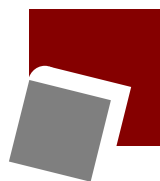


بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

وزارت علوم، تحقیقات و فناوری
دانشگاه تحصیلات تکمیلی علوم پایه
گاوزنگ - زنجان



مطالعه اثر شکل‌پذیری سیناپسی بر روی ساختار و دینامیک شبکه‌های نورونی

پایان‌نامه کارشناسی ارشد

مهدی بیاتی

استاد راهنما:
دکتر علیرضا ولی‌زاده

شهریور ۱۳۹۱

تقدیم بہ دوست عزیزم

محمد

تشکر و قدردانی

با تشکر صمیمانه از استاد عزیزم دکتر علیرضا ولی زاده به خاطر کمک‌ها و راهنمایی‌های ارزشمندشان.

چکیده

همنوازی یکی از پدیده‌های اساسی در مغز به شمار می‌رود که در بخش‌های مختلفی از آن مشاهده می‌شود. مطالعات نشان می‌دهند که فعالیت هم‌نواز نورون‌ها نقش مهمی در یادگیری و تشکیل حافظه ایفا می‌کند. قوانین زیادی برای یادگیری ارائه شده است که مهم‌ترین آنها بر اساس زمان دقیق آتش کردن نورون‌ها نسبت به هم (*STDP*)، استوار است.

STDP با تغییر وزن‌های سیناپسی بین نورون‌ها، باعث ایجاد ساختاری متفاوت در شبکه‌های مختلف نورونی می‌شود. بررسی شبکه‌های متشکل از تعداد اندک نورون‌ها می‌تواند به توجیه رفتار جمعی نورون‌ها در شبکه‌های بزرگ‌تر کمک کند. ابتدا بررسی می‌کنیم که چگونه سیناپس‌های شکل‌پذیر منجر به هم‌نوازی پایدار بین بسامدهای دو نورون ناهمسان می‌شوند. در ادامه نشان می‌دهیم که در شبکه‌های نورونی ناهمسان بزرگ، *STDP* با توجه به دینامیک نورون‌ها تقارن اولیه ساختار شبکه (وزن‌های سیناپسی بین نورون‌ها) را از بین می‌برد و با ایجاد ساختاری پایا باعث هم‌نوازی بسامدهای آنها می‌شود.

واژه‌های کلیدی: هم‌نوازی، سیناپس‌های شکل‌پذیر، دینامیک، ساختار

فهرست

پنج	چکیده
۱	پیش‌گفتار
۴	۱ مدل‌های نورونی و شکل‌پذیری سیناپسی
۴	۱.۱ سلول عصبی چیست؟
۵	۲.۱ مدل‌های نورونی
۶	۱.۲.۱ تاریخچه
۷	۲.۲.۱ مدل هاجکین و هاکسلی
۱۱	۳.۲.۱ مدل‌های افراز-آتش یک‌بعدی
۱۵	۳.۱ سیناپس‌ها
۱۷	۴.۱ جفت‌دگی سیناپسی و تابع آلفا
۲۷	۵.۱ مدل‌های شکل‌پذیری سیناپسی
۲۷	۱.۵.۱ مدل‌های پدیدارشناسی
۳۱	۲ هم‌نوازی
۳۳	۱.۲ نوسانگرهای غیرخطی
۳۳	۱.۱.۲ مفهوم کران‌چرخه و نوسانگرهای خودنگهدار

۳۶	۲.۱.۲	فاز نوسان
۳۶	۲.۲	بررسی هم‌نوازی در نوسانگرهای جفت شده
۳۸	۱.۲.۲	مدل وینفري برای دو نوسانگر جفت شده
۴۳	۳.۲	انواع هم‌نوازی
۴۵	۳	بررسی اثر شکل‌پذیری سیناپسی در شبکه‌های نورونی
۴۶	۱.۳	مدل و نحوه ارتباط نورون‌ها در شبکه
۴۸	۲.۳	هم‌نوازی در شبکه دو نورونی
۴۸	۱.۲.۳	خواص هم‌نوازی دو نورون با جفت‌یابی ثابت
۵۲	۲.۲.۳	خواص هم‌نوازی دو نورون با جفت‌یابی شکل‌پذیر
۵۸	۳.۳	تأثیر متقابل ساختار و دینامیک در شبکه‌های نورونی
۵۹	۱.۳.۳	تعاریف
۶۳	۲.۳.۳	تأثیر ساختار بر روی دینامیک شبکه
۶۶	۳.۳.۳	تأثیر دینامیک بر روی ساختار شبکه
۷۸	۴.۳.۳	نتیجه‌گیری
۷۸	۴.۳	مطالعات پیش‌رو
۷۹	۱.۴.۳	بررسی کامل‌تر شبکه دو نورونی
۷۹	۲.۴.۳	تأثیر ورودی‌های همبسته بر روی تابع پاسخ نورون‌ها
	۳.۴.۳	تأثیر شکل‌های مختلف قوانین یادگیری بر روی ساختار و دینامیک شبکه‌های
۸۰		نورونی
۸۱	۴.۴.۳	تأثیر ناهمگنی شدید بر روی ناهم‌ترازی شبکه
۸۳		مراجع

لیست تصاویر

- ۱.۱ نورون و بخش‌های تشکیل دهنده آن (برگرفته از مرجع [۱]). ۵
- ۲.۱ مدار معادل استفاده شده توسط لوییز لاپیکو برای مطالعه تحریک‌پذیری غشای سلول عصبی [۲]. k و ρ به ترتیب ظرفیت خازنی و رسانندگی غشا را نشان می‌دهند. ۶
- ۳.۱ مدار معادل پیشنهادی برای غشای آکسون توسط هاجکین و هاگسلی [۵]. ۸
- ۴.۱ مدل افراز-آتش. هنگامی که پتانسیل به مقدار آستانه می‌رسد، یک پتانسیل کنش فرضی تولید می‌شود [۱۵]. ۱۲
- ۵.۱ الگوی کلی از ساختار سیناپس‌های مختلف. (A) سیناپس الکتریکی. (B) سیناپس شیمیایی [۱۶]. ۱۷
- ۶.۱ برازش میانگین جریان‌های پس‌سیناپسی تحریکی از آزمایش با نتیجه نظری [۱۷]. ۲۰
- ۷.۱ تغییر در وزن سیناپسی w_{ij} بستگی به موقعیت نورون پیش‌سیناپسی، j نورون پس‌سیناپسی i و وزن سیناپسی فعلی w_{ij} دارد ولی به موقعیت نورون k بستگی ندارد [۱۹]. ۲۲
- ۸.۱ دامنه متوسط پتانسیل نورون پس‌سیناپسی j بوسیله هر اسپایک نورون پیش‌سیناپسی i تغییر می‌کند. شکل بالا رکود و شکل پایین تسهیل را نشان می‌دهند [۲۰]. ۲۴

- ۹.۱ الگویی برای توضیح نحوه القا شدن تقویت بلندمدت. (A) یک تحریک ضعیف (چپ) باعث افزایش دامنه پتانسیل نورون پس‌سیناپسی (راست) می‌شود. (B) یک تحریک با دامنه و بسامد بالا (چپ) باعث ایجاد پتانسیل کنش در نورون پس‌سیناپسی (راست)، می‌شود. (C) بعد از مدتی، دوباره تحریک ضعیفی مشابه قسمت A به نورون پس‌سیناپسی اعمال می‌شود و یک تغییر قابل توجه (چپ، خط پر) در دامنه پتانسیل نورون پس‌سیناپسی مشاهده می‌شود. نمودار خط‌چین مربوط به دامنه نورون در قسمت A می‌باشد [۲۱]. ۲۵
- ۱۰.۱ خاصیت شرکت‌پذیری نورون‌ها در القای LTP . S و W به عنوان ورودی تحریک در نظر گرفته می‌شوند [۲۱]. ۲۶
- ۱۱.۱ الگویی از شکل‌پذیری سیناپسی بر اساس زمان آتش کردن نورون‌ها (STDP) [۲۲]. ۲۹
- ۱.۲ به ازای هر شرط اولیه، مسیر فضای فاز سامانه جذب کران‌چرخه می‌شود [۳۰]. ۳۴
- ۲.۲ کران‌چرخه‌ی پایدار در مدل هاجکین-هاکسلی دو بعدی (کاهش یافته) [۳۱]. ۳۵
- ۳.۲ تعریف فاز نوسان، θ ، در مدل هاجکین-هاکسلی دو بعدی [۳۰]. ۳۷
- ۴.۲ توابع برهمکنش بسته به اینکه نقاط ثابت پایدار در صفر یا π ایجاد کنند، باعث می‌شوند که فازها جاذب (چپ) یا دافع (راست) باشند. در اینصورت در حالت هم‌نواز فازها تمایل دارند که به ترتیب هم‌فاز شده یا در فاز مخالف قرار گیرند [۳۵]. ۴۰
- ۵.۲ (a) ناحیه قفل‌شدگی فازی. (b) زبانه‌های آرنولد [۳۵]. ۴۳
- ۱.۳ نمودار تغییرات نسبت آهنگ آتش کردن (بسامدهای) نورون‌ها بر حسب ناکوکی برای حالت EI ۴۹

- ۲.۳ نقش جفتیدگی در کاهش یا افزایش ولتاژ آستانه. (a) نحوه تغییرات ولتاژ نورون آزاد که به ازای جریان خارجی $1.01mA$ آتش می‌کند. (b) بسامد نورون کند تحت تاثیر جفتیدگی و کاهش ولتاژ آستانه زیاد شده و در نهایت با نورون تند هم‌نواز می‌شود. مسیر نقطه چین تغییرات ولتاژ نورون کند را نشان می‌دهد. ۵۰
- ۳.۳ نمودار تغییرات نسبت آهنگ آتش کردن (بسامدهای) نورون‌ها بر حسب ناکوکی برای حالت EE ۵۱
- ۴.۳ نمودار تغییرات نسبت آهنگ آتش کردن (بسامدهای) نورون‌ها بر حسب ناکوکی برای حالت IE . مقدار سیناپسی سیناپسی برای هر دو سیناپس برابر $0.3nS$ ، و جریان خارجی برای هر دو نورون برابر $1.01mA$ می‌باشد. ۵۱
- ۵.۳ الگویی از شکل‌پذیری سیناپسی بر اساس زمان آتش کردن نورون‌ها ($STDP$) برای سیناپس‌های تحریکی [۲۲]. ۵۴
- ۶.۳ تقویت و تضعیف وزن سیناپسی بر اساس زمان نسبی آتش کردن نورون‌های جفت شده. ۵۵
- ۷.۳ پنجره‌های هم‌نوازی برای حالت EI . نمودار خط‌چین کم‌رنگ مربوط به حالتی است که وزن سیناپسی ثابت است و نمودار خط‌چین پررنگ مربوط به حالتی است که وزن سیناپس تحریکی طبق قاعده $STDP$ تغییر می‌کند. پارامترهای $STDP$ عبارتند از: $\tau_+ = 15ms$ ، $\tau_- = 20ms$ ، $A_+ = 0.05nS$ ، $A_- = 0.04nS$ و ثابت زمانی غشا برای هر دو نورون برابر $\tau = 10ms$ است. ۵۶
- ۸.۳ اختلاف وزن سیناپسی نهایی و اولیه در حالت EI برای سیناپس تحریکی از نورون تند به نورون کند. ۵۷

- ۹.۳ پنجره‌های هم‌نوازی برای حالت EE . نمودار خط‌چین کم‌رنگ مربوط به حالت با وزن سیناپسی ثابت است و نمودار خط‌چین پررنگ مربوط به حالتی است که وزن سیناپس تحریکی طبق قانون $STDP$ تغییر می‌کند. پارامترهای $STDP$ عبارتند از: $\tau_+ = 15ms$, $\tau_- = 20ms$, $A_+ = 0.05nS$, $A_- = 0.04nS$ و ثابت زمانی
- ۵۷ غشا برای هر دو نورون برابر $\tau = 10ms$ است.
- ۱۰.۳ اختلاف وزن‌های سیناپسی نهایی و اولیه برای حالت EE در حضور $STDP$. (a) اختلاف وزن سیناپسی نهایی و اولیه بر حسب ناکوکی برای سیناپس تحریکی از نورون تند به نورون کند. (b) اختلاف وزن سیناپسی نهایی و اولیه بر حسب ناکوکی برای سیناپس تحریکی از نورون کند به نورون تند.
- ۵۸ ۱۱.۳ الگوی کلی از شبکه همبند کامل. گره‌ها (دایره‌های توخالی) توسط پیوندهای دوطرفه (خطوط پیوسته) با هم ارتباط دارند.
- ۶۰ ۱۲.۳ الگویی از شبکه‌ای با تعداد 4 نورون. پیوندهای سیناپسی پیش‌سوی و پس‌سوی به ترتیب توسط خطوط ضخیم و نازک مشخص شده‌اند.
- ۶۲

۱۳.۳ (a) پارامتر نظم، دامنه میانگین فعالیت شبکه به عنوان تابعی از پارامتر ناهم‌ترازی شبکه، η . شبکه‌ای با تعداد $N = 64$ نورون LIF و از نوع همبند کامل در نظر می‌گیریم. جریان ورودی نورون‌ها به صورت $I_j = 1 + 0.0015j$ و وزن‌های سیناپسی ایستا به صورت $g_{ij} = 1/N[g_0 + \eta \text{sign}(j - i)\ell(|j - i|)]$ با $\ell(x) = \tanh(2x)$ انتخاب می‌شوند و برای همه مقادیر η ، وزن‌های سیناپسی مثبت هستند. برای محاسبه پارامتر نظم شبکه به ازای یک η انتخابی، بعد از گذشت به اندازه کافی از زمان شبیه‌سازی، در زمان‌هایی که نورون تندتر در شبکه آتش می‌کند، مقدار دامنه فعالیت شبکه را ثبت می‌کنیم و سرانجام با میانگین‌گیری پارامتر نظم شبکه به دست می‌آید. (b) و (c) فعالیت شبکه، $X_{net}(t)$ را برای دو مقدار متفاوت از پارامتر ناهم‌ترازی شبکه (η) نشان می‌دهند. به ازای یک ناهم‌ترازی بزرگ ($\eta = 20$)، رفتار نوسانی تابع فعالیت شبکه با دامنه بزرگ، هم‌نوازی نورون‌ها را در شبکه نشان می‌دهد.

۶۵

۱۴.۳ (a) تابع فعالیت شبکه، $X_{net}(t)$ وقتی که وزن‌های سیناپسی با قاعده $STDP$ تحول می‌یابند. با گذار شبکه به حالت نوسانی دامنه تابع فعالیت شبکه زیاد می‌شود که هم‌نوازی بین بسامد نورون‌ها در شبکه را نشان می‌دهد. این واقعیت در (b) و (c) به طور واضح مشاهده می‌شود که فعالیت شبکه در مقیاس زمانی بزرگ‌تر به ترتیب در زمان اولیه گذار و زمان نهایی (حالت پایا) نشان داده شده است. جریان ورودی نورون‌ها به صورت $I_i = 1 + 0.001i$ انتخاب می‌شود. تعداد نورون‌ها در شبکه برابر $N = 64$ می‌باشد و تمام وزن‌های اولیه برابر $0.6nS$ در نظر گرفته می‌شوند. پارامترهای $STDP$ به صورت $A_+ = 10^{-5}nS$ ، $A_- = 0.9 \times 10^{-6}nS$ ، $\tau_+ = 10ms$ و $\tau_- = 15ms$ انتخاب شده‌اند.

۶۸

- ۱۵.۳ (a) تحول زمانی ناهم‌ترازی شبکه C_{net} را نشان می‌دهد. (b)، (c) و (d) به ترتیب تحول زمانی هزینه سیناپسی G ، بسامد میانگین نورون‌ها و وزن‌های سیناپسی (که به طور تصادفی انتخاب شده‌اند) را نشان می‌دهند. ناهم‌ترازی شبکه در هر گام زمانی با مقدار لحظه‌ای هزینه سیناپسی G بهنجار شده است. خط نقطه‌چین در (d) بسامد ذاتی تندترین نورون در شبکه را در حالت آزاد نشان می‌دهد. ۷۰
- ۱۶.۳ (a) فعالیت شبکه برای حالتی که وزن‌های سیناپسی به واسطه قاعده $STDP$ تحول می‌یابند، برای شبکه‌ای که در شکل ۱۴.۳ استفاده شد با این تفاوت که در این حالت وزن‌های سیناپسی اولیه کوچکتر انتخاب شده‌اند (حالت غیرهمنواز). تمام وزن‌های سیناپسی اولیه برابر $0.2nS$ انتخاب شده‌اند بنابراین هزینه سیناپسی اولیه برای این حالت برابر $G(0) = 12.8nS$ است. (b) و (c) بزرگ‌نمایی فعالیت شبکه را در دو بازه زمانی مختلف نشان می‌دهند. (d) تحول زمانی ناهم‌ترازی شبکه C_{net} را نشان می‌دهد. (e) و (g) به ترتیب تحول زمانی هزینه سیناپسی G و بسامد میانگین نورون‌ها را نشان می‌دهند. خط نقطه‌چین در (g) بسامد نوسانات آزاد تندترین نورون را در شبکه نشان می‌دهد. (f) تحول زمانی تعدادی از وزن‌های سیناپسی که به صورت تصادفی انتخاب شده‌اند را نشان می‌دهد. ۷۱
- ۱۷.۳ نتایج شبیه‌سازی برای شبکه‌ای که در شکل ۱۴.۳ استفاده شده، با این تفاوت که مقدار γ برابر یک است. پارامترهای $STDP$ به صورت $A_+ = 0.8 \times 10^{-6}nS$ ، $A_- = 0.6 \times 10^{-6}nS$ ، $\tau_+ = 15ms$ و $\tau_- = 20ms$ انتخاب می‌شوند. شکل (f) نشان می‌دهد که هزینه سیناپسی برای $\gamma = 1$ افزایش می‌یابد. ۷۲
- ۱۸.۳ نتایج شبیه‌سازی برای شبکه‌ای که در شکل ۱۶.۳ استفاده شده است، این تفاوت که مقدار γ برابر یک است. پارامترهای $STDP$ به صورت $A_+ = 0.8 \times 10^{-6}nS$ ، $A_- = 0.6 \times 10^{-6}nS$ ، $\tau_+ = 15ms$ و $\tau_- = 20ms$ انتخاب می‌شوند. ۷۳

۱۹.۳ شبکه همبند کامل متشکل از 64 نورون هاجکین-هاکسلی که به واسطه سیناپس های شیمیایی تحریکی جفت شده اند. شکل، ولتاژ غشا را برای نورون هایی که به صورت تصادفی انتخاب شده اند نشان می دهد. (a) حالت اولیه که هر نورون تقریباً با بسامد ذاتی خود نوسان می کند. (b) حالت نهایی پایا که بسامد کل نورون ها هم نواز شده است. پارامترهای مربوط به نورون های هاجکین-هاکسلی در متن داده شده است و پارامترهای مربوط به *STDP* عبارتند از: $A_+ = 9nS$ ، $A_- = 8.6nS$

۷۶ $\tau_+ = 20ms$ و $\tau_- = 30ms$

۲۰.۳ شبکه همبند کامل متشکل از 64 نورون هاجکین-هاکسلی که به واسطه سیناپس های شیمیایی تحریکی جفت شده اند. (a) شکل لحظه ای از ماتریس همسایگی وزن دار اولیه که بیشینه رسانایی سیناپسی اولیه برای همه نورون ها برابر است. (b) شکل لحظه ای از ماتریس همسایگی وزن دار در حالت پایا. تحول شبکه به واسطه *STDP* باعث به وجود آمدن ماتریس سه گوش برای ماتریس همسایگی وزن دار می شود به منزله این که تاثیرگذاری نورون های تند تر در شبکه زیاد می شود و برعکس. (c) و (d) به ترتیب تحول زمانی ناهم ترازای شبکه و هزینه سیناپسی را برای این شبکه نشان می دهند. تمامی پارامترهای برای این شکل برابر پارامترهایی هستند که در

۷۷ شکل ۱۹.۳ استفاده شده اند.

پیش‌گفتار

در طول بیش از یکصد سال تحقیق در زمینه بیولوژی، اطلاعات زیادی درباره ساختار و کارکرد مغز فراهم آورده شده است. عناصر پردازشی بنیادی در سیستم عصبی مرکزی، نورون‌ها هستند که توسط شبکه‌های بسیار پیچیده‌ای به همدیگر متصل شده‌اند. مهم‌ترین خاصیت یک نورون قابلیت تحریک‌پذیری غشای آن و تبدیل تحریک به پالس عصبی است. همچنین نورون‌ها می‌توانند پالس عصبی را به دیگر نورون‌ها انتقال دهند. ولتاژ غشای نورون رفتاری کاملاً غیر خطی از خود نشان می‌دهد بطوریکه با افزایش ولتاژ غشا تا یک آستانه مشخص یک تغییر ناگهانی در ولتاژ غشا صورت می‌گیرد که به عنوان یک پالس عصبی یا پتانسیل عمل شناخته می‌شود [۳۰].

مدل‌های زیادی برای توصیف دینامیک ولتاژ غشای نورون‌ها ارایه شده است که ساده‌ترین آنها مدل مصنوعی افراز-آتش است. در این مدل با رسیدن ولتاژ غشای نورون به یک آستانه مشخص، نورون آتش می‌کند (یک اسپایک تولید می‌کند)، و ولتاژ آن به یک مقدار مشخص کمتر از مقدار آستانه برگردانده می‌شود. به این ترتیب یک نورون می‌تواند رفتاری نوسانی از خود بروز دهد. نورون‌ها از طریق سیناپس‌ها می‌توانند با هم برهمکنش کنند. به توانایی یک سیناپس در انتقال پالس عصبی از یک نورون به نورون دیگر (به واسطه سیناپس) را قدرت سیناپسی می‌گویند. این قدرت سیناپسی می‌تواند بر اساس زمان آتش کردن نورون‌هایی که با هم برهمکنش می‌کنند، تغییر کند که از آن به عنوان پدیده شکل‌پذیری سیناپسی یاد می‌شود [۳۰].

تنظیم نواخت نوسانگرها به واسطه برهمکنش ضعیف بین آنها، همناواری گفته می‌شود. پدیده همناواری برای اولین بار توسط هویگنس^۱ در سال ۱۶۶۵ هنگامی که در حال مطالعه رفتار آونگ‌ها بود، مشاهده شد. مشاهدات او نشان می‌داد که دو آونگ که بر پایه مشترکی آویخته شده باشند، با وجود تفاوت در شکل ظاهری مانند طول آونگ، بسامد یکسان و (فاز مخالف) خواهند داشت و با وارد کردن اختلال کوچکی در هر یک از آنها، دوباره به حالت قبلی (بسامد یکسان) برمی‌گردند. همچنین هویگنس متوجه شد که دلیل همناواری آونگ‌ها، پایه مشترک بین آنها می‌باشد.

یک دهه پس از انتشار نتایج مشاهدات هویگنس، کیمپفر^۲ گزارشی در مورد حشراتی که بطور همزمان نور می‌پراکنند و خاموش و روشن می‌شوند را ارائه کرد. پیش‌بینی او این بود که گویی این حشرات همدیگر را می‌بینند و رفتار هم را پیش‌بینی می‌کنند [۲۹]. آزمایش‌هایی که در سال‌های بعد انجام شد نشان داد که این حشرات به تنهایی نیز خاموش و روشن می‌شوند اما وقتی که به اندازه کافی به هم نزدیک شوند زمان خاموش و روشن شدن آنها با هم هماهنگ می‌شود. همانندی این پدیده‌ها که توسط هویگنس و کیمپفر مشاهده شدند در اینست که اجزای سیستم در حالت جدا از هم با آهنگ ویژه خود رفتاری نوسانی دارند که در صورت برهمکنش، رفتارهای آنها علیرغم تفاوت‌های ذاتی همناواز می‌شوند [۳۲].

در فصل اول ابتدا به معرفی مدل‌های توصیف کننده رفتار نورون می‌پردازیم و در ادامه با بررسی سیناپس‌ها، مدلی را برای نحوه تقویت و تضعیف وزن‌های سیناپسی (شکل‌پذیری سیناپسی) معرفی می‌کنیم. در فصل دوم با بررسی چگونگی ارتباط بین رفتار دو نوسانگر (نورون) جفت‌شده با دینامیک ذاتی آنها می‌پردازیم و انواع همناواری بین نوسانگرها را معرفی می‌کنیم. فصل سوم را با بررسی خواص همناواری دو نورون ناهمسان که به واسطه سیناپس‌ها با هم برهمکنش می‌کنند، شروع می‌کنیم. در گام بعد همناواری دو نورون که وزن سیناپسی بین آنها متغیر و وابسته به زمان آتش کردن نورون‌ها می‌باشد

^۱ Huygens

^۲ Engelbert Kaempfer

را مورد مطالعه قرار می‌دهیم و نتایج را با حالتی که وزن سیناپسی ثابت است، مقایسه می‌کنیم. سپس به بررسی تأثیرات متقابل تغییرات ساختار (وزن سیناپسی بین نورون‌ها) و دینامیک (زمان آتش کردن نورون‌ها) در شبکه‌های بزرگ‌تر نرونی می‌پردازیم. نشان می‌دهیم که چگونه وجود قاعده شکل‌پذیری سیناپسی در شبکه‌ای از نورون‌های جفت شده ناهمسان که همه نورون‌ها با هم ارتباط دارند، باعث به وجود آمدن ساختاری پایا برای شبکه می‌شود و در نهایت کل نورون‌ها در شبکه با هم هم‌نواز می‌شوند.

فصل اول

مدل‌های نورونی و شکل‌پذیری سیناپسی

۱.۱ سلول عصبی چیست؟

اساسی‌ترین واحد پردازنده در سیستم عصبی، سلول عصبی یا نورون^۱ نام دارد. یک نورون قابلیت تحریک به صورت الکتریکی را دارد و وظیفه اصلی آن پردازش و انتقال اطلاعات به وسیله سیگنال‌های الکتریکی و شیمیایی می‌باشد. نورون‌ها اندازه و شکل‌های مختلفی دارند، اما شکل بنیادی و متداول آنها شامل جسم سلولی^۲، آکسون^۳ و تعداد زیادی دندریت^۴ است (شکل ۱.۱). نورون توسط دندریت‌ها پیام‌های عصبی را دریافت کرده و پس از پردازش آنها در جسم سلولی، اگر پیام‌های ورودی آن از یک مقدار آستانه فراتر رود، یک تغییر ناگهانی در دامنه ولتاژ (آتش^۵) اتفاق می‌افتد و نورون یک پیام عصبی

^۱ neuron

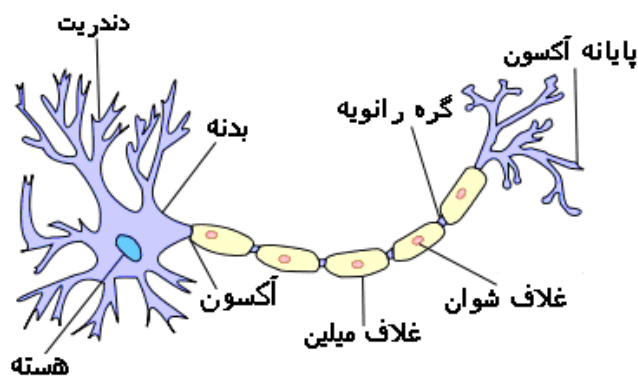
^۲ cell body or soma

^۳ axon

^۴ dendrite

^۵ spike

(پتانسیل کنش^۱) تولید می‌کند. این پیام عصبی از طریق آکسون نورون انتشار یافته و به پایانه آکسون می‌رسد و از طریق سیناپس‌ها، که اتصال بین دو نورون می‌باشند، پیام عصبی به نورون‌های دیگر انتقال می‌یابد.



شکل ۱.۱: نورون و بخش‌های تشکیل دهنده آن (برگرفته از مرجع [۱]).

۲.۱ مدل‌های نرونی

در این بخش مدل‌های مختلف نرونی، که در این پایان‌نامه مورد استفاده قرار خواهند گرفت، را معرفی می‌کنیم. به‌طور کلی مدل‌های مختلف توصیف‌کننده‌ی رفتار نورون‌ها به دو دسته تقسیم می‌شوند. دسته اول مدل‌های الکتروفیزیولوژیکی^۲ هستند. این مدل‌ها به بررسی و توصیف دقیق جزئیات و دینامیک ساختار نورون می‌پردازند. اما دست‌کاری و حل ریاضی و عددی این مدل‌ها بسیار پیچیده است. دسته دوم مدل‌های پدیدارشناسی^۳ نامیده می‌شوند. کار با این مدل‌ها بسیار آسان‌تر بوده و معمولاً از آنها برای شبیه‌سازی شبکه‌های نرونی استفاده می‌شود. در ابتدا تاریخچه مختصری را ارائه می‌دهیم و سپس به معرفی مدل‌های نرونی می‌پردازیم.

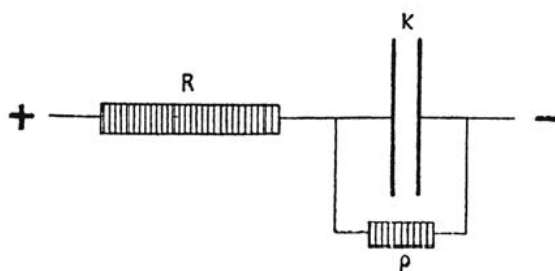
^۱ action potential

^۲ electrophysiological models

^۳ phenomenological models

۱.۲.۱ تاریخچه

یکی از اولین مدل‌هایی که خواص زیستی سلول عصبی را توصیف می‌کرد توسط فیزیولوژیست فرانسوی به نام لوییز لاپیکو^۱ در سال ۱۹۰۷ ارائه شد. او این مدل را زمانی که در حال مطالعه تحریک‌پذیری سلول عصبی^۲ نوعی قورباغه بود، ارائه کرد [۲]. عملکرد غشای سلول عصبی به مانند یک خازن و رسانندگی آن برای انتقال یون‌های محلول در دو طرف غشا، در آن زمان شناخته شده بود و لاپیکو با استفاده از این خاصیت غشا، آن را به صورت یک مدار معادل الکتریکی بیان کرد. شکل ۲.۱ مدار اولیه‌ای را که لاپیکو برای مقایسه نتایج آزمایش فیزیولوژیکی با قوانین تحریک‌پذیری غشای سلول عصبی استفاده کرد، نشان می‌دهد.



شکل ۲.۱: مدار معادل استفاده شده توسط لوییز لاپیکو برای مطالعه تحریک‌پذیری غشای سلول عصبی [۲]. k و ρ به ترتیب ظرفیت خازنی و رسانندگی غشا را نشان می‌دهند.

با کشف آکسون غول پیکر ماهی مرکب^۳ توسط یانگ^۴ در سال ۱۹۳۶ [۳] و توسعه روش ولتاژ-گیره^۵

^۱ Louise Lapicque

^۲ nerve excitability

^۳ squid giant axon

^۴ Young

^۵ voltage clamp technique