

УДК: 001(06)+004.032.26(06)

## Режимы синхронизации в сети нейронов Ходжкина–Хаксли с центральным элементом

Д. Чик<sup>\*1</sup>, Р.М. Борисюк<sup>†1,2</sup>, Я.Б. Казанович<sup>‡2</sup>

<sup>1</sup>*Centre for Theoretical and Computational Neuroscience, University of Plymouth  
Plymouth, PL4 8AA, UK*

<sup>2</sup>*Институт математических проблем биологии, Российская академия наук, Пущино,  
Московская область, 142290, Россия*

**Аннотация.** Методами бифуркационного анализа и имитационного моделирования исследуются режимы синхронизации в сети из нейронов Ходжкина–Хаксли с центральным элементом. Исследуется возможность использования сети в качестве модели селективного внимания. Продемонстрирована способность модели решать задачу последовательного выбора объектов из зрительной сцены.

**Ключевые слова:** нейроны Ходжкина–Хаксли, синхронизация, селективное внимание, последовательный выбор.

### 1. ВВЕДЕНИЕ

Исследование режимов синхронизации в сети из нейронов Ходжкина–Хаксли, выполненное в данной работе, стимулировано двумя причинами. Во-первых, синхронизация нейронной активности становится одним из основных механизмов, который предположительно используется при реализации таких когнитивных функций, как интеграция признаков объектов в цельный образ [1–4] и внимание [5–8]. Во-вторых, несколько лет назад мы исследовали синхронизацию в сети фазовых осцилляторов [9, 10], рассматривая эту работу как предварительный шаг к построению осцилляторных моделей когнитивных функций мозга. Однако фазовые осцилляторы дают лишь приближенное описание динамики нейронного ансамбля. Вопрос о том, насколько полученные тогда результаты переносятся на сети из биологически правдоподобных нейронов, оставался открытым.

Проблема интеграции признаков (или, по-другому, проблема связывания) является одной из центральных в современной нейробиологии. Она заключается в следующем. Признаки, используемые при кодировании информации о стимулах (объектах) в первичных зонах коры мозга, имеют различную природу. Например, в случае зрительных объектов это могут быть геометрические, спектральные или динамические характеристики изображения. Известно, что первичная обработка различных по своей природе признаков идет в специализированных нейронных структурах коры. Только в ассоциативных зонах коры формируется представление о целостных объектах. В связи с этим возникает вопрос: каковы нейронные механизмы, позволяющие сохранить информацию о принадлежности признаков к отдельным объектам, и как осуществляется объединение нужных признаков в цельный образ объекта?

\* david.chik@plymouth.ac.uk

† rborisyuk@plymouth.ac.uk

‡ yakov\_k@impb.psn.ru

Нетривиальность проблемы связывания становится очевидной при одновременном предъявлении нескольких зрительных объектов. В этом случае весь набор признаков, извлеченных из изображения, должен быть сегментирован с указанием того, какой признак какому объекту принадлежит, причем «метка» принадлежности должна сохраняться на всем пути продвижения информации вверх по коре. Имеются психологические эксперименты, показывающие, что при недостатке ресурсов (например, нехватке времени) испытуемые могут выполнять группировку признаков по объектам с ошибками. Например, после предъявления изображения, содержащего зеленый треугольник и красный квадрат, испытуемому может показаться, что ему были показаны зеленый квадрат и красный треугольник.

Гипотеза о возможном механизме интеграции признаков в мозге была предложена в работе [11]. Основная идея состоит в том, что признаки объекта кодируются синфазной активностью нейронов в различных областях коры мозга. Синфазность служит в качестве метки, помечающей информацию, относящуюся к одному объекту.

Эта гипотеза получила определенное экспериментальное подтверждение [1, 2]. В экспериментах на первичных зонах зрительной коры животных была обнаружена как стимулоспецифическая колебательная активность нейронов в гамма-диапазоне, так и синфазность этой активности у нейронов, реагирующих на один и тот же стимул.

Нейрофизиологические механизмы внимания также находятся в центре современных исследований. Сравнительно недавно в целом ряде экспериментов было продемонстрировано, что внимание тесно связано с синхронизацией нейронной активности [5–8]. Активность в нейронном ансамбле, порожденная стимулом, находящимся в фокусе внимания, обладает существенно большей когерентностью по сравнению с ансамблем, кодирующим стимулы вне фокуса внимания. Такая когерентность усиливает реакцию нейронов на стимулы в фокусе внимания и подавляет реакцию на отвлекающие стимулы.

Теория осцилляторных нейронных сетей дает возможность исследовать механизмы синхронизации нейронной активности на модельном уровне (см. обзорные статьи [12, 13]). С точки зрения достижения биологической адекватности наибольший интерес представляют сети, элементами которых являются нейроны Ходжкина–Хаксли или их обобщения (так называемые многосегментные модели нейронов). Динамические режимы, возникающие в сетях из нейронов Ходжкина–Хаксли, в частности, режимы синхронизации, являются объектом изучения в ряде работ [14–17]. Основное внимание в них уделяется сетям с небольшим числом элементов или сетям с архитектурой связей все-на-всех и с нейронами одного из типов, возбуждающих или тормозных. В качестве математического аппарата, помимо имитационного моделирования, применяются различные приемы аппроксимации.

Данная работа посвящена исследованию синхронизации в сетях из нейронов Ходжкина–Хаксли со специальной архитектурой. Это сети с центральным элементом. Такая сеть имеет два слоя. Первый слой состоит из локально взаимодействующих элементов, а второй слой редуцирован до небольшого числа (одного-двух) элементов, имеющих прямые и обратные связи со всеми элементами первого слоя. Такая архитектура представляет интерес в связи с задачей последовательного выбора объектов и моделирования внимания. С этой целью она рассматривалась в работах [10, 18–21], где в качестве элементов использовались осцилляторы Ван-дер-Поля и фазовые осцилляторы.

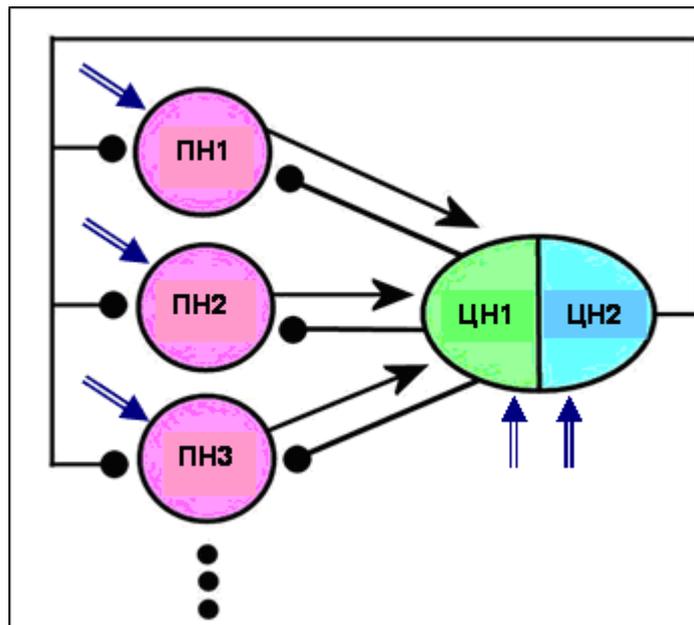
Исследование динамики сетей из осцилляторов Ходжкина–Хаксли является трудной задачей. Система включает в себя множество параметров. Требуется подобрать значения этих параметров таким образом, чтобы система имела нужные режимы синхронизации. В качестве инструментов исследования мы использовали смесь бифуркационного анализа и имитационного моделирования. В отличие от аппроксимационных методов бифуркационный анализ является более прямым методом

исследования и не требует наложения асимптотических ограничений на параметры модели. С его помощью были найдены границы в параметрическом пространстве, разделяющие различные режимы синхронизации. Имитационное моделирование было затем использовано для уточнения параметров и демонстрации работоспособности модели при решении задачи последовательного выбора объектов.

Работа имеет следующую структуру. В разделе 2 дается формальное описание системы. В разделе 3 приводятся результаты исследования режимов синхронизации. Раздел 4 посвящен решению задачи последовательного выбора объектов. Обсуждение полученных результатов содержится в разделе 5.

## 2. ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Архитектура модели представлена на рис. 1. Элементы первого слоя называются периферическими нейронами (ПН). Они представляют собой детекторы признаков в первичных зонах новой коры, активируемые внешними стимулами. Предполагается, что внешний вход на ПН достаточно велик, чтобы перевести нейрон в пейсмекерный режим с некоторой частотой генерации импульсов. В случае зрительных стимулов входные сигналы формируются изображением, расположенным на плоской решетке. ПН расположены на решетке с такими же размерами, при этом каждый ПН получает сигнал от пикселя, имеющего те же координаты на решетке, что и ПН. Вообще говоря, ПН должны быть связаны возбуждающими латеральными связями, но для упрощения анализа системы в данной работе эти связи элиминированы, так что все взаимодействие между ПН идет через центральный элемент.



**Рис. 1.** Архитектура связей в модели внимания с центральным элементом. ПН1, ПН2, ПН3,... – периферические нейроны, кодирующие признаки внешних стимулов; ЦН1, ЦН2 – центральные нейроны, управляющие фокусом внимания. Черными стрелками показаны возбуждающие связи, линии с черными кружками на концах показывают тормозные связи, двойные синие стрелки показывают внешние входные сигналы.

Центральный элемент состоит из двух нейронов, ЦН1 и ЦН2, и представляет собой предельно упрощенный вариант центрального исполнительного элемента системы внимания (в действительности считается, что центральный исполнительный элемент представляет собой разветвленную нейронную сеть, расположенную в латеральной, орбитофронтальной и медиальнопрефронтальной зонах коры). ЦН1 используется для синхронизации некоторого ансамбля ПН. Зрительный объект, представленный

ансамблем ПН, работающим синфазно с ЦН1, считается включенным в фокус внимания. ЦН2 управляет последовательной синхронизацией ЦН1 с разными ансамблями ПН, что интерпретируется как последовательный выбор в фокус внимания разных объектов. Оба нейрона, ЦН1 и ЦН2, посылают на все ПН тормозные сигналы. Связи от ПН приходят только на ЦН1 и являются возбуждающими. Сила синаптической передачи предполагается фиксированной и одинаковой для всех таких связей. Связи между ЦН1 и ЦН2 отсутствуют. Таким образом, ЦН2 не получает никаких сигналов от других нейронов системы. На вход ЦН2 приходит только постоянный внешний сигнал, переводящий ЦН2 в осцилляторный режим.

В то время как сила торможения ПН со стороны ЦН1 фиксирована, тормозные сигналы, поступающие на ПН от ЦН2, меняются со временем. Последнее обусловлено кратковременной синаптической пластичностью связей от ЦН2 на ПН. Если оба нейрона, ЦН2 и ПН, одновременно активны достаточно продолжительное время, сила тормозной синаптической связи между ними возрастает. Если же хотя бы один из этих нейронов имеет низкий уровень активности, сила синаптической связи падает [22, 23]. Данный способ адаптации тормозной связи от ЦН2 к ПН используется для моделирования экспериментального факта, согласно которому при последовательном просмотре объектов вероятность повторного выбора уже просмотренного объекта падает [24, 25].

Все нейроны системы описываются моделью Ходжкина–Хаксли [26]

$$\frac{dV}{dt} = -I_{ion} + I_{ext} - I_{syn}, \quad (2.1)$$

$$\frac{dX}{dt} = A_x(V)(1 - X) - B_x(V)X, \quad X \in \{m, h, n\}, \quad (2.2)$$

где  $V$  – мембранный потенциал нейрона,  $m$  – активационная проводимость натриевого канала,  $h$  – инактивационная проводимость натриевого канала,  $n$  – активационная проводимость калиевого канала,  $I_{ion}$  – ионный ток, задаваемый формулой

$$I_{ion} = g_{Na}m^3h(V - V_{Na}) + g_Kn^4(V - V_K) + g_L(V - V_L), \quad (2.3)$$

где  $g_{Na}$ ,  $g_K$ ,  $g_L$  – максимальные проводимости, соответственно, для натриевого и калиевого токов и тока утечки;  $V_{Na}$ ,  $V_K$ ,  $V_L$  – соответствующие обратные потенциалы. Детальное описание модели и значения параметров приведены в приложении А.

Внешняя стимуляция ПН осуществляется током

$$I_{ext}(t) = \tilde{I}_{ext}(1 + 0.01\xi(t)), \quad (2.4)$$

где  $\tilde{I}_{ext}$  – константа и  $\xi(t)$  – случайная переменная, равномерно распределенная в интервале  $(-1, 1)$ . Ток  $\tilde{I}_{ext}$  переводит ПН в режим периодической импульсной активности. Предполагается, что различные признаки стимула кодируются различными величинами  $\tilde{I}_{ext}$ . Таким образом, в системе реализуется частотное кодирование. Например, в случае зрительного стимула значение  $\tilde{I}_{ext}$  может задаваться в зависимости от цвета соответствующего пикселя.

Целью введения шума  $\xi(t)$  является разрушение гомогенности в популяции ПН. Дополнительно к этому при вычислениях параметры ПН рандомизировались. Это позволяло убедиться в том, что динамика сети устойчива и не зависит от случайных корреляций между переменными или параметрами модели.

Параметры взаимодействия между ПН и ЦН1 выбраны таким образом, что для генерации импульсов ЦН1 нет необходимости во внешнем входе, достаточно сигналов, поступающих от ПН. Наличие возбуждающего внешнего входа приводит к увеличению частоты импульсации ЦН1. В отличие от ЦН1, нейрон ЦН2 нуждается во внешнем

сигнале для генерации импульсов. В численных экспериментах стандартными значениями  $I_{ext}$  являются 5 мА для ЦН1 и 30 мА для ЦН2.

Взаимодействие между нейронами описывается синаптическим током  $I_{syn}$ . Приведем уравнения для этого тока для разных типов взаимодействия.

Возбуждающие связи от ПН к ЦН1. Величина  $I_{syn}$  задается формулой

$$I_{syn} = w_1(V - V_{syn,exc}) \sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^{M_j} \alpha_{exc}(t - T_{j,k}). \quad (2.5)$$

Здесь  $V$  – потенциал ЦН1;  $w_1$  – сила связи от ПН к ЦН1 (константа, идентичная для всех ПН);  $V_{syn,exc}$  – синаптический обратный потенциал для возбуждающих связей (при вычислениях  $V_{syn,exc} = 0$ );  $\alpha_{exc}(t)$  – синаптическая проводимость, описываемая альфа-функцией вида  $\alpha_{exc}(t) = at \exp(-bt)$  при  $t \geq 0$  и равная нулю при  $t < 0$  ( $a$  и  $b$  – параметры, задающие форму альфа-функции);  $T_{j,k}$  – момент генерации  $k$ -го импульса периферическим нейроном с номером  $j$ . Внутреннее суммирование относится ко всем моментам времени генерации импульсов этим нейроном ( $M_j$  – общее число импульсов). Внешнее суммирование ведется по всем ПН ( $N$  – общее число ПН).

Тормозные связи от ЦН1 и ЦН2 к ПН. ПН с номером  $i$  получает синаптический ток вида

$$I_{syn,i} = w_2(V_i - V_{syn,inh}) \sum_{k=1}^{M_2} \alpha_{inh}(t - T_k) + w_{3,i}(t)(V_i - V_{syn,inh}) \sum_{k=1}^{M_3} \alpha_{inh}(t - S_k), \quad i = 1, 2, \dots, N. \quad (2.6)$$

Здесь  $V_i$  – текущий потенциал  $i$ -го ПН;  $w_2$  – сила связи от ЦН1 к ПН (константа, идентичная для всех ПН);  $M_2$  – общее число импульсов ЦН1;  $M_3$  – общее число импульсов ЦН2;  $T_k$  – момент генерации  $k$ -го импульса нейроном ЦН1;  $S_k$  – момент генерации  $k$ -го импульса нейроном ЦН2;  $V_{syn,inh}$  – синаптический обратный потенциал при тормозном воздействии. Альфа-функция  $\alpha_{inh}(t)$  задает тормозную синаптическую проводимость и имеет ту же форму, что и  $\alpha_{exc}(t)$ , но с другими параметрами  $a$  и  $b$  (см. приложение А).

В уравнении (2.6) параметры  $w_{3,i}(t)$  являются пластичными (модифицируемыми) весами связей от ЦН2 к  $i$ -му ПН. В соответствии с хеббовским правилом, изменение силы синаптической связи (возрастание или убывание) должно происходить постепенно и непрерывно, однако для упрощения модели непрерывное изменение силы связи заменено на скачкообразное. Иначе говоря, будет предполагаться, что синаптическая связь от ЦН2 к ПН может находиться в одном из двух состояний, активном или пассивном. В активном состоянии  $w_{3,i}(t) = \tilde{w}_3$  ( $\tilde{w}_3$  – положительная константа), в пассивном состоянии  $w_{3,i}(t) = 0$ . Активное состояние начинается в момент  $T_{H,i}$  и длится фиксированное время  $\Delta h$  до момента  $T_{R,i} = T_{H,i} + \Delta h$ . После этого синапс переходит в пассивное состояние. В начальный момент все связи от ЦН2 к ПН находятся в пассивном состоянии. В процессе функционирования системы активное и пассивное состояния синаптической связи могут сменять друг друга несколько раз, если время внешней стимуляции достаточно велико.

Момент перехода синапса в активное состояние определяется следующим образом. Пусть  $T_{R,i}$  – момент последнего перехода синаптической связи от ЦН2 к ПН в

пассивное состояние. Следующий момент активации синапса  $T_{H,i}$  ( $T_{H,i} > T_{R,i}$ ) определяется как первый момент, для которого выполняется неравенство

$$\int_{T_{R,i}}^{T_{H,i}} \Theta(V_i(t) - v) \cdot \Theta(V_{CN2}(t) - v) dt = \frac{1}{\varepsilon}, \quad (2.7)$$

где  $v$  - порог, превышение которого мембранным потенциалом означает генерацию импульса;  $\varepsilon$  - параметр ( $0 < \varepsilon < 1$ ),  $\Theta(x)$  - ступенчатая функция,

$$\Theta(x) = \begin{cases} 1, & x > 0 \\ 0, & x \leq 0 \end{cases}, \quad (2.8)$$

Формула (2.7) имеет следующий смысл. Величина в левой части этой формулы показывает, как часто импульсы  $i$ -го ПН совпадают по времени с импульсами ЦН2. Как только эта величина превысит пороговое значение  $1/\varepsilon$ , сила связи скачком возрастает до величины  $w_{3,i}(t) = w_3$ . На этом уровне сила связи остается в течение времени  $\Delta h$ , а затем мгновенно падает до нуля. После этого начинается новый цикл процесса модификации силы связи.

При имитационных вычислениях уравнения (2.1)–(2.2) интегрировались с помощью схемы Рунге–Кутты четвертого порядка с фиксированным шагом.

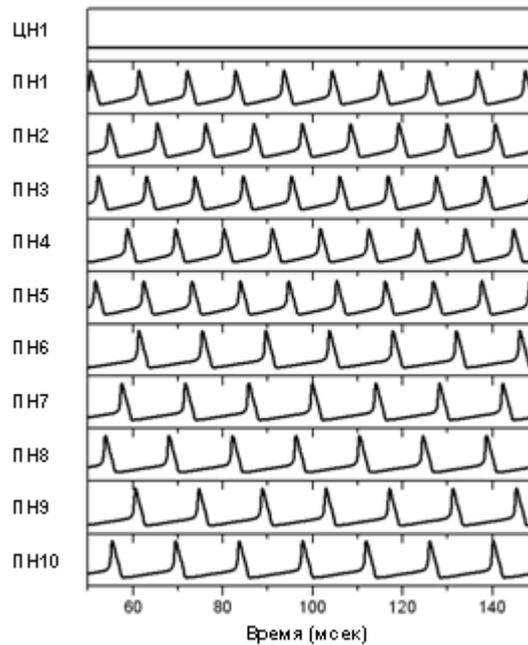
### 3. РЕЖИМЫ СИНХРОНИЗАЦИИ

В соответствии со сделанным выше предположением, фокус внимания представлен в модели ансамблем периферических нейронов, генерирующих импульсы одновременно с ЦН1. Таким образом, исследование формирования фокуса внимания в терминах модели сводится к исследованию режимов синхронизации, которые могут иметь место в зависимости от выбранных параметров. Имитационное моделирование позволило идентифицировать следующие пять типов динамики модели: полную синхронизацию, частичную синхронизацию, переходное состояние, безимпульсную активность и асинхронный режим. Приводимые далее примеры иллюстрируют условия, при которых эти типы динамики возникают. Нейрон ЦН2 не играет существенной роли в формировании динамики модели, он важен лишь для переключения внимания с одного объекта на другой. В связи с этим в данном разделе этот нейрон из модели исключен.

Численные расчеты проводились в основном для модели, содержащей ЦН1 и 200 ПН, которые были разбиты на две группы по 100 ПН в каждой группе. Нейроны в первой группе получали больший по величине входной сигнал (входной ток) и имели большую собственную частоту генерации импульсов. Для удобства иллюстрации результатов исследования ограничимся случаем модели с 10 ПН. Качественно поведение модели с таким уменьшенным числом ПН ничем не отличается от модели, содержащей 200 ПН.

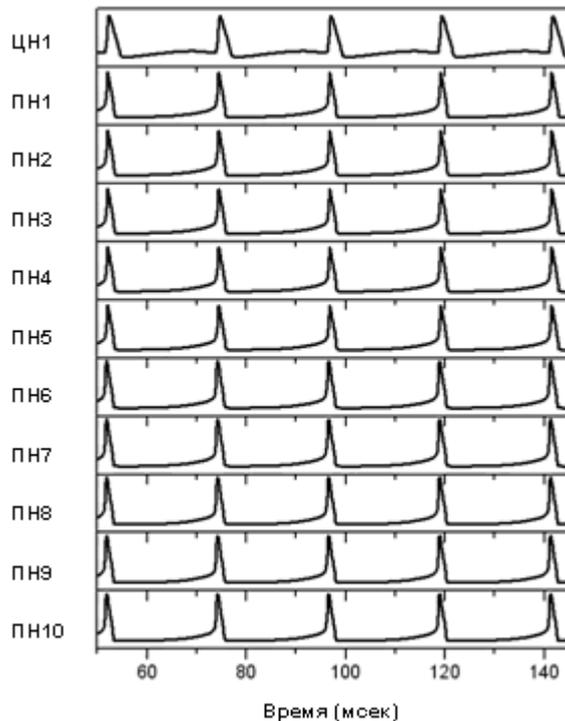
Пусть 10 ПН распределены по двум группам А и В с пятью ПН в каждой группе. Средние значения внешних токов для групп А и В равны, соответственно,  $I_1$  и  $I_2$ , ( $I_1 > I_2$ ). Нейрон ЦН1 получает внешний ток величиной 5 мА; меньший, чем каждый из токов  $I_1$  и  $I_2$ .

На рис. 2 показана динамика мембранного потенциала периферических нейронов в случае, когда все связи обнулены,  $w_1 = w_2 = w_3 = 0$ , а собственные частоты нейронов в группе А выше, чем собственные частоты нейронов в В ( $I_1 = 25$  мА,  $I_2 = 11$  мА). Такая динамика нейронной активности, при которой нейроны работают независимо друг от друга, называется **асинхронным режимом**. Заметим, что в асинхронном режиме ЦН1 не генерирует импульсы, так как получает подпороговый внешний ток.



**Рис. 2.** Асинхронный режим. Показана динамика мембранного потенциала центрального (ЦН1) и периферических (ПН1,...,ПН10) нейронов. Параметры модели: внешний ток на ЦН1 5 мА, внешний ток на ПН1,...,ПН5  $I_1 = 25$  мА, внешний ток на ПН6,...,ПН10  $I_2 = 11$  мА. Связи обнулены  $w_1 = w_2 = w_3 = 0$ .

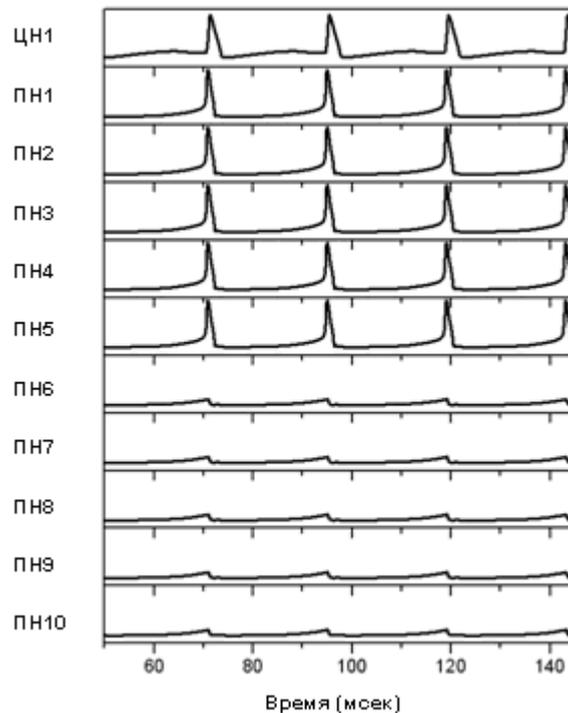
На рис. 3 показана динамика модели, соответствующая режиму *полной синхронизации*. В этом режиме все ПН генерируют импульсы одновременно с ЦН1, при этом соотношение числа импульсов ЦН1 и ПН равно 1:1. Генерация импульсов ЦН1 обусловлена достаточно высокими возбуждающими сигналами, поступающими от ПН. Для устойчивости режима частичной синхронизации необходимо, чтобы обратное тормозное воздействие ЦН1 на ПН было бы не слишком велико.



**Рис. 3.** Полная синхронизация. Параметры модели: внешний ток на ЦН1 5 мА, внешний ток на ПН1,...,ПН5  $I_1 = 25$  мА, внешний ток на ПН6,...,ПН10  $I_2 = 27$  мА. Величины связей  $w_1 = 0.1$ ,  $w_2 = 5$ ,  $w_3 = 0$ .

Режим *частичной синхронизации* занимает как бы промежуточное положение между асинхронным режимом и режимом полной синхронизации. В этом режиме нейроны одной группы срабатывают синфазно с ЦН1, в то время как нейроны другой группы импульсов не генерируют. Режим частичной синхронизации нейронов группы А представлен на рис. 4. Можно видеть, что колебания мембранного потенциала нейронов группы В и ЦН1 синхронизованы, но амплитуда колебаний мембранного потенциала у нейронов в группе В слишком мала для генерации импульсов.

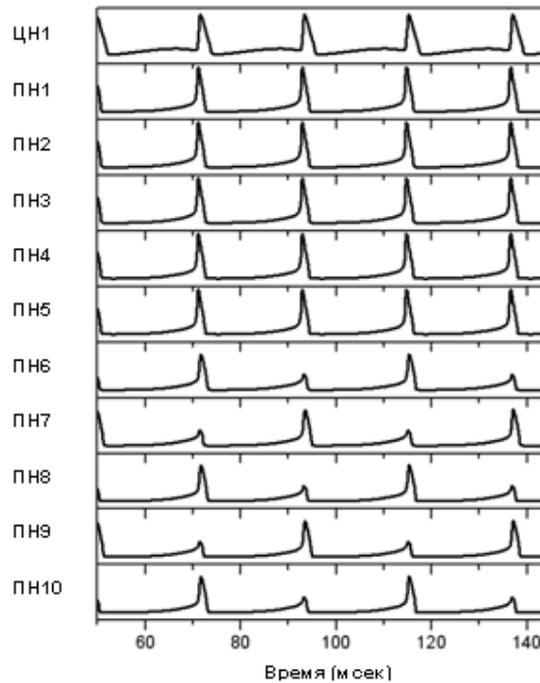
Режим частичной синхронизации имеет место при достаточно существенном тормозном влиянии ЦН1 на ПН. Этот вид динамики интерпретируется как концентрация внимания на стимуле, представленном в модели группой нейронов А. Таким образом, режим частичной синхронизации ассоциируется с селективным вниманием.



**Рис. 4.** Частичная синхронизация ЦН1 с группой нейронов ПН1,...,ПН5. Параметры модели: внешний ток на ЦН1 5 мА, внешний ток на ПН1,...,ПН5  $I_1 = 25$  мА, внешний ток на ПН6,...,ПН10  $I_2 = 11$  мА. Величины связей  $w_1 = 0.1$ ,  $w_2 = 5$ ,  $w_3 = 0$ .

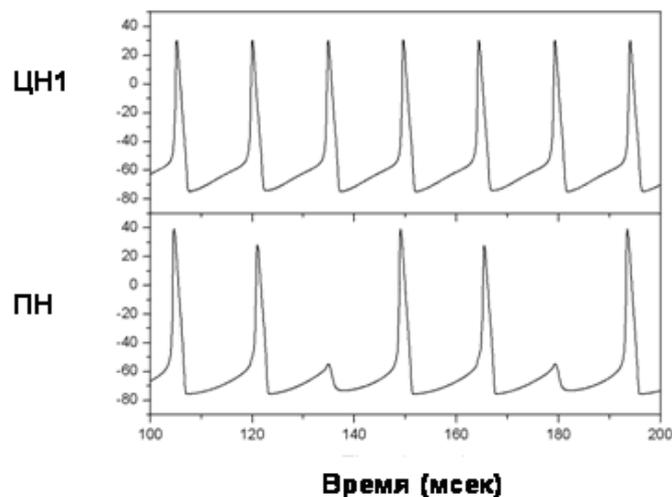
Если еще более увеличить тормозное воздействие ЦН1 на ПН, модель переходит в *безимпульсный режим*. В этом режиме способность всех ПН генерировать импульсы подавлена, хотя мембранный потенциал ПН колеблется синхронно с импульсами ЦН1.

Численные расчеты показывают, что при вариации параметров модели переход от режима полной синхронизации к частичной синхронизации и затем к безимпульсному режиму не происходит мгновенно, а проходит через так называемое *переходное состояние*. Пример динамики, соответствующей переходному состоянию, показан на рис. 5. В этом примере нейроны группы А генерируют импульсы одновременно с ЦН1, в то время как импульсы нейронов в группе В хотя и синхронизованы с импульсами ЦН1, но находятся с ними в соотношении 2:1 (каждый второй импульс у нейронов в группе В пропущен). Интересно отметить, что импульсация нейронов в группе В не обязательно одновременна. Так, на рис. 5 нейроны ПН7 и ПН9 генерируют импульсы в противофазе к остальным нейронам данной группы.



**Рис. 5.** Переходное состояние. Параметры модели: внешний ток на ЦН1 5 мА, внешний ток на ПН1,...ПН5  $I_1 = 25$  мА, внешний ток на ПН6,...,ПН10  $I_2 = 21$  мА, величины связей  $w_1 = 0.1$ ,  $w_2 = 5$ ,  $w_3 = 0$ .

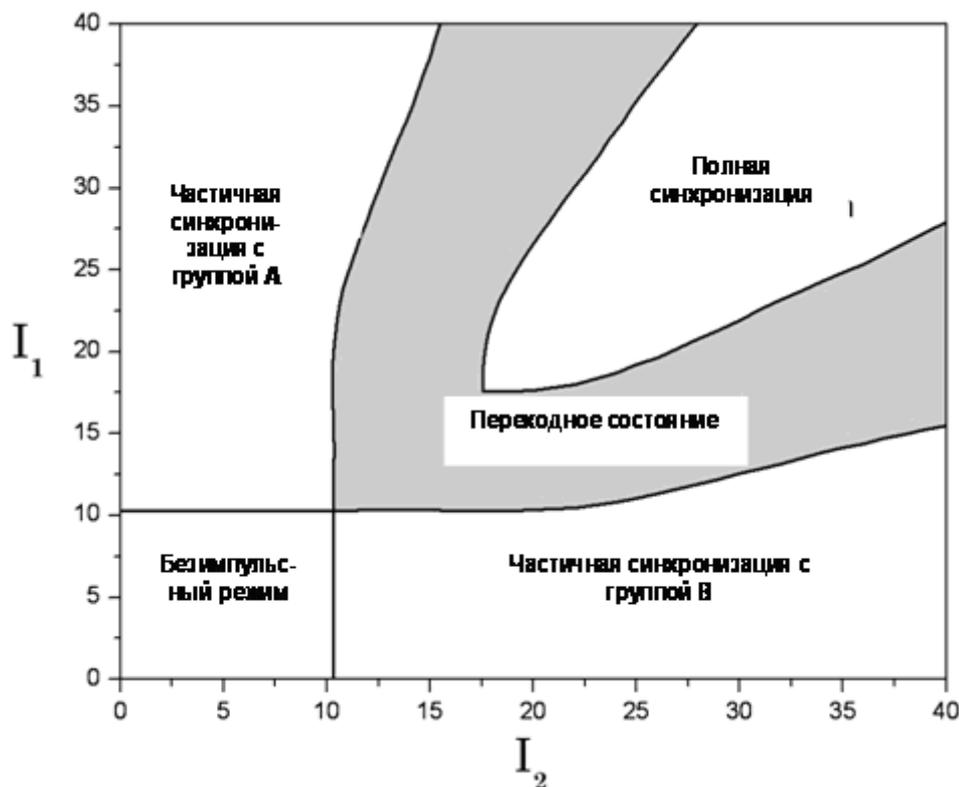
В общем случае в переходном состоянии поведение нейрона из группы В может быть охарактеризовано следующим образом. Нейрон генерирует импульсы, иногда одновременно с ЦН1, а иногда какой-то импульс пропускается. Например, ПН может генерировать три импульса одновременно с ЦН1, а потом один импульс пропустить. Другие паттерны синхронной активности также возможны, причем разные паттерны могут сосуществовать при одних и тех же значениях параметров. Например, соотношение импульсов 2:1 (на два импульса ЦН1 приходится один импульс нейронов в группе В) может сосуществовать с соотношением импульсов 3:2. Пример переходного состояния с соотношением импульсов 3:2 приведен на рис. 6. Переходный режим интерпретируется как промежуточное состояние, связанное с различной концентрацией внимания.



**Рис. 6.** Переходное состояние с соотношением импульсов 3:2. Показана динамика мембранного потенциала ЦН1 и одного из ПН. Параметры модели: внешний ток на ЦН1 9,8 мА, внешний ток на ПН1,...ПН5  $I_1 = 25$  мА, внешний ток на ПН6,...,ПН10  $I_2 = 20$  мА. Величины связей  $w_1 = 0.01$ ,  $w_2 = 0.5$ ,  $w_3 = 0$ .

Разнообразие динамических режимов не ограничивается периодическими и квазипериодическими колебаниями. В модели возможна и хаотическая динамика. Так, модель демонстрирует хаотическое поведение при значениях параметров: внешний ток на ЦН1 9.8 мА,  $I_1 = 25$  мА,  $I_2 = 11$  мА,  $w_1 = 0.002$ ,  $w_2 = 0.071$ ,  $w_3 = 0$ . Этот факт был проверен с помощью вычисления показателя Ляпунова, который в данном случае оказался равным 0.01.

На рис. 7 приведена диаграмма, показывающая области с различной динамикой в двумерном пространстве параметров  $I_1$  и  $I_2$ , определяющих собственные частоты нейронов в группах А и В. Границы между областями были определены сначала приблизительно с помощью бифуркационного анализа для системы с двумя периферическими осцилляторами, а затем уточнены с помощью имитационного моделирования.



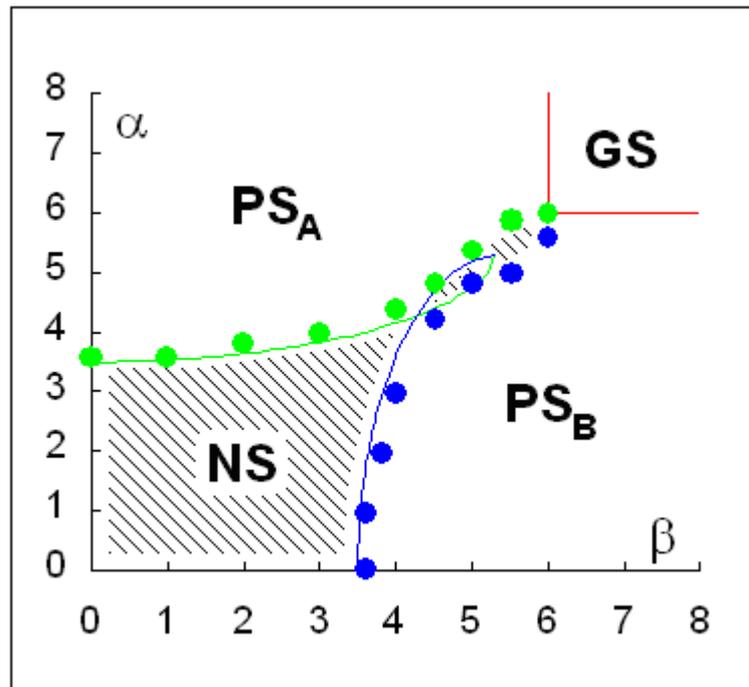
**Рис. 7.** Диаграмма областей в параметрическом пространстве  $(I_1, I_2)$ , соответствующих различным динамическим режимам работы модели. Параметры модели: внешний ток на ЦН1 9.8 мА. Величины связей  $w_1 = 0.002$ ,  $w_2 = 0.4$ ,  $w_3 = 0$ .

Входной сигнал на ЦН1 надпороговый. Если оба тока достаточно велики, имеет место режим полной синхронизации. Если оба тока достаточно малы, имеет место безимпульсный режим. Если задать оба параметра  $I_1$  и  $I_2$  так, чтобы это соответствовало режиму полной синхронизации, потом зафиксировать один из этих параметров, а второй начать уменьшать, то система попадет в переходное состояние, характеризующееся многообразием паттернов синхронной активности, в том числе и хаотической. При дальнейшем уменьшении величины второго тока система перейдет в режим частичной синхронизации с одной из групп осцилляторов.

Следует отметить, что область параметров, соответствующая переходному состоянию, довольно широка. Таким образом, переход от полной синхронизации к частичной синхронизации или от частичной синхронизации с одной группой к частичной синхронизации с другой группой проходит через каскад бифуркаций предельных циклов. Мы использовали программу MATCONT (имеется в свободном доступе по адресу <http://www.matcont.ugent.be>) для изучения бифуркации предельных циклов в переходном состоянии. Выяснилось, что вблизи границ области переходного

состояния бифуркации имеют весьма сложный характер. Типичной является ситуация, когда предельный цикл, соответствующий режиму синхронизации с пропускаемыми импульсами, устойчив и подвержен лишь небольшим изменениям до тех пор, пока не достигается критическое значение параметра, после чего происходит слияние устойчивого предельного цикла с неустойчивым, и они оба исчезают.

Интересно сравнить диаграмму рис. 7 с диаграммой динамических режимов, полученной для модели внимания из фазовых осцилляторов (рис. 8) [10]. При сходстве набора возможных динамических режимов и общего расположения областей, соответствующих этим режимам, между диаграммами имеется существенное различие. Промежуточные состояния для синхронизации фазовых осцилляторов невозможны (переход их одного режима в другой осуществляется скачком), в то время как для нейронов Ходжкина–Хаксли они занимают достаточно большое место в пространстве параметров.



**Рис. 8.** Режимы синхронизации в системе фазовых осцилляторов с центральным элементом. Модель описывается уравнениями

$$\frac{d\theta_0}{dt} = \omega_0 + \frac{\alpha}{n} \sum_{i=1}^n \sin(\theta_A^i - \theta_0) + \frac{\beta}{n} \sum_{j=1}^n \sin(\theta_B^j - \theta_0),$$

$$\frac{d\theta_A^i}{dt} = \omega_A^i + \alpha \sin(\theta_0 - \theta_A^i), \quad \frac{d\theta_B^j}{dt} = \omega_B^j + \beta \sin(\theta_0 - \theta_B^j), \quad i, j = 1, \dots, n,$$

где  $\theta_0$  - фаза центрального осциллятора,  $\theta_A^i, \theta_B^j$  - фазы периферических осцилляторов в группах А и В,  $\omega_0, \omega_A^i, \omega_B^j$  - собственные частоты осцилляторов,  $\alpha, \beta$  – силы связей. GS – область полной синхронизации,  $PS_A$  - область частичной синхронизации с группой А,  $PS_B$  - область частичной синхронизации с группой В, NS – область, где синхронизация отсутствует. Непрерывные границы между областями (красные, синие и зеленые) определены аналитически. Кружки (синие и зеленые) показывают границы между областями, полученные имитационным моделированием. Диаграмма соответствует значениям параметров:  $\omega_0 = 5.5, \omega_A^i \in (0,1), \omega_B^j \in (10,11), n = 50$ .

Другое отличие между этими моделями состоит в том, что в модели с фазовыми осцилляторами выбор объекта в фокус внимания (ассоциируемый с режимом частичной синхронизации) определяется соотношением собственных частот и сил взаимодействия. Объект выбирается в фокус внимания, если собственные частоты в группе кодирующих его осцилляторов близки к собственной частоте центрального осциллятора, а сила связи этой группы с центральным осциллятором больше, чем сила

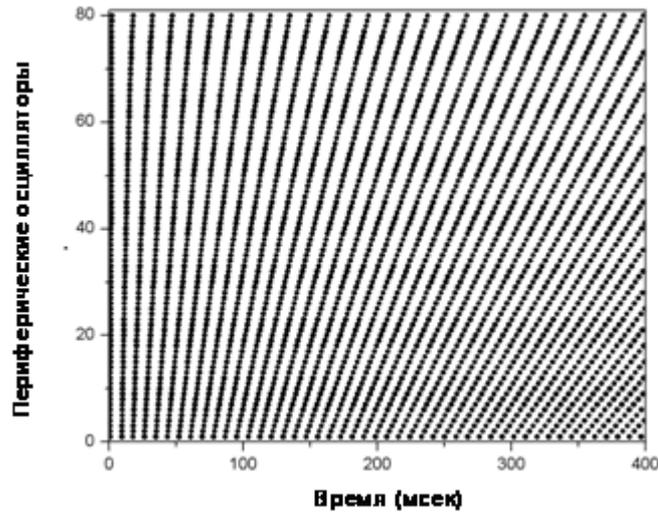
связи центрального осциллятора с другой группой. В модели внимания из нейронов Ходжкина–Хаксли для наступления частичной синхронизации основным фактором является наличие более высоких собственных частот в данной группе по сравнению с другой группой. Так, если ( $I_1 > I_2$ ) и, соответственно, собственные частоты в группе А больше, чем в группе В, то именно группа А будет вовлечена в частичную синхронизацию с ЦН1. С точки зрения нейробиологии этот факт важен потому, что более высокая заметность стимула обычно приводит к более высокой активности нейронов, представляющих этот стимул в коре мозга, и к большей вероятности выбора этого стимула в фокус внимания. Новая модель лучше соответствует этим данным.

#### 4. ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫЙ ВЫБОР ОБЪЕКТОВ

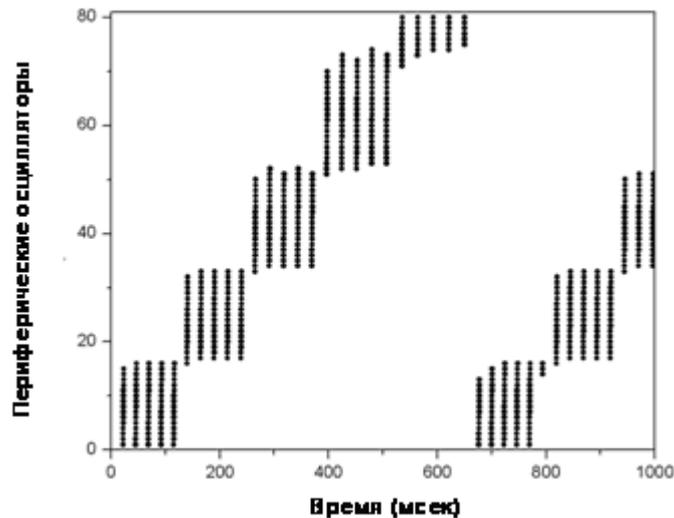
В данном разделе будет показано, что разработанная модель внимания может осуществлять последовательный выбор объектов. Мы рассмотрим два примера. Первый пример является формальным – в нем собственные частоты генерации импульсов периферическими нейронами равномерно распределены в некотором диапазоне. Модель автоматически выбирает группу нейронов с более высокой частотой генерации импульсов и включает ее в фокус внимания. В терминах динамики модели это означает, что ПН в выбранной группе генерируют импульсы в диапазоне гамма-ритма одновременно с ЦН1. Генерация импульсов нейронами второй группы подавляется, они работают в подпороговом режиме. Такое состояние длится определенное время, но затем происходит переключение на частичную синхронизацию с другой группой ПН. Это является следствием хеббовского обучения: сила тормозной связи от ЦН2 на выбранную в данный период времени группу ПН постепенно возрастает. В результате генерация импульсов нейронами этой группы в какой-то момент времени подавляется. Это подавление длится некоторое время, тем самым гарантируя, что данная группа не будет выбрана вновь в фокус внимания. Тем временем фокус внимания перемещается на следующую по уровню активности группу нейронов и т.д. Нейроны ранее выбранной группы смогут опять быть выбранными по истечению времени, которое зависит от скорости затухания синаптического тормозного потенциала от ЦН2. Второй пример иллюстрирует работу системы в случае реального цветного изображения.

Пример 1. Рассмотрим модель, содержащую 80 ПН, при внешних токах, распределенных в интервале (10,50) мА. Внешние входы на ЦН1 и ЦН2 равны, соответственно, 5 мА и 30 мА. Рис. 9 может служить в качестве иллюстрации распределения собственных частот нейронов: на этом рисунке показаны моменты генерации импульсов при условии, что все связи в модели обнулены. Как видно из рисунка, ПН с меньшими номерами работают с большей частотой импульсации (большей собственной частотой). Это дает им возможность быть выбранными в фокус внимания раньше.

На рис. 10 показаны моменты генерации импульсов периферическими нейронами после восстановления ненулевых связей. Видно, что имеющийся набор ПН разбивается на пять групп, которые последовательно синхронизируются с ЦН1. Процесс синхронизации начинается с группы с наибольшими собственными частотами нейронов (нейроны ПН1–ПН16). Эта группа работает в режиме частичной синхронизации с ЦН1 в течение промежутка времени 0–120 мсек. В течение интервала времени 120–240 мсек другая группа ПН включается в режим частичной синхронизации с ЦН1 и т.д. Переключение режима частичной синхронизации с одной группы на другую обусловлено активностью ЦН2 и кратковременной пластичностью связей от ЦН2 к ПН. Параметры пластичности подобраны таким образом, что после того, как ПН генерирует пять импульсов, связь от ЦН2 к этому ПН активируется и активность ПН подавляется. Сила связи от ЦН2 к ПН затухает по истечению 650 мсек, после чего данный ПН может быть снова вовлечен в режим частичной синхронизации.



**Рис. 9.** Растрограмма 80 несвязанных ПН. Каждый черный кружок соответствует моменту генерации импульса соответствующим нейроном. Параметры модели: внешний сигнал на ЦН1 5 мА, внешний сигнал на ЦН2 30 мА, внешние сигналы на ПН варьируют в определенном диапазоне, задавая различные собственные частоты ПН. Все связи обнулены  $w_1 = w_2 = w_3 = 0$ .



**Рис. 10.** Растрограмма, соответствующая последовательному выбору групп ПН. Каждый черный кружок соответствует моменту генерации импульса соответствующим нейроном. Внешние сигналы на ЦН1, ЦН2 и ПН такие же, как на рис. 9. Величины связей  $w_1 = 0.1$ ,  $w_2 = 9$ ,  $w_3 = 5$ . Другие параметры модели:  $v = -10$  мВ,  $\Delta h = 650$  мсек,  $\varepsilon = 0.16$  мсек<sup>-1</sup>.

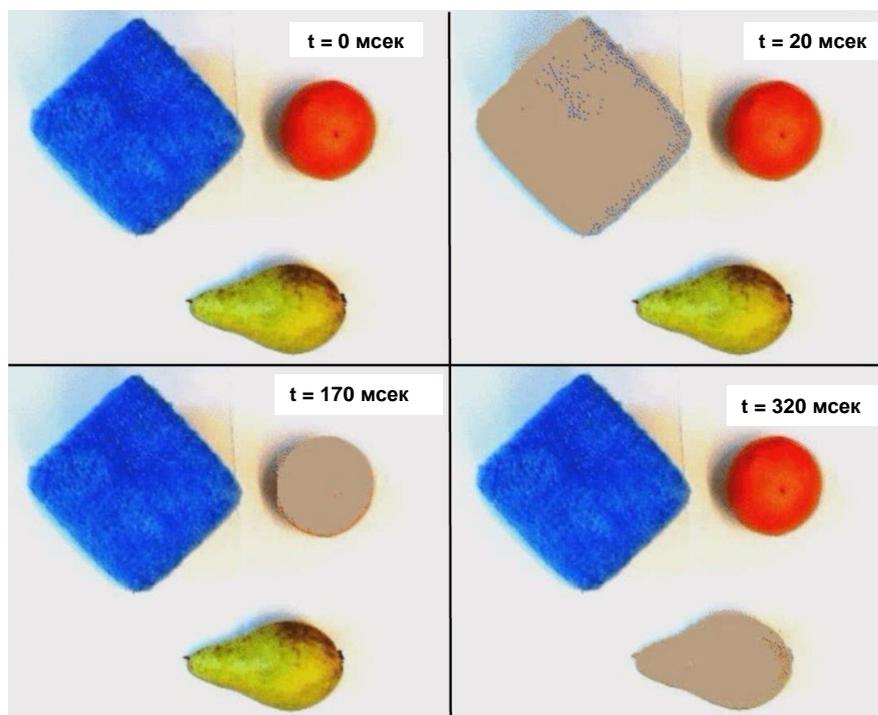
Хотя в данном варианте модели нет связей между периферическими осцилляторами, их набор автоматически распадается на несколько групп. Поскольку в соответствии с заданными условиями входные токи распределяются между ПН в порядке убывания с фиксированным шагом, возникшая группировка показывает чувствительность процедуры синхронизации к вариабельности собственной частоты. Эта чувствительность зависит от параметров модели и в определенных пределах может быть изменена.

В предыдущем разделе было показано, что граница между режимами частичной синхронизации представляет собой не линию, а область переходных состояний. Этим фактом объясняется «странное» поведение некоторых ПН, которые последовательно участвуют в режиме частичной синхронизации в двух смежных группах. Примером такого нейрона является ПН73, который входит в обе группы, 4 и 5 (рис. 10).

Отметим, что частичная синхронизация, представленная на рис. 10, имеет место на частоте гамма-ритма. Наиболее быстрая группа синхронизируется на частоте около 40 Гц, а наиболее медленная – на частоте около 30 Гц.

**Пример 2.** Этот пример демонстрирует работу модели в случае цветного изображения. Изображение было получено с помощью цифрового фотоаппарата и содержит три объекта – апельсин, грушу и салфетку - расположенные на фоне белой скатерти (рис. 11). Изображение имело размеры  $320 \times 240$  пикселей. Для численного моделирования использовалась решетка из ПН с теми же размерами, так что между пикселями изображения и периферическими нейронами имелось взаимно однозначное соответствие. Предполагалось, что различные цвета на изображении кодируются различными собственными частотами периферических нейронов. RGB-значения интенсивностей были линейно преобразованы в величины внешних токов, которые варьировали в диапазоне 10–40 мА.

Результаты имитационного моделирования представлены на рис. 11. Для того чтобы визуализировать область текущей фокусировки внимания, использовался бежевый цвет, т.е. в момент, когда некоторый ПН генерирует импульс, соответствующий пиксель на рис. 11 окрашивается в бежевый цвет. Временной интервал 0–20 мсек является переходным периодом, когда происходит установление фокуса внимания. В момент времени  $t = 20$  мсек происходит выбор в фокус внимания салфетки, т.е. в режим частичной синхронизации с ЦН1 входят нейроны, расположенные в области, занимаемой салфеткой. Активность остальных ПН подавляется. Этот фокус внимания сохраняется до момента  $t=170$  мсек, когда происходит выбор в фокус внимания апельсина. Выбор в фокус внимания груши происходит в момент  $t = 320$  мсек. После этого фокус внимания возвращается к салфетке, и т.д.



**Рис. 11.** Последовательный выбор объектов на реальном изображении. Имеется взаимнооднозначное соответствие между пикселями изображения и периферическими осцилляторами. Пиксели, покрашенные в бежевый цвет, соответствуют активным ПН (работающим синхронно с ЦН1). Остальные цвета показывают реальные цвета объектов, которые преобразуются во внешние сигналы, поступающие на различные ПН. Внешний сигнал на ЦН1 5 мА, внешний сигнал на ЦН2 30 мА. Величины связей  $w_1 = 0.1$ ,  $w_2 = 9$ ,  $w_3 = 5$ . Другие параметры модели:  $v = -10$  мВ,  $\Delta h = 650$  мсек,  $\varepsilon = 0.16$  мсек<sup>-1</sup>.

В любой момент времени одна из групп ПН, представляющих какой-то из имеющихся на изображении объектов, имеет более высокие частоты импульсации, и это обеспечивает включение этой группы в частичную синхронизацию с ЦН1, и соответственно, фокусировку внимания на данном объекте. Перемещение фокуса внимания обеспечивается нейроном ЦН2. Как и в примере 1, в период тормозного воздействия ЦН2 на группу ПН импульсная активность этой группы прекращается. Группа возвращается к импульсной активности и получает возможность работать в режиме частичной синхронизации после того, как тормозное воздействие на нее со стороны ЦН2 прекращается.

## 5. ОБСУЖДЕНИЕ

Основным объектом исследования в данной работе была динамика нейронной активности в сети из нейронов Ходжкина–Хаксли и выяснение возможности использования этой сети в качестве модели селективного внимания. Рассматривалась двухслойная сеть, первый слой которой состоял из большого числа возбуждающих нейронов, связанных прямыми и обратными связями с двумя тормозными нейронами второго слоя (прямые связи поступали только на один из тормозных нейронов). Предполагалось, что при подаче входных сигналов нейроны работают в пейсмекерном режиме как импульсные осцилляторы. Было показано, что тормозный нейрон способен синхронизовать активность некоторой группы нейронов первого слоя. Тип синхронизации зависит от силы связей и собственных частот нейронов. Анализ модели позволил выявить различные типы синхронной динамики, которые можно ассоциировать с различными формами фокусировки внимания. Была получена диаграмма областей в параметрическом пространстве, соответствующих различным типам динамики модели. Было показано, что объект, представленный группой нейронов с более высокими собственными частотами, имеет предпочтение при выборе в фокус внимания.

Численные эксперименты продемонстрировали способность модели к последовательному выбору объектов из изображения, содержащего несколько объектов. Перемещение фокуса внимания с одного объекта на другой было достигнуто за счет использования хеббовского обучения, блокирующего на определенное время возможность фокусировки внимания на уже рассмотренном объекте.

Сходные с нашими принципы моделирования внимания были предложены в работе [27], в которой также использовалась двухслойная сеть из нейронов Ходжкина–Хаксли. Результаты этой работы частично совпадают с нашими: а) синхронизация импульсов во втором слое с импульсами некоторой популяции нейронов в первом слое; б) быстрый перенос внимания с одного объекта на другой. Однако в этой модели отсутствуют тормозные связи, что не позволяет ей производить автоматический выбор объектов. Для его реализации приходится «вручную» устанавливать подходящие значения входных токов.

Архитектура с центральным тормозным элементом использовалась в сети LEGION, предназначенной для сегментации изображений и последовательного выбора объектов [18, 19]. В работе [20] была предложена модификация сети LEGION, ориентированная на моделирование внимания. LEGION реализован как сеть из осцилляторов Ван-дер-Поля, поэтому отсутствует возможность сравнивать временные характеристики этой модели (рабочую частоту, скорость формирования фокуса внимания и т.д.) с экспериментальными данными. Кроме того, приоритет при выборе объекта в LEGION определяется площадью объекта, а не его заметностью, как это имеет место в нашей модели.

Сравним результаты моделирования с экспериментальными данными.

Рабочая частота синхронизации в модели лежит в диапазоне гамма-ритма. Колебания электрической активности в этом диапазоне были обнаружены во многих экспериментах по вниманию. Так, в работе [6] описана регистрация множественной нейронной активности и локальных полевых потенциалов в поле V4 у обезьян в процессе различения целевого стимула среди объектов-дистракторов, отвлекающих внимание. Было обнаружено, что нейроны, активируемые целевым стимулом, демонстрируют повышенную синхронизацию на частоте гамма-ритма (35–90 Гц) по сравнению с нейронами, стимулируемыми дистракторами. Сходные результаты были также получены в работе [28]. В работе [29] производилась запись магнитоэнцефалограммы в экспериментах на внимание. Было показано, что фокусировка внимания сопровождается гамма-колебаниями (44–66 Hz) в теменной коре.

В соответствии с результатами моделирования группа ПН с более высокой частотой генерации импульсов имеет более высокий приоритет при включении объекта в фокус внимания. Экспериментальные данные [30–32] подтверждают этот факт. Увеличение заметности (например, более высокий контраст или большее несходство объекта со своим окружением) сопровождается увеличением нейронной активности. Есть основания предполагать, что такая зависящая от контекста модуляция нейронной активности вызывается дальними горизонтальными связями в первичной зрительной коре.

Время формирования фокуса внимания в модели сравнимо с временами, получаемыми в эксперименте. На самом деле имеется большой разброс данных относительно времени формирования и переключения фокуса внимания. Типичные времена - 50–300 мсек [33, 34]. В нашей модели время формирования режима частичной синхронизации из случайного начального состояния составляет около 30 мсек, что дает достаточный резерв времени для дальнейшей обработки информации в фокусе внимания.

Нейрофизиологические исследования показывают, что подавление нейронной активности вне фокуса внимания является одним из основных механизмов фильтрации информации от несущественных деталей [35–37]. Предложенная модель дает возможность реализовать различные градации подавления от полного подавления импульсной активности до частичного подавления, когда нейрон, представляющий дистрактор, генерирует импульсы с меньшей частотой, чем нейрон, представляющий стимул в фокусе внимания.

## БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 07-01-00218) и Правительственного научного фонда Великобритании UK EPSRC (грант EP/D036364/1).

## ПРИЛОЖЕНИЕ А

В приложении дается полное описание модели, поэтому некоторые формулы из основного текста воспроизводятся заново.

Каждый нейрон описывается моделью Ходжкина–Хаксли. Предположим, что имеется  $N$  периферических нейронов и два центральных нейрона, т.е. общее число нейронов равно  $N + 2$ . Динамика нейронов описывается следующими уравнениями:

$$\frac{dV_i}{dt} = -I_{ion,i} + I_{ext,i} - I_{syn,i}, \quad (A1)$$

$$\frac{dX_i}{dt} = A_X(V_i)(1 - X_i) - B_X(V_i)X_i, \quad X_i \in \{m_i, h_i, n_i\}, \quad (A2)$$

$$A_m(V_i) = (2.5 - 0.1(V_i - V_{rest})) / (\exp(2.5 - 0.1(V_i - V_{rest})) - 1), \quad (A3)$$

$$A_h(V_i) = 0.07 \exp(-(V_i - V_{rest})/20), \quad (A4)$$

$$A_n(V_i) = (0.1 - 0.01(V_i - V_{rest})) / (\exp(1 - 0.1(V_i - V_{rest})) - 1), \quad (A5)$$

$$B_m(V_i) = 4 \exp(-(V_i - V_{rest})/18), \quad (A6)$$

$$B_h(V_i) = 1 / (\exp(3 - 0.1(V_i - V_{rest})) + 1), \quad (A7)$$

$$B_n(V_i) = 0.125 \exp(-(V_i - V_{rest})/80), \quad (A8)$$

где  $i = 1, 2, \dots, N$  нумерует ПН,  $i = N + 1$  - индекс ЦН1,  $i = N + 2$  - индекс ЦН2. Смысл переменных поясняется следующим списком:

- $V_i(t)$  - мембранный потенциал нейрона;
- $m_i(t)$  - активационная переменная натриевого канала;
- $h_i(t)$  - инактивационная переменная натриевого канала;
- $n_i(t)$  - активационная переменная калиевого канала;
- $I_{ion,i}(t)$  - общий ионный ток;
- $I_{ext,i}(t)$  - внешний ток, поступающий на нейрон;
- $I_{syn,i}(t)$  - синаптический ток, поступающий на нейрон;
- $V_{rest}$  - потенциал покоя (равен  $-65$  мВ).

Заметим, что емкость мембраны равна 1, поэтому она не приведена в уравнении (A1).

Сумма ионных токов на  $i$ -й нейрон равна

$$I_{ion,i} = g_{Na} m_i^3 h_i (V_i - V_{Na}) + g_K n_i^4 (V_i - V_K) + g_L (V_i - V_L), \quad (A9)$$

где  $i = 1, 2, \dots, N + 2$ . Смысл переменных и значения параметров даются следующим списком:

- $V_{Na}$  - обратный потенциал натриевого тока (равен  $50$  мВ);
- $V_K$  - обратный потенциал калиевого тока (равен  $-77$  мВ);
- $V_L$  - обратный потенциал тока утечки (равен  $-54.4$  мВ);
- $g_{Na}$  - максимальная проводимость для натриевого тока ( $g_{Na} = 120 (1 + 0.02\eta)$  мС/см<sup>2</sup>);
- $g_K$  - максимальная проводимость для калиевого тока ( $g_K = 36 (1 + 0.02\eta)$  мС/см<sup>2</sup>);
- $g_L$  - максимальная проводимость для тока утечки ( $g_L = 0.3 (1 + 0.02\eta)$  мС/см<sup>2</sup>);
- $\eta$  - случайная величина, равномерно распределенная в интервале  $(-1, 1)$ ;

Следующие формулы определяют внешние токи, поступающие на периферические нейроны от центральных нейронов ЦН1 и ЦН2:

$$I_{ext,i}(t) = \tilde{I}_{ext,i} (1 + 0.01 \xi_i(t)), \quad i = 1, 2, \dots, N, \quad (A10)$$

$$I_{ext,N+1} = \tilde{I}_{CN1}, \quad (A11)$$

$$I_{ext,N+2} = \tilde{I}_{CN2}, \quad (A12)$$

Смысл переменных и значения параметров задаются следующим списком:

- $\xi(t)$  - случайный процесс без временной корреляции, при фиксированном  $t$  переменная  $\xi(t)$  равномерно распределена в интервале  $(-1, 1)$ ;
- $\tilde{I}_{ext,i}$  ( $i = 1, 2, \dots, N$ ) - константы, определяемые характеристиками пикселей входного изображения;
- $\tilde{I}_{CN1}$  - внешний ток, поступающий на нейрон ЦН1 (равен  $5$  мА, кроме специально оговоренных случаев);

- $\tilde{I}_{CN2}$  - внешний ток, поступающий на нейрон ЦН2 (равен 30 мА).

Синаптические токи, поступающие на центральные нейроны, описываются уравнениями

$$I_{syn, N+1} = w_1(V_{N+1} - V_{syn, exc}) \sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^{M_j} \alpha_{exc}(t - T_{j,k}), \quad (A13)$$

$$I_{syn, N+2} = 0, \quad (A14)$$

где  $M_j$  - общее число импульсов  $j$ -го ПН;  $T_{j,k}$  - момент генерации  $k$ -го импульса  $j$ -м ПН;  $\alpha_{exc}(t)$  равна  $a \exp(-bt)$  при  $t \geq 0$  и равна 0 при  $t < 0$  - альфа-функция для возбуждающего воздействия с параметрами  $a = 40$  мсек<sup>-1</sup>,  $b = 2$  мсек<sup>-1</sup>;  $V_{syn, exc} = 0$  мВ - синаптический обратный потенциал для возбуждающего воздействия;  $w_1 = 0.1$  (кроме специально оговоренных случаев) - сила синаптической связи от периферических нейронов к ЦН1.

Синаптические токи, поступающие на ПН, описываются уравнениями

$$I_{syn, i} = w_2(V - V_{syn, inh}) \sum_{k=1}^{M_2} \alpha_{inh}(t - T_k) + w_{3,i}(t)(V - V_{syn, inh}) \sum_{k=1}^{M_3} \alpha_{inh}(t - S_k), \quad i = 1, 2, \dots, N. \quad (A15)$$

где  $M_2$  - общее число импульсов, сгенерированных нейроном ЦН1;  $M_3$  - общее число импульсов, сгенерированных нейроном ЦН2;  $T_k$  - момент генерации  $k$ -го импульса нейроном ЦН1;  $S_k$  - момент генерации  $k$ -го импульса нейроном ЦН2;  $\alpha_{inh}(t)$  равна  $a \exp(-bt)$  при  $t \geq 0$  и равна 0 при  $t < 0$  - альфа-функция для тормозного воздействия с параметрами  $a = 6$  мсек<sup>-1</sup>,  $b = 0.3$  мсек<sup>-1</sup>;  $V_{syn, inh} = -80$  мВ - синаптический обратный потенциал тормозного воздействия;  $w_2 = 9$  (кроме специально оговоренных случаев) - сила синаптической связи от ЦН1 к ПН;  $w_{3,i}(t)$  - модифицируемая (обучающаяся) сила синаптической связи от ЦН2 к  $i$ -му ПН при величине насыщения равной  $\tilde{w}_3 = 5$  (кроме специально оговоренных случаев):

$$w_{3,i}(t) = \begin{cases} \tilde{w}_3, & T_{H,i} \leq t \leq T_{H,i} + \Delta h, \\ 0, & \text{в противном случае,} \end{cases} \quad (A16)$$

$$\int_{T_{R,i}}^{T_{H,i}} \Theta(V_i(t) - v) \cdot \Theta(V_{N+2}(t) - v) dt = \frac{1}{\varepsilon}, \quad (A17)$$

$$\Theta(x) = \begin{cases} 1, & x > 0, \\ 0, & x \leq 0, \end{cases} \quad (A18)$$

где  $T_{H,i}$  - момент скачкообразного увеличения синаптической связи от ЦН2 к  $i$ -му ПН;  $T_{R,i}$  - момент предшествующего обнуления силы связи от ЦН2 к  $i$ -му ПН, т.е. момент, когда в последний раз произошло обнуление  $w_3(t)$ ;  $\Delta h = 650$  мсек - период времени, в течение которого сохраняется высокое значение силы синаптической связи от ЦН2 к ПН;  $v = -10$  мВ - порог для определения синаптической пластичности;  $\varepsilon = 0.16$  мсек<sup>-1</sup> - скорость обучения.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gray C.M., Konig P., Engel A.K., Singer W. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit intercolumnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature*. 1989. **388**. 334-337.
2. Eckhorn R., Bauer R., Jordan W., Brosch M., Kruse W., Munk M., Reitboeck H.J. Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex. *Biol. Cybern.* 1988. **60**. 121-130.
3. Singer W., Gray C.M. Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Ann. Rev. Neurosci.* 1995. **18**. 555-586.
4. Singer W. Neuronal synchrony: A versatile code for the definition of relations. *Neuron*. 1999. **24**. 49-65.
5. Steinmetz P.N., Roy A., Fitzgerald P., Hsiao S.S., Johnson K.O., Niebur E. Attention modulates synchronized neuronal firing in primate somatosensory cortex. *Nature*. 2000. **404**. 187-190.
6. Fries P., Reynolds J., Rorie A., Desimone R. Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science*. 2001. **291**. 1560-1563.
7. Fries P., Schroeder J-H., Roelfsema P.R., Singer W., Engel A.K. Oscillatory neural synchronization in primary visual cortex as a correlate of stimulus selection. *J. Neurosci.* 2002. **22**. 3739-3754.
8. Doesburg S.M., Roggeveen A.B., Kitajo K., Ward L.M. Large-scale gamma-band phase synchronization and selective attention. *Cerebral Cortex* (in press). 2007.
9. Казанович Я.Б., Борисюк Р.М. Изучение режимов синхронизации в нейронных сетях фазовых осцилляторов с центральным элементом. *Исследования по математической биологии* (сборник научных трудов, посвященный памяти А.Д. Базыкина), науч. ред. Э.Э. Шноль. Пушино. ОНТИ ИЦБИ. 1996. с. 124-150.
10. Kazanovich Y.B., Borisyuk R.M. Dynamics of neural networks with a central element. *Neural Networks*. 1999. **12**. 149-161.
11. Malsburg C. von der (1981). The correlation theory of brain function. *Internal report 81-2, Max-Planck Institute for Biophysical Chemistry* (reprinted in *Models of Neural Networks*, Eds. E. Domany, J.L. van Hemmen, K. Schulten. Springer, New York. 1994. pp. 95-119).
12. Абарбанель Г.Д.И., Рабинович М.И., Селверстон А., и др. Синхронизация в нейронных ансамблях. *Успехи физических наук*. 1996. **166**(4). 363-390.
13. Борисюк Г.Н., Борисюк Р.М., Казанович Я.Б., Иваницкий Г.Р. Моделирование динамики нейронной активности и обработка информации в мозге – итоги "десятилетия". *Успехи физических наук*. 2002. **172**(10). 1189-1214.
14. Hansel D., Mato G., Meunier C. Phase dynamics for weakly coupled Hodgkin-Huxley neurons. *Europhys. Lett.* 1993. **23**. 367-372.
15. White J.A., Chow C.C., Ritt J., et al. Synchronization and oscillatory dynamics in heterogeneous, mutually inhibited neurons. *J. Comp. Neurosci.* 1998. **5**. 5-16.
16. Chik D., Coombes S., Wang Z.D. Clustering through postinhibitory rebound in synaptically coupled neurons. *Physical Review E*. 2004. **70**. 011908.
17. Rossoni E., Chen Y., Ding M., Feng J. Stability of synchronous oscillations in a system of two Hodgkin-Huxley neurons with delayed diffusive and pulsed coupling. *Physical Review E*. 2005. **71**. 061904.
18. Wang D-L., Terman D. Locally excitatory globally inhibitory oscillator network. *IEEE Trans. Neural Networks*. 1995. **6**. 283-286.
19. Wang D-L., Terman D. Image segmentation based on oscillatory correlation. *Neural Computation*. 1997. **9**. 805-836.
20. Wang D.L. Object selection based on oscillatory correlation. *Neural Networks*. 1999. **12**. 579-592.

21. Borisyuk R., Kazanovich Y. Oscillatory model of attention-guided object selection and novelty detection. *Neural Networks*. 2004. **17**. 899-915.
22. Fitzpatrick J.S., Akopian G., Walsh J.P. Short-term plasticity at inhibitory synapses in rat striatum and its effects on striatal output. *J. Neurophysiol.* 2001. **85**. 2088-2099.
23. Zucker R.S., Regehr W.G. Short-term synaptic plasticity. *Ann. Rev. Physiol.* 2002. **64**. 355-405.
24. Klein R. Inhibitory tagging system facilitates visual search. *Nature*. 1988. **334**. 430-431.
25. Takeda Y., Yagi A. Inhibitory tagging in visual search can be found if search stimuli remain visible. *Perception and Psychophysics*. 2000. **62**. 927-934.
26. Hodgkin A.L., Huxley A.F. A quantitative description of membrane current and its applications to conduction and excitation in nerve. *J. Physiology*. 1952. **117**. 500-544.
27. Katayama K., Yano M., Horiguchi T. Neural network model of selective visual attention using Hodgkin-Huxley equation. *Biol. Cybern.* 2004. **91**. 315-325.
28. Taylor K., Mandon S., Freiwald W., Kreiter A. Coherent oscillatory activity in monkey area V4 predicts successful allocation of attention. *Cerebral Cortex*. 2005. **15**. 1424-1437.
29. Vidal J.R., Chaumon M., O'Regant J.K., Tallon-Baudry C. Visual grouping and the focusing of attention induce gamma-band oscillations at different frequencies in human magnetoencephalogram signals. *J. Cogn. Neurosci.* 2006. **18**. 1850-1862.
30. Allman L., Miezin F., McGuinness E. Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: neurophysiological mechanisms for local-global comparisons in visual neurons. *Ann. Rev. Neurosci.* 1985. **8**. 407-430.
31. Sillito A.M., Grieve K.L., Jones H.E., Cudeiro J., Davis J. Visual cortical mechanisms detecting focal orientation discontinuities. *Nature*. 1995. **378**. 492-496.
32. Morris J.S., Friston K.J., Dolan R.J. Neural responses to salient visual stimuli. *Proc. Royal Soc., London B*. 1997. **264**. 769-775.
33. Egeth H.E., Yantis S. Visual attention: control, representation, and time course. *Ann. Rev. Psychol.* 1997. **48**. 269-297.
34. Carlson T.A., Hogendoom H., Ferstraten F. The speed of visual attention: What time is it? *Journal of Vision*. 2006. **6**. 1406-1411.
35. Moran J., Desimone R. Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*. 1985. **229**. 782-784.
36. McAdams C., Maunsell J. Effects of attention on orientation-tuning functions of single neurons of macaque cortical area V4. *J. Neurosci.* 1999. **19**. 431-441.
37. Vanduffel W., Tootell R., Orban G. Attention dependent suppression of metabolic activity in the early stages of the macaque visual system. *Cerebral Cortex*. 2000. **10**. 109-126.

Материал поступил в редакцию 29.04.2008, опубликован 14.05.2008.