним зворотним зв'язком замість гальмівного.

Тому ймовірність розглянутої альтернативної події, що індексується параметром s'', є $p^{in}(s'')p^{o_if}(t - s'')ds''dt$. Її внесок у $p(t|s)$ є таким:

$$p(t|s) = \int_s^t ds''\, p^{in}(s'')p^{o_if}(t - s''), \quad t > s.$$

Інший сценарій у випадку $t > s$ — це подія "отримання першого вихідного імпульсу в момент $t > s$, якщо перший вхідний імпульс надходить раніше, ніж імпульс з лінії ЗЗ". Він складається з континууму альтернативних подій, індексованих двома параметрами $s' \in]0; s]$ і $s'' \in]s; t[$ (див. нижню панель на

Рис. 3.2). s' і s'' — це моменти отримання двох послідовних імпульсів із вхідної лінії під час одного МСІ, а саме останнього перед і першого після отримання імпульсу з лінії ЗЗ відповідно. Кожна альтернативна подія складається з трьох послідовних та статистично незалежних подій:

1. Останній імпульс із вхідної лінії до моменту часу s досягає нейрона в момент $s' < s$, і нейрон не стріляв протягом часового інтервалу $]0; s']$. Позначимо щільність ймовірності об'єднання таких подій (отримання вхідного імпульсу в даний момент s' і відсутність пострілів протягом часового інтервалу $]0; s']$) як $\tilde{P}^0(s')$.

2. Наступний вхідний імпульс після вхідного імпульсу у момент часу s' отримано в момент $s'' > s$. Щільність ймовірності такої події є $p^{in}(s'' - s')$. Вона не залежить від стану нейрона або попередніх вхідних імпульсів, оскільки очікується, що вхідний потік є потоком відновлення.

3. Нейрон генерує вихідний імпульс в момент $t > s''$. У момент часу s'', одразу після отримання вхідного імпульсу, нейрон перебуває в тому ж стані, що і на початку МСІ у випадку миттєвого збуджувального ЗЗ. Тому щільність ймовірності отримати вихідний МСІ тривалістю t є $p^{o_if}(t - s'')$.

Таким чином ймовірність розглянутої альтернативної події, що індексується параметрами s' і s'', є $\tilde{P}^0(s')p^{in}(s'' - s')p^{o_if}(t - s'')ds'\,ds''dt$.

Нарешті, після розгляду 3 типів взаємовиключних подій, густину умовної імовірності $p(t|s)$ можна записати таким чином:

$$p(t|s) = \chi(s-t)p^0(t) + \int_s^t ds''\, p^{o_if}(t-s'') \left(p^{in}(s'') + \int_0^s ds' \tilde{P}^0(s') p^{in}(s''-s') \right), \tag{3.1}$$

де $\chi(s - t)$ позначає функцію Хевісайда.

У роботі [24] було отримано таке співвідношення між функцією розподілу для нейрона без ЗЗ $p^0(t)$ та функцією розподілу для того ж нейрона з миттєвим збуджувальним ЗЗ $p^{o-if}(t)$:

$$p^0(t) = \int\limits_0^t dt'\, p^{in}(t') p^{o-if}(t - t').$$

Після застосування перетворення Лапласа над останнім виразом можна отримати перетворення Лапласа функції розподілу для нейрона з миттєвим збуджувальним $p^{o-if}(t)$ (1.36).

Для того, щоб обчислити $p(t)$, нам ще потрібно знайти точний вираз для розподілу $\tilde{P}^0(s')$. Його можна знайти наступним чином. Щільність ймовірності відсутності пострілів нейрона протягом перших t' одиниць часу поточного МСІ дається комплементарною кумулятивною функцією розподілу тривалості МСІ для нейрона без зворотного зв'язку $P^0(t')$ (2.4).

Подія "відсутність пострілів нейрона протягом перших t' одиниць часу поточного МСІ" може бути представлена як сума двох взаємовиключних подій. Перша така подія — це подія "відсутність вхідних імпульсів протягом перших t' одиниць часу поточного МСІ". Щільність ймовірності такої події дається комплементарною кумулятивною функцією розподілу тривалості МСІ для вхідного потоку:

$$P^{in}(t') = 1 - \int\limits_0^{t'} dt''\, p^{in}(t''). \tag{3.2}$$

Друга можлива подія — це подія "відсутність пострілів нейрона протягом перших t' одиниць часу поточного МСІ за умови, що протягом цього часу нейрон отримав хоча б один вхідний імпульс". Така подія може бути представлена як континуум альтернативних подій, індексованих параметром $s' \in]0; t']$. Альтернативна подія складається з двох послідовних незалежних подій. Перша подія полягає в тому, що у момент s' нейрон отримує вхідний імпульс і не стріляв протягом часового інтервалу $]0; s']$. Імовірність такої події є

$\tilde{P}^0(s')ds'$. Друга подія — це відсутність вхідних імпульсів протягом інтервалу часу $]s';t']$. Зверніть увагу, що у момент часу s' вхідний стохастичний процес відновлення починається заново. Таким чином, ймовірність другої події є $P^{in}(t'-s')dt'$.

Отже, функцію $\tilde{P}^0(s')$ можна отримати, розв'язавши наступне інтегральне рівняння:

$$P^0(t') = P^{in}(t') + \int\limits_0^{t'} ds'\, \tilde{P}^0(s')P^{in}(t'-s'). \tag{3.3}$$

Виконуючи над останнім рівнянням перетворення Лапласа та використовуючи співвідношення (2.4) та (3.2), можна отримати перетворення Лапласа функції $\tilde{P}^0(s)$:

$$\mathcal{L}\{\tilde{P}^0(t);s\} = \frac{\mathcal{L}\{p^{in}(t);s\} - \mathcal{L}\{p^0(t);s\}}{1-\mathcal{L}\{p^{in}(t);s\}}. \tag{3.4}$$

Після підставлення виразу (3.1) для густини умовної ймовірності $p(t|s)$ у рівність (2.1) та врахувавши, що $f(s)$ можна представити як у Рівн. (2.14), можна отримати такі вирази для $p(t)$:

$$p(t) = \int\limits_0^t ds\, g(s) \int\limits_s^t ds''\, p^{o-if}(t-s'')\Bigg(p^{in}(s'')+ \\ + \int\limits_0^s ds'\tilde{P}^0(s')p^{in}(s''-s')\Bigg) + p^0(t)\Bigg(\int\limits_t^\Delta ds\, g(s) + a\Bigg), \quad t<\Delta; \tag{3.5}$$

$$p(t) = \int\limits_0^\Delta ds\, g(s) \int\limits_s^t ds''\, p^{o-if}(t-s'')\left(p^{in}(s'') + \int\limits_0^s ds'\tilde{P}^0(s')p^{in}(s''-s')\right) + \\ + a\int\limits_\Delta^t ds''\, p^{o-if}(t-s'')\left(p^{in}(s'') + \int\limits_0^\Delta ds'\tilde{P}^0(s')p^{in}(s''-s')\right), \quad t>\Delta. \tag{3.6}$$

Зверніть увагу, що відповідно до Рівн. (3.5) та (3.6), отримана функція розподілу $p(t)$ має розрив у точці, що відповідає тривалості вихідного МСІ,

рівного затримці в лінії ЗЗ Δ:

$$\lim_{t\to\Delta^-} p(t) - \lim_{t\to\Delta^+} p(t) = a\, p^0(\Delta).$$

Підводячи підсумок, якщо відомі функції розподілу вихідних МСІ для того ж самого нейрона без ЗЗ $p^0(t)$ та вхідних МСІ $p^{in}(t)$, то функція розподілу вихідних МСІ для нейрона з гальмівним затриманим ЗЗ $p(t)$ можна знайти наступним чином:

1. обчисліть функцію $g(s)$, використовуючи Рівн. (2.12), а коефіцієнт a з Рівн. (2.15);

2. оберніть перетворення Лапласа (1.36) функції $p^{o-if}(t)$;

3. оберніть перетворення Лапласа (3.4) функції $\tilde{P}^0(t)$;

4. підставте все згадане вище у Рівн. (3.5) та (3.6).

3.3.2 Випадок пуассонівського вхідного потоку

Для перевірки отриманих вище результатів розглянемо нейрон, стимульований випадковим потоком збуджувальних імпульсів, який є реалізацією точкового процесу Пуассона з постійною інтенсивністю $\lambda > 0$. Тоді інтервали між вхідними імпульсами розподілені експоненційно згідно Рівн. (1.4).

Згідно [24] відношення між функцією розподілу $p^0(t)$ для нейрона без зворотного зв'язку, стимульованого потоком Пуассона, і функцією розподілу $p^{o-if}(t)$ для того самого нейрона з миттєвим зворотним зв'язком виглядає наступним чином:

$$p^{o-if}(t) = p^0(t) + \frac{1}{\lambda}\frac{d}{dt}p^0(t). \tag{3.7}$$

Після підстановки (1.4) і (3.7) в (3.1), і враховуючи (3.3), можна отримати вираз для $p(t|s)$, що співпадає з Рівн. (2.16), отриманим у випадку пуассонівського вхідного потоку. Зверніть увагу, що у розглянутому випадку вхідного

потоку Пуассона вираз для густини умовної імовірності $p(t|s)$ простіший у порівнянні з більш загальним випадком вхідного потоку відновлення, див. Рівн. (3.1). Що стосується $f(s)$, то міркування, наведені у Розд. 2.3.1, є справедливими і у випадку пуассонівського вхідного потоку, і у випадку потоку відновлення.

Таким чином, розглянутий у цьому розділі загальний випадок вхідного потоку відновлення включає випадок потоку Пуассона, розглянутий у Розд. 2.

3.3.3 Випадок нейрона з порогом 2, стимульованого потоком Ерланг-2

Щоб проілюструвати випадок, коли вхідний потік є потоком відновлення, але не є пуассонівським, по-перше, розглянемо нейронну модель без зворотного зв'язку, яка задовольняє накладеним умовам на нейронні моделі (див. Розд. 3.2). Передбачається, що вхідні МСІ розподілені відповідно до розподілу Ерланг-2 (1.39), $n = 2$.

Відтепер і надалі у цьому пункті вважається, що нейрон має поріг 2. Це означає, що 2 вхідні імпульси можуть збудити нейрон достатньо для досягнення ним порогу збудження і, як наслідок, генерації вихідного імпульсу. Це може бути реалізовано, наприклад, для стандартної моделі ІНВ (див. Розд. 1.2.1), що задовольняє умові (1.7).

Аналогічно до випадку пуассонівського вхідного потоку, детально обговореного у Розд. 2.3.3), у розглянутому випадку існує область тривалостей МСІ $t \in]0; T_2[$ така, що отриманий вхідний імпульс у момент t, що є другим вхідним імпульсом з початку поточного МСІ гарантовано спричинить генерацію вихідного імпульсу. Значення T_2 не залежить від типу вхідного потоку (пуассонівський чи загальний процес відновлення), а залежить від деталей

нейронної моделі.

З визначення T_2 випливає, що для МСІ тривалістю менше T_2 одиниць часу подія генерації нейроном вихідного імпульсу складається з двох послідовних незалежних подій отримання вхідного імпульсу. Тому в такому випадку

$$p^0(t) = \lambda e^{-\lambda t}\frac{(\lambda t)^3}{3!}, \quad t < T_2. \tag{3.8}$$

Останнє разом з (1.39), $n = 2$, дозволяє знайти функцію розподілу $\tilde{P}^0(s')$, $s' < T_2$. Оскільки має місце Рівн. (3.4), вираз для $\tilde{P}^0(s')$ є таким:

$$\tilde{P}^0(s') = p^{in}(s'), \quad s' < T_2. \tag{3.9}$$

Крім того, для МСІ, менших за T_2, подія пострілу розглянутого нейрона, але з миттєвим збуджувальним ЗЗ, є подією отримання одного вхідного імпульсу (один імпульс вже отриманий нейроном на початку МСІ через миттєвий ЗЗ). Таким чином, функція розподілу МСІ для нейрона з миттєвим збуджувальним ЗЗ $p^{o_if}(t)$ така сама, як і функція розподілу МСІ для вхідного потоку $p^{in}(t)$ (1.39), $n = 2$:

$$p^{o_if}(t) = p^{in}(t) = \lambda^2 t e^{-\lambda t}, \quad t < T_2. \tag{3.10}$$

По-друге, розглянемо випадок, коли до нейрона, розглянутого у цьому пункті, додається лінія затриманого гальмівного ЗЗ. Припустимо, що затримка в лінії ЗЗ Δ задовольняє умову (2.25).

Зверніть увагу, що для знаходження $f(s)$ явний вираз для $p^0(t)$ потрібен лише для аргументів у межах інтервалу $]0; \Delta]$. Таким чином, якщо виконується умова (2.25), функцію розподілу часів життя $f(s) = g(s) + a\,\delta(\Delta - s)$ можна знайти в розглянутому випадку нейрона з порогом 2, стимульованого потоком Ерланг-2. Після підстановки відповідної для цього випадку функції розподілу $p^0(t)$ (3.8) у Рівн. (2.12), (2.13) для $g(s)$, можна отримати наступне:

$$g(s) = \frac{a\lambda e^{-\lambda(\Delta - s)}}{2}(\sinh(\lambda(\Delta - s)) - \sin(\lambda(\Delta - s))), \quad s \in [0; \Delta], \tag{3.11}$$

де

$$a = \frac{8}{2e^{-\lambda\Delta}\left(\cos\left(\lambda\Delta\right) + \sin\left(\lambda\Delta\right)\right) + 2\lambda\Delta + e^{-2\lambda\Delta} + 5}. \tag{3.12}$$

Нарешті, вирази для $p^{in}(t)$ (1.39), $n = 2$, $p^0(t)$ (3.8), $\tilde{P}^0(t)$ (3.9), $p^{o-if}(t)$ (3.10), і $g(s)$ (3.11) можна підставити у (3.5), щоб знайти функцію розподілу для нейрона з гальмівним ЗЗ $p(t)$ для МСІ $t < \Delta$:

$$\begin{aligned} p(t) = \frac{a\lambda e^{-\lambda(2\Delta+t)}}{2880}\Bigg(& -45(2+\lambda t) + 45e^{2\lambda t}\Big(2 + \lambda t\big(-3 + \lambda t(1+\lambda t)\big)\Big) + \\ & + \lambda^2 t^2\Big(45 + \lambda t\big(75 + 2e^{2\lambda\Delta}(150 - 30\lambda t + 60\lambda\Delta + \lambda^3 t^3)\big)\Big) + \\ & + 60e^{\lambda\Delta}\Bigg(e^{\lambda t}\lambda^3 t^3 \cos\left(\lambda(t-\Delta)\right) + 3\lambda t(-4 + \lambda^2 t^2)\cos(\lambda\Delta) - \\ & - 3e^{\lambda t}\Big(-4 + \lambda t\big(4 + \lambda t(-2+\lambda t)\big)\Big)\sin\left(\lambda(t-\Delta)\right) + \\ & + \Big(12 + \lambda^2 t^2(-6+\lambda t)\Big)\sin(\lambda\Delta)\Bigg)\Bigg), \end{aligned} \tag{3.13}$$

і у (3.6) для знаходження $p(t)$ для МСІ $t \in]\Delta; T_2[$:

$$\begin{aligned} p(t) = \frac{a\lambda e^{-2\lambda(t+\Delta)}}{2880}\Bigg(& 15e^{\lambda t}\Big(-6 + \lambda t\big(-3 + \lambda t(3 + 5\lambda t)\big)\Big) + \\ & + e^{\lambda(t+2\Delta)}\Bigg(90 + 5\lambda^3 t^3\big(45 + 2\lambda\Delta(3+\lambda\Delta)(9+2\lambda\Delta)\big) + \\ & + 60\lambda\Delta\Big(-15 + \lambda\Delta\big(15 + \lambda\Delta(10+\lambda\Delta)\big)\Big) - \\ & - 15\lambda^2 t^2\Big(3 + 2\lambda\Delta\big(-15 + \lambda\Delta(\lambda\Delta(10+\lambda\Delta) + 15)\big)\Big) + \\ & + 3\lambda t\Big(255 + 2\lambda\Delta\big(\lambda\Delta(5+\lambda\Delta)(-45 + \lambda\Delta(15+2\lambda\Delta)) - 135\big)\Big)\Bigg) + \\ & + 60e^{\lambda(t+\Delta)}\Big(3\lambda t(-4+\lambda^2 t^2)\cos(\lambda\Delta) + \big(12 + \lambda^2 t^2(-6+\lambda t)\big)\sin(\lambda\Delta)\Big)\Bigg), \end{aligned} \tag{3.14}$$

де коефіцієнт a дається Рівн. (3.12).

Зверніть увагу, що вирази для функції розподілу МСІ $p(t)$ (3.13) та (3.14) отримані без зазначення конкретної нейронної моделі. Наприклад, замість

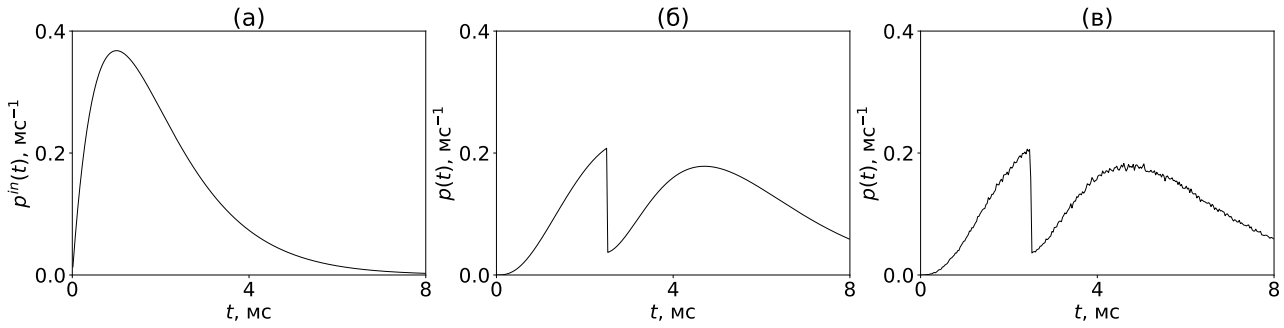

Рис. 3.3: Приклад функції розподілу МСІ для вхідного потоку Ерланг-2 ((а), використовується Рівн. (1.39), $n = 2$) та для вихідного потоку ЗН з порогом 2 із затриманим гальмівним ЗЗ, стимульованого потоком Ерланг-2 ((б), використовуються Рівн. (3.13) та (3.14)). Для обох графіків: $\tau = 8$ мс, $\lambda = 1$ мс$^{-1}$. $\Delta = 2,5$ мс у (б). (в) — моделювання Монте-Карло для $p(t)$ (отримано 1 000 000 вихідних МСІ). Загальна ймовірність під кривими становить 0.996981 (а) та 0.905041 (б), (в).

моделі ІНВ ми можемо розглянути ідеальний інтегратор або модель ЗН. Це означає, що на деякому початковому інтервалі тривалостей МСІ функція розподілу $p(t)$ є однаковою для цілого класу нейронних моделей із затриманим гальмівним ЗЗ, що розглядається в цьому розділі. Подальший хід $p(t)$ буде залежати від функції розподілу МСІ для нейрона без ЗЗ $p^0(t)$, що є різним для різних моделей.

Вирази (3.13) та (3.14) для $p(t)$ були чисельно перевірені за допомогою моделювання методом Монте-Карло моделі ЗН з порогом 2, стимульованого потоком Ерланг-2 (1.39), $n = 2$, та із затриманим гальмівним ЗЗ. Параметри моделі були обрані так, щоб виконувалися умови (2.25) та (2.11). Результати моделювання наведені на Рис. 3.3. Як бачимо, результати чисельного моделювання, зображені на графіку (в), відтворюють результати аналітичних розрахунків, зображених на графіку (б). Також на Рис. 3.3, графік (б), добре видно особливість функції розподілу $p(t)$ в околі точки, що відповідає

довжині МСІ, рівній часу затримки в лінії ЗЗ.

Середнє та коефіцієнт варіації МСІ

Також у розглянутому випадку можна розрахувати моменти $p(t)$ (2.21). Перший момент μ_1 можна використовувати разом з другим моментом μ_2 для обчислення коефіцієнта варіації тривалості МСІ 2.32 для оцінки регулярності нейронної активності.

Власне, після підстановки виразів для $p(t)$ (3.5) і (3.6) в означення моментів (2.21), отримується співвідношення між моментами для нейрона із затриманим гальмівним ЗЗ і моментами для того самого нейрона, але з миттєвим збуджувальним ЗЗ. Далі, з Рівн. (1.36) можна отримати моменти для нейрона з миттєвим збуджувальним ЗЗ, виражені через моменти для нейрона без ЗЗ (2.20):

$$\mu_n^{o_if} = (-1)^n \left.\frac{d^n \mathcal{L}\{p^{o_if}(t); s\}}{ds^n}\right|_{s=0} = (-1)^n \left.\frac{d^n}{ds^n}\left(\frac{\mathcal{L}\{p^0(t); s\}}{\mathcal{L}\{p^{in}(t); s\}}\right)\right|_{s=0}. \quad (3.15)$$

Тут $\mu_n^{o_if}$ позначає n-ий момент функції розподілу МСІ для нейрона з миттєвим збуджувальним ЗЗ:

$$\mu_n^{o_if} = \int_0^\infty t^n p^{o_if}(t) dt. \quad (3.16)$$

З (3.15) випливає, що для розглянутого вхідного потоку, а саме, заданого Рівн. (1.39), $n = 2$, має місце наступне співвідношення між моментами функції розподілу МСІ для нейрона з миттєвим ЗЗ $\mu_n^{o_if}$ і без ЗЗ μ_n^0:

$$\mu_n^{o_if} = \mu_n^0 - \frac{2n}{\lambda}\mu_{n-1}^0 + \frac{n(n-1)}{\lambda^2}\mu_{n-2}^0,$$

де μ_n^0 — n-ий момент функції розподілу МСІ для нейрона без ЗЗ, стимульованого потоком Ерланг-2.

Останнє разом з Рівн. (3.5), (3.6), (1.39), $n = 2$, (3.8-3.11) може бути підставлено в (2.21) для знаходження моментів μ_n функції розподілу МСІ для

нейрона з порогом 2 та з затриманим гальмівним ЗЗ, стимульованого потоком Ерланг-2, припускаючи, що виконується умова (2.25) для Δ. Наприклад, середній вихідний МСІ μ_1 є наступним:

$$\mu_1 = \frac{a}{2\lambda}\left(-1 + 2\lambda(\mu_1^0 + \Delta) + e^{-2\lambda\Delta}\right), \tag{3.17}$$

а другий момент μ_2 дається таким виразом:

$$\begin{aligned}\mu_2 = \frac{ae^{-2\lambda\Delta}}{2\lambda^2}(-7 + 4\lambda\mu_1^0 + e^{2\lambda\Delta}(-17 + 2\lambda(4\mu_1^0 + 5\Delta + \lambda\mu_2^0)) + \\ + 4e^{\lambda\Delta}(8 - 4\lambda\mu_1^0 + (-1 + \lambda\mu_1^0)\cos(\lambda\Delta) + (1 - \lambda\mu_1^0)\sin(\lambda\Delta))).\end{aligned} \tag{3.18}$$

Коефіцієнт a в (3.17) та (3.18) дається виразом (3.12).

У випадку моделі ЗН моменти μ_n функції розподілу МСІ для нейрона із затриманим гальмівним ЗЗ, що стимулюється непуассонівським потоком відновлення, можуть бути обчислені явно, бо можна явно обчислити відповідні моменти для нейрона без ЗЗ. Наприклад, якщо розподілом вхідних МСІ є розподіл Ерланг-2, то Рівн. (1.42) разом і (1.43) дають перші два моменти μ_1^0 і μ_2^0 відповідно для моделі ЗН з порогом 2 без ЗЗ.

Рівн. (1.42) і (1.43) були використані для чисельної перевірки формул (3.17) та (3.18) шляхом чисельного моделювання методом Монте-Карло моделі ЗН з порогом 2 з затриманим гальмівним ЗЗ при стимуляції потоком Ераланг-2. Моделювання проводилося для різних значень затримки в лінії ЗЗ Δ. Значення затримки були обрані відповідно до умов (2.11) та (2.25), щоб отримані в поточному розділі результати були застосовними (для отримання більш детальної інформації про умову (2.11), див. Розд. 2.3.1). На Рис. 3.4 відображені результати для середнього μ_1, графік (а), другого моменту μ_2, графік (б), та коефіцієнту варіації розподілу вихідних МСІ, графік (в). Співпадіння результатів аналітичних та чисельних розрахунків вказує на справедливість отриманих у даному розділі результатів. І середнє μ_1, графік (а), і другий момент μ_2, графік (б), є більшими для нейрона зі ЗЗ в порівнянні з випадком нейрона без зворотного зв'язку (коли $\Delta = 0$). Навпаки, регулярність спайків може зменшуватися або збільшуватися порівняно з випадком

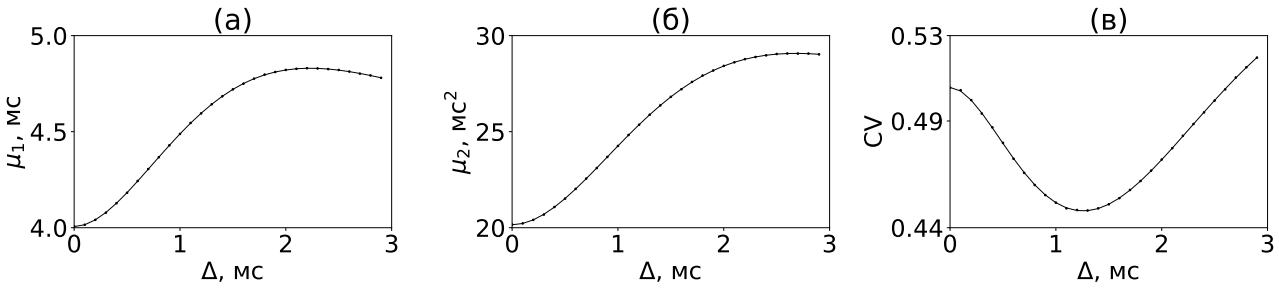

Рис. 3.4: Середнє μ_1 (а), другий момент μ_2 (б) та коефіцієнт варіації (в) функції розподілу МСІ для ЗН з порогом 2, стимульованого потоком Ерланг-2, та з затриманим гальмівним ЗЗ. Точки позначають результати чисельної симуляції методом Монте-Карло, неперервна лінія — обчислення згідно формул (3.17) і (1.42) (а); (3.18), (1.42) і (1.43) (б); (2.32) (в). Для всіх графіків: $\tau = 8$ мс, $\lambda = 1$ мс$^{-1}$, $\Delta \in [0; 2.9]$ мс.

нейрона без ЗЗ залежно від часу затримки ЗЗ Δ для розглянутої моделі ЗН з конкретними параметрами, як це видно з графіка коефіцієнту варіації (в). Крім того, існує оптимальне значення часової затримки ЗЗ Δ для збільшення регулярності спайків.

3.3.4 Твірна функція моментів та моменти функції розподілу МСІ

Щоб знайти моменти функції розподілу $p(t)$, спочатку обчислимо її твірну функцію моментів $M_t(z)$:

$$M_t(z) = \int\limits_0^\infty dt\, e^{zt} p(t).$$

Для цього спочатку підставимо в останній вираз (2.1), а потім (3.1). Після зміни порядку інтегрування можна отримати такий вираз для твірної функції

моментів $M_t(z)$:

$$M_t(z) = M_t^0(z) + \int\limits_0^{\Delta} ds\, f(s) \int\limits_0^{s} ds'\, e^{zs'} \times$$

$$\times \left(p^0(s') - M_t^{o_if}(z) p^{in}(s') + \tilde{P}^0(s') \Big(M_t^{in}(z) - \int\limits_0^{s-s'} ds''\, e^{zs''} p^{in}(s'') \Big) \right), \quad (3.19)$$

де $M_t^{o_if}(z)$ — твірна функція моментів для того самого нейрона, але з миттєвим ЗЗ:

$$M_t^{o_if}(z) = \int\limits_0^{\infty} dt\, e^{zt} p^{o_if}(t).$$

З (3.2) слідує, що $M_t^{o_if}(z)$ може бути записана через твірну функцію моментів функції розподілу вхідних МСІ $M_t^{in}(z)$ та твірну функцію моментів для нейрона без ЗЗ $M_t^0(z)$:

$$M_t^{o_if}(z) = \frac{M_t^0(z)}{M_t^{in}(z)}, \quad (3.20)$$

де

$$M_t^{in}(z) = \int\limits_0^{\infty} dt\, e^{zt} p^{in}(t)$$

і $M_t^0(z)$ дається Рівн. (1.18).

n-ий момент функції розподілу $p(t)$ μ_n (2.21) може бути обчислений, якщо n раз продиференціювати відповідну твірну функцію моментів $M_t(z)$ (3.19) у точці $z = 0$:

$$\mu_n = \left. \frac{d^n M_t(z)}{dz^n} \right|_{z=0} = \mu_n^0(z) + \int\limits_0^{\Delta} ds\, f(s) \int\limits_0^{s} ds' \Bigg((s')^n p^0(s') +$$

$$+ \sum_{k=0}^{n} \binom{n}{k} (s')^{n-k} \Big(\tilde{P}^0(s') \big(\mu_k^{in} - \int\limits_0^{s-s'} ds''\, (s'')^k p^{in}(s'') \big) - \mu_k^{o_if} p^{in}(s') \Big), \quad (3.21)$$

де $\mu_k^{o_if}$ — n-ий момент $p^{o_if}(t)$, означений у (3.16):

$$\mu_n^{o_if} = \left. \frac{d^n M_t^{o_if}(z)}{dz^n} \right|_{z=0}.$$

Оскільки має місце формула (3.20), моменти μ_k^{o-if} можуть бути записані через моменти функцій розподілу $p^0(t)$ і $p^{in}(t)$:

$$\mu_n^{o-if} = \mu_n^0 + \sum_{k=1}^{n} \binom{n}{k} \mu_{n-k}^0 \sum_{l=1}^{k} (-1)^l l! B_{k,l}(\mu_1^{in}, \mu_2^{in}, \ldots, \mu_{k-l+1}^{in}), \tag{3.22}$$

де μ_n^0 і μ_n^{in} позначають n-і моменти функцій роподілу $p^0(t)$ і $p^{in}(t)$ відповідно. $B_{k,l}(\mu_1^{in}, \mu_2^{in}, \ldots, \mu_{k-l+1}^{in})$ позначають неповні експоненційні поліноми Белла.

З (3.21) і (3.22) видно, що для знаходження моментів розподілу $p(t)$, необхідно знати $p^{in}(t)$, моменти розподілу $p^0(t)$ μ_n^0 і явний вираз для $p^0(t)$ для аргументів в межах інтервалу $[0; \Delta]$.

Розділ 4

Статистика активності нейрона з затриманим збуджувальним ЗЗ

4.1 Вступ

Як уже було зазначено у Розд. 2.1, нейрони з аутапсами є поширеними компонентами нервової системи. Експериментально встановлено, що, як і нейрони з гальмівними аутапсами, нейрони зі збуджувальними аутапсами можуть виконувати важливі функції. Так, для морських зайців нейрони зі збуджувальними аутапсами є ключовими для ініціації та підтримки харчової поведінки [68]. У корі головного мозку ссавців теж є нейрони зі збуджувальними аутапсами. Вони є надзвичайно поширеними серед пірамідальних нейронів шару V, і рідко формуються іншими збуджувальними нейронами кори [4]. Така селективність свідчить на користь існування функції збуджувальних аутапсів. Дійсно, у роботі [4] експериментально підтверджено, що збуджувальні аутапси сприяють генерації нейроном пачкових (англ. *burst*) спайків. Пачковими спайками називають такі кілька (2-6) послідовних спайків, розділених між собою значно більш короткими часовими проміжками, ніж інші спайки у послідовності імпульсів, згенерованій одним нейроном. Пачкові спайки можуть грати важливу роль у функціонуванні нервової системи, зокрема у передачі інформації, її оборобці та запам'ятовуванні [69].

Матеріали цього розділу базуються на публікації [8].

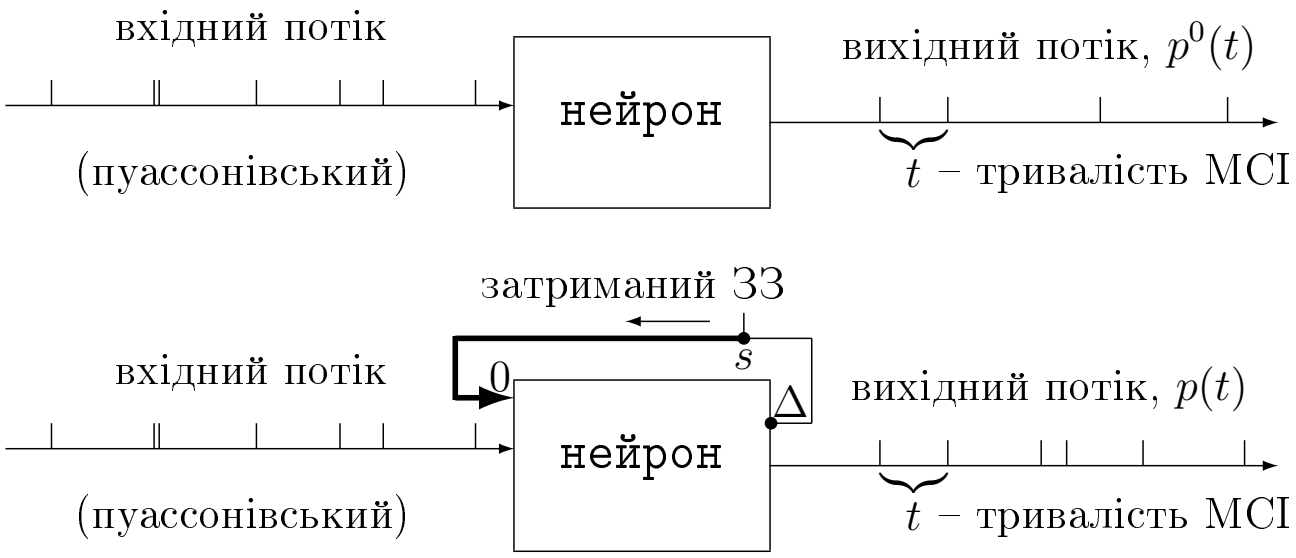

Рис. 4.1: Верхня панель: нейрон без зворотного зв'язку, що стимулюється пуассонівським потоком вхідних імпульсів. Нижня панель: нейрон зі збуджувальним затриманим зворотним зв'язком. Як `нейрон` на рисунку, ми розглядаємо будь-яку нейронну модель, що задовольняє набору умов, вказаних у Розд. 4.2.1.

У цьому розділі ми розглядаємо нейрон зі збуджувальним аутапсом і намагаємося з'ясувати, який вплив має наявність затриманого збуджувального зворотного зв'язку на статистичні властивості нейронної активності. Математично задача є аналогічною поставленій у Розд. 2 і полягає у знаходженні функції розподілу міжспайкових інтервалів для нейрону з затриманим збуджувальним зворотним зв'язком $p(t)$, який стимулюється пуассонівським потоком збуджувальних імпульсів, див. верхню частину Рис. 4.1, за умови, що відома аналогічна функція розподілу $p^0(t)$ для нейрону без зворотного зв'язку та властивості лінії зворотного зв'язку (затримки Δ у ній), див. нижню частину Рис. 4.1.

4.2 Методи

4.2.1 Клас нейронних моделей, які досліджуються

Ми розглядаємо клас нейронних моделей (див. верхню частину Рис. 4.1), властивості яких описані у Розд. 2.2.1. Накладемо ще одну додаткову умову, а саме розглядатимемо лише нейрони з порогом 2 (див. Розд. 2.3.3). Нагадаємо, що для такого класу нейронів за умови стимуляції точковим процесом Пуассона без ЗЗ функція розподілу для МСІ у межах інтервалу $]0; T_2]$ задається формулою (2.24), $n = 2$.

4.2.2 Тип зворотного зв'язку

Додамо до нейрону збуджувальний аутапс, або лінію затриманого збуджувального ЗЗ (див. нижню частину Рис. 4.1) з такими властивостями:

1. якщо нейрон вистрілив, то цей імпульс попадає у лінію зворотного зв'язку, але лише за умови, що у ній ще немає імпульсу;

2. часова затримка у цій лінії $\Delta > 0$ є сталою, і вона задовольняє умову (2.25);

3. імпульс, що приходить з лінії зворотного зв'язку, є ідентичним до імпульсів з вхідної лінії.

4.3 Результати та їх обговорення

4.3.1 Функція розподілу МСІ

Схема знаходження функції розподілу міжспайкових інтервалів є такою ж, як і у випадку гальмівного зворотного зв'язку, тобто її можна отримати за допомогою виразу (2.1). Для цього треба знати функцію розподілу часів життя $f(s)$ та густину умовної імовірності $p(t|s)$ для випадку збуджувального затриманого ЗЗ.

Вираз для функції розподілу часів життя $f(s)$ у стаціонарному режимі (див. Розд. 2.3.1) знаходився за тих же самих умов на нейронні моделі, що накладаються у цьому розділі. Оскільки у даному розділі ми розглядаємо лише нейрони з порогом 2 зі затримкою ЗЗ Δ, для якої виконується умова (2.25), то для такої множини нейронних моделей функція розподілу у стаціонарному режимі $f(s) = g(s) + a\,\delta(\Delta - s)$ уже була отримана у Розд.2.3.4 і дається Рівн. (2.26) і (2.27) за умови виконання умови (2.11) на функцію розподілу для нейрона без ЗЗ $p^0(t)$ та затримку в лінії ЗЗ Δ. Що стосується умовної імовірності $p(t|s)$, то її вигляд є іншим у випадку збуджувального затриманого ЗЗ.

Зараз ми розглянемо різні випадки співвідношення між s і t з метою отримати точний вираз для $p(t|s)$. По-перше, імовірність отримати міжспайковий інтервал довжиною t меншою, ніж час життя s, не залежить від наявності лінії зворотного зв'язку і є такою ж, як і для нейрона без зворотного зв'язку. Тому

$$t < s \Rightarrow p(t|s)\,dt = p^0(t)\,dt.$$

По-друге, існує ненульова імовірність отримати вихідний МСІ довжиною $t = s$. Для того, щоб це сталося, нейрон повинен отримати рівно один імпульс з вхідної лінії перед отриманням імпульсу з лінії зворотного зв'язку. Умова (2.25) на затримку ЗЗ Δ забезпечує те, що в момент часу $t \in]s - \epsilon; s + \epsilon[$ нейрон буде достатньо збуджений для досягнення ним порогу збудження в момент приходу імпульсу з лінії зворотного зв'язку. Імовірність такої події, тобто отримання першого від початку МСІ імпульсу з пуассонівського вхі-

дного потоку у момент часу t з точністю dt, є $\lambda t e^{-\lambda t}$. Тому

$$t \in]s-\epsilon; s+\epsilon[\Rightarrow p(t|s)ds = \lambda t e^{-\lambda t}\delta(t-s)ds.$$

По-третє, якщо ми отримали міжспайковий інтервал довжини $t > s$, це означає, завдяки умові (2.25) на затримку ЗЗ Δ, що перед отриманням нейроном імпульсу з лінії зворотного зв'язку він перебував в стані спокою, тобто до цього не отримав жодного імпульсу з вхідної лінії. Імовірність такої події є $e^{-\lambda s}ds$. Одразу після отримання імпульса з лінії зворотного зв'язку нейрон перебуває в такому ж стані, що і на початку міспайкового інтервалу у випадку миттєвого зворотного зв'язку (тобто, коли $\Delta = 0$; див. [24]) замість затриманого. Тоді маємо наступне:

$$t > s \Rightarrow p(t|s)\,dt = e^{-\lambda s}p^{o_if}(t-s)\,dt,$$

де функція розподілу МСІ $p^{o_if}(t)$ для нейрона з миттєвим ЗЗ, який стимулюється пуассонівським потоком імпульсів, дається Рівн. (3.7).

Отже, вираз для умовної імовірності $p(t|s)$ можна записати у наступному вигляді:

$$p(t|s) = \chi(s-t)p^0(t) + \lambda t e^{-\lambda t}\delta(t-s) + e^{-\lambda s}p^{o_if}(t-s), \tag{4.1}$$

де $\chi(t)$ — функція Хевісайда.

Після підстановки (4.1) і (2.14) в (2.1), можна отримати наступні загальні точні вирази для різних областей довжин міжспайкових інтервалів:

$$p(t) = \begin{cases} \int\limits_0^t ds\, e^{-\lambda s}p^{o_if}(t-s)g(s) + \\ +p^0(t)(\int\limits_t^\Delta ds\, g(s) + a) + g(t)\lambda t e^{-\lambda t}, & t < \Delta; \\ a\lambda\Delta e^{-\lambda\Delta}\delta(t-\Delta), & t \in]\Delta-\epsilon; \Delta+\epsilon[; \\ a e^{-\lambda\Delta}p^{o_if}(t-\Delta) + \\ +\int\limits_0^\Delta ds\, e^{-\lambda s}p^{o_if}(t-s)g(s), & t > \Delta. \end{cases} \tag{4.2}$$

Бачимо, що отримана функція розподілу $p(t)$ має особливість у вигляді δ-функції Дірака у точці, що відповідає затримці у лінії зворотного зв'язку.

Отже, маємо наступний алгоритм для знаходження функції розподілу МСІ для нейрона з затриманим збуджувальним ЗЗ $p(t)$, якщо відома відповідна функція розподілу для того ж нейрона без ЗЗ $p^0(t)$:

1. знайти $p^{o-if}(t)$ за допомогою рівняння (3.7);

2. підставити отриманий вираз для $p^{o-if}(t)$, функцію розподілу МСІ для нейрона без ЗЗ $p^0(t)$ та функцію розподілу $f(s)$, що дається Рівн. (2.26) і (2.27), у (4.2).

4.3.2 Модельно-незалежний початковий відрізок розподілу МСІ

У випадку збуджувального зворотного зв'яку аналогічно до випадку гальмівного ЗЗ (див. Розд. 2.3.4 і 3.3.3) також існує початковий відрізок функції розподілу $p(t)$, що є однаковим для усіх моделей, що розглядаються у даному розділі (див. Розд. 4.2.1). Ми можемо знайти $p(t)$ на цьому початковому відрізку $]0; T_2[$, підставивши (2.24), $n = 2$, (3.7), (2.27) та (2.26) у (4.2). У результаті отримаємо наступне:

$$p(t) = \begin{cases} \dfrac{\lambda e^{-\lambda t}}{3 + 2\Delta\lambda + e^{-2\lambda\Delta}}(e^{-2\lambda\Delta}\left(1 - e^{2\lambda t}(1 + \lambda t)\right) + \\ +\lambda t(7 + 2\Delta\lambda) - 2\lambda^2 t^2), & t < \Delta; \\ \dfrac{4\lambda\Delta e^{-\lambda\Delta}}{3 + 2\Delta\lambda + e^{-2\lambda\Delta}}\delta(t - \Delta), & t \in]\Delta - \epsilon; \Delta + \epsilon[; \\ \lambda e^{-\lambda t}, & t \in]\Delta; T_2[. \end{cases} \tag{4.3}$$

Цей вираз, доведений тут для будь-якої нейронної моделі, яка задовільняє умови, зазначені у Розд. 4.2.1), повністю узгоджується з [51, Рівн. (12-14)],

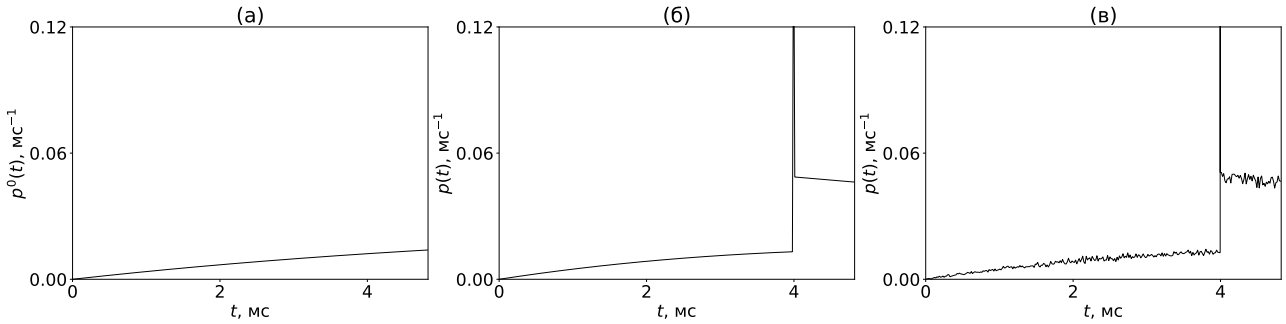

Рис. 4.2: Приклад функції розподілу МСІ для вихідного потоку ІНВ з порогом 2 без ЗЗ ((а), використовується Рівн. (2.24), $n = 2$) та зі збуджувальним ЗЗ ((б), використовується Рівн. (4.3)). Для обох графіків: $\tau = 20$ мс, $\mathbb{V}_0 = 20$ мВ, $h = 11.2$ мВ, $\lambda = 62.5$ с$^{-1}$. $\Delta = 4$ мс у (б). (в) — моделювання Монте-Карло для $p(t)$ (отримано 1 000 000 вихідних МСІ). Загальна ймовірність під кривими становить 0.03726 (а) та 0.42205 (б).

де була отримана функція розподілу МСІ лише для моделі ЗН. Варто зауважити, що отриманий у даному розділі початковий відрізок $]0; T_2[$ функції розподілу $p(t)$ (4.3) однаковий для всіх моделей нейронів, що задовольняють зазначені умови.

Справедливість отриманих формул (4.3) була перевірена за допомогою чисельного моделювання методом Монте-Карло стохастичної динаміки ІНВ (див. Рис. 4.2). Параметри моделі було обрано такими, щоб виконувалися умови (2.11) та (2.25). Як бачимо, результати чисельного моделювання, зображені на графіку (в), відтворюють результати аналітичних розрахунків, зображених на графіку (б). Також на Рис. 4.2, графік (б), добре видно особливість функції розподілу $p(t)$ в околі точки, що відповідає довжині МСІ, рівній часу затримки в лінії ЗЗ Δ. Ця особливість відсутня для функції розподілу МСІ для вихідного потоку того ж нейрона, але без ЗЗ, графік (а). Також загальна імовірність МСІ тривалістю $t \in]0; T_2[$ значно більша у випадку нейрона зі збуджвальним ЗЗ, графік (б), ніж за відсутності ЗЗ, графік (а).

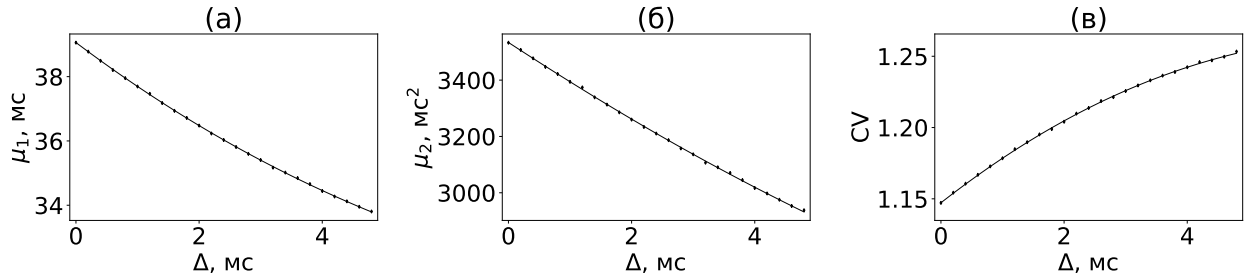

Рис. 4.3: Середнє μ_1 (а), другий момент μ_2 (б) та коефіцієнт варіації (в) функції розподілу МСІ для ІНВ з порогом 2, стимульованого пуассонівським потоком та з затриманим збуджувальним ЗЗ. Ромби позначають результати чисельної симуляції методом Монте-Карло (отримано 10 000 000 вихідних МСІ для кожного значення Δ), неперервна лінія — обчислення згідно формул (4.5) (а), (4.7) (б), і (2.32) (в). Для всіх графіків: $\tau = 20$ мс, $V_0 = 20$ мВ, $h = 11.2$ мВ, $\lambda = 62.5$ с$^{-1}$, $\Delta \in [0; 4.8]$ мс.

4.3.3 Моменти функції розподілу МСІ

n-ий момент функції розподілу $p(t)$ μ_n може бути виражений через моменти функції розподілу нейрона без ЗЗ μ_n^0, означені у Рівн. (2.20), після підстановки (4.2) і (3.7) у (2.21):

$$\mu_n = a\lambda\Delta^{n+1}e^{-\lambda\Delta} + \int\limits_0^\Delta dt\, t^n \left(p^0(t) \int\limits_t^\Delta ds\, g(s) + g(t)\lambda\Delta e^{-\lambda\Delta} + ap^0(t) \right) + \\ + \sum_{k=0}^{n} \binom{n}{k} \left(\mu_k^0 - \frac{1}{\lambda} k\mu_{k-1}^0 \right) \left(ae^{-\lambda\Delta}\Delta^{n-k} + \int\limits_0^\Delta ds\, g(s)e^{-\lambda s}s^{n-k} \right). \tag{4.4}$$

Точний вираз для першого моменту $p(t)$ (середній МСІ) є таким:

$$\mu_1 = \frac{2\left(-1 + \lambda\mu_1^0 + e^{2\lambda\Delta}(-1 + \lambda\mu_1^0 + 2\lambda\Delta)\right)}{\lambda\left(1 + e^{2\lambda\Delta}(2\lambda\Delta + 3)\right)}. \tag{4.5}$$

У випадку миттєвого ЗЗ, тобто коли $\Delta = 0$, для середнього МСІ маємо:

$$\mu_1^{o_if} = \mu_1^0 - \frac{1}{\lambda}. \tag{4.6}$$

Що стосується другого моменту μ_2 функції розподілу вихідних МСІ $p(t)$, точний вираз є наступним:

$$\begin{aligned}\mu_2 = \frac{2}{\lambda^2\big(1+e^{2\lambda\Delta}(2\lambda\Delta+3)\big)}\big(4+\lambda-4\mu_1^0\lambda+\mu_2^0\lambda^2+\\ +e^{2\Delta\lambda}\lambda(-1+\mu_2^0\lambda+2\Delta\lambda)+2e^{\Delta\lambda}(-2-\Delta^2\lambda^3+\Delta^3\lambda^3)\big).\end{aligned} \tag{4.7}$$

У випадку миттєвого ЗЗ маємо наступний вираз для другого моменту:

$$\mu_2^{o_if} = \mu_2^0 - \frac{2}{\lambda}\mu_1^0. \tag{4.8}$$

(4.6) і (4.8) повністю узгоджуються з [24, Рівн. (7),(8)], де були отримані зв'язки між першими двома моментами для нейрона з миттєвим зворотним зв'язком та для такого ж нейрона, але без зворотного зв'язку.

Рівн. (4.5) і (4.7) перевірялися чисельно за допомогою моделювання Монте-Карло моделі ІНВ з порогом 2 з затриманим збуджувальним ЗЗ при стимуляції точковим процесом Пуассона. Симуляції виконувались для різних значень затримки лінії зворотного зв'язку Δ. Значення Δ були обрані відповідно до умов (2.11) та (2.25), щоб аналітичні результати, отримані в даному розділі, були справедливими. На Рис. 4.3, відображені результати для середнього μ_1 (а), другого моменту μ_2 (б) та коефіцієнту варіації (в) розподілу вихідних МСІ. Для аналітичних розрахунків у Рівн. (4.5) і (4.7) були підставлені вирази для перших двох моментів для ІНВ з порогом 2 без ЗЗ (1.33) і (1.34). Співпадіння результатів аналітичних та чисельних розрахунків, що відображено на Рис. 4.3, вказує на справедливість отриманих у даному розділі результатів. Зі зростанням затримки ЗЗ Δ монотонно спадають і середній МСІ, графік (а), і другий момент функції розподілу МСІ, графік (б), і регулярність спайків, графік (в). На останнє вказує зменшення коефіцієнту варіації зі зростанням Δ. Зауважте, що точки на трьох графіках зі значенням $\Delta = 0$ відповідають випадку нейрона з миттєвим збуджувальним ЗЗ, описаним у [24].

Рис. 4.4: Приклади послідовностей спайків для вхідного потоку Пуассона з інтенсивністю $\lambda = 130$ с$^{-1}$ (а), для вихідного потоку ІНВ з порогом 2 без ЗЗ ($\lambda = 300$ с$^{-1}$) (б) та зі збуджувальним ЗЗ ($\lambda = 220$ с$^{-1}$) (в). Значення λ обиралися таким чином, що загальна кількість спайків на інтервалі 0 — 500 мс була однакова для всіх розглянутих випадків. Можна помітити, що у випадку (б) спайки розподілені більш рівномірно, ніж у випадку (а). Зауважте послідовності МСІ тривалістю Δ у періоди між † та ‡ у випадку (в).

Незважаючи на нерегулярність активності нейронів зі збуджувальним ЗЗ, вони можуть генерувати пачкові імпульси, розділені Δ одиницями часу. Це пояснюється наявністю δ-функції у розподілі вихідних МСІ $p(t)$, див. Рівн. (4.2). Приклад такої нейронної активності можна бачити на Рис. 4.4, (в). Така поведінка узгоджується з експериментальним спостереженням, що збуджувальні аутапси сприяють генерації нейроном пачкових імпульсів [4].

Розділ 5

Самоорганізація нейронної активності в часовій області за наявності опосередкованих затриманих зворотних зв'язків

5.1 Вступ

Записи електричної активності нейронів нижньої скроневої кори (inferior temporal colliculus, IT) виявили клітини з незвичайними властивостями в порівнянні з клітинами первинної зорової кори [70–72]. По-перше, ці клітини мають надзвичайно розширені рецептивні поля, тобто відгукуються на зорові стимули пред'явлені практично в будь-якому місці зорового поля. По-друге, ці клітини є вибірковими для складних функцій / об'єктів, таких як складні форми, тобто реагують на одні візуальні об'єкти і не реагують на інші. По-третє, ця селективність інваріантна відносно перетворень, таких як зміна положення об'єкту у просторі, його орієнтація, розмір, колір, текстура, контраст, місце розташування на сітківці ока [73, 74]. Крім цього, відповідь цих клітин стабільна зі зміною контексту та наявності інших об'єктів (толерантність до шуму). Це виглядає так, ніби первинні зорові сигнали позбавляються надмірної інформації під час процесу обробки на візуальних шляхах [74–76]. Цікаво, що схожа редукція інформації характерна для сенсорних

Матеріали цього розділу базуються на публікації [6].

шляхів інших модальностей, таких як слух [77] і нюх [78, 79], а також для первинних зорових областей, див. огляд в [80].

На сенсорній периферії інформація про зовнішній світ містить всі дані, які первинні сенсорні одиниці, такі як фоторецепторні клітини ока, або ольфакторні рецептори нюху здатні відчувати і передавати далі. У певному сенсі представлення зовнішнього світу на сенсорній периферії може розглядатися як неперервне [81]. З іншого боку, в більш центральних ділянках мозку, як IT або мультимодальні області, де відбувається розпізнавання і сприйняття / перцепція реальних об'єктів, представлення реального світу є концептуальним і таким чином має бінарний, дискретний характер. Цей процес перетворення вхідних сенсорних стимулів від неперервного, надмірно деталізованого представлення до бінарного концептуального відбувається за рахунок редукції надлишкової інформації. Це явище іноді називається конденсацією інформації [81]. Зокрема, у зоровому сприйнятті також використовується термін "редукція розмірності" [74].

Головне питання цього розділу: яким може бути фізичний механізм конденсації інформації? Візуальне сприйняття швидке: демонстрації зображення протягом 50 мс достатньо для формування відповідного стану сприйняття (розпізнавання пред'явленого об'єкту). Важко очікувати фізичних структурних змін в нейронній мережі протягом цього короткого періоду. Якщо ми погоджуємося з H. Barlow [82] та Френсісом Кріком [83], що "активність нейронів і є процесом мислення", то слід очікувати, що саме просторово-часовий паттерн нейронної активності в мережі і є тим фізичним субстратом, який змінюється в процесі сприйняття (розпізнавання) і, врешті-решт, формує стан сприйняття предмета, який було пред'явлено сенсорній периферії.

Можливий механізм такої зміни запропонував D. MacKay як самоорганізацію в часовій області [84]. Завдяки самоорганізації, просторово-часова динаміка нейронної активності в імпульсній мережі здатна виходити на один і той же режим у відповідь на кілька різних початкових стимулів. Це мо-

жна розглядати як фізичний механізм редукції надмірної інформації. Цей механізм був перевірений у [5] для мережі, що складається з 5 зв'язуючих нейронів. Було виявлено, що ця проста мережа може мати кілька сотень різних періодичних режимів, кожен з яких є результатом стимуляції будь-яким стимулом з відповідної режиму множини. Отримання одного і того ж кінцевого режиму у відповідь на різні стимули означає, що відповідні динамічні траєкторії зближуються і, нарешті, збігаються в часі, і це може бути тим фізичним механізмом, який робить певні клітини в IT нечутливими до певних відмінностей у первинних зорових стимулах.

У теорії механічних динамічних систем збіжність траєкторій є добре відомим явищем, яке є наслідком механічного / в'язкого тертя. Системи цього типу можна описати диференційними рівняннями, що піддаються стандартному аналізу на стійкість. В імпульсній мережі електричні втрати у нейронах є аналогом тертя в механічній системі. Це пояснюється тим, що внаслідок втрат електрична енергія, пов'язана з напругою на мембрані нейрона, розсіюється в тепло аналогічно розсіянню механічної енергії через механічне тертя. Але динаміка нейронів не є гладкою, кожен нейронний постріл вносить розрив в функції, які описують динаміку стану нейронної мережі, що робить ці системи непридатними для стандартного аналізу на стійкість. Це може пояснити нечисленність досліджень цих систем. Серед таких досліджень, мережа нейронів, розглянута в [85, 86], має нульові затримки міжнейронної комунікації. Мережа складається з нейронів без втрат (ідеальні інтегратори) і знаходиться під дією постійних зовнішніх збуджувальних стимулів, застосованих до кожного нейрона. У [87] аналізується аналогічна система, але враховуються скінченні затримки коммунікації між нейронами. Незважаючи на явні обмеження, такі як використання одного і при цьому нефізичного стимулу, а саме постійне збудження кожного нейрону, цікаві висновки зроблені в [85–87]. Зокрема спостережено, що існує багато періодичних режимів, які досягаються за кілька пострілів кожного з нейронів.

Метою дослідження цього розділу є з'ясування можливих елементарних фізичних процесів та подій, що лежать в основі збіжності різних динамічних траєкторій, запущених різною початковою стимуляцією реверберативної нейронної мережі, з можливістю збіжності їх в єдину траєкторію та подальшого переходу цієї траєкторії до періодичного режиму.

У контексті сприйняття / розпізнавання ми приділяємо особливу увагу періодичним режимам з наступної причини. Ефективна операція сприйняття / перцепції включає в себе можливість звітувати про те, що було сприйнято, див., наприклад, [76]. Цим перцепція відрізняється від рецепції, де найшвидша реакція може принести найкращий результат, наприклад [88]. Здатність звітувати передбачає, що сприйнятий об'єкт зберігається в короткочасовій пам'яті. Це узгоджується з виявленням декількох типів пам'яті в IT, див. [89]. Одним з відомих механізмів короткочасової пам'яті є так зване довготривале потенціювання (long-term potentiation) певних синапсів [90]. Для виникнення довготривалого потенціювання необхідне повторне стимулювання тих самих синапсів. Саме при входженні нейронної мережі в періодичний режим таке повторне стимулювання може бути ефективно забезпечено.

Існують численні експериментальні докази того, що деякі реальні нейронні ансамблі можуть знаходитися в періодичному режимі [91–93]. Серед них — осцилюючо-подібна активність, що викликається стимулами, див. [94–97]. Активність окремих нейронів в такій осцилюючо-подібній активності відбувається з постійним фазовим зсувом відносно інших нейронів. При цьому відсутня жорстка фазова прив'язка до моменту застосування стимулу. Це свідчить про те, що ці явища мають самоорганізований, синергетичний характер. Також подібні експериментальні свідчення можуть бути отримані зі спостереження так званих унітарних подій в моторній корі під час підготовки та виконання рухів, див. [98–100].

5.2 Методи досліджень

Для проведення комп'ютерного моделювання ми використовуємо мережу з дев'яти збуджувальних ІНВ (деталі нейронної моделі див. у Розд. 1.2.1), розташованих на квадратній гратці певного геометричного розміру, див. Рис. 5.1. Тривалість затримки міжнейронного зв'язку розраховується на основі міжнейронної відстані та швидкості розповсюдження нейронного імпульсу. Кожен нейрон має той самий поріг збудження $\mathbb{V}_0$, час релаксації τ і висоту поодинокого вихідного збуджувального імпульсу h. У підписі до Рис. 5.1 та 5.2 даються числові значення. Мережа повністю зв'язана, тобто в результаті пострілу одного нейрона імпульс надсилається до всіх інших нейронів. Крім того, кожен нейрон має додатковий зовнішній збуджувальний вхід, який використовується для надходження початкового стимулу, необхідного для запуску реверберативної динаміки. Приклад одного зі стимулів для всієї мережі наведено на Рис. 5.1, 5.3.

Стани мережі в ході еволюції генеруються з часовим кроком $dt = 0.1$ мс. Затримки міжнейронного зв'язку, які не дорівнюють цілій кількості dt, заокруглені, наприклад, затримка по діагоналі приймається рівною 2,8 мс замість $10\sqrt{8}\,dt$. Стан ІНВ виражається у цілих числах, див. Розд. 5.2.1 нижче. Це дозволяє здійснювати еволюцію за допомогою цілочисельної арифметики в комп'ютері і з'ясувати точні періодичні режими мережі.

5.2.1 Симуляція інтегруючого нейрона з втратами за допомогою цілих чисел

Динаміка імпульсної нейронної мережі може бути нестабільною. Це пояснюється тим, що в деяких динамічних станах нескінченно мала затримка

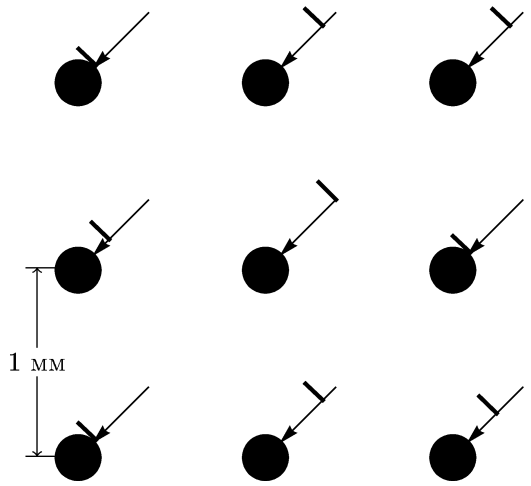

Рис. 5.1: Мережа, що використовується для моделювання. Мережа повністю зв'язана (внутрішні зв'язки не показано). Швидкість розповсюдження імпульсів $v = 1$ м/с. Часова затримка передачі імпульсу між нейронами з позиціями (i, j) та (k, l) розрахована на основі евклідової відстані: $d_{(i,j),(k,l)} = 1 \cdot \sqrt{(i-k)^2 + (j-l)^2}/v$. Кожен вхідний імпульс, отриманий від внутрішнього зв'язку, підвищує рівень збудження V ІНВ на 2.71 мВ. Внутрішні синаптичні ваги $W_{(i,j),(k,l)} = 1$ для всіх $i, j, k, l = 0, 1, 2$, $(i, j) \neq (k, l)$. Імпульси, отримані від зовнішніх зв'язків (показані стрілками), підвищують збудження V безпосередньо над порогом збудження $\mathbb{V}_0$ і викликають постріл.

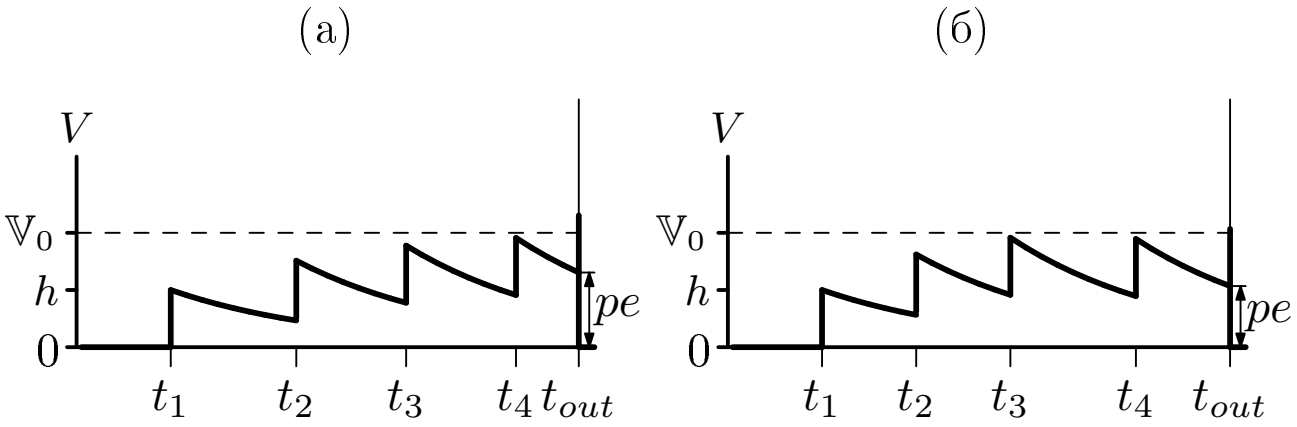

Рис. 5.2: Приклад двох різних стимулів (послідовностей вхідних збуджувальних імпульсів), застосованих до одного і того ж ІНВ, який викликає однакові виходи. Кожен нейрон має поріг збудження $\mathbb{V}_0 = 20$ мВ, час релаксації $\tau = 20$ с. Тригерний вхідний спайк отримується в момент часу t_{out}. Обидва стимули викликають один і той самий вихід (спайк в той самий момент часу t_{out}), незважаючи на відмінність часового положення вхідних спайків #2 – #4 в рисунках (а) і (б). Різні часові положення спайків призводять до різного збудження, *pe* на рисунках. Різниця в значенні *pe* зникає після досягнення порогу збудження, оскільки на виході одержується один і той же спайк в той самий момент часу.

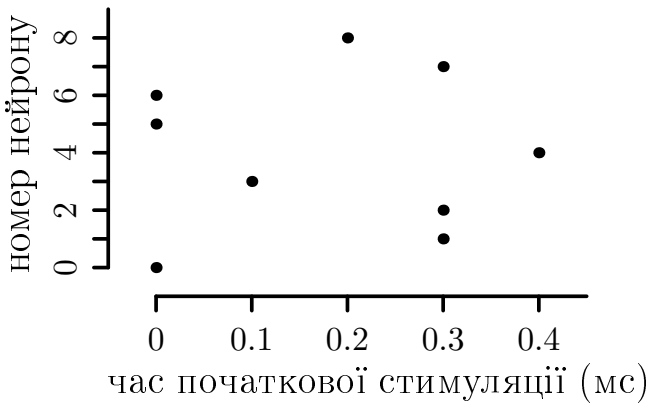

Рис. 5.3: Приклад одного стимулу для початку реверберативної динаміки. Показані моменти надходження початкових тригерних імпульсів точно відповідають положенням поділок на Рис. 5.1. Кожна точка вказує момент досягнення порогу відповідного нейрона (вертикальна вісь) за рахунок стимулу. Нейрон #0 завжди досягає порогу збудження в момент початку стимуляції.

в надходженні тригерного імпульсу може перешкодити нейрону досягти порогу збудження у відповідний момент часу. Тоді нейронна імпульсація буде ініційована наступним чи подальшим спайком. У результаті момент пострілу нейрона зміниться на скінченну величину, і ця зміна може бути збільшена під час подальшої еволюції. Нестабільність вимагає, щоб при пошуку періодичного режиму в комп'ютері стани були абсолютно точно відтворені після періоду цього режиму. Якщо динаміка станів мережі описується в комп'ютері числами з плаваючою точкою (дробовими числами), то абсолютно точне відтворення недосяжне, оскільки точна рівність чисел в комп'ютері не може бути встановлена для чисел з плаваючою точкою, див. [101], де ця проблема детально аналізується.

Для подолання цієї складності був розроблений метод моделювання, в якому стан нейрона описується без використання дробових чисел [102]. У цьому методі вся множина станів ІНВ, а саме інтервал дійсних чисел $[0; \mathbb{V}_0]$, апроксимується скінченним набором дискретних значень, нерівномірно розподілених на $[0; \mathbb{V}_0]$. Кожне дискретне значення позначається парою цілих

чисел (n, i). Як і надходження вхідного імпульсу, так і еволюція за час dt, призводять до зміни цієї пари за певним правилом, яке наближено відтворює зміни напруги на мембрані ІНВ. Це моделює еволюцію станів ІНВ, виражених у термінах чисел з плаваючою точкою за допомогою еволюції станів, виражених у вигляді цілих чисел, і робить їх придатними для точного порівняння на комп'ютері. Дві моделі позначаються як fpLIF та intLIF. Якість такого наближення була перевірена шляхом генерації тригерних моментів як fpLIF, так і intLIF під дією досить довгих випадкових послідовностей вхідних імпульсів. Було встановлено, що з відповідним вибором параметрів наближення в моделі intLIF, послідовності моментів пострілів для обох моделей співпадають один з одним точно, якщо вони виражаються у вигляді цілого числа dt. Нижче буде коротко викладено деталі моделі intLIF.

При чисельному моделюванні динамічної системи час в ній змінюється дискретно на малий крок dt, звідси маємо таку апроксимацію неперервного часу t:

$$\mathbb{T} = \{0, dt, 2dt, 3dt, \ldots\}.$$

Тому при моделюванні нейронної мережі замість нецілих значень часу t використовуватимемо число, що позначає кількість малих кроків dt, яка минула з початку часової еволюції системи.

Аналогічним чином апроксимуємо напругу на нейроні з інтервалу можливих значень

$$V(t) \in [0; \mathbb{V}_0[. \tag{5.1}$$

Оберемо значення, апроксимуючі напругу, наступним чином:

$$\mathbb{V}_\alpha = \left\{\alpha\mathbb{V}_0, \alpha^2\mathbb{V}_0, \alpha^3\mathbb{V}_0, \ldots\right\}, \text{ де } \alpha = e^{-dt/\tau}.$$

Вони розбивають початковий інтервал (5.1):

$$[0; \mathbb{V}_0[= 0 \cup [\alpha\mathbb{V}_0; \mathbb{V}_0[\cup[\alpha^2\mathbb{V}_0; \alpha\mathbb{V}_0[\cup \ldots.$$

Якщо напруга $V(t)$ попадає в якийсь з інтервалів $[\alpha^{n+1}\mathbb{V}_0; \alpha^n\mathbb{V}_0[$, то співставлятимемо їй ціле число n. Похибка при цьому

$$\Delta V = (1-\alpha)\mathbb{V}_0$$

виявляється занадто великою, щоб адекватно апроксимувати поведінку ІНВ. Тому кожен з інтервалів $[\alpha^{n+1}\mathbb{V}_0; \alpha^n\mathbb{V}_0[$ розіб'ємо на N частин:

$$[\alpha^{n+1}\mathbb{V}_0; \alpha^n\mathbb{V}_0[= \bigcup_{i=0}^{N-1} [\alpha^{n+1}\mathbb{V}_0 + i\cdot c_n; \alpha^{n+1}\mathbb{V}_0 + (i+1)\cdot c_n[,$$

де c_n визначається з формули:

$$c_n = \left(\alpha^n\mathbb{V}_0 - \alpha^{n+1}\mathbb{V}_0\right)/N. \tag{5.2}$$

По аналогії з введенням n як характеристики стану нейрона введемо ще і ціле число i. З відомого значення напруги значення n та i обчислюються наступним чином:

$$n = -[\log_\alpha\left(\frac{\mathbb{V}_0}{V}\right)] - 1, \tag{5.3}$$

$$i = [\left(V - \alpha^{n+1}\mathbb{V}_0\right)/c_n], \tag{5.4}$$

де $[x]$ означає цілу частину від x.

Напругу можна отримати з відомих n та i за допомогою формули

$$V_{n,i} = \alpha^n\mathbb{V}_0\left(\alpha + \frac{i}{N}(1-\alpha)\right). \tag{5.5}$$

У змодельованій для даної роботи нейронній мережа (див. Рис. 5.1) використовувались наступні дані апроксимації:

- ширина порогової поділки, точність грубої апроксимації $\Delta V = 0.0997504$ мВ;
- ширина кроку всередині порогової поділки, точність тонкої апроксимації $\Delta V/N = 4.98752\cdot 10^{-11}$ мВ;
- кількість внутрішніх поділок $N = 2000000000$;

- коефіцієнт затухання за час dt $\alpha = 0.9950124792$.

Стан нейрона описувався 4 цілими числами: `n, i, fire` та `empty`. Якщо `fire==1`, то на наступному кроці по часу нейрон стріляє; якщо `empty==1`, то нейрон щойно вистрілив і напруга на ньому рівна напрузі спокою, тобто $V = 0$. `n` та `i` визначаються згідно формул (5.3) та (5.4) відповідно. Код на C для них виглядає наступним чином:

```
n = - floor(log(V0/V)/log(al)) - 1;
```

тут `V0` позначає $\mathbb{V}_0$, а `al` — α. Аналогічний код записується і для `n`. З формули для обчислення напруги (5.5) випливає наступний код на C:

```
V = empty ? 0 : pow(al, n)*V0*(al + (double)i/N*(1 - al));
```

Аналогічно для формули (5.2).

Стан кожного з аксонів описується одним цілим числом, яке вказує, через яку кількість dt імпульс з даного аксону прийде до нейрону на другому його кінці. Якщо це значення рівне -1, це означає, що в аксоні відсутній імпульс. Загалом система описується 81 фазовою змінною: 9 напруг нейронів і 72 стани аксонів (між кожними двома нейронами є два аксони в обидва напрямки). При цьому напруга на кожному нейроні представлена четвіркою цілих чисел `n, i, fire` та `empty`, як пояснено вище.

5.2.2 Збір даних про динаміку мережі

Для моделювання динаміки нейронної мережі та її дослідження було розроблено серію програм. Програми написано на мові C/C++. Текст програми для відшукання періодичних режимів розроблений науковим керівником. Додаткові програми було розроблено здобувачем для аналізу згенерованих траєкторій.

Збір даних про динаміку мережі полягає в перерахуванні всіх періодичних режимів, на які виходить динаміка мережі, отримуючи початковий стимул з певної множини S. Тут мається на увазі, що мережа може виходити на деякі періодичні режими імпульсації, які не обов'язково пов'язані будь-яким простим способом зі стимулом. Цей періодичний режим досягається за рахунок самоорганізації в часовій області. Багато різних початкових стимулів може призвести до того ж періодичного паттерну. Множина стимулів складається з наборів моментів вхідних тригерних імпульсів $\{t_0 = 0, t_1, \ldots, t_8\}$, де t_i означає момент часу (в одиницях dt) досягнення порогу збудження нейроном $\#i$ внаслідок надходження зовнішнього стимулу, див. Рис 5.3. Кожен момент часу t_i може приймати будь-яке значення з множини $\{0, 1, 2, 3, 4\}$ за винятком t_0, що завжди дорівнює 0. Ми залишаємо початковий момент пострілу для нейрона $\#0$ незмінним, щоб усунути виродження завдяки рівномірному зсуву початкових моментів пострілу для всіх нейронів. Таким чином, перший стимул у множині S є $\{0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0\}$ і останній — $\{0, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4\}$ з загальною кількістю стимулів $5^8 = 390\,625$. Для кожного окремого стимулу ми розглядаємо момент надходження останнього вхідного тригерного імпульсу з цього стимулу як $t = 0$ для подальшої еволюції мережі.

Після застосування стимулу з S еволюція мережі відбувається з кроком по часу dt без зовнішньої стимуляції, доки не досягнутий динамічний стан, ідентичний до вже спостережуваного на цій траєкторії. Оскільки динаміка є детерміністичною, це співпадіння означає, що був досягнутий періодичний режим. Вся послідовність станів, що утворює один цикл періодичного режиму, знаходиться між першою і другою появою двох однакових станів, один з яких входить в послідовність. Результат кожного запуску активності мережі зберігався в двох таблицях бази даних Oracle Berkeley Database. В першій таблиці, IniNum.db, перша колонка містить початковий стимул. Друга колонка складається з пари номера знайденого періодичного режиму та часу релаксації, необхідного для виходу мережі на цей періодичний режим після закінчення

початкової стимуляції. Для деяких стимулів вся активність в мережі зникає. Цей стан був пронумерований нулем. В другій таблиці, NumPesta.db, перша колонка містить представника періодичного режиму. Власне, це був саме повторюваний стан вже згаданий вище. Друга колонка - це номер знайденого режиму. Стимульована двома різними послідовностями вхідних імпульсів, мережа може переходити в один і той же режим у двох різних точках циклу, див. Рис. 5.7 (в). Щоб не вважати ці два випадки як два різні режими, було виконано відповідну перевірку.

Для спостереження процесу збіжності траєкторій під час наближення до певного періодичному режиму, було згенеровано весь набір траєкторій, що відповідають цьому періодичному режиму. Для кожної траєкторії були отримані файли, де записані послідовні стани однієї траєкторії з моменту розрядки зовнішніх стимулів до виходу на періодичний режим і один період, див. Рис. 5.4. Потім файли траєкторій було проаналізовано здобувачем за допомогою додатково розроблених програм.

5.3 Результати

5.3.1 Періодичні режими та їхні домени

Після застосування всіх стимулів з множини S, була знайдена множина з 102 періодичних режимів. Вона розділяє множину S на 102 + 1 підмножини, які не перетинаються і відповідають різним періодичним режимам. “1” позначає кінцевий стан мережі, коли будь-яка активність відсутня. Гістограма розмірів підмножин наведена на Рис. 5.5.

У теорії динамічних систем використовується термін “басейн аттрактора”. Басейн складається з усіх точок фазового простору системи, які збігаються до відповідного аттрактора за рахунок динаміки. Тут розглядаються не фазові

```
54  104 23 1428070780 0 0  1 13 1 0  24 1994964231 0 0  1 13 0 1
1 13 0 1  1 13 1 0  55 1059603403 0 0  1 13 0 1  54 856821513 0 0
-1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1
-1 -1 8 12 20 8 18 8 12 20 7 3 7 3 3 7 3 7 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1
-1 -1 5 -1 -1 -1 -1 -1 20 18 20 12 8 12 8 8 1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1

55  104 24 1428070780 0 0  1 13 0 1  25 1994964231 0 0  1 13 0 1
1 13 0 1  1 13 0 1  56 1059603403 0 0  1 13 0 1  55 856821513 0 0
-1 -1 -1 -1 -1 -1 -1 0 10 10 14 10 14 22 20 22 -1 -1 -1 -1 -1 -1
-1 -1 7 11 19 7 17 7 11 19 6 2 6 2 2 6 2 6 22 14 10 20 10 22 14 10
-1 -1 4 -1 -1 -1 -1 -1 19 17 19 11 7 11 7 7 0 -1 -1 -1 -1 -1 -1 -1
```

Рис. 5.4: Фрагмент файлу із записаними двома послідовними динамічними станами траєкторії. Перше число — це кількість dt, яка пройшла з моменту розрядки зовнішнього стимулу, наступне — довжина періоду. Далі йдуть 9 блоків по 4 числа, кожен з яких описує стан нейрону за допомогою чисел n, i, $fire$ та $empty$. Наступні 72 числа описуть стани аксонів.

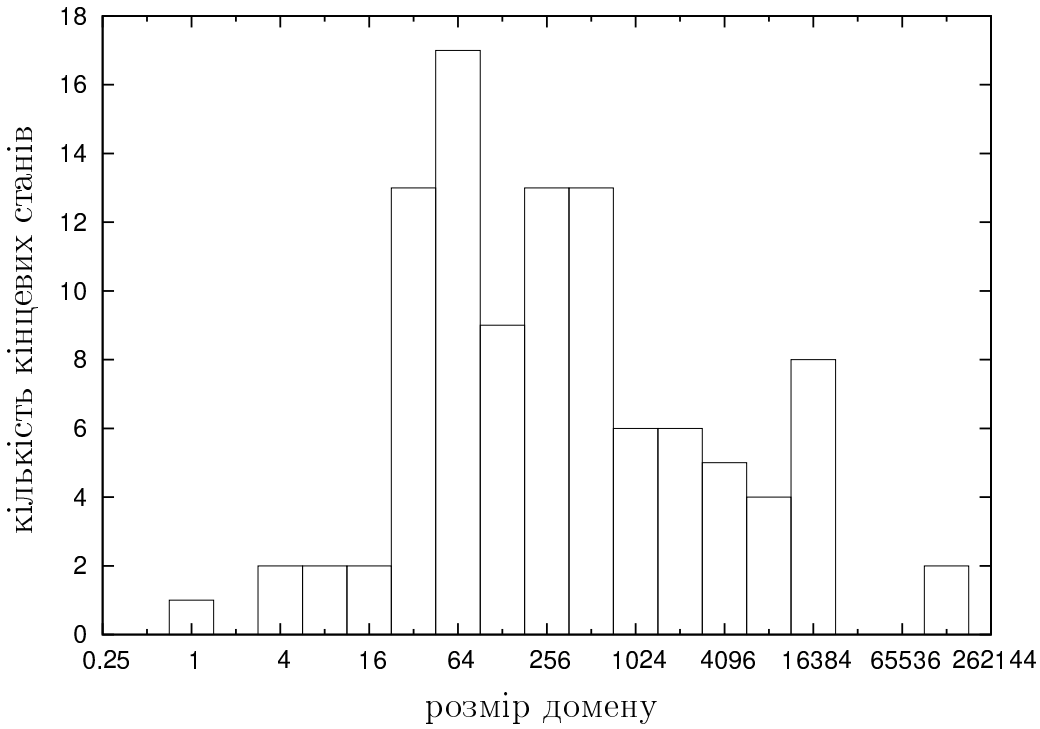

Рис. 5.5: Гістограма розмірів домену аттрактора. Використано 285290 стимулів, що призводять до одного з 102 періодичних кінцевих станів. Ще 105335 стимулів, що призводять до зникнення активності, тут не представлені.

період (мс)	3.0	3.2	3.4	3.6	4.0	6.8	7.2	10.4
кількість режимів	5	20	11	29	19	6	6	6

Табл. 5.1: Кількість режимів з заданим періодом.

точки (кожна фазова точка складається з станів усіх індивідуальних нейронів та аксонів), а точки у множині стимулів (кожна точка складається з моментів надходження початкового тригерного імпульсу для кожного нейрона). Тому для зазначених підмножин замість “басейну аттрактора” використовується термін “домен аттрактора”.

Періоди виявлених режимів наведені в Табл. 5.1.

Для даного періодичного режиму кожен з 9 нейронів стріляє однакову кількість разів протягом всього циклу. Це число залежить від довжини періоду, як показано в Табл. 5.2.

спайків в циклі	1	2	3
тривалість періоду (мс)	3.0, 3.2, 3.4, 3.6, 4.0	6.8, 7.2	10.4

Табл. 5.2: Кількість спайків за період.

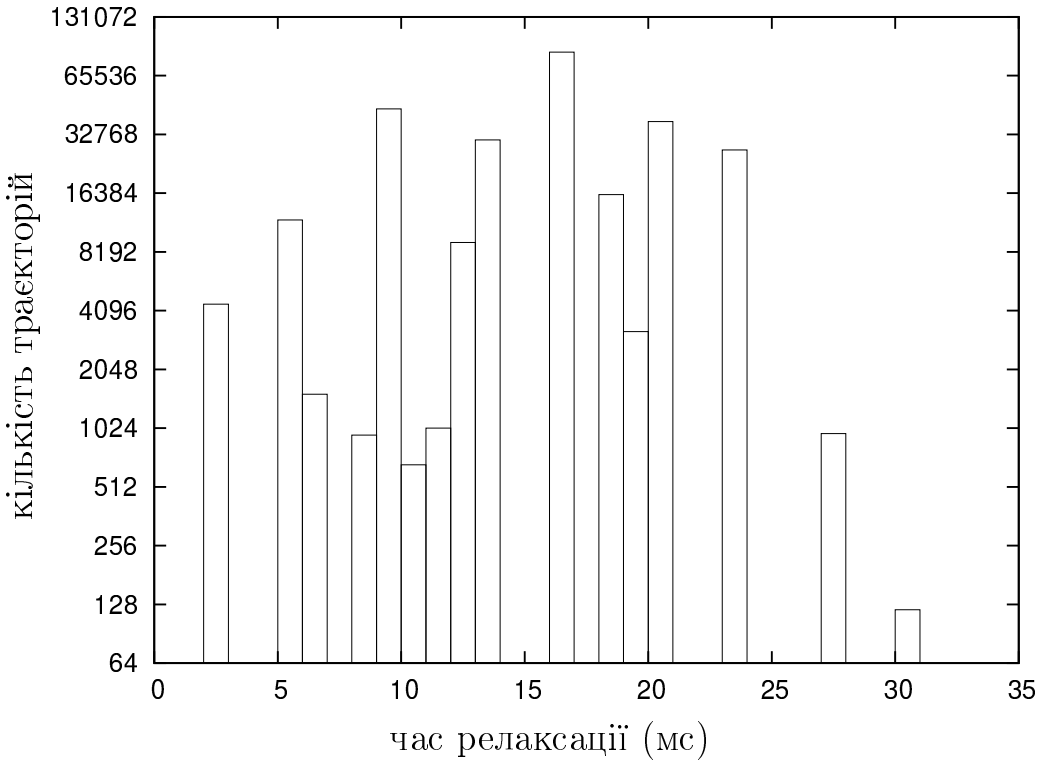

Рис. 5.6: Гістограма часів релаксації, необхідних для досягнення періодичного режиму.

5.3.2 Сценарії виходу на періодичний режим

Перш ніж динамічна траєкторія потрапляє на періодичний режим, кожен нейрон стріляє від 1 до 10 разів. Час релаксації, необхідний для виходу на періодичний режим, показаний на Рис. 5.6. У деяких випадках всі траєкторії, що належать до одного періодичного режиму, мають однакову тривалість, в інших випадках траєкторії можуть мати кілька різних довжин.

Було помічено кілька можливих шляхів виходу системи на періодичний режим. Три приклади наведено на Рис. 5.7. Перший реалізується, якщо всі

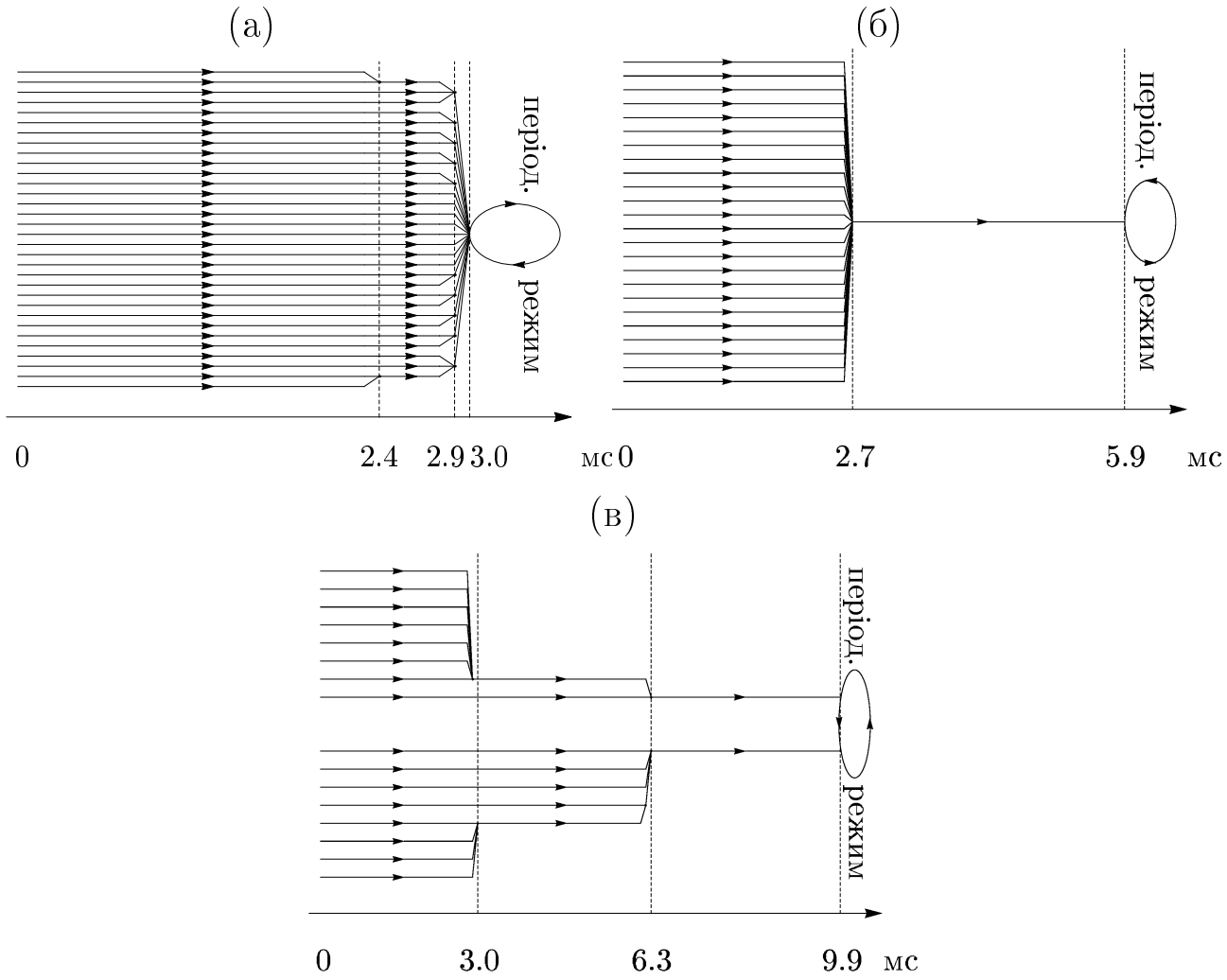

Рис. 5.7: Траєкторії до періодичного режиму (а) - режим #83; (б) - режим #34; (в) - режим #96, показані не всі траєкторії.

траєкторії зливаються в одну задовго до початку періодичного режиму, див. Рис. 5.7, (а). Другий реалізується, якщо всі траєкторії об'єднуються в меншу кількість різних траєкторій, які еволюціонують деякий час, перш ніж входити в цикл в одній точці, див. Рис. 5.7, (б). Третій реалізується, якщо всі траєкторії входять у цикл у двох різних точках, див. Рис. 5.7, (в).

При аналізі два стани мережі вважалися різними, якщо стан будь-якого з двох відповідних аксонів чи нейронів у двох станах мережі не співпав. Тому синхронність пострілів всіх відповідних нейронів на двох різних траєкторіях ще не означає, що траєкторії вже зійшлися, оскільки подрібен ще повний збіг станів аксонів. Те саме стосується встановлення періодичності: відтво-

рений паттерн імпульсації ще не гарантує досягнення періодичного режиму. Приклад останнього можна спостерігати на Рис. 5.8.

5.3.3 Досягнення порогу збудження необхідне для сходження траєкторій

Для перевірки робочої гіпотези, сформульованої на початку розділу і в заголовку цього підрозділу, всі траєкторії, що відповідають 102 періодичним кінцевим станам, були збережені в окремі файли. Розроблено програму, яка аналізує те, що відбулося перед тим, як дві або більше траєкторій об'єднуються в одну. Програма була застосована до множин траєкторій, що відповідають кожному періодичному режиму. Результат роботи програми показав, що на момент сходження траєкторій один чи більше нейронів в мережі досягають порогу збудження. Також спостерігалися досягнення порогу збудження, після яких не було сходження траєкторій. Це приводить до висновку, що досягнення порогу збудження нейронами є необхідною передумовою сходження траєкторій.

5.3.4 Стійкість знайдених періодичних режимів

Було перевірено стійкість періодичних кінцевих станів. Чисельне моделювання виконувалося у цілих числах. Тому для перевірки стійкості можна використовувати лише скінченне збурення стану, а не як завгодно мале. Стан досліджуваної мережі описується значеннями часу життя імпульсів у всіх аксонах, а також рівнем збудження в кожному нейроні. Стійкість усіх виявлених 102 періодичних режимів була перевірена окремо по відношенню до аксонних та нейронних збурень. Для того, щоб збурити стан одного нейрона, була обчислена напруга збудження V, що відповідає змінним стану (n, i)

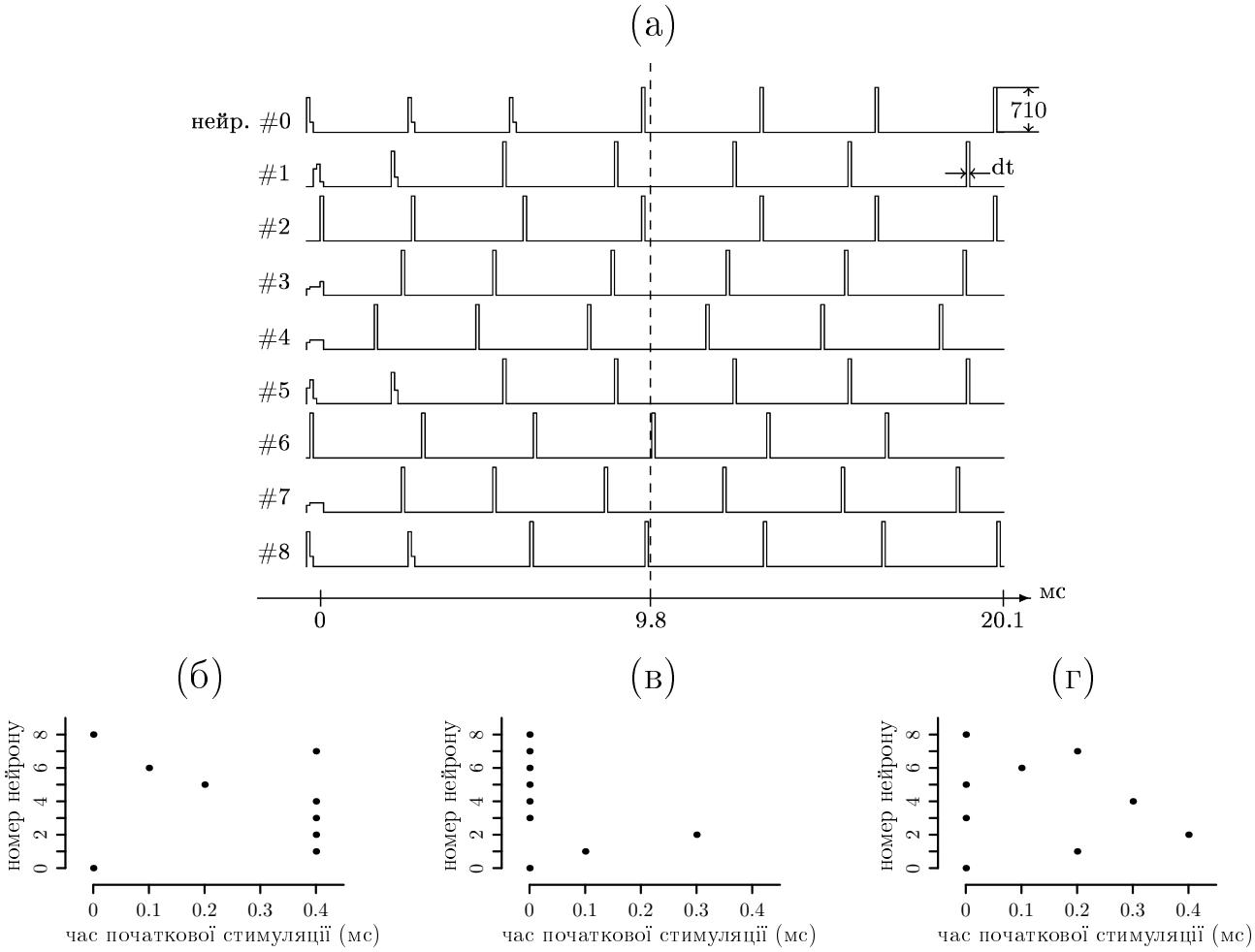

Рис. 5.8: (а) Моменти пострілів нейронів на всіх траєкторіях, що відповідають одному домену. Домен для цього режиму (#6) включає 710 різних стимулів. Періодичний режим починається після 9,8 мс і має період 10,4 мс. (б) - (г) - приклади початкових стимулів, що забезпечують цей режим. Зверніть увагу, що момент $t = 0$ в (а) відповідає моменту надходження останнього тригерного імпульсу зі стимулу, а саме, $t = 0.4$ мс у (б), (г), і $t = 0.3$ мс у (в).

величина збурення напруги	1%	0.5%	0.1%
стійкі	10	47	81
нестійкі, загалом	92	55	21
нестійкі внаслідок виходу на інший періодичний режим	36	35	20
нестійкі внаслідок виходу на невідомий раніше періодичний режим	7	1	0
нестійкі внаслідок зникнення активності	49	19	1

Табл. 5.3: Результат перевірки стабільності щодо збурень нейронної напруги.

(див. розділ 5.2.1 вище) і змінена на величину до $\pm 1\%$. Нова пара (n, i) , що відповідає новому значенню V, була знайдена і використовувалася як новий (збурений) нейронний стан. Після цього у мережі відбувалася вільна динаміка, доки не було досягнуто періодичного стану або зникнення активності. Якщо досягнутий періодичний режим був таким самим, як і до збурення, і це відбувається для збурення будь-якого з 9 нейронів, з яких складається мережа, і для всіх станів, що утворюють цикл періодичного режиму, незбурений режим вважався стабільним щодо нейронного збурення. Отримані результати наведені в Табл. 5.3. Найменше можливе збурення нейронного стану може бути досягнуто, якщо в парі (n, i) значення i змінити на $i \pm 1$. Це відповідає збуренню нейронної напруги від $2.49 \cdot 10^{-10}\%$ до $2.51 \cdot 10^{-10}\%$. За умов такого збурення всі 102 періодичні стани виявилися стійкими.

Для того, щоб перевірити стійкість по відношенню до аксонного збурення, час життя імпульсу (якщо він є) в аксоні був збурений на $\pm dt$. Якщо час життя був рівним затримці в аксоні, то застосовувалось тільки збурення $+dt$. Якщо час життя був нульовим, то застосовувалось тільки збурення $-dt$. Далі було виконано дослідження аналогічно описаному вище для збурень нейрон-

величина аксонного збурення	$dt = 0.1$ мс
стійкі	31
нестійкі, загалом	71
нестійкі внаслідок виходу на інший періодичний режим	43
нестійкі внаслідок виходу на невідомий раніше періодичний режим	8
нестійкі внаслідок зникнення активності	20

Табл. 5.4: Результат перевірки стійкості щодо збурення станів аксонів. Час життя імпульса в аксоні був збурений на dt.

них станів. Результат подано в Табл. 5.4.

Частково було досліджено як впливає на склад множини періодичних станів зміна темпу втрат в ІНВ. З цією метою було досліджено ту ж саму систему з тим самим набором стимулів, але з часом релаксації ІНВ $\tau = 200$ мс замість 20 мс. В результаті був отриманий набір з 67 різних періодичних режимів з періодами 3.0, 3.2, 3.4, 3.6, 4.8, 6.6. 7.2, 10.4 мс, що досить близько до того, що вказано в Табл. 5.1. Цього можна було очікувати, оскільки значення можливих періодів обумовлюються значеннями часів затримки міжнейронної комунікації.

5.4 Обговорення

У контексті обробки сигналів / інформації процес нейронної імпульсації призводить до генерації спайку, який можна розглядати як абстрактне подання набору вхідних спайків у нейрон [60]. Через каскад таких абстракцій де-

кілька різних траєкторій можуть зливатися в одну, що можна розглядати як редукцію зайвої інформації, присутньої в початкових стимулах. Цей же механізм може бути відповідальним за толерантність до шуму, що спостерігається під час сприйняття / перцепції [76,82]. Остаточне досягнення періодичного режиму може розглядатися як ефект, що лежить в основі сприйняття, див. Рис. 5.4, оскільки періодична / повторна імпульсація призводить до формування короткочасної пам'яті через довготривале потенціювання [90]. Вважається, що пам'ять потрібна для сприйняття [76].

один постріл нейрону — абстракція в одному нейроні	$\Rightarrow$	сходження траєкторій — редукція надлишкової інформації	$\Rightarrow$	періодичний режим — остаточна абстракція і запам'ятовування

Рис. 5.9: Можливий шлях сприйняття як емерджентного явища через самоорганізацію у часовій області.

Спрощена нейронна динаміка та припущення щодо обробки сигналу, втілені в симуляції, мають деякі очевидні обмеження:

1. Розгляд спирається на зворотні зв'язки та реверберацію. Обробка сигналу відбувається в одному і тому ж місці шляхом процесів самоорганізації і виходу на періодичний режим. Такі процеси без сумніву присутні у сприйнятті, див., наприклад, [103,104] для зору і [105] для слуху. З іншого боку, обробка сигналу в режимі, коли нейронна активність просувається вперед через серію нейронних мереж також має місце, див. [106, 107]. Обидва режими можуть бути об'єднані, див., наприклад, [108].

2. Невелика кількість нейронів ($n = 9$). Насправді для IT [70] встановлено, і очікується для інших сенсорних систем [82], що об'єкти реальної дійсності представлені в мозку активністю малих нейронних ансамблів. Чи може такий ансамбль мати всього 9 нейронів? Для відповіді на це питання потрібне подальше дослідження з більшою мережею.

3. Звичайно, реальні нейронні мережі, на відміну від цієї симуляції, після входження в періодичний режим не відтворюють його постійно. Насправді слід очікувати режиму, близького до періодичного, який врешті-решт переривається механізмом, який тут не розглядається.

4. Єдині структурні зміни, про які ми тут згадуємо, - це на завершальному етапі обробки, а саме - довгострокове потенціювання синапсів внаслідок періодичного режиму. Одним з можливих механізмів швидких структурних змін є тремтіння дендритних шипів [109].

У той же час, ми бачимо, що динаміка реверберативної нейронної мережі може бути багата різними режимами, що виникають через просторово-часову самоорганізацію. Це наділяє мережу витонченими можливостями обробки сигналів / інформації. Ці питання залишаються для подальшого вивчення.

Висновки

Що стосується статистики активності поодиноких імпульсних неадапативних нейронів, було досліджено дві нейронні моделі: інтегруючий нейрон з втратами при його стимуляції вхідними імпульсами, які утворюють стохастичний процес Пуассона, та зв'язуючий нейрон, який стимулюється потоком випадкових імпульсів, що є реалізацією процесу відновлення. Для моделі інтегруючого нейрона з втратами з порогом двійка одержано вичерпний опис статистики довжин вихідних міжімпульсних інтервалів в термінах твірної функції моментів, яку знайдено явно, Рівн. (1.24). Для моделі зв'язуючого нейрона з порогом 2, у випадку стимуляції точковим процесом Пуассона, знайдено явно всі моменти функції розподілу вихідних МСІ, Рівн (1.38). У випадку стимуляції ЗН загальним потоком відновлення знайдено вираз для перетворення Лапласа функції розподілу вихідних МСІ, Рівн. (1.37). За його допомогою було обчислено функцію розподілу вихідних МСІ у випадку стимуляції потоком імпульсів, інтервали між якими розподілені згідно розподілу Ерланга, Рівн. (1.41).

Також було досліджено вплив наявності лінії затриманого ЗЗ на статистику активності імпульсних нейронів у двох випадках: гальмівного та збуджувального. Для цього було доведено, що за стимуляції нейрона з гальмівним або збуджувальним ЗЗ будь-яким точковим процесом відновлення, у тому числі процесом Пуассона, його стохастична активність виходитиме на стаціонарний режим. Було знайдено умову існування та єдиності такого стаціонарного режиму, Рівн. (2.11).

Для класу нейронних моделей, що стимулюються точковим процесом Пу-

ассона і задовольняють накладені умови (див. Розд. 2.2.1), було отримано зв'язок між функцією розподілу вихідних міжспайкових інтервалів для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком та відповідною функцією розподілу для такого ж нейрона, але без зворотного зв'язку, Рівн. (2.19). Було доведено, що функція розподілу вихідних МСІ для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком при стимуляції процесом Пуассона має розрив для довжин міжспайкових інтервалів рівних затримці у лінії зворотного зв'язку. Також було знайдено зв'язок між моментами функції розподілу вихідних МСІ для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком та моментами відповідної функції розподілу для такого ж нейрона, але без зворотного зв'язку, Рівн. (2.23).

Для класу нейронних моделей, що стимулюються точковим процесом відновлення і задовольняють накладені умови (див. Розд. 3.2), було отримано зв'язок між функцією розподілу вихідних міжспайкових інтервалів для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком, функцією розподілу вхідних МСІ та функцією розподілу вихідних МСІ для нейрона без зворотного зв'язку, Рівн. (3.5-3.6). Було доведено, що функція розподілу вихідних МСІ для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком при стимуляції процесом відновленя, як і при стимуляції процесом Пуассона, має розрив для довжин міжспайкових інтервалів рівних затримці у лінії зворотного зв'язку. Також було знайдено твірну функцію моментів і моменти функції розподілу вихідних МСІ для нейрону з затриманим гальмівним зворотним зв'язком при стимуляції процесом відновлення, Рівн. (3.19) і (3.21). Зі зростанням затримки ЗЗ регулярність спайків може як і зростати, так і спадати, див. Рис. 3.4, причому може існувати оптимальне значення затримки ЗЗ, при якому регулярність нейронної активності є найбільшою.

Для класу нейронних моделей з порогом 2, що задовольняють накладені умови (див. Розд. 4.2.1), було отримано зв'язок між функцією розподілу довжин міжспайкових інтервалів для нейрону з затриманим збуджувальним

зворотним зв'язком та відповідною функцією розподілу для такого ж нейрона, але без зворотного зв'язку, Рівн. (4.2). Було доведено, що функція розподілу для нейрону зі збуджувальним зворотним зв'язком має особливість типу δ-функції Дірака у точці, що відповідає затримці у лінії зворотного зв'язку Δ. Також було знайдено зв'язок між моментами функції розподілу довжин міжспайкових інтервалів для нейрону зі збуджувальним зворотним зв'язком та моментами відповідної функції розподілу для такого ж нейрона, але без зворотного зв'язку, Рівн. (4.4). Зі зростанням затримки ЗЗ Δ моменти функції розподілу МСІ і регулярність спайків можуть зменшуватися, див. Рис. 4.3. Незважаючи на нерегулярність активності нейронів зі збуджувальним ЗЗ, вони можуть генерувати пачкові імпульси, розділені Δ одиницями часу. Це пояснюється наявністю δ-функції у розподілі вихідних МСІ.

Було показано, що для розглянутого класу нейронних моделей без зворотного зв'язку існує початковий відрізок функції розподілу довжин міжспайкових інтервалів, хід функції розподілу на якому повністю визначається вхідним процесом та порогом нейрона. Фізичні властивості нейрона визначають довжину цього модельно-незалежного відрізка. Такий модельно-незалежний початковий відрізок функції розподілу вихідних МСІ був знайдений для нейрона з затриманим гальмівним ЗЗ з порогом 2 при виконанні додаткової умови на затримку у лінії ЗЗ (2.25) при стимуляції процесом Пуассона, Рівн. (2.28-2.29), і процесом Ерланг-2, Рівн. (3.13-3.14), а також для всього класу розглянутих моделей нейрона з затриманим збуджувальним ЗЗ, Рівн. (4.3). Загалом наявність затриманого зворотного зв'язку робить неможливим описати статистику активності нейрону експоненційним або іншим простим розподілом. Також за допомогою затриманого зворотного зв'язку можна регулювати регулярність спайків. Одержані аналітичні формули було перевірено шляхом чисельного моделювання динамік нейронів з конкретними фізичними параметрами.

Також було досліджено ревербативну динаміку імпульсної нейронної ме-

режі, що викликана різними початковими стимулами. Крім кінцевих станів з відсутністю будь-якої активності, спостерігалися два типи самоорганізованої поведінки: 1) об'єднання декількох динамічних траєкторій у одну траєкторію; 2) сходження кількох спочатку різних траєкторій в один періодичний режим. На початку цього дослідження очікувалося, що збіжність / злиття різних траєкторій відбувається за рахунок пострілів нейронів. Постріл нейрона відбувається в момент отримання останнього (тригерного) вхідного імпульсу. Позиції імпульсів, що передують тригерному, можуть дещо відрізнятися, не змінюючи момент пострілу, див. Рис. 5.2. Таким чином, два різні вхідні стимули нейрону зливаються в один вихідний спайк, створений в той же момент часу. Через послідовне злиття в нейронах, з яких складається мережа, дві різні динамічні траєкторії можуть зближатися і з часом об'єднуватися в одну. Отримані результати підтверджують, що необхідною умовою цього є досягнення нейронами порогу збудження. Цей висновок робиться шляхом строгого аналізу файлів траєкторій безпосередньо перед сходженням і після цього. У всіх випадках сходження траєкторій було помічено, що у деяких нейронів дещо інше підпорогове збудження на різних траєкторіях. Ці нейрони одночасно досягли порогу збудження перед сходженням, і ця невелика різниця в збудженні була забута. Для одного нейрона цей механізм показаний на Рис. 5.2.

Отримані результати щодо статистики активності нейронів зі зворотним зв'язком можуть бути використані при аналізі експериментальних даних, а саме гістограм міжспайкових інтервалів, щоб з'ясувати, чи має досліджуваний нейрон аутапси.

Список використаних джерел

[1] Johnson, D.H.: Point process models of single-neuron discharges. J. Comput. Neurosci. 3, 275–299 (1996)

[2] Maimon, G., Assad, J.A.: Beyond Poisson: Increased Spike-Time Regularity across Primate Parietal Cortex. Neuron 62, 426–440 (2009)

[3] Deleuze, C., Bhumbra, G.S., Pazienti, A., Lourenço, J., Mailhes, C., Aguirre, A., Beato, M., Bacci, A.: Strong preference for autaptic self-connectivity of neocortical PV interneurons facilitates their tuning to γ-oscillations. PLOS Biol. 17, e3000419 (2019)

[4] Yin, L., Zheng, R., Ke, W., He, Q., Zhang, Y., Li, J., Wang, B., Mi, Z., Long, Y.S., Rasch, M.J., Li, T., Luan, G., Shu, Y.: Autapses enhance bursting and coincidence detection in neocortical pyramidal cells. Nat. Commun. 9, 4890 (2018)

[5] Vidybida, A.: Testing of information condensation in a model reverberating spiking neural network. Int. J. Neural Syst. 21, 187–198 (2011)

[6] Vidybida, A., Shchur, O.: Information reduction in a reverberatory neuronal network through convergence to complex oscillatory firing patterns. BioSystems. 161, 24–30 (2017)

[7] Vidybida, A., Shchur, O.: Relation Between Firing Statistics of Spiking Neuron with Delayed Fast Inhibitory Feedback and Without Feedback. Fluct. Noise Lett. 17, 1850005 (2018)

[8] Shchur, O., Vidybida, A.: First Passage Time Distribution for Spiking Neuron with Delayed Excitatory Feedback. Fluct. Noise Lett. 19, 2050005 (2020)

[9] Vidybida, A.K., Shchur, O.V.: Moment-Generating Function of Output Stream of Leaky Integrate-and-Fire Neuron. Ukr. J. Phys. 66, 254-259 (2021)

[10] Shchur, O., Vidybida, A.: Firing statistics of a neuron with delayed feedback inhibition stimulated with a renewal process. ArXiv eprints (2021), arXiv: 2110.11161 [q-bio.NC]

[11] Werner, J.: Electrical Activities in the Body. In: Brahme, A. (ed.) Physics of Physiological Measurements. Comprehensive Biomedical Physics, vol. 5. pp. 1–24. Elsevier, Oxford (2014)

[12] Brookes, J.C.: Olfaction: The physics of how smell works? Contemp. Phys. 52, 385–402 (2011)

[13] Denny, M.: The physics of bat echolocation: Signal processing techniques. Am. J. Phys. 72, 1465–1477 (2004)

[14] Gardiner, C.W.: Handbook of Stochastic Methods: For Physics, Chemistry and the Natural Sciences. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg (1983)

[15] Sacerdote, L., Giraudo, M.T.: Stochastic integrate and fire models: A review on mathematical methods and their applications. In: Bachar, M., Batzel, J.J., and Ditlevsen, S. (eds.) Lecture Notes in Mathematics. pp. 99–148. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg (2013)

[16] Kravchuk, K.: Leaky integrate-and-fire neuron under Poisson stimulation. In: 2016 II International Young Scientists Forum on Applied Physics and Engineering (YSF). pp. 203–206. IEEE (2016)

[17] Відибіда, О.К.: Вихідний потік інтегруючого нейрона з втратами. Reports Natl. Acad. Sci. Ukr. 12, 18–23 (2014)

[18] Vidybida, A.K.: Output Stream of Leaky Integrate-and-Fire Neuron Without Diffusion Approximation. J. Stat. Phys. 166, 267–281 (2017)

[19] Curtiss, J.H.: A Note on the Theory of Moment Generating Functions. Ann. Math. Stat. 13, 430–433 (1942)

[20] Burkitt, A.N.: A Review of the Integrate-and-fire Neuron Model: I. Homogeneous Synaptic Input. Biol. Cybern. 95, 1–19 (2006)

[21] Vidybida, A.K.: Inhibition as binding controller at the single neuron level. BioSystems 48, 263–267 (1998)

[22] Vidybida, O.K.: Output stream of a binding neuron. Ukr. Math. J. 59, 1819–1839 (2007)

[23] Arunachalam, V., Akhavan-Tabatabaei, R., Lopez, C.: Results on a Binding Neuron Model and Their Implications for Modified Hourglass Model for Neuronal Network. Comput. Math. Methods Med. (2013)

[24] Vidybida, A.: Relation Between Firing Statistics of Spiking Neuron with Instantaneous Feedback and Without Feedback. Fluct. Noise Lett. 14, 1550034 (2015)

[25] Lansky, P., Sacerdote, L., Zucca, C.: The Gamma renewal process as an output of the diffusion leaky integrate-and-fire neuronal model. Biol. Cybern. 110, 193–200 (2016)

[26] Isaacson, J.S., Scanziani, M.: How inhibition shapes cortical activity. Neuron 72, 231–243 (2011)

[27] Atallah, B. V., Scanziani, M.: Instantaneous Modulation of Gamma Oscillation Frequency by Balancing Excitation with Inhibition. Neuron 62, 566–577 (2009)

[28] Letzkus, J.J., Wolff, S.B.E., Lüthi, A.: Disinhibition, a Circuit Mechanism for Associative Learning and Memory. Neuron 88, 264–276 (2015)

[29] Lee, S., Kruglikov, I., Huang, Z.J., Fishell, G., Rudy, B.: A disinhibitory circuit mediates motor integration in the somatosensory cortex. Nat. Neurosci. 16, 1662–1670 (2013)

[30] Fu, Y., Tucciarone, J.M., Espinosa, J.S., Sheng, N., Darcy, D.P., Nicoll, R.A., Huang, Z.J., Stryker, M.P.: A cortical circuit for gain control by behavioral state. Cell 156, 1139–1152 (2014)

[31] Marlin, B.J., Mitre, M., D'Amour, J.A., Chao, M. V., Froemke, R.C.: Oxytocin enables maternal behaviour by balancing cortical inhibition. Nature 520, 499–504 (2015)

[32] Sridharan, D., Knudsen, E.I.: Selective disinhibition: A unified neural mechanism for predictive and post hoc attentional selection. Vision Res. 116, 194–209 (2015)

[33] Zhang, S., Xu, M., Kamigaki, T., Hoang Do, J.P., Chang, W.-C., Jenvay, S., Miyamichi, K., Luo, L., Dan, Y.: Long-range and local circuits for top-down modulation of visual cortex processing. Science 345, 660–665 (2014)

[34] Pfeffer, C.K., Xue, M., He, M., Huang, Z.J., Scanziani, M.: Inhibition of inhibition in visual cortex: The logic of connections between molecularly distinct interneurons. Nat. Neurosci. 16, 1068–1076 (2013)

[35] Pouzat, C., Marty, A.: Autaptic inhibitory currents recorded from interneurones in rat cerebellar slices. J. Physiol. 509, 777–783 (1998)

[36] Cobb, S.R., Halasy, K., Vida, I., Nyíri, G., Tamás, G., Buhl, E.H., Somogyi, P.: Synaptic effects of identified interneurons innervating both interneurons and pyramidal cells in the rat hippocampus. Neuroscience 79, 629–648 (1997)

[37] Park, M.R., Lighthall, J.W., Kitai, S.T.: Recurrent inhibition in the rat neostriatum. Brain Res. 194, 359–369 (1980)

[38] Karabelas, A.B., Purpura, D.P.: Evidence for autapses in the substantia nigra. Brain Res. 200, 467–473 (1980)

[39] Bekkers, J.M.: Synaptic Transmission: Functional Autapses in the Cortex. Curr. Biol. 13, R433–R435 (2003)

[40] Liley, A.W.: An investigation of spontaneous activity at the neuromuscular junction of the rat. J. Physiol. 132, 650–666 (1956)

[41] Drongelen, W.: Unitary recordings of near threshold responses of receptor cells in the olfactory mucosa of the frog. J. Physiol. 277, 423–435 (1978)

[42] Shadlen, M.N., Newsome, W.T.: The Variable Discharge of Cortical Neurons: Implications for Connectivity, Computation, and Information Coding. J. Neurosci. 18, 3870–3896 (1998)

[43] Baddeley, R., Abbott, L.F., Booth, M.C.A., Sengpiel, F., Freeman, T., Wakeman, E.A., Rolls, E.T.: Responses of neurons in primary and inferior temporal visual cortices to natural scenes. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 264, 1775–1783 (1997)

[44] Shinomoto, S., Kim, H., Shimokawa, T., Matsuno, N., Funahashi, S., Shima, K., Fujita, I., Tamura, H., Doi, T., Kawano, K., Inaba, N., Fukushima, K., Kurkin, S., Kurata, K., Taira, M., Tsutsui, K.-I., Komatsu, H., Ogawa, T., Koida, K., Tanji, J., Toyama, K.: Relating Neuronal Firing Patterns

to Functional Differentiation of Cerebral Cortex. PLoS Comput. Biol. 5, e1000433 (2009)

[45] Mochizuki, Y., Onaga, T., Shimazaki, H., Shimokawa, T., Tsubo, Y., Kimura, R., Saiki, A., Sakai, Y., Isomura, Y., Fujisawa, S., Shibata, K. -i., Hirai, D., Furuta, T., Kaneko, T., Takahashi, S., Nakazono, T., Ishino, S., Sakurai, Y., Kitsukawa, T., Lee, J.W., Lee, H., Jung, M.W., Babul, C., Maldonado, P.E., Takahashi, K., Arce-McShane, F.I., Ross, C.F., Sessle, B.J., Hatsopoulos, N.G., Brochier, T., Riehle, A., Chorley, P., Grün, S., Nishijo, H., Ichihara-Takeda, S., Funahashi, S., Shima, K., Mushiake, H., Yamane, Y., Tamura, H., Fujita, I., Inaba, N., Kawano, K., Kurkin, S., Fukushima, K., Kurata, K., Taira, M., Tsutsui, K.-I., Ogawa, T., Komatsu, H., Koida, K., Toyama, K., Richmond, B.J., Shinomoto, S.: Similarity in Neuronal Firing Regimes across Mammalian Species. J. Neurosci. 36, 5736–5747 (2016)

[46] Softky, W.R., Koch, C.: Cortical Cells Should Fire Regularly, But Do Not. Neural Comput. 4, 643–646 (1992)

[47] Petersen, R.S., Panzeri, S., Diamond, M.E.: Population coding in somatosensory cortex. Curr. Opin. Neurobiol. 12, 441–447 (2002)

[48] Arabzadeh, E., Zorzin, E., Diamond, M.E.: Neuronal Encoding of Texture in the Whisker Sensory Pathway. PLoS Biol. 3, e17 (2005)

[49] Bacci, A., Huguenard, J.R.: Enhancement of spike-timing precision by autaptic transmission in neocortical inhibitory interneurons. Neuron 49, 119–130 (2006)

[50] Herrmann, C.S., Klaus, A.: Autapse turns neuron into oscillator. Int. J. Bifurcat. Chaos 14, 623–633 (2004)

[51] Vidybida, A.K., Kravchuk, K.G.: Output stream of binding neuron with delayed feedback. Eur. Phys. J. B 72, 279–287 (2009)

[52] Vidybida, A.K., Kravchuk, K.G.: Firing statistics of inhibitory neuron with delayed feedback. I. Output ISI probability density. Biosystems 112, 224–232 (2013)

[53] Hashemi, M., Valizadeh, A., Azizi, Y.: Effect of duration of synaptic activity on spike rate of a Hodgkin-Huxley neuron with delayed feedback. Phys. Rev. E. 85, 021917 (2012)

[54] Wang, H., Wang, L., Chen, Y., Chen, Y.: Effect of autaptic activity on the response of a Hodgkin-Huxley neuron. Chaos24, 033122 (2014)

[55] Guo, D., et al.: Regulation of Irregular Neuronal Firing by Autaptic Transmission. Sci. Rep. 6, 26096 (2016)

[56] Guo, D., Chen, M., Perc, M., Wu, S., Xia, C., Zhang, Y., Xu, P., Xia, Y., Yao, D.: Firing regulation of fast-spiking interneurons by autaptic inhibition. EPL (Europhysics Lett.) 114, 30001 (2016)

[57] Zhao, Z., Jia, B., Gu, H.: Bifurcations and enhancement of neuronal firing induced by negative feedback. Nonlinear Dyn. 86, 1549–1560 (2016)

[58] Yilmaz, E., Ozer, M., Baysal, V., Perc, M.: Autapse-induced multiple coherence resonance in single neurons and neuronal networks. Sci. Rep. 6, 30914 (2016)

[59] Li, Y., Wei, Z., Zhang, W., Perc, M., Repnik, R.: Bogdanov–Takens singularity in the Hindmarsh–Rose neuron with time delay. Appl. Math. Comput. 354, 180–188 (2019)

[60] Vidybida, A.: Binding Neuron. In: Khosrow-Pour, M. (ed.) Encyclopedia of Information Science and Technology, Third Edition. pp. 1123–1134. IGI Global (2015)

[61] Gerstner, W., Kistler, W.M., Naud, R., Paninski, L.: Neuronal Dynamics. Cambridge University Press, Cambridge (2014)

[62] Bacci, A., Huguenard, J.R., Prince, D.A.: Functional autaptic neurotransmission in fast-spiking interneurons: a novel form of feedback inhibition in the neocortex. J. Neurosci. 23, 859–866 (2003)

[63] Vidybida, A.K.: Activity of Excitatory Neuron with Delayed Feedback Stimulated with Poisson Stream is Non-Markov. J. Stat. Phys. 160, 1507–1518 (2015)

[64] Polyanin, P., Manzhirov, A. V: Handbook of Integral Equations: Second Edition. CRC Press, Boca Raton (2008)

[65] Manseau, F., Marinelli, S., Méndez, P., Schwaller, B., Prince, D.A., Huguenard, J.R., Bacci, A.: Desynchronization of Neocortical Networks by Asynchronous Release of GABA at Autaptic and Synaptic Contacts from Fast-Spiking Interneurons. PLoS Biol. 8, e1000492 (2010)

[66] Vidybida, A.K.: Fast *Cl*-type inhibitory neuron with delayed feedback has non-Markov output statistics. J. Phys. Stud. 22, 4801 (2018)

[67] Cox, D.: Renewal Theory. Methuen & Co, London (1962)

[68] Saada, R., Miller, N., Hurwitz, I., Susswein, A.J.: Autaptic Excitation Elicits Persistent Activity and a Plateau Potential in a Neuron of Known Behavioral Function. Curr. Biol. 19, 479–484 (2009)

[69] Lisman, J.E.: Bursts as a unit of neural information: Making unreliable synapses reliable. Trends Neurosci. 20, 38–43 (1997)

[70] Gross, C.G., Desimone, R., Albright, T.D., Schwartz, E.L.: Inferior Temporal Cortex as a Visual Integration Area. In: Reinoso-Suarez, F. and Ajmone-Marsan, C. (eds.) Basic Archicortical & Cortical Association Levels of Neural Integration. pp. 291–315. Raven Press, New York (1984)

[71] Rust, N.C., DiCarlo, J.J.: Selectivity and Tolerance ("Invariance") Both Increase as Visual Information Propagates from Cortical Area V4 to IT. J. Neurosci. 30, 12978–12995 (2010)

[72] DiCarlo, J.J., Zoccolan, D., Rust, N.C.: How Does the Brain Solve Visual Object Recognition? Neuron 73, 415–434 (2012)

[73] Tang, S., Wolf, R., Xu, S., Heisenberg, M.: Visual Pattern Recognition in Drosophila Is Invariant for Retinal Position. Science 305, 1020–1022 (2004)

[74] Durbin, R., Mitchison, G.: A dimension reduction framework for understanding cortical maps. Nature 343, 644–647 (1990)

[75] Barlow, H.B.: Possible Principles Underlying the Transformations of Sensory Messages. In: Rosenblith, W.A. (ed.) Sensory Communication. pp. 217–234. The MIT Press, Cambridge, MA (1961)

[76] Barlow, H.B.: Hidden Agenda: A Sceptical View of the Privacy of Perception. In: Heyer, D. and Mausfeld, R. (eds.) Perception and the Physical World. pp. 307–316. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester (2002)

[77] Creutzfeldt, O., Hellweg, F.-C., Schreiner, C.: Thalamocortical transformation of responses to complex auditory stimuli. Exp. Brain Res. 39, 87–104 (1980)

[78] Wehr, M., Laurent, G.: Odour encoding by temporal sequences of firing in oscillating neural assemblies. Nature. 384, 162–166 (1996)

[79] Duchamp-Viret, P., Duchamp, A.: Odor processing in the frog olfactory system. Prog. Neurobiol. 53, 561–602 (1997)

[80] Felleman, D.J., Van Essen, D.C.: Distributed Hierarchical Processing in the Primate Cerebral Cortex. Cereb. Cortex. 1, 1–47 (1991)

[81] König, P., Krüger, N.: Symbols as self-emergent entities in an optimization process of feature extraction and predictions. Biol. Cybern. 94, 325–334 (2006)

[82] Barlow, H.B.: Single units and sensation: A neuron doctrine for perceptual psychology? Perception. 1, 371–394 (1972)

[83] Crick, F.: The Astonishing Hypothesis: The Scientific Search for The Soul. Macmillan, New York (1994)

[84] MacKay, D.M.: Self-organization in the time domain. In: Yovitz, M.C., Jacobi, G.T., and Goldstein, G. (eds.) Self-organizing systems. pp. 37–48. Spartan Books, Washington, DC (1962)

[85] Herz, A.V.M., Hopfield, J.J.: Earthquake Cycles and Neural Reverberations: Collective Oscillations in Systems with Pulse-Coupled Threshold Elements. Phys. Rev. Lett. 75, 1222–1225 (1995)

[86] Hopfield, J.J., Herz, A.V.M.: Rapid local synchronization of action potentials: toward computation with coupled integrate-and-fire neurons. Proc. Natl. Acad. Sci. 92, 6655–6662 (1995)

[87] Gerstner, W.: Rapid Phase Locking in Systems of Pulse-Coupled Oscillators with Delays. Phys. Rev. Lett. 76, 1755–1758 (1996)

[88] Camhi, J.M., Tom, W.: The escape behavior of the cockroach Periplaneta americana: I. Turning Response to Wind Puffs. J. Comp. Physiol. 128, 193–201 (1978)

[89] Miyashita, Y.: Inferior Temporal Cortex: Where Visual Perception Meets Memory. Annu. Rev. Neurosci. 16, 245–263 (1993)

[90] Andersen, P.: A prelude to long-term potentiation. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 358, 613–615 (2003)

[91] Başar, E.: Memory and brain dynamics: Oscillations integrating attention, perception, learning, and memory. CRC Press, Boca Raton (2004)

[92] Traub, R.D., Jefferys, J.G.L., Whittington, M..: Fast Oscillations in Cortical Circuits. MIT Press, Cambridge, MA (1999)

[93] Buzsáki, G.: Rhythms of the Brain. Oxford University Press, New York (2006)

[94] Eckhorn, R., Bauer, R., Jordan, W., Brosch, M., Kruse, W., Munk, M., Reitboeck, H.J.: Coherent oscillations: A mechanism of feature linking in the visual cortex? Biol. Cybern. 60, 121–130 (1988)

[95] Eckhorn, R., Reitboeck, H.J., Arndt, M., Dicke, P.: Feature Linking via Synchronization among Distributed Assemblies: Simulations of Results from Cat Visual Cortex. Neural Comput. 2, 293–307 (1990)

[96] Gray, C.M., König, P., Engel, A.K., Singer, W.: Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. Nature. 338, 334–337 (1989)

[97] Engel, A.K., König, P., Kreiter, A., Gray, C.M., Singer, W.: Temporal coding by coherent oscillations as a potential solution to the binding problem: physiological evidence. In: Schuster, H.G. and Singer, W. (eds.) Nonlinear dynamics and neural networks. pp. 3–25. VCH Publishers, New York (1991)

[98] Riehle, A., Grün, S., Diesmann, M., Aertsen, A.: Spike Synchronization and Rate Modulation Differentially Involved in Motor Cortical Function. Science 278, 1950–1953 (1997)

[99] Grün, S., Diesmann, M., Aertsen, A.M.: Unitary event analysis. In: Grün, S. and Rotter, S. (eds.) Analysis of Parallel Spike Trains. Springer Series in Computational Neuroscience, vol. 7. pp. 191–220. Springer, Boston, MA (2010)

[100] Grün, S.: Data-Driven Significance Estimation for Precise Spike Correlation. J. Neurophysiol. 101, 1126–1140 (2009)

[101] Goldberg, D.: What every computer scientist should know about floating-point arithmetic. ACM Comput. Surv. 23, 5–48 (1991)

[102] Vidybida, A.K.: Simulating leaky integrate-and-fire neuron with integers. Math. Comput. Simul. 159, 154–160 (2019)

[103] Bullier, J.: Integrated model of visual processing. Brain Res. Rev. 36, 96–107 (2001)

[104] Bullier, J.: Feedback connections and conscious vision. Trends Cogn. Sci. 5, 369–370 (2001)

[105] Siegel, J.H., Kim, D.O.: Efferent neural control of cochlear mechanics? Olivocochlear bundle stimulation affects cochlear biomechanical nonlinearity. Hear. Res. 6, 171–182 (1982)

[106] Abeles, M.: Local Cortical Circuits. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg (1982)

[107] Aertsen, A., Diesmann, M., Gewaltig, M.O.: Propagation of synchronous spiking activity in feedforward neural networks. J. Physiol. Paris. 90, 243–247 (1996)

[108] Zheng, P., Triesch, J.: Robust development of synfire chains from multiple plasticity mechanisms. Front. Comput. Neurosci. 8, 1–10 (2014)

[109] Crick, F.: Do dendritic spines twitch? Trends Neurosci. 5, 44–46 (1982)

ДОДАТКИ

Список публікацій за темою та відомості про апробацію

Результати даної дисертації представлено у 5 публікаціях:

1. Vidybida, A., Shchur, O.: Information reduction in a reverberatory neuronal network through convergence to complex oscillatory firing patterns. BioSystems. 161, 24–30 (2017)

2. Vidybida, A., Shchur, O.: Relation Between Firing Statistics of Spiking Neuron with Delayed Fast Inhibitory Feedback and Without Feedback. Fluct. Noise Lett. 17, 1850005 (2018)

3. Shchur, O., Vidybida, A.: First Passage Time Distribution for Spiking Neuron with Delayed Excitatory Feedback. Fluct. Noise Lett. 19, 2050005 (2020)

4. Vidybida, A.K., Shchur, O.V.: Moment-Generating Function of Output Stream of Leaky Integrate-and-Fire Neuron. Ukr. J. Phys. 66, 254-259 (2021)

5. Shchur, O., Vidybida, A.: Firing statistics of a neuron with delayed feedback inhibition stimulated with a renewal process. ArXiv eprints (2021), arXiv: 2110.11161 [q-bio.NC]

Матеріали роботи було представлено на семінарах в Інституті теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України, а також на таких конференціях та семінарах:

1. Neural Coding 2016: 12th International Neural Coding Workshop, 29 серпня – 2 вересня 2016 року, Кельн, Німеччина;

2. 17 Всеукраїнська школа-семінар зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини, 8 - 9 червня 2017 року, Львів, Україна;

3. VIII Conference of Young Scientists "Problems of Theoretical Physics", 12 - 14 грудня 2017 року, Київ, Україна;

4. Боголюбовські читання 2018 присвячені 100-річчю Національної академії наук України, Інститут теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України, 22-23 лютого 2018 року;

5. Nonlinear analysis and application, 4-rd International Conference in memory of V.S.Melnik, 4 - 6 квітня 2018 року, Київ, Україна (2 доповіді);

6. 18 Всеукраїнська школа-семінар та Конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини, 7 - 8 червня 2018 року, Львів, Україна;

7. IX Conference of Young Scientists "Problems of Theoretical Physics", 4 - 5 грудня 2018 року, Київ, Україна;

8. EPS conference "Statistical Physics of Complex Systems", 7 - 11 травня 2019 року, Стокгольм, Швеція;

9. 19 Всеукраїнська школа-семінар та Конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини, 13 - 14 червня 2019 року, Львів, Україна;

10. Bogolyubov Kyiv Conference "Problems of Theoretical and Mathematical Physics", 24 - 26 вересня 2019 року, Київ, Україна;

11. X Conference of Young Scientists "Problems of Theoretical Physics", 23 - 24 грудня 2019 року, Київ, Україна;

12. Youth and Progress of Biology: XVI International Scientific Conference for Students and PhD Students, dedicated to the 75th anniversary of the faculty of biology of Ivan Franko national university of Lviv and 90th anniversary from the birthday of prof. M.P. Derkach, 27 - 29 квітня 2020 року, Львів, Україна;

13. Neural Coding 2021: 14th International Neural Coding Workshop, 26 - 30 липня 2021 року, Сіетл, США (2 доповіді);

14. Спільний семінар Wigner Research Center for Physics і Center for Cognitive Computation Центральноєвропейського університету, 29 березня 2022 року, Будапешт, Угорщина;

15. Семінар Інституту експериментальної медицини, 18 травня 2022 року, Будапешт, Угорщина.

16. 2022 International Conference on Mathematical Neuroscience – Digital Edition, 6 - 8 липня 2022 року.