

УДК: 612.882.517.9

## Математическая модель фазового кодирования событий в мозге

©2006 Цукерман В.Д.\*

НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана Ростовского государственного университета

**Аннотация.** Медленные альфа- и тета-подобные волны, генерируемые координированной активностью нейронов под действием неспецифических (субкортикальных) входов, создают условия динамической смены возбудимости локальных групп нейронов, которые, в свою очередь, генерируют высокочастотные гамма-осцилляции под влиянием внешних входов. Прибытие этих сигналов в наиболее уязвимой фазе медленного ритма создает благоприятную ситуацию для генерации локальных гамма-ритмов. На основе этих положений разработана и исследована оригинальная модель взаимодействия ритмов в нейронных сетях мозга. В вычислительных модельных экспериментах было показано, что управление амплитудой и фазой тета-волн может служить эффективным способом преобразования психофизической шкалы восприятия событий (паттернов входных сигналов) в микровременные шкалы нейрональных сообщений. Один из ключевых элементов новой парадигмы – фундаментальная роль взаимодействия ритмов в кодировании, сжатии и координации нейронных сообщений в мозге. Разработанная модель нейронной сети представляет собой сеть слабосвязанных нелинейных осцилляторов, каждый из которых может генерировать модулируемые медленным ритмом высокочастотные пачки осцилляций. Нелинейные взаимодействия этих ритмов в модели позволяют дать точное представление о том, как пространственная организация нейронов и их входов на клеточном уровне объясняет такие популяционные феномены взаимодействия быстрой и медленной осцилляторной активности мозга, как временное сжатие кодированных сообщений, маскирование и ряда других.

**Ключевые слова:** *мозг, ритмы, генерация, нейронные сети, фаза, кодирование, событие.*

### 1. Введение

Живая природа весьма изобретательна при выборе фундаментальных решений, однако, сделав их, она становится консервативной, повторяя эти решения на разных уровнях организации мозга. Найти такие примеры – крайне сложная задача, тем не менее, есть основания полагать, что они существуют. Среди множества задач, решаемых мозгом, назовем один типичный пример. До сих пор мы не знаем, как в процессе разговора с собеседником слуховая кора воспринимает, кодирует, создает перцептуальные образы, анализирует и передает нейронные сообщения в моторные области, координирующие движения голосового аппарата. Что за язык этих быстрых сенсорных и моторных сообщений? Как нам удастся «мгновенно» воспринимать чужую и одновременно координировать собственную речь? Несмотря на всю сложность и многообразие субклеточных, клеточных, сетевых и межсистемных механизмов, обеспечивающих решение названной задачи в реальном времени, трудно отказаться от мысли о существовании общего коммуникационного решения. Здесь и в следующей статье будет показано, как может решаться сложнейшая коммуникационная задача кодирования, сжатия и координации сообщений на разных уровнях организации

---

\* e-mail: [vdts@krinc.ru](mailto:vdts@krinc.ru)

мозга: клеточном, сетевом, специализированных структур, таких как сенсорная кора или гиппокампальная формация, и клеточных популяций сенсорных и моторных областей, разделенных значительными расстояниями.

Активность мозга в виде ритмов различных частотных диапазонов хорошо известный факт, при этом важно, что в последние годы с этими ритмами стали ассоциировать наблюдаемые поведенческие и перцептуальные состояния мозга. В литературе имеются многочисленные свидетельства участия высокочастотных мозговых ритмов (свыше 30 Гц, гамма осцилляции) в зрительной, слуховой, обонятельной, тактильной и двигательной обработке. Вызванные гамма-осцилляции точно фазо-заперты с включением сенсорной стимуляции и появляются во время начального 100-120 мсек интервала после включения стимула [1 – 7]. Вообще общий признак сенсорных систем – это наблюдаемые осцилляции полевых потенциалов, которые отражают синхронную ритмическую активность *локальных групп нейронов*, входящих в состав более крупных клеточных популяций [6, 8–11]. Гамма-осцилляции могут представлять собой механизм интеграции нейронов, согласно сходству их рецептивных полей во многих частях сенсорной коры, что позволяет отнести их к восходящей обработке сенсорных сигналов [5, 12–13].

В области СА1 гиппокампа ритмы гамма- и бета-диапазона (19–29 Гц) частот имеют различные синхронизирующие свойства [13]. Свойства этих ритмов хорошо согласуются с предположением, что гамма-ритмы используются для относительно локальных сетевых операций, в то время как бета-ритмы – для более высоких уровней взаимодействий, вовлекающих более дистантные структуры. Если высокочастотная гамма-активность прямо отражает активацию локальных областей мозга, то значительно более медленный тета-ритм (3–8 Гц) больше распределен в коре и ассоциируется с вниманием, ожиданием, рабочей памятью, исследовательским поведением, различного рода когнитивными задачами [15]. Важно, что часто тета- и гамма-ритмы наблюдаются в экспериментальных нейрофизиологических исследованиях связанными [12,16–18]. Не затрагивая здесь вопросов, связанных с генезисом высокочастотных осцилляций, отметим лишь их повсеместный характер в периферических сенсорных и центральных кортикальных и гиппокампальных структурах мозга. Аналитический обзор современной литературы по этой проблеме можно найти в монографии автора статьи [14].

Анализ современных сведений позволил нам высказать гипотезу и разработать математическую модель взаимодействия ритмов в нейронных сетях мозга, а вычислительные экспериментальные исследования привели к следующим теоретическим результатам. Медленные альфа- и тета-подобные волны, генерируемые координированной активностью нейронов под действием неспецифических (субкортикальных) входов, создают условия динамической смены возбудимости локальных групп нейронов, которые, в свою очередь, генерируют высокочастотные гамма-осцилляции под влиянием сенсорных сигналов. Прибытие внешних сигналов в наиболее уязвимой фазе медленного ритма создает благоприятную ситуацию для генерации локальных гамма-ритмов. В вычислительных модельных экспериментах было показано, что управление амплитудой и фазой тета-волн может служить эффективным способом преобразования психофизической шкалы восприятия событий (паттернов входных сигналов) в микровременные шкалы нейрональных сообщений [14, 19–21]. Один из ключевых элементов новой парадигмы – фундаментальная роль *взаимодействия ритмов в кодировании, сжатии и координации нейронных сообщений в мозге*. Добавим также, что разработанная модель нейронной сети с четным циклическим торможением представляет собой сеть слабосвязанных нелинейных осцилляторов, каждый из которых автономно, при определенных параметрах и внешних входах, может генерировать модулируемые медленным ритмом высокочастотные пачки осцилляций. Нелинейные взаимодействия этих ритмов в

модели позволяют дать точное представление о том, как пространственная организация нейронов и их входов на клеточном уровне объясняет такие популяционные феномены взаимодействия быстрой и медленной осцилляторной активности мозга, как временное сжатие кодированных сообщений, маскирование и др.

Существует, однако, ряд нетривиальных вопросов, связанных с моделированием нейродинамических феноменов, о которых пойдет речь ниже. Как организовать входы событийных паттернов сигналов в сети с четным циклическим торможением? Какова длина нейронного сообщения? Где начало и где конец фазового кода данного события? Инвариантен или контекстно зависим код события? Ответам на эти и некоторые другие вопросы посвящены данные статьи.

## 2. Модель нейронной сети с четным циклическим торможением

Представленная на рис.1 модель нейронной сети является активной средой, способной генерировать при определенных параметрах и постоянном притоке энергии извне, низкочастотный, назовем его тета-ритм, и короткие высокочастотные (гамма-пачки) осцилляций мембранного потенциала нейронов. В такой сети энергия паттернов входных импульсных сигналов может привести к фазовым смещениям высокочастотных гамма-пачек в эндогенном тета-ритме. Вычислительные эксперименты показывают, что фазовая динамика нейронов сети имеет сложную зависимость от целого ряда факторов: состояния сети, энергии входных сигналов, весов тормозных связей, постоянных времени синаптических входов и адаптации нейронов. В такой сети отдельный узел – осцилляторный двухнейронный модуль – при определенных параметрах способен к автономной генерации двух ритмов – высокочастотного (гамма-подобного) и медленноволнового (тета-подобного). Особенностью ритмогенеза в таком модуле является наличие различных режимов генерации колебаний и существование фазовых переходов между ними, в частности, от непрерывного высокочастотного к двухчастотному режиму, т.е. медленноволновому, перемежающемуся высокочастотными пачками осцилляций [22–25]. Ритмогенез модуля определяется несколькими различными факторами: а) разностью потенциалов покоя аналогового адаптивного  $S_0^{(A)}$  и условного осцилляторного  $S_0^{(O)}$  нейронов; б) величиной адаптационного параметра адаптивного нейрона –  $b_a$ , смысл которого заключается в депрессивном характере синаптического входа этого нейрона; и в) соотношением постоянных времени входов адаптивного и условного осцилляторного нейронов.

Динамика сети описывается следующей системой дифференциальных уравнений (подробное описание модели сети и ее динамики можно найти в работах [14, 21]):

$$\begin{cases} \tau_i \frac{dx_i}{dt} = -x_i - b_i \tilde{x}_i - \sum_{j=1}^N a_{ij} y_j + S_{0i} + S_i(t), \\ T_i \frac{d\tilde{x}_i}{dt} = -\tilde{x}_i + y_i, \\ y_i = \begin{cases} k(x_i - p_i), & x_i > p_i, \\ 0, & x_i \leq p_i, \end{cases} \quad i = 1, \dots, N, \end{cases} \quad (1)$$

где:  $N$  – кол-во нейронов,  
 $a_{ij}$  – веса сети,  $S_i(t)$  – входной сигнал,  
 $x_i$  – мемб. потенц.  $i$ -го нейр.,  $\tilde{x}_i$  – степень адаптации нейр.,  
 $p_i$  – порог нейрона ( $= 0$ ),  $b_i$  – парам. адаптации нейр.,  
 $k$  – коэф. усиления ( $= 1$ ),  $T_i, \tau_i$  – врем. парам. сети,  
 $y_i$  – выходная активность нейрона,  $S_0$  – постоянный вход нейр.

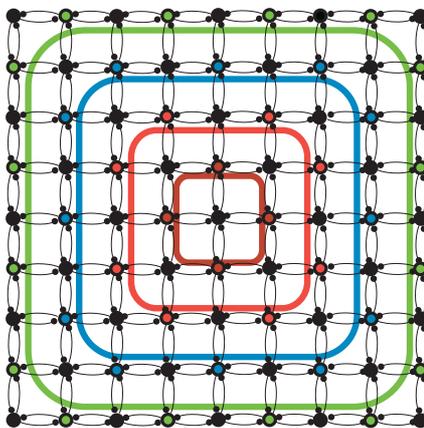
В вычислительных экспериментах использовались следующие численные значения вышеуказанных параметров:

для адаптивного нейрона модуля –  $\tau_a=0.01$ ,  $T_a=30$ ,  $b_a=10$ ;

для условного осцилляторного нейрона модуля –  $\tau_o=0.5$ ,  $T_o=0.8$ ,  $b_o=27$ .

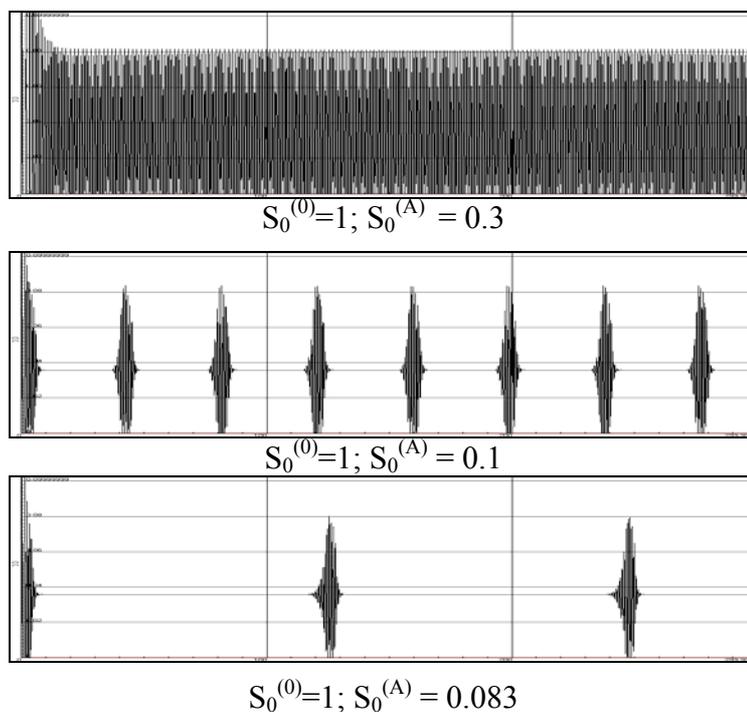
Веса тормозных внутримодульных связей между адаптивным и условным осцилляторным нейронами составляют 2.27, веса горизонтальных (межмодульных) тормозных связей – 0.001. Таким образом, функциональная единица ритмогенеза – релаксационный осциллятор – состоит из двух отделов, обладающих существенной асимметрией настройки своих временных параметров и высокими значениями внутримодульных тормозных весовых коэффициентов связи. Рассмотренные факторы оказывают влияние на динамическое поведение осцилляторного модуля, которое, отличается сильной нелинейностью.

Интегрирование системы дифференциальных уравнений (1) производилось известными численными методами на вычислительных машинах большой производительности.

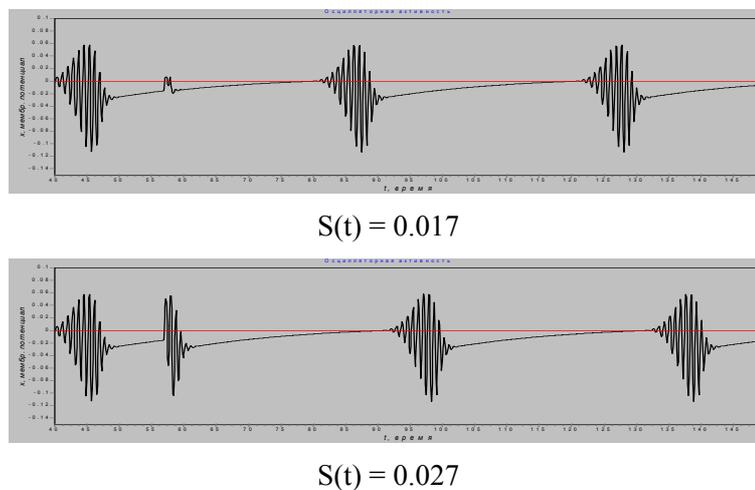


**Рис. 1.** Пример нейронной сети с четным циклическим торможением размерности 9x9. Малыми зачерненными кружками обозначены тормозные синапсы. Событийные паттерны сигналов поступают на возбуждающие входы информационных единиц. Чтобы не перегружать рисунок, возбуждающие синапсы на рисунке не показаны. Кроме того, все нейроны получают постоянный возбуждающий приток, благодаря которому сеть может генерировать эндогенную ритмическую активность. Нейроны каждого кольца, чередуясь, образуют референтную (большие зачерненные кружки), и информационную систему (цветные кружки). На рисунке выделена система концентрических цветных колец, количество которых связано с размерностью сети.

Анализ результатов вычислительных экспериментов показывает, что события, связанные с поступлением на вход сети стимулов с различными амплитудными и временными параметрами, либо остаются «незамеченными» сетью, либо отражаются в активности сети в виде устойчивых фазовых паттернов, либо приводят к когерентной осцилляторной активности информационных модулей, в зависимости от текущего состояния активности сети и конкретных параметров внешней стимуляции.



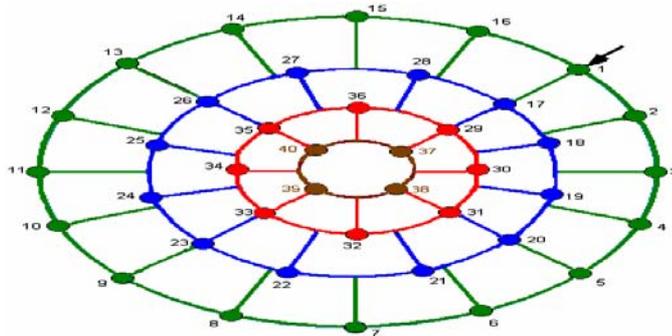
**Рис. 2.** Относительный уровень общей неспецифической активации осцилляторных модулей сети определяет амплитуду и длительность медленных волн торможения. Высокочастотная активность этих модулей возникает, когда возбуждающий вход превысит текущий уровень торможения. По горизонтальной оси – безразмерное время, здесь и далее измеряемое в условных единицах (у.е.); по вертикальной оси – значения мембранного потенциала нейронов.



**Рис. 3.** Внешний стимул в случае превышения порога приводит к смещению всего ритма осцилляторного модуля вдоль временной оси. Чем больше амплитуда стимула (при его постоянной длительности), тем большее фазовое смещение ритма он вызывает. Видно, однако, что смещения медленноволнового ритма вызываются не самим импульсным воздействием, а опосредованно, через быстрые высокочастотные осцилляции, генерируемые этим воздействием. Длительность стимула, равно как и время его приложения в тета цикле, в обоих случаях одинаковы. Пунктирной линией отмечен порог генерации высокочастотных осцилляций.

### 3. Особенности фазового кодирования сигналов в сетях с четным циклическим торможением

В нейронной сети с четным циклическим торможением легко заметить систему концентрических нейронных колец (на рис. 1 они показаны различными цветами). В целях удобства из этой системы колец выделим кольца информационных единиц (рис. 4). Выбрав произвольно определенное направление обхода колец, например, по часовой стрелке, и начальный (заглавный) элемент (показан стрелкой), данное сетевое пространство можно проиндексировать вдоль закручивающейся спирали, начиная с 1-ой по 40-ую единицу.



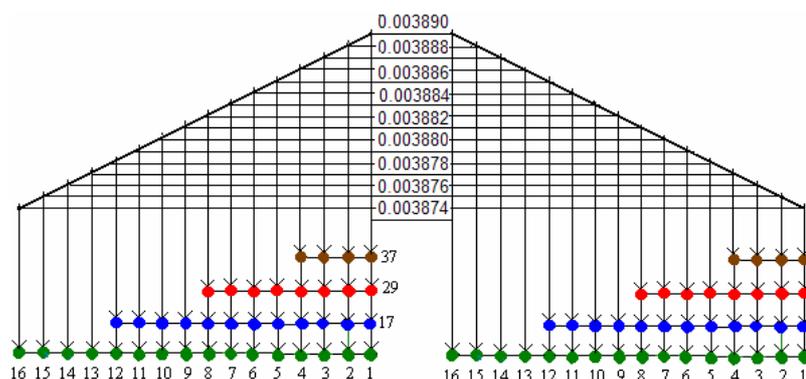
**Рис. 4.** Система концентрических колец информационных единиц сети размерности 9x9. Этим единицам присвоены номера вдоль закручивающейся спирали с 1-ой по 40-ую, начиная с произвольной заглавной единицы (показана стрелкой).

Если мысленно разрезать систему колец вдоль радиуса, показанного на рисунке стрелкой, то получим четыре линейки нейронов, выровненных с одной стороны (рис.5). Полученное асимметричное распределение входов сети назовем «заглавным». Отметим, что, вообще говоря, можно предложить различные способы пространственного распределения входных сигналов. В данной статье, однако, будет рассматриваться именно такое распределение.

Примем теперь ряд простых допущений, необходимых для дальнейших вычислительных экспериментов:

- Пусть входной паттерн представляет собой набор импульсных сигналов стандартной длительности и различной амплитуды;
- Пусть имеется минимальный временной интервал  $\Delta t$ , в течение которого паттерн входных сигналов остается неизменным и поступает одновременно на все информационные единицы сети;
- Условимся, что количество сигналов входного паттерна в точности соответствует количеству информационных единиц внешнего кольца сети.

Ясно, что в течение короткого временного интервала  $\Delta t$  кольца сети (или соответствующие линейки осцилляторов) получают паттерн событийных сигналов с различной степенью «детализации»: от центрального к периферическим кольцам количество нейронов, кодирующих данное событие, увеличивается на четыре. Таким образом, при общей избыточности кодирования в сети, внешнее кольцо имеет максимальное представительство сигналов паттерна, внутреннее – минимальное. Подчеркнем еще раз, что здесь речь идет не о временной асимметрии распределения паттерна сигналов в сети (все информационные единицы получают одновременно входные сигналы), а о пространственной асимметрии, которая означает, что какая-то часть паттерна получает наибольшее представительство в сети, благодаря различной пространственной плотности расположения ее единиц. Далее на примере асимметричного распределения в сети различных паттернов рассмотрим некоторые особенности их фазового кодирования.



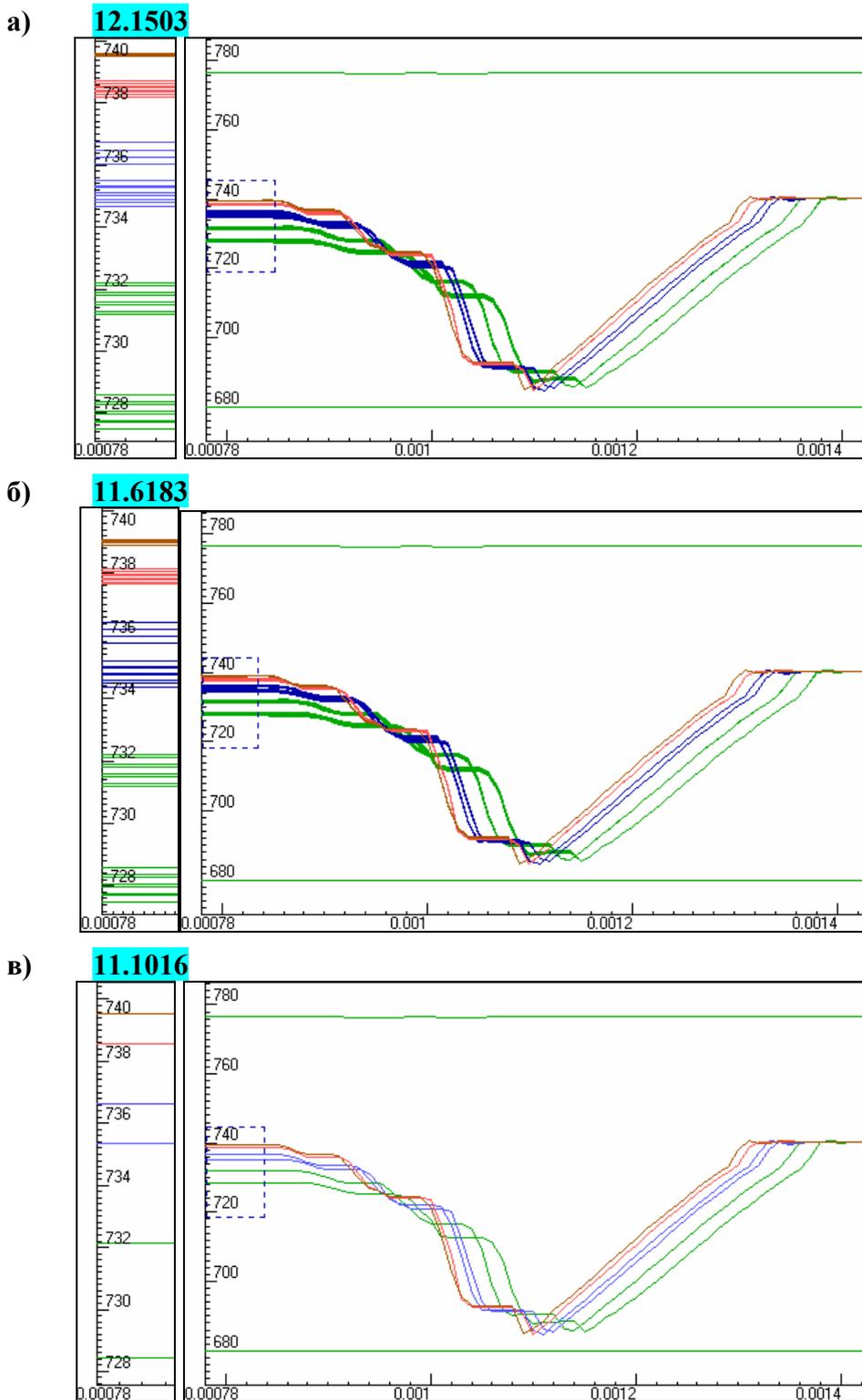
**Рис. 5.** Асимметричное «заглавное» пространственное распределение на примере двух паттернов входных сигналов, слева – убывающего, справа – возрастающего, между нейронами сети размерности  $9 \times 9$ . Стрелками обозначены возбуждающие входы нейронов. В центре – численные значения амплитуд из нормированного диапазона значений. Образ наклонной прямой в обоих случаях указывает на одинаковый шаг изменения амплитуды импульсных воздействий, равный  $1 \times 10^{-6}$ .

На рис. 5 показано пространственное распределение в сети двух входных паттернов сигналов: слева – убывающего, справа – возрастающего, с одинаковым шагом приращения амплитуды входных сигналов, равным  $1 \times 10^{-6}$ . Этот шаг, подобранный экспериментально параметрами сети и входными переменными, визуально хорошо «распознается» фазовыми составляющими кода (рис. 6). Кроме того, для сравнения на том же рис. 6, в) показан фазовый код события, представленного паттерном сигналов равной амплитуды. Какие особенности кодирования выбранных нами паттернов можно заметить в приведенных на следующем рис. 6 экспериментах?

Особенностью фазовых ответов сети в первых двух случаях является высоко структурированная временная организация нейронов, о чем свидетельствуют фазовые полосы, образующие в общей сложности десять групп (для данной сети), часть из которых перекрываются. Каждая группа (квартет) нейронов представлена четырьмя полосами, отражающими фазовое положение в тета цикле нейронов всех четырех колец. Так, во внешнем, зеленом кольце образуются четыре группы, в синем кольце – три, в красном – две, во внутреннем – одна. Таким образом, сеть производит преобразование пространственного паттерна входных сигналов (временное «разложение» события) в строго упорядоченную последовательность активности нейронов и их объединений в квартеты. В третьем случае кодирования паттерна сигналов с равными амплитудами (рис.6,в) также получен структурированный упорядоченный код с шестью фазовыми полосами и длиной кода, отличной от первых двух случаев, за счет когерентности нескольких групп нейронов.

Несмотря на различие паттернов сигналов в первых двух случаях, на графиках представлены очень сходные десять групп фазовых кривых. Тем не менее, при внимательном рассмотрении фазовых кодов обоих событий можно заметить, что хотя группы информационных единиц внешнего кольца полностью совпадают, для всех последующих внутренних колец такого совпадения нет. Иными словами, фазовые места информационных групп и даже фазовые места в отдельных группах остались неизменными, несмотря на то, что входные сигналы в паттернах различны.

Далее, продолжительность временного кода события в нейронной сети в несколько раз превышает исходную длительность самого события. В самом деле, длительность входных событийных паттернов здесь и далее принята равной 3 у.е. времени, тогда как фазовые представления (продолжительность временных кодов) в нейронной сети, как будет показано далее, имеют широко различающиеся значения. Таким образом, длина фазового кода одиночного события в сети (при данных значениях контекстного входа) в несколько раз превышает исходную длительность события.

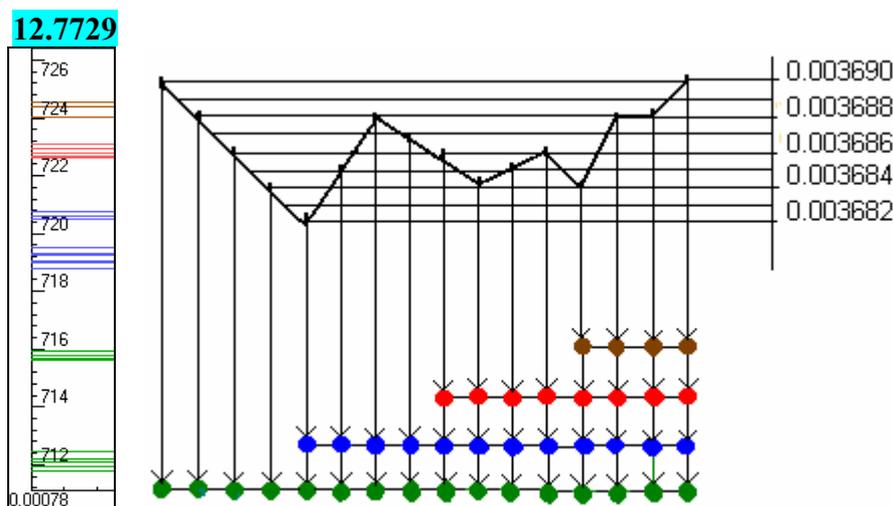


**Рис. 6.** Примеры кодирования сигналов трех событийных паттернов в сети 9x9: а) убывающего, б) возрастающего и в) равноамплитудного. Цвета фазовых составляющих соответствуют цветам колец нейронной сети. Ось времени направлена вверх. Зелеными горизонтальными линиями показан отдельный период тета-цикла. Неспецифический (контекстный) вход (горизонтальная ось) определяет состояние нейронной сети (фазу тета-ритма) в момент прихода паттерна сигналов данного события. Пунктиром выделен участок фазовых кривых, представленный слева (в рамке) сильно растянутым во времени. Цветом над фазовыми диаграммами показаны значения длин фазовых кодов.

Период генерации тета-ритма – 96.5 у.е. времени. Время действия контекстного входа [560–563]. Диапазон изменений контекстного входа – [0.00078–0.00146] с шагом  $1 \cdot 10^{-5}$ . Время действия паттерна входных сигналов – [641–644]. Амплитуда сигналов в последнем случае в) равнялась величине 0.003888.

Вычислительные эксперименты обнаружили также заметную непропорциональность фазового кодирования внутри сети. Так, при одном и том же шаге изменения амплитуды входов в первых двух случаях (рис.6 а), б)), информационные единицы внутреннего кольца имеют минимальные относительные фазы, в то время как все последующие кольца демонстрируют прогрессивный рост фазовых различий, что свидетельствует об их заметно большей разрешающей временной способности. Вместе с тем, информационные единицы, входящие в один и тот же квартет, показывают высокую степень пропорциональности относительных фазовых смещений в ответ на фиксированный шаг ( $1 \times 10^{-6}$ ) изменений амплитуды во входном паттерне.

Кодирование более сложного паттерна, представленного на рис. 7, характеризуется также как и прежде группированием фазовых составляющих кода, причем весьма сходное с предыдущими кодами. Однако и длина кода данного события, и положение фазовых составляющих в коде заметно изменились, что подчеркивает его отличие от ранее рассмотренных паттернов. Кроме того, в этом случае заметно смещение временного окна, занимаемого кодированным сообщением в тета-цикле, границы которого выделены горизонтальными зелеными линиями на рис.6 (справа). Такое смещение ближе к началу очередного тета-цикла обусловлено более низким уровнем энергии данного паттерна, а не его более сложным рельефом по сравнению с предыдущими паттернами.



**Рис. 7.** Кодирование одиночного события, представленного сложным паттерном сигналов со сравнительно низким средним уровнем энергии. Временное окно фазового кода смещено к началу тета-цикла (сравните с предыдущими случаями).

#### 4. Обсуждение результатов

Результаты вычислительного моделирования динамики нейронной сети с четным циклическим торможением свидетельствуют о том, что взаимодействие двух – медленноволнового (тета-подобного) и быстрого (гамма-подобного) – ритмов позволяют реализовать простой и эффективный способ временного кодирования паттернов входных сигналов. Экспериментально полученные фазовые кривые имеют сложный, нелинейный вид. Очевидно, что нелинейный характер этих кривых обусловлен неспецифическим входом, амплитуда и фаза которого определяют модулирующие влияния медленноволнового ритма на высокочастотную активность информационных единиц сети.

Высокоорганизованная периодическая и симметричная пространственная организация сети на первый взгляд не должна была бы привести к той функциональной асимметрии, которая наблюдается в ее динамическом поведении. И, действительно, с одной стороны вычислительное моделирование сетей различной размерности

обнаружило одну из главных закономерностей их динамики, а именно, строгую временную упорядоченность информационных единиц при кодировании простых событийных паттернов, поступающих на входы сети. Однако эти единицы образуют фазовые квартеты с различными относительными фазами и включают сетевые индексы единиц, следующих через один в сети 5x5, через два в сети 7x7, через три в сети 9x9 и т.д. Такой групповой порядок сохраняется и в сетях большей размерности. Подобное неравномерное фазовое группирование информационных единиц в квартеты, различия их фазовых отношений между кольцами сети, обусловлены рядом факторов: а) величиной суммарного торможения, получаемого той или иной единицей, б) пространственным распределением событийных входов в сети, и в) относительной разницей средних уровней энергии сигналов во входном паттерне.

Показательными в этом отношении являются результаты вычислительных экспериментов с убывающим и нарастающим паттернами сигналов. В этом случае, несмотря на частичное совпадение некоторых фазовых составляющих кода, сетевые индексы информационных единиц, обеспечивающих их фазовое положение в коде, различаются. Иными словами, одно и то же положение в коде может быть получено различными участниками – информационными единицами – за счет их перестановок. Следовательно, для вывода об однозначном соответствии каждому паттерну уникального фазового кода необходимо учитывать и число квартетов, и их фазовые места в коде, и положение фазовых составляющих в квартете и даже индексы единиц, участвующих в квартете. В заключение отметим, что хотя одной из основных характеристик фазового кода события является его длина, в специально проведенной серии экспериментов нами была установлена вырожденность кода по этому признаку. Установлена вырожденность фазового кода и по положению некоторых фазовых составляющих в событийном коде. Интуитивно кажется, что фазовый код события, «нагруженный» таким количеством специфических условий, подобен гену или тембру звука, несущих в себе уникальную событийную информацию.

Возникает интересный вопрос: сохраняет ли свою уникальность фазовый код события или он ее теряет в процессе кодирования последовательности событий? Ответ на этот вопрос станет ясен в следующей статье.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Eckhorn R. 1999. Neural mechanisms of scene segmentation: recordings from the visual cortex suggest basic circuits for linking field models. *Neural Networks*. **10**. 464–479.
2. Gray C.M. 1999. The temporal correlation hypothesis of visual feature integration: still alive and well. *Neuron*. **24**. 31–47.
3. Singer W. 1999. Neuronal synchrony: a versatile code for the definition of relations? *Neuron*. **24**. 49–65.
4. Tallon-Baudry C., Bertrand O. 1999. Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends Cog. Sci.* **3**. 151–162.
5. Brosch M., Budinger E., Scheich H. 2002. Stimulus related gamma oscillations in primate auditory cortex. *J. Neurophysiol.* **87**. 2715–2725.
6. Friedman D., Strowbridge B.W. 2003. Both electrical and chemical synapses mediate fast network oscillations in the olfactory bulb. *J. Neurophysiol.* **89**. 2601–2610.
7. Cunningham M.O., Halliday D.M., Davies C.H., Traub R.D., Buh E.H., Whittington M.A. 2004. Coexistence of gamma and high-frequency oscillations in rat medial entorhinal cortex *in vitro*. *J. Physiol.* **559.2**. 347–353.
8. Balu R., Larimer P., Strowbridge B.W. 2004. Phasic stimuli evoke precisely timed spikes in intermittently discharging mitral cells. *J. Neurophysiol.* **92**. 743–753.

9. Lagier S., Carleton A., Lledo P.-M. 2004. Interplay between local GABAergic interneurons and relay neurons generates oscillations in the rat olfactory bulb. *J Neurosci.* **24.** 4382–4392.
10. Whittington M.A. 2004. Coexistence of gamma and high-frequency oscillations in rat medial entorhinal cortex *in vitro*. *J. Physiol.* **559.** 347–353.
11. Lledo P.-M., Gheusi G., Vincent J.-D. 2005. Information processing in the mammalian olfactory system. *Physiol. Rev.* **85.** 281–317.
12. von Stein A., Chiang C., Konig P. 2000. Top-down processing mediated by interareal synchronization. *PNAS USA.* **7.** 14748–14753.
13. Kopell N., Ermentrout G.B., Whittington M.A., Traub R.D. 2000. Gamma rhythms and beta rhythms have different synchronization properties. *PNAS USA.* **7.** 1867–1872.
14. Цукерман В.Д. 2005. *Нелинейная динамика сенсорного восприятия, или Что и как кодирует мозг.* Ростов-на-Дону. Изд-во Ростовского Университета. 195 с.
15. Raghavachari S., Kahana M.J., Rizzuto D.S., Caplan J.B. Kirschman M., Bourgeois B., Madsen J.R., Lisman J.E. 2001. Gating of human theta oscillations by a working memory task. *J. Neurosci.* **21(9).** 3175–3183.
16. White J.A., Banks M.A., Pearce R.A., Kopell N.J. 2000. Networks of interneurons with fast and slow g-aminobutyric acid type A (GABA<sub>A</sub>) kinetics provide substrate for mixed gamma-theta rhythm. *PNAS USA.* **97.** 8128–8133.
17. Sederberg P.B., Kahana M.J., Howard M.W., Donner E.J., Madsen J.R. 2003. Theta and gamma oscillations during encoding predict subsequent recall. *J. Neurosci.* **23(34).** 10809–10814.
18. Canolty R.T., Edwards E., Dalal S.S., Soltani M., Nagarajan S.S., Kirsch H.E., Berger M.S., Barbaro N.M., Knight R.T. 2006. High gamma power is phase-locked to theta oscillations in human neocortex. *Science.* **313.** 1626–1628.
19. Цукерман В.Д., Чешков Г.Н. 2002. Основы нелинейной динамики сенсорного восприятия. I. Фазовое кодирование в осцилляторных сетях. *Нейрокомпьютеры: разработка и применение.* **7-8.** 65–72.
20. Цукерман В.Д. 2002. Основы нелинейной динамики сенсорного восприятия II. Нейродинамические корреляты внимания в перцептуальной обработке. *Нейрокомпьютеры: разработка и применение.* **7-8.** 73–81.
21. Цукерман В.Д., Кулаков С.В. 2004. Биологические алгоритмы кодирования сенсорных событий. *Нейрокомпьютеры: разработка и применение.* **11.** 15–25.
22. Цукерман В.Д., Светличный А.В. 1998. В сб.: *Проблемы теоретической биофизики.* Ред. Есипова Н.Г., Кольс О.Р., Ризниченко Г.Ю., Хрущёв С.С. М. Изд-во Московского Университета. с.183.
23. Tsukerman V.D. 1998. In: *Proceedings of the 8<sup>th</sup> ICANN.* Ed. Niklasson L., Boden M., Ziemke T. Sweden. Skovde. p. 1027–1032.
24. Цукерман В.Д. 1999. В сб.: *Нейроинформатика-99.* Ред. Ежов А.А., Фролов А.А., Шумский С.А. М. Изд-во МИФИ. с. 228–235.
25. Цукерман В.Д., Кожин О.Г. 2000. В сб.: *Нейроинформатика-2000.* М. Изд-во МИФИ. с. 202–208.

Материал поступил в редакцию 27 октября 2006 г., опубликован 4 ноября 2006 г.