

ОБЗОРЫ АКТУАЛЬНЫХ ПРОБЛЕМ

Модели динамики нейронной активности при обработке информации мозгом — итоги "десятилетия"

Г.Н. Борисюк, Р.М. Борисюк, Я.Б. Казанович, Г.Р. Иваницкий

Анализируются нейронно-сетевые модели, созданные в последнее десятилетие и направленные на воспроизведение пространственно-временных паттернов нейронной активности, регистрируемых в различных структурах мозга. Основной целью моделирования явилась проверка гипотез о роли синхронизации, а также временных и фазовых соотношений в обработке информации мозгом. Рассматриваются модели временной структуры импульсных последовательностей, модели динамики нейронной активности и осцилляторные модели внимания и интеграции признаков в образе.

PACS numbers: 87.18.Su, 87.19.Dd, 87.19.La

Содержание

1. Введение (1189).

1.1. "Десятилетие мозга". 1.2. Технические средства исследования мозга и классификация нейронных сетей. 1.3. Постановка задачи.

2. Кодирование импульсными последовательностями (1193).

2.1. Нейрон и характеристики импульсных последовательностей. 2.2. Стохастический нейрон и нейрон как детектор совпадений. 2.3. Адаптация активности нейрона.

3. Динамика нейронной активности (1195).

3.1. Осцилляторная активность нейронных ансамблей. 3.2. Малые осцилляторные сети. Бифуркационный анализ. 3.3. Большие осцилляторные сети. "Игры" с характеристиками связей. 3.4. Обучение нейронных сетей. 3.5. Синхронизация и фазовые соотношения в моделях дыхания и движения. 3.6. Осцилляторные модели обработки информации в гиппокампе.

4. Модели внимания и интеграции признаков в образе (1202).

4.1. Сохранение информации о принадлежности признаков. 4.2. Модели интеграции признаков: параллельные процедуры. 4.3. Модели интеграции признаков: последовательные процедуры. 4.4. Модели формирования фокуса внимания.

5. Заключение (1208).

5.1. 40-летний спор не завершен. 5.2. Направления дальнейших исследований.

6. Приложение (1212).

6.1. Динамика интегративно-порогового нейрона. 6.2. Осцилляторная модель внимания.

Список литературы (1212).

1. Введение

1.1. "Десятилетие мозга"

Нейронауки в современной биологии по количеству работающих физиков и математиков занимают одно из ведущих мест, соперничая с молекулярной генетикой и биотехнологиями, а по сложности математических задач, пожалуй, опережают их. Интерес физиков к нейронаукам объясним. В последние годы журнал *УФН* уже опубликовал несколько обзоров на эту тему [1–3]. Публикуемый ниже обзор является их продолжением.

Быстрое накопление экспериментальных данных в последней четверти XX века подготовило фундамент, если не для создания окончательной версии ответа на вопрос: "Как мыслит человек?", то, по крайней мере, для того чтобы попытаться построить с учетом последних достижений физики, биофизики и компьютерной техники новую концепцию работы мозга, которая не противоречила бы экспериментальным данным. Существуют и другие стремления к ускоренному развитию нейронаук, диктуемые практическими запросами медицины и поиском нетрадиционных путей создания "интеллектуальной" техники.

Например, в начале 1989 г. сессия конгресса США приняла "Объединенную резолюцию сената и палаты представителей по объявлению "Десятилетия мозга". Текст этой резолюции охватывает различные области нейронаук. Полное его изложение можно найти в [4]. Здесь приведем начало и конец этой резолюции:

Г.Н. Борисюк, Р.М. Борисюк. Институт математических проблем биологии РАН, 142290 Пущино, Московская обл., Российская Федерация
School of Computing, University of Plymouth, Plymouth, PL4 8AA, UK
Тел. (44) (1752) 23-26-19. Факс (44) (1752) 23-25-40
E-mail: borisyuk@soc.plym.ac.uk

Я.Б. Казанович. Институт математических проблем биологии РАН, 142290 Пущино, Московская обл., Российская Федерация
Тел. (0967) 73-37-13. Факс (0967) 79-05-70.
E-mail: kazanovich@impb.psn.ru

Г.Р. Иваницкий. Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, 142290 Пущино, Московская обл., Российская Федерация
Тел. (095) 923-96-68; (095) 923-74-67 (доб. 243). Факс (0967) 79-05-53
E-mail: ivanitsky@venus.iteb.serpukhov.su

Статья поступила 13 ноября 2001 г.,
после доработки 25 января 2002 г.

"Поскольку установлено, что ежегодно пятьдесят миллионов американцев становятся жертвами заболеваний и нетрудоспособности вследствие повреждения мозга, включающих основные психические, наследственные и дегенеративные заболевания, инсульты, нарушения в связи с наркоманиями, влияние пренатальных факторов, нейротоксинов в окружающей среде и травм, а также нарушений речи, слуха и других когнитивных расстройств;

— поскольку установлено, что общая сумма затрат на лечение, восстановительную терапию и другие расходы, связанные с заболеваниями и нетрудоспособностью, зависящими от поражения мозга, составляет 305 млрд. долларов в год;

— поскольку население должно быть информировано о волнующих достижениях в исследовании мозга и о возможности лечения заболеваний, поражающих мозг;

— поскольку технологическая революция, происходящая в области наук о мозге, привела к разработке таких методов, как позитронная эмиссионная томография и создание изображений посредством магнитного резонанса, что позволило клиницистам наблюдать мозг в тонких деталях неинвазивными методами, определять системы мозга, затрагиваемые при специфических видах нарушений, исследовать зависимость поведения от нейропептидов и подойти к пониманию сложных структур, обеспечивающих память;

— поскольку научная информация о мозге нарастает с колоссальной скоростью, а область компьютерной и информационной науки достигла уровня развития, достаточного для того, чтобы анализировать данные нейронаук с максимальной пользой как для исследований в области фундаментальных наук, так и для клиницистов, изучающих мозг в норме и патологии;

— поскольку достижения математики, физики, вычислительной техники и методов изображения мозга позволили начать важную работу по отображению функций мозга в норме и патологии, моделированию нейронных сетей и их динамических взаимодействий;

— поскольку понимание реальной работы нервной системы все еще требует введения новых технологических методов, позволяющих расшифровку того, как отдельные нейроны путем коллективного действия обеспечивают интеллект человека"... и т.д.

В контексте этой статьи ключевыми являются выделенные нами жирным шрифтом фразы "Резолюции". Заканчивалась "Резолюция" следующими словами:

"... поскольку народ нашей страны заинтересован в исследованиях поражений мозга и должен признать приоритетное значение предупреждения и лечения заболеваний мозга, в связи с изложенным объявляемое "Десятилетие мозга" направлено на концентрацию необходимого внимания правительства на исследованиях, лечении и восстановительной терапии в этой области, а сенат и палата представителей конгресса Соединенных Штатов Америки постановляют, что десятилетие, начинающееся с 1 января 1990 г., объявляется "Десятилетием мозга" и Президент Соединенных Штатов обязывается издать обращение, призывающее все гражданские власти и народ Соединенных Штатов принять участие в этом десятилетии с соответствующими программами и формами финансирования".

Американские коллеги в конце 1989 г. обратились в российские научно-исследовательские институты с пред-

ложением также принять участие в "Десятилетии мозга". Причина такого обращения состояла в том, что обширные комплексные исследования требуют больших финансовых затрат и обременительны для бюджета любой страны, даже такой богатой как США. В феврале 1990 г. одним из авторов этой статьи совместно с профессором О.С. Виноградовой (памяти которой авторы посвящают настоящий обзор) была подготовлена отечественная программа нейроисследований. Однако события, развернувшиеся в нашей стране в начале 90-х годов (распад СССР, развал экономической системы, инфляция и фактическое прекращение финансирования научных исследований), привели к тому, что российская программа не состоялась. От программы остались две коллективные обзорные монографии [5, 6], отражающие научные заделы на тот период, и брошюра, обосновывающая ее необходимость [4]. Многие из ее участников в дальнейшем продолжили свои исследования в рамках "Десятилетия мозга", уехав в американские и европейские университеты. Тем не менее часть работ проводилась и в Российской академии наук.

Данный обзор посвящен направлению, отмеченному нами в "Резолюции" жирным шрифтом. Он охватывает в основном работы по моделированию динамики нейронной активности последнего десятилетия.

1.2. Технические средства исследования мозга и классификация нейронных сетей

Изучение динамики нейронной активности вызывает большой интерес как у нейробиологов, так и у специалистов по математическому моделированию. Несмотря на значительную сложность и изменчивость электрической активности в мозге, имеется большое количество экспериментальных данных, свидетельствующих о наличии устойчивых пространственно-временных соотношений между активностями одиночных нейронов, нейронных ансамблей и структур мозга. Без теоретического осмысления этих результатов невозможно целенаправленное дальнейшее исследование.

Имеющиеся данные о характере нейронной активности и принципах нейронных взаимодействий пока что не привели к пониманию механизмов обработки информации в мозге, таких, как кодирование, запоминание, вспоминание, распознавание, принятие решений, мышление и т.д. Остаются неясными и механизмы функционирования внимания, разделения бессознательных и осознаваемых психических процессов, влияния эмоций.

Существуют ли общие принципы обработки информации в мозге? Если да, то каковы особенности их проявления в электрической активности различных структур? Связаны ли обнаруженные закономерности в организации нейронной активности с этими общими принципами или они являются артефактами, порожденными специфическими экспериментальными условиями? От теоретического осмысления экспериментальных данных в значительной мере зависит получение ответов на эти вопросы.

Теория нейронных сетей (в западной литературе используются также термины "computational neuroscience" или "neural computations") является одним из перспективных направлений в теоретических исследованиях мозга. Математические и компьютерные модели, получаемые в рамках этой теории, могут быть полезны при решении следующих задач:

— разработка общих концепций и гипотез, проверка их работоспособности и соответствия имеющимся экспериментальным данным;

— выделение основных (существенных) переменных и параметров в нейронных системах, влияющих на информационные характеристики этих систем;

— анализ роли различных механизмов (биохимических и биофизических) в функционировании нейронных структур;

— предложение новых целенаправленных экспериментов и предсказание возможных трудностей при их реализации.

Нейронная сеть представляет собой систему динамически взаимодействующих элементов с набором входных и выходных сигналов. Простейший вариант такого дискретного элемента показан на рис. 1а, где φ_i — входные функции, $\Phi(\varphi_1, \varphi_2, \varphi_3, \dots, \varphi_n)$ — семейство входных функций, $\{\alpha_{\varphi_1}, \alpha_{\varphi_2}, \alpha_{\varphi_3}, \dots, \alpha_{\varphi_n}\}$ — набор чисел (весовых коэффициентов), θ — пороговая функция, ψ — выходная функция. Пусть X — набор признаков внешних стимулов, воздействующих на рецепторы, генерирующие входные функции φ_i . В дискретном пороговом варианте $\psi(X) = 1$ тогда и только тогда, когда $\sum \alpha_{\varphi_i} \varphi_i(X) > \theta$. На интуитивном уровне ясно, что каждое φ_i из семейства Φ содержит определенные сведения о том, будет ли истинной или ложной выходная функция ψ для каждой внешней ситуации X . Если в целом $\psi(X)$ имеет положительную корреляцию с семейством $\varphi(X)$, то можно ожидать, что и веса будут положительными, тогда как при отрицательной корреляции отрицательными будут и веса α_{φ} . Однако идею корреляции в данном случае следует воспринимать не буквально, а лишь как аналогию. В нейронных сетях, как будет ясно из дальнейшего изложения, возможны более сложные зависимости, нежели просто корреляционные соотношения. В зависимости от решаемой задачи элементы нейронной сети могут с различной степенью детализации имитировать принципы функционирования отдельных нейронов, нейронных популяций (например, тормозных и возбуждающих) или нейронных структур (подробнее см. заключение к статье). В классических нейрофизиологических экспериментах этим уровням детализации соответ-

ствуют импульсная активность одиночных нейронов, локальный полевой потенциал нейронных ансамблей и электроэнцефалограммы (ЭЭГ), получаемые методом многоэлектродного отведения от мозга в целом.

Простейшей механической аналогией вычислений в нейронных сетях являются в одномерном случае "качели с распределенным расположением груза", в двумерном — "скачивание шарика по поверхности, испещренной оврагами". На рисунке 1б в качестве примера показаны "качели". Допустим, что внешняя ситуация X отображена в виде расположения грузов в некоторых зонах $\{p_1, p_2, \dots, p_n\}$. Пусть $\varphi_i(X) = 1$, когда груз находится в i -й точке. Для случая, изображенного на рис. 1б, имеем $\alpha_i = (i - 4)$, $\theta = 0$, результат вычисления будет: $\sum (i - 4) \varphi_i(X) > 0$, а логическое заключение о ситуации — "доска наклонится вправо", т.е. при распознавании двух ситуаций, будет выбрана одна.

Современные методы анализа активности нейронных структур наряду с ЭЭГ включают также и такие методы, как позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ), магниторезонансные изображения (МРИ), функциональные магниторезонансные изображения (fMRI)¹. Эти методы имеют достаточно хорошее пространственное разрешение, но сравнительно низкое (порядка 1 с) временное разрешение, что препятствует их применению при анализе быстрых процессов в мозге.

В качестве примера опишем один из сравнительно новых методов — магнитную энцефалографию (МЭГ). Открытие высокотемпературной сверхпроводимости позволило создать датчики, регистрирующие чрезвычайно малые магнитные поля. Это дало возможность наблюдать электромагнитные процессы в возбудимых и сокращающихся органах (сердце, желудок, мышцы) и, прежде всего, в мозге. Преимущество метода состоит в том, что он дает "магнитное изображение" органа неинвазивным методом, т.е. без применения каких-либо зондов, вводимых в орган (рис. 2). Регистрируя изменения контуров магнитных полей вблизи поверхности головы, можно сравнительно точно локализовать очаги электрической активности мозга. Этот метод обладает высокой пространственно-временной разрешающей способностью, но его применение связано с серьезными трудностями при интерпретации получаемых данных.

Входными сигналами (стимулами) для нейронных сетей служат постоянные или переменные непрерывные сигналы, а также случайные или детерминированные последовательности импульсов. Эти сигналы могут подаваться на всю сеть или на входы некоторых элементов сети, при этом сигналы могут быть как идентичными для разных входов, так и различными. Выходными сигналами сети могут быть импульсные последовательности, или динамика усредненной активности элементов сети, или фазовые соотношения между колебаниями в различных участках сети. В первом случае адекватным математическим аппаратом для описания динамики сети являются многомерные стохастические процессы, во втором и третьем случае — детерминированные процессы в динамических системах. Одной из характерных

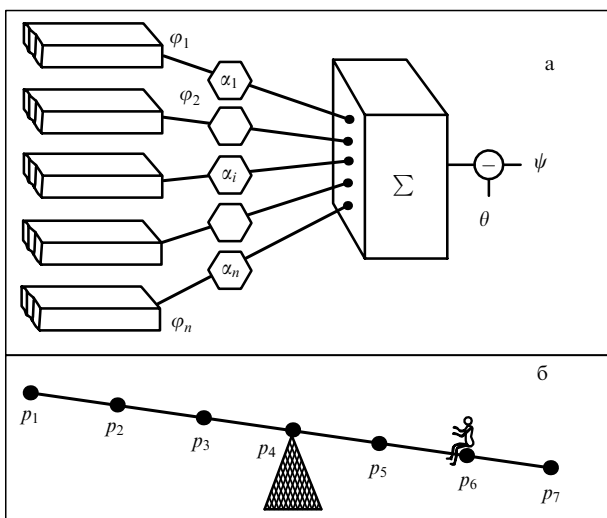


Рис. 1. Простейшая модель порогового нейрона: (а) схема модели, (б) механический аналог, поясняющий принцип ее работы.

¹ Позитронно-эмиссионная томография основана на регистрации распределения сахаров в структурах мозга, а магниторезонансные методы связаны с регистрацией распределения кислорода в этих структурах.

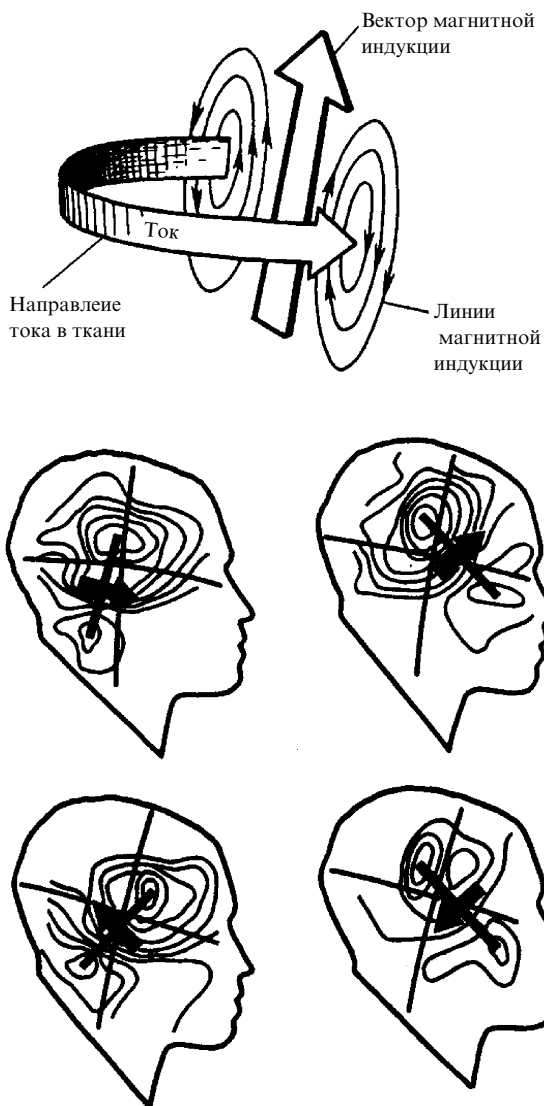


Рис. 2. Пример одного из сравнительно новых методов исследования мозга — магнитная энцефалография (MEG). Регистрируется изменение контуров магнитных полей вблизи поверхности головы, что дает возможность локализовать очаги повышенной электрической активности мозга.

особенностей нейронной сети является способность к обучению, проявляющаяся в модификации параметров элементов или связей в ответ на внешнюю стимуляцию. Эта модификация может привести к изменению динамического поведения сети по мере предъявления различных входных стимулов.

Различают четыре типа нейронных сетей, соответствующих используемым типам элементов [2, 7].

1. *Сети из нейронов, в которых динамика каждого элемента описывается системой дифференциальных уравнений.* Это могут быть уравнения для ионного транспорта через мембрану, как в модели Ходжкина – Хаксли [8], или сегментные модели (compartment models), в которых на основе законов Кирхгофа объединяются уравнения, описывающие динамику токов в сегментах нейрона (дендритах, соме или аксоне) [9]. К этому же классу можно отнести упрощенные феноменологические модели, целью которых является сохранить существенные особенности динамики нейрона Ходжкина – Хаксли

при описании ее более простыми уравнениями. Это модели Хиндмарша – Роуза [10], ФитцХью – Нагумо [11, 12], Морриса – Лекара [13] и др. Сети из таких нейронов позволяют наиболее полно учитывать многие детали функционирования реальных нейронов, однако анализ их динамики обычно сопряжен с трудностями.

2. *Сети из интегративно-пороговых нейронов.* Интегративно-пороговая модель нейрона является сравнительно простым устройством, накапливающим поступающие сигналы и генерирующим импульс (спайк) при достижении порога. Пример, приведенный на рис. 1а, соответствует такой модели, функция ψ в этом случае есть спайк. В этой модели могут также учитываться такие аспекты функционирования реального нейрона, как абсолютная и относительная рефрактерность, синаптическая задержка при передаче сигнала, динамика постсинаптических потенциалов, шумовая компонента (имитирующая, например, далекие дендриты или синаптический шум) и т.д. До настоящего времени эти сети являются наиболее распространенным объектом как в теоретических исследованиях, так и при имитационном моделировании.

3. *Сети из взаимодействующих нейронных осцилляторов.* Осциллятор обычно включает взаимодействующие популяции возбуждающих и тормозных нейронов. Динамика осциллятора описывается средним уровнем активности этих популяций. Типичным примером является осциллятор Вилсона – Коуэна [14, 15]. Сети из нейронных осцилляторов исследуются методами теории бифуркаций, что позволяет аналитически и численно описать области параметров, при которых имеет место тот или иной вид динамики сети. Результаты исследования могут быть соотнесены с экспериментальными данными по регистрации локальных потенциалов, вызванных потенциалов, ЭЭГ и поведенческих реакций. Введение задержек в передачу сигнала между элементами сети значительно усложняет как динамику сети, так и задачу ее исследования, поскольку описывающая данную сеть система с запаздывающим аргументом требует рассмотрения бесконечномерного пространства начальных условий.

4. *Сети из фазовых осцилляторов.* В случае, когда активность нейронного ансамбля имеет осцилляторный характер, удобно описывать эту активность посредством фазового осциллятора [16], динамика которого характеризуется лишь одной переменной — фазой колебания. Сети из фазовых осцилляторов полезны для аналитического и численного исследования условий синхронизации в системе осцилляторов. Основная задача состоит в описании областей пространства параметров, соответствующих различным режимам синхронизации (полно или частичной).

С точки зрения архитектуры связей нейронные сети можно разделить на следующие типы.

1. *Сети с локальными связями, связями "все-на-всех", а также случайными и разреженными связями.* Однородность архитектуры связей и идентичность элементов обуславливают возможности аналитического исследования таких сетей методами статистической механики. Наиболее известным примером является модель ассоциативной памяти Хопфилда с симметричными связями "все-на-всех" [17, 18] (см. также вторую часть обзора [3]).

2. *Многослойные сети с прямыми, обратными и рекуррентными связями между слоями.* В частности,

такую архитектуру связей имеют многослойные перцептроны, широко используемые в различных задачах обучения. Обучение сети формулируется как задача минимизации функции ошибок. Эта задача во многих случаях решается с помощью так называемого метода обратного распространения ошибок (backpropagation of errors) [5, 19]. Такая архитектура наиболее популярна в приложениях нейронных сетей к распознаванию образов, прогнозу, кодированию и фильтрации сигналов, запоминанию временных последовательностей и т.д.

3. *Сети с центральным элементом.* Эти сети позволяют избежать большого числа связей, характерного для полносвязных сетей, благодаря тому, что элементы сети взаимодействуют через специальный центральный элемент, имеющий связи со всеми остальными элементами сети. Эта архитектура была предложена в связи с моделированием внимания [20]. Динамика и режимы синхронизации в таких сетях описаны в работах [21, 22].

4. *Сети со сложной архитектурой.* К этой категории относятся сети с иерархической структурой, строящиеся из более простых сетей разных типов. Потребность в таких сетях возникает при решении задач многоэтапной обработки информации и при моделировании сложного поведения [23, 24].

1.3. Постановка задачи

В последнее десятилетие в теории нейронных сетей сформировалось отдельное направление, ориентирующееся на исследование динамических аспектов нейронной активности. В отечественной печати наряду с обзором в УФН [2] был опубликован обзор [25], охватывающий период исследований до 1992 г. и впервые акцентировавший роль синхронизации в динамических моделях нейронных сетей. Из зарубежных публикаций обзорного характера на эту тему следует отметить монографии [26, 27] и статьи [7, 28]. В последнее десятилетие появились многочисленные новые работы по этой тематике, что служит стимулом к новому обсуждению динамических моделей с тем, чтобы подвести итоги полученным результатам и выявить новые тенденции и направления исследований.

В данной работе мы рассмотрим несколько гипотез, которые были выдвинуты для объяснения роли пространственно-временной структуры нейронной активности при обработке информации мозгом, и опишем нейронные сети, которые были разработаны для обоснования этих гипотез. Анализ этих моделей позволяет судить о том, какие варианты выбора элементов нейронных сетей (модельных нейронов или нейронных ансамблей), архитектуры связей в сети и алгоритмов взаимодействия между элементами позволяют решить поставленные задачи моделирования. В соответствии с основными типами моделей работа разделена на части, в которых освещаются следующие аспекты динамики нейронных сетей:

1) временная структура импульсных последовательностей;

2) динамика активности нейронных ансамблей, синхронизация и фазовые соотношения в активности нейронов и нейронных ансамблей;

3) синхронизация нейронной активности при моделировании предвнимания и внимания.

В разделе 2 мы рассматриваем проблему кодирования информации с помощью импульсных последова-

тельных. В настоящее время имеется два подхода к этой проблеме: кодирование с помощью средней частоты спайков в последовательности и кодирование на основе временной структуры в последовательностях спайков, генерируемых различными нейронами. Для краткости мы будем говорить, соответственно, о частотном и временном (или пространственно-временном) кодировании.

В разделе 3 мы опишем типичные аспекты исследования динамики нейронных сетей, сделав акцент на синхронизации нейронной активности и фазовых соотношениях, которые могут возникнуть в зависимости от используемого взаимодействия между популяциями нейронов и от типа внешней стимуляции.

Раздел 4 посвящен приложению принципа синхронизации к моделированию предвнимания (интеграции признаков в целостный образ) и внимания. Будут приведены примеры различных подходов к моделированию интеграции признаков, отличающиеся как по способу формализации задачи, так и по архитектуре синхронизирующих и десинхронизирующих связей. Применительно к моделированию внимания мы опишем результаты, полученные в модели, в которой идея синхронизации в сети фазовых осцилляторов соединена с идеей центрального исполнительного элемента. Мы покажем, как задача фокусировки внимания может быть сформулирована и проанализирована в терминах специального режима работы сети, так называемого режима частичной синхронизации, когда центральный элемент работает синхронно с некоторой частью имеющихся в сети осцилляторов.

В разделе 5 мы обсудим, насколько существенно повлияли достижения в области нейросетевых моделей на понимание процессов, происходящих в мозгу, и предложения по дальнейшим исследованиям.

2. Кодирование импульсными последовательностями

2.1. Нейрон и характеристики импульсных последовательностей

В этом разделе мы рассмотрим модели одиночного нейрона и нейронных сетей, которые используются для исследования различных временных характеристик импульсных последовательностей, генерируемых нейронами, с точки зрения кодирования и передачи информации. Выясняется как сама возможность такого кодирования, так и условия, обеспечивающие оптимальность кодирования.

В соответствии с устоявшейся традицией принято рассматривать нейрон как устройство, преобразующее входную последовательность импульсов в дискретные потенциалы действия на выходе (спайки), которые передаются через аксоны на синапсы других нейронов. Какие характеристики последовательностей спайков могут при этом обладать информационной значимостью?

До недавнего времени наиболее распространенным было представление, что такой характеристикой является средняя частота спайков в последовательности. Эта гипотеза опиралась на тот факт, что нейроны могут менять частоту генерирования спайков при изменении стимуляции. Более того, было показано, что частота генерации спайков коррелирует с интенсивностью входной стимуляции (см., например, [29]).

Сомнения в эффективности частотного кодирования и его универсальности связаны с тем фактом, что различные виды стимуляции могут приводить к идентичным частотам генерации нейронных импульсов. Более того, очевидно (и подтверждается экспериментальными данными), что частотное кодирование может быть эффективным в условиях медленно меняющейся стимуляции, но оно непригодно при быстром изменении стимулов. Альтернативой частотному кодированию является гипотеза о кодировании информации паттерном расположения импульсов в последовательности. Потенциальное богатство и сложность временных структур гарантирует возможность кодирования информации независимо от ее объема и разнообразия [30–32]. Имеющиеся экспериментальные данные показывают, что при определенных условиях временной паттерн активности нейрона, возникающий в ответ на последовательность идентичных стимулов, воспроизводится с точностью до 1 мс [30]. Важно подчеркнуть, что в этих экспериментах паттерн активности нейрона далек от регулярности.

Поскольку информационная значимость временных паттернов не имеет прямого экспериментального подтверждения, представляет интерес исследование теоретических основ данного подхода с использованием биологически обоснованных нейросетевых моделей. Как известно, временные паттерны активности различных нейронов могут быть разнообразными [33]. Например, во время выполнения животным определенного задания активность кортикальной клетки может порождать межимпульсные интервалы, имеющие коэффициент вариации (CV), близкий к 1. Это означает, что такая активность имеет *случайный характер* и может быть адекватно описана лишь статистически вероятностным процессом с пуассоновским распределением. С другой стороны, активность моторного нейрона может быть *регулярной* с CV в пределах от 0,05 до 0,1. В связи с этим возникают вопросы, какой должна быть модель одиночного нейрона, чтобы он был способен воспроизвести различные виды активности? В частности, каковы условия получения последовательностей спайков, нерегулярность которых не сводится к влиянию присутствующей в сигнале шумовой составляющей? Теоретический анализ показывает, что стандартно используемые в нейросетевом моделировании интегративно-пороговые элементы с утечкой потенциала не пригодны для этой цели: в ответ на случайную последовательность входных сигналов они порождают лишь очень регулярные последовательности спайков. Как, тем не менее, могут появиться нерегулярные временные паттерны активности? Для объяснения этого Софткы и Кох рассматривают активные дендриты с быстрой проводимостью для Na^+ и K^+ ионов. Благодаря этому ускоряется затухание синаптического потенциала, что в свою очередь приводит к подавлению усреднения по времени входных сигналов. Дополнительно к этому авторы предполагают, что одновременно активируется достаточно большое число синаптических входов, так что импульс генерируется благодаря быстрому достижению порога срабатывания. Наличие таких быстрых проводимостей пока не подтверждается экспериментально.

Другая идея получения нерегулярных последовательностей спайков была предложена в работе [34]. В ней требуемый эффект нерегулярности достигается за счет специально подобранного баланса между возбуждаю-

щими и тормозными компонентами нейронной активности.

В работе [35] показано, что при определенных условиях даже стандартные интегративно-пороговые нейроны с утечкой потенциала могут генерировать нерегулярные высокочастотные последовательности импульсов. Авторы получают этот результат путем введения в модель частичного сброса мембранного потенциала после генерации импульса нейроном: мембранный потенциал U принимает значение βU_{th} , где U_{th} — порог, β — параметр сброса ($0 \leq \beta \leq 1$). Показано, что, меняя β , можно получать последовательности спайков с различными значениями CV. Заметим, что Софткы и Кох рассматривали случай полного сброса потенциала, соответствующий $\beta = 0$. В этом случае модельный нейрон генерирует почти регулярную последовательность спайков в ответ на случайную последовательность входных сигналов, поэтому в их модели величина CV близка к нулю. С увеличением β значение CV также возрастает (например, $\beta = 0,91$ дает $\text{CV} \cong 1$, а $\beta = 0,98$ уже дает $\text{CV} \cong 1,6$).

В принципе, имеется другая возможность получения нерегулярной последовательности спайков при использовании интегративно-пороговых нейронов с меняющимся во времени порогом. Но, как показано в работе [35], эта модель эквивалентна модели с частичным сбросом потенциала.

2.2. Стохастический нейрон и нейрон как детектор совпадений

Работа [36] посвящена изучению точности представления нейронных сигналов во времени. В частности, изучался вопрос о преобразовании информации в нейроне и надежности синаптической передачи с учетом того, что входной сигнал зашумлен, и различные компоненты нейрона (синапс, дендрит, сома, аксон и т.д.) также являются источниками шума. Рассматриваются два случая.

1. *Оценка сигнала.* В этом случае предполагается, что сигнал кодируется средней частотой импульсации пресинаптического нейрона. Задача состоит в том, чтобы оценить непрерывный входной сигнал на основе потенциала постсинаптического нейрона.

2. *Распознавание сигнала.* В этом случае входной сигнал предполагается бинарным, и наличие или отсутствие пресинаптического спайка должно быть определено на основе постсинаптического потенциала.

Сравнение результатов оценки этих двух подходов позволяет сделать выводы об эффективности синаптической передачи и обсуждать ее оптимальность. На основе значений параметров, взятых из экспериментальных данных по новой коре мозга, делается вывод о том, что отдельный кортикальный синапс не может передавать информацию надежно, но избыточность информации при рассмотрении множественных синапсов приводит к значительному улучшению оценки информационной емкости при синаптической передаче. Очевидно, что за счет усреднения при временной или пространственной избыточности можно создавать информационно надежные системы из ненадежных элементов.

Работа [37] посвящена сравнению поведения детерминистского и стохастического вариантов модели Ходжкина–Хаксли. Отправной точкой этой работы служат экспериментальные данные работы [30] и последующая

работа [38], где показано, что при постоянном входном сигнале времена генерации спайков в повторяющихся экспериментах могут сильно изменяться, но при стимуляции флуктуирующим входом надежность передачи сигнала нейроном очень высока (точность передачи около 1 мс). Авторами показано, что детерминированная модель не воспроизводит экспериментальные результаты, тогда как стохастическая модель демонстрирует прекрасное соответствие с экспериментом. Такое преимущество стохастической модели объясняется тем фактом, что поведение мембранного потенциала вблизи порога и генерация потенциала-действия критическим образом зависят от небольшого числа ионных каналов (которые открываются, чтобы сгенерировать спайк), а не от среднего состояния многих мембранных каналов. Представляют интерес обсуждаемые свойства нейрона: подпороговые колебания мембранного потенциала нейрона в ответ на постоянный вход, спонтанные спайки в ответ на подпороговое воздействие, "пропускание" спайков при надпороговой стимуляции. Медленно изменяющиеся некоррелированные входы кодируются с низкой надежностью и точностью и, следовательно, информация о таких входах зависит почти исключительно от среднего уровня активности. С другой стороны, коррелированные синаптические входы приводят к сильным флуктуациям пресинаптической активности, которая затем кодируется постсинаптическим нейроном посредством временного паттерна с очень точно определенным расположением спайков во времени.

В работе [39] рассматривается интегративно-пороговая модель нейрона и изучаются свойства этой модели как детектора совпадения входных сигналов, преобразующего временной код (временные паттерны импульсов) в кодирование средним уровнем активности. В качестве входа используется неоднородный пуассоновский случайный процесс. Получена формула, описывающая зависимость свойств детектора совпадений от свойств и параметров модельного нейрона.

2.3. Адаптация активности нейрона

Ряд работ в последнее десятилетие был посвящен задачам адаптивного формирования у одиночного нейрона определенной динамики активности. В работе [40] на основе теории бифуркаций сингулярно-возмущенных (быстро-медленных, с малым параметром при части производных) систем изучается процесс генерации пачечной активности и процесс адаптации частоты импульсации в модели нейрона типа Ходжкина–Хаксли. Детально анализируются две бифуркации, приводящие к срыву колебательной пачечной активности: слияние предельного цикла с гомоклинической орбитой (петлей сепаратрисы седла) и бифуркация появления седло-узла на предельном цикле. Каждая из этих бифуркаций приводит к исчезновению предельного цикла (колебаний), при этом для каждой из них имеется свой специфический механизм исчезновения колебаний. Отличие бифуркаций состоит в различном асимптотическом поведении частоты ритмической активности вблизи исчезновения колебаний. В обоих случаях частота колебаний стремится к нулю, но скорость приближения различна: в случае гомоклинической бифуркации период цикла возрастает медленно, как логарифм отклонения от критического значения параметра, для седло-узловой бифуркации период растет быстро, как $\varepsilon^{1/3}$. На основе

бифуркационного анализа моделируется адаптация частоты спайков нейрона к величине стимулирующего тока, наблюдаемая экспериментально в нейронах стоматогастрического ганглия омара.

В работах [41, 42] изучается адаптация активности в модельном нейроне типа Ходжкина–Хаксли, позволяющая воспроизводить среднее значение и дисперсию входного сигнала. В работе [42] дисперсия межимпульсных интервалов увеличивается, если динамика тока, вызванного послеспайковой гиперполяризацией является медленной и, наоборот, варибельность межимпульсных интервалов уменьшается при быстрой динамике послеспайковой гиперполяризации. В работе [41] алгоритм управления потенциалом основан на использовании концентрации кальция в соме. Эта модель нейрона была реализована в виде кремниевой микросхемы.

3. Динамика нейронной активности

3.1. Осцилляторная активность нейронных ансамблей

Нейронное кодирование информации может быть реализовано не только на уровне отдельных нейронов, но и на уровне нейронных ансамблей. Используемые при этом принципы кодирования можно отнести к одному из двух типов:

- 1) временное кодирование;
- 2) пространственно-временное кодирование.

В первом случае речь идет об эволюции активности нейронного ансамбля, где под активностью понимается число импульсов, сгенерированных нейронным ансамблем за некоторый промежуток времени $(t, t + \Delta t)$, или средний мембранный потенциал нейронов в ансамбле.

Во втором случае акцент делается на характеристики паттерна пространственно-временного распределения активности нейронного ансамбля. Существенно, что в обоих случаях кодирование осуществляется не в терминах финальных состояний сети, а в терминах динамических режимов, возникающих в кодирующей сети в результате подачи определенных стимулов [43].

Многие исследователи обращают особое внимание на осцилляторную активность нейронных ансамблей. Это обусловлено следующими причинами. В ЭЭГ целостного мозга присутствует ритмическая активность в различных частотных диапазонах (альфа-ритм от 8 до 13 Гц, бета-ритм низкий от 14 до 20 Гц, бета-ритм высокий от 20 до 30 Гц, гамма-ритм свыше 30 Гц, дельта-ритм от 1 до 3 Гц, тета-ритм от 4 до 7 Гц [44]). При этом характер колебаний в значительной мере коррелирован с психологическим состоянием исследуемого организма. Были обнаружены различные виды ритмической активности и в определенных структурах мозга на уровне отдельных нейронов и нейронных популяций. Такие экспериментальные данные получены в первичных зонах зрительной и обонятельной коры, в моторной коре, в таламусе, в гиппокампе и других структурах [45–50].

Поскольку колебательная активность является типичной для многих нейронных структур, можно предполагать, что информация о стимуле кодируется как частотой колебаний и фазовыми соотношениями (при этом особая роль придается синфазным колебаниям), так и пространственным расположением осциллирующих нейронов [51–53]. Предполагается, что комплекс-

ный подход к кодированию позволит, в частности, решить проблему объединения (интеграции) признаков стимула в цельный образ.

При одноканальном отведении доминирующим методом обработки экспериментальных данных является спектральный анализ. С распространением многоканальной регистрации информации все большее значение получают методы, связанные с выявлением фазовых соотношений между сигналами в разных участках мозга. В качестве примера можно привести данные, показывающие связь между активностью определенной гиппокампальной "клетки места" ("place cell") и фазой тета-ритма. "Клетка места" — это нейрон гиппокампа, например, у крысы, участвующий в процессе прохождения по лабиринту и имеющий высокую активность, когда крыса находится в определенном месте лабиринта. Согласно полученным результатам, по мере перемещения крысы через "рецептивное поле клетки места"² моменты генерации импульсов этой "клеткой места" сдвигаются в сторону более ранних спайков по отношению к моментам начала очередного периода тета-ритма. Этот феномен носит название фазового опережения (phase advance). Таким образом, есть основание предположить, что в фазовом соотношении между тета-ритмом и активностью "клетки места" фиксируется информация относительно положения животного в лабиринте.

Осцилляторная нейронная сеть имеет один из следующих динамических режимов: регулярные колебания, квазипериодические (многочастотные) колебания и хаотические колебания. Кодирование информации в сети обычно описывается в терминах режимов синхронизации между элементами сети и возникающих при этом фазовых соотношений. Многочисленные исследования показали, что условия возникновения различных динамических режимов существенно зависят от используемой модели элемента сети. К сожалению, наиболее детальное описание элемента с помощью сегментных моделей [54–56] приводит к большому трудностям теоретического анализа и очень трудоемким компьютерным вычислениям. Даже моделирование сравнительно простых сетей требует использования суперкомпьютера [57]. Кроме того, серьезные проблемы возникают из-за отсутствия экспериментальных данных относительно значений параметров модели. В связи с этим математические и компьютерные модели обычно строятся с использованием интегративно-пороговых нейронов, а также нейронных или фазовых осцилляторов [2, 7]. Таким образом достигается определенный компромисс между точностью описания и простотой математического исследования.

3.2. Малые осцилляторные сети.

Бифуркационный анализ

Наиболее изучен случай двух связанных осцилляторов, поскольку при этом сравнительно просто могут быть получены аналитические результаты. Предположим, что каждый из двух идентичных осцилляторов описывается системой дифференциальных уравнений, а параметры осцилляторов подобраны так, что в фазовом пространстве они находятся на траектории устойчивого предель-

ного цикла. Тогда динамика одиночного осциллятора может быть описана одной переменной — текущей фазой движения по предельному циклу. Динамика системы из двух слабо связанных осцилляторов описывается разностью фаз $\Delta\phi$:

- $\Delta\phi = 0$ (синфазные колебания);
- $\Delta\phi = T/2$, где T — период колебаний (противофазные колебания);
- $\Delta\phi$ не равно ни 0, ни $T/2$ (синхронные колебания со сдвигом фаз).

Исследование устойчивости стационарных состояний $\Delta\phi$ опирается на построение так называемой H -функции [58, 59]. Если H -функция стремится к нулю в некоторой точке, то это соответствует стационарному состоянию, устойчивость которого определяется знаком производной H -функции в данной точке. Типичный пример такого исследования динамики слабо связанных осцилляторов из нейронов типа Ходжкина–Хаксли можно найти в [60]. Основной результат данной работы состоит в том, что в случае возбуждающих связей между нейронами и при определенных значениях параметров в системе имеется бистабильность, т.е. в зависимости от начальной точки система демонстрирует либо синфазные, либо противофазные колебания.

Мы не будем рассматривать модели со слабыми связями между нейронными осцилляторами (необходимую информацию о таких моделях можно получить, например, в книге [61]). Мы ограничимся случаем, когда связи между осцилляторами достаточно сильные.

Обычно в случае сильных связей трудно описать динамику сети с помощью математической теоремы, поэтому основными инструментами исследования становятся бифуркационный анализ и компьютерное моделирование. В работе [62] дана классификация различных механизмов генерации ритмической активности на основе теории бифуркаций. Отмечается, что вблизи различных бифуркаций модели нейронной активности имеют качественно различное динамическое поведение. Так, например, исчезновение ритмической активности вблизи бифуркации Андронова–Хопфа характеризуется уменьшением амплитуды ритмической активности при постоянной частоте колебаний (частота определяется мнимой частью критических собственных значений). Напротив, возникновение бифуркации седло-узла на предельном цикле характеризуется стремлением частоты колебаний к нулю при сохранении амплитуды колебаний. Различия в динамическом поведении используются, в частности, для образования различных типов залповой активности путем комбинирования различных бифуркаций при возникновении и исчезновении пачки. Например, пачка может появиться как результат бифуркации Андронова–Хопфа и закончиться также через ту же бифуркацию. Другая возможность — пачка появляется через бифуркацию Андронова–Хопфа, а заканчивается в результате появления седло-узла на предельном цикле. В работе [62] рассматривается 120 различных типов пачек импульсов возможной залповой активности.

Полный бифуркационный анализ системы из двух связанных нейронных осцилляторов Вилсона–Коуэна содержится в работе [63]. В этой работе изучается влияние типа и величины связи между осцилляторами на динамику нейронной сети. Рассмотрено четыре типа связей: (а) между возбуждающими популяциями нейро-

² В данном контексте рецептивное поле — это участок лабиринта, в котором активируется "клетка места".

нов; (б) от возбуждающей популяции одного осциллятора на тормозную популяцию другого осциллятора; (в) от тормозной популяции одного осциллятора на возбуждающую популяцию другого осциллятора; (г) между тормозными популяциями нейронов. Показано, что слабые связи типов (б) и (в) (между разноименными популяциями) порождают синфазные колебания (синхронизирующие связи), в то время как слабые связи типов (а) и (г) (между одноименными популяциями) порождают противофазные колебания (десинхронизирующие связи). При промежуточных значениях силы связей сеть может генерировать квазипериодические и хаотические колебания. Могут также сосуществовать несколько различных динамических режимов. Похожий результат с разнообразием динамических режимов был получен путем имитационного моделирования в работе [64].

Динамика системы из двух идентичных нейронов Хиндмарша–Роуза с электрическими связями изучалась в работе [59]. Было показано, что в зависимости от величины поляризующего тока система способна демонстрировать пять различных динамических режимов:

- синфазные колебания;
- противофазные колебания;
- колебания с произвольным фазовым сдвигом, зависящим от величины тока;
- сосуществование синфазных и противофазных колебаний;
- сосуществование синфазных и квазипериодических колебаний.

В последних двух случаях режим колебаний зависит от начальных условий.

Аналогичные результаты для осцилляторов ФитцХью были получены в работе [65], а для релаксационных осцилляторов с возбуждающими связями в работе [66]. В обеих работах при определенных значениях параметров были обнаружены противофазные колебания и бистабильность (сосуществование синфазных и противофазных колебаний).

В работе [67] исследовалась система из двух пейсмекерных осцилляторов, связанных электрической связью. Для исследования использовался так называемый метод спайкового ответа [68–70], при котором мембранный потенциал нейрона может быть явно вычислен с помощью двух функций, зависящих соответственно от параметров мембраны (параметры генерации импульса и сброса мембранного потенциала) и от параметров электрической связи. Это дало возможность описать условия возникновения режимов синхронизации с разными фазовыми соотношениями. В частности, было обнаружено влияние формы спайка на установление определенного режима синхронизации.

В работе [71] рассматривается модель двух идентичных интегративно-пороговых нейронов с активными дендритами. Показано, что в отличие от случая пассивных дендритов, где возможна лишь фазовая синхронизация активностей двух нейронов, в случае активных дендритов возможна резонансная синхронизация (на частоте, соответствующей мембранной частоте нейрона), а также появление пачечной активности. Положительное (возбуждающее) взаимовлияние нейронов приводит к синхронной пачечной активности, в то время как отрицательное (тормозное) влияние дает противофазные колебания.

Система из двух возбуждающих нейронов, описываемых двухсегментной моделью типа Ходжкина–Хаксли, изучалась в работе [72]. В этой системе имеется два различных колебательных режима, зависящих от величины кальциевой проводимости g_{Ca} . При этом могут возникать быстрые колебания с почти не меняющейся частотой при низких значениях g_{Ca} . Кроме того могут появляться колебания с уменьшающейся частотой (замедляющиеся колебания) при высоких значениях g_{Ca} . Путем сведения системы к фазовым уравнениям и их бифуркационного анализа показано, что в первом случае устойчивы противофазные колебания, а во втором случае — только синфазные колебания. При промежуточных значениях g_{Ca} возможны колебания с произвольным сдвигом фаз между нейронами.

Работа [73] содержит пример бифуркационного исследования небольшой осцилляторной сети из нейронов типа Ходжкина–Хаксли. Рассматривается сеть из 4-х нейронов, представляющая два связанных осциллятора, каждый из которых содержит возбуждающий и тормозный элементы. Связи между осцилляторами идут от возбуждающих нейронов на тормозные, при этом учитываются задержки в распространении сигнала. Изучается возможность генерации синхронного ритма при изменении времени запаздывания в распространении сигнала от одного осциллятора к другому. Показано, что при коротких временах распространения осцилляторы не синхронны, а при увеличении задержки возникает синхронизация. Техника, с помощью которой получен результат, является простой и интересной. Авторы численно находят одномерное отображение, соответствующее разности времен появления спайков в каждом из осцилляторов и определяют условие, при котором нулевая неподвижная точка теряет устойчивость. Рассмотренный пример является частным случаем двухпараметрической бифуркационной картины, когда варьируются два параметра — величина связи между осцилляторами и величина запаздывания. Исследования показывают, что двухпараметрическая бифуркационная диаграмма имеет очень сложную структуру, где области синхронизации перемежаются областями несинхронных колебаний [74, 75].

3.3. Большие осцилляторные сети. "Игры" с характеристиками связей

Для осцилляторных нейронных сетей, содержащих более двух осцилляторов, не существует общей теории, которая бы давала описание возможных динамических режимов при произвольной архитектуре связей. Большинство полученных результатов относится к нейронным сетям с большим числом элементов и однородной архитектурой связей (типа "все-на-всех" или "локальных").

Случай локальных связей наиболее подробно изучен на примере цепочки осцилляторов, когда каждый осциллятор взаимодействует со своими ближайшими соседями [76]. В частности, было показано, что в такой сети могут возникать бегущие волны с постоянным временным сдвигом (этот результат важен, в частности, для моделирования плавания миноги).

Локальные связи на плоскости дают возможность получить в нейронных сетях (и не только) различные виды динамики, типичные для возбудимых сред, такие, как полосы синхронной активности, вращающиеся волны, распространяющиеся концентрические круги [1,

6, 77, 78]. В дополнение к этим режимам в последней из цитированных работ дан нейросетевой вариант уединенных волн *экситонов* (особенность экситонов состоит в том, что в отличие от солитонов, они при столкновении не проходят друг через друга, а взаимно гасятся как классические автоволны).

Локальные связи на плоскости могут приводить к сложной пространственной динамике осцилляторов даже в случае сетей с идентичными элементами. В работе [79] продемонстрирована возможность волнового распространения активности в сетях из тормозных элементов. На первый взгляд такое распространение кажется невозможным. Поскольку тормозные связи уменьшают первоначально активированную группу элементов, поэтому, казалось бы, активность должна достаточно быстро затухать, а не распространяться. Авторы рассматривают нейроны, имеющие специальное свойство, называемое "пост-тормозный откат" (*post-inhibitory rebound*), что означает деполяризацию мембраны нейрона в течение 30–50 мс после сильного торможения. Нейронные сети из таких нейронов с локальными связями, имеющими веса, организованные по типу гауссовой функции, обладают способностью распространять волновую активность. В работе показано, что имеется два типа такой активности: непрерывная волна и прерывистая, скачущая волна. Теоретическое исследование механизма возникновения и распространения скачущей волны на упрощенной нейронно-сетевой модели выполнено в работе [80].

Для случая глобальных связей ряд аналитических результатов получен для сетей из интегративно-пороговых нейронов. В работе [81] доказана теорема, в которой сформулировано простое условие устойчивости синхронного (синфазного) режима в таких сетях. Рассматриваются нейроны с рефрактерностью (падающий порог), описываемой одномодальной функцией изменения постсинаптического потенциала и временной задержкой в связях. Показано, что режим синхронизации устойчив, если мембранный потенциал нейронов достигает порога на участке своего возрастания, и неустойчив, если мембранный потенциал достигает порога на участке своего убывания.

Сети из интегративно-пороговых нейронов с разреженными связями исследовались в работе [82] с помощью уравнения типа Фоккера–Планка–Колмогорова, описывающего динамику вероятностной функции распределения мембранного потенциала нейрона. В зависимости от значений параметров возможны различные состояния сети: синхронное состояние, в котором нейроны зажигаются регулярно, и асинхронное состояние со стационарной глобальной активностью и очень нерегулярными рядами отдельных нейронов. Построены бифуркационные диаграммы, показывающие границы соответствующих областей на плоскости двух параметров. Исследована возможность возникновения колебательной активности. В случае медленных колебаний их период зависит в основном от временных характеристик мембраны, но в случае быстрых колебаний период в основном зависит от характеристик синапса.

Интересный подход к анализу ритмической нейронной активности в осцилляторных нейронных сетях из возбуждающих и тормозных нейронных популяций с различными типами связей содержится в работе [83].

Авторы рассматривают систему с быстрыми и медленными переменными и используют наглядный геометрический метод для анализа моментов срыва изображающей точки нейронной активности с одной из ветвей медленных движений на другую, а также возможность управления этим процессом с помощью тормозных влияний, ускоряющих или задерживающих срыв. Показано, например, что при определенной архитектуре связей быстрые тормозные связи могут синхронизовать колебания. Эти результаты используются для моделирования сложных колебаний (веретен) в таламусе.

Обычно осцилляторная динамика в нейросетевых моделях возникает в результате взаимодействия возбуждающих и тормозных нейронов или за счет использования пейсмекерных нейронов, задающих эндогенный ритм. Экспериментально известны случаи осцилляторного поведения нейронных ансамблей, построенных из однотипных возбуждающих нейронов. Возможный механизм возникновения колебаний в таких ансамблях, рассмотренный в работе [84], основан на использовании синаптической депрессии. Рассматриваемая сеть функционирует в дискретном времени и состоит из двух популяций возбуждающих интегративно-пороговых нейронов с разреженными связями. Среднее число связей, приходящих на нейрон внутри популяции, равно μ . Популяции взаимодействуют через слабые случайные симметричные связи. Предполагается, что в каждый момент времени только часть из физически имеющихся синаптических связей является активной. Число активных связей, выходящих из популяции, пропорционально величине $s_t \in [0, 1]$, — это так называемая средняя надежность синапсов в момент t . Динамика s_t описывается следующим образом:

$$s_{t+1} = d(\alpha_t) d(1 - s_t),$$

где α_t — средняя активность популяции, $d(x) = 1 - x \exp(-1/\tau)$. Иначе говоря, величина s_t будет мала, если она была мала в предшествующий момент времени или если в предшествующий момент времени средняя активность в популяции была высокой. Параметр τ называется параметром восстановления после синаптической депрессии. В работе исследована зависимость динамики сети от параметров μ и τ . С использованием теории усреднения и бифуркационного анализа, а также численных экспериментов получены условия, при которых в сети могут существовать режимы синфазной или противофазной активности популяций, синхронизации с плавающей (например, осциллирующей) разностью фаз (*phase-trapped oscillations*), а также квазипериодические колебания.

Кроме того, вопросы об условиях возникновения колебаний и их синхронизации в сети из тормозных интернейронов в последние годы рассматривались в работах [85–92].

В работах [93, 94] изучена синхронизация в больших нейронных сетях из идентичных нейронов (возбуждающих или тормозных) с одинаковыми связями типа "все-на-всех" при случайно распределенных величинах внешнего входа на каждом из элементов. В первой из этих работ наличие синхронного состояния определяется по критическому значению параметра порядка, при котором асинхронный режим становится линейно неустойчивым. Показано, что при низкой активности сети синхронизация более устойчива при возбуждающих связях, чем

в сетях с тормозными связями. При высокой активности в сети с возбуждающими связями синхронизация становится невозможной. Во второй работе синхронизация изучалась для случая сети с редкими связями. Показано, что если среднее число синапсов на нейроне невелико (меньше характерного порогового значения), то синхронизации в сети достичь не удастся, и сеть всегда находится в состоянии несинхронной активности. Если число синапсов превосходит порог, сеть может работать синхронно. Получены теоретические оценки (в пределе слабой связи с переходом к фазовому осциллятору) для критического числа синапсов. Так, например, если период рефрактерности нулевой, то пороговое число синапсов на одном нейроне равно 364. Показано, что теоретические оценки совпадают с оценками, полученными из численных экспериментов. Авторами изучались также режимы синхронизации в сетях с тормозными связями. Численные эксперименты показали, что при увеличении величины тормозной связи уровень синхронности нейронной активности уменьшается.

3.4. Обучение нейронных сетей

Как и в случае одиночного нейрона, для нейронной сети представляет интерес задача адаптивного формирования определенной динамики сети и требуемых фазовых соотношений между элементами. Обычно такая адаптация реализуется путем подходящего изменения параметров связи между элементами сети. Так, в работе [95] был предложен алгоритм обучения, позволяющий запоминать фазовый сдвиг в системе из двух идентичных осцилляторов Вилсона–Коуэна. Рассматривается случай однонаправленного воздействия первого осциллятора на второй через связь между возбуждающими популяциями. Для описания синхронизации был введен функционал, управляющий модификацией силы связи между осцилляторами так, чтобы повысить их синхронность. Обучающее правило сформулировано в виде дифференциального уравнения для силы связи, стационарное состояние которого совпадает с желаемой величиной фазового сдвига. Таким образом, используемое обучающее правило приводит к постепенной адаптации силы связи к такому ее значению, при котором достигается требуемый фазовый сдвиг.

Другой алгоритм обучения заданным фазовым соотношениям для цепочки из фазовых осцилляторов с различными собственными частотами описан в работах [96, 97]. Предполагается, что связи в цепочке однонаправленные (не обязательно с ближайшим соседом). Каждая связь характеризуется определенной величиной задержки. Два осциллятора могут быть связаны несколькими связями с разными задержками. Обучающая частота (общая для всех осцилляторов) и фазы для каждого осциллятора поступают от внешнего источника (учителя). Обучающее правило приводит к изменению (адаптации) как весов связей, так и собственных частот осцилляторов. Согласно обучающему правилу собственная частота изменяется в направлении текущего значения частоты осциллятора, а величины связей меняются, как:

$$w_{ij}^l = hF_i R_{ij}^l,$$

где w_{ij}^l — вес l -й связи от осциллятора j к осциллятору i , F_i — внешний обучающий сигнал, поступающий на осциллятор i , R_{ij}^l — сигнал, поступающий на осциллятор

i от осциллятора j по связи l (зависит от разности фаз между осцилляторами i и j и запаздывания в связи l между ними), h — параметр, регулирующий скорость адаптации. В работе [97] аналитически изучены условия устойчивости процесса адаптации и приводятся результаты компьютерных экспериментов, подтверждающих возможность обучения сети заданной частоте и фазовым соотношениям. Заметим, что эти результаты не переносятся на цепочки осцилляторов с двусторонним (прямым и обратным) распространением сигналов.

В работе [98] с использованием фазово-частотного кодирования входных сигналов и адаптации собственных частот осцилляторов продемонстрирована возможность формирования памяти в осцилляторной нейронной сети при постоянных связях между элементами. Поступающие стимулы кодируются группами осцилляторов, собственные частоты которых настраиваются на определенное значение, задаваемое входным сигналом. "Вспоминание" запомненного стимула осуществляется путем резонансного ответа соответствующего ансамбля осцилляторов на предъявленный стимул. В работе приведены оценки получаемой памяти, показывающие ее высокую эффективность при решении задачи детекции новизны стимула.

3.5. Синхронизация и фазовые соотношения в моделях дыхания и движения

Традиционно вопросы синхронизации и фазовые соотношения находятся в центре внимания специалистов, моделирующих дыхание, движение и различные виды походки.

Исследования в области нейрофизиологии дыхания характеризуются борьбой между двумя главными концепциями: "нейросетевой" и "пейскеккерной" (или, в ее современной форме, "гибридной"/"пейскеккерно-сетевой"). Согласно нейросетевой концепции (основанной, главным образом, на данных, полученных *in vivo*) дыхательный ритм генерируется за счет синаптических (в основном, тормозных) взаимодействий между дыхательными нейронами разного типа ("инспираторными", "пост-инспираторными", "экспираторными" и т.д.), но, главное, без участия специфических нейронов-пейскеккеров, способных генерировать эндогенную ритмическую, пачечную активность за счет внутренних свойств этих нейронов. Моделирование дыхательного центра на основе нейросетевой концепции рассмотрено в работах [99–106]. Были разработаны и проанализированы в сравнении друг с другом ряд моделей такого рода. В результате авторы использовали нейроны типа Ходжкина–Хаксли для построения реалистичной модели дыхательного центра, которая бы согласовывалась с экспериментальными данными на нескольких уровнях, от клеточного (паттерны активности одиночных дыхательных нейронов) до системного (дыхательные рефлексы и т.д.).

Гибридная концепция основана на данных, полученных *in vitro*. Как было показано, срезы и изолированные препараты спинного мозга способны генерировать колебания нейронной активности в условиях, когда синаптическое торможение заблокировано (что не имеет объяснения в рамках нейросетевой концепции и даже полностью ей противоречит). Согласно гибридной концепции нейронный генератор дыхания включает в себя популяцию пейскеккерных нейронов ("ядро"), генерирующую

"базовый" ритм, и нейронную сеть, управляемую этим ритмом, и в свою очередь формирующую паттерны выходной активности. Смит и его соавторы разработали модель пейсмекерного нейрона [107, 108] и сложную гибридную модель дыхательного центра [109, 110]. В то же время, главная проблема гибридной теории заключается в том, что она не может объяснить ряд системных феноменов, например, возможность независимой регуляции длительности разных фаз дыхательного цикла, дыхательные рефлексы и т.д. Кроме того, паттерн выходной активности (регистрируемый *in vitro* и реалистично воспроизведенный в пейсмекерных моделях) отличается от нормального дыхательного паттерна (регистрируемого *in vivo*) и напоминает дыхательный паттерн в условиях гипоксии.

Недавно Рыбак с соавторами [111] сделали попытку объединить обе конкурирующие гипотезы, основываясь на "переключательной" концепции. Согласно этой концепции в зависимости от состояния системы дыхательный ритм может генерироваться либо чисто нейросетевым механизмом, либо гибридным. Авторы построили и исследовали модель "условных" пейсмекерных нейронов, которые могут переключаться с режима непрерывной активности на пейсмекерный режим пачечной активности за счет нарушения баланса между ионными токами через неинaktivированные натриевые каналы, участвующие в генерации пейсмекерной активности, и через калиевые каналы, блокирующие пейсмекерную активность. В соответствии с этой моделью в условиях *in vivo* "условные" пейсмекеры обеспечивают непрерывное "фоновое" возбуждение для дыхательной нейронной сети, которая, таким образом, генерирует дыхательный ритм благодаря чисто нейросетевому механизму. Увеличение внеклеточной концентрации ионов калия (что обычно делается в экспериментах *in vitro*, чтобы вызвать ритмические колебания, и что естественно наблюдается в условиях гипоксии *in vivo*) уменьшает калиевые токи и переводит "условные" пейсмекеры в пейсмекерный режим. Дыхательная сеть в этих условиях получает на вход ритмическое, пачечное возбуждение и начинает работать в режиме вынужденных колебаний (т.е. переключается на гибридный механизм). Описанная модель дает ряд интересных предсказаний, которые еще ожидают экспериментальной проверки.

В работах [112–119] изучалась зависимость между свойствами системы взаимодействующих осцилляторов, управляющих движением конечностей, и наблюдаемыми паттернами движения. Каждый тип походки можно характеризовать определенными фазовыми соотношениями между движениями конечностей. При движении рысью, например, у лошади конечности, расположенные по диагонали, движутся в фазе, а конечности, расположенные справа или слева, движутся в противофазе. Как следует из результатов работ, переход от одной походки к другой может быть описан бифуркацией потери симметрии в системе связанных осцилляторов. Проведенное исследование динамики нейронных сетей, моделирующих двуногую, четырехногую и шестиногую ходьбу, дало полную классификацию походок и позволило ввести естественную иерархию как для возможных видов походки, так и бифуркаций, ведущих к переходу от одной походки к другой.

В работе [120] моделируется система координации движений двух рук у человека. Рассматривалась сеть из

двух осцилляторов Эллиаса – Гроссберга [121] с быстрой самовозбуждающей обратной связью на каждый осциллятор. Осцилляторы взаимодействуют через медленные тормозные связи между тормозным нейроном одного осциллятора и возбуждающим нейроном другого осциллятора. Частота колебаний регулируется величиной постоянного входного сигнала, поступающего на осцилляторы. Как показывает бифуркационный и численный анализ, синфазные и противофазные колебания могут сосуществовать при низких значениях частоты. При высоких значениях частоты противофазные колебания сменяются синфазными, что согласуется с экспериментальными данными [122]. При достаточно высокой частоте колебания со сдвигом фаз, отличным от 0 и 180°, оказываются неустойчивыми.

Моделирование центрального генератора паттернов, управляющего плаванием миноги, рассматривалось в работах [123–128], см. также обзор [129]. Основная задача — получить при соблюдении особенностей цепочечной архитектуры связей между осцилляторами, наблюдаемую в эксперименте постоянную разность фаз между соседними осцилляторами независимо от частоты колебаний (скорости движения миноги). Модели отличаются друг от друга детальностью описания функционирования отдельного нейрона (спектр детализации простирается от сегментных моделей типа Ходжкина – Хаксли до фазовых осцилляторов), архитектурой организации взаимодействия нейронов в одном осцилляторе и архитектурой связей между осцилляторами (однонаправленные и двунаправленные связи с ближайшим и более дальним соседством).

3.6. Осцилляторные модели обработки информации в гиппокампе

Математическое исследование фазовых соотношений при различных динамических режимах в нейронных сетях послужило основой для разработки ряда моделей обработки информации в гиппокампе. Серия работ была посвящена моделированию уже упоминавшейся проблемы фазового опережения [130–138]. Опишем в качестве примера последнюю из перечисленных моделей. Эта модель представляет собой систему из двух нейронов Морриса – Лекара, тормозного (интернейрон) и возбуждающего (пирамидальная "клетка места"). На вход тормозного нейрона приходит пейсмекерный сигнал (тета-ритм). Информационный сигнал, приходящий на "клетку места" из зубчатой фасции в момент попадания внешнего стимула в рецептивное поле "клетки места", на некоторое время меняет динамику работы сети так, что пирамидальная клетка заставляет интернейрон генерировать колебания с частотой большей, чем частота тетаритма. Этим объясняется эффект фазового опережения. Этот тип динамики прекращается при совпадении двух событий: фазовое опережение достигает 360°, а пейсмекерный сигнал приходит на интернейрон. При этом система возвращается в исходный динамический режим. Таким образом, фазовое опережение рассматривается как процесс, автоматически разворачивающийся во времени после исходного толчка. Этим данная модель отличается от большинства других подходов, в которых фазовое опережение объясняется в терминах пространственного положения крысы.

Следует отметить, что наряду с корой и центральным генератором паттернов в спинном мозге гиппокамп

является одним из наиболее популярных объектов моделирования в терминах динамических систем. Причины этого связаны как с ярко выраженной осцилляторной активностью гиппокампа в разных ритмических диапазонах, так и с разнообразными функциями, приписываемыми гиппокампу в обработке информации мозгом.

Работа [139] посвящена моделированию гиппокампального тета-ритма. Механизмы возникновения этого медленного ритма (с частотой в диапазоне 5–9 Гц), имеющего интересные поведенческие корреляты, до сих пор не понятны. Одна из трудностей состоит в том, что нейроны гиппокампа работают с частотой на порядок превышающей частоту тета-ритма, поэтому важной задачей оказывается получение медленного ритма на быстрых элементах. В работе обсуждается гипотеза, что тета-ритм генерируется в результате прохождения активности через длинную петлю, состоящую из одной возбуждающей популяции (пирамиды поля СА1) и нескольких ГАМК-эргических тормозных популяций (интернейроны поля СА1, медиального септума и поля СА3). Модель позволяет получить устойчивый тета-ритм в большой области параметров, согласующихся с экспериментальными величинами. Ритмическая активность возникает в модели через бифуркацию Андронова–Хопфа. Замечательным образом частота возникающих колебаний почти постоянна (с малой вариацией в тета-диапазоне) как на границе области возникновения, так и внутри области существования. Авторами обсуждается также вопрос об управлении частотой тета-ритма на основе сигналов, поступающих от стволовых структур мозга. Полученные результаты хорошо согласуются с экспериментальными данными и теоретическими концепциями О.С. Виноградовой [48].

Одна из предполагаемых функций гиппокампа связана с формированием памяти. В работе [140] фазовые соотношения между входными сигналами являются основой для моделирования запоминания информации в гиппокампе. В модели гиппокамп описывается как осцилляторная нейронная сеть, представляющая собой удлиненную трехмерную структуру, на противоположные концы которой подаются два входных сигнала, имитирующие сигналы, поступающие на гиппокамп от энторинальной коры и септума. Оба входных сигнала являются периодическими колебаниями в диапазоне тета-ритма, имеющими одинаковую частоту и приходящими на гиппокампальные осцилляторы с некоторым сдвигом фаз. Последний зависит как от предъявленных стимулов, так и от пространственного расположения осциллятора. Как следует из результатов моделирования, этот фазовый сдвиг является критическим параметром, обуславливающим появление определенного паттерна пространственно-временной активности в сети и, соответственно, локализацию формируемой памяти.

Мы проиллюстрируем этот факт на осцилляторной нейронной сети из интегративно-пороговых нейронов. Математическое описание активности нейрона дано в разделе 6.1. Архитектура сети показана на рис. 3. Каждый осциллятор формируется из двух нейронов: возбуждающего пирамидального нейрона и тормозного интернейрона (рис. 3б). Осцилляторы расположены в узлах трехмерной решетки размером $N \times M \times M$ (рис. 3а). Первая координата соответствует положению осциллятора относительно (вдоль) септо-темпоральной оси гиппокампа, а две другие координаты описывают пло-

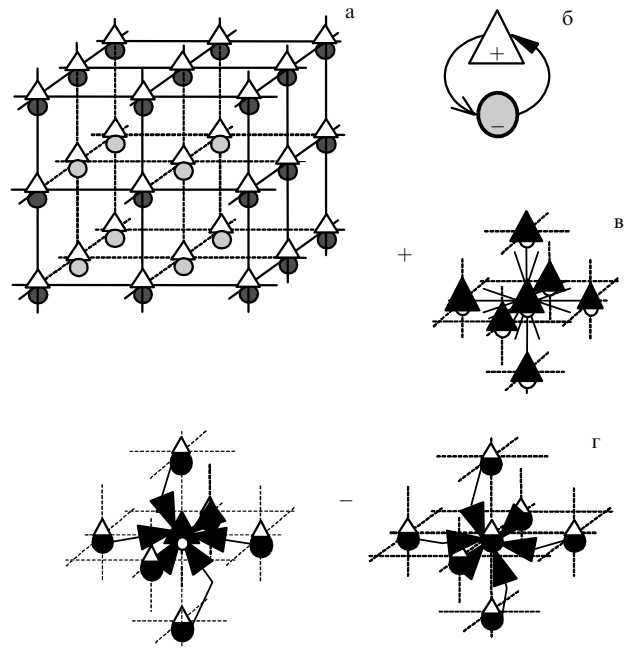


Рис 3. Архитектура связей в модели гиппокампа: (а) трехмерная структура связей; (б) конструкция осциллятора (взаимодействующие тормозный и возбуждающий нейроны); (в) возбуждающие связи, поступающие на пирамидальный нейрон, (г) тормозные связи, поступающие на пирамидальный нейрон и интернейрон. Раскрытая стрелка показывает направление отрицательной связи (торможение), сжатая — положительной (активация).

скость (ортогональную этой оси), в которой расположен квадрат из $M \times M$ осцилляторов. Каждый такой квадрат характеризуется специфическим фазовым сдвигом между входами от энторинальной коры и септума и интерпретируется как сегмент гиппокампа (ламелла). Таким образом, модель гиппокампа представляет собой цепочку из N взаимодействующих сегментов. На каждый пирамидальный нейрон приходит 6 возбуждающих связей от пирамидальных нейронов из ближайшего окружения (рис. 3в) и 7 тормозных связей от интернейронов из ближайшего окружения (включая интернейрон, расположенный в том же узле решетки) (рис. 3г). На каждый интернейрон приходит одна возбуждающая связь от пирамидального нейрона, расположенного в том же узле, и 6 тормозных связей от интернейронов из ближайшего окружения (рис. 3г). Входные сигналы подаются только на пирамидальные нейроны и распределяются вдоль септо-темпоральной оси таким образом, что пирамидальные нейроны, принадлежащие одному сегменту, получают идентичные входные сигналы. Входной сигнал I_C от энторинальной коры имеет вид

$$I_C(n) = a_C \sin(\omega_0 t + (n-1)\Delta t + \phi_C),$$

где n — номер сегмента ($n = 1, \dots, N$). Входной сигнал I_S от септума распространяется по сети в противоположном направлении, поэтому для осцилляторов из сегмента n он имеет вид

$$I_S(n) = a_S \sin(\omega_0 t + (N-n)\Delta t + \phi_S).$$

Наряду с импульсной активностью отдельных нейронов динамику функционирования сети удобно описывать

с помощью N -мерного паттерна средней активности нейронов в сегментах. Основная задача исследования состоит в описании зависимости динамики этого паттерна от величины $\Delta\phi = \phi_C - \phi_S$.

На рисунке 4 показана динамика для двух значений $\Delta\phi$ (30 мс для рис. 4а и 130 мс для рис. 4б). Каждая рамка рис. 4 соответствует одному сегменту и показывает моменты генерации спайков в каждом из 100 пирамидальных нейронов (нижняя половина рамки) и 100 интернейронов (верхняя половина рамки). Кроме того, в рамке показан график средней активности в сегменте.

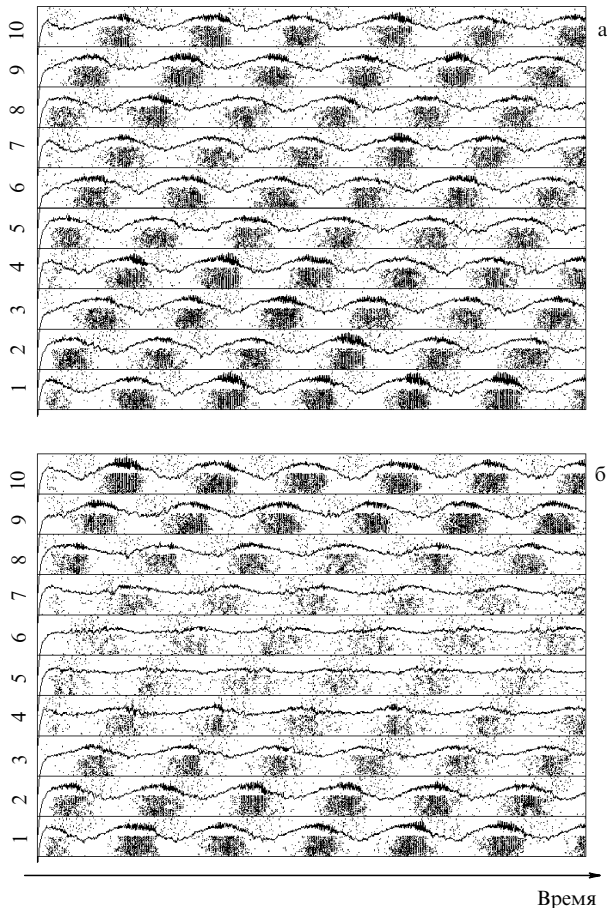


Рис. 4. Динамика активности в осцилляторной модели гиппокампа, состоящей из 10 сегментов ($N = 10$), в зависимости от величины разности фаз сигналов, поступающих от энторинальной коры и септума: (а) $\Delta\phi = 30$ мс, (б) $\Delta\phi = 130$ мс. Активность нейронов в сегменте показана в рамке, помеченной номером сегмента. В каждом сегменте содержится 100 возбуждающих (нижняя часть рамки) и 100 тормозных (верхняя часть рамки) нейронов. Ритмическая активность с периодом около 200 мс имеет место во всех сегментах примера (а) и в сегментах 1–3, 8–10 в примере (б), но слабо проявляется в сегментах 4, 7 и практически отсутствует в сегментах 5, 6 в примере (б).

Как видно из рис. 4а, все 10 сегментов демонстрируют медленную тета-ритмическую активность, проявляющуюся как на уровне спайков отдельных нейронов, так и на уровне средней активности в сегменте, колебания которой имеют достаточно большую амплитуду. Отметим наличие фазового сдвига между активностью в разных сегментах. Между соседними сегментами этот сдвиг составляет около 120 с.

Динамика сети, изображенная на рис. 4б, имеет другой характер. Сегменты на правом и левом концах сети (по три сегмента с каждой стороны) демонстрируют регулярные колебания в диапазоне тета-ритма. В то же время, колебательный характер активности в четырех сегментах, расположенных в середине цепочки сегментов, выражен слабо (амплитуда колебаний мала). Таким образом, фазовый сдвиг между приходящими входными сигналами радикальным образом перестраивает пространственно-временной паттерн нейронной активности.

4. Модели внимания и интеграции признаков в образе

4.1. Сохранение информации о принадлежности признаков

Согласно современным представлениям [141, 142] обработку информации в мозге можно разделить на два относительно независимых уровня. На *нижнем уровне* (называемом предвниманием) происходит выделение признаков имеющихся стимулов и распознавание простых стимулов, представленных, как правило, однотипными признаками. Характерной особенностью этого уровня является параллельная обработка информации (без выделения какой-либо части информации, подвергающейся специальной обработке). На *верхнем уровне* (реализуемом с использованием внимания) формируется общее представление о реальности. На этом уровне фрагменты информации, поступающие от органов чувств, памяти и двигательных компонент, объединяются в осмысленные образы, которые распознаются, анализируются на новизну и при необходимости запоминаются. Характерной особенностью этого уровня является последовательная обработка информации. В каждый момент времени обработка информации главным образом сосредоточена на той ее части, которая находится в фокусе внимания. То, что находится в фокусе внимания, обрабатывается с существенно большей детализацией и тщательностью, чем остальная информация. Фокус внимания последовательно перемещается от одного объекта к другому с предпочтением к новым, "сильным" или важным стимулам.

Признаки, используемые при кодировании информации о стимулах в первичных зонах коры, имеют различную природу. Например, в случае зрительных стимулов это могут быть геометрические, спектральные или динамические характеристики изображения. Признаки могут отличаться также модальностью в зависимости от сенсорного источника (например, зрительного или слухового), от которого поступает информация. Известно, что первичная обработка признаков по своей природе или модальности признаков идет в специализированных нейронных структурах коры мозга. Только в ассоциативных зонах коры возникает представление о целостных объектах, вызвавших стимуляцию сенсорных систем [143, 144]. 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? Эта проблема называется проблемой объединения (интеграции) признаков (binding problem). Обзор современного состояния этой проблемы содержится в [145].

Для решения этой проблемы есть два подхода, связанные соответственно с локальным (*grandmother cells*) или распределенным представлением объектов. О проблемах, которые возникают при локальном представлении информации в случае, когда, например, зрительная сцена включает в себя близко расположенные или пересекающиеся объекты на сложном фоне, писалось достаточно много [52, 145, 146]. Использование распределенного представления объектов для реализации интеграции признаков было предложено в работе [146] и в дальнейшем нашло поддержку как в теоретических [147], так и в экспериментальных исследованиях [45, 46]. Согласно этой гипотезе признаки объекта кодируются синфазной (когерентной) активностью нейронов в различных областях коры мозга. Эта когерентность служит в качестве "метки", помечающей информацию, относящуюся к одному объекту. Позднее эта гипотеза получила некоторое подтверждение в экспериментальных исследованиях на первичных зонах зрительной коры животных [45, 46], в которых была обнаружена как стимуло-специфическая колебательная активность нейронов и нейронных ансамблей, так и когерентность этой активности при соблюдении определенных условий стимуляции.

Представление о том, что принципы группировки информации на обоих уровнях ее обработки должны быть сходными, привело к попытке использовать принцип синхронизации нейронной активности для объяснения механизма формирования и переключения фокуса внимания [147, 20]. Предполагается, что в реализации этого общего принципа на разных уровнях имеется следующее различие: на нижнем уровне синхронизация является следствием непосредственного взаимодействия между нейронными ансамблями в первичных зонах коры, возможно, при участии пульвинарного ядра таламуса и мезенцефалической ретикулярной формации [148, 149]; на верхнем уровне синхронизация осуществляется под управлением специальных структур мозга (таких как септо-гиппокампальная система и лобные доли коры), являющихся "конечными станциями" при продвижении информации по коре. На нижнем уровне синхронизация используется для формирования простых признаков (таких, например, как наличие в геометрии объекта прямолинейных отрезков с определенным углом наклона), на верхнем уровне синхронизация используется для интеграции в цельный образ всей информации, находящейся в фокусе внимания. При перемещении фокуса внимания в синхронизацию вовлекаются различные зоны коры, что определяет последовательный характер обработки информации на втором уровне.

Ниже будут описаны модели, в которых принцип синхронизации используется для решения задач интеграции признаков и формирования фокуса внимания.

4.2. Модели интеграции признаков: параллельные процедуры

Предположим, что сенсорный вход нейронной сети активирован набором одновременно предъявленных объектов. Осцилляторная нейронная модель интеграции признаков обычно удовлетворяет следующему требованию. *Признаки одного объекта представлены ансамблем синхронно работающих осцилляторов. При этом не должно быть синхронизации между ансамблями осцилля-*

торов, кодирующих признаки разных объектов. Формирование синхронно работающих нейронных ансамблей может происходить параллельно (синхронные ансамбли формируются одновременно для всех объектов) или последовательно (синхронные ансамбли, кодирующие различные объекты, возникают в определенной последовательности). Моделирование интеграции элементарных однотипных признаков в соответствии с экспериментальными данными, полученными в лабораториях Зингера и Экхорна, достаточно подробно изложены в обзоре [2]. Учитывая это, мы сосредоточимся на случае, когда объекты представлены несколькими различными признаками.

При разработке модели интеграции признаков на основе синхронизации достаточно очевидной представляется идея, согласно которой элементы нейронной сети синхронизируются с помощью подходящим образом сформированных локальных связей. К сожалению, попытка реализации этой идеи приводит к следующей трудности. Если связи между элементами сети малы, то их синхронизирующей силы оказывается недостаточно для быстрой и надежной синхронизации всех осцилляторов, кодирующих признаки одного объекта. Если же связи между элементами сети сделать сильными, это может привести к синхронизации групп осцилляторов, кодирующих разные объекты.

Для преодоления этой трудности было выдвинуто два предложения. Согласно первому предложению нужно использовать адаптирующиеся связи [150], а именно: *сила связи между осцилляторами, работающими синхронно, должна увеличиваться, а между несинхронными осцилляторами убывать.* Второе предложение состояло в том, чтобы *сделать локальные связи между близко расположенными осцилляторами синхронизирующими, а связи между удаленными друг от друга осцилляторами или осцилляторами, кодирующими качественно разные признаки, сделать десинхронизирующими* [151]. Оба предложения приводят к сходному результату: *если синхронные ансамбли осцилляторов образуют изолированные кластеры, синхронизации между этими ансамблями не будет.*

Воплощение этих идей в нейросетевых моделях отличается различной степенью приближения к экспериментальным данным. Модель интеграции признаков, описанная в работах [150, 23, 152] характеризуется явно выраженным стремлением соблюдения экспериментальных условий. Модель [150] была рассчитана на работу с движущимися объектами, контуры которых аппроксимированы прямолинейными отрезками. Усовершенствованная модель [23] позволила включить в рассмотрение также цветные изображения. В сети используются интегративно-пороговые нейроны, чувствительные к наличию в их рецептивном поле соответствующих признаков изображения (цвета, формы и движения), а осцилляторы в сети реализованы на основе взаимодействия ансамблей возбуждающих и тормозных нейронов. Архитектура этой модели достаточно сложна и воспроизводит во многих известных деталях структуру связей между различными областями мозга, участвующими в обработке зрительной информации, включая область фронтальной коры, управляющую движением глаз.

Модель Шиллена и Кенига [151] можно рассматривать как развитие идей более ранних работ по так

называемому голоническому компьютеру³ (см., например, [153]). Целью моделирования является демонстрация принципиальной реализуемости интеграции признаков в нейронной сети (с возможностью дальнейших технических приложений). Сеть состоит из нескольких взаимодействующих модулей. Каждый модуль кодирует один из признаков (в качестве признаков могут использоваться яркость, ориентация, цвет, скорость движения и др.). Модуль представляет собой трехмерную сеть, элементами которой являются осцилляторы типа Вилсона–Коуэна. Двумерные горизонтальные плоскости соответствуют топографии зрительного поля, а плоскости, находящиеся на разных уровнях соответствуют различным градациям признака. Внутри модуля близкие осцилляторы связываются синхронизирующими связями, а удаленные друг от друга осцилляторы связываются десинхронизирующими связями. Друг с другом модули связываются с помощью синхронизирующих связей между осцилляторами, соответствующими одному и тому же пикселю зрительного поля. Такая архитектура сети позволяет работать с объектами, изображения которых наложены одно на другое в зрительном поле. Если, например, пересекающиеся изображения объектов имеют различные значения яркости, то в этом случае возможно правильное выполнение интеграции признаков объектов, поскольку в модуле, кодирующем яркость, эти объекты будут представлены пересекющимися кластерами осцилляторов с синхронизирующими связями внутри кластера и десинхронизирующими связями между кластерами.

Опубликованная несколькими годами позже работа [154] отличается от работы [151] лишь некоторыми несущественными деталями. Она ориентирована на работу с контурными изображениями и в этом отношении еще ближе к голоническому компьютеру. Основные достижения работы состоят в демонстрации того, что гладкие длинные и замкнутые контуры приводят к более ярко выраженной синхронной активности кодирующих осцилляторов.

В 1999 г. Фершуре и Кениг опубликовали значительно усовершенствованный вариант предшествующей модели Шиллена и Кенига [155]. Основные отличия новой модели состоят в следующем. Вместо нейронных осцилляторов в качестве элементов сети используются интегративно-пороговые нейроны. Сеть по-прежнему имеет модульный характер, но теперь каждый модуль сформирован из четырех последовательно соединенных слоев нейронов: слой возбуждающих нейронов, два слоя тормозных ГАМК-А и ГАМК-В нейронов и слой управляющих глуконат-эргических нейронов. Входные сигналы приходят на слой управляющих нейронов. Наличие слоя управляющих нейронов является основной особенностью модели. Эти нейроны не воздействуют непосредственно на мембранный потенциал других нейронов, но способны влиять на синаптические контакты этих нейронов, оперативно меняя тем самым величину синаптической связи. Сеть рассчитана на работу с произвольными многоградационными цветными изображениями.

Кроме обычной для модели интеграции признаков способности к синхронизации активности нейронов,

кодирующих различные объекты, в работе продемонстрированы, по крайней мере, две новые возможности обработки изображений. Во-первых, данная модель позволяет работать с движущимися объектами без специальных детекторов движения. При этом (в соответствии с экспериментальными данными) синхронизация активности наступает сразу при попадании объекта в рецептивные поля соответствующих нейронов. Во-вторых, модель чувствительна к контексту, в котором показаны объекты, имеющиеся на изображении. Для иллюстрации этой способности рассматриваются два примера.

В первом примере на изображении имеется два разнесенных по пространству объекта, каждый из которых состоит из 4-х полосок, в которых чередуются два цвета. Цвета, составляющие первый объект, светлые (C1–C2–C1–C2). Цвета, составляющие второй объект, темные (T1–T2–T1–T2). Сеть правильно дискриминирует такие два объекта. Во втором примере имеется одно изображение, составленное из 8 светлых полосок, имеющих цвета C1–C2–C1–C2–C1–C2–C1–C2. В этом случае сеть дает ответ (в терминах синхронизации активности), что на данном изображении имеется два несвязных объекта, один из которых состоит из полосок цвета C1, а второй — из полосок цвета C2. Такое функционирование сети согласуется с экспериментальными психологическими данными. Заметим, что в сети имеется специальная система, которая управляет тем, как расшифровывается тот или иной контекст.

Следует обратить внимание на то, что в цитированных работах интеграция признаков реализуется за счет синхронизации в диапазоне частот гамма-ритма независимо от того, является ли процедура обработки изображения одноэтапной или иерархической. Иерархические системы более адекватно отражают реальный процесс обработки информации в мозге, поскольку в первичных зонах зрительной коры реализуется интеграция лишь простых однотипных признаков (таких, например, как наличие движущегося короткого прямолинейного отрезка с определенным углом наклона), а более сложные комбинации признаков распознаются во вторичных и ассоциативных зонах. Поскольку мозг использует широкий спектр частот, включающий несколько диапазонов колебаний (дельта, тета, альфа, бета, гамма) можно предполагать, что иерархическая интеграция признаков может осуществляться с использованием многочастотных квазипериодических колебаний. Идея реализации такой иерархической системы была предложена в работах [156, 157]. В частности, в простейшем случае двухуровневой системы была выдвинута гипотеза о том, что синхронизация колебаний высокой частоты используется для интеграции простых признаков, а интеграция сложных признаков осуществляется путем дополнительной синхронизации на низкой частоте.

Эта идея была реализована в рамках следующей нейросетевой модели. Нейронная сеть состоит из двух слоев, каждый из которых представляет собой цепочку из осцилляторов Вилсона–Коуэна. Внутри каждого слоя используются синхронизирующие локальные связи между осцилляторами. Между слоями имеются также прямые и обратные синхронизирующие связи конвергентного типа, так что каждый осциллятор получает сигналы от сегмента из нескольких локально связанных осцилляторов в другом слое. Стимуляция моделируется подачей

³ Голонический компьютер — от греч. holos (весь), когда связи между элементами "все-на-всех".

постоянных входных сигналов на возбуждающие нейроны некоторых осцилляторов первого слоя. В результате эти осцилляторы переходят в режим колебательной активности. Предполагается, что признаки простого стимула вызывают активность в сегменте из осцилляторов первого слоя, а сложный стимул вызывает активность в нескольких сегментах, разделенных промежутками из неактивных осцилляторов.

Существенной особенностью сети является ее способность генерировать квазипериодические колебания (колебания высокой частоты промодулированы колебаниями низкой частоты, частоты этих колебаний отличаются друг от друга на порядок).

Пример функционирования сети в случае предъявления сложного стимула приведен на рис. 5. Как показано на рис. 5а, стимул P вызывает активность осцилляторов с номерами 3, 4, 5 (группа А) и 7, 8, 9 (группа В) в первом слое. Обозначим $E_j(t)$ активность возбуждающего нейрона с номером j в первом слое. На рисунке 5б показана динамика активности нейронов 3, 5 и 7 в первом слое. Из рисунка видно, что имеет место синфазность между $E_3(t)$ и $E_5(t)$ (поскольку эти осцилляторы находятся в одном сегменте), а $E_7(t)$ колеблется в противофазе (поскольку находится в другом сегменте). В то же время имеет место синхронизация колебаний всех указанных осцилляторов на низкой частоте. Синфазность колебаний внутри одного сегмента есть следствие связей внутри слоя, а синхронизация на низкой частоте между осцилляторами разных сегментов первого слоя возникает за счет воздействия на них сегмента (группы С) локально связанных осцилляторов второго слоя. Такую синхронизацию признаков сложного стимула можно интерпретировать как иерархическую.

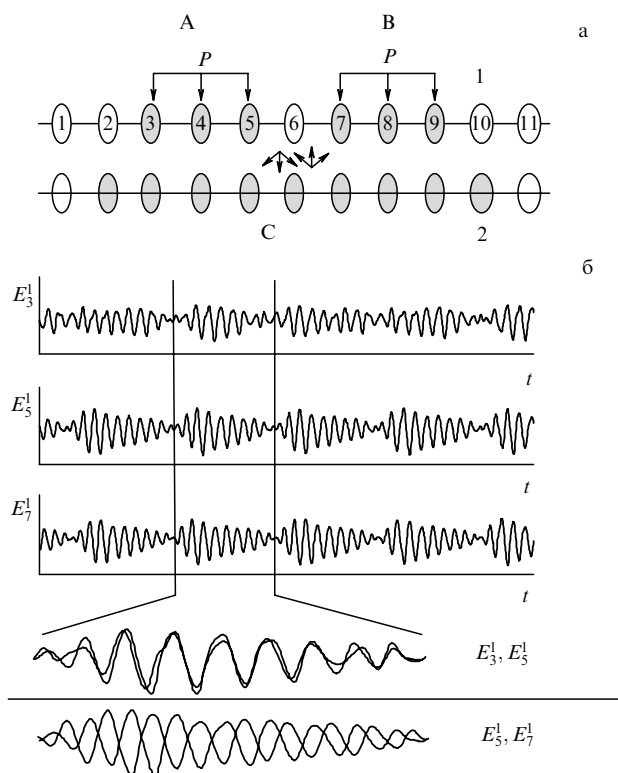


Рис. 5. Функционирование иерархической модели интеграции признаков с использованием квазипериодических колебаний в случае предъявления сложного стимула.

4.3. Модели интеграции признаков: последовательные процедуры

Рассмотрим теперь другой класс моделей, в которых интеграция признаков одновременно предъявленных объектов осуществляется последовательно, один объект за другим. При этом последовательность объектов может быть как детерминированной, так и случайной. Как замечено в работе [158], последовательная детерминированная процедура просмотра обладает тем преимуществом, что позволяет автоматически получить информацию о числе связанных объектов на изображении и даже отличить односвязанный объект от многосвязного.

Пример модели с последовательным просмотром объектов содержится в работах [159, 160]. Эту модель можно рассматривать как переложение идей модели Хопфилда ассоциативной памяти [17, 18] на язык осцилляторных нейронных сетей. Как обычно, элементом сети является осциллятор, сформированный парой интегративно-пороговых нейронов, соединенных возбуждающей и тормозной связями. Связи между осцилляторами сети организованы по типу "все-на-всех". Величины связей между осцилляторами фиксированы и подбираются, исходя из имеющегося набора объектов (паттернов) на основе правила Хебба, аналогичного тому, которое используется в сетях Хопфилда [17, 18] (при этом связь может оказаться синхронизирующей или десинхронизирующей). В результате такого подбора связей реализуется следующая тенденция: осцилляторы, принадлежащие к одному паттерну, связываются синхронизирующими связями, а осцилляторы, принадлежащие разным паттернам, связываются десинхронизирующими связями.

Если на вход такой сети подать одновременно паттерны некоторых объектов, которые были использованы при формировании связей, то в сети установится следующая динамика. Синхронная активность осцилляторов, представляющих один объект, через некоторое время сменится синхронной активностью осцилляторов, представляющих другой объект (последовательность объектов случайна). Дело в том, что активный в данный промежуток времени паттерн подавляет активность осцилляторов в других паттернах, но активность самого этого паттерна через некоторое время подавляется возросшей активностью входящих в него тормозных нейронов. Отметим, что, в дополнение к интеграции признаков, модель способна к ассоциативному воспроизведению запомненных паттернов. Если объект был предъявлен с некоторыми искажениями, в процессе работы сети будет восстановлен правильный паттерн объекта в том виде, как он был запомнен при формировании связей в сети.

Сходная модель интеграции признаков содержится в работе [161]. В этой работе авторы также использовали сеть из осцилляторов со связями типа "все-на-всех", но отказались от постулирования обучения (формирования связей) в виде правила Хебба, а использовали при обучении информационный критерий качества обучения, в основе которого лежит принцип наилучшей дискриминации предъявляемых паттернов при минимальном времени обучения. Особенность реализации критерия в том, что он рассчитывается не для всей сети (что было бы вычислительно трудоемко), а для фиксированного набора из небольшого числа нейронов. Соответствующая критерию оптимизация велась методом

отжига (annealing) [162]. Показано, что критерий приводит к синхронизации активности осцилляторов, кодирующих каждый паттерн. При одновременной подаче нескольких паттернов имеет место периодическая смена активности осцилляторов, кодирующих различные паттерны. Выяснилось также, что результаты обучения оказываются сходными с теми, которые получаются при использовании правила Хебба (корреляция весов связей, соответствующих этим способам обучения была порядка 0,9).

Десинхронизирующие связи в той или иной форме используются во многих моделях интеграции признаков. В рассматривавшейся выше модели Ритца с соавторами [160] сеть содержит многочисленные дальние десинхронизирующие связи, которые, в принципе, могут связывать любую пару осцилляторов в сети. Такой сложной (и биологически маловероятной) системы связей можно избежать, если использовать в качестве источника десинхронизации небольшое число (в некоторых случаях один) тормозных нейронов, каждый из которых соединен прямыми и обратными связями со своей группой возбуждающих нейронов. Этот подход реализован в моделях, разработанных Хорном с соавторами, фон дер Мальсбургом и Буманом, Вангом и Терманом [163–165].

Статья [163] была одной из первых в этом направлении. Используемый в ней принцип интеграции признаков удобно пояснить на примере сети из четырех возбуждающих нейронов $e_1^1, e_2^1, e_1^2, e_2^2$ и двух тормозных нейронов i^1, i^2 . Нейроны разбиты на две группы, пронумерованные верхним индексом. Внутри группы имеются прямые и обратные связи между тормозным нейроном и возбуждающими нейронами. Межгрупповое взаимодействие осуществляется через связи между тормозными нейронами. Связи между возбуждающими нейронами в сети отсутствуют.

Возбуждающие нейроны первой группы кодируют признаки формы объектов (например, треугольник и квадрат), а возбуждающие нейроны второй группы кодируют цвета (например, красный и зеленый). Если на вход сети одновременно подано два объекта (например, красный треугольник и зеленый квадрат), то это моделируется входными сигналами на возбуждающие нейроны вида

$$inp_j^k = I_j^k + R_j, \quad j = 1, 2; \quad k = 1, 2,$$

где I_j^k — сигнал, кодирующий k -й признак j -го объекта, а R_j — шум, параметры которого одинаковы для признаков одного объекта.

Динамика активности элементов сети имеет колебательный характер и организована таким образом, что нейроны e_1^1, e_2^1 (соответствующие красному треугольнику) работают синфазно, аналогично нейроны e_2^1, e_2^2 (соответствующие зеленому квадрату) работают синфазно. В то же время пары нейронов e_1^1, e_1^2 и e_2^1, e_2^2 работают в противофазе. Синфазность обеспечивается одинаковыми параметрами шума для каждого объекта, а чередование активности нейронов, кодирующих разные объекты, обеспечивается тормозными нейронами.

Сходный механизм реализации асинхронной работы осцилляторов, кодирующих разные объекты, был описан в работе [168]. Проведенное исследование динамики сети из двух осцилляторов Вилсона–Коуэна, соединенных

друг с другом возбуждающими связями и взаимодействующих с общим тормозным нейроном, показало, что в такой сети могут возникать противофазные колебания, если сила действия тормозного нейрона достаточно велика. Этот факт был обобщен на случай большой трехмерной сети (различные горизонтальные слои в сети кодируют различные признаки). В этой сети входные объекты представлены активностью непересекающихся популяций осцилляторов. Показано, что в случае двух объектов тормозный нейрон обеспечивает противофазную активность популяций, а синхронизация внутри популяции осуществляется за счет горизонтальных и вертикальных возбуждающих связей между осцилляторами.

Эта модель была усовершенствована в работе [165], в которой рассматривалась двумерная сеть LEGION (Locally Excitable, Globally Inhibitory Oscillator Network) из релаксационных осцилляторов с локальными связями и общим тормозным нейроном, взаимодействующим со всеми осцилляторами сети и оказывающим десинхронизирующее влияние на активность локально несвязанных ансамблей осцилляторов. Особенностью сети является зависимость величины возбуждающих связей от активности осцилляторов. Если активность осциллятора достаточно высока, то его воздействие на окружающие осцилляторы возрастает. Благодаря этому достигается надежная синхронизация осцилляторов, представляющих один и тот же объект.

Рассмотрим работу сети LEGION в случае бинарного изображения, на котором объекты представлены связанными множествами пикселей. Осцилляторы, кодирующие объект в сети, синхронизируют свою активность за счет возбуждающих локальных связей. Ансамбли осцилляторов, кодирующие разные объекты, конкурируют друг с другом через общий тормозный нейрон. Параметры работы сети подобраны таким образом, что в этой конкуренции "выживает" тот ансамбль осцилляторов, активность которого растет быстрее всего, в то время как активность других ансамблей будет быстро подавлена. Выживание имеет временный характер, через какое-то время активность во всей сети будет подавлена тормозным нейроном, после чего сеть оказывается готовой к активации другого ансамбля осцилляторов. Какой именно ансамбль осцилляторов активируется в тот или иной интервал времени, зависит от шумовой составляющей входных сигналов на сеть. Таким образом, последовательность, в которой активируются различные ансамбли осцилляторов, имеет случайный характер.

В работах [166–167] сеть LEGION применялась для решения задачи сегментации объектов на реальных медицинских изображениях и дала обнадеживающие результаты.

Заметим, что сеть, в которой реализуется последовательный просмотр объектов, можно рассматривать не только как модель интеграции признаков, но и как модель внимания. Возможность такой двойственной интерпретации была акцентирована в одной из ранних работ по моделированию внимания [168]. Известно, что одной из основных задач, решаемых с помощью системы внимания, является выбор из всей сенсорной информации какой-то части, которая соответствует одному объекту из предъявленного набора объектов [169]. Этот аспект внимания оказывается тождественным интеграции признаков объекта, находящегося в фокусе внима-

ния. Тормозный элемент, взаимодействующий со всеми осцилляторами и определяющий режим синхронизации, по существу, играет роль центрального исполнительного элемента системы внимания. Однако наличие такого центрального тормозного элемента в системе внимания трудно считать биологически обоснованным.

4.4. Модели формирования фокуса внимания

Модель внимания, основанная на использовании сети с центральным элементом, предложена в работе Крюкова в 1991 г. [20]. Эта модель отличается от модели Ванга–Термана тем, что центральный элемент — это не тормозный нейрон, а осциллятор (так называемый центральный осциллятор (ЦО)), взаимодействующий с другими осцилляторами сети (так называемыми периферическими осцилляторами (ПО)) с помощью синхронизирующих прямых и обратных связей. В терминах нейронных структур мозга модель интерпретируется следующим образом: центральный осциллятор моделирует септо-гиппокампальную систему, а периферические осцилляторы представляют кортикальные колонки, соответствующие определенным признакам объектов.

Фокус внимания формируется в сети в форме синхронизации ЦО с некоторым ансамблем ПО (здесь под синхронизацией понимается работа ЦО и ПО с приблизительно одинаковыми частотами). В модели [20] в качестве элементов сети используются фазовые осцилляторы, динамика которых описывается одной переменной, фазой колебания, а взаимодействие между осцилляторами осуществляется по схеме фазовой автоподстройки частоты (см. уравнения 1–2 в разделе 6.2). Такие осцилляторы широко применяются в последнее время для моделирования в нейрофизиологии [58, 61, 72, 96, 97, 170, 171]. Для простоты предполагается, что связи между ПО отсутствуют, так что все взаимодействие идет через ЦО. Параметрами сети, определяющими, какие осцилляторы войдут в фокус внимания, являются величины связей и собственные частоты осцилляторов (собственная частота — это частота, на которой работает осциллятор при отключенных связях).

Условия возникновения режимов синхронизации в модели внимания и сценарии перехода от одного режима к другому исследовались в работах [22, 157]. Рассмотрим случай, когда набор осцилляторов разделен на две группы так, что осцилляторы группы k активируются стимулом S_k и имеют собственные частоты, распределенные в интервале Δ_k ($k = 1, 2$). Предполагается, что интервалы Δ_1 и Δ_2 не пересекаются и отделены друг от друга непустым интервалом на оси частот. Оба стимула S_1 и S_2 подаются на вход системы внимания одновременно. С точки зрения моделирования внимания представляют интерес следующие режимы синхронизации в сети:

- **глобальная синхронизация** всех осцилляторов в сети (она соответствует случаю, когда оба стимула включены в фокус внимания);
- **частичная синхронизация** ЦО с одной из групп ПО (она соответствует включению в фокус внимания одного из стимулов);
- **отсутствие синхронизации** ЦО с какой-либо группой ПО (это соответствует случаю, когда фокус внимания не сформирован).

Как показано в работах [22, 157], переключение внимания с одного стимула на другой должно прохо-

дить через промежуточное состояние, когда фокус внимания отсутствует или когда оба стимула включены в фокус внимания. Кроме того, описаны условия, когда попытка исключить один стимул из фокуса внимания, содержащего два стимула, приводит не к фокусировке внимания на другом стимуле, а к разрушению фокуса внимания.

Важным режимом работы системы внимания в экспериментальных и естественных условиях является спонтанное переключение фокуса внимания между несколькими стимулами, одновременно присутствующими в сенсорном входе. Имеются экспериментальные данные, показывающие, что спонтанное переключение внимания между сложными стимулами, возможно, является механизмом последовательного перебора стимулов в экспериментах типа pop-out [172]. Под сложным стимулом здесь понимается стимул, описываемый более чем одним признаком, например, цветом и формой, а под термином pop-out понимается обнаружение объекта, обладающего заданным набором признаков, в зрительном поле, содержащем несколько объектов. Опишем, как модель спонтанного переключения внимания может быть сформулирована в рамках сети осцилляторов с центральным элементом.

Прежде всего заметим, что в описанной выше модели внимания предполагалось, что параметры модели (величины связей и собственные частоты осцилляторов) остаются неизменными в процессе формирования фокуса внимания. Текущая частота ЦО во время частичной синхронизации зависит от этих параметров и в свою очередь определяет ансамбль осцилляторов, включаемых в частичную синхронизацию. В качестве возможных исходов формирования фокуса внимания при фиксированных параметрах может быть, что указанный ансамбль окажется пустым, или в него войдет лишь часть осцилляторов, кодирующих некоторый стимул, или даже ансамбль будет образован из некоторой части осцилляторов, кодирующих два разных стимула (в последнем случае фокус внимания будет содержать "монстра", скомбинированного из неполного набора признаков разных стимулов). Такого рода дефекты формирования фокуса внимания являются следствием "неудачного" расположения собственной частоты ЦО на оси частот и могут быть ликвидированы, если собственная частота ЦО не является постоянной, а меняется (адаптируется) определенным образом в процессе формирования фокуса внимания.

Мы опишем биологически обоснованный алгоритм адаптации собственной частоты ЦО, который автоматически приводит к сдвигу собственной частоты ЦО к такому значению, чтобы приведенные выше дефекты формирования фокуса внимания не возникли.

Возможность адаптации частоты биологического нейронного осциллятора к частоте внешнего стимула была установлена еще Ухтомским и его сотрудниками [173]. Ухтомский считал, что адаптация частоты (лабильность осциллятора) является одним из общих механизмов обработки информации в мозге. В частности, этот механизм используется для формирования устойчивого возбуждения в нейронном ансамбле. Он получил название "доминанта Ухтомского". Аналогичные экспериментальные результаты по адаптации частоты получены в работе [174].

Нейросетевая реализация адаптации частот осцилляторов для запоминания набора стимулов, отличающихся по частоте, предложена в работе [175]. Принципы адаптации активности нейрона к входному сигналу рассматривались в разделе 2. Идея, что центральный осциллятор может менять собственную частоту в процессе формирования фокуса внимания, была выдвинута в работе [20].

Математическая формулировка модели спонтанного переключения внимания [176] приведена в разделе 6.2. Уравнение (1) описывает динамику ЦО, уравнение (2) описывает динамику ПО, уравнение (3) описывает динамику изменения собственной частоты ЦО. Как видно из последнего уравнения, собственная частота ЦО меняется в направлении текущего значения частоты ЦО (осциллятор постепенно "привыкает" к своей текущей частоте и "делает ее собственной").

Предполагается, что набор из r стимулов S_k ($k = 1, \dots, r$) подан одновременно на вход системы внимания. Стимул S_k кодируется активностью группы ПО, содержащей q осцилляторов, собственные частоты которых равномерно распределены в интервале Δ_k на оси частот. Для простоты все интервалы имеют длину 1 и отделены друг от друга пустыми интервалами длины 1,

$$\Delta_k = (2k - 1, 2k), \quad k = 1, 2, \dots, r.$$

Таким образом, весь интервал распределения частот периферических осцилляторов ($\omega_{\min}, \omega_{\max}$) имеет размер $2r - 1$. (Заметим, что сдвиг всех собственных частот осцилляторов в уравнениях (1)–(2) эквивалентен замене фазовых переменных, поэтому без потери общности можно выбирать произвольное значение для ω_{\min} .)

Разобьем весь промежуток времени стимуляции ($0, T$) на равные интервалы t_1, t_2, \dots, t_s . Процедура спонтанного переключения фокуса внимания работает следующим образом. В начальный момент все осцилляторы стартуют с фазами, случайно и равномерно распределенными в интервале $(0, 2\pi)$. Начальное значение собственной частоты ЦО равно $\omega_{\min} - 1$. В начальный момент каждого временного интервала t_j ($j = 1, \dots, s$) собственная частота ЦО совершает скачок в случайно выбранное значение на интервале $(\omega_{\min} - 1, \omega_{\max} + 1)$. В остальные моменты времени сеть эволюционирует согласно уравнениям (1)–(3) в разделе 6.2.

Зафиксируем значение величины связи между осцилляторами ($w = 0,5$). Это значение выбрано так, что оно достаточно велико, чтобы при подходящем значении ω_0 (вблизи середины интервала Δ_k) синхронизовать осцилляторы группы k , но оно слишком мало, чтобы синхронизовать осцилляторы из других групп (поскольку область собственных частот периферических осцилляторов, которые могут быть синхронизованы центральным осциллятором с собственной частотой ω_0 , задается как $|\omega_0 - \omega_i| \leq w$). Как показывают результаты численного моделирования, в течение временного интервала t_j ЦО синхронизируется с осцилляторами одной из групп ПО. Какой именно группы, зависит от значений ω_0 в начальный момент интервала t_j . Начиная с этого момента, собственная частота ЦО эволюционирует в направлении собственных частот ПО из ближайшей (в смысле расстояния на оси частот) группы. Финальное положение собственной частоты ЦО находится вблизи центра группы осцилляторов, с которыми ЦО работает синхронно в течение времени t_j .

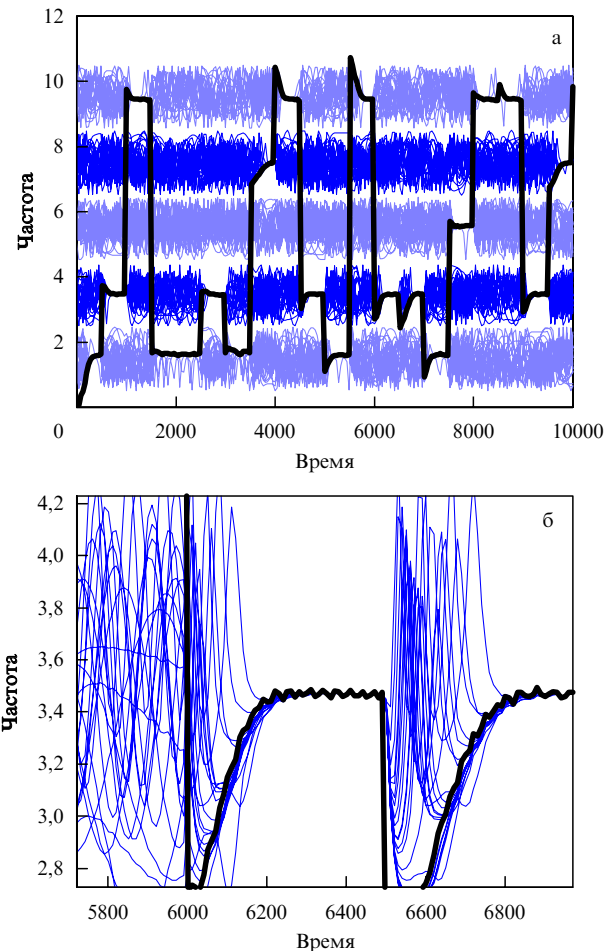


Рис. 6. Временная эволюция текущих частот периферических осцилляторов (тонкие кривые) и собственной частоты центрального осциллятора (жирная кривая). Число групп $r = 5$, число осцилляторов в каждой группе $q = 20$, продолжительность интервала $t_j = 500$ единиц времени. (а) Эволюция в течение всего периода стимуляции $T = 10000$. (б) Увеличенный фрагмент синхронизации осцилляторов из группы 2 (диапазон собственных частот осцилляторов в этой группе от 3 до 4).

Результаты моделирования представлены на рис. 6. Графики показывают эволюцию текущих частот ПО и собственной частоты ЦО. В течение всего периода стимуляции группы осцилляторов синхронизовались с ЦО в следующем порядке: группа 1, группа 2, группа 5, группа 1, группа 2 и т.д. Как показывает рисунок, в течение интервалов времени t_j сеть демонстрирует следующее поведение. Собственная частота ЦО меняется таким образом, чтобы достичь оптимального положения для синхронизации осцилляторов одной из групп ПО. Текущие частоты осцилляторов этой группы стремятся синхронизоваться с частотой ЦО. В результате, после некоторого переходного периода почти все осцилляторы из группы начинают работать синхронно с ЦО.

5. Заключение

5.1. 40-летний спор не завершён

Динамические модели нейронной активности, используемые для проверки гипотез различных принципов обработки информации в мозге, имеют большое значение при

выяснении роли временной структуры активности отдельных нейронов и временных соотношений между активностями различных нейронов и нейронных ансамблей. В обзоре представлены основные идеи моделирования осцилляторной активности мозга, полученные в последние десять лет, и показано, что многие проблемы могут решаться в рамках единого подхода, основанного на синхронизации нейронной активности. В перспективе можно ожидать, что на основании этого подхода удастся достичь оптимального сочетания параллельных и последовательных принципов обработки информации, соответствующих механизмам работы мозга.

По сравнению с традиционной парадигмой осцилляторные нейронные сети имеют свои преимущества и недостатки. Вся теория нейронных сетей выросла из попыток описать в формально-математических и вычислительных терминах способность мозга к решению сложных интеллектуальных задач. Искусственные нейронные структуры и алгоритмы, разработанные к концу 80-х годов, лишь очень отдаленно по своим принципам работы напоминают реальные процессы, происходящие в мозге. Они не отражают структурную организацию мозга, не учитывают многие существенные детали функционирования физиологических нейронов и зачастую оперируют лишь усредненными характеристиками динамики активности нейронных ансамблей и структур. В этих рамках невозможно ни моделирование метастабильных состояний и фазовых переходов, ни изучение пространственно-временных соотношений нейронной активности, что значительно сужает возможности кодирования и обработки информации. Как правило, эти модели нацелены на реализацию одной конкретной задачи (распознавания, формирования ассоциативной памяти, формирования условного рефлекса и т.д.), но не способны к универсальной деятельности с автоматическим выбором и взаимодействием разных интеллектуальных функций в зависимости от условий внешней среды. Поэтому не удивительно, что их появление не привело к существенному прогрессу в понимании основных функций мозга (таких как память, внимание, сознание, управление движениями, формирование целесообразного поведения, координация взаимодействия восходящих и нисходящих потоков информации, интуитивное и логическое мышление, эмоциональное подкрепление нейрофизиологических процессов и др.). Системный подход к теории нейронных сетей и связанный с ним нейрокомпьютинг после периода бурного развития в 80-е годы сейчас страдает от отсутствия принципиально новых идей. Центр тяжести в этой области исследований переместился на усовершенствование уже известных подходов и расширение сфер их применения. В прикладных областях нейрокомпьютинга (особенно связанных с распознаванием зрительных и звуковых образов, автоматической классификацией, прогнозом и синтезом временных рядов, оптимизацией технологических процессов) в последнее десятилетие достигнуты значительные успехи. Но сейчас уже достаточно очевидно, что дальнейшее продвижение как в теории нейронных сетей, так и в расширении области их приложений должно быть связано с новым прорывом в исследованиях мозга. По универсальности, способности к адаптации и обучению, оптимальному поведению в реальной обстановке, а также по точности и надежности работы в условиях неопределенности или сильной зашумленности входной

информации мозг намного превосходит современные системы искусственного интеллекта.

Исследования динамических аспектов работы мозга могут служить одним из возможных источников новых подходов и идей для нейрокомпьютинга. В связи с этим возникает вопрос, являются ли колебания принципиально важным атрибутом активности мозга или это всего лишь эволюционно сложившаяся форма реализации процессов обработки информации? Вряд ли возможно дать сейчас однозначный ответ на этот вопрос.

Колебания естественным образом возникают в процессах управления периодическими движениями, здесь мнения исследователей более или менее единодушны. Что касается других функций мозга, то спектр мнений и нейрофизиологов и специалистов по моделированию простирается от полного игнорирования колебательной активности (например, она рассматривается как эпифеномен, проявляющийся в эксперименте, но информационно не имеющий значения) до придания ей центральной роли в работе практически всех структур мозга. В настоящее время накоплен достаточно большой экспериментальный материал [44, 48, 50, 145, 177, 178], который позволяет с большой уверенностью утверждать, что колебания тесно связаны с различными мыслительными процессами. Хотя еще преждевременно считать, что связь синхронизации колебаний с интеграцией признаков и вниманием является твердо установленным фактом. В настоящее время это лишь перспективная гипотеза, которая находит все большее экспериментальное подтверждение.

Как показывает наш обзор, полученные в последнее время результаты дают довольно полную картину условий возникновения колебаний и их возможной роли в обработке информации мозгом. Достаточно далеко продвинуто исследование синхронизации колебаний и ее роли в реализации интеграции признаков в цельный образ и внимание. В то же время надо признать, что успехи, связанные с прикладными аспектами теории осцилляторных нейронных сетей пока весьма скромные. Число прикладных задач, в которых осцилляторные нейронные сети могли бы успешно конкурировать с традиционными нейронными сетями или другими системами искусственного интеллекта, очень не велико. Это связано как с большей сложностью самого объекта исследования (описание динамического поведения, как правило, намного сложнее описания стационарных состояний), так и с недостаточно ясным пониманием многих нейрофизиологических механизмов, лежащих в основе функционирования мозга.

Кроме того следует заметить, что более сорока лет продолжается спор между представителями физико-математических и нейрофизиологических наук о роли математического моделирования в развитии наук о мозге (см. таблицу). Аргументы каждой из сторон взяты нами из работ [179, 180]. Предмет разногласий важен и имеет принципиальное значение, так как пока отсутствует ответ на вопрос: "Как мыслит человек?" С этого вопроса и начинался наш обзор. Поиск ответа на этот важный вопрос связан с другим вопросом: "Позволит ли компьютерное моделирование в будущем понять — "Как мыслит человек?" — или с помощью компьютерного моделирования интеллектуальной деятельности мозга можно лишь создавать интеллектуальную технику, а для нейрофизиологии оно дает немного".

Таблица. Аргументация сторон в сорокалетнем споре о роли математического моделирования в нейронауках

Тезис	Антитезис
<p>Поскольку материал, на основе которого сделан компьютер, не имеет отношения к вычисляемым им функциям (процедура вычисления зафиксирована лишь в программе), то модель-программа в принципе может воспроизводить информационную работу мозга с любой заданной программистом точностью. Все существующие ограничения и дефекты программ — явление временное, базирующееся на недостаточности наших знаний и неизбежных пока упрощениях.</p>	<p>Программа компьютера может манипулировать лишь с символами. Мозг же работает не с символами, а со смысловыми ситуациями. Элементы сознательного разума обладают семантическим (смысловым) содержанием, обеспечивающим выживание организма. Например, мозг распознает контуры хищника в зашумленной среде и мгновенно выбирает правильную реакцию на его появление; проводит различия между съедобными и несъедобными объектами мира; между половым партнером и другими животными; короче — выбирает смысловое поведение в сложной внешней среде. Машина же оперирует с символами, перекладывая их по определенным правилам из ячейки в ячейку. Это есть синтаксис без семантики.</p>
<p>Утверждение о том, что система "искусственного интеллекта" должна непременно обладать всеми свойствами нашего мозга — абсурдна. Требовать полного соответствия по всем параметрам — все равно, что добиваться от искусственного летательного аппарата (на том основании, что он должен летать) необходимости нести яйца. Нам пока мало известно о том, в чем именно состоит процесс мышления и семантика, поэтому всякая уверенность по поводу того, какие свойства здесь существенны, преждевременна.</p>	<p>Мозг — это прежде всего "биохимическая машина", манипулирующая с молекулами. Именно особые свойства биохимических молекул закладывают основу эффекта сознания, описанную в определенных специфических молекулярных гормонально-рецепторных терминах. Деятельность мозга строится на основе таких понятий, как боль, жажда, радость, возбуждение. Эта деятельность формируется в иерархической системе "снизу вверх" от молекулярного уровня до уровня целостного мозга (рис. 7). Например, чувство жажды, по крайней мере, в некоторых случаях, обусловлено срабатыванием нейронов определенных типов в гипоталамусе, которое, в свою очередь, вызвано действием специфического пептида ангиотензина II.</p>
<p>"Биохимический мозг" совершенно не обязательно должен быть единственной физической системой, способной на мыслительную деятельность. Компьютерные программы, моделирующие мозговые процессы, должны отражать лишь информационный аспект этих процессов. Моделирование не следует смешивать с полным воспроизведением. Самолет летает не потому, что в нем скопирован принцип полета птиц. Хотя можно (если нужно) представить себе компьютерную модель, отражающую воздействие пептидов на гипоталамус, которая будет точна вплоть до каждого синапса.</p>	<p>С таким же успехом мы можем представить себе компьютерное моделирование процесса окисления углеводородов в автомобильном двигателе или пищеварительного процесса в желудке. Модель процессов, протекающих в мозгу, будет ничуть не реальнее моделей, описывающих процессы сгорания топлива или пищеварительные процессы. Нельзя привести автомобиль в движение, моделируя на компьютере окисление бензина, нельзя переварить обед, выполняя программу, моделирующую пищеварение. Моделирование мышления также не произведет нейрофизиологического эффекта мышления.</p>
<p>"Искусственный мозг" может и не пользоваться биохимическими молекулами и достичь того же эффекта. Например, можно создать микропроцессоры (и они уже созданы), которые будут по входу и выходу моделировать работу сетчатки или, например, улитки уха. Они в реальном времени реагируют на реальные сигналы: свет, звук. Такие схемы основаны на известных анатомических и физиологических свойствах сетчатки кошки и ушной улитки сипухи, и их выход по выбранным параметрам сигнала чрезвычайно близок выходам органов, которые они моделируют. В микросхемах не используются никакие нейромедиаторы, следовательно, нейромедиаторы могут и не являться необходимыми элементами для достижения желаемых результатов.</p>	<p>Добиться конкретных, а не абстрактных свойств мозга только за счет выполнения формальной программы операции с символами невозможно. Чтобы такое стало возможным, структура логических элементов должна начинаться с биологически важных молекул. Они могли эволюционно возникнуть случайно, но, раз возникнув, теперь они уже определяют мышление живых систем, так как оно основывается на структурных изменениях именно этих молекул. Любая система другой природы, возможно, и сможет мыслить, но совсем иначе, чем биологическая. Дело не в том, что современные программы делают в воспроизведении процессов мышления первые шаги, они просто находятся на другой дорожке.</p>



Рис. 7. Структурная организация нервной системы в различных иерархических масштабах.

Подобные дискуссии (когда та или иная область знаний делает первые шаги) между представителями разных специальностей весьма характерны, особенно для биофизической науки. Если обратиться к истории биофизики, то можно найти множество примеров подобных споров на заре того или иного научного направления (дискуссия между И.В. Гете и И. Ньютоном о физике цветного зрения, между Л. Гальвани и А. Вольта о "животном электричестве", между К.А. Тимирязевым и П.П. Лазаревым о фотохимии и механизмах фотосинтеза и т.д.). Как правило, в результате исследований последователей и учеников потом выяснялось, что правыми оказывались обе спорящих стороны [181].

С нашей точки зрения, изучение динамики активности мозга будет идти при тесном взаимодействии между экспериментальными нейрофизиологическими исследованиями и построением моделей, согласующихся с полученными экспериментальными данными. Несмотря на указанные выше аргументы, на этом пути мы ожидаем новых открытий, которые со временем приведут к разработке более совершенных систем искусственного интеллекта.

Отметим, что в конце XX века произошла также смена парадигм и в нейрофизиологических науках о мозге. Многие фундаментальные общепринятые принципы нейробиологии были пересмотрены. Один из последних обзоров О.С. Виноградовой так и назывался "Нейронауки конца второго тысячелетия: смена парадигм" [182].

Дальнейшее продуктивное продвижение нейроисследований сегодня невозможно без нейронно-сетевого моделирования, хотя, как было показано в обзоре, на этом пути остается немало сложностей.

5.2. Направления дальнейших исследований

Теория осцилляторных нейронных сетей по сравнению с традиционными подходами к их описанию на основе пороговых элементов [19] имеет свои преимущества и недостатки. Данная теория обеспечивает лучшее соответ-

ствие экспериментальным данным, но математический анализ осцилляторных моделей более труден. Дальнейший прогресс теории осцилляторных нейронных сетей, как мы полагаем, будет связан со следующими направлениями исследований.

1. *Исследование динамики нейронных сетей с переменным внешним сигналом.* В математических терминах это сводится к изучению неавтономных динамических систем. Пример такого подхода содержится в работе [61], где авторы обратили внимание на то, что некоторые аспекты обработки информации в мозге сходны с работой ультракоротковолнового приемника, использующего частотную модуляцию для кодирования входной информации. Другой пример — исследование динамики нейрона ФитцХью–Нагумо под действием периодического входного сигнала — содержится в работе [183].

Изменчивость входных сигналов существенно увеличивает сложность анализа динамических режимов в нейронной сети. Дополнительные трудности создает также необходимость рассматривать эту динамику в условиях изменчивости внутренних параметров сети (таких как величина связей, времен запаздывания сигналов, изменяющихся порогов нейронов и т.д.), что связано с процессами обучения и формирования памяти. Следующие этапы могут быть полезными при разработке этого направления:

- изучение динамики возможных входных сигналов и их фазовых соотношений;
- изучение динамики сети при малой амплитуде вариации входных сигналов;
- изучение динамики сети после короткого периода стимуляции постоянным внешним сигналом.

2. *Многослойные осцилляторные нейронные сети с различной архитектурой связей.* В частности, представляют интерес сети с локальными связями внутри слоев и прямыми и обратными конвергентными связями между слоями. Такая организация связей соответствует структуре связей между колонками коры. Наличие центрального элемента в такой сети облегчает глобальное регулирование обработки информации при сохранении умеренного количества связей. В частности, такие сети с центральным элементом могут быть полезны при моделировании взаимодействия гиппокампа и коры.

3. *Осцилляторные нейронные сети с многочастотными колебаниями.* Частотный диапазон, в котором в силу нейрофизиологических ограничений должны функционировать нейронные сети, сравнительно узок, а из-за низкого разрешения сигналов в частотной области эффективность кодирования сигналов разными частотами невелика.

Имеется две возможности повысить эту эффективность. Первая состоит в том, чтобы использовать пространственно-частотное кодирование, заключающееся в том, что сигналы, закодированные близкими частотами, распределяются по разным частям сети. Этот подход применен в работе [176] при построении модели детекции новизны. Другая возможность состоит в том, чтобы использовать для кодирования информации одновременно несколько частот, что позволяет увеличить размерность пространства кодов.

Как отмечалось выше, теория осцилляторных нейронных сетей, помимо приложений к нейрофизиологии, имеет еще одну важную область приложений —

создание нейронно-сетевых компьютеров (neurocomputing, artificial neural networks), предназначенных для решения технических задач. В настоящее время имеется принципиальная возможность построения искусственных нейронных систем с широким спектром интеллектуальных возможностей. Существенным шагом в этом направлении было бы создание системы из взаимодействующих осцилляторов нейронной сети, которая была бы способна решать проблемы интеграции признаков, внимания, распознавания и запоминания новой информации. Все необходимые компоненты для такой системы уже разработаны. Текущей задачей является отбор среди существующих моделей тех, которые наиболее эффективно могут решать указанные задачи, и разработка принципов взаимодействия этих компонент в целостной системе. Многие аспекты такого взаимодействия уже известны, другие должны быть найдены в процессе дальнейших совместных исследований нейрофизиологов, психологов, математиков и других специалистов по компьютерному моделированию.

Авторы благодарны И.А. Рыбаку и Г.С. Цымбалюку за помощь в подготовке части раздела 3, связанной с моделированием дыхания и движения. Работа Г.Н. Борисюк, Р.М. Борисюка и Я.Б. Казановича была частично поддержана грантом РФФИ 99-04-49112. Работа Р.М. Борисюка и Я.Б. Казановича была поддержана грантом EPSRC (GR/N63888/01). Частично эта работа поддержана также грантом РФФИ для ведущих научных школ (Г.Р. Иваницкий, 00-15-97985).

6. Приложение

6.1. Динамика интегративно-порогового нейрона

Динамика интегративно-порогового нейрона задается следующими соотношениями.

1. Порог:

$$r(t+1) = (r_{\max} - r_{\infty}) \exp[-\alpha_{\text{th}}(t - t_{\text{sp}})] + r_{\infty},$$

где r_{\max} — максимальное значение порога; r_{∞} — асимптотическое значение порога при $t \rightarrow \infty$; α_{th} — скорость падения величины порога; t_{sp} — момент генерации последнего спайка до момента t .

2. Постсинаптический потенциал для входного сигнала на нейрон:

$$PSP^j(t+1) = PSP^j(t) \exp(-\alpha_{\text{PSP}}^j) + a,$$

$$a = \begin{cases} w^j, & \text{если } t_{\text{sp}}^j + \tau^j = t + 1, \\ 0, & \text{в противном случае,} \end{cases}$$

где w^j — сила связи (положительная величина для возбуждающей связи и отрицательная для тормозной); τ^j — временное запаздывание; α_{PSP}^j — скорость затухания постсинаптического потенциала j -го нейрона; t_{sp}^j — момент генерации последнего спайка до момента t для j -го нейрона.

3. Шум:

$$N(t+1) = N(t) \exp(-\alpha_N) + \xi,$$

$$\xi \in \mathbf{N}(0, \sigma),$$

где α_N — скорость затухания шума; ξ — нормально распределенная случайная величина.

4. Мембранный потенциал сомы:

$$V(t+1) = V_{\text{АНР}} \exp[-\alpha_V(t - t_{\text{sp}})],$$

где $V_{\text{АНР}}$ — величина послеспайковой гиперполяризации; α_V — скорость затухания мембранного потенциала сомы; t_{sp} — момент генерации последнего спайка до момента t .

5. Суммарный потенциал:

$$P(t+1) = \sum_j PSP^j(t+1) + N(t+1) + V(t+1) + I_{\text{ext}}(t+1),$$

где I_{ext} — внешний сигнал.

6. Генерация спайка:

если $P(t+1) > r(t+1)$, то $t_{\text{sp}} = t + 1$.

6.2. Осцилляторная модель внимания

Модель внимания формулируется в терминах сети из фазовых осцилляторов. Модель описывается следующими уравнениями:

$$\frac{d\theta_0}{dt} = \omega_0 + \frac{w}{n} \sum_{i=1}^n \sin(\theta_i - \theta_0), \quad (1)$$

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega_i + w \sin(\theta_0 - \theta_i), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (2)$$

где θ_0 — фаза ЦО, θ_i — фазы ПО, ω_0 — собственная частота ЦО, ω_i — собственные частоты ПО, n — число периферических осцилляторов, w — сила связи между осцилляторами, $d\theta_0/dt$ — текущая частота ЦО, $d\theta_i/dt$ — текущие частоты ПО.

Модификация собственной частоты ЦО описывается уравнением

$$\frac{d\omega_0}{dt} = -\gamma \left(\omega_0 - \frac{d\theta_0}{dt} \right), \quad (3)$$

где параметр γ задает скорость адаптации собственной частоты ЦО к его текущей частоте.

Список литературы

1. Иваницкий Г Р, Медвинский А Б, Цыганов М А *УФН* **164** 1041 (1994)
2. Абарбанель Г Д И и др. *УФН* **166** 363 (1996)
3. Чернавский Д С *УФН* **170** 157 (2000)
4. Иваницкий Г Р *Нейроинформатика и мозг* (Сер. Физика, № 6) (М.: Знание, 1991)
5. Ахапкин Ю К и др. *Биотехника — новое направление компьютеризации* (Под ред. Г Р Иваницкого) (М.: Наука, 1990)
6. *Limits of Predictability* (Springer Series in Synergetics, Vol. 60, Ed. Yu A Kravtsov) (Berlin: Springer-Verlag, 1993) p. 45
7. Sturm A K, König P *Biol. Cybern.* **84** 153 (2001)
8. Hodgkin A L, Huxley A F *J. Physiol. (London)* **117** 500 (1952)
9. *Methods in Neuronal Modeling: from Ions to Networks* 2nd ed. (Eds C Koch, I Segev) (Cambridge, Mass.: MIT Press, 1998)
10. Hindmarsh J L, Rose R M *Proc. R. Soc. London Ser. B* **221** 87 (1984)
11. FitzHugh R *Biophys. J.* **1** 445 (1961)
12. Nagumo J S, Arimoto S, Yoshizawa S *Proc. IRE* **50** 2061 (1962)
13. Morris C, Lecar H *Biophys. J.* **35** 193 (1981)
14. Wilson H R, Cowan J D *Biophys. J.* **12** 1 (1972)
15. Borisjuk R M, Kirillov A B *Biol. Cybern.* **66** 319 (1992)
16. Kuramoto Y *Chemical Oscillations, Waves and Turbulence* (Springer Series in Synergetics, Vol. 19) (Berlin: Springer-Verlag, 1984)
17. Hopfield J J *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **79** 2554 (1982)
18. Hopfield J J *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **81** 3088 (1984)

19. *Parallel Distributed Processing: Explorations in the Microstructure of Cognition* Vol. 1, 2 (Eds D E Rumelhart, J L McClelland) (Cambridge, Mass.: MIT Press, 1986)
20. Kryukov V I, in *Neurocomputers and Attention* Vol. 1 *Neurobiology, Synchronisation, and Chaos* (Eds A V Holden, V I Kryukov) (Manchester: Manchester Univ. Press, 1991) p. 319
21. Kazanovich Y B, Borisyuk R M *Biol. Cybern.* **71** 177 (1994)
22. Kazanovich Y B, Borisyuk R M *Neural Networks* **12** 441 (1999)
23. Tononi G, Sporns O, Edelman G M *Cereb. Cortex* **2** 310 (1992)
24. Grossberg S, Raizada R D S *Vision Res.* **40** 1413 (2000)
25. Борисюк Г Н и др. *Матем. моделирование* **4** (1) 3 (1992)
26. *Oscillations in Neural Systems* (Eds D S Levine, V R Brown, V T Shirey) (Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, Publ., 2000)
27. *Time and the Brain* (Conceptual Advances in Brain Research, Vol. 3, Ed. R Miller) (Amsterdam: Harwood Acad., 2000)
28. Ritz R, Sejnowski T J *Curr. Opin. Neurobiol.* **7** 536 (1997)
29. Henry G H et al. *Vision Res.* **13** 1771 (1973)
30. Mainen Z F, Sejnowski T J *Science* **268** 1503 (1995)
31. Bair W, Koch C *Neural Comput.* **8** 1185 (1996)
32. De Ruyter van Steveninck R et al. *Science* **275** 1805 (1997)
33. Softky W R, Koch C J. *Neurosci.* **13** 334 (1993)
34. Shadlen M N, Newsome W T *Curr. Opin. Neurobiol.* **4** 569 (1994)
35. Bugmann G et al. *Neural Comput.* **9** 985 (1997)
36. Manwani A, Koch C *Neural Comput.* **13** 1 (2001)
37. Schneidman E, Freedman B, Segev I *Neural Comput.* **10** 1679 (1998)
38. Nowak L G, Sanchez-Vives M V, McCormick D A *Cereb. Cortex* **7** 487 (1997)
39. Kempter R et al. *Neural Comput.* **10** 1987 (1998)
40. Guckenheimer J et al. *J. Comput. Neurosci.* **4** 257 (1997)
41. Shin J, Koch C, Douglas R *Neural Comput.* **11** 1893 (1999)
42. Liu Y-H, Wang X-J *J. Comput. Neurosci.* **10** 25 (2001)
43. Arbib M A, Érdi P, Szentágothai J *Neural Organization. Structure, Function, and Dynamics* (Cambridge, Mass.: MIT Press, 1998)
44. *Induced Rhythms in the Brain* (Eds E Baésar, T H Bullock) (Boston: Birkhäuser, 1992)
45. Gray C M et al. *Nature* **338** 334 (1989)
46. Eckhorn R et al. *Biol. Cybern.* **60** 121 (1988)
47. Skarda C A, Freeman W J *Behav. Brain Sci.* **10** 161 (1987)
48. Vinogradova O S *Prog. Neurobiol.* **45** 523 (1995)
49. Castelo-Branco M, Neuenschwander S, Singer W *J. Neurosci.* **18** 6395 (1998)
50. *Temporal Coding in the Brain* (Eds G Buzsáki et al.) (Berlin: Springer-Verlag, 1994)
51. Singer W, in *Large-Scale Neuronal Theories of the Brain* (Eds C Koch, J L Davis) (Cambridge: MIT Press, 1994) p. 201
52. Singer W *Neuron* **24** 49 (1999)
53. Fujii H et al. *Neural Networks* **9** 1303 (1996)
54. Tateno K, Hayashi H, Ishizuka S *Neural Networks* **11** 985 (1998)
55. Liley D T J et al. *Network: Comput. Neural Syst.* **10** 79 (1999)
56. Booth V, Bose A J. *Neurophysiol.* **85** 2432 (2001)
57. Jefferys J G R, Traub R D, Whittington M A *Trends Neurosci.* **19** 202 (1996)
58. Ermentrout G B, Kopell N *J. Math. Biol.* **29** 195 (1991)
59. Cymbalyuk G S, Nikolaev E V, Borisyuk R M *Biol. Cybern.* **71** 153 (1994)
60. Hansel D, Mato G, Meunier C *Europhys. Lett.* **23** 367 (1993)
61. Hoppensteadt F C, Izhikevich E M *Weakly Connected Neural Networks* (New York: Springer, 1997)
62. Izhikevich E M *Int. J. Bifurcat. Chaos* **10** 1171 (2000)
63. Borisyuk G N et al. *Bull. Math. Biol.* **57** 809 (1995)
64. Иваницкий Г Р и др. *Биофизика* **36** 358 (1991)
65. Kawato M, Sokabe M, Suzuki R *Biol. Cybern.* **34** 81 (1979)
66. Kopell N, Somers D *J. Math. Biol.* **33** 261 (1995)
67. Chow C C, Kopell N *Neural Comput.* **12** 1643 (2000)
68. Gerstner W, van Hemmen J L *Network: Comput. Neural Syst.* **3** 139 (1992)
69. Gerstner W *Phys. Rev. E* **51** 738 (1995)
70. Chow C C *Physica D* **118** 343 (1998)
71. Bressloff P C *J. Comput. Neurosci.* **6** 237 (1999)
72. Crook S M, Ermentrout G B, Bower J M *Neural Comput.* **10** 837 (1998)
73. Jones S R et al. *J. Comput. Neurosci.* **9** 271 (2000)
74. Campbell S A, in *Differential Equations with Applications to Biology* (Fields Institute Communications, Vol. 21, Eds S Ruan, G S K Wolkowicz, J Wu) (Providence, RI: American Mathematical Society, 1999) p. 65
75. Борисюк Р М, Лузянина Т Б (2000) (неопубликованный результат)
76. Kopell N, Ermentrout G B *SIAM J. Appl. Math.* **50** 1014 (1990)
77. Fohlmeister C et al. *Neural Comput.* **7** 905 (1995)
78. Horn D, Opher I *Neural Comput.* **9** 1677 (1997)
79. Rinzel J et al. *Science* **279** 1351 (1998)
80. Golomb D, Ermentrout G *Network: Comput. Neural Syst.* **11** 221 (2000)
81. Gerstner W, van Hemmen J L, Cowan J D *Neural Comput.* **8** 1653 (1996)
82. Brunel N *J. Comput. Neurosci.* **8** 183 (2000)
83. Rubin J, Terman D *Neural Comput.* **12** 597 (2000)
84. Senn W et al. *Neural Comput.* **10** 1251 (1998)
85. Wang X-J, Rinzel J *Neural Comput.* **4** 84 (1992)
86. Wang X-J, Rinzel J *Neurosci.* **53** 899 (1993)
87. van Vreeswijk C, Abbott L F, Ermentrout G B *J. Comput. Neurosci.* **1** 313 (1994)
88. Whittington M A, Traub R D, Jefferys J G R *Nature* **373** 612 (1995)
89. Rowat P F, Selverston A J. *Comput. Neurosci.* **4** 103 (1997)
90. White J A et al. *J. Comput. Neurosci.* **5** 5 (1998)
91. Chow C C et al. *J. Comput. Neurosci.* **5** 407 (1998)
92. Tiesinga P H E, José J V *Network: Comput. Neural Syst.* **11** 1 (2000)
93. Neltner L et al. *Neural Comput.* **12** 1607 (2000)
94. Golomb D, Hansel D *Neural Comput.* **12** 1095 (2000)
95. Ermentrout B, Kopell N *Neural Comput.* **6** 225 (1994)
96. Nishii J *Neural Networks* **11** 249 (1999)
97. Nishii J *Network: Comput. Neural Syst.* **10** 213 (1999)
98. Borisyuk R et al. *Network: Comput. Neural Syst.* **12** 1 (2001)
99. Balis U J et al. *Biol. Cybern.* **70** 311 (1994)
100. Botros S M, Bruce E N *Biol. Cybern.* **63** 143 (1990)
101. Duffin J A, Ezure K, Lipski J *News Physiol. Sci.* **10** 133 (1995)
102. Gottschalk A et al. *Neural Comput.* **6** 56 (1994)
103. Lindsey B G et al. *Resp. Physiol.* **122** 183 (2000)
104. Rybak I A, Paton J F R, Schwaber J S J. *Neurophysiol.* **77** 1994 (1997)
105. Rybak I A, Paton J F R, Schwaber J S J. *Neurophysiol.* **77** 2007 (1997)
106. Rybak I A, Paton J F R, Schwaber J S J. *Neurophysiol.* **77** 2027 (1997)
107. Butera R J (Jr), Rinzel J, Smith J C J. *Neurophysiol.* **82** 382 (1999)
108. Butera R J (Jr), Rinzel J, Smith J C J. *Neurophysiol.* **82** 398 (1999)
109. Smith J C et al., in *Ventral Brainstem Mechanisms and Control of Respiration and Blood Pressure* (Lung Biology in Health and Disease, Vol. 82, Eds C O Trueth et al.) (New York: M. Dekker, 1995) p. 463
110. Smith J C et al. *Resp. Physiol.* **122** 131 (2000)
111. Rybak I A, St.-John W M, Paton J F R, in *Frontiers in Modeling and Control of Breathing: Integration at Molecular, Cellular, and Systems Levels* (Adv. in Experimental Medicine and Biology, Vol. 499, Eds S-C Poon, H Kazemi) (New York: Kluwer Acad./Plenum Publ., 2001) p. 159
112. Collins J J, Stewart I N *J. Math. Biol.* **30** 827 (1992)
113. Collins J J, Stewart I N *J. Nonlinear Sci.* **3** 349 (1993)
114. Pribe C, Grossberg S, Cohen M A *Biol. Cybern.* **77** 141 (1997)
115. Ito S et al. *Biol. Cybern.* **78** 337 (1998)
116. Chiel H J, Beer R D, Gallagher J C J. *Comput. Neurosci.* **7** 99 (1999)
117. Beer R D, Chiel H J, Gallagher J C J. *Comput. Neurosci.* **7** 119 (1999)
118. Golubinsky M et al. *Nature* **401** 693 (1999)
119. Marder E, Calabrese R L *Physiol. Rev.* **76** 687 (1996)
120. Grossberg S, Pribe C, Cohen M A *Biol. Cybern.* **77** 131 (1997)
121. Ellias S A, Grossberg S *Biol. Cybern.* **20** 69 (1975)
122. Kelso J A S *Am. J. Physiol. Reg. Integ. Com.* **15** R1000 (1984)
123. Williams T L et al. *J. Neurophysiol.* **64** 862 (1990)
124. Sigvardt K A *Semin. Neurosci.* **5** 3 (1993)
125. Sigvardt K A, Williams T L *J. Neurophysiol.* **76** 4094 (1996)
126. Williams T L, Bowtell G J. *Comput. Neurosci.* **4** 47 (1997)
127. Kotaleski J H, Grillner S, Lansner A *Biol. Cybern.* **81** 317 (1999)
128. Kotaleski J H, Lansner A, Grillner S *Biol. Cybern.* **81** 299 (1999)
129. Grillner S et al. *Brain Res.* **886** 224 (2000)

130. Burgess N, Recce M, O'Keefe J *Neural Networks* **7** 1065 (1994)
131. Jensen O, Lisman J *Learn. Memory* **3** 279 (1996)
132. Lisman J E *Neuron* **22** 233 (1999)
133. Tsodyks M V et al. *Hippocampus* **6** 271 (1996)
134. Wallenstein G V, Hasselmo M E *J. Neurophysiol.* **78** 393 (1997)
135. Gerstner W, Abbott L F *J. Comput. Neurosci.* **4** 79 (1997)
136. Kamondi A et al. *Hippocampus* **8** 244 (1998)
137. Burgess N et al. *Biol. Cybern.* **83** 301 (2000)
138. Bose A, Booth V, Recce M *J. Comput. Neurosci.* **9** 5 (2000)
139. Denham M J, Borisjuk R M *Hippocampus* **10** 698 (2000)
140. Borisjuk R, Hoppensteadt F *Biol. Cybern.* **81** 359 (1999)
141. Treisman A, Sato S *J. Exp. Psychol.* **16** 459 (1990)
142. Logan G D *Am. J. Psychol.* **105** 317 (1992)
143. Damasio A R *Neural Comput.* **1** 123 (1989)
144. Zeki S, Shipp S *Nature* **335** 311 (1988)
145. "Reviews on the binding problem" *Neuron* **24** 7 (1999)
146. von der Malsburg C "The correlation theory of brain function", Internal Report 81-2 (Göttingen: Max-Planck-Institute for Biophysical Chemistry, 1981); Reprinted in *Models of Neural Networks II* (Eds E Domany, J L van Hemmen, K Schulten) (Berlin: Springer, 1994) p. 95
147. Crick F, Koch C *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* **55** 953 (1990)
148. Molotchnikoff S, Shumikhina S *Vision Res.* **36** 2037 (1996)
149. Munk M H J et al. *Science* **272** 271 (1996)
150. Sporns O, Tononi G, Edelman G M *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **88** 129 (1991)
151. Schillen T B, König P *Biol. Cybern.* **70** 397 (1994)
152. Sporns O, Tononi G, Edelman G M *Neural Networks* **13** 909 (2000)
153. Shimizu H et al., in *Complex Systems — Operational Approaches in Neurobiology, Physics, and Computers: Proc. of the Intern. Symp. on Synergetics at Schloss Elman, 1985* (Springer Series in Synergetics, Vol. 31, Ed. H Haken) (Berlin: Springer-Verlag, 1985) p. 225
154. Li Z *Neural Comput.* **10** 903 (1998)
155. Verschure P F M J, König P *Neural Comput.* **11** 1113 (1999)
156. Борисюк Р М, Борисюк Г Н, Казанович Я Б *Биологические мембраны* **14** 614 (1997)
157. Borisjuk G N et al., in *Oscillations in Neural Systems* (Eds D S Levine, V R Brown, V T Shirey) (Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, Publ., 2000) p. 261
158. Wang D L *Neural Comput.* **12** 131 (2000)
159. Ritz R, Gerstner W, van Hemmen J L, in *Models of Neural Networks II* (Eds E Domany, J L van Hemmen, K Schulten) (Berlin: Springer, 1994) p. 177
160. Ritz R et al. *Biol. Cybern.* **71** 349 (1994)
161. Deco G, Schurmann B *Neural Comput.* **11** 919 (1999)
162. Unnikrishnan K P, Venugopal K P *Neural Comput.* **6** 469 (1994)
163. Horn D, Sagi D, Usher M *Neural Comput.* **3** 510 (1991)
164. von der Malsburg C, Buhmann J *Biol. Cybern.* **67** 233 (1992)
165. Wang D, Terman D *IEEE Trans. Neural Networks* **6** 283 (1995)
166. Wang D, Terman D *Neural Comput.* **9** 805 (1997)
167. Wang D L *Neural Networks* **12** 579 (1999)
168. von der Malsburg C, Schneider W *Biol. Cybern.* **54** 29 (1986)
169. Treisman A, Gelade G *Cognitive Psychol.* **12** 97 (1980)
170. Schuster H G, Wagner P *Biol. Cybern.* **64** 83 (1990)
171. Hoppensteadt F C *An Introduction to the Mathematics of Neurons: Modeling in the Frequency Domain* 2nd ed. (Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997)
172. Horowitz T S, Wolfe J M *Nature* **394** 575 (1998)
173. Ухтомский А А *Избранные труды* (Под ред. Е М Кренца) (Л.: Наука, 1978) с. 177
174. Thatcher R W, John E R *Functional Neuroscience Vol. 1 Foundations of Cognitive Processes* (Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, 1977)
175. Torras C *IEEE Trans. Syst. Man Cyb. SMC-16* 680 (1986)
176. Borisjuk G, Borisjuk R, Kazanovich Y, in *Emergent Neural Computational Architectures Based on Neuroscience* (Eds S Wermter, J Austin, D Willshaw) (Berlin: Springer-Verlag, 2001) p. 237
177. Basar E *Brain Function and Oscillations Vol. 1 Brain Oscillations. Principles and Approaches* (Berlin: Springer, 1998)
178. Basar E *Brain Function and Oscillations Vol. 2 Integrative Brain Functions. Neurophysiology and Cognitive Processes* (Berlin: Springer, 1998)
179. Searle J R "Is the brain's mind a computer program?" *Sci. Am.* **262** (1) 26 (1990) [Сирл Дж "Разум мозга — компьютерная программа?" *В мире науки* (3) 7 (1990)]
180. Churchland P M, Churchland P S "Could a machine think?" *Sci. Am.* **262** (1) 32 (1990) [Черчленд П М, Черчленд П С "Может ли машина мыслить?" *В мире науки* (3) 14 (1990)]
181. Иваницкий Г Р *Мир глазами биофизика* (М: Педагогика, 1985) с. 4–16
182. Виноградова О С *Журн. высшей нервной деятельности* **50** 743 (2000)
183. Yoshino K et al. *Phys. Rev. E* **59** 956 (1999)

Models of neuron dynamics in brain information processing — the developments of "the decade"

G.N. Borisjuk, R.M. Borisjuk

*Institute for Mathematical Problems in Biology, Russian Academy of Sciences,
142290 Pushchino, Moscow Region, Russian Federation
School of Computing, University of Plymouth, Plymouth, PL4 8AA, UK
Tel. (44) (1752) 23-26 19. Fax (44) (1752) 23-25 40
E-mail: borisyuk@soc.plym.ac.uk*

Ya.B. Kazanovich

*Institute for Mathematical Problems in Biology, Russian Academy of Sciences,
142290 Pushchino, Moscow Region, Russian Federation
Tel. (7-0967) 73-37 13. Fax (7-0967) 79-05 70
E-mail: kazanovich@impb.psn.ru*

G.R. Ivanitskiĭ

*Institute for Theoretical & Experimental Biophysics, Russian Academy of Sciences,
142290 Pushchino, Moscow Region, Russian Federation
Tel. (7-095) 923-96 68; (7-095) 923-74 67 (ext. 243)
Fax (7-0967) 79-05 53
E-mail: ivanitsky@venus.iteb.serpukhov.su*

The neuron-network models of the last decade are discussed which have been developed to represent the spacetime patterns of neuron activity as detected in different brain structures, and particularly to test hypotheses concerning the role of synchronization and time and phase relations in the processing of information by the brain. Models of the temporal structure of impulse sequences, neuron dynamics models, and oscillatory models of attention and feature-integration in the image are discussed.

PACS numbers: 87.18.Su, 87.19.Dd, 87.19.La
Bibliography — 183 references

Received 13 November 2001, revised 25 January 2002