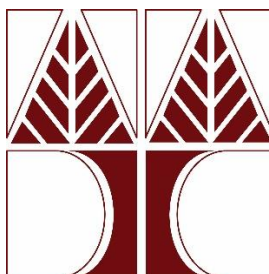


Ατομική Διπλωματική Εργασία

**ΜΕΤΡΙΚΗ ΣΥΓΧΡΟΝΙΣΜΟΥ ΓΙΑ ΔΙΕΓΕΡΤΙΚΕΣ ΚΑΙ ΑΝΑΣΤΑΛΤΙΚΕΣ ΕΙΣΟΔΟΥΣ
ΝΕΥΡΩΝΑ**

Άντρια Κκουσιή

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΥΠΡΟΥ



ΤΜΗΜΑ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΚΗΣ

Μάιος 2016

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΥΠΡΟΥ
ΤΜΗΜΑ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΚΗΣ

Μετρική Συγχρονισμού για διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους νευρώνα

Άντρια Κκουσιή

Επιβλέπων Καθηγητής
Δρ. Χρίστος Χριστοδούλου

Η Ατομική Διπλωματική Εργασία υποβλήθηκε προς μερική εκπλήρωση των
απαιτήσεων απόκτησης του πτυχίου Πληροφορικής του Τμήματος Πληροφορικής του
Πανεπιστημίου Κύπρου

Μάιος 2016

Ευχαριστίες

Αρχικά θα ήθελα να ευχαριστήσω τον επιβλέποντα καθηγητή μου, Δρ. Χρίστο Χριστοδούλου για την βοήθεια και την καθοδήγηση καθ' όλη την διάρκεια της διπλωματικής μου εργασίας. Τον ευχαριστώ επίσης και για την εμπιστοσύνη που έδειξε προς το πρόσωπό μου για να συνεργαστούμε και μου έδωσε την ευκαιρία να αποκτήσω γνώσεις σε ένα καινούργιο για μένα κλάδο της Πληροφορικής.

Ευχαριστώ, επίσης, τον Δρ. Αχιλλέα Κουτσού του οποίου οι γνώσεις έκαναν δυνατή την επιτυχή ολοκλήρωση της Διπλωματικής μου Εργασίας. Τον ευχαριστώ ακόμη για την καθοδήγηση και τον χρόνο που σπατάλησε για να με βοηθήσει.

Τέλος θα ήθελα να ευχαριστήσω την οικογένεια μου για την συνεχή στήριξη, την ενθάρρυνση και αγάπη, αλλά και του φίλους μου που ήταν δίπλα μου σε όλη την διάρκεια των προπτυχιακών σποδών μου και κυρίως κατά την διάρκεια της πτυχιακής μου εργασίας. Ακόμη τους ευχαριστώ για την συνεχή ενθάρρυνση και υπομονή τους.

Περίληψη

Η κατανόηση του νευρωνικού κώδικα έχει αρχίσει να εδραιώνεται τον τελευταίο καιρό. Σκοπός των πειραμάτων και ερευνών στη Νευροπληροφορική είναι να κατανοηθεί ο τρόπος κωδικοποίησης, αποκωδικοποίησης και επεξεργασίας των πληροφοριών και ερεθισμάτων που δέχονται οι νευρώνες του εγκεφάλου. Ο στόχος αυτής της διπλωματικής είναι να συσχετίσει τον βαθμό συγχρονισμού των εισόδων με την λειτουργία του νευρώνα.

Υπάρχει η μετρική Κουτσού et al.(2012) όπου υλοποιεί και υπολογίζει την συσχέτιση του συγχρονισμού των εισόδων του νευρώνα με την λειτουργία του. Αυτό επιτυγχάνεται με τον υπολογισμό της κανονικοποιημένης κλίσης του δυναμικού της μεμβράνης πριν από κάθε πυροδότηση και με βάση αυτή την τιμή βρίσκει κατά πόσο οι συγχρονισμένοι είσοδοι συνείσφεραν στην πυροδότηση του νευρώνα και κατ' επέκταση την λειτουργία του νευρώνα. Η κλίση κανονικοποιείται με τον υπολογισμό ενός ανώτατου και κατώτατου ορίου. Το κάθε όριο αναπαριστά τον τρόπο λειτουργίας του νευρώνα. Υπάρχουν δύο λειτουργίες του νευρώνα, χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας (κατώτατο όριο κλίσης) ή ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας (ανώτατο όριο κλίσης). Η μετρική Κουτσού et al. (2012) κάνει αυτή την διάκριση για τους νευρώνες που δέχονται μόνο διεγερτικές εισόδους.

Στόχος λοιπόν αυτής της εργασίας είναι να προσαρμόσει αυτή την μετρική για νευρώνες που δέχονται διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους. Συνεπώς, χρειάστηκε να υλοποιηθεί ένα διαφορετικό μοντέλο από αυτό που χρησιμοποίησε στη διατριβή του ο Δρ. Κουτσού.

Αφού επιλέχθηκε και υλοποιήθηκε κάποιο μοντέλο νευρώνα που να δέχεται διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους, ορίστηκαν οι ίδιες παράμετροι με αυτές που υπάρχουν στην διατριβή του Δρ. Κουτσού, με την διαφορά ότι υπάρχουν και παράμετροι που αναφέρονται στις ανασταλτικές εισόδους. Μέσα από προσομοιώσεις

χρησιμοποιώντας τα όρια της μετρικής, διαπιστώθηκε ότι το ανώτατο όριο, που σχετίζεται με τον ανιχνευτή ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας, ήταν αρκετά ψηλό, αφού η κανονικοποιημένη κλίση δεν περιοριζόταν στο πεδίο τιμών $[0,1]$. Επομένως χρειαζόταν να αλλάξει η εξίσωση υπολογισμού της ανώτατης κλίσης.

Έγιναν κάποιες υποθέσεις για το ποια θα είναι η νέα εξίσωση υπολογισμού του ανώτατου ορίου και εφαρμόστηκε στο μοντέλο νευρώνα. Μετά από πολλές προσομοιώσεις του νευρώνα παράχθηκαν κάποια αποτελέσματα. Στην συνέχεια χρειάστηκε να ελεγχθεί η ορθότητα του νέου ορίου ανώτατης κλίσης, για την οποία η κλίση της μεμβράνης πριν από κάθε πυροδότηση να κανονικοποιείται σωστά.

Για τα αποτελέσματα, εξετάστηκαν οι ακραίες περιπτώσεις των εισόδων του νευρώνα, δηλαδή αν οι εισοδοί είναι απόλυτα συγχρονισμένες ή τελείως τυχαίες. Για κάθε ακραία περίπτωση των εισόδων έγιναν προσομοιώσεις για διάφορες αναλογίες διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων. Η παρατήρηση που έγινε σε αυτό το σημείο ήταν ότι ο μέσος όρος της κανονικοποιημένης κλίσης για τις περισσότερες περιπτώσεις ήταν αρκετά χαμηλός. Επίσης, παρατηρήθηκε ότι για προσομοιώσεις όπου οι ανασταλτικές εισοδοί είναι περισσότερες από τις διεγερτικές, ο μέσος όρος της κανονικοποιημένης κλίσης ήταν μεγαλύτερος από τις περιπτώσεις όπου οι διεγερτικές ήταν περισσότερες από τις ανασταλτικές.

Έπειτα έγινε σύγκριση με τα αποτελέσματα της μετρική Κουτσού et al. (2012) και παρουσιάστηκαν αρκετές διαφορές. Η σημαντικότερη διαφορά είναι ότι η παρουσία των ανασταλτικών εισόδων στο μοντέλο οδηγούν τον νευρώνα να λειτουργεί σχεδόν πάντα σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας και μόνο σε ορισμένες περιπτώσεις λειτουργεί στιγμιαία σαν ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας.

Περιεχόμενα

Κεφάλαιο 1. Εισαγωγή

- 1.1 Κίνητρο και στόχος διπλωματικής εργασίας
- 1.2 Μεθοδολογία
- 1.3 Οργάνωση Εργασίας

Κεφάλαιο 2. Υπόβαθρο

- 2.1 Σχετικό Υπόβαθρο
- 2.2 Μοντέλα Νευρώνα
- 2.3 Μετρικές Συγχρονισμού
- 2.4 Μετρική Κουτσού et al. (2012)

Κεφάλαιο 3. Σχεδιασμός και Υλοποίηση

- 3.1 Μεθοδολογία
- 3.2 Προσομοιωτής Brian
- 3.3 Δεδομένα Εισόδου
- 3.4 Τμήμα Επεξεργασίας
- 3.5 Δεδομένα Εξόδου και Επεξεργασία
- 3.6 Υπολογισμός Νέων Ορίων

Κεφάλαιο 4. Αποτελέσματα και Συζήτηση

- 4.1 Εξέταση Ακραίων Περιπτώσεων
- 4.2 Μέγιστη Μέση και Ελάχιστη Κανονικοποιημένη Κλίση
- 4.3 Σύγκριση Κανονικοποιημένης Κλίσης και Συγχρονισμού εισόδων

Κεφάλαιο 5. Συμπεράσματα και Μελλοντική Εργασία

- 5.1 Συμπεράσματα
- 5.2 Μελλοντική Εργασία

Αναφορές

Βιβλιογραφία

Παράρτημα Α

Κεφάλαιο 1

Εισαγωγή

1.1 Κίνητρο και στόχος διπλωματικής εργασίας

1.2 Μεθοδολογία

1.3 Οργάνωση Εργασίας

1.1 Κίνητρο και στόχος της διπλωματική εργασίας

Γίνονται πολλές έρευνες και μελέτες στον τομέα του νευρωνικού κώδικα, με σκοπό την κατανόηση της λειτουργίας του ανθρώπινου εγκεφάλου. Ο τομέας της νευροπληροφορικής με την δημιουργία μοντέλων προσομοιώνει διάφορες ομάδες νευρώνων. Ο νευρωνικός κώδικας μοντελοποιεί τους μηχανισμούς με τους οποίους τα νευρωνικά δίκτυα μετατρέπουν τις διάφορες πληροφορίες σε ακολουθίες από πυροδοτήσεις. Με την υλοποίηση και κατανόηση αυτών των μηχανισμών μπορούμε να καταλάβουμε πως ο εγκεφαλος κωδικοποιεί, αποκωδικοποιεί και επεξεργάζεται τις πληροφορίες.

Μέχρι σήμερα έχουν ανακαλυφθεί δύο λειτουργίες του κάθε νευρώνα. Μπορεί να λειτουργεί σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας (temporal integrator) ή σαν ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας (coincidence detector). Αν οι είσοδοι του νευρώνα έρχονται διαδοχικά χωρίς κάποιο συγχρονισμό, τότε το δυναμικό της μεμβράνης του νευρώνα αυξάνεται σταδιακά. Σε αυτή την περίπτωση ο νευρώνας λειτουργεί σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας. Αν οι είσοδοι του νευρώνα έρχονται ταυτόχρονα τότε το δυναμικό της μεμβράνης μπορεί να αυξηθεί σε πολύ μικρό διάστημα και να πυροδοτήσει. Σε αυτή την περίπτωση ο νευρώνας λειτουργεί σαν ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας. Η διάκριση αυτών των δύο λειτουργιών αποτελεί ένα σημαντικό παράγοντα στην επίλυση του προβλήματος του νευρωνικού κώδικα και σε αυτό θα επικεντρωθεί αυτή η διπλωματική.

Η μετρική Κουτσού et al. (2012) επιτυγχάνει αυτή την διάκριση. Η συγκεκριμένη μετρική, με βάση τον συγχρονισμό των εισόδων του νευρώνα υπολογίζει πόσο αργά ή γρήγορα αυξάνεται το δυναμικό της μεμβράνης. Με τον υπολογισμό της κλίσης του δυναμικού της μεμβράνης, για κάποιο χρονικό διάστημα, πριν από κάθε πυροδότηση, υπολογίζεται ο ρυθμός αύξησης του δυναμικού. Έπειτα υπολογίζονται δύο όρια της κλίσης, όπου το κάθε ένα από αυτά αντιπροσωπεύει την πιο ακραία περίπτωση για να

λειτουργεί ο νευρώνας σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας ή σαν ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας.

Ανάλογα με το ποσοστό συγχρονισμού που υπάρχει στην είσοδο του νευρώνα τόσο πιο απότομη είναι η κλίση του δυναμικού της μεμβράνης, πριν την πυροδότηση. Αντίθετα, όσο πιο μικρό είναι το ποσοστό του συγχρονισμού των εισόδων, τόσο πιο ομαλή είναι η κλίση. Η κλίση για κάθε πυροδότηση κανονικοποιείται στο πεδίο τιμών $[0,1]$ χρησιμοποιώντας τα δύο όρια, που ανέφερα πιο πάνω. Όταν η κανονικοποιημένη κλίση είναι κοντά στο 0 τότε συμπεραίνουμε ότι ο νευρώνας παίρνει τυχαίες εισόδους και λειτουργεί σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας ενώ όταν τείνει προς το 1, τότε ο νευρώνας παίρνει συγχρονισμένες εισόδους και λειτουργεί σαν ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας.

Η μετρική Κουτσού et al. (2012) είναι κατάλληλη για νευρώνες με διεγερτικές εισόδους στο μοντέλο Leaky Integrate-and-Fire. Στην παρούσα έρευνα θα προσαρμοστεί η μετρική για νευρώνες που παίρνουν σαν είσοδο διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους με το μοντέλο Leaky Integrate-and-Fire με διαγωγιμότητες.

Ο αρχικός στόχος αυτής της έρευνας είναι η κατανόηση του μοντέλου Leaky Integrate-and-Fire με διαγωγιμότητες, πως επηρεάζουν το μοντέλο οι διεγερτικές και ανασταλτικές εισοδοί και κατανόηση της μετρικής Κουτσού et al. (2012). Στην συνέχεια, ο στόχος περιλάμβανε την δημιουργία ενός Leaky Integrate-and-Fire Model με διαγωγιμότητες, καθώς επίσης και την εφαρμογή της μετρικής στον νευρώνα. Τέλος χρειάστηκε να γίνουν κάποιες δοκιμές για να αλλάξει η μετρική έτσι ώστε να πληροί τα χαρακτηριστικά και για τις ανασταλτικές εισόδους. Με την επίτευξη του στόχου της εργασίας θα μπορεί να εφαρμοστεί η μετρική σε πιο ρεαλιστικούς νευρώνες όπου δέχονται διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους. Αυτή η εργασία οριστικέ ως συνέχεια κάποιων μερών της διατριβής του Δρ. Κουτσού.

1.2 Μεθοδολογία

Για την επίτευξη του στόχου της διπλωματικής εργασίας, ακολουθήθηκε οι εξής μεθοδολογία.

Αρχικά έγινε μια λεπτομερή βιβλιογραφική μελέτη για την κατανόηση του νευρωνικού κώδικα, όπως και εννοιών που αφορούν την Νευροπληροφορική. Η μελέτη έγινε μέσα από βιβλία, άρθρα, διαλέξεις μαθημάτων και αναζήτηση στο διαδίκτυο. Για την κατανόηση του μοντέλου Integrate-and-Fire με διαγωγιμότητες (Conductance-based Leaky Integrate-and-Fire Model) ήταν εξίσου σημαντική, η οποία εκπληρώθηκε μέσα από βιβλία και άρθρα. Επιπλέον χρειάστηκε να κατανοηθεί η μετρική Κουτσού et al. (2012), η οποία έγινε εξολοκλήρου από την διατριβή του Δρ. Κουτσού.

Στην συνέχεια έγινε υλοποίηση του νευρώνα στην γλώσσα προγραμματισμού Python, με την χρήση της βιβλιοθήκης Brian. Η βιβλιοθήκη Brian είναι ένας προσομοιωτής για νευρώνες και νευρωνικά δίκτυα. Αρχικά, έγινε υλοποίηση του μοντέλου Leaky Integrate-and-Fire με εφαρμογή της μετρικής Κουτσού et al. (2012). Με αυτή την υλοποίηση επιτεύχθηκε η εις βάθος κατανόηση της μετρικής. Έπειτα, υλοποιήθηκε ένας νευρώνας Leaky Integrate-and-Fire με διαγωγιμότητες. Σε αυτό το σημείο, έγινε κατανοητή η επίδραση των διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων στο μοντέλο. Αφού επιτεύχθηκαν αυτές οι εργασίες, χρειάστηκε να γίνουν αλλαγές στην μετρική. Μέσα από κάποιες υποθέσεις και δοκιμές έγιναν διάφορες αλλαγές στα όρια της μετρικής.

Τέλος, έγιναν οι απαραίτητες αλλαγές στην μετρική έτσι ώστε να λειτουργεί για διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους και έγινε πειραματική αξιολόγηση έτσι ώστε η νέα μετρική είναι σωστή με την αλλαγή παραμέτρων.

1.3 Οργάνωση Εργασίας

Η Διπλωματική Εργασία αποτελείται από πέντε κεφάλαια. Το δεύτερο κεφάλαιο ασχολείται με το σχετικό υπόβαθρο, όπως βασικές έννοιες οι οποίες είναι απαραίτητες για την ολοκλήρωση της Διπλωματικής. Επίσης αναφέρεται το μοντέλο νευρώνα που χρησιμοποιήθηκε και μια ανασκόπηση στην μετρική Κουτσού et al. (2012). Το τρίτο κεφάλαιο αναφέρεται στον σχεδιασμό και την υλοποίηση του μοντέλου νευρώνα, όπου γίνεται μια λεπτομερής περιγραφή του τρόπου λειτουργίας του προσομοιωτή Brian, καθώς επίσης του μοντέλου νευρώνα, των εισόδων που δέχεται, την επεξεργασία και τις εξόδους του νευρώνα. Επιπλέον γίνεται και αναφορά στην αλλαγή της μετρικής. Στο τέταρτο κεφάλαιο, υπάρχουν τα αποτελέσματα και συζήτηση της πειραματικής αξιολόγησης. Τέλος στο πέμπτο κεφάλαιο καταγράφονται τα συμπεράσματα. Επιπλέον γίνεται αναφορά για μελλοντική εργασία σε σχέση με αυτή την διπλωματική και τον νευρωνικό κώδικα γενικά.

Κεφάλαιο 2

Υπόβαθρο

2.1 Σχετικό Υπόβαθρο

2.1.1 Νευροπληροφορική

2.1.2 Νευρωνικός Κώδικας

2.1.3 Νευρώνας

2.1.4 Δυναμικό Ενεργείας

2.1.5 Ακολουθίες Δυναμικών Ενεργείας

2.1.6 Χαρακτηριστικά Ακολουθιών Δυναμικών Ενεργείας

2.1.7 Χημικές Συνάψεις

2.1.7.1 Διεγερτικές και Ανασταλτικές Χημικές Συνάψεις

2.2 Μοντέλα Νευρώνα

2.2.1 Μοντέλο Leaky Integrate-and-Fire

2.2.2 Μοντέλο Conductance-based Leaky Integrate-and-Fire

2.3 Μετρικές Συγχρονισμού

2.4 Μετρική Κουτσού et al. (2012)

2.1 Σχετικό Υπόβαθρο

Για την υλοποίηση της διπλωματικής εργασίας χρειάστηκε να γίνει έρευνα σε διάφορα θέματα και ορισμούς της Νευροπληροφορικής.

2.1.1 Ορισμός της Νευροπληροφορικής

Η Νευροπληροφορική είναι ο κλάδος της Πληροφορικής όπου ασχολείται με τα διάφορα πεδία της Νευροεπιστήμης. Σκοπό της είναι να διαχειριστεί, να επεξεργαστεί και να αξιολογήσει τα δεδομένα που προέρχονται από την νευροεπιστήμη. Επιπλέον, η Νευροπληροφορική μπορεί να μοντελοποιήσει την νευρική δραστηριότητα του εγκεφάλου, με την ανάλυση και οργάνωση των πληροφοριών. Η δημιουργία των μοντέλων μπορεί να βοηθήσει στην επιβεβαίωση των διάφορων θεωρημάτων των ερευνητών. Η μοντελοποίηση των νευρώνων του εγκεφάλου γίνεται με την βοήθεια των μαθηματικών, της φυσικής, της ηλεκτρολογίας, της βιολογίας και της ψυχολογίας.

Η Νευροπληροφορική χωρίζεται σε τρεις κατευθύνσεις:

- Η ανάπτυξη και η εφαρμογή υπολογιστικών μεθόδων σε μοντέλα νευρώνων για την μελέτη του εγκεφάλου και της ανθρώπινης συμπεριφοράς.
- Η εφαρμογή εξειδικευμένων μεθόδων όπως βάσεων δεδομένων, για την διαχείριση της τεράστιας ποσότητας και της μεγάλης πολυπλοκότητας των δεδομένων της Νευροεπιστήμης σε όλα τα επίπεδα ανάλυσης.
- Η αξιοποίηση των αποτελεσμάτων από τις μοντελοποιήσεις των νευρώνων και η ανάπτυξη νέων τεχνολογιών που διέπουν τη λειτουργία του εγκεφάλου.

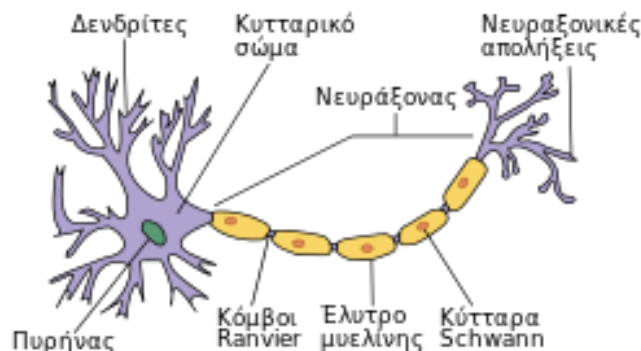
Πιο κάτω θα αναλυθούν κάποιες έννοιες οι οποίες είναι σημαντικές για την Νευροπληροφορική και τον νευρωνικό κώδικα.

2.1.2 Νευρωνικός Κώδικας

Ο άνθρωπος έχει την ικανότητα να βλέπει, να ακούει. Τα αισθητήρια όργανά στέλνουν πληροφορίες στον εγκέφαλο με αποτέλεσμα να ενεργοποιούνται χιλιάδες νευρώνες για την επεξεργασία τους. Οι νευρώνες αυτοί επικοινωνούν μεταξύ τους ανταλλάσσοντας δεδομένα και πληροφορίες σε μορφή ηλεκτρικού ρεύματος μεταβαλλόμενης τάσης. Με την χρήση των ακολουθιών ενεργείας μπορούμε να κωδικοποιήσουμε την πληροφορία που ανταλλάσσεται μεταξύ των νευρώνων. Ο Νευρωνικός κώδικας προσπαθεί να κωδικοποιήσει και να αποκωδικοποιήσει αυτές τις ακολουθίες. Πολλοί ερευνητές που ασχολούνται με το συγκεκριμένο πεδίο προσπαθούν να βρουν αυτή την σύνδεση, αλλά δεν έχει επιτευχθεί ακόμα.

2.1.3 Δομή Νευρώνα

Ο νευρώνας αποτελείται από το κυτταρικό σώμα, τους δενδρίτες, το νευράξονα και τα προσυναπτικά άκρα, όπως δείχνει το σχήμα 2.1. Οι δενδρίτες είναι υπεύθυνοι για την υποδοχή των πληροφοριών. Το σώμα αποτελείται από τον πυρήνα. Ο άξονας είναι υπεύθυνος για την μεταφορά των μηνυμάτων από το σώμα του νευρώνα σε άλλους νευρώνες.



Εικόνα 2.1 Δομή του νευρώνα. (Πηγή: Βικιπαίδεια-Νευρώνας)

Το μήκος του άξονα, σε μερικές περιπτώσεις μπορεί να ξεπεράσει το 1 μέτρο, ενώ η διάμετρος του μπορεί να φτάσει το 0.1 mm. Επιπλέον σε μερικές περιπτώσεις ο άξονας περικλείεται από μυελό για πιο γρήγορη και ασφαλέστερη μεταφορά της

πληροφορίας. Τέλος, υπάρχουν οι νευρικές απολήξεις, όπου περιέχουν τα προσυναπτικά άκρα τα οποία είναι υπεύθυνα για την μετάδοση των μηνυμάτων.

Οι νευρώνες δημιουργούν δίκτυα τα οποία ενώνονται οι νευρικές απολήξεις με τους δενδρίτες άλλων νευρώνων.

2.1.4 Δυναμικό Ενεργείας

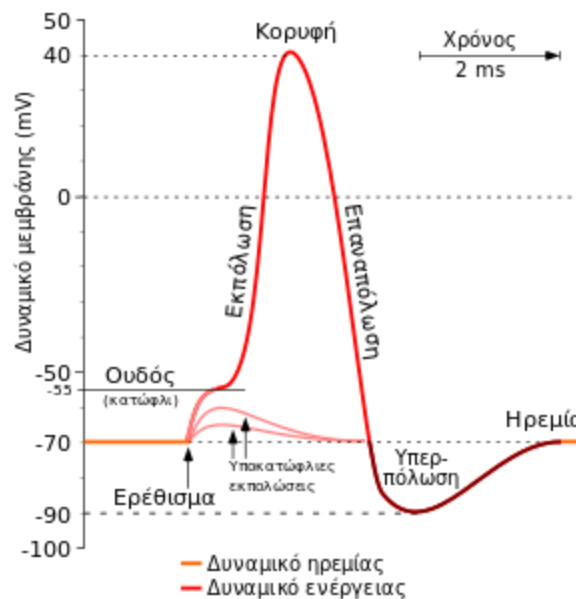
Κατά μήκος της νευρικής μεμβράνης υπάρχει διαφορά δυναμικού. Αυτό συμβαίνει γιατί υπάρχουν περισσότερα αρνητικά φορτισμένα ιόντα στο κέντρο παρά στην εξωτερική επιφάνεια. Τα ιόντα μετακινούνται μέσα στην μεμβράνη. Αυτή η μετακίνηση μπορεί να δημιουργήσει αλλαγές στο δυναμικό της μεμβράνης. Όταν δεν υπάρχει κίνηση των ιόντων τότε η μεμβράνη βρίσκεται σε ηρεμία και συνήθως το δυναμικό της κυμαίνεται από -80 με -40 mV , αναλόγως του νευρώνα.

Το δυναμικό της μεμβράνης διαμορφώνεται όταν τα ιόντα που βρίσκονται μέσα και έξω από αυτήν την διαπερνούν, προκαλώντας ροή ρεύματος. Όταν το δυναμικό μειώνεται, λέμε ότι παρουσιάζει επαναπόλωση ή υπερπόλωση αν η μείωση γίνεται πάνω ή κάτω από το δυναμικό ισορροπίας αντίστοιχα, ενώ όταν αυξάνεται παρουσιάζει εκπόλωση.

Η κίνηση των ιόντων οφείλεται στις εισόδους που προέρχονται από τις συνάψεις και προκαλούν αλλαγές στο δυναμικό της μεμβράνης. Ο νευρώνας συναθροίζει τις διακυμάνσεις του δυναμικού ή ανιχνεύει ταυτόχρονα δυναμικά ενεργείας στο σώμα του και δημιουργεί εκπόλωση ή επαναπόλωση/υπερπόλωση.

Αν η συνάθροιση των διακυμάνσεων ή η συνάθροιση ταυτόχρονων δυναμικών περάσει μια καθορισμένη τιμή (κατώφλι), τότε δημιουργεί δυναμικό ενεργείας. Δηλαδή ο νευρώνας πυροδοτεί. Έπειτα, κανάλια Νατρίου (Na^+) και Καλίου (K^+) ανοίγουν. Τα κανάλια νατρίου ανοίγουν πιο γρήγορα από αυτά του καλίου με αποτέλεσμα να μετακινείται μεγάλος αριθμός ιόντων νατρίου στο εσωτερικό της

μεμβράνης και να γίνεται πιο θετική. Μετά κλείνουν τα κανάλια Νατρίου και ανοίγουν τα κανάλια καλίου. Τα ιόντα καλίου μετακινούνται από το κέντρο προς την περιφέρεια της μεμβράνης, όπου προκαλείται επαναπόλωση και μετά η υπερπόλωση. Λόγω της ύπαρξης του θετικών και αρνητικών ιόντων στην μεμβράνη, το δυναμικό επανέρχεται στην συνέχεια στο δυναμικό ισορροπίας. Σε αυτή τη φάση η μεμβράνη παραμένει σε ηρεμία για ένα μικρό χρονικό διάστημα, όπου αυτό το διάστημα ονομάζεται περίοδος αδράνειας. Έπειτα οι είσοδοι που θα φτάσουν μετά την περίοδο αδράνειας μπορούν να προκαλέσουν πυροδότηση.



Εικόνα 2.2 Δυναμικό Ενέργειας (Πηγή: Βικιπαίδεια-Δυναμικό Ενέργειας)

2.1.5 Ακολουθίες Δυναμικών Ενέργειας

Τα δυναμικά ενέργειας αποτελούν ένα σημαντικό κομμάτι στην επικοινωνία των νευρώνων. Είναι το μέσο με το οποίο μεταφέρεται η πληροφορία. Οι νευρώνες λαμβάνουν σαν είσοδο τα δυναμικά ενέργειας σαν σήματα. Ακολουθώντας ο νευρώνας πυροδοτεί ένα δικό του δυναμικό ενέργειας και μεταφέρεται σε άλλους νευρώνες. Επομένως, ο εγκέφαλος κωδικοποιεί και αποκωδικοποιεί πληροφορίες με την χρήση δυναμικών ενέργειας (Kostal et al., 2007).

Με κάθε ερέθισμα που δέχονται οι νευρώνες, πυροδοτούν δυναμικά ενεργείας με κάποια συχνότητα. Η συχνότητα υπολογίζεται με τον μέσο όρο των πυροδοτήσεων σε ένα συγκεκριμένο χρονικό διάστημα. Αποδείχθηκε μέσα από πολλά πειράματα ότι ο υπολογισμός της συχνότητας πυροδότησης δεν είναι ικανός να περιγράψει την δραστηριότητα του νευρώνα.

Ο ανθρώπινος οργανισμός αντιδρά σε χιλιοστά του δευτερολέπτου όταν λάβει κάποιο ερέθισμα - συγκεκριμένα η αναγνώριση και η αντίδραση σε οπτικά ερεθίσματα μέσα σε διάστημα 400ms. Πρέπει να προηγηθούν πολλά βήματα για την αντίδραση. Αυτός είναι ο λόγος που ο υπολογισμός της συχνότητας πυροδότησης δεν μπορεί να περιγράψει την δραστηριότητα των νευρώνων.

Οι νευρώνες εξαπολύουν δυναμικά ενεργείας με κάποια συχνότητα αφού δεχθούν κάποιο ερέθισμα. Με τις πυροδοτήσεις του νευρώνα δημιουργείται στην έξοδο του μια ακολουθία από δυναμικά ενεργείας, η οποία θα είναι και η είσοδος που θα δοθεί σε κάποιο άλλο νευρώνα. Για την ακολουθία δυναμικών ενεργείας που δημιουργείται στην έξοδο του νευρώνα, χρησιμοποιείται ο αγγλικός όρος spike train, ενώ για τα διαστήματα μεταξύ των δυναμικών ενεργείας που παράγονται σε τέτοιου είδους ακολουθίες, χρησιμοποιείται ο αγγλικός όρος Interspike Intervals (ISIs).

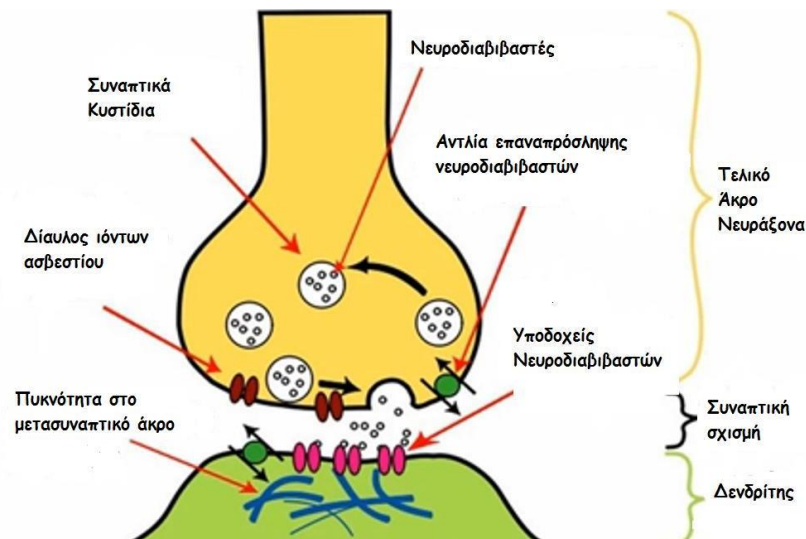
2.1.6 Χαρακτηριστικά Ακολουθιών Δυναμικών Ενεργείας

Οι ακολουθίες δυναμικών ενεργείας διαφέρουν μεταξύ τους ως προς το μήκος τους, την συχνότητα τους και την απόσταση μεταξύ δύο διαδοχικών δυναμικών ενεργείας. Επιπλέον σημαντικό χαρακτηριστικό είναι η μεταβλητότητα μεταξύ των διαστημάτων των δυναμικών ενεργείας. Ο όρος μεταβλητότητα προσδιορίζει την αλλαγή της απόστασης των διαστημάτων μεταξύ των ακολουθιών ως προς τον χρόνο. Το είδος της κάθε πληροφορίας αλλάζει την μεταβλητότητα των ακολουθιών ενεργείας. Η μεταβλητότητα έχει μεγάλο αντίκτυπο στην κωδικοποίηση και αποκωδικοποίηση των πληροφοριών.

Ακόμη, κύριο χαρακτηριστικό των ακολουθιών δυναμικών ενεργείας είναι και ο συγχρονισμός των εισόδων. Πολλοί ερευνητές μελέτησαν διάφορες μετρικές που σχετίζονται με τον συγχρονισμό των εισόδων.

2.1.7 Χημικές Συνάψεις

Συνάψεις είναι οι συνδέσεις των βιολογικών νευρώνων και είναι το μέσο επικοινωνίας τους. Επιτρέπουν στο κεντρικό νευρικό σύστημα να σχηματίσει κυκλώματα τα οποία είναι υπεύθυνα για τον τρόπο αντίληψης και σκέψης του κάθε ανθρώπου καθώς επίσης και τον έλεγχο των υπόλοιπων οργάνων του σώματος. Μια χημική σύναψη παίρνει πληροφορίες από ένα προσυναπτικό κύτταρο και τις μεταφέρει σε ένα μετασυναπτικό. Το προσυναπτικό τερματικό βρίσκεται στον εσωτερικό του άξονα του προσυναπτικού νευρώνα και περιέχει νευροδιαβιβαστές που περικλείονται σε μικρά σακουλάκια, τα συναπτικά κυστίδια. Στη εικόνα 2.3 παρουσιάζεται η διαδικασία δημιουργίας μιας χημικής σύναψης.



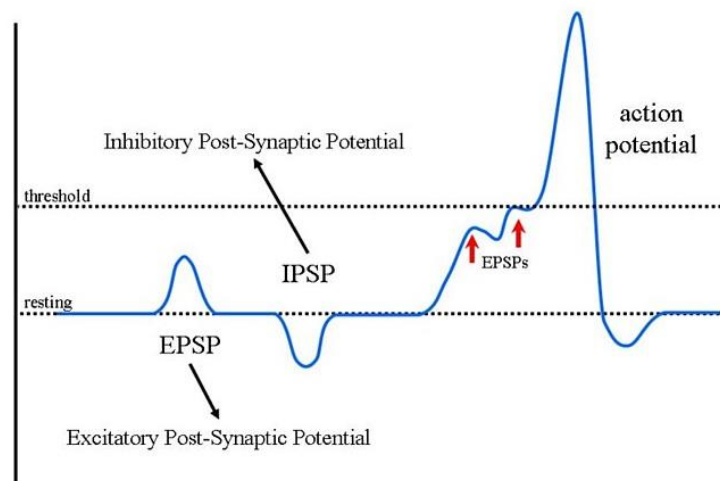
Εικόνα 2.3 Χημική σύναψη. Στην προσυναπτική περιοχή (κίτρινο χρώμα) υπάρχουν οι νευροδιαβιβαστές μέσα στα συναπτικά κυστίδια. Η εμφάνιση ασβεστίου προκαλεί το σπάσιμο των κυστιδίων και οι νευροδιαβιβαστές μεταφέρονται στην συναπτική σχισμή όπου δεσμεύονται από τους υποδοχείς της μετασυναπτικής περιοχής (πράσινο χρώμα). Έπειτα διαπερνούν την μεμβράνη όταν ανοίξουν οι διάλυλοι επικοινωνίας.

(Πηγή: www.foundalis.com)

Η διαδικασία είναι η εξής: Πολλά δυναμικά ενεργείας έρχονται από τον άξονα του νευρώνα και φτάνουν στην προσυναπτική περιοχή. Η ροή των δυναμικών ενεργείας ανεβάζει τα επίπεδα ασβεστίου στην προσυναπτική περιοχή, η οποία προκαλεί την διάχυση των νευροδιαβιβαστών από τα συνοπτικά κυστίδια. Οι νευροδιαβιβαστές μαζεύονται στο κάτω μέρος του προσυναπτικού τερματικού και προσκολλώνται στους υποδοχείς της μετασυναπτικής περιοχής με σκοπό να διαπεράσουν την μεμβράνη.

2.1.7.1 Διεγερτικές και Ανασταλτικές Χημικές Συνάψεις

Οι διεγερτικές συνάψεις ανοίγουν δίαυλους κατιόντων (Na^+ ή Ca^{++}) όπου επιτρέπουν την εισροή θετικού ρεύματος. Το αποτέλεσμα είναι να υπάρξει διεγερτικό μετασυναπτικό δυναμικό στην μεμβράνη (Excitatory Postsynaptic Potential - EPSP)



Εικόνα 2.4 Διεγερτικό και Ανασταλτικό Μετασυναπτικό δυναμικό
(Πηγή: www.lookfordiagnosis.com)

Στις ανασταλτικές συνάψεις, η ενεργοποίηση υποδοχέων οδηγεί στην διάνοιξη ιοντικών καναλιών που επιτρέπουν την εισροή αρνητικών φορτισμένων ιόντων καλίου (K^+) ή χλωρίου (Cl^-), προκαλώντας ανασταλτικό μετασυναπτικό δυναμικό (Inhibitory Postsynaptic Potential - IPSP)

2.2 Μοντέλα Νευρώνων

Ο Νευρωνικός κώδικας χρησιμοποιεί μοντέλα για τον πειραματισμό και προσομοίωση νευρώνων του εγκεφάλου. Είναι ένας εύκολος και γρήγορος τρόπος για την εκπλήρωση διάφορων ερευνών και μελετών σε αυτό τον τομέα. Υπάρχουν πολλά μαθηματικά μοντέλα νευρώνων. Ένα από τα πιο διαδομένα είναι το μοντέλο Leaky Integrate-and-Fire, το οποίο δίνει το δυναμικό της μεμβράνης κατά προσέγγιση και είναι αρκετά ευέλικτο.

2.2.1 Μοντέλο Leaky Integrate-and-Fire (LIF)

Για την μοντελοποίηση διάφορων νευρώνων του εγκεφάλου υλοποιήθηκαν ρεαλιστικά μοντέλα όπου οι ερευνητές μπορούν να χρησιμοποιήσουν για πειραματικούς σκοπούς. Το Leaky Integrate-and-Fire Model του Louis Lapicque (1907) είναι ένα από τα πιο απλά νευρωνικά μοντέλα, αλλά ένα από τα πιο διαδεδομένα μοντέλα. Στην πιο απλή του μορφή ένας νευρώνας που χαρακτηρίζετε από το συγκεκριμένο μοντέλο με είσοδο $I(t)$ ορίζετε από την εξής εξίσωση:

$$\tau_m \frac{dV}{dt} = -V(t) + V_{rest} + RI(t) \quad (2.1)$$

Όπου:

- τ_m είναι η χρονική σταθερά του μοντέλου. Ισούται με $R * C \approx 10ms$
- $V(t)$ είναι το δυναμικό της μεμβράνης την χρονική στιγμή t
- V_{rest} είναι το δυναμικό ισορροπίας
- R είναι η αντίσταση

Το μοντέλο λειτουργεί με βάση τους πιο κάτω κανόνες

- i. όταν το δυναμικό της μεμβράνης ξεπεράσει το δυναμικό του κατωφλίου, τότε ο νευρώνας πυροδοτεί ένα δυναμικό ενεργείας
- ii. Το δυναμικό της μεμβράνης επιστρέφει την τιμή του στο δυναμικό ισορροπίας μετά από μια πυροδότηση.

2.2.2 Μοντέλο Conductance-based Leaky Integrate-and-Fire (CB-LIF)

Η μοντελοποίηση του νευρώνα για την διπλωματική υλοποιήθηκε με το μοντέλο Leaky Integrate-and-Fire model με διαγωγιμότητες.

Αυτό το μοντέλο έχει βάση το LIF μοντέλο με την διαφορά ότι προστίθενται κάποιες διαγωγιμότητες στις εισόδους που δέχεται. Με αυτή την ιδιότητα, ο νευρώνας μπορεί να λάβει σαν εισόδους διεγερτικά και ανασταλτικά δυναμικά ενεργείας, αλλά μπορεί περιορίσει τις διακυμάνσεις που μπορεί να πάρει το δυναμικό της μεμβράνης σε ένα συγκεκριμένο πεδίο τιμών. Θέτονται δύο τιμές, μια για τα ανασταλτικά και μια για τα διεγερτικά δυναμικά που ονομάζονται ανάστροφα δυναμικά (reversal potential). Η εξίσωση που ορίζει το μοντέλο είναι η εξής:

$$\frac{dV}{dt} = \frac{g_{leak} * (V_{rest} - V(t)) + g_{exc}(t) * (E_{exc} - V(t)) + g_{inh}(t) * (E_{inh} - V(t))}{C} \quad (2.2)$$

Όπου:

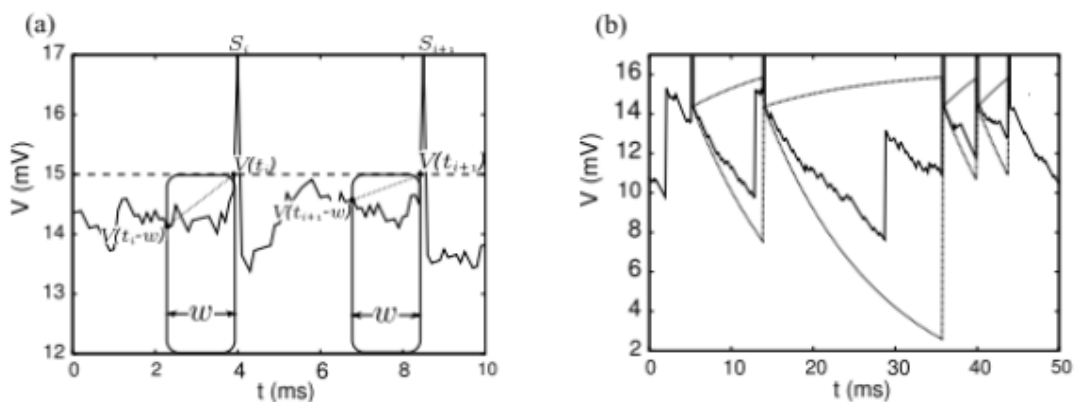
- E_{exc} ορίζεται ως το ανάστροφο δυναμικό για τις διεγερτικές εισόδους
- E_h ορίζεται ως το ανάστροφο δυναμικό για τις ανασταλτικές εισόδους
- $g_{exc}(t)$ ορίζεται η συναπτική διαγωγιμότητα για τις διεγερτικές εισόδους την χρονική στιγμή t
- $g_{inh}(t)$ ορίζεται η συναπτική διαγωγιμότητα για τις ανασταλτικές εισόδους την χρονική στιγμή t
- g_{leak} ορίζεται η σταθερή διαγωγιμότητα της ροής του νευρώνα
- C ορίζεται η πυκνότητα του νευρώνα

2.3 Μετρικές Συγχρονισμού

Υπάρχουν αρκετές έρευνες που σχετίζονται με τον συγχρονισμό των εισόδων που δέχεται ένας νευρώνας και το τρόπο λειτουργίας του. Το 1996 οι Aertsen, Diesmann & Gewaling έδειξαν ότι όσο πιο ψηλός είναι ο συγχρονισμός των εισόδων ενός νευρώνα τόσο πιο γρήγορη ανταπόκριση έχει ο νευρώνας, αλλά και μεγαλύτερη πιθανότητα ανταπόκρισης, δύο χαρακτηριστικά που ενδεικνύουν ανίχνευση ταυτόχρονων εισόδων. Το 2003 οι Rudolph & Destexhe υποστήριξαν ότι ο η αναλογία του συγχρονισμού των εισόδων ενός νευρώνα επηρεάζει τον τρόπο λειτουργίας του. Έπειτα το 2008 οι Goedeke & Diesman απέδειξαν ότι η απόκριση ενός νευρώνα σε συγχρονισμένες εισόδους σχετίζεται με την παράγωγο του δυναμικού της μεμβράνης, δηλαδή την κλίση του δυναμικού της μεμβράνης. Αυτή η ανακάλυψή είναι πολύ σημαντική γιατί ασχολείται με ολόκληρη την πορεία του δυναμικού της μεμβράνης και μας δίνει την δυνατότητα να την παρακολουθήσουμε με περισσότερη λεπτομέρεια αλλά και να συμπεράνουμε περισσότερά. Η μετρική Κουτσού et al. (2012) χρησιμοποιεί την παράγωγο του δυναμικού της μεμβράνης για να μελετήσει την σχέση μεταξύ μεμβρανικού δυναμικού και συγχρονισμού των εισόδων σε διάφορους νευρώνες.

2.4 Μετρική Κουτσού et al. (2012)

Η μετρική Κουτσού et al. (2012) υπολογίζει κατά πόσο ο συγχρονισμός των εισόδων επέφερε πυροδοτήσεις στο νευρώνα και συμπερασματικά την λειτουργία του νευρώνα την συγκεκριμένη χρονική στιγμή. Αποδείχτηκε συσχέτιση μεταξύ του συγχρονισμού των εισόδων με τις δύο λειτουργίες του μετασυναπτικού νευρώνα από τους Kisley & Gerstein το 1999. Υπάρχουν δύο περιπτώσεις όπου μπορούν να προκαλέσουν πυροδότηση σε ένα νευρώνα. Η πρώτη περίπτωση είναι αν μια πυροδότησή προκληθεί από πλήρη συγχρονισμό των εισόδων, τότε το δυναμικό της μεμβράνης από μια χαμηλή τιμή θα ανεβεί σε μικρό χρονικό διάστημα στη τιμή του κατωφλίου. Επομένως, ο νευρώνας στην συγκεκριμένη περίπτωση ανιχνεύει τις ταυτόχρονες εισόδους για να πυροδοτήσει. Η άλλη περίπτωση είναι το δυναμικό της μεμβράνης να ανεβαίνει σταθερά λόγω του ερχομού ελάχιστου αριθμού συγχρονισμένων εισόδων κατά το πέρασμα του χρόνου, τότε ο νευρώνας προέβη σε πυροδότηση λόγω της συνάθροισης πολλών εισόδων στο χρόνο.



Εικόνα 2.5 α. Υπολογισμός της κλίσης στο παράθυρο συμπτώσεων β. Υπολογισμός μέγιστου και ελάχιστου ορίου κλίσης (Πηγή: Διατριβή Κουτσού et al. (2012))

Στην μετρική υπολογίζεται η μέση αλλαγή του δυναμικού της μεμβράνης σε ένα διάστημα w πριν από κάθε πυροδότηση. Η συγκεκριμένη κλίση συσχετίζεται με τον βαθμό συγχρονισμού στις εισόδους και την λειτουργία του νευρώνα με τον ορισμό δύο ακραίων περιπτώσεων. Η πρώτη περίπτωση είναι όταν οι είσοδοι έρχονται με

τελείως τυχαίο ρυθμό. Σε αυτή την περίπτωση η κλίση έχει την κατώτατη τιμή γιατί ο νευρώνας συναθροίζει τις εισόδους. Η άλλη περίπτωση είναι όταν οι εισοδοί βρίσκονται σε απόλυτο συγχρονισμό και η κλίση έχει την πιο ψηλή τιμή. Μετά τον υπολογισμό της κατώτατης και ανώτατης τιμής, η κλίση της παρούσας πυροδότησης μπορεί να κανονικοποιηθεί στο διάστημα $[0,1]$.

Η εξίσωση υπολογισμού της κλίσης του δυναμικού της μεμβράνης πριν από κάθε πυροδότηση είναι η εξής:

$$m_i = \frac{V(t_i) - V(t_i - w)}{w} \quad (2.3)$$

Όπου:

- $V(t)$ είναι το δυναμικό της μεμβράνης την χρονική στιγμή t
- w είναι το χρονικό παράθυρο

Η κατώτατη κλίση που αναφέρεται στην περίπτωση όπου το δυναμικό αυξάνεται ομαλά υπολογίζεται με τον εξής τρόπο:

$$L_i = \frac{V_{th} - (V_{rest} + I(1 - e^{-\frac{\Delta t_i - w}{\tau_m}}))}{w} \quad (2.4)$$

Όπου:

- Δt_i ορίζεται ως το διάστημα πριν το i -οστό δυναμικό ενεργείας
- V_{th} ορίζεται ως το δυναμικό κατωφλίου
- V_{rest} ορίζεται ως το δυναμικό ισορροπίας
- τ_m χρονική σταθερά
- I ορίζεται ως το σταθερό ρεύμα εισόδου που χρειάζεται για να πυροδοτήσει ο νευρώνας στο χρονικό διάστημα Δt_i .

Το I υπολογίζεται με τον εξής τύπο:

$$I = \frac{V_{th} - V_{rest}}{1 - e^{-\frac{\Delta t_i}{\tau_m}}} \quad (2.5)$$

Η ανώτατη κλήση που υποδεικνύει την περίπτωση ότι το δυναμικό ανεβαίνει από το χαμηλότερο δυναμικό που μπορεί να φτάσει η μεμβράνη μέχρι το κατώφλι σε χρόνο w , υπολογίζεται με τον εξής τρόπο.

$$U_i = \frac{V_{th} - V_{rest}}{w} \quad (2.6)$$

Μπορούμε να συμπεράνουμε ότι το κατώτατο όριο αλλάζει από πυροδότηση σε πυροδότηση, αφού είναι αντιστρόφως ανάλογο του ISI της κάθε πυροδότησης, ενώ το ανώτατο όριο παραμένει πάντα σταθερό. Αυτά τα όρια ισχύουν για το μοντέλο Leaky Integrate-and-Fire με διεγερτικές εισόδους.

Τα δύο όρια υπολογίζονται για να κανονικοποιηθεί η κλήση του δυναμικού της μεμβράνης στο διάστημα $[0,1]$, η οποία παρουσιάζει κατά πόσο η πυροδότηση προέκυψε από απλή συνάθροιση τυχαίων εισόδων ή από ανίχνευση ταυτόχρονων εισόδων. Η κανονικοποίηση γίνεται με τον εξής υπολογισμό:

$$M_i = \frac{m_i - L_i}{U_i - L_i} \quad (2.7)$$

Το χρονικό παράθυρο w παίζει σημαντικό ρόλο στην μετρική. Μέσα στο χρονικό διάστημα w υπολογίζονται πόσα δυναμικά ενεργείας εισόδου είναι συγχρονισμένα. Όσο πιο μικρό είναι το παράθυρο τόσο πιο ακριβής είναι η έννοια του συγχρονισμού των εισόδων. Η μετρική Κουτσού et al. (2012) χρησιμοποιεί παράθυρο $2ms$, για τον λόγο ότι η χρονική σταθερά είναι $10 - 20ms$, το παράθυρο μήκους $1 - 3ms$ θεωρείται κατάλληλη χρονικό πλαίσιο (Gerstner et al, 1996).

Η μετρική υπολογίζει τον σχετικό συγχρονισμό που προκάλεσε την πυροδότηση. Η τιμή του δυναμικού της μεμβράνης στην αρχή του παραθύρου επηρεάζει το τελικό αποτέλεσμα. Όσο πιο μεγάλη είναι η τιμή τόσο πιο μικρή θα είναι η κλίση και συνεπώς τόσο πιο κοντά στο 0 θα βρίσκετε η κανονικοποιημένη κλίση, δηλαδή ο νευρώνας συναθροίζει δυναμικά.

Κεφάλαιο 3

Σχεδιασμός και Υλοποίηση

3.1 Μεθοδολογία

3.2 Προσομοιωτής Brian

3.3 Δεδομένα Εισόδου

3.4 Τμήμα Επεξεργασίας

3.5 Δεδομένα Εξόδου και Επεξεργασία

3.6 Υπολογισμός Νέων Ορίων

3.1 Μεθοδολογία

Ο σκοπός της διπλωματικής εργασίας είναι να μετατραπεί η μετρική Κουτσού et al. (2012) έτσι ώστε να μπορεί να εφαρμοστεί σε νευρώνες που δέχονται διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους. Προφανώς, αρχικά χρειάστηκε να υλοποιηθεί η μετρική συγχρονισμού όπως αναγράφεται στην διατριβή του Δρ. Κουτσού και να εφαρμοστεί στο μοντέλο Conductance-based Leaky Integrate-and-Fire.

Το πρώτο βήμα στην υλοποίηση του νευρώνα ήταν να γίνει εκμάθηση της γλώσσας προγραμματισμού Python καθώς επίσης και του προσομοιωτή Brian, όπου έγινε η υλοποίηση. Επιλέχτηκαν αυτά τα εργαλεία λόγω του ότι είναι εύκολα στην εκμάθηση και έχουν πολλές δυνατότητες στην προσομοίωση νευρωνικών δικτύων.

Στην συνέχεια χρειάστηκε να μελετηθεί το μοντέλο Conductance-based Leaky Integrate-and-Fire και πως αντιδρά για διάφορες εισόδους. Το συγκεκριμένο μοντέλο συμπεριφέρεται με διαφορετικό τρόπο, από ότι ένα απλό Leaky Integrate-and-Fire. Οι είσοδοι που δέχεται το μοντέλο μπορεί να είναι ανασταλτικές ή διεγερτικές, καθώς επίσης συγχρονισμένες ή τυχαίες. Συνεπώς χρειάστηκαν να γίνουν πολλές προσομοιώσεις του νευρώνα για όλες τις πιθανές εισόδους που μπορεί να δεχτεί σαν είσοδο. Επιπλέον, χρειάστηκε να γίνουν πειραματισμοί για τις τιμές των παραμέτρων που χαρακτηρίζουν τον νευρώνα. Με βάση τις ακολουθίες δυναμικών που παρήγαγε ο νευρώνας σαν έξοδο, δημιουργήθηκε μια γενική εικόνα του τρόπου λειτουργίας του νευρώνα.

Μετά την κατανόηση του τρόπου λειτουργίας του νευρώνα, χρειάστηκε να υλοποιηθεί η μετρική Κουτσού et al. (2012). Όπως αναγράφεται και στο Κεφάλαιο 2.4, η μετρική δημιουργεί μια συσχέτιση μεταξύ της κλίσης του δυναμικού ενεργείας και στο συγχρονισμό των εισόδων που δέχεται ο νευρώνας. Πιο συγκεκριμένα, αν υπάρχει γνώση της τροχιάς του δυναμικού ενεργείας της μεμβράνης, με την εφαρμογή της μετρικής μπορεί να υπολογιστεί ο συγχρονισμός που είχαν οι είσοδοι

που προκάλεσαν την κάθε πυροδότηση καθώς επίσης και τον τρόπο λειτουργίας του νευρώνα την δεδομένη στιγμή.

Η μετρική, με βάση την κανονικοποιημένη κλίση της μεμβράνης, υπολογίζει το ζητούμενο της μετρικής, η οποία υπολογίζεται για ένα χρονικό παράθυρο w , πριν από κάθε πυροδότηση. Η κλίση κανονικοποιείται με την βοήθεια δύο ορίων που υπολογίζονται πριν από κάθε πυροδότηση. Οι εξισώσεις των δύο ορίων καταγράφονται στο Κεφάλαιο 2.4.

Μετά την εφαρμογή της μετρικής στο μοντέλο που χρησιμοποιήθηκε σε αυτή την μελέτη, διαπιστώθηκε ότι τα δύο αυτά όρια δεν δουλεύουν σωστά, για τον λόγο ότι αφορούν νευρώνες που παίρνουν σαν είσοδό μόνο διεγερτικά σήματα. Επομένως χρειάστηκε να υπολογιστούν νέα όρια. Συγκεκριμένα το όριο που είχε πρόβλημα ήταν το ανώτατο. Στο Κεφάλαιο 3.6 παρουσιάζεται αναλυτικά το πρόβλημα και ο νέος υπολογισμός του ορίου.

Μετά τον υπολογισμό των νέων ορίων, έγιναν διάφορες προσομοιώσεις του νευρώνα με διαφορετικές παραμέτρους εισόδων καθώς και παραμέτρους του νευρώνα, με σκοπό την πειραματική αξιολόγηση και ορθότητα του νέου ορίου.

3.2 Προσομοιωτής Brian

Η Brian είναι μια βιβλιοθήκη ανοικτού κώδικα στην Python για την ανάπτυξη προσομοιώσεων στα νευρωνικά δίκτυα. Δημιουργήθηκε από τους Romain Brette και Dan Goodman στο École Normale Supérieure στο Παρίσι. Η βιβλιοθήκη είναι ένα εύκολο εργαλείο στην μάθηση και χρήση με πολύ προχωρημένες δυνατότητες και εργαλεία ανάπτυξης.

Με την χρήση της Brian, με πολύ εύκολο τρόπο μπορείς να δημιουργήσεις μοντέλα νευρώνων και συνάψεων χρησιμοποιώντας μόνο την διαφορική μαθηματική εξίσωση που τα ορίζει. Επιπλέον έχεις την δυνατότητα να αλλάξεις παραμέτρους και να ορίσεις διαφορετικά είδη εισόδων. Πολλά από τα μοντέλα νευρώνων που προτάθηκαν από πολλούς ερευνητές είναι υλοποιημένα και οι χρήστες μπορούν πολύ εύκολα να τα εισάγουν στο πρόγραμμά τους με μόνο μια εντολή. Με αυτή την λειτουργία, δίνεται η δυνατότητα στους ερευνητές να ασχοληθούν περισσότερο με τις λεπτομέρειες του νευρώνα, παρά με την υλοποίηση του. Έπειτα έχεις την δυνατότητα να παρουσιάσεις τις εξόδους του δικτύου με γραφικές παραστάσεις.

Η δημιουργία ενός νευρωνικού δικτύου έχει σχεδόν πάντα ένα σταθερό πρότυπο. Αρχικά, πρέπει να γίνει εισαγωγή του πακέτου Brian. Έπειτα, ορίζονται οι παράμετροι και η εξίσωση του μοντέλου νευρώνα. Στην συνέχεια δημιουργείται μια ομάδα από νευρώνες με την εντολή `NeuronGroup`, καθώς επίσης μπορούν να δημιουργηθούν συνάψεις με την εντολή `Connection`. Επιπλέον, με την βοήθεια των εντολών `SpikeMonitor` και `StateMonitor` γίνεται καταγραφή της δραστηριότητας των νευρώνων και των εξόδων τους. Τέλος γίνεται το τρέξιμο της προσομοίωσης με την εντολή `run`. Αυτή είναι η βασική ιδέα πίσω από μια προσομοίωση. Μετά το τέλος της προσομοίωσης ο χρήστης μπορεί να παρουσιάσει σε γραφικές παραστάσεις τις εξόδους ή αποτελέσματα που θέλει να εξετάσει. Στην εικόνα 3.1 υπάρχει ένα παράδειγμα κώδικα, μαζί με τα αποτελέσματα που παράγει.

```

# Εισαγωγή της βιβλιοθήκης BRIAN
from brian import *

# Ορισμός παραμέτρων και εξισώσεων
eqs = """
    dv/dt = (ge + gi - (v + 49 * mV)) / (20 * ms) : volt
    dge/dt = -ge / (5*ms) : volt
    dgi/dt = -gi / (10*ms) : volt
"""

# Δημιουργία νευρωνικού δικτύου
P = NeuronGroup (4000, eqs, threshold = ' v > -50*mV',
                 reset = ' v = -60*mV' )
P.v = -60*mV + 10*mV * rand( len(P) )
Pe = P.subgroup(32000)
Pi = P.subgroup(800)

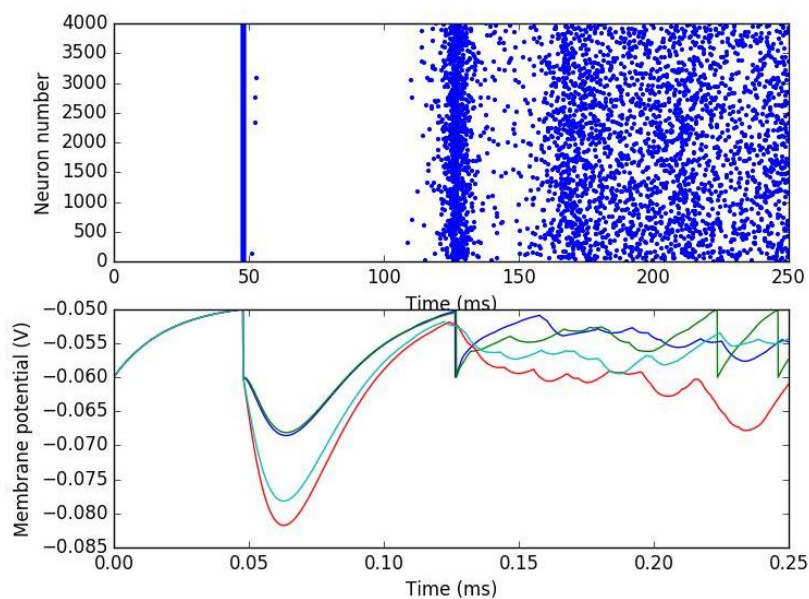
# Δημιουργία συνάψεων
Ce = Connection (Pe, P, 'ge', weight=1.62*mV, sparseness = 0.02)
Ci = Connection (Pi, P, 'gi', weight=-9*mV, sparseness = 0.02)

# Καθορισμός παραμέτρων που θα καταγραφούν,
Spikemonitor = SpikeMonitor(P)
Statemonitor = StateMonitor(P, 'v', record = range(4))

# Τρέξιμο προσομοίωσης
run (250*ms)

# Ανάλυση και δημιουργία γραφικών παραστάσεων
subplot(211)
raster_plot(Spikemonitor)
subplot(212)
Statemonitor.plot()
show()

```



Εικόνα 3.1 Κώδικας Brian και αποτελέσματα εκτέλεσης

3.3 Δεδομένα Εισόδου

Υπάρχουν δύο τύποι εισόδων στο νευρώνα. Η πρώτη ομάδα είναι οι διεγερτικές είσοδοι, οι οποίοι έχουν την ιδιότητα να αυξάνουν το δυναμικό της μεμβράνης, ενώ η άλλη ομάδα εισόδων είναι οι ανασταλτικές είσοδοι, οι οποίοι χαμηλώνουν το δυναμικό της μεμβράνης. Η κάθε είσοδος μεταβάλλει το δυναμικό της μεμβράνης με μια συγκεκριμένη τιμή, το συναπτικό βάρος.

Όλες οι είσοδοι που δέχεται ο νευρώνας εξαρτώνται από την μεταβλητή S_{in} (Διάνυσμα S_{in} , Παράρτημα A), η οποία αντιπροσωπεύει το ποσοστό των συγχρονισμένων εισόδων του νευρώνα. Το υπόλοιπο ποσοστό των εισόδων είναι τυχαίες. Επίσης για τις συγχρονισμένες εισόδους υπάρχει και η μεταβλητή σ (Διάνυσμα σ , Παράρτημα A) η οποία προσθέτει ένα θόρυβο στις συγχρονισμένες εισόδους. Στην εικόνα 3.2 παρουσιάζονται δύο παραδείγματα εισόδων για διαφορετικές τιμές S_{in} και σ . Το S_{in} και σ εφαρμόζονται με την ίδια τιμή για τις διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους.

Όλες οι τυχαίες είσοδοι δημιουργούνται με την εντολή από την βιβλιοθήκη Brian `PoissonGroup(N, rates)` (Διανύσματα `RandGroup_e` και `RandGroup_i`, Παράρτημα A). Αυτή η συνάρτηση δημιουργεί μια Poisson ακολουθία δυναμικών ενεργείας με N πυροδοτήσεις (Διανύσματα `Nrand_e` και `Nrand_i`, Παράρτημα A) με συχνότητα `rates` (Διανύσματα `fe` και `fi`, Παράρτημα A).

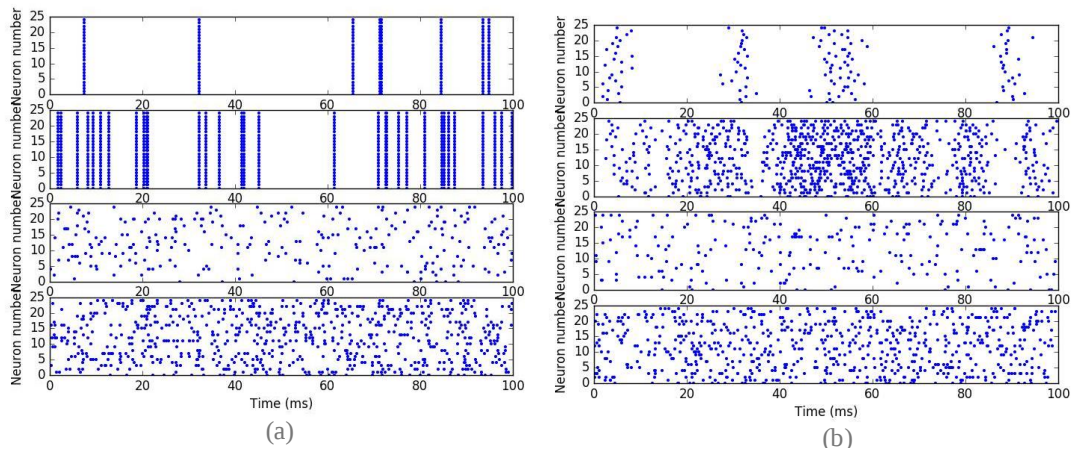
Οι συγχρονισμένες είσοδοι δημιουργούνται με την συνάρτηση `PulsePacket(t, N, sigma)`, όπου δημιουργεί μια ακολουθία δυναμικών ενεργείας που έρχονται συγχρονισμένα με γκαουσιανή κατανομή (Διανύσματα `pp_e` και `pp_i`, Παράρτημα A). Η ακολουθία περιέχει N πυροδοτήσεις (Διανύσματα `Nsync_e` και `Nsync_i`, Παράρτημα A) όπου φτάνουν την χρονική στιγμή `t`. Η τιμή `sigma` (σ) ορίζει την τιμή θορύβου στον συγχρονισμό των εισόδων. Στην συνέχεια η εντολή `SpikeGeneratorGroup(N, pulsePackets)` (Διανύσματα `SyncGroup_e`

και `SyncGroup_i`, Παράρτημα Α) παίρνει σαν είσοδο όλα τα `PulsePacket` που δημιουργήθηκαν και τα βάζει σαν είσοδο στον νευρώνα.

Για κάθε προσομοίωση που το S_{in} είναι μεγαλύτερο ή ίσο του 0 και μικρότερο ή ίσο του 1, δημιουργούνται δύο `PoissonGroup`, ένα για τις διεγερτικές και ένα για τις ανασταλτικές ακολουθίες δυναμικών ενεργείας. Επίσης δημιουργούνται δύο `SpikeGeneratorGroup`, για τον ίδιο σκοπό με τα `PoissonGroup`. Σε κάθε ένα από τα Groups εφαρμόζονται οι παράμετροι που εμφανίζονται στον πίνακα 3.1. Όταν το S_{in} είναι ίσο με 0, τότε δημιουργούνται μόνο δύο `PoissonGroup`, ενώ όταν ισούται με 1, δημιουργούνται μόνο δύο `SpikeGeneratorGroup`.

Παράμετροι	Περιγραφή	CB-LIF
S_{in}	Ποσοστό Συγχρονισμού Εισόδων	0 – 1
σ	Τιμή Θορύβου στις Συγχρονισμένες Εισόδους	0 – 4
N_{exc}	Αριθμός Διεγερτικών Εισόδων	100 – 1000
N_{inh}	Αριθμός Ανασταλτικών Εισόδων	0 – 900
f_{exc}	Συχνότητα Διεγερτικών Εισόδων	50 – 300 Hz
f_{inh}	Συχνότητα Ανασταλτικών Εισόδων	50 – 300 Hz
w_{exc}	Συναπτικό Βάρος για Διεγερτικές Εισόδους	0.5 nSiemens
w_{inh}	Συναπτικό Βάρος για Ανασταλτικές Εισόδους	0.5 nSiemens

Πίνακας 3.1 Τιμές Παραμέτρων των Εισόδων του Νευρώνα



Εικόνα 3.2 (α) Χρονικές στιγμές εισόδων του νευρώνα με $S_{in} = 0.5$ και $\sigma = 0$. Στην πρώτη γραφική αναπαριστούν οι διεγερτικές συγχρονισμένες, στην δεύτερη οι ανασταλτικές συγχρονισμένες, στην τρίτη οι διεγερτικές τυχαίες και στην τέταρτη οι ανασταλτικές τυχαίες. (β) Χρονικές στιγμές εισόδων του νευρώνα με $S_{in} = 0.5$ και $\sigma = 2$. Οι γραφικές αναπαριστούν τα ίδια δεδομένα με το (α).

3.4 Τμήμα Επεξεργασίας

Ένα από τα πιο βασικά κομμάτια της μελέτης είναι το τμήμα επεξεργασίας, όπου γίνεται η υλοποίηση του μοντέλου του νευρώνα. Με κάθε είσοδο που δέχεται ο νευρώνας, υπάρχει αλλαγή στο δυναμικό της μεμβράνης.

Στα πλαίσια της έρευνας χρειάστηκε να υλοποιηθεί το μοντέλο νευρώνα Conductance-Based Leaky Integrate-and-Fire. Το συγκεκριμένο μοντέλο δέχεται διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους, οι οποίες έχουν την μορφή διαγωγιμοτήτων. Η επιλογή αυτού του μοντέλου έγινε για να μπορέσει να δώσει κάποια όρια στις τιμές που μπορεί να πάρει το δυναμικό της μεμβράνης. Η εξίσωση που χαρακτηρίζει το μοντέλο αναφέρεται στο Κεφάλαιο 2.2.2.

Παράμετροι	Περιγραφή	CB-LIF
V_{th}	Δυναμικό Κατωφλίου	15 mV
V_{rest}	Δυναμικό ισορροπίας	0 mV
C	Πυκνότητα	200 pFarad
τ_m	Χρονική Σταθερά Νευρώνα	20 ms
τ_{exc}	Χρονική Σταθερά Διεγερτικών Εισόδων	5 ms
τ_{inh}	Χρονική Σταθερά Ανασταλτικών Εισόδων	10 ms
t_{ref}	Χρόνος Αδράνειας	2 ms
E_{exc}	Ανάστροφο Δυναμικό Διεγερτικών Εισόδων	60 mV
E_{inh}	Ανάστροφο Δυναμικό Ανασταλτικών Εισόδων	-10 mV
g_{leak}	Σταθερή Διαγωγιμότητα Νευρώνα	0.02 nSiemens

Πίνακας 3.2 Τιμές Παραμέτρων του Νευρώνα

Το συγκεκριμένο μοντέλο, όπως ανέφερα και πιο πριν, δέχεται διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους. Η κάθε είσοδος, αναλόγως του είδους της, ανοίγει κάποιο κανάλι για κάποιο χρονικό διάστημα, μέσα στο οποίο ρέει ρεύμα (Διανύσματα g_e και g_i , Παράρτημα Α). Οι μεταβλητές τ_{exc} και τ_{inh} καθορίζουν πόσο γρήγορα αντιδρά ο νευρώνας στις διεγερτικές και ανασταλτικές ακολουθίες δυναμικών ενεργείας, οι οποίες τέθηκαν σε αυτές τις τιμές γιατί χαρακτηρίζουν ρεαλιστικά μοντέλα νευρώνων (Hodgkin και Huxley (1952)). Οι τιμές των χρονικών διαστημάτων έχουν οριστεί με αυτές τις τιμές γιατί περιγράφουν πιο βιολογικά ρεαλιστικούς νευρώνες. Στην εξίσωση του μοντέλου τα κανάλια ορίζονται ως οι μεταβλητές $g_{exc}(t)$ και $g_{inh}(t)$.

Ανάλογα με το είδος της εισόδου, το δυναμικό της μεμβράνης αυξάνεται ή μειώνεται όσο ορίζει το συναπτικό βάρος w_{exc} και w_h (Διανύσματα w_e και w_i , Παράρτημα Α). Αυτή η αύξηση ή μείωση του δυναμικού ενεργείας δεν μπορεί να ξεπεράσει τα ανάστροφα δυναμικά του νευρώνα για τις διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους (Διανύσματα E_e και E_i , Παράρτημα Α), λόγω της αφαίρεσης που γίνεται με το δυναμικό της μεμβράνης στην εξίσωση του μοντέλου. Επιπλέον, υπάρχει ένα κανάλι στον νευρώνα, το οποίο παραμένει πάντα ανοιχτό και ρέει συνεχώς ρεύμα, το οποίο στην εξίσωση ορίζεται ως g_{leak} (Διάνυσμα g_l , Παράρτημα Α).

Στην συνέχεια, συναθροίζονται όλες οι διακυμάνσεις του δυναμικού ενεργείας από κάθε κανάλι. Αν το νέο δυναμικό της μεμβράνης ξεπεράσει το δυναμικό κατωφλίου V_{th} (Διάνυσμα V_t , Παράρτημα Α), τότε ο νευρώνας πυροδοτεί, διαφορετικά ο νευρώνας συνεχίζει υπολογίζει το επόμενο δυναμικό για την επόμενη χρονική στιγμή. Μετά την πυροδότηση, ο νευρώνας επιστρέφει στο δυναμικό ισορροπίας, V_{rest} (Διάνυσμα V_r , Παράρτημα Α), όπου παραμένει σε αυτή την κατάσταση για κάποιο χρονικό διάστημα t_{ref} (Διάνυσμα t_{refr} , Παράρτημα Α). Σε αυτή την περίοδο ο νευρώνας δεν λαμβάνει υπόψη καμία είσοδο. Μετά το πέρασμα της περιόδου αδράνειας, ο νευρώνας δέχεται ερεθίσματα τα οποία μπορούν να προκαλέσουν πυροδότηση.

3.5 Δεδομένα Εξόδου και Επεξεργασία

Το μοντέλο νευρώνα, δίνει σαν εξόδους ακολουθίες δυναμικών ενεργείας που δημιουργούνται μετά από κάποια ερεθίσματα που δέχτηκε σαν είσοδο. Για την καταγραφή των εξόδων του νευρώνα χρησιμοποιήθηκε η εντολή της Brian, SpikeMonitor(neuronGroup) (Διάνυσμα `neuronSpikeMon`, Παράρτημα Α). Η συγκεκριμένη εντολή μπορεί να δώσει πληροφορίες για τις πυροδοτήσεις του νευρώνα ή της ομάδας νευρώνων neuronGroup, όπως τον αριθμό των πυροδοτήσεων εξόδου και την χρονική στιγμή της κάθε πυροδότησης.

Επιπλέον, ακόμη μια χρήσιμη εντολή είναι η `StateMonitor(neuronGroup, target)`. Αυτή η εντολή μας δίνει την δυνατότητα να παρακολουθήσουμε μια από τις παραμέτρους (`target`) από τον νευρώνα ή ομάδα νευρώνων `neuronGroup` καθ' όλη την διάρκεια της προσομοίωσης. Για τον υπολογισμό της μετρικής συγχρονισμού χρειάστηκε να δημιουργηθεί ένα `StateMonitor` (Διάγραμμα `neuronStateMon`, Παράτημα Α) για το δυναμικό του νευρώνα.

Για να υλοποιηθεί η μετρική χρειάζεται να υπολογιστεί η μεταβολή του δυναμικού της μεμβράνης πριν από κάθε πυροδότηση του νευρώνα για κάποιο χρονικό παράθυρο w . Η κλίση (Διάγραμμα `mi`, Παράτημα Α) υπολογίζεται με την αφαίρεση του δυναμικού κατωφλιού, το οποίο φτάνει η μεμβράνη στην στιγμή της πυροδότησης και της τιμής του δυναμικού την στιγμή που ξεκινά το παράθυρο w . Αυτή η διαφορά διαιρείται με το μέγεθος του παραθύρου (Εξίσωση 2.3).

Η χρονική στιγμή της πυροδότησης βρίσκεται στο `SpikeMonitor` (Διάγραμμα `vStart`, Παράτημα Α), ενώ το δυναμικό της μεμβράνης στην αρχή του χρονικού παραθύρου βρίσκεται στο `StateMonitor` (Διάγραμμα `MemMon.values[0][wstart]`, Παράτημα Α). Επιπλέον υπολογίζονται τα δύο όρια χρησιμοποιώντας τις εξισώσεις όπως αναγράφονται στο δεύτερο κεφάλαιο 2.3 (Διανύσματα `Li` και `Ui`, Παράτημα Α). Μετά υπολογίζεται η κανονικοποιημένη κλίση (Διάγραμμα `mm`, Παράτημα Α). Τέλος συναθροίζονται όλες οι κανονικοποιημένες κλίσεις για κάθε πυροδότηση του νευρώνα που υπολογίστηκαν πιο πριν και υπολογίζεται ο μέσος όρος τους (Διάγραμμα `MValue`, Παράτημα Α).

Ο πιο κάτω ψευδοκώδικας παρουσιάζει τον τρόπο υπολογισμού της Μετρικής Συγχρονισμού στο τέλος μιας εκτέλεσης.

```
for i = 1 to SpikeMonitor.length
    spikeTime = SpikeMonitor.spikeTime[i]
    windowStart = spikeTime - w
    slopeWindowStart = StateMonitor[windowStart]
    slope = (Vth - slopeWindowStart) / w
    Ui = CalculateUpperBound()
    Li = CalculateLowerBound()
    M = (slope - Li) / (Ui - Li)
    Sum = Sum + M
M_Average = Sum / SpikeMonitor.length
```

Η πιο πάνω επεξεργασία εξόδου υλοποιεί την μετρική συγχρονισμού. Η συνάρτηση `CalculateUpperBound()` χρειάζεται να υπολογίζει διαφορετικό Upper Bound από αυτό που υπολογίζεται στην διατριβή του Δρ. Κουτσού. Επομένως χρειάστηκε να γίνουν κάποιες υποθέσεις για τον ρυθμό μεταβολής του δυναμικού ενεργείας για το συγκεκριμένο μοντέλο.

3.6 Υπολογισμός Νέων Ορίων

Κατά την πρώτη φάση της υλοποίησης, εφαρμόστηκαν οι εξισώσεις ανώτατης και κατώτατης κλίσης, όπως ακριβώς αναφέρονται στην μετρική Κουτσού et al. (2012) (εξισώσεις 2.3 και 2.5). Διαπιστώθηκε ότι για το μοντέλο που χρησιμοποιήθηκε στην παρούσα έρευνα δεν λειτουργούσαν σωστά. Συγκεκριμένα, το πρόβλημα βρίσκεται στο ανώτατο όριο κλίσης. Αυτό το πρόβλημα έγκειται στο γεγονός ότι οι τιμές που παίρνει το δυναμικό της μεμβράνης δεν περιορίζεται στις τιμές [Δυναμικό ισορροπίας, Δυναμικό κατωφλίου], όπως λειτουργεί το απλό μοντέλο Leaky Integrate-and-Fire που χρησιμοποιείται στην διατριβή του Δρ. Κουτσού. Η εξίσωση της ανώτατης κλίσης παραμένει σταθερή για όλες τις πυροδοτήσεις, όπου υπολογίζει την πιο απότομη άνοδο του δυναμικού της μεμβράνης, δηλαδή από το δυναμικό ισορροπίας μέχρι το δυναμικό κατωφλίου για το χρονικό παράθυρο w πριν από κάθε πυροδότηση.

Στο μοντέλο Conductance-Based Leaky Integrate-and-Fire, οι εισοδοί είναι διεγερτικές και ανασταλτικές. Επομένως, εάν το μοντέλο δέχεται πολλές ανασταλτικές εισόδους, το δυναμικό της μεμβράνης μπορεί να κατεβεί πιο χαμηλά από το δυναμικό ισορροπίας. Στην εικόνα 3.3 παρουσιάζεται το δυναμικό ενεργείας της μεμβράνης του μοντέλου σε μια προσομοίωση. Όπως φαίνεται το δυναμικό παίρνει τιμές χαμηλότερες από το δυναμικό ισορροπίας ($V_{rest} = 0mV$).

Επομένως χρειαζόταν να βρεθεί ένα όριο της κατώτατης τιμής του δυναμικού της μεμβράνης πριν από κάθε πυροδότηση. Συγκεκριμένα, μέσα από πολλές προσομοιώσεις, για όλους τους συνδυασμούς των παραμέτρων που αναφέρονται

The graph displays the membrane potential of a neuron over a 100 ms period. The potential starts at 0 mV. It shows several subthreshold depolarizations and two full action potentials. The first action potential peaks at approximately 13 mV around 12 ms. The second action potential peaks at approximately 8 mV around 36 ms. The third action potential is much larger, peaking at 15 mV around 78 ms. The potential then decays back towards the resting level of 0 mV.

Time (ms)	Membrane potential (mV)
0	0
5	0
8	-2
12	13
15	0
20	-7
22	-9
25	-4
32	-6
36	8
40	-2
52	-6
56	-1
60	-8
78	15
82	4
100	-9

Η επιλογή του μοντέλου Conductance-Based Leaky Integrate-and-Fire έγινε γιατί οι διαγωγιμότητες παρέχουν αυτό το κατώτατο όριο του δυναμικού της μεμβράνης (E_{inh}). Επομένως μπορεί να γίνει η υπόθεση ότι η τιμή του δυναμικού ενεργείας πριν από κάθε πυροδότηση ανήκει στο πεδίο τιμών [Ανάστροφο δυναμικό για ανασταλτικές εισόδους, Δυναμικό κατωφλίου] ($[E_i, V_{th}]$), όπου στο μοντέλο της έρευνας αυτό το πεδίο ισούται με $[-10mV, 15mV]$.

Μια περεταίρω παρατήρηση είναι ότι το μοντέλο με διαγωγιμότητες μπορεί να αλλάξει το δυναμικό της μεμβράνης πολύ γρήγορα σε μικρό χρονικό διάστημα. Αυτό επιβεβαιώνεται από το εξής γεγονός. Στις περιπτώσεις όπου η τιμή του δυναμικού της

μεμβράνης την χρονική στιγμή $t_{spike} - w$ ήταν E_{inh} , προφανώς, την χρονική στιγμή t_{spike} η τιμή του δυναμικού της μεμβράνης ήταν V_{th} . Επομένως το μοντέλο νευρώνα μπορεί να αυξήσει το δυναμικό της μεμβράνης μέσα σε πολύ μικρό χρονικό διάστημα. Η μεταβολή αυτή είναι πιο γρήγορη από την μεταβολή που γίνεται σε ένα απλό Leaky Integrate-and-Fire μοντέλο. Η κατώτατη τιμή που μπορεί να πάρει το μοντέλο με τις διαγωγιμότητες είναι E_{inh} ενώ στο μοντέλο της μετρικής Κουτσού et al. (2012) είναι V_{rest} . Γνωρίζουμε ότι $E_{inh} < V_{rest}$. Συμπερασματικά ο μέγιστος ρυθμός μεταβολής του δυναμικού της μεμβράνης για το μοντέλο Conductance-Based Leaky Integrate-and-Fire είναι μεγαλύτερος από τον ρυθμό μεταβολής του Leaky Integrate-and-Fire ($U_{newi} > U_i$). Με αυτό το συμπέρασμα παρουσιάζεται γιατί η κανονικοποιημένη κλίση στο μοντέλο Conductance-Based Leaky Integrate-and-Fire με την χρήση της εξίσωση ανώτατου ορίου 2.6 δεν παράμενε στο πεδίο τιμών $[0,1]$.

Η εξίσωση του ανώτατου ορίου στην μετρική Κουτσού et al.(2012) βασίστηκε σε δύο παρόμοιες υποθέσεις όπως αυτές που αναφέρθηκαν στην παραπάνω παράγραφο. Οι δύο υποθέσεις είναι οι εξής:

- a. Η χαμηλότερη τιμή του δυναμικού της μεμβράνης είναι η τιμή του Δυναμικού ισορροπίας (V_{rest}).
- b. Το δυναμικό της μεμβράνης μπορεί να ανεβεί από το δυναμικό ισορροπίας στο δυναμικό κατωφλίου (V_{th}), σε χρονικό διάστημα w .

Για το μοντέλο Conductance-based Leaky Integrate-and-Fire έγιναν οι υποθέσεις ότι:

- a. Για κάθε χρονική στιγμή $t_{spike} - w$, η τιμή του δυναμικού της μεμβράνης δεν μπορεί να είναι χαμηλότερη από την τιμή E_{inh} .
- b. Το δυναμικό της μεμβράνης μπορεί να ανεβεί από το δυναμικό ισορροπίας, στο ανάστροφο δυναμικό ανασταλτικών εισόδων (E_{inh}), σε χρονικό διάστημα w .

Οι υποθέσεις που έγιναν για το μοντέλο αυτής της έρευνας είναι παρόμοιες με τις υποθέσεις της μετρικής Κουτσού et al. (2012). Συμπερασματικά η νέα εξίσωση υπολογισμού του ανώτατου ορίου έχει παρόμοια μορφή με την αρχική εξίσωση 2.6. Λαμβάνοντας υπόψη τα πάρα πάνω η νέα εξίσωση του ανώτατου ορίου της κλίσης του δυναμικού της μεμβράνης του μοντέλου Conductance–Based Leaky Integrate-and-Fire είναι η εξής:

$$U_{new_i} = \frac{V_{th} - E_{inh}}{w} (3.1)$$

Κεφάλαιο 4

Αποτελέσματα και Συζήτηση

4.1 Εξέταση Ακραίων Περιπτώσεων Εισόδων

4.1.1 Εξέταση Κατώτατου Ορίου

4.1.1.1 Ανάλυση αποτελεσμάτων

4.1.2 Εξέταση Ανώτατου Ορίου

4.1.2.1 Ανάλυση αποτελεσμάτων

4.2 Μέγιστη Μέση και Ελάχιστη Κανονικοποιημένη Κλίση

4.3 Σύγκριση Κανονικοποιημένης Κλίσης και Συγχρονισμού εισόδων

Μετά τον σχεδιασμό και την υλοποίηση του μοντέλου νευρώνα και της μετρικής, χρειάστηκε να διαπιστωθεί η σωστή λειτουργία του μοντέλου, καθώς επίσης και η ορθότητα των νέων ορίων. Μέσα από πολλές προσομοιώσεις του νευρώνα, με διαφορετικές εισόδους και παραμέτρους, παράχθηκαν κάποια αποτελέσματα εξόδων και επεξεργάστηκαν ώστε να μπορέσουμε να ελέγξουμε την ορθότητα τους. Επομένως δημιουργήθηκαν διάφορες γραφικές παραστάσεις για την παρουσίαση των εξόδων και την σύγκριση τους για τις διάφορες προσομοιώσεις.

4.1 Εξέταση Ακραίων Περιπτώσεων Εισόδων

Ο έλεγχος των ορίων βασίζεται στις προσομοιώσεις των ακραίων περιπτώσεων εισόδων, όπου οι συνδυασμοί των τιμών S_{in} και σ παίρνουν τις ανώτατες και κατώτατες τιμές, όπως παρουσιάζονται στον πίνακα 3.1. Επομένως υπάρχουν 4 ακραίες περιπτώσεις.

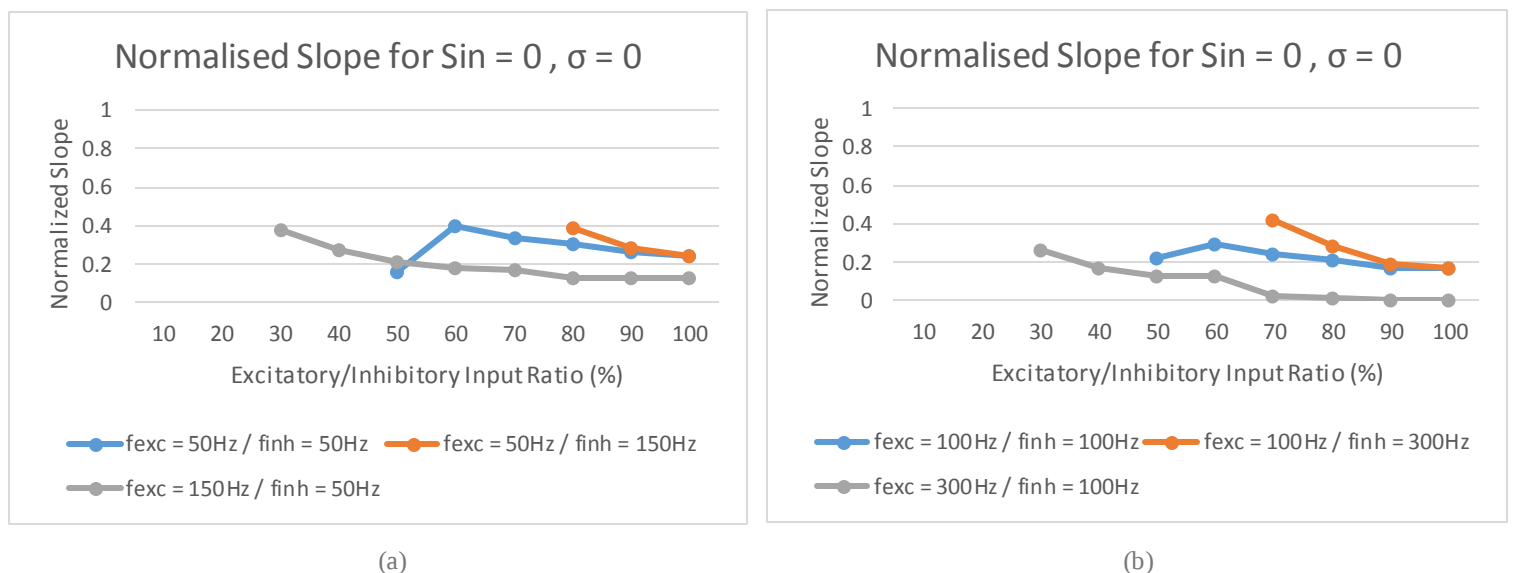
- a. $S_{in} = 0, \sigma = 0$
- b. $S_{in} = 0, \sigma = 4$
- c. $S_{in} = 1, \sigma = 0$
- d. $S_{in} = 1, \sigma = 4$

Για κάθε προσομοίωση, το άθροισμα των διεγερτικών και ανασταλτικών τιμών παραμένει σταθερό και ισούται με 1000 εισόδους. Για κάθε αναλογία εισόδων, γίνονται 3 προσομοιώσεις. Στην πρώτη προσομοίωση η συχνότητα των διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων είναι ίδια, στην δεύτερη η συχνότητα των διεγερτικών είναι μεγαλύτερη από την συχνότητα των ανασταλτικών και τέλος η συχνότητα των ανασταλτικών είναι μεγαλύτερη από την συχνότητα των διεγερτικών εισόδων. Πιο συγκεκριμένα, τα σχήματα 4.1, 4.2, 4.3 και 4.4 παρουσιάζουν τις 4 ακραίες περιπτώσεις. Η κάθε κουκίδα αντιπροσωπεύει τον μέσο όρο της κανονικοποιημένης κλίσης για την προσομοίωση με την αναλογία που αναγράφεται στον άξονα X και τις συχνότητες που αναγράφονται στο υπόμνημα της κάθε γραφικής. Για κάθε ακραία περίπτωση οι προσομοιώσεις ελέγχονται για ψηλές και χαμηλές συχνότητες.

Οι γραφικές παραστάσεις 4.1 και 4.2 ελέγχουν το κατώτατο όριο, ενώ οι γραφικές παραστάσεις 4.3 και 4.4 ελέγχουν το ανώτατο. Επίσης, οι γραφικές 4.1a, 4.2a, 4.3a και 4.4a παρουσιάζουν τις χαμηλές συχνότητες, ενώ οι 4.1b, 4.2b, 4.3b και 4.4b παρουσιάζουν τις ψηλές συχνότητες. Στα σημεία των γραφικών παραστάσεων που δεν υπάρχει τιμή για την κανονικοποιημένη κλίση, σημαίνει ότι ο νευρώνας δεν πυροδοτήσε και συνεπώς δεν υπήρχε τιμή για την κλίση.

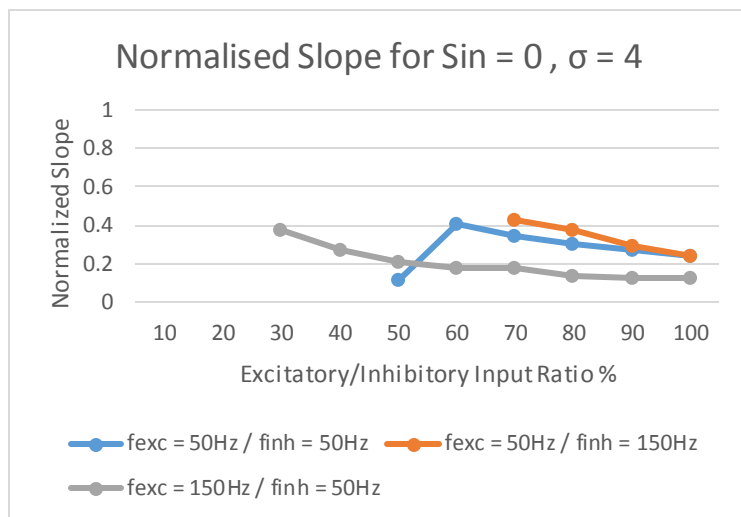
4.1.1 Εξέταση Κατώτατου Ορίου

Στο σχήμα 4.1 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα για την **a** περίπτωση, η οποία ασχολείται με τυχαίες εισόδους, χωρίς να προστίθεται κάποιος θόρυβος σε αυτές. Μπορούμε να παρατηρήσουμε και στις δύο γραφικές (4.1a και 4.1b) ότι όσο πιο μεγάλη είναι η αναλογία των διεγερτικών εισόδων, τόσο πιο χαμηλός είναι ο μέσος όρος της κανονικοποιημένης κλίσης. Γενικά, για όλες τις περιπτώσεις ο νευρώνας λειτουργεί σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας, επειδή η κανονικοποιημένη κλίση ανήκει στο πεδίο τιμών $[0,0,37]$.

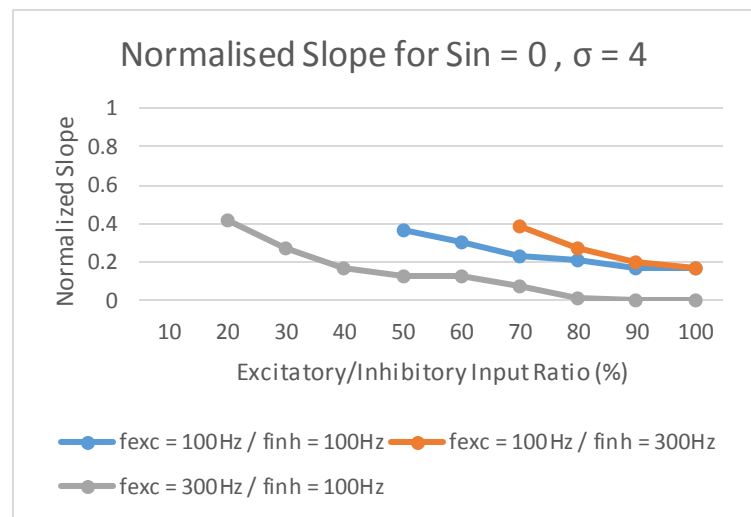


Σχήμα 4.1 Γραφικές παραστάσεις κανονικοποιημένης κλίσης για προσομοιώσεις με $S_{in} = 0, \sigma = 0$ και αναλογίες διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων από 10:90 μέχρι 100:0. Στις περιπτώσεις όπου δεν υπάρχει τιμή για την κανονικοποιημένη κλίση ο νευρώνας δεν πυροδοτήσε. (a) Η κάθε γραμμή της γραφικής αναπαριστά διαφορετικές τιμές των συχνοτήτων και ορίζουν χαμηλές τιμές της συχνότητας των εισόδων. (b) Η κάθε γραμμή της γραφικής αναπαριστά διαφορετικές τιμές των συχνοτήτων και ορίζουν ψηλές τιμές της συχνότητας των εισόδων

Η μετρική Κουτσού et al. (2012), για $S_{in} = 0$, $\sigma = 0$ (περίπτωση **a**), υπολογίζει την κανονικοποιημένη κλίση κοντά στο 0, εκτός από τις περιπτώσεις όπου η συχνότητα είναι αρκετά ψηλή, η οποία δίνει τιμές κοντά στο 1. Στα αποτελέσματα που παράχθηκαν από την νέα μετρική, η κλίση για τις χαμηλές συχνότητες (Σχήμα 4.1a) δίνει χαμηλές τιμές στην κανονικοποιημένη κλίση, όπως ήταν αναμενόμενο. Η διαφοροποίηση με την μετρική Κουτσού et al. (2012) παρουσιάζεται στις ψηλές συχνότητες. Στη μετρική Κουτσού et al. (2012) ο νευρώνας λειτουργεί σαν ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας, για τον λόγο ότι η κανονικοποιημένη κλίση δίνει τιμές κοντά στην τιμή 1. Στην παρούσα έρευνα, η κανονικοποιημένη κλίση δεν ξεπερνά την τιμή 0.41, για ψηλές συχνότητες στην περίπτωση **a**.



(a)



(b)

Σχήμα 4.2 Γραφικές παραστάσεις κανονικοποιημένης κλίσης για προσομοιώσεις με $S_{in} = 0$, $\sigma = 4$ και αναλογίες διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων από 10:90 μέχρι 100:0. Στις περιπτώσεις όπου δεν υπάρχει τιμή για την κανονικοποιημένη κλίση ο νευρώνας δεν πυροδότησε. (a) Η κάθε γραμμή της γραφικής αναπαριστά διαφορετικές τιμές των συχνοτήτων και ορίζουν χαμηλές τιμές της συχνότητας των εισόδων. (b) Η κάθε γραμμή της γραφικής αναπαριστά διαφορετικές τιμές των συχνοτήτων και ορίζουν ψηλές τιμές της συχνότητας των εισόδων

Στο σχήμα 4.2 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα για την **b** περίπτωση, η οποία ασχολείται με τυχαίες εισόδους, στις οποίες προστίθεται ο μέγιστος θόρυβος που ορίζουν οι παράμετροι στον πίνακα 3.1. Μπορούμε να παρατηρήσουμε και πάλι ότι

όσο πιο μεγάλη είναι η αναλογία των διεγερτικών εισόδων, τόσο πιο χαμηλός είναι ο μέσος όρος της κανονικοποιημένης κλίσης και σε όλες τις περιπτώσεις ο νευρώνας λειτουργεί σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας.

Για τις τιμές $S_{in} = 0, \sigma = 4$ (περίπτωση **b**), ο νευρώνας της μετρική Κουτσού et al.(2012) αντιδρά με παρόμοιο τρόπο που αναφέρθηκε πιο πάνω στην περίπτωση **a**, δηλαδή υπολογίζει την κανονικοποιημένη κλίση κοντά στο 0, εκτός από τις περιπτώσεις όπου η συχνότητα είναι αρκετά ψηλή. Το μοντέλο σε αυτή την περίπτωση παράγει τα ίδια αποτελέσματα με το μοντέλο στην περίπτωση **a**, δηλαδή όταν δέχεται τυχαίες εισόδους χωρίς θόρυβο. Επομένως υπάρχει η ίδια διαφορά για το μοντέλο της μετρικής Κουτσού et al. (2012) και το μοντέλο της παρούσας έρευνας με την περίπτωση **a**.

4.1.1.1 Ανάλυση αποτελεσμάτων

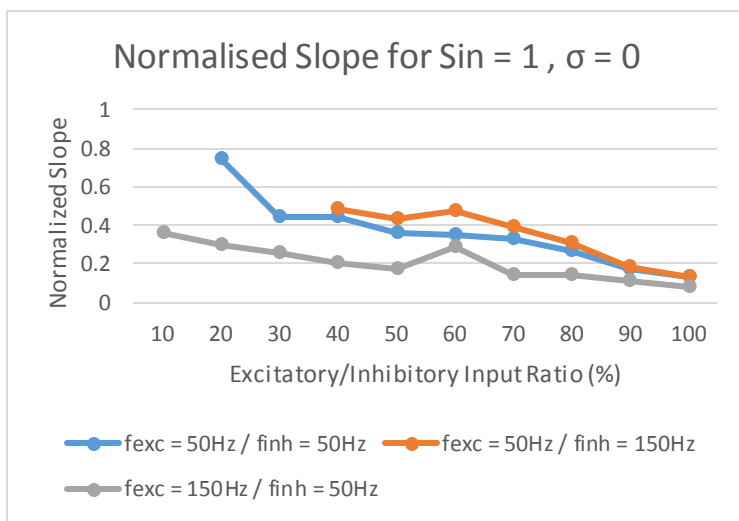
Για τις περιπτώσεις **a** και **b**, όπου οι εισοδοί είναι τελείως τυχαίες, ο νευρώνας συμπεριφέρεται σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας. Η κανονικοποιημένη κλίση, για κάθε προσομοίωση, προσεγγίζει το κατώτατο όριο, το οποίο υπολογίζεται όπως αναφέρεται στην μετρική Κουτσού et al.(2012). Από τα πιο πάνω αποτελέσματα συμπεραίνουμε ότι η κλίση κανονικοποιείται σωστά στις δύο ακραίες περιπτώσεις για τυχαίες εισόδους. Η διαφορά του σ , που υπάρχει στις δύο περιπτώσεις δεν επηρεάζει σε μεγάλο βαθμό την κλίση.

Επιπρόσθετα, η κανονικοποιημένη κλίση μειώνεται όσο μεγαλώνει το ποσοστό των διεγερτικών εισόδων. Όταν η αναλογία φτάσει 100:0 τότε το μοντέλο μοιάζει με το μοντέλο Leaky Integrate-and-Fire επειδή δεν δέχεται ανασταλτικές εισόδους. Η διαφορά που υπάρχει είναι στις διαγωγιμότητες των διεγερτικών εισόδων που ορίζει το μοντέλο. Επομένως στις προσομοιώσεις όπου οι αναλογίες των διεγερτικών ξεπερνά κατά πολύ τις ανασταλτικές, το μοντέλο αντιδρά παρόμοια με το μοντέλο της μετρικής Κουτσού et al. (2012).

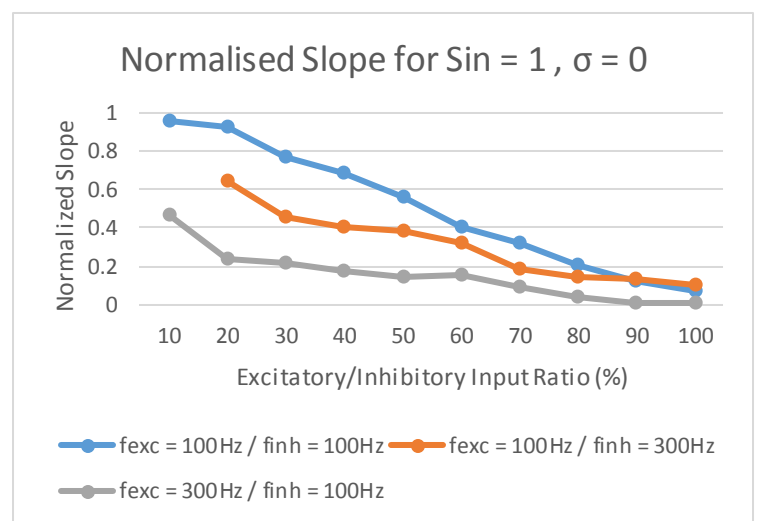
4.1.2 Εξέταση Ανώτατου Ορίου

Στο σχήμα 4.3 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα για την c περίπτωση, η οποία ασχολείται με συγχρονισμένες εισόδους και δεν προστίθεται θόρυβος σε αυτές. Παρατηρούμε ότι όσο πιο μεγάλη είναι η αναλογία των διεγερτικών εισόδων, υπάρχει μια γραμμική μείωση του μέσου όρου της κανονικοποιημένης κλίσης.

Με βάση την μετρική Κουτσού et al.(2012), αναμενόταν ότι σε αυτή την περίπτωση ο νευρώνας μας, θα λειτουργούσε ως ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας. Από τα σχήματα 4.3a και 4.3b, παράγεται το συμπέρασμα ότι όταν οι διεγερτικές είσοδοι ξεπερνούν τον αριθμό των ανασταλτικών, τότε ο νευρώνας λειτουργεί σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας, λόγω της χαμηλής κανονικοποιημένης κλίσης. Αντιθέτως, όταν οι ανασταλτικές είναι περισσότερες από τις διεγερτικές, η κανονικοποιημένη κλίση παίρνει τιμές κοντά στο 1, για τις ψηλές συχνότητες.



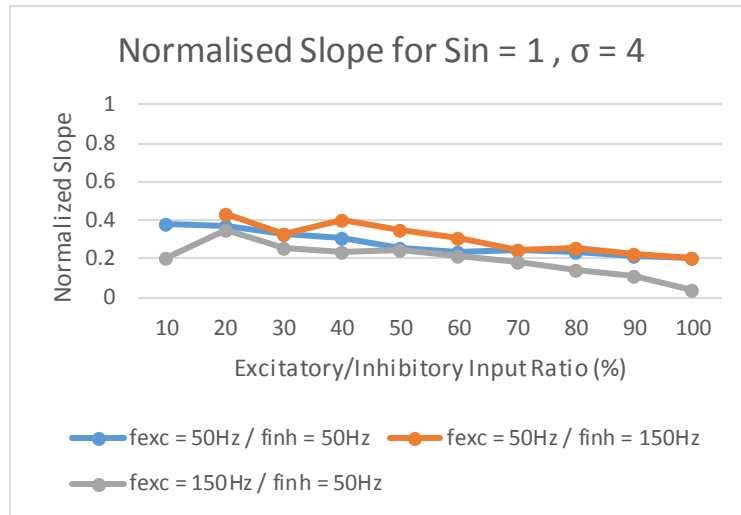
(a)



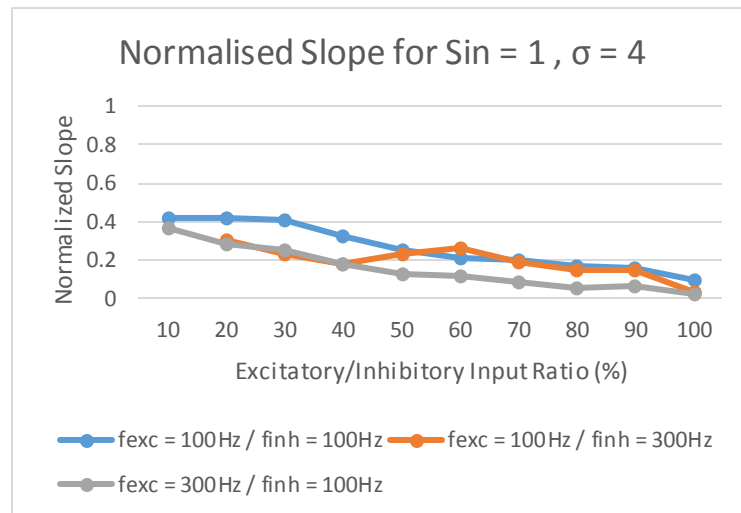
(b)

Σχήμα 4.3 Γραφικές παραστάσεις κανονικοποιημένης κλίσης για προσομοιώσεις με $S_{in} = 1, \sigma = 0$ και αναλογίες διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων από 10:90 μέχρι 100:0. Στις περιπτώσεις όπου δεν υπάρχει τιμή για την κανονικοποιημένη κλίση ο νευρώνας δεν πυροδοτήσε. (a) Η κάθε γραμμή της γραφικής αναπαριστά διαφορετικές τιμές των συχνοτήτων και ορίζουν χαμηλές τιμές της συχνότητας των εισόδων. (b) Η κάθε γραμμή της γραφικής αναπαριστά διαφορετικές τιμές των συχνοτήτων και ορίζουν ψηλές τιμές της συχνότητας των εισόδων

Στο σχήμα 4.4 υπάρχουν τα αποτελέσματα της ακραίας περίπτωσης **d**. Γίνεται η παρατήρηση ότι η τιμή της κανονικοποιημένης κλίσης δεν ξεπερνά την τιμή 0,45. Επομένως ο θόρυβος που προστίθεται στις συγχρονισμένες εισόδους προκαλεί αποτελέσματα παρόμοια με τις περιπτώσεις **a** και **b**. Οι ψηλές συχνότητες δεν επηρεάζουν την κανονικοποιημένη κλίση και ο νευρώνας λειτουργεί σαν χρονικός συναθροιστής χρονικών δυναμικών ενεργείας.



(a)

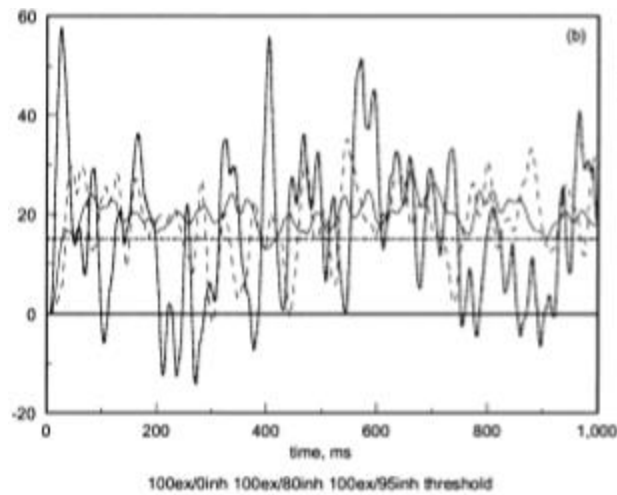


(b)

Σχήμα 4.4 Γραφικές παραστάσεις κανονικοποιημένης κλίσης για προσομοιώσεις με $S_{in} = 1, \sigma = 4$ και αναλογίες διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων από 10:90 μέχρι 100:0. Στις περιπτώσεις όπου δεν υπάρχει τιμή για την κανονικοποιημένη κλίση ο νευρώνας δεν πυροδοτήσε. (a) Η κάθε γραμμή της γραφικής αναπαριστά διαφορετικές τιμές των συχνοτήτων και ορίζουν χαμηλές τιμές της συχνότητας των εισόδων. (b) Η κάθε γραμμή της γραφικής αναπαριστά διαφορετικές τιμές των συχνοτήτων και ορίζουν ψηλές τιμές της συχνότητας των εισόδων

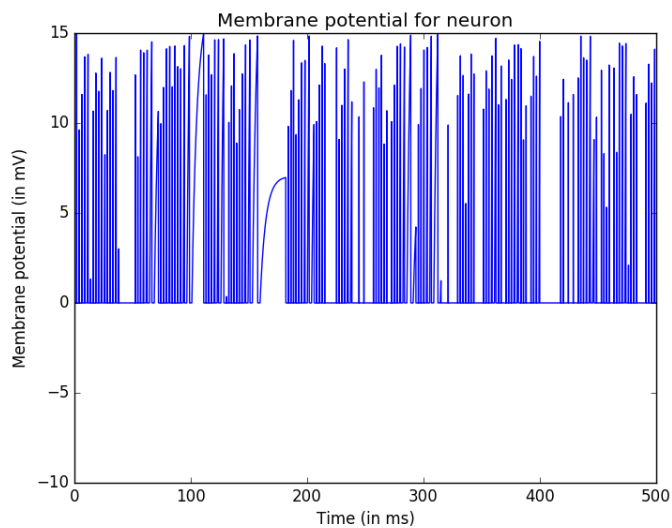
4.1.2.1 Ανάλυση αποτελεσμάτων

Οι ψηλές τιμές των μέσων όρων της κανονικοποιημένης κλίσης για μεγάλο αριθμό ανασταλτικών εισόδων (σχήμα 4.3b), ίσως οφείλεται στο γεγονός που ανέφεραν οι Christodoulou et al. (2002) ότι η παρουσία ανασταλτικών εισόδων προκαλεί μεγάλες διακυμάνσεις στο δυναμικό της μεμβράνης. Το σχήμα 4.5 παρουσιάζει το δυναμικό της μεμβράνης του μοντέλου που χρησιμοποιήθηκε στην έρευνα Christodoulou et al. (2002), το οποίο παρουσιάζει το δυναμικό της μεμβράνης όταν ο νευρώνας δέχεται εισόδους με ή χωρίς ανασταλτικές εισόδους. Στο σχήμα 4.6a παρουσιάζεται το δυναμικό της μεμβράνης του μοντέλου της παρούσας έρευνας, όπου δέχεται μόνο διεγερτικές εισόδους, το σχήμα 4.6b παίρνει 50% διεγερτικές εισόδους και 50% ανασταλτικές και στο σχήμα 4.6c παίρνει 20% διεγερτικές και 80% ανασταλτικές εισόδους. Όπως παρατηρούμε ο νευρώνας της έρευνας μας, στο σχήμα 4.6a, το δυναμικό της μεμβράνης παράγει πιο μικρές διακυμάνσεις από τα σχήματα 4.6b και 4.6c. Η ίδια παρατήρηση μπορεί να ειπωθεί για τον νευρώνα της έρευνας Christodoulou et al. (2002).

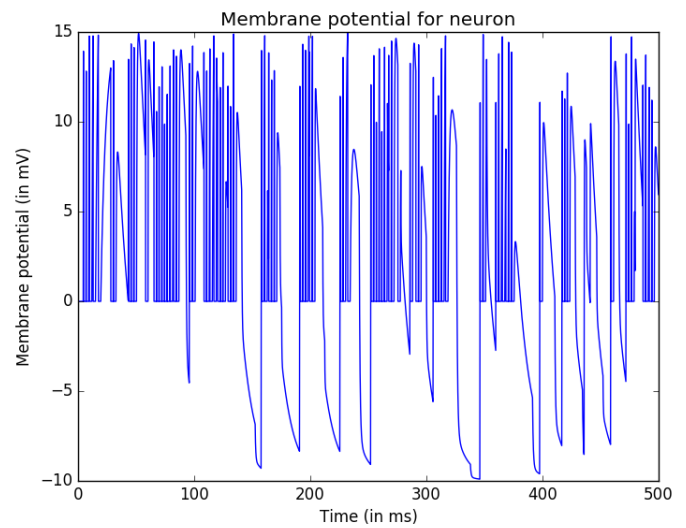


Σχήμα 4.5 Δυναμικό μεμβράνης για μοντέλο έρευνας Christodoulou et al. (2002), με ή χωρίς ανασταλτικές εισόδους.

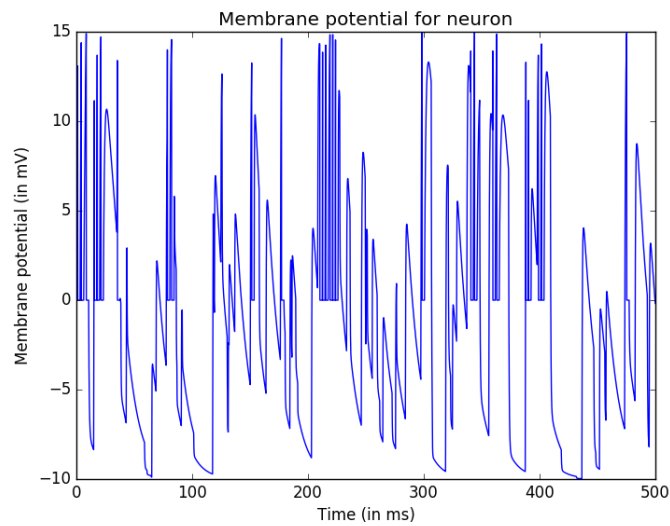
(Πηγή: Christodoulou et al. / *Neural Networks* 15 (2002) 891-908)



(a)



(b)

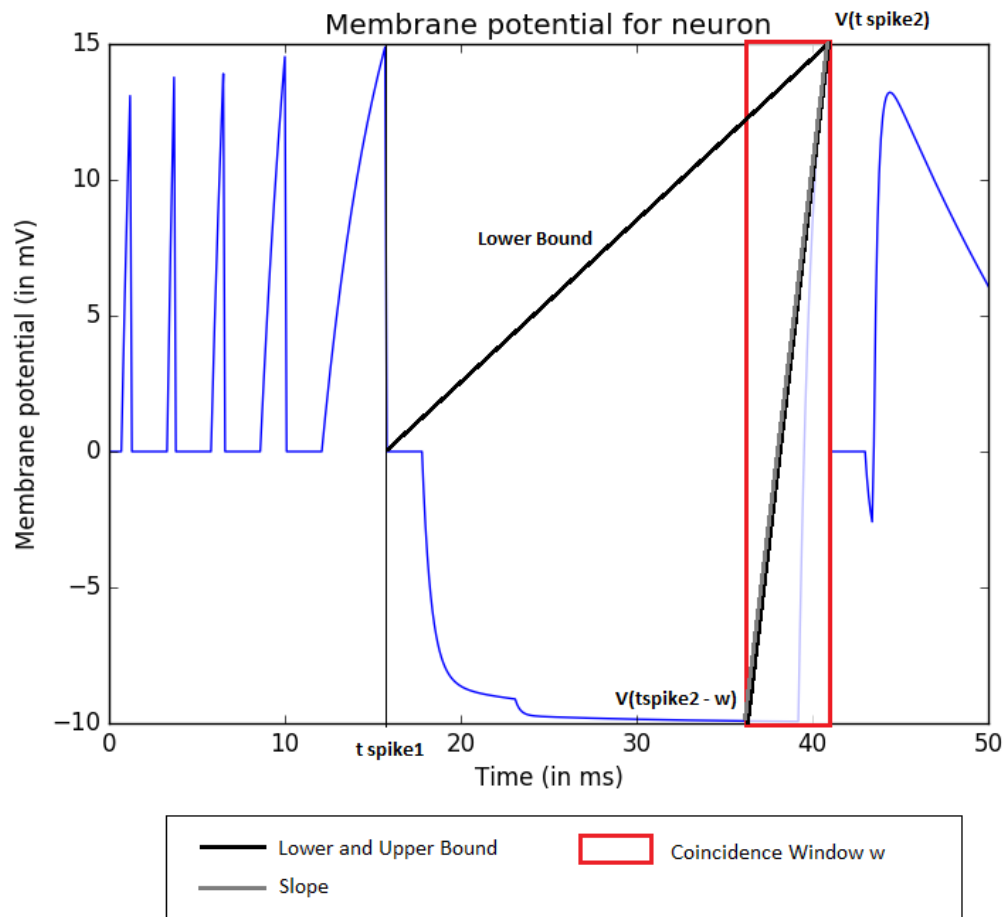


(c)

Σχήμα 4.6 Δυναμικό μεμβράνης για μοντέλο της παρούσας έρευνας με συχνότητες $f_{exc} = 100 \text{ Hz}$ και $f_{inh} = 100 \text{ Hz}$ (a) με 100:0 αναλογία διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων (b) 50:50 αναλογία διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων και (c) 20:80 αναλογία διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων .

Το σχήμα 4.6c παρουσιάζει την περίπτωση όπου η αναλογία των διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων είναι 80:20, όπως ανέφερα και πιο πάνω. Το σχήμα 4.6c.a είναι η μεγέθυνση του σχήματος 4.6c και παρουσιάζει τον τρόπο υπολογισμού της κλίσης του δυναμικού της μεμβράνης. Όπως φαίνεται το δυναμικό της μεμβράνης όταν ξεκινά το χρονικό παράθυρο w , ισούται με το ανάστροφο δυναμικό για τις

ανασταλτικές εισόδους, E_{inh} (από το σχήμα 4.6c.a η μεταβλητή $V(t_{spike2} - w)$). Η κλίση της μεμβράνης παρουσιάζεται με την γκρίζα γραμμή, ενώ τα όρια παρουσιάζονται με μαύρες γραμμές. Όπως φαίνεται η κλίση του δυναμικού της μεμβράνης ισούται με το ανώτατο όριο και η κανονικοποιημένη κλίση θα πάρει την τιμή 1.



Σχήμα 4.6c.a Μεγέθυνση σχήματος 4.6c. Υπολογισμός κλίσης και ορίων κλίσης

Επομένως, οι μεγάλες διακυμάνσεις ορίζουν μεγάλη κλίση του δυναμικού της μεμβράνης. Αυτή η ιδιότητα του νευρώνα μπορεί να είναι ένας λόγος που η κανονικοποιημένη κλίση δίνει τιμή κοντά στο 1, για προσομοιώσεις όπου οι ανασταλτικές εισόδοι είναι περισσότερες από τις διεγερτικές. Επίσης μπορεί να

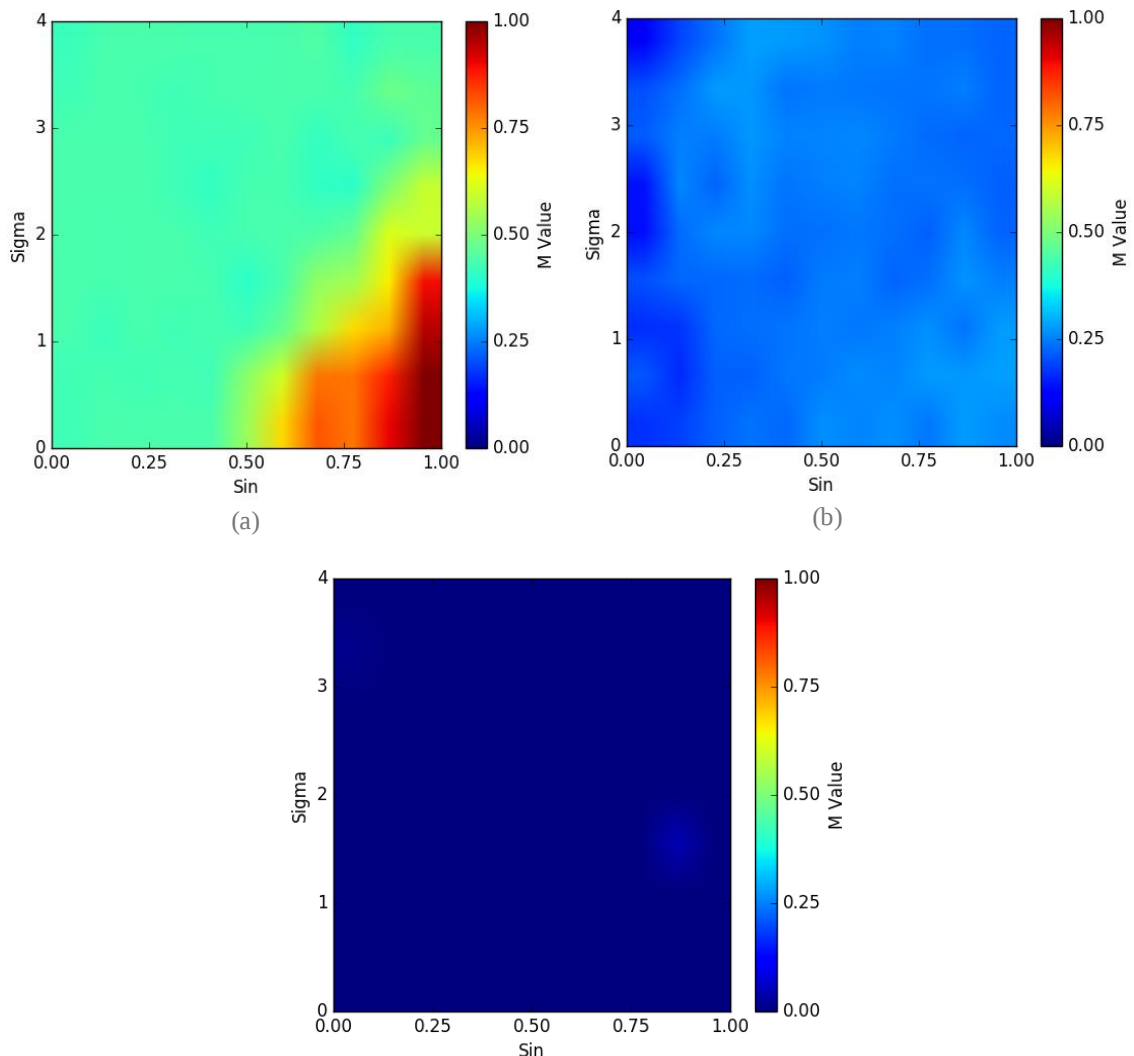
εξηγήσει την αντίθετη περίπτωση, όπου ο νευρώνας δέχεται περισσότερες διεγερτικές εισόδους από ανασταλτικές και δίνει χαμηλές κανονικοποιημένες κλίσεις.

Ακόμη μια παρατήρηση είναι ότι στο 4.6a η ελάχιστη τιμή του δυναμικού της μεμβράνης είναι 0 mV , η οποία αντιπροσωπεύει το δυναμικό ισορροπίας του μοντέλου (V_{rest}). Επομένως, για κάθε υπολογισμό της κλίσης του δυναμικού, η τιμή της δεν προσεγγίζει το ανώτατο όριο (εξίσωση 3.1), το οποίο είναι ανάλογο του ανάστροφου δυναμικού των ανασταλτικών εισόδων ($E_{inh} = -10\text{ mV}$), αλλά το κατώτατο. Αντιθέτως, η ελάχιστη τιμή στο δυναμικό της μεμβράνης στο σχήμα 4.6c, είναι το ανάστροφο δυναμικό των ανασταλτικών εισόδων. Επομένως η κλίση στο μοντέλο του σχήματος 4.6c προσεγγίζει το ανώτατο όριο.

Συμπερασματικά, η μόνη περίπτωση όπου η κανονικοποιημένη κλίση παίρνει τιμή 1 είναι όταν οι είσοδοι φτάνουν με απόλυτο συγχρονισμό και δεν υπάρχει καθόλου θόρυβος. Επίσης πρέπει οι ανασταλτικές είσοδοι να είναι πολύ περισσότερες από τις διεγερτικές και οι συχνότητες τους να έχουν ίδια τιμή. Ο μέσος όρος της κανονικοποιημένης κλίσης σε πολλές περιπτώσεις είναι αρκετά χαμηλός. Με βάση αυτή την παρατήρηση μπορούμε να εξάγουμε το αποτέλεσμα ότι οι ανασταλτικές είσοδοι οδηγούν το μοντέλο που χρησιμοποιήθηκε για την έρευνα να συμπεριφέρεται συνήθως ως χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας και σε πολύ συγκεκριμένες περιπτώσεις ως ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας.

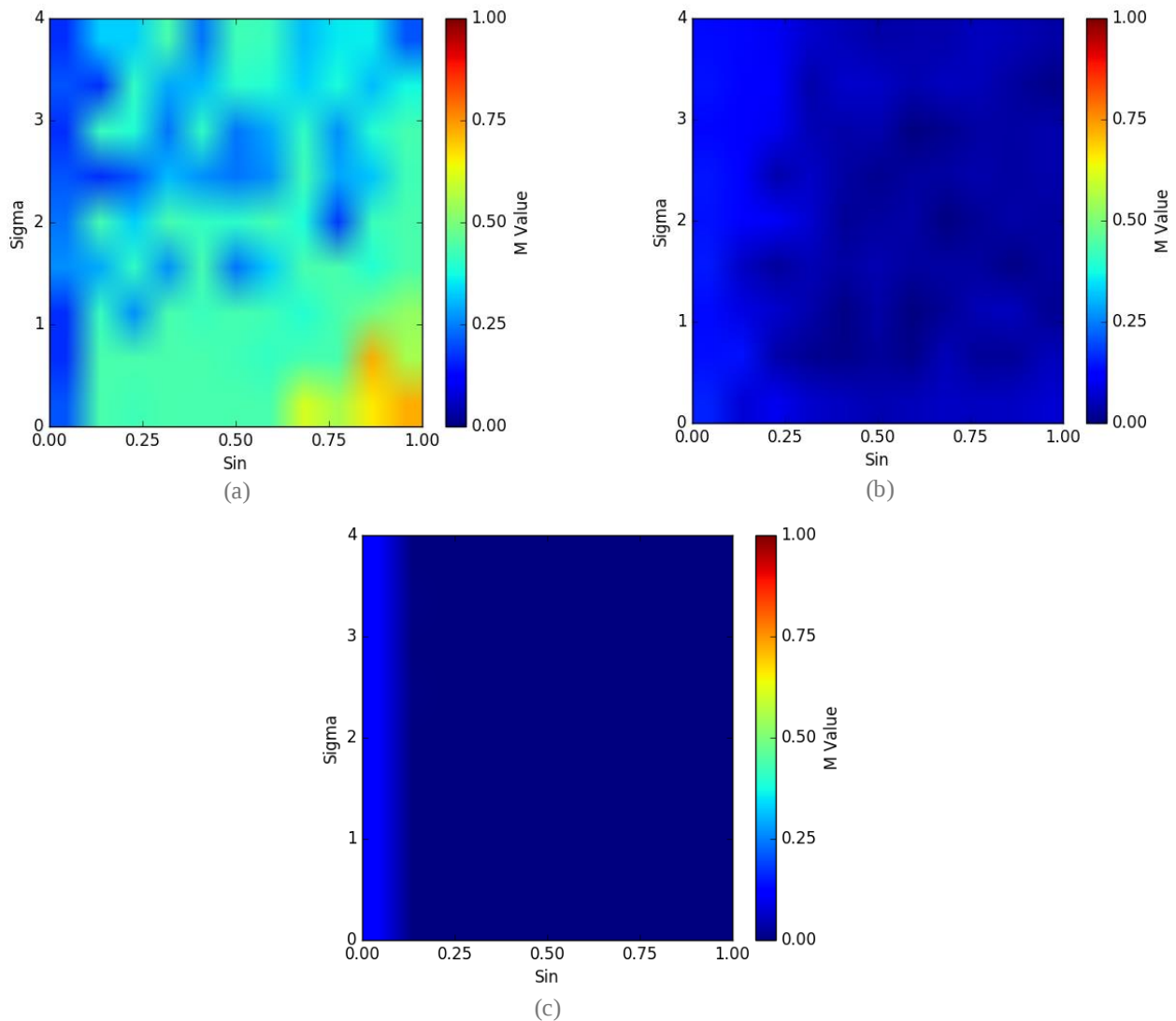
4.2 Μέγιστη Μέση και Ελάχιστη Κανονικοποιημένη Κλίση

Στα σχήματα 4.1 μέχρι 4.4 παρουσιάστηκε ο μέσος όρος των κανονικοποιημένων κλίσεων για διάφορες περιπτώσεις εκτέλεσης των ακραίων περιπτώσεων εισόδων. Στο σχήμα 4.7 παρουσιάζεται η μέγιστη (4.7a), μέση (4.7b) και ελάχιστη (4.7c) τιμή της κανονικοποιημένης κλίσης για ένα νευρώνα που δέχεται 500 διεγερτικές εισόδους και 500 ανασταλτικές. Η συχνότητες των διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων είναι 100 Hz. Η προσομοίωση του νευρώνα εκτελείται για όλους τους συνδυασμούς των S_{in} και σ που αναφέρονται στον πίνακα 3.1.



Σχήμα 4.7 Γραφική παράσταση που παρουσιάζει την τιμή της κανονικοποιημένης κλίσης για νευρώνα με 500 διεγερτικές εισόδους με συχνότητα 100 Hz και 500 ανασταλτικές εισόδους με συχνότητα 100 Hz. a) Παρουσιάζεται η μέγιστη κανονικοποιημένη κλίση του νευρώνα b) Παρουσιάζεται η μέση κανονικοποιημένη κλίση του νευρώνα c) Παρουσιάζεται η ελάχιστη κανονικοποιημένη κλίση

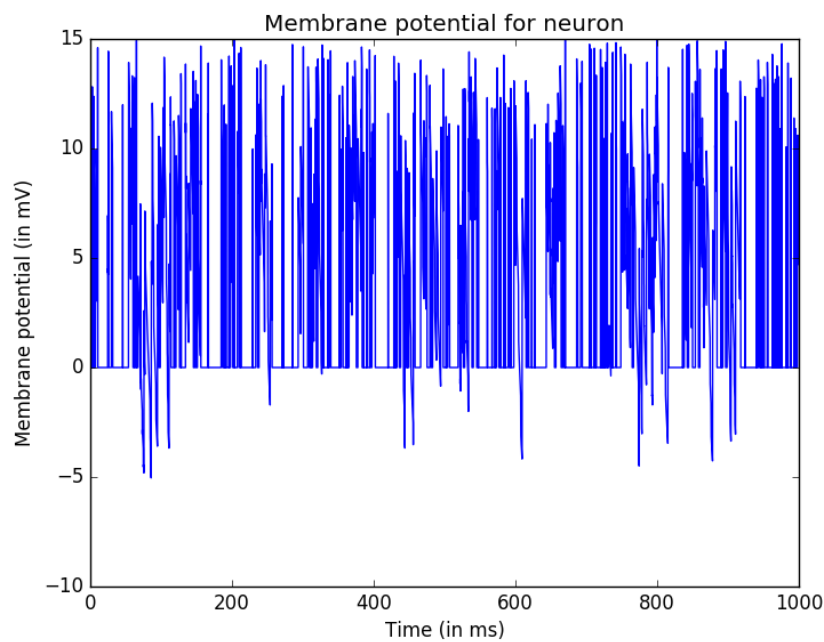
Μπορούμε να παρατηρήσουμε από τον μέσο όρο των κανονικοποιημένων κλίσεων ότι ο νευρώνας για όλους τους συνδυασμούς των S_{in} και σ παίρνει τιμές κοντά στο 0.25. Επομένως συμπεραίνουμε ότι λειτουργεί σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας. Όμως αν παρατηρήσουμε την μέγιστη κανονικοποιημένη κλίση για κάθε προσομοίωση (σχήμα 4.7a), ο νευρώνας έστω και στιγμιαία μπορεί να λειτουργήσει σαν ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας για τις περιπτώσεις όπου οι συγχρονισμένες εισόδοι είναι περισσότερες από τις τυχαίες.



Σχήμα 4.8 Γραφική παράσταση που παρουσιάζει την τιμή της κανονικοποιημένης κλίσης για νευρώνα με 500 διεγερτικές εισόδους με συχνότητα 500 Hz και 500 ανασταλτικές εισόδους με συχνότητα 500 Hz. a) Παρουσιάζεται η μέγιστη κανονικοποιημένη κλίση του νευρώνα b) Παρουσιάζεται η μέση κανονικοποιημένη κλίση του νευρώνα c) Παρουσιάζεται η ελάχιστη κανονικοποιημένη κλίση

Συμπερασματικά, ενώ ο νευρώνας στο σχήμα 4.7 λειτουργεί ως χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας, λαμβάνοντας υπόψη τον μέσο όρο της κανονικοποιημένης κλίσης, ωστόσο υπάρχουν περιπτώσεις όπου ο νευρώνας λειτουργεί σαν ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας.

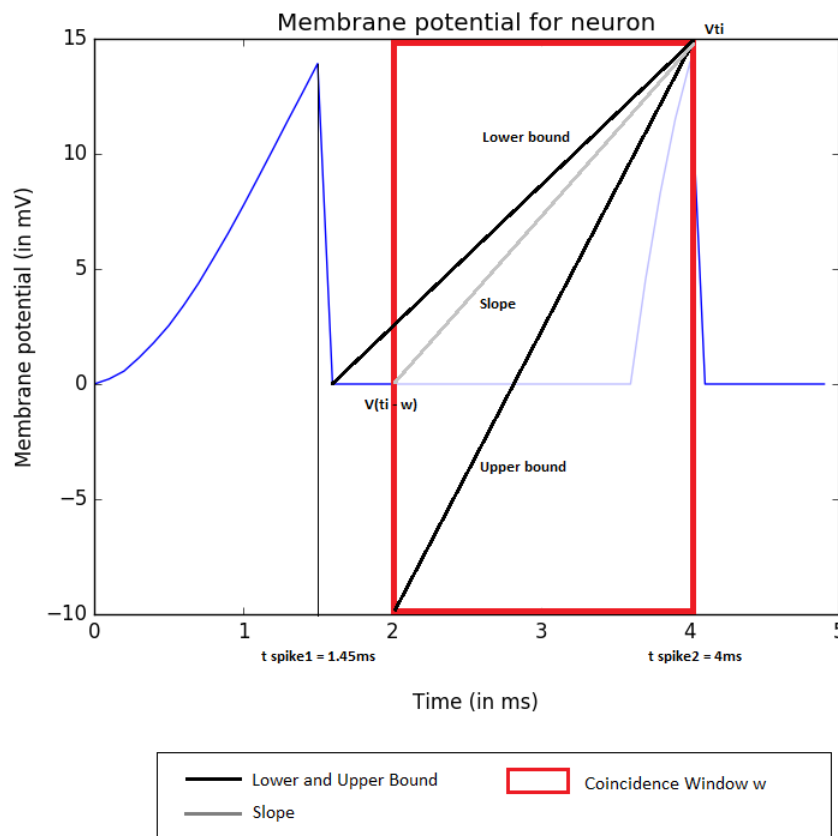
Στο σχήμα 4.8 παρουσιάζεται ο ίδιος νευρώνας με το σχήμα 4.7, με την διαφορά ότι οι συχνότητες των διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων ισούνται με 500 Hz . Η παρατήρηση που γίνεται σε αυτό το σημείο είναι ότι ο μέσος όρος της κανονικοποιημένης κλίσης (σχήμα 4.8b) είναι πιο χαμηλός από τον μέσο όρο του σχήματος 4.7b. Το ίδιο ισχύει και για την μέγιστη τιμή των δύο περιπτώσεων, δηλαδή οι μέγιστες κανονικοποιημένες κλίσεις στο σχήμα 4.7a είναι μεγαλύτερες από τις μέγιστες τιμές στο σχήμα 4.8a. Αυτή η παρατήρηση, ίσως οφείλεται στο γεγονός ότι η ψηλές συχνότητες προκαλούν πολλές συνεχόμενες πυροδοτήσεις, όπως φαίνεται στο σχήμα 4.9a.



Σχήμα 4.9a Δυναμικό μεμβράνης με 50:50 αναλογία διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων και με συχνότητες $f_{exc} = 500\text{ Hz}$ και $f_{inh} = 500\text{ Hz}$

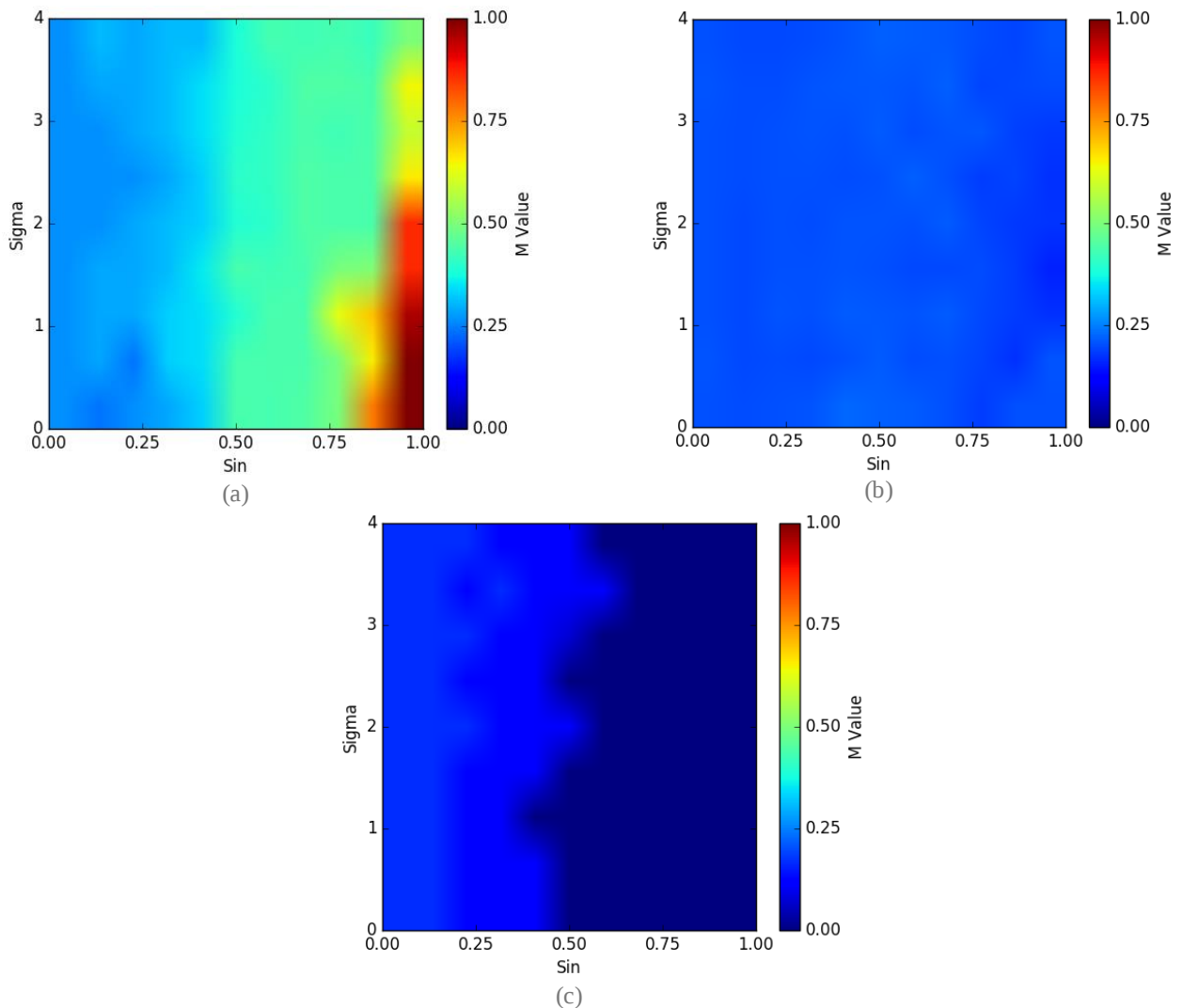
Η εικόνα 4.9b είναι η μεγέθυνση της εικόνας 4.9a, η οποία παρουσιάζει το δυναμικό της μεμβράνης. Όπως φαίνεται το δυναμικό της μεμβράνης μετά από την πρώτη πυροδότηση ($t_{spike1} = 1.45ms$) μένει στο δυναμικό ισορροπίας ($V_{rest} = 0mV$) για τον χρόνο αδράνειας ($t_{refr} = 2ms$) και απευθείας πυροδοτεί ξανά. Όταν ξεκινά το χρονικό παράθυρο η τιμή του δυναμικού ισούται με το δυναμικό ισορροπίας (από το σχήμα 4.9b η μεταβλητή $V(t_i - w)$). Τα όρια της κλίσης αναπαρίστανται με τις μαύρες γραμμές και το ανώτατο όριο ξεκινά από το ανάστροφο δυναμικό για τις ανασταλτικές εισόδους. Η κλίση του δυναμικού μεμβράνης προσεγγίζει το κατώτατο όριο. Αυτό το μοτίβο συνεχίζεται σε όλη την διάρκεια της προσομοίωσης 4.9a. Επομένως αυτός είναι ο λόγος που ο μέσος όρος της κανονικοποιημένης κλίσης είναι τόσο χαμηλός.

Μια επιπλέον παρατήρηση είναι ότι αν η μετρική της παρούσας έρευνας χρησιμοποιούσε την εξίσωση της ανώτατης κλίσης από την μετρική Κουτσού et al.(2012) (εξίσωση 2.6) τότε η κλίση του σχήματος 4.9b θα ήταν η ίδια με την ανώτατη κλίση.



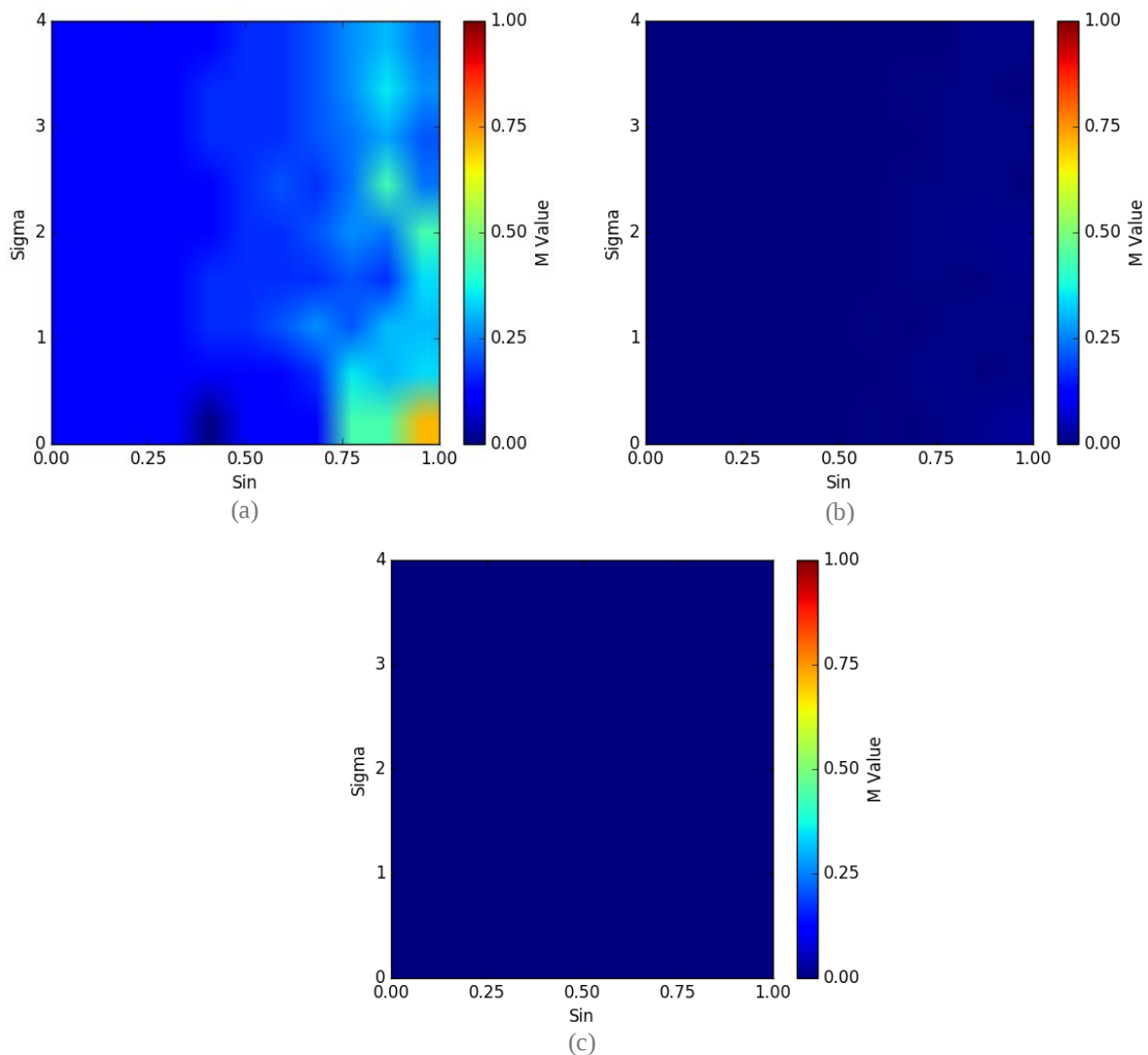
Σχήμα 4.9b Μεγέθυνση σχήματος 4.9α. Υπολογισμός κλίσης και ορίων κλίσης

Το σχήμα 4.10 παρουσιάζει ένα πιο ρεαλιστικό μοντέλο νευρώνα, όπου η αναλογία των διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων είναι 80:20. Η συχνότητα των διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων είναι 100 Hz. Λειτουργεί με παρόμοιο τρόπο με το μοντέλο στο σχήμα 4.7. Επομένως τα συμπεράσματα είναι τα ίδια με την περίπτωση με αναλογία διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων είναι 50:50



Σχήμα 4.10 Γραφική παράσταση που παρουσιάζει την τιμή της κανονικοποιημένης κλίσης για νευρώνα με 800 διεγερτικές εισόδους με συχνότητα 100 Hz και 200 ανασταλτικές εισόδους με συχνότητα 100 Hz. α) Παρουσιάζεται η μέγιστη κανονικοποιημένη κλίση του νευρώνα β) Παρουσιάζεται η μέση κανονικοποιημένη κλίση του νευρώνα γ) Παρουσιάζεται η ελάχιστη κανονικοποιημένη κλίση

Το σχήμα 4.11 παρουσιάζει το ίδιο μοντέλο νευρώνα με το σχήμα 4.10. Η διαφορά βρίσκεται στις συχνότητες, οι οποίες για τις διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους είναι 500 Hz . Λειτουργεί με παρόμοιο τρόπο με το μοντέλο στο σχήμα 4.8, αλλά ο μέσος όρος της κανονικοποιημένης κλίσης είναι ακόμα πιο χαμηλός (σχήμα 4.11b). Στο συγκεκριμένο μοντέλο η μέση τιμή είναι πάντα 0. Επομένως το μοντέλο λειτουργεί σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας με τις παραμέτρους που ορίστηκαν στους πίνακες 3.1 και 3.2. Η εξήγηση αυτής της συμπεριφοράς είναι ο συνδυασμός της ανάλυσης που έγινε στο κεφάλαιο 4.1.2.1 και στο σχήμα 4.9.



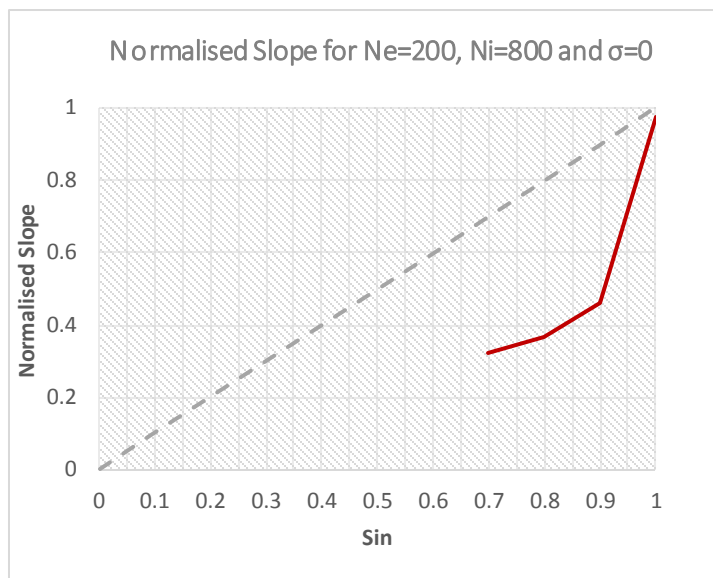
Σχήμα 4.11 Γραφική παράσταση που παρουσιάζει την τιμή της κανονικοποιημένης κλίσης για νευρώνα με 800 διεγερτικές εισόδους με συχνότητα 500 Hz και 200 ανασταλτικές εισόδους με συχνότητα 500 Hz . α) Παρουσιάζεται η μέγιστη κανονικοποιημένη κλίση του νευρώνα β) Παρουσιάζεται η μέση κανονικοποιημένη κλίση του νευρώνα γ) Παρουσιάζεται η ελάχιστη κανονικοποιημένη κλίση

4.3 Σύγκριση Κανονικοποιημένης Κλίσης και Συγχρονισμού εισόδων

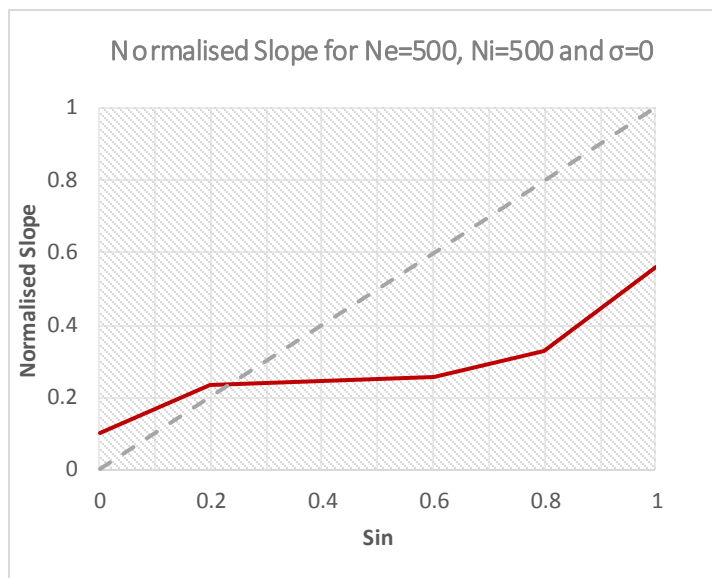
Οι γραφικές παραστάσεις στο σχήμα 4.12 παρουσιάζουν την κανονικοποιημένη κλίση ως προς τον συγχρονισμό των εισόδων και δεν προστίθεται θόρυβος στις εισόδους ($\sigma = 0$). Το σχήμα 4.12a παρουσιάζει τον νευρώνα όταν δέχεται 200 διεγερτικές και 800 ανασταλτικές εισόδους, με συχνότητα 100 Hz και για τα δύο είδη των εισόδων. Στο σχήμα 4.12b παρουσιάζονται τα αποτελέσματα ενός νευρώνα που δέχεται 500 διεγερτικές και 500 ανασταλτικές εισόδους με συχνότητα 100 Hz. Το σχήμα 4.12 παρουσιάζει τον νευρώνα όταν δέχεται 200 διεγερτικές και 800 ανασταλτικές εισόδους, με συχνότητα 100 Hz. Η γραφική παράσταση 4.13 στο σχήμα παρουσιάζει την κανονικοποιημένη κλίση ως προς τον συγχρονισμό των εισόδων, όπως παρουσιάζεται στην μετρική Κουτσού et al.(2012).

Υπάρχει μεγάλη διαφορά ανάμεσα στις γραφικές παραστάσεις που παράχθηκαν από το μοντέλο της παρούσας έρευνας με τα αποτελέσματα της μετρικής Κουτσού et al.(2012), όπως ήταν αναμενόμενο με βάση τα παραπάνω αποτελέσματα.

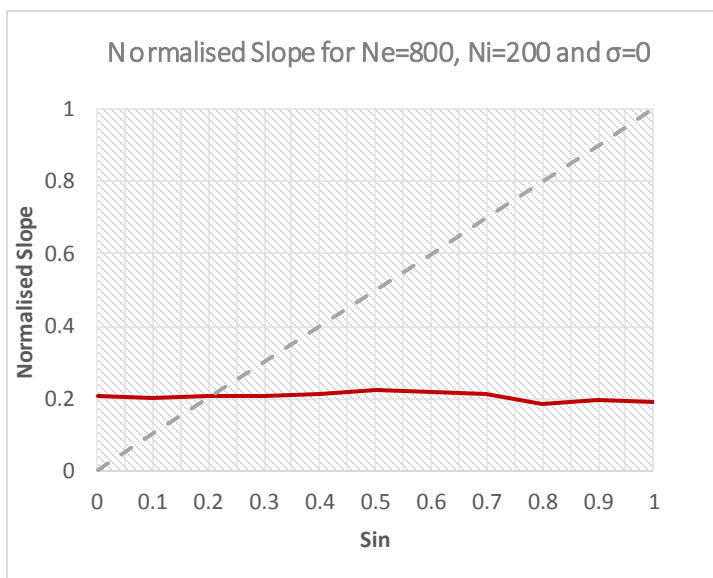
Στο σχήμα 4.12a, όπου η αναλογία είναι 20:80, ο νευρώνας δεν πυροδοτεί με αποτέλεσμα στις περιπτώσεις όπου υπάρχει τυχαιότητα στις εισόδους. Αυτό το γεγονός συμβαίνει για τον λόγο ότι διεγερτικές είσοδοι είναι λιγότεροι από τις ανασταλτικές και φτάνουν με τυχαίο τρόπο στον νευρώνα, με αποτέλεσμα να 'εξουδετερώνονται' από τον μεγάλο αριθμό των ανασταλτικών εισόδων. Ενώ στην περίπτωση όπου οι διεγερτικές είσοδοι έρχονται ταυτόχρονα έχουν την δυνατότητα να αυξήσουν απότομα το δυναμικό της μεμβράνης και να πυροδοτήσει. Αυτή η αντίδραση εξηγεί τις ψηλές τιμές της κανονικοποιημένης κλίσης στις περιπτώσεις όπου η πλειοψηφία των εισόδων του νευρώνα είναι ταυτόχρονες. Συμπερασματικά, δεν μπορούμε να έχουμε μια πλήρη εικόνα για τον συσχετισμό της κανονικοποιημένης κλίσης ως προς τον ταυτοχρονισμό των εισόδων για αυτή την περίπτωση.



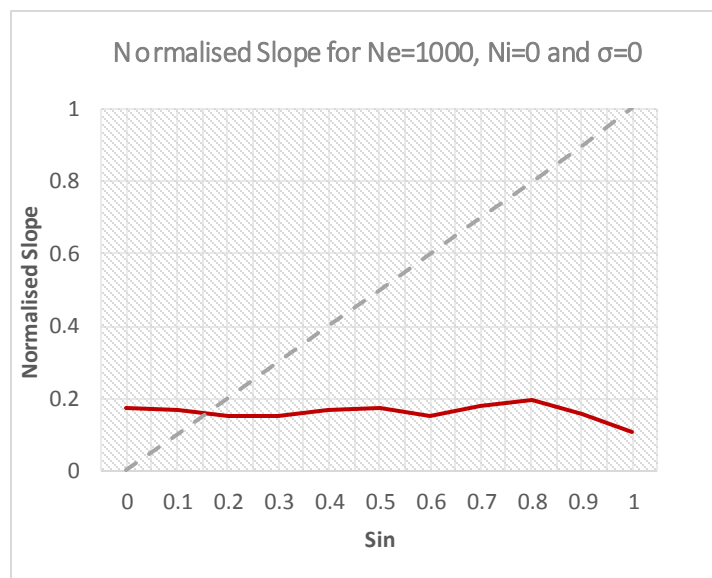
(a)



(b)



(c)

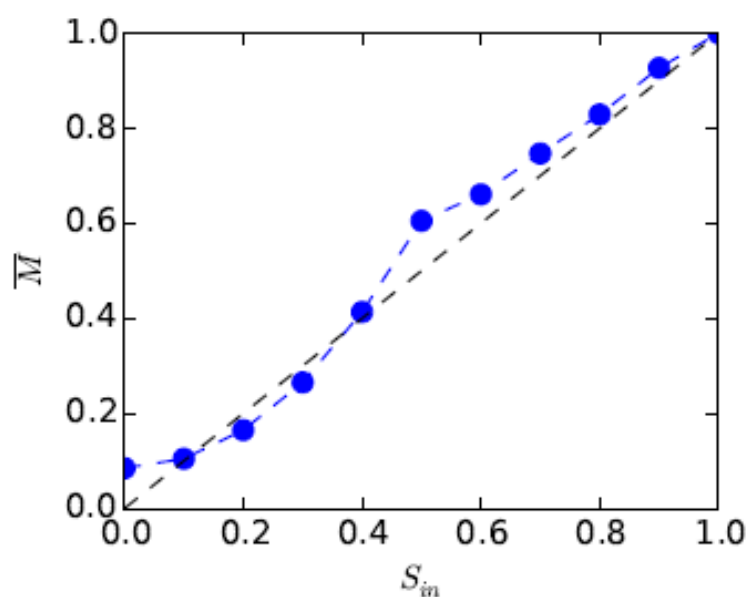


(d)

Σχήμα 4.12 Γραφική Παράσταση αναπαράστασης Κανονικοποιημένης Κλίσης ως προς το ποσοστό συγχρονισμού των εισόδων.

- a. Μοντέλο με παραμέτρους $Ne = 200, Ni = 800, f_{exc} = 100Hz, f_{inh} = 100Hz$
- b. Μοντέλο με παραμέτρους $Ne = 500, Ni = 500, f_{exc} = 100Hz, f_{inh} = 100Hz$
- c. Μοντέλο με παραμέτρους $Ne = 800, Ni = 200, f_{exc} = 100Hz, f_{inh} = 100Hz$
- d. Μοντέλο με παραμέτρους $Ne = 1000, Ni = 0, f_{exc} = 100Hz, f_{inh} = 100Hz$

Το σχήμα 4.12b παρουσιάζει την γραφική της κανονικοποιημένης κλίσης ως προς τον συγχρονισμό των εισόδων για νευρώνα όπου η αναλογία των διεγερτικών και ανασταλτικών εισόδων ισούται με 50:50. Η συγκεκριμένη γραφική σε σύγκριση με τις υπόλοιπες 3 στο σχήμα 4.12, προσεγγίζει περισσότερο την γραφική παράσταση 4.13, η οποία παράχθηκε από την μετρική Κουτσού et al. (2012). Υπάρχει μια γραμμική αύξηση στην κανονικοποιημένη κλίση όσο αυξάνεται το ποσοστό των ταυτόχρονων εισόδων, ωστόσο η κλίση δεν παίρνει τιμή μεγαλύτερη από 0.6. Η εξήγηση αυτής της συμπεριφοράς αναλύθηκε στην ενότητα 4.2.



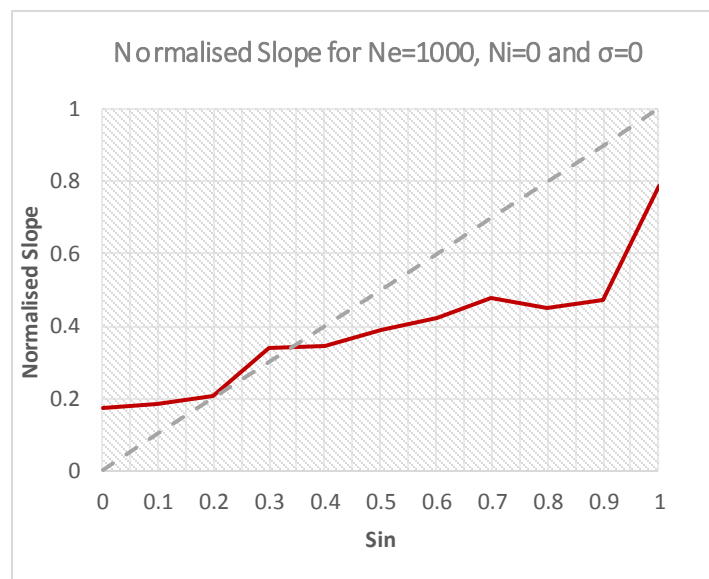
Σχήμα 4.13 Γραφική Παράσταση αναπαράστασης Κανονικοποιημένης Κλίσης ως προς το ποσοστό συγχρονισμού των εισόδων.

(Πηγή: Κουτσού et al. (2012))

Στο σχήμα 4.12c, παρουσιάζεται ένας πιο ρεαλιστικός νευρώνας, του οποίου οι είσοδοι του έχουν αναλογία 80:20 (διεγερτικές προς ανασταλτικές). Όπως φαίνεται από την γραφική η κανονικοποιημένη κλίση παραμένει σταθερή για κάθε τιμή του S_{in} . Οι παράμετροι της γραφική είναι ίδιες με το σχήμα 4.10. Στην εξήγηση της εικόνας 4.10 αναλύεται γιατί υπάρχουν αυτά τα αποτελέσματα.

Το σχήμα 4.12d παρουσιάζει τον νευρώνα που δέχεται μόνο διεγερτικές εισόδους. Με την χρήση της νέας μετρικής η κανονικοποιημένη κλίση δεν ξεπερνά την τιμή 0,2 και ο λόγος αυτού του αποτελέσματος αναλύεται στο κεφάλαιο 4.2.

Στο σχήμα 4.14 παρουσιάζεται η ίδια γραφική παράσταση με το σχήμα 4.12d με την διαφορά ότι η κανονικοποιημένη κλίση υπολογίζεται με την μετρική Κουτσού et al.(2012). Όπως φαίνεται στο σχήμα η κανονικοποιημένη κλίση αυξάνεται όσο αυξάνεται το ποσοστό συγχρονισμού. Επομένως στις περιπτώσεις όπου ο νευρώνας δεν δέχεται ανασταλτικές εισόδους, η κανονικοποιημένη κλίση θα πρέπει να υπολογίζεται με την μετρική Κουτσού et al. (2012), για τον λόγο ότι το δυναμικό της μεμβράνης δεν παίρνει τιμές μικρότερες από το δυναμικό ισορροπίας, με αποτέλεσμα η κλίση να μην προσεγγίζει ποτέ το ανώτατο όριο της νέας μετρικής.



Σχήμα 4.14 Γραφική Παράσταση αναπαράστασης Κανονικοποιημένης Κλίσης ως προς το ποσοστό συγχρονισμού των εισόδων.

Μοντέλο με παραμέτρους $Ne = 1000, Ni = 0, f_{exc} = 100Hz, f_{inh} = 100Hz$. Η κανονικοποιημένη κλίση υπολογίζεται με την μετρική Κουτσού et al. (2012)

Συγκριτικά με τα αποτελέσματα που παράχθηκαν από το μοντέλο της έρευνας μας με τα αποτελέσματα της μετρική Κουτσού et al. (2012) οι ανασταλτικές εισοδοι προκαλούν διαφορετικό μοτίβο στις κανονικοποιημένες κλίσεις καθώς αυξάνεται ο συγχρονισμός των εισόδων. Όπως φαίνεται στα σχήματα 4.12c και 4.12d, το είδος των

εισόδων (τυχαίες ή συγχρονισμένες) δεν επηρεάζουν σε μεγάλο βαθμό την κανονικοποιημένη κλίση, ενώ στην μετρική Κουτσού et al.(2012) η κανονικοποιημένη κλίση είναι ανάλογη του ποσοστού συγχρονισμού.

Σύμφωνα με τους Κουτσού et al.(2016) παρατηρήθηκε ότι η γραμμική αύξηση της κανονικοποιημένης κλίσης ως προς το ποσοστό των συγχρονισμένων εισόδων δεν ισχύει για όλες τις περιπτώσεις. Έχουν παρουσιάσει διάφορες περιπτώσεις όπου δεν υπάρχει γραμμική σχέση μεταξύ της κλίσης του δυναμικού της μεμβράνης και του συγχρονισμού των εισόδων. Το γεγονός ότι τα αποτελέσματα που παράχθηκαν στην τρέχουσα έρευνα δεν είναι παρόμοια με τα αποτελέσματα της μετρικής Κουτσού et al. (2012), ίσως να αποτελεί ακόμη μια περίπτωση όπου δεν ισχύει η γραμμική σχέση ανάμεσα στην κλίση και τον συγχρονισμό. Επομένως, η παρουσία των ανασταλτικών εισόδων, η χρήση της νέας μετρικής και οι παράμετροι που εφαρμόστηκαν σε αυτή την έρευνα, δεν δίνουν αποτελέσματα όπου η κανονικοποιημένη κλίση να είναι ανάλογη του συγχρονισμού των εισόδων.

Κεφάλαιο 5

Συμπεράσματα και Μελλοντική Εργασία

5.1 Συμπεράσματα

5.2 Μελλοντική Εργασία

5.1 Συμπεράσματα

Η τρέχουσα διπλωματική εργασία αφορά την μελέτη της μετρικής Κουτσού et al. (2012) και προσαρμογή της έτσι ώστε να μπορεί να προσαρμοστεί και σε νευρώνες οι οποίοι δέχονται διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους.

Η υλοποίηση της ανανεωμένης μετρικής εφαρμόστηκε στο μοντέλο Conductance-Based Leaky Integrate-and-Fire, το οποίο έχει την δυνατότητα να λαμβάνει διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους. Μέσα από πολλές προσομοιώσεις παρατηρήθηκε ότι το συγκεκριμένο μοντέλο οριοθετεί το δυναμικό της μεμβράνης στο πεδίο ορισμού $[E_{inh}, V_{th}]$.

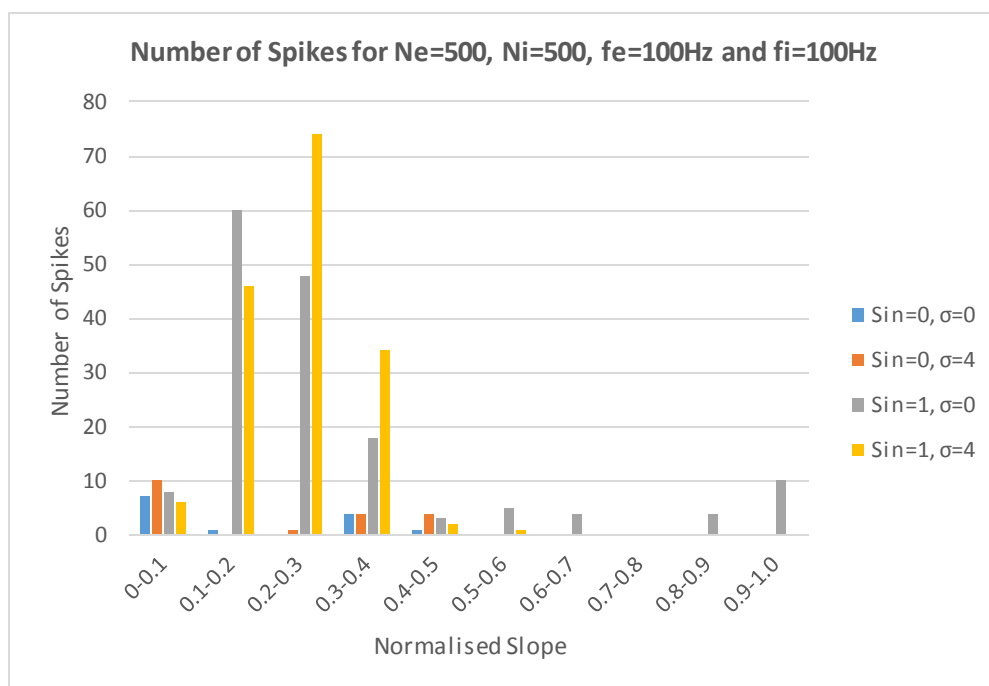
Μετά την μελέτη και εφαρμογή της μετρικής Κουτσού et al. (2012) στο μοντέλο νευρώνα Conductance-Based Leaky Integrate-and-Fire, παρατηρήθηκε ότι το ανώτατο όριο της κλίσης ήταν αρκετά χαμηλό, με αποτέλεσμα η κλίση της μεμβράνης πριν από κάθε πυροδότηση να μην κανονικοποιείται σωστά στο πεδίο τιμών $[0,1]$. Επομένως χρειάστηκε να γίνουν κάποιες υποθέσεις για τον τρόπο υπολογισμού του ανώτατου ορίου της κλίσης του δυναμικού της μεμβράνης.

Στην συνέχεια, χρειάστηκε να ελεγχθεί η ορθότητα της ανανεωμένης μετρικής. Μέσα από πολλές προσομοιώσεις του νευρώνα με διαφορετικές παραμέτρους παράχθηκαν κάποια αποτελέσματα, τα οποία αναφέρονται στο κεφάλαιο 4.

Τα κυριότερα συμπεράσματα που εξάχθηκαν από τις προσομοιώσεις είναι ότι η παρουσία των ανασταλτικών εισόδων οδηγεί τον νευρώνα στο να λειτουργεί τις περισσότερες φορές σαν χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας, ενώ στιγμιαία σε συγκεκριμένες περιπτώσεις λειτουργεί σαν ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας.

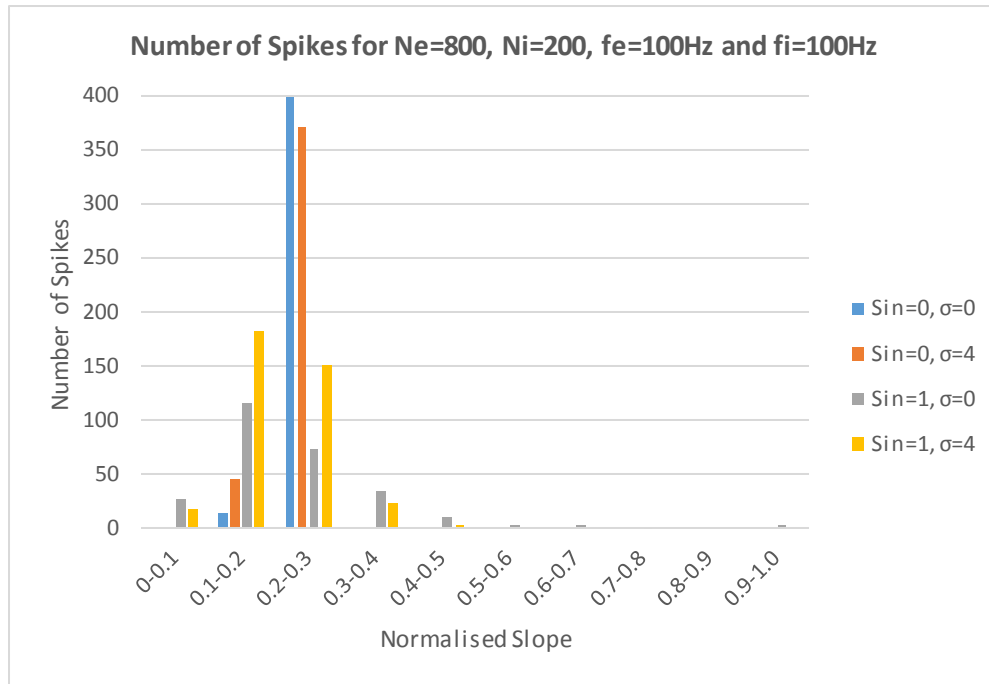
Η γραφική παράσταση 5.1 κατηγοριοποιεί την κανονικοποιημένη κλίση της κάθε πυροδότησης σε 10 ομάδες (άξονας χ) και παρουσιάζεται ο αριθμός των

πυροδοτήσεων για κάθε κατηγορία. Η συγκεκριμένη γραφική παράσταση παρουσιάζει τα αποτελέσματα για τον νευρώνα που δέχεται 500 διεγερτικές και 500 ανασταλτικές εισόδους με συχνότητες 100 Hz. Μπορούμε να οδηγηθούμε στο συμπέρασμα ότι για τυχαίες εισόδους ($S_{in} = 0$ και $\sigma = 0$ ή $\sigma = 4$) και ταυτόχρονες εισόδους με τον μέγιστο θόρυβο ($S_{in} = 1$ και $\sigma = 4$) οι περισσότερες τιμές των κανονικοποιημένων κλίσεων δίνουν τιμές κοντά στο 0 και δεν δίνουν τιμές πάνω από 0,6. Αντιθέτως, για την περίπτωση όπου οι εισοδοί είναι συγχρονισμένοι ($S_{in} = 1$ και $\sigma = 0$), υπάρχουν τιμές όπου βρίσκονται στο πεδίο τιμών $[0.9 - 1.0]$.



Σχήμα 5.1 Παρουσιάζει τον αριθμό των πυροδοτήσεων όπου η κανονικοποιημένη κλίση βρίσκεται στο κάθε διάστημα του άξονα χ. Ο νευρώνας δέχεται 500 διεγερτικές εισόδους με συχνότητα 100Hz και 500 ανασταλτικές εισόδους με συχνότητα 100Hz

Επιπρόσθετα, στο σχήμα 5.2 παρουσιάζεται η ίδια γραφική παράσταση με το σχήμα 5.1, για ένα πιο ρεαλιστικό νευρώνα, ο οποίος δέχεται 800 διεγερτικές και 200 ανασταλτικές εισόδους. Όπως παρατηρούμε, αυτό το σχήμα έχει παρόμοιο μοτίβο στις κανονικοποιημένες κλίσεις όπως ο νευρώνας στο σχήμα 5.1, αλλά οι στιγμές που λειτουργεί σαν ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας, δηλαδή η κανονικοποιημένη κλίση είναι κοντά στο 1, είναι λιγότερες.



Σχήμα 5.2 Παρουσιάζει τον αριθμό των πυροδοτήσεων όπου η κανονικοποιημένη κλίση βρίσκεται στο κάθε διάστημα του άξονα χ. Ο νευρώνας δέχεται 800 διεγερτικές εισόδους με συχνότητα 100Hz και 200 ανασταλτικές εισόδους με συχνότητα 100Hz

Συγκρίνοντας τις δύο γραφικές, μπορούμε να παρατηρήσουμε ότι ο αριθμός των πυροδοτήσεων στο σχήμα 5.2 είναι αρκετά πιο μεγάλος από το σχήμα 5.1. Αυτό συμβαίνει για τον λόγο ότι ο αριθμός των ανασταλτικών και διεγερτικών εισόδων ισούνται και πολλές από αυτές αλληλοεξουδετερώνονται.

Επομένως τα συμπεράσματα που απορρέουν είναι ότι η παρουσία των ανασταλτικών εισόδων στο νευρώνα και η χρήση της νέας μετρικής, ωθούν τον νευρώνα να λειτουργεί τις πλείστες φορές ως χρονικός συναθροιστής δυναμικών ενεργείας, για τις παραμέτρους που ορίστηκαν στους πίνακες 3.1 και 3.2. Οι περιπτώσεις όπου ο νευρώνας λειτουργεί ως ανιχνευτής ταυτόχρονων δυναμικών ενεργείας είναι όταν οι περισσότεροι είσοδοι έρχονται ταυτόχρονα και δεν προστίθεται μεγάλος θόρυβος σε αυτές.

Τέλος, όταν ο νευρώνας δεν δέχεται ανασταλτικές εισόδους η κανονικοποιημένη κλίση πρέπει να υπολογίζεται με την μετρική Κουτσού, ενώ όταν υπάρχουν ανασταλτικές, η κλίση να υπολογίζεται με την νέα μετρική.

5.2 Μελλοντική Εργασία

Στην παρούσα διπλωματική εργασία τροποποιήθηκε η μετρική συγχρονισμού, για το μοντέλο νευρώνα που να δέχεται διεγερτικές και ανασταλτικές εισόδους και πιο συγκεκριμένα για το μοντέλο Conductance-based Leaky Integrate-and-Fire.

Θα ήταν πολύ εποικοδομητικό να εφαρμοστεί η νέα μετρική σε ένα πιο ρεαλιστικό μοντέλο νευρώνα, όπως το μοντέλο Hodgkin and Huxley. Αρχικά μπορεί να εφαρμοστεί στο μοντέλο η νέα μετρική συγχρονισμού κα να ελεγχθεί κατά πόσο είναι ορθή για το μοντέλο. Αν η κανονικοποιημένη κλίση ανήκει στο πεδίο τιμών $[0,1]$, τότε η μετρική λειτουργεί κανονικά, διαφορετικά θα πρέπει να τροποποιηθεί για να μπορεί να εφαρμοστεί στο πιο ρεαλιστικό μοντέλο.

Επιπρόσθετα θα μπορούσε να γίνει μελέτη για το ποσοστό του συγχρονισμού των ανασταλτικών εισόδων σε ρεαλιστικούς νευρώνες. Αν δεν υπάρχουν περιπτώσεις όπου οι ανασταλτικές εισόδοι μπορούν να φτάσουν με απόλυτο συγχρονισμό, τότε θα πρέπει να μην εφαρμόζεται το ίδιο S_{in} για τα δύο είδη εισόδων, όπως εφαρμόζεται σε αυτή την μελέτη και ίσως τα αποτελέσματα να είναι διαφορετικά.

Αναφορές

- Kostal L., Lansky P., Rospars J., (2007) Neuronal coding and spiking randomness, European Journal of Neuroscience, 26, 2693-2701.
- Gerstner, W., Kempter, R., van Hemmen, J.L. & Wagner, H. (1996). A neural learning rule for sub-millisecond temporal coding. Nature, 383, 76-78
- Koutsou, A., Christodoulou, C., Bugmann, G., Kanev, J. (2012) Distinguishing the Causes of Firing with the Membrane Potential Slope, Neural Computation 24, 2318-2345.
- Rudolph, M. & Destexhe, A. (2003). Tuning neocortical pyramidal neurons between integrators and coincidence detectors. Journal of Computational Neuroscience, 14(3), 239-251.
- Goedeke, S. & Diesmann, M. (2008). The mechanism of synchronization in feedforward neuronal networks. New Journal of Physics, 10, 015007.
- Kisley, M.A. & Gerstein, G. L. (1999). The continuum of operating modes for a passive model neuron. Neural Computation, 11, 1139-1154.
- Aertsen, A., Diesmann, M. & Gewaling, M.O. (1996). Propagation of synchronous spiking activity in feedforward neural networks. Journal of Physiology-Paris, 90 (3-4), 243-247.
- Christodoulou C., Bugmann G., Clarkson T.G. (2012). A spiking neuron model: applications and learning. Neural Networks, 15, 901-905.

- Hodgkin, A. L.& Huxley, A. F. (1952). "A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve". Journal of Physiology, 117(4): 500–544

- Koutsou A., Kanev J., Economidou M., Christodoulou C. (2016). "Integrator or Coincidence Detector – What shapes the relation of stimulus Synchrony and the operational mode of neuron?" Mathematical Biosciences and Engineering,13(3) : 521-535

Γενική Βιβλιογραφία

- Οικονομίδου, Μ. (2013). Νευρωνικός Κώδικας: Σύγκριση μετρικών ακολουθιών πυροδότησης νευρώνα. Ατομική Διπλωματική Εργασία, Τμήμα Πληροφορικής, Πανεπιστήμιο Κύπρου
- Σάββα, Ο. (2014). Μετρική Συγχρονισμού στο μοντέλο νευρώνα Hodgkin and Huxley. Ατομική Διπλωματική Εργασία, Τμήμα Πληροφορικής, Πανεπιστήμιο Κύπρου.
- Ζαβού, Χ. (2015). Μετρική Συγχρονισμού σε Βιολογικούς Νευρώνες. Ατομική Διπλωματική Εργασία, Τμήμα Πληροφορικής, Πανεπιστήμιο Κύπρου
- Christodoulou C. EPL444 notes, Nicosia 2014-2015.
- Βιολογία Γ' Ενιαίου Λυκείου

Παράρτημα Α

```
from brian import *
import random
import gc

Sin = 1.0      # proportion of synchronous inputs
sigma = 0.0    # standard deviation

ne = 500       # number of excitatory inputs
ni = 500       # number of inhibitory inputs

#----- Parameters -----
duration = 100*ms

Nsync = int((ne+ni)*Sin) # num of exc and inh syn inputs
Nsync_e = int(ne*Sin)    # num of exc syn inputs
Nsync_i = int(ni*Sin)    # num of inh syn inputs
Nrand = (ne+ni) - Nsync  # num of exc and inh random inputs
Nrand_e = ne - Nsync_e   # num of exc random inputs
Nrand_i = ni - Nsync_i   # num of inh random inputs

# synapse parameters
we = 0.5*nsiemens
wi = 0.5*nsiemens

taum = 20*ms      # time constant
taue = 5*ms       # time constant for excitatory inputs
taui = 10*ms      # time constant for inhibitory inputs

trefr = 2*ms

gl = 0.02 * nsiemens      # Leak conductance
C = 200.0 * pfarad        # Membrane capacitance

Vt = 15 * mvolt           # spike threshold
Vr = 0 * mvolt            # reset value
El = 0 * mvolt            # resting potential

# Reversal potentials
Ee = 60 * mV              # excitatory reversal potential
Ei = -10 * mV             # inhibitory reversal potential

fe = 100*Hz              # excitatory rate input
fi = 300*Hz              # inhibitory rate input
```

```

clear(True)
gc.collect()
reinit_default_clock()
reinit()
dt = defaultclock.dt

#----- Neuron -----
eqs = Equations("""
    dv/dt = (gl*(Vr-v) +ge*(Ee-v)+gi*(Ei-v))/C : volt
    dge/dt = -ge/taue : nsiemens
    dgi/dt = -gi/taui : nsiemens
""")

eqs.prepare()
neuron = NeuronGroup(1, eqs, threshold='v>Vt',
reset='v=Vr',refractory=trefr)
pulse_intervals_e = []
pulse_intervals_i = []
pulse_times = []
neuron.v = Vr

# ----- Inputs -----

# For synchrony inputs
if Nsync:
    # For excitatory synchrony inputs
    if fe:
        while (sum(pulse_intervals_e)*second < duration):
            interval_e = random.expovariate(fe) + dt
            pulse_intervals_e.append(interval_e)

    # For inhibitory synchrony inputs
    if fi:
        while (sum(pulse_intervals_i)*second < duration):
            interval_i = random.expovariate(fi) + dt
            pulse_intervals_i.append(interval_i)

    pulse_times_e = cumsum(pulse_intervals_e[:-1])
    pulse_times_i = cumsum(pulse_intervals_i[:-1])

    sync_spikes_e = []
    sync_spikes_i = []

    pp_e = PulsePacket(0*second,1,0*second)
    pp_i = PulsePacket(0*second,1,0*second)

    for spikeTime_e in pulse_times_e:
        try:
            pp_e.generate(t = spikeTime_e*second,
n=Nsync_e, sigma=sigma*ms)

```

```

        sync_spikes_e.extend(pp_e.spiketimes)
    except ValueError:
        continue

    for spikeTime_i in pulse_times_i:
        try:
            pp_i.generate(t = spikeTime_i*second,
n=Nsync_i, sigma=sigma*ms)
            sync_spikes_i.extend(pp_i.spiketimes)
        except ValueError:
            continue

    if Nsync_e:
        SyncGroup_e = SpikeGeneratorGroup(N=Nsync_e,
spiketimes=sync_spikes_e)
        Csync_e = Connection(SyncGroup_e, neuron,
state='ge')
        Csync_e.connect_full(weight=we)
        SyncMon_e = SpikeMonitor(SyncGroup_e)

    if Nsync_i:
        SyncGroup_i = SpikeGeneratorGroup(N=Nsync_i,
spiketimes=sync_spikes_i)
        Csync_i = Connection(SyncGroup_i, neuron,
state='gi')
        Csync_i.connect_full(weight=wi)
        SyncMon_i = SpikeMonitor(SyncGroup_i)

    if Nrand:
        if Nrand_e:
            RandGroup_e=PoissonGroup(Nrand_e, rates=fe)
            Crand_e = Connection(RandGroup_e, neuron,
state='ge')
            Crand_e.connect_full(weight=we)
            RandMon_e = SpikeMonitor(RandGroup_e)

        if Nrand_i:
            RandGroup_i=PoissonGroup(Nrand_i, rates=fi)
            Crand_i = Connection(RandGroup_i, neuron,
state='gi')
            Crand_i.connect_full(weight=wi)
            RandMon_i = SpikeMonitor(RandGroup_i)

#-----Independent Poisson Inputs-----
neuronSpikeMon = SpikeMonitor(neuron)
neuronStateMon = StateMonitor(neuron, 'v', record=True)

print "-----"
print "Running Sin: %f, sigma: %f, Ne: %d, Ni: %d " % (Sin,
sigma,ne,ni)

```

```

run(duration)

#-----Synchrony Metric Calculation-----
length = len(neuronSpikeMon.spiketimes[0])
w = 2*ms #Coincidence window
dt = defaultclock.dt #Duration time

M_value = []

for i in range(1,length):
    cur = neuronSpikeMon.spiketimes[0][i]*second
    prev = neuronSpikeMon.spiketimes[0][i-1]*second
    wstart = (cur - w)/dt #The start of the window
    vStart = neuronStateMon.values[0][wstart]*volt
    try:
        mi = ((Vt - (vStart))/(w))
    except IndexError:
        print wstart
    I = (Vt - Vr)/(1 - (math.exp(-(cur - prev)/(taum))))

    exp_var = math.exp(-(cur-prev-w)/taum)

    Li = (Vt - (Vr + I*(1-exp_var)))/(w)

    Ui = (Vt - Ei)/(w)

    mm = (mi - (Li))/(Ui - Li)

    print "Li: %f Ui: %f mi: %f" % (Li, Ui, mi)
    print "M: %f" % (mm)
    M_value.append((mi - (Li))/(Ui - Li))
    print "\n\n"

MValue=mean(M_value)

#-----Print the Results-----
print("The M Value is %f\n\n" % MValue)

spikes = neuronSpikeMon.spiketimes[0]

plot(neuronStateMon.times/ms , neuronStateMon[0]/mV)
plot(tile(spikes, (2,1)),
      vstack((neuronStateMon[0][array(spikes*10000,
dtype=int)],
              zeros(len(spikes)))), 'b')
xlabel('Time (in ms)')
ylabel('Membrane potential (in mV)')
title('Membrane potential for neuron')
show()

```