

## МЕХАНИЗМЫ ФАЗОВОЙ СИНХРОНИЗАЦИИ В НЕЙРОННЫХ СЕТЯХ С ЧЕТНЫМ ЦИКЛИЧЕСКИМ ТОРМОЖЕНИЕМ

© 2016 г. З.С. Харьбина

Академия биологии и биотехнологии им. Д. И. Ивановского, Южный Федеральный университет, 344090, Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1

E-mail: har\_zs@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.11.15 г.

Исследованы механизмы синхронизации в математической модели нейродинамики навигационного поведения, основанной на сетях с четным циклическим торможением. В качестве факторов, влияющих на синхронную активность информационных модулей сети, выделены веса межмодульных связей, время рассмотрения активности сети, амплитуда, длительность и время поступления входных сигналов.

*Ключевые слова:* гиппокампальная формация, решетчатые клетки, фазовое кодирование, фазовая синхронизация, тета-ритм, гамма-ритм.

Большой интерес к нейродинамическим основам навигационного поведения вызван вручением Нобелевской премии по физиологии и медицине в 2014 году Дж. О'Кифи и супругам Мозер за открытие и исследование «клеток места» (place cells) [1] и «решетчатых клеток» (grid cells) [2], проявляющих высоколокализованную в пространстве активность. Поля активности клеток места, или «поля места» (place fields), – это небольшие перекрывающиеся области, на которые разбивается окружающее пространство. Разные нейроны активируются в разных положениях, так что каждое положение связано с активностью конкретной группы нейронов, или ансамбля. В отличие от клеток места, решетчатые клетки активируются во множестве положений в пространстве, образующих гексагональную решетку.

В гиппокампальной формации были обнаружены и другие типы нейронов, участвующих в навигационном поведении животных: «клетки направления головы» (head direction cells) [3], «граничные клетки» (border cells и boundary vector cells) [4,5], «клетки пространственного обзора» (spatial view cells) [6], «клетки времени» (time cells) [7], «клетки скорости» (speed cells) [8] и др. Механизмы генерации паттернов активности этих клеток и их взаимодействия в процессе навигации не выяснены в полной мере.

В основу большинства ранних моделей гиппокампальной формации кладется один из двух принципов: интерференция подпороговых колебаний мембранного потенциала [9–13] или аттракторная сетевая динамика [14–18]. На кле-

точном уровне осцилляторная интерференция может самостоятельно приводить к тому, что клетки будут активироваться в отдельных областях пространства или решеткоподобным образом. Но, тем не менее, аттракторная динамика может быть необходимой для поддержания стабильности в системе и для коррекции ошибок, налагаемых временным шумом в осцилляциях [см. 19]. В связи с этим широкое распространение получили комбинированные модели [20–22].

Данная работа посвящена исследованию механизмов синхронизированной активности нейронов в ранее опубликованной комбинированной модели нейродинамики навигационного поведения, основанной на сетях с четным циклическим торможением (ЕСІ-сетях) [23–25].

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основой рассматриваемой в работе модели нейродинамики навигационного поведения является нейронная сеть с четным циклическим торможением, состоящая из осцилляторных модулей, соединенных слабыми тормозными связями (рис. 1). Каждый модуль в свою очередь состоит из двух нейронов, *аналогового* и *осцилляторного*, объединенных сильными тормозными связями. Полное описание математической модели сетей с четным циклическим торможением можно найти в ранее опубликованных работах [23–26].

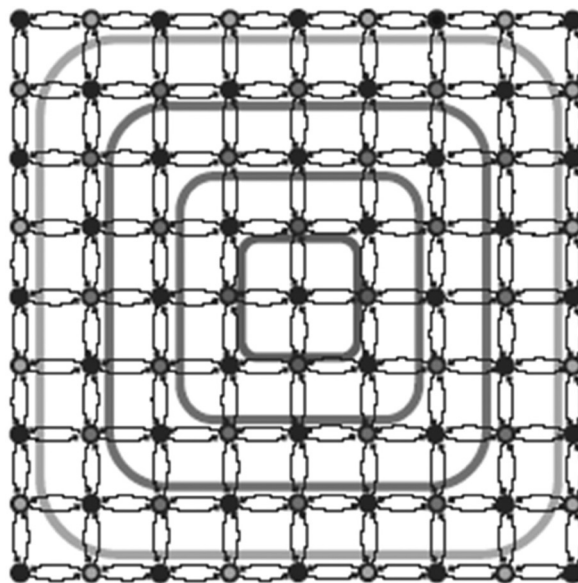
Динамика сетей с четным циклическим торможением описывается следующей системой нелинейных дифференциальных уравнений:

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

где  $N$  – количество нейронов,  $a_{ij}$  – веса сети,  $S_i(t)$  – входной сигнал,  $x_i$  – мембранный потенциал  $i$ -го нейрона,  $z_i$  – степень адаптации нейрона,  $p_i$  – порог нейрона,  $b_i$  – параметр адаптации нейрона,  $k$  – коэффициент усиления,  $T_i$ ,  $\tau_i$  – временные параметры сети,  $y_i$  – выходная активность нейрона,  $S_0$  – постоянный вход нейрона.

В зависимости от параметров в ЕСИ-сети может быть получено множество режимов активности: непрерывный, модулированный, пачечный, хаотический и другие (рис. 2). Из всех возможных режимов наибольший интерес представляет двухчастотный режим (медленноволновой ритм, перемежаемый высокочастотными пачками осцилляций). В дальнейшем в вычислительных экспериментах используются параметры, при которых период генерации пачек составляет порядка 100 усл. ед. времени, а их длительность – порядка 10 усл. ед. Если принять, что этот период соответствует периоду тета-активности (130–250 мс), то частота активности во время пачек будет относиться к гамма-диапазону. В модели взаимодействие тета- и гамма-частотных ритмов, наблюдаемое в гиппокампе млекопитающих [27,28], рассматривается в качестве основы пространственно-модулированной активности специализированных клеток гиппокампальной формации.

ЕСИ-сеть осуществляет популяционное кодирование паттернов входных сигналов. Энергия входных сигналов приводит к фазовым смещениям пачек быстрых осцилляций кодирующих *информационных* модулей сети относительно пачек некодирующей системы *референтных* модулей. В экспериментах используются два типа входов: общий для всех информационных модулей *контекстный* вход и подаваемый в следующем цикле (в контексте модели – тета-цикле) после контекстного *информационный* вход, специфический для каждого информационного модуля. На один модуль может поступать несколько информационных входов. В

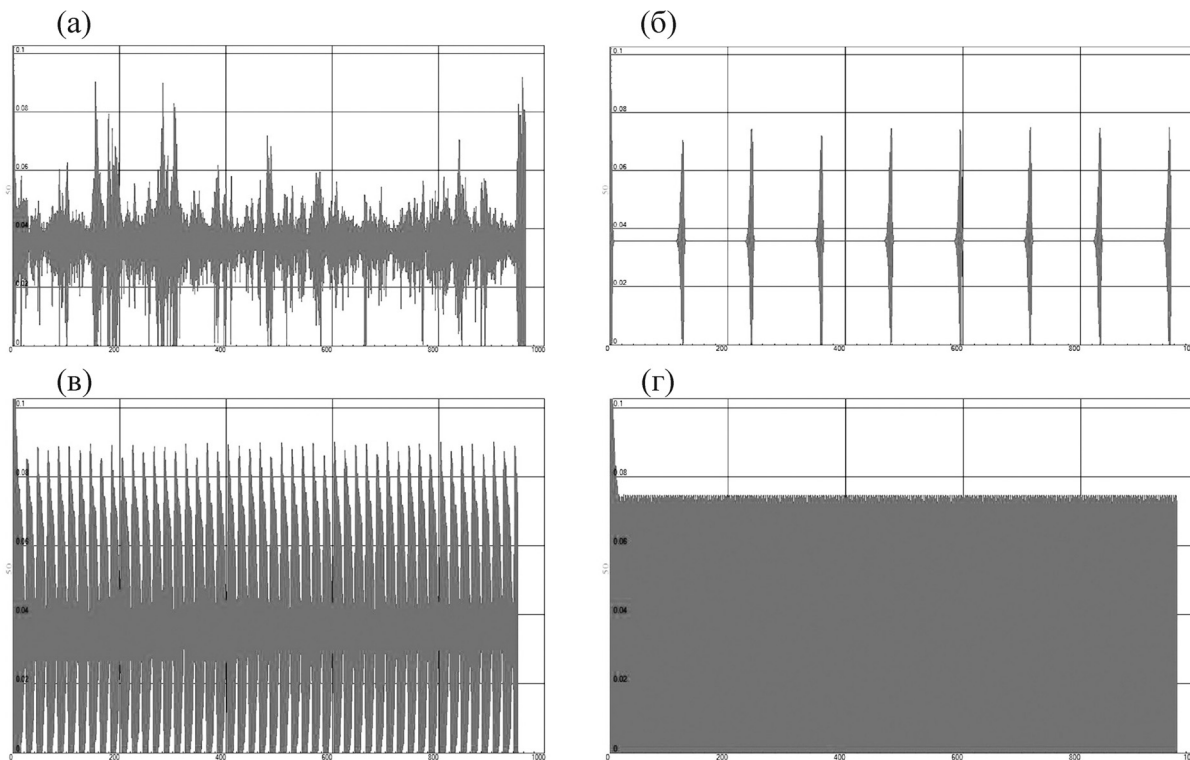


**Рис. 1.** Четырехслойная ЕСИ-сеть. Количество выделенных серым цветом концентрических колец связано с размерностью сети. Нейроны каждого кольца, чередуясь, образуют *референтную* (зачерненные кружки) и *информационную* системы (серые кружки). Осцилляторные модули объединены в сеть посредством тормозных связей. Событийные паттерны сигналов поступают на возбуждающие входы информационных модулей. Кроме того, все нейроны получают постоянный возбуждающий приток.

этом случае будем говорить, что на входы сети поступило несколько событий. Время генерации быстрых осцилляций (в контексте модели – гамма-осцилляций) фиксируется в тета-цикле, следующем после подачи последнего события, *референтном тета-цикле*. Далее в сети происходит сброс. Эксперимент повторяется при увеличенном значении контекстного входа. Приведенные ниже результаты были получены при времени подачи контекстного входа, равном 268–273, амплитуде контекстного входа  $8 \cdot 10^{-4}$  –  $16 \cdot 10^{-4}$  шаг приращения контекстного входа составлял  $10^{-5}$ .

Физический смысл контекстного входа – сигналы линейной скорости движения, информационного – угловой. Увеличение контекстного входа соответствует повышению уровня мембранного потенциала нейронов в процессе движения. Модуляция активности нейронов скоростью движения – это основное требование для всех осцилляторно-интерференционных модулей (см. работу [9]).

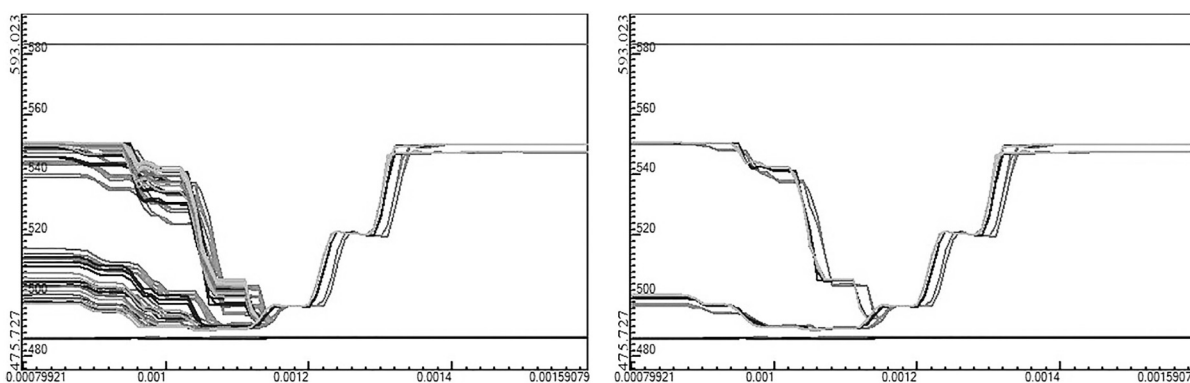
Совокупность всех смещений, рассмотренных в одном тета-цикле (референтном тета-цикле), при разных значениях контекстного входа графически отображается в виде кривых фазовых ответов (рис. 3), отражающих поведение



**Рис. 2.** Режимы активности осцилляторных модулей сети при различных параметрах. По горизонтали: время в условных единицах. По вертикали: мембранный потенциал в условных единицах. Сильные связи  $\alpha_{ij} = 2,27$ , слабые связи  $\alpha_{ij} = 0,001$ . (а) – Параметры аналогового нейрона:  $S_0 = 0,083$ ,  $\tau_w = 0,01$ ,  $T = 0,004$ ,  $b = 10$ ,  $p = 0$ ; осцилляторного:  $S_0 = 1$ ,  $\tau_w = 0,5$ ,  $T = 0,8$ ,  $b = 27$ ,  $p = 0$ . (б) – Параметры аналогового нейрона:  $S_0 = 0,082$ ,  $\tau_w = 0,01$ ,  $T = 30$ ,  $b = 10$ ,  $p = 0$ ; осцилляторного  $S_0 = 1$ ,  $\tau_w = 0,5$ ,  $T = 0,8$ ,  $b = 27$ ,  $p = 0$ . (в) – Параметры аналогового нейрона:  $S_0 = 0,23$ ,  $\tau_w = 0,01$ ,  $T = 30$ ,  $b = 10$ ,  $p = 0$ ; осцилляторного  $S_0 = 1$ ,  $\tau_w = 0,5$ ,  $T = 0,8$ ,  $b = 27$ ,  $p = 0$ . (г) – Параметры аналогового нейрона:  $S_0 = 0,24$ ,  $\tau_w = 0,01$ ,  $T = 30$ ,  $b = 10$ ,  $p = 0$ ; осцилляторного  $S_0 = 1$ ,  $\tau_w = 0,5$ ,  $T = 0,8$ ,  $b = 27$ ,  $p = 0$ .

информационных модулей в ответ на один и тот же стимул при различных состояниях сети,

определяемых нарастающим от эксперимента к эксперименту контекстным входом.



**Рис. 3.** Кривые фазовых ответов информационных модулей ECI-сети в случае одновременного поступления сигналов внутри кластеров. Информационным модулям разных колец соответствуют разные оттенки серого цвета. По горизонтали: амплитуда контекстного входа. По вертикали: время генерации гамма-пачки. Горизонтальные линии соответствуют активности референтных модулей. Время подачи CW-паттерна равно 351–354, убывающий паттерн с градиентом  $4 \cdot 10^{-6}$  и максимальной амплитудой 0,00369 (слева), паттерн с постоянной амплитудой (справа). Время подачи CCW-паттерна равно 449–452, убывающий паттерн с градиентом  $4 \cdot 10^{-6}$  и максимальной амплитудой 0,00379 (слева), паттерн с постоянной амплитудой (справа). Эксперименты 5k242dexр-2015-1.nex и 5k242dexр-2015-1a.nex соответственно.

Будем говорить, что мы наблюдаем синхронную активность  $i$ -го и  $j$ -го осцилляторных модулей на определенном участке фазовых кривых (определяемом контекстным входом), если соотношение фаз этих модулей относительно референтных модулей в референтном тета-цикле постоянно для всех значений контекстного входа в пределах этого участка (строгая фазовая синхронизация):

$$|\varphi_i(S_k) - \varphi_j(S_k)| = \text{const.}$$

В рассмотренных ниже экспериментах для получения устойчивой синхронизации эта константа ограничена половиной периода высокочастотных осцилляций.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Ранее было показано образование в ЕСИ-сети ансамблей пропорционального кодирования, характерной особенностью которых является временная синхронизация активности [23]. Разность фаз осцилляторных модулей, входящих в один ансамбль, пропорциональна разности амплитуд поданного на них информационного входа. Это свойство позволяет выделить две конкурирующие популяции клеток, чувствительных к поворотам по и против часовой стрелки (CW- и CCW-кластеров), взаимодействие которых определяет навигационное поведение. Ключевым для определения результата такого взаимодействия является синхронная активность модулей, входящих в состав данных кластеров. Поэтому центральным вопросом для определения в дальнейшем целенаправленного поведения является исследование механизмов синхронизации в ЕСИ-сетях.

Феномен синхронной активности внутри отдельных ансамблей связан с существованием слабых тормозных связей между осцилляторными модулями сети. На рис. 4 приведены кривые фазовых ответов для разных значений межмодульных связей.

В случае малых значений межмодульных связей динамика информационных модулей определяется исключительно входными сигналами. Усиление связей приводит к выделению отдельных групп, для которых характерна синхронная активность. Попадание информационных модулей в тот или иной ансамбль определяется его положением относительно диагональных осей ЕСИ-сети. Количество ансамблей, степень различия активности модулей, входящих в состав разных ансамблей, будет расти с усилением связей. Однако существенное увеличение межмодульных связей приведет к вырождению ансамблевой организации. Сильные ре-

куррентные тормозные взаимодействия приведут к фазовой синхронизации всех информационных модулей сети и отсутствию чувствительности к амплитуде входных сигналов, что делает невозможным их эффективное кодирование. Дальнейшие эксперименты проводятся при фиксированном значении межмодульных связей  $\alpha_{ij} = 0,001$ .

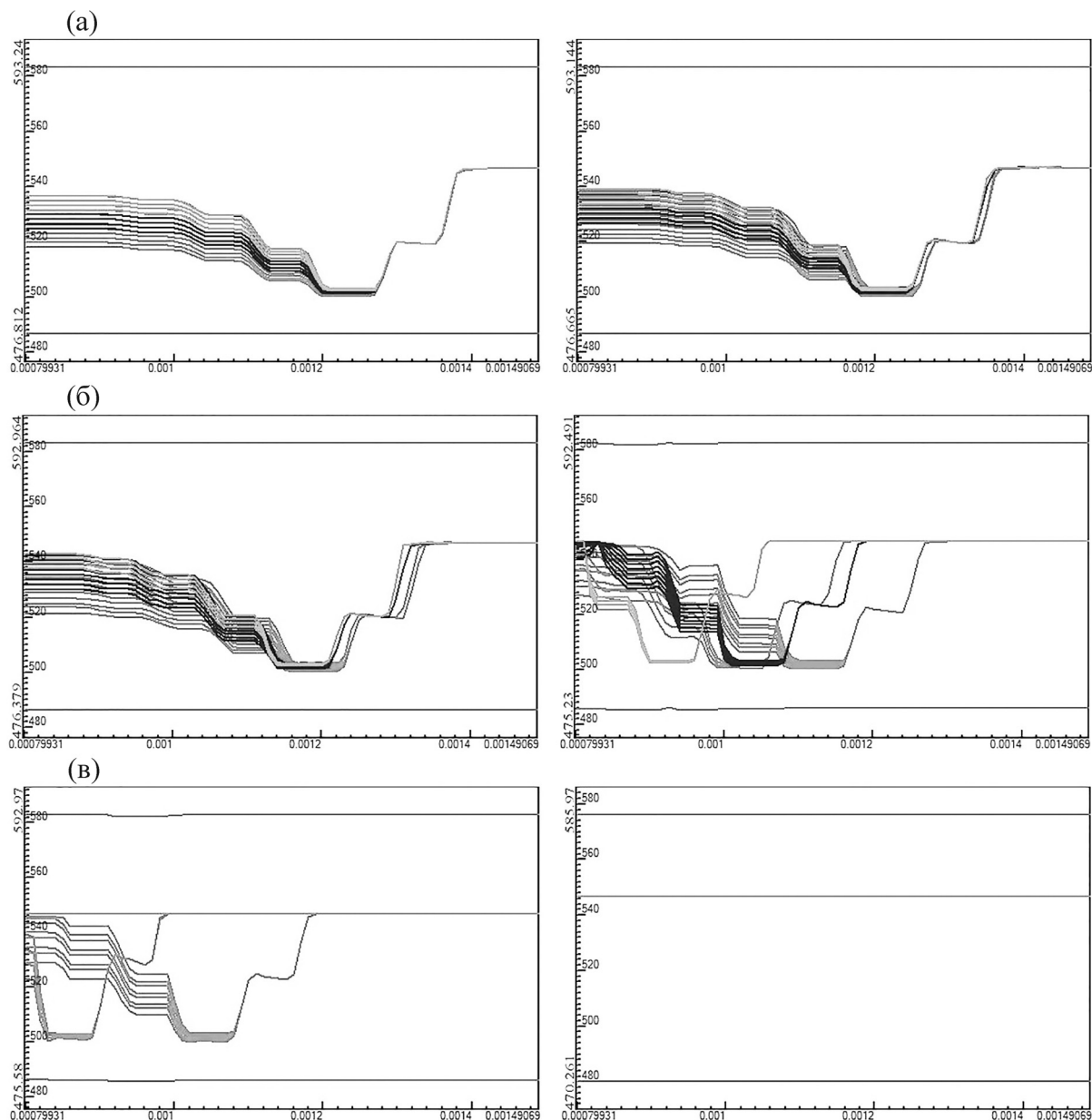
Количество ансамблей зависит также от выбора референтного тета-цикла. Оно возрастает с увеличением времени рассмотрения активности сети, что наглядно видно на рис. 5.

Различие в амплитуде сигналов, поступающих на входы сети, приводит к формированию фазового разнообразия в ответах информационных модулей при малом значении контекстного входа (см. рис. 3, справа). Даже при использовании сигналов одинаковой амплитуды синхронная активность характерна только для информационных модулей внутри отдельных ансамблей (рис. 3, слева). Однако при увеличении контекстного входа происходит синхронизация информационных модулей разных ансамблей. Участки синхронизации проявляются в виде ступенек локальной фазовой когерентности, соответствующих аттракторным состояниям сети.

Увеличение энергии входных воздействий может приводить к синхронизированной активности при малых значениях контекстного входа, вне этих ступенек. Это достигается увеличением амплитуды сигналов, либо увеличением их длительности. Также подобного эффекта можно добиться при последовательной подаче на входы сети двух или более событийных паттернов, разделенных небольшим временным интервалом (рис. 6а–в, слева).

При выбранных параметрах ЕСИ-сетей характерной особенностью ритма осцилляторных модулей является наличие чувствительной временной зоны перед генерацией эндогенных паттерных осцилляций. В этой зоне входные сигналы малой энергии способны вызвать существенный сдвиг ритма и привести к синхронизации активности информационных модулей сети (рис. 6г, слева).

Приведенные выше результаты получены в случае единовременного поступления сенсорных сигналов на входы всех информационных модулей, входящих в состав CW- и CCW-кластеров. Если время подачи сигналов варьируется, то при перечисленных выше условиях синхронизации внутри кластеров не происходит не только при малых, но и при больших значениях контекстного входа (рис. 6, справа).



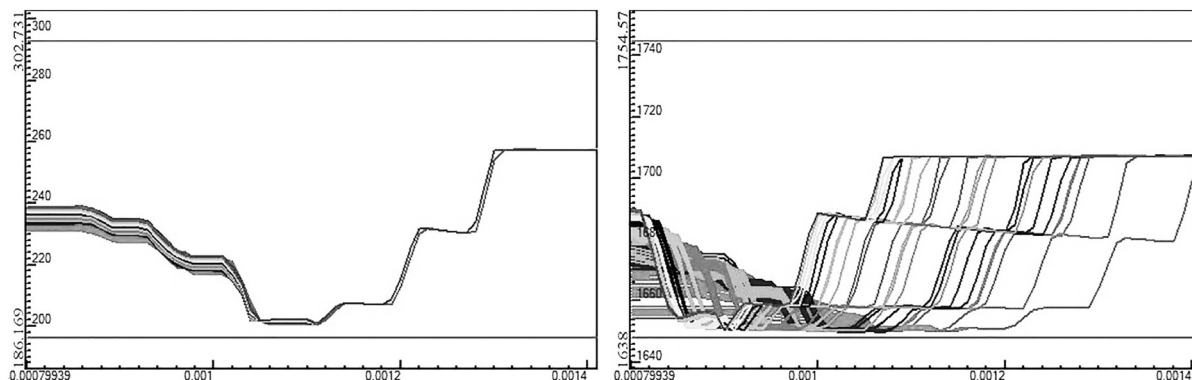
**Рис. 4.** Влияние межмодульных связей на фазовые представления. Информационным модулям разных колец соответствуют разные оттенки серого цвета. По горизонтали: амплитуда контекстного входа. По вертикали: время генерации гамма-пачки. Горизонтальные линии соответствуют активности референтных модулей. Слева направо  $\alpha_{ij} = 0,0001, 0,0005$  (а);  $0,001, 0,005$  (б);  $0,01, 0,1$  (в). Значения контекстного входа равны  $0,0008-0,0015$ , время включения  $268-273$ , градиент информационного входа  $- 0,00689-0,0078$ , время включения  $351-352$ . Эксперименты `3k2fexp2013-wcv-0.0001.nex`, `3k2fexp2013-wcv-0.0005.nex`, `3k2fexp2013-wcv-0.001.nex`, `3k2fexp2013-wcv-0.005.nex`, `3k2fexp2013-wcv-0.01.nex`, `3k2fexp2013-wcv-0.1.nex` соответственно.

Исключением является лишь одна ступенька локальной фазовой когерентности.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Ритмическая активность нейронов и ее синхронизация играет первостепенную роль в процессах обработки информации различными системами мозга, от связывания разных зритель-

ных черт в единый зрительный образ, координации мышечных сокращений до дыхательного ритма. Не является исключением и гиппокампальная формация, отвечающая за эпизодическую память и пространственное поведение. К примеру, было показано, что во время принятия решения о направлении движения в Т-образном водяном лабиринте отмечается усиление тета-фазовой синхронизации между префронтальной



**Рис. 5.** Кривые фазовых ответов, полученные при интегрировании входных сигналов в течение 3 (слева) и 18 (справа) тета-циклов. Информационным модулям разных колец соответствуют разные оттенки серого цвета. По горизонтали: амплитуда контекстного входа. По вертикали: время генерации гамма-пачки. Горизонтальные линии соответствуют активности референтных модулей. Значения контекстного входа равны 0,0008–0,0014, время включения 74–79 (слева), 1530–1535 (справа). Эксперименты 9k169df1exp2011.nex и 9k169df16exp2011.nex соответственно.

корой и гиппокампом [29] и гамма-синхронизации между гиппокампальными областями СА1 и СА3 [30].

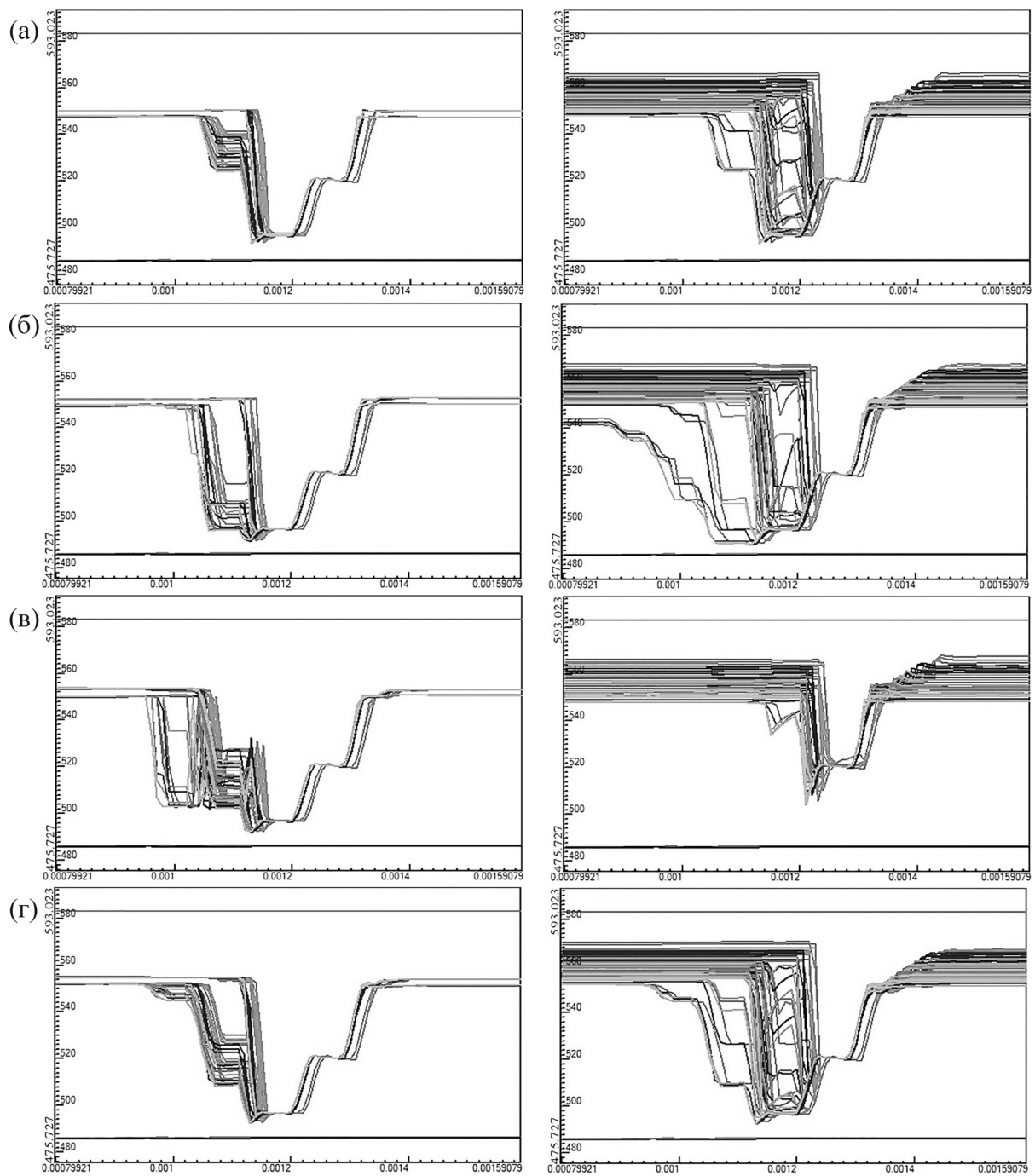
Фазовая синхронизация между пре- и постсинаптическими нейронами позволяет фазовым ответам ансамблей нейронов укладываться во временные рамки, достаточные для срабатывания механизмов синаптической пластичности (порядка 10–20 мс [31,32]). Кроме того, фазовая синхронизация позволяет усилить межнейронное взаимодействие: несколько синаптических входов, одновременно (в течение нескольких мс) поступающие на постсинаптический нейрон, поднимают постсинаптический мембранный потенциал выше порога активности [33,34].

Вычислительные эксперименты показали, что подобная синхронизация внутри отдельных групп информационных модулей в ЕСИ-сети может возникать только в случае одновременного поступления сигналов на входы информационных модулей отдельных кластеров. При этом она происходит в достаточно узких временных окнах: разница во времени активации высокочастотных пачек не превышает половину периода гамма-колебаний.

Как известно, в кортикальных сетях могут реализовываться несколько химических механизмов синхронизации: рекуррентное возбуждение между пирамидными клетками; множественное торможение между интернейронами; торможение, обратное распространяющееся по возбuditельно-тормозной дуге и др. Также недавно было предположено, что электрические синапсы, образованные щелевыми контактами, также могут участвовать в нейронной синхронизации (см. работу [35]).

ЕСИ-сети – это сети интернейронов, объединенных слабыми рекуррентными тормозными связями. Поскольку торможение, управляемое ГАМК-рецепторами типа А, имеет первостепенное влияние на гамма-активность (см. работу [36]), получила развитие идея о том, что синхронизация в сетях тормозных интернейронов является основным генератором гамма-осцилляций. Модельные исследования показали, что действительно сети слабых тормозных интернейронов могут генерировать когерентные осцилляции в гамма-диапазоне, если нейроны получают тонический возбуждающий вход (см. работу [36]). В ЕСИ-сети на все нейроны подается постоянный возбуждающий вход  $S_0$ . Его наличие является необходимым условием существования осцилляций в сети. (Здесь стоит отметить, что синхронизированная гамма-активность была получена также и на моделях, использующих сильное торможение (см. работу [36]).)

В качестве примера модели со слабым тормозным взаимодействием рассмотрим классическую модель, описанную в работе [37]. В этой модели используются сети ГАМК-эргических интернейронов, веса связей между интернейронами распределены случайным образом, количество связей нейрона фиксировано и одинаково по всей сети. Изменяя частоты активности отдельных нейронов, авторы получили высокую синхронизацию только для гамма-частот. Несмотря на различие в архитектуре сети в данной модели и ЕСИ-сети (с фиксированным значением весов межмодульных связей, общим для всех нейронов), в последней также достигается синхронизация быстрых осцилляций, которые в контексте решаемой задачи мы относим к гам-



**Рис. 6.** Кривые фазовых ответов в случае одновременного поступления сигналов на входы кластеров (слева) и при единичном градиенте во времени подачи паттерна (справа). Информационным модулям разных колец соответствуют разные оттенки серого цвета. По горизонтали: амплитуда контекстного входа. По вертикали: время генерации гамма-пачки. Горизонтальные линии соответствуют активности референтных модулей. Во всех экспериментах использовали CW-паттерн с возрастающей градиентом амплитуды, шаг  $2 \cdot 10^{-5}$ , и CCW-паттерн с убывающей градиентом амплитуды, шаг  $1 \cdot 10^{-5}$  (а) – Кодирование высокоамплитудного паттерна. CW:  $t = 351-354$ ,  $A_{\min} = 0,00436$ ; CCW:  $t = 450,5-453,5$ ,  $A_{\max} = 0,0045$ . Эксперименты 5k242dexp-2015-1h.nex и 5k242dexp-2015-2h.nex соответственно. (б) – Кодирование паттерна большой длительности. CW:  $t = 351-356$ ,  $A_{\min} = 0,00336$ ; CCW:  $t = 450,5-455,5$ ,  $A_{\max} = 0,0035$ . Эксперименты 5k242dexp-2015-1l.nex и 5k242dexp-2015-2l.nex соответственно. (в) – Кодирование последовательности двух однотипных событий. CW:  $t_1 = 351-354$ ,  $t_2 = 354,5-357,5$ ,  $A_{\min} = 0,00336$ ; CCW:  $t_1 = 450,5-453,5$ ,  $t_2 = 455-458$ ,  $A_{\max} = 0,0035$ . Эксперименты 5k242dexp-2015-1-2.nex и 5k242dexp-2015-2-2.nex соответственно. (г) – Кодирование паттерна, поступающего вблизи времени генерации гамма-пачки. CW:  $t = 355-358$ ,  $A_{\min} = 0,00336$ ; CCW:  $t = 454,5-457,5$ ,  $A_{\max} = 0,0035$ . Эксперименты 5k242dexp-2015-1t.nex и 5k242dexp-2015-2t.nex соответственно.

ма-колебаниям. Тем не менее следует отметить, что ЕСИ-сети являются свободномасштабируемыми. Кроме того, соотношение ритмов определяется параметрами сети, в частности постоянными времени аналогового и осцилляторного нейронов. Поэтому полученные модельные данные могут быть расширены и на другие высокочастотные осцилляции.

Синхронизация информационных модулей сети связана с существованием слабого тормозного взаимодействия между отдельными модулями сети. Специфическая архитектура сети приводит к различиям в количестве связей, приходящимся на осцилляторные модули внешнего кольца (см. рис. 1). В итоге слабое тормозное взаимодействие приводит к выделению в каждом кольце отдельных ансамблей, для которых характерна синхронизированная активность. Исключения составляют только внутренние кольца при достаточно большой размерности сети (более пяти колец), которые связаны с внешними кольцами только опосредованно. Однако при рассмотрении активности сети в более поздние тета-циклы (см. рис. 5) происходит выделение ансамблей и во внутренних кольцах. И наоборот, если в качестве референтного тета-цикла выбирается более ранний цикл, количество ансамблей уменьшается. Это связано с тем, что при больших временах рассмотрения эффекты тормозного взаимодействия проявляются сильнее.

Кроме различий в поведении отдельных ансамблей, частоты активности разных колец несколько отличаются. Это отмечалось ранее в работе [23]. Тем не менее в сети существуют устойчивые аттракторные состояния: при определенных значениях контекстного входа происходит синхронизация активности всей сети. Она проявляется в виде трех ступенек локальной фазовой когерентности, которые, как было показано ранее [23,25], являются нейродинамическими коррелятами решетчатых полей активности.

Различие в частотах колец приводит к тому, что значения контекстного входа, соответствующие началу и концу ступенек, также несколько различаются. Поэтому ступени кривых фазовых ответов информационных модулей разных колец сдвинуты относительно друг друга. При увеличении времени рассмотрения активности сети этот сдвиг также увеличивается.

Увеличение энергии входных воздействий может приводить к синхронизации вне этих ступенек. Однако это приводит к исчезновению феномена пропорционального кодирования внутри ансамблей. При таких условиях происходит так называемое «фазовое залипание»: фа-

за активности осцилляторных модулей относительно референтного тета-ритма остается постоянной при широких колебаниях значений амплитуды входного сигнала. Отрицательное влияние синхронизации – известный феномен, нарушающий нормальное функционирование в разных областях мозга (к примеру, генерация патологического тремора при болезни Паркинсона, эпилептические приступы). В данном конкретном случае мы наблюдаем снижение эффективности кодирования ввиду потери чувствительности к амплитудной характеристике сигнала, что может приводить к ошибкам в восприятии внешних (градиенты полей, локальные и отдаленные ориентиры) и внутренних (генерируемый локомоцией динамический сенсорный поток различных модальностей) сигналов и, как следствие, неэффективности навигационного поведения.

Важно отметить, что даже при описанных выше условиях сохраняется чувствительность фазы ко времени подачи паттерна. Градиент во времени поступления сигналов на входы сети приводит к нарушению синхронизации не только при малых значениях контекстного входа. Остается только одна ступенька локальной фазовой когерентности. Таким образом, разрушается треугольный паттерн активности решетчатых клеток. Отсутствие синхронизации делает невозможным определение сетевого выхода, а значит, и дальнейшего направления движения, не позволяя решать поведенческие задачи. Это еще раз подтверждает вывод о ключевом влиянии времени прихода событий на входы сети на результирующее направление движения, определяемого взаимодействием CW и CCW-кластеров (см. работы [24,25]).

Работа выполнена в рамках базовой части внутреннего гранта Южного федерального университета № 213.01-2014/001ВГ.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. J. O'Keefe and J. Dostrovsky, *Brain Res.* **34**, 171 (1971).
2. T. Hafting, M. Fyhn, S. Molden, et al., *Nature* **436**, 801 (2005).
3. J. S. Taube, R. U. Muller, and J. B. Ranck, *J. Neurosci.* **10**, 436 (1990).
4. T. Solstad, C. N. Boccara, E. Kropff, et al., *Science* **322**, 1865 (2008).
5. C. Lever, S. Burton, A. Jeewajee, et al., *J. Neurosci.* **29**, 9771 (2009).
6. D. A. Crowe, B. B. Averbeck, and M. V. Chafee, *J. Neurosci.* **28** (20), 5218 (2008).
7. B. J. Kraus, R. J. Robinson, J. A. White, et al., *Neuron* **78** (6), 1090 (2013).



8. E. Kropff, J. E. Carmichael, M.-B. Moser, et al., *Nature* **523**, 419 (2015).
9. N. Burgess, *Hippocampus* **18**, 1157 (2008).
10. N. Burgess, C. Barry, and J. O'Keefe, *Hippocampus* **17** (9), 801 (2007).
11. M. E. Hasselmo, L. M. Giocomo, and E. A. Zilli, *Hippocampus* **17** (12), **1252** (2007).
12. L. M. Giocomo, E. A. Zilli, E. Fransen, et al., *Science* **315**, 1719 (2007).
13. E. A. Zilli and M. E. Hasselmo, *J. Neurosci.* **30**, 13850 (2010).
14. W. E. Skaggs, J. J. Knierim, H. S. Kudrimoti, et al., *Adv. Neural. Inf. Process. Syst.* **7**, 173 (1995).
15. H. T. Blair, *Adv. Neural. Inf. Process. Sys.* **8**, 152 (1996).
16. A. Samsonovich and B. L. McNaughton. *J. Neurosci.* **17**, 5900–5920 (1997).
17. B. L. McNaughton, F. P. Battaglia, O. Jensen, et al., *Nat. Rev. Neurosci.* **7**, 663 (2006).
18. Z. Navratilova, L. M. Giocomo, J. M. Fellous, et al., *Hippocampus* **22** (4), 772 (2012).
19. J. J. Knierim and K. Zhang. *Annu. Rev. Neurosci.* **35**, 267 (2012).
20. A. C. Welday, I. G. Shlifer, M. L. Bloom, et al., *J. Neurosci.* **31** (45), 16157 (2011).
21. D. Bush and N. Burgess, *J. Neurosci.* **34** (14), 5065 (2014).
22. M. E. Hasselmo, M. P. Brandon, M. Yoshida, et al., *Neural Networks* **22** (8), 1129 (2009).
23. В. Д. Цукерман, З. С. Еременко, О. В. Каримова и др. *Математическая биология и биоинформатика* **7** (1), 206 (2012).
24. В. Д. Цукерман, З. С. Харьбина и С. В. Кулаков. *Математическая биология и биоинформатика* **9** (1), 216 (2014).
25. Z. S. Kharybina, V. D. Tsukerman, and S. V. Kulakov, *Appl. Math. Sci.* **8** (12), 549 (2014).
26. В. Д. Цукерман. *Нелинейная динамика сенсорного восприятия, или Что и как кодирует мозг* (Изд-во Ростовского госуниверситета, Ростов-на-Дону, 2005).
27. J. J. Chrobak and G. Buzsáki. *J. Neurosci.* **16** (9): 3056 (1996).
28. L. L. Colgin, T. Denninger, M. Fyhn, et al., *Nature* **462**, 353 (2009).
29. M. W. Jones and M. A. Wilson, *PLoS Biol.* **3**, e402 (2005).
30. S. M. Montgomery, G. Buzsáki. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **104**, 14495 (2007).
31. L. F. Abbott and S. B. Nelson, *Nature Neurosci.* **3**, 1178 (2000).
32. H. Markram, J. Lübke, M. Frotscher, et al., *Science* **275**, 213 (1997).
33. G. Daoual and D. Debanne, *Learning & Memory* **10**, 456 (2003).
34. R. Azouz and C. M. Gray, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97**, 8110 (2000).
35. X.-J. Wang, *Physiol. Rev.* **90** (3), 1195 (2010).
36. M. Bartos, I. Vida, and P. Jonas, *Nat. Rev. Neurosci.* **8**, 45 (2007).
37. X.-J. Wang and G. Buzsáki, *J. Neurosci.* **16** (20): 6402 (1996).

## Mechanisms of Phase Synchronization in Neural Even Cyclic Inhibitory Networks

**Z.S. Kharybina**

*Ivanovskii Academy of Biology and Biotechnology, Southern Federal University,  
prosp. Stachki 194/1, Rostov-on-Don, 344090 Russia*

Mechanisms of synchronization in a mathematical model of neurodynamics for navigation behavior based on even cyclic inhibitory networks are investigated. Following factors affecting synchronized activity of network informational modules are highlighted: weights on intermodule communication links, duration of network activity, amplitude, duration and timing of input signals.

*Key words: hippocampal formation, grid cells, phase encoding, phase synchronization, theta rhythm, gamma rhythm*