

МОДЕЛЬ ВРЕМЕННОГО КОДИРОВАНИЯ ОРИЕНТАЦИИ СТИМУЛА В ОТВЕТАХ НЕЙРОНОВ ПЕРВИЧНОЙ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ

© 2018 г. С.А. Кожухов

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, 117485, Москва, ул. Бутлерова, 5а

E-mail: serik1987@gmail.com

Принята в редакцию 03.07.17 г.

Поступила в печать 23.11.17 г.

Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что ориентация стимула, вызывающего оптимальный ответ в ориентационной колонке в области V1, претерпевает систематические быстрые изменения, длящиеся 10–100 мс. Подобные изменения позволяют отдельным колонкам кодировать сведения о нескольких направлениях в пространстве (так называемое временное кодирование). Однако механизм, отвечающий за проявление таких изменений, до сих пор неизвестен. Более того, большинство современных биофизических моделей их не воспроизводят: в них на протяжении всего ответа «нейроны» обладают стабильной настройкой. В данной работе кольцевая частотная модель ориентационной гиперколонки модернизирована таким образом, что радиально-симметричное пространственное распределение локальных связей заменено на распределение с ярко выраженной пространственной асимметрией. В результате получена более совершенная модель, в которой пиковая ориентация ответов обнаруживает способность к динамическим перестройкам. Выраженность таких перестроек пропорциональна степени асимметрии в пространственном распределении локальных связей.

Ключевые слова: частотная популяционная модель; ориентационная настройка; динамика; первичная зрительная кора; ориентационная колонка; горизонтальные связи ближнего радиуса.

Нейроны первичной зрительной коры (V1) избирательно реагируют на полосы или контуры, имеющие определенную ориентацию в пространстве [1]. Понятие избирательной реакции означает, что в каждый момент нейрон отвечает относительно мощно только на стимул определенной ориентации. В то же время на другие направления в пространстве он реагирует значительно хуже. То направление, которое и вызывает столь относительно мощный ответ у клеток, называется пиковой ориентацией нейрона.

Ранее было показано [2–12], что такая пиковая ориентация непостоянна во времени: она в течение развития ответа может смещаться в определенном направлении – если тот или иной стимул может вызывать у нейрона оптимальный ответ в один момент времени, то уже в другой момент клетка может быть избирательна к совсем иному направлению в пространстве. Такого рода изменения были названы динамикой пиковой ориентации. Их можно разделить на быстрые [3–12], характерное время развития ко-

торых составляет порядка 10–100 мс, и медленные [2], длящиеся около 100–1000 мс. В данной работе мы будем рассматривать исключительно быстрые изменения пиковой ориентации. Некоторые авторы предполагают [6,13], что эти изменения служат для увеличения количества информации, передаваемой ориентационной гиперколонкой, а значит, и пропускной способности связей между различными зрительными областями.

Согласно данным, описанным в работе [6], подобные перестройки обладают свойством воспроизводимости: они повторяются при каждом возникновении ответа на те или иные стимулы, а значения их основных характеристик (амплитуды, направления, длительности) не меняются на протяжении как минимум пяти часов эксперимента и не зависят от уровня введенной в животное анестезии. Кроме того, в исследованиях [6,7,9,10] было показано, что достоверные динамические сдвиги имеют место только у 50–70% всех нейронов области V1. Такие нейроны обладали менее мощными и менее селективными ответами, чем те клетки, у которых пиковая ориентация на протяжении всего ответа была стабильной [10].

Сокращение: V1 – первичная зрительная кора.

Были выявлены определенные нейрофизиологические корреляты сдвигов пиковой ориентации. В частности, было показано [7], что они видоизменяются под влиянием внутрикоркового торможения, хотя само торможение не является причиной их возникновения. Тем не менее механизм, отвечающий за появление этих перестроек, до сих пор неизвестен.

Можно предположить [12], что такие изменения происходят из-за того, что одна ориентационная колонка аккумулирует сведения сразу же о нескольких ориентациях в пространстве, полученных от близлежащих колонок. Для того чтобы это аккумулирование происходило, необходим механизм, который бы обеспечивал распространение зрительного сигнала и передачу информации от одной колонки к другой. В работах [14,15] было показано, что подобное распространение сигнала действительно возможно и что оно носит характер автоволн. Кроме того, как показано в модельных исследованиях [16,17], автоволны могут возникать исключительно в результате работы возбужденных горизонтальных связей. В свете вышеизложенного можно выразить предположение, что именно работа горизонтальных связей ближнего радиуса (*short-range horizontal connections*) и приводит к динамике пиковой ориентации.

Для проверки такого предположения рассмотрим основные свойства этих связей. Они соединяют друг с другом любые близлежащие участки коры, расположенные на расстоянии 300–500 мкм друг от друга [18–20], свободно пересекая границы ориентационных колонок и гиперколонок, а также иных функциональных модулей в V1. Их важной особенностью является *принцип локальной неспецифичности*, экспериментально доказанный в работе [21]. Он заключается в следующем: если две ориентационные колонки расположены на одном и том же расстоянии от рассматриваемого участка коры, то локальные связи, которые соединяют их с этим участком, абсолютно одинаковы и не обладают какой-либо специфичностью. Из принципа локальной специфичности следует, что на свойства горизонтальных связей влияют геометрические характеристики ориентационных колонок – расстояния между ними, а также их размеры. Последние, как это следует из результатов оптического картирования по внутреннему сигналу [18–20], обладают большим разнообразием, обладая значениями от нескольких десятков до нескольких сотен микрон. Мелкие и крупные ориентационные модули очень часто примыкают друг к другу, как это показано на рис. 1а в кружке. Вследствие такого примыкания количество горизонтальных свя-

зей, соединяющих две ориентационные колонки, зависит не только от разности этих колонок, но и от их расположения, а также направления этих связей в пространстве. Так, на примере, изображенном на рис. 1а,б, локальные связи, направленные влево, оканчиваются только на одной ориентационной колонке, а связи, идущие вправо – сразу на трех. Такое свойство локальных связей называется асимметрией.

Для того чтобы описать, как локальные связи могут влиять на ориентационную настройку и ее возможные изменения, широко применяется метод математического моделирования [23–28]. В доступной нам литературе имеется богатое разнообразие моделей слоя четвертой ориентационной гиперколонки (*pinwheel*). Среди них встречается как более примитивная одномерная модель [23], так и более сложные модели, где сама гиперколонка является двумерной структурой [24–26]. Кроме этого, в некоторых исследованиях учитывалась не только работа нейронов-детекторов той или иной ориентации, но также и детекторов пространственной частоты [24] или цвета [28]. Функции отдельных нейронов или популяций описывалась как менее реалистичными способами, основанными на применении частотно-популяционной модели (*firing-rate population models*) [23,24,27], так и более естественными, основанными на уравнениях Ходжкина–Хаксли в их оригинальном варианте [25] и в терминах рефрактерной плотности [26], уравнения Фоккера–Планка [27]. Тем не менее общим свойством этих моделей является то, что экспериментально обнаруженные динамические изменения предпочитаемой ориентации нейронов в них не воспроизводятся.

Подобное расхождение между экспериментальными [6–12] и теоретическими [23–28] данными по всей видимости связано с тем, что в вышеупомянутых моделях постулировалось, что локальные связи в V1 радиально симметричны, в то время как в реальных гиперколонках они асимметричны (рис. 1б). Можно предположить, что именно эта асимметрия и позволяет той или иной колонке в области V1 получать в конкретный момент времени информацию лишь от определенных ориентационных колонок, что потенциально может привести к смещению пиковой ориентации в строго определенном направлении. Целью настоящей работы является проверка такого предположения и построение модели нейронной сети, основанной на нем.

Для достижения этой цели предлагается модернизировать частотно-популяционную кольцевую модель ориентационной гиперколонки, изложенную в работе [23], заменив в ней радиально-симметричную систему связей на более

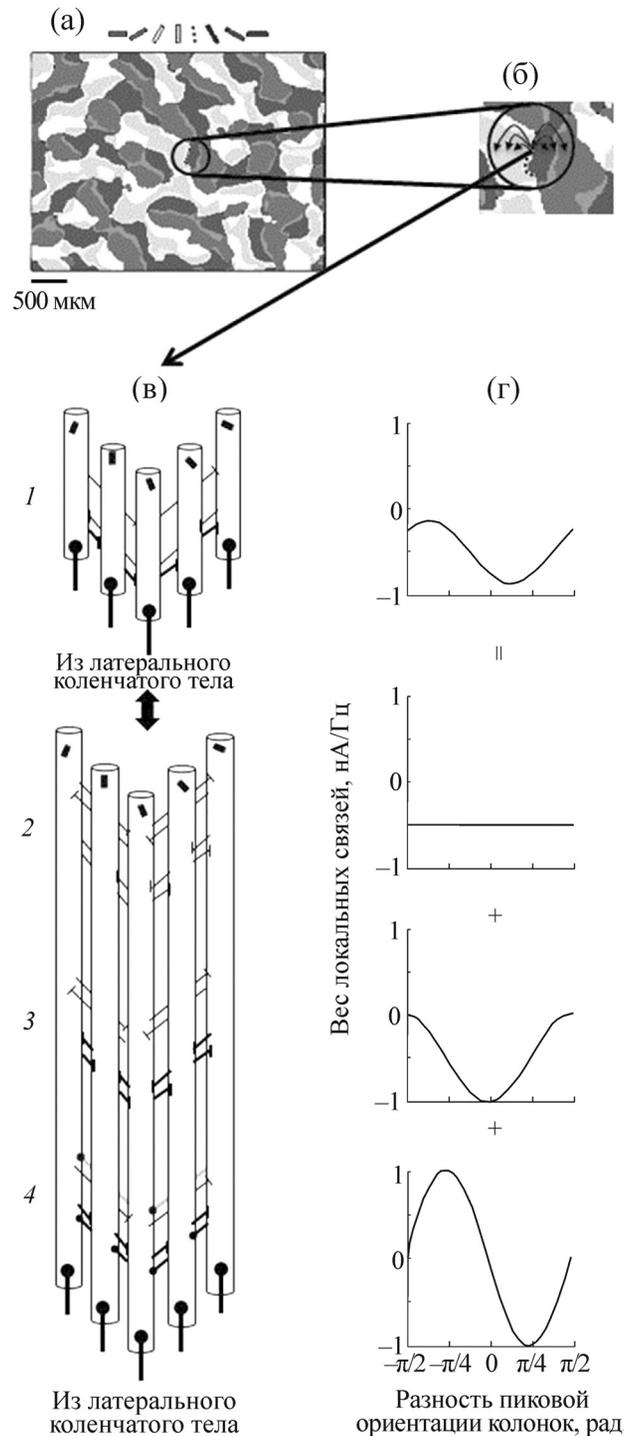


Рис. 1. Пространственная структура локальных связей в ориентационной гиперколонке области V1. (а) – Функциональная карта V1, взятая из работы [22]. (б) – Увеличенное изображение участка функциональной карты, рассмотренного в тексте. Пунктирной линией отмечена рассматриваемая ориентационная колонка, окружностью – предполагаемый радиус действия горизонтальных связей ближней дистанции. Локальные связи отмечены стрелками. (в) – Представление системы асимметричных локальных связей в виде совокупности из трех подсистем, работающих параллельно и независимо. Линиями с кружком указаны связи с преобладанием возбуждения, а линиями с чертой – связи с преобладанием торможения. Толщина стрелки пропорциональна синаптическому «весу» связи (суммарной величины удельного воздействия на постсинаптический нейрон). (г) – Пример пространственного распределения весов системы локальных связей и ее подсистем, изображенных на рисунке (в). По оси абсцисс отмечена разность предпочитаемых ориентаций двух колонок, по оси ординат – средний синаптический вес локальных связей, которые соединяют эти колонки. На рисунках (в) и (г): 1 – конфигурация всей системы асимметричных локальных связей, 2 – конфигурация ее однородной составляющей, 3 – симметричной составляющей, 4 – антисимметричной составляющей.

правдоподобную асимметричную систему. Анализ процесса формирования ориентационной настройки, равно как и изменений пиковой ориентации ее ответа в такой модели и будет рассмотрен нами в дальнейшем.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

В модернизированной модели V1 главной структурной единицей является ориентационная колонка. Она соединена с нейронами латерального колеччатого тела при помощи афферентных, а с близлежащими колонками – при помощи локальных связей. Афферентные связи создают синаптический ток, достигающий своего максимального значения в ответах на строго определенную ориентацию, называемую *предпочитаемой ориентацией колонки*.

Локальные связи соединяют близлежащие колонки, образуя систему наподобие той, что изображена на рис. 1в, 1. Пространственное распределение синаптических весов этих связей можно описать в виде некоторой непрерывной функции (рис. 1г, 1). Мы можем разложить эту функцию на сумму четной и нечетной составляющих, каждой из которых поставить в соответствие определенную группу или подсистему локальных связей (рис. 1г, 2–4). В итоге нашу систему связей можно представить как совокупность из следующих трех подсистем (рис. 1в):

1. *Подсистема однородных связей*, описываемых постоянной функцией. Эти связи не обладают какой-либо ориентационной специфичностью: они соединяют абсолютно все колонки без исключения, причем их «веса» не зависят от свойств самих колонок (рис. 1в, 2; 1г, 2).

2. *Подсистема симметричных связей*, пространственное распределение которых описывается четной функцией (рис. 1г, 3). Такие связи обладают специфичностью по отношению к колонкам, но они также и изотропны: их «веса» зависят только от расстояния между двумя функциональными модулями и от разности их предпочитаемых ориентаций, но не от направления этих связей в пространстве (рис. 1в, 3).

3. *Подсистема антисимметричных связей*, которым соответствует нечетная функция (рис. 1г, 3). Подобные связи не обладают изотропностью, однако им свойственны два очень уникальных свойства (рис. 1в, 4; 1г, 4): все возбуждающие связи строго упорядочены в определенном направлении, а все тормозные – в направлении, ему противоположном; «веса» возбуждающих связей (на рис. 1в они пропорционально толщине стрелки) и «веса» тормозных связей по абсолютным величинам равны друг другу.

Следуя идеологии, предложенной в работах [23,24,27], мы представили модель в виде следующего дифференциального уравнения:

$$\tau_m \frac{\partial m}{\partial t} = -m + g \left\{ l \left[1 + C \cos(2\theta - 2\theta_0) \right] H(t) + \int_{-\frac{\pi}{2}}^{\frac{\pi}{2}} \frac{2d\theta'}{\pi} m(\theta', t) \left[\frac{1}{2} J_0 + J_2 \cos(2\theta - 2\theta') + J_2^* \sin(2\theta - 2\theta') \right] \right\}, \quad (1)$$

где $m(\theta, t)$ – активность колонки с предпочитаемой ориентацией θ в момент времени t , l – яркость стимула, C – его контраст, J_0 – характерный вес однородных, J_2 – симметричных, а J_2^* – антисимметричных связей, τ_m – инерционность нейронной популяции, θ_0 – ориентация предъявленного стимула, $H(t)$ – функция Хевисайда, а $g(x)$ – некоторая функция, описываемая уравнением:

$$g(x) = \begin{cases} \beta(x - T), & x \geq T, \\ 0, & x < T, \end{cases} \quad (2)$$

где T – пороговое значение суммарного синаптического тока, β – коэффициент усиления. В нашей модели мы анализировали нейронные ответы только на достаточно яркие стимулы,

для которых $l \gg T$. Мы также полагаем, что при $t < 0$ активность всех нейронов нашей сети равна нулю.

Это уравнение компактно описывает поведение нашей нейронной сети и все ее свойства. Дальнейшая задача состоит в том, чтобы выяснить, при каких вкладах каждой из трех подсистем связей (вкладами мы называем величины βJ_0 , βJ_2 , βJ_2^*) вышеупомянутая модель воспроизводит ключевые свойства реальных ориентационных гиперколонок в V1, а именно: а) острую ориентационную настройку, усиливаемую за счет работы горизонтальных связей (см., например, работы [23–28]); б) динамику пиковой ориентации ответов, обнаруженную в работах [6–12].

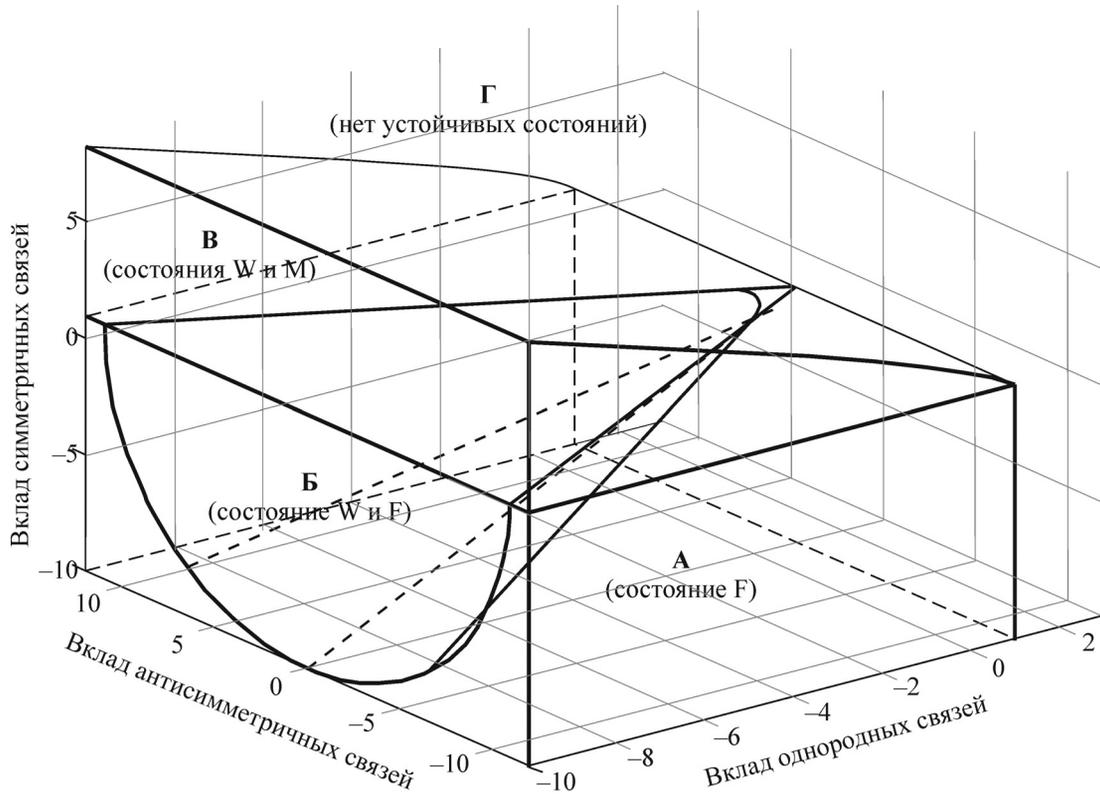


Рис. 2. Фазовая диаграмма различных устойчивых стационарных состояний модели. По осям – вклады тех или иных подсистем связей (величины βJ_0 , βJ_2 , βJ_2^*). Всего выделено четыре режима работы: А – режим, при котором моделируемая нейронная сеть может находиться только в состоянии F, Б – как в состоянии F, так и в состоянии W, В – как в состоянии M, так и в состоянии W, Г – режим, при котором в ответе хотя бы на один из стимулов не образуется ни одного состояния устойчивого равновесия. Границы режимов, заданные условием (П-21), опущены для наглядности.

Для выполнения этой задачи мы оценили, как за время развития ответа меняется пиковая ориентация и ширина настройки (в нашей работе под шириной настройки подразумевается ширина диапазона ориентаций, на которые рассматриваемая колонка все еще отвечает). Для оценки характерной величины таких изменений мы определили разницу между значениями этих двух характеристик в начале ответа и в конце ответа. Значения в начале реакции определялись как значения в момент времени $t \rightarrow +0$, а в ее конце – свойствами состояний устойчивого равновесия модели. Анализ этих состояний и будет рассмотрен в следующем разделе.

ПАРАМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СВОЙСТВ НЕЙРОННОЙ СЕТИ

Подробный параметрический анализ уравнения (1) описан в разделе «ПРИЛОЖЕНИЕ» в конце статьи. Здесь мы остановимся на результатах этого анализа. Они изображены на рис. 2.

Как можно видеть из рис. 2, основными параметрами модели, определяющими свойства ее стационарных состояний, являются вклады каждой из трех подсистем связей. В зависимости от соотношения между ними возможны следующие четыре режима работы системы.

Режим А. Он возникает при относительно мощном симметричном и слабом однородном торможении (рис. 2а). В этом режиме клетка обладает очень слабой ориентационной настройкой, полуширина которой составляет 90 град. В конце ответа ориентация стимула, вызывающего наиболее оптимальный ответ в колонке (так называемая пиковая ориентация), отличается от ее предпочитаемой ориентации на величину $\Delta\theta_{PO}$, которая определяется исходя из следующего соотношения:

$$\operatorname{tg} 2\Delta\theta_{PO} = -\frac{\beta J_2^*}{1 - \beta J_2^*}. \quad (3)$$

Режим Б. Такой режим возможен при определенном балансе между симметричным возбуждением и симметричным торможением

(рис. 2б). В нем за счет работы горизонтальных связей происходит сужение ширины ориентационной настройки до величины θ_c^∞ , которая неявно задается следующими соотношениями:

$$\begin{aligned} (1 - \beta J_2 \gamma_1(\theta_c^\infty))^2 + (\beta J_2^* \gamma_1(\theta_c^\infty))^2 &= \\ &= (\beta J_0 \gamma_2(\theta_c^\infty) + \cos 2\theta_c^\infty)^2 C^2, \\ \beta J_0 \gamma_2(\theta_c^\infty) + \cos 2\theta_c^\infty &< 0, \end{aligned} \quad (4)$$

где C – контраст стимула, $\theta_1(\theta_c)$, $\gamma_2(\theta_c)$ – некоторые функции, которые являются непрерывными и монотонно возрастающими при значениях $0 \leq \theta_c \leq \frac{\pi}{2}$, они принимают значения от 0 до 1. Их аналитическое выражение приведено в Приложении (уравнения (П-17)).

В то же время пиковая ориентация в конце ответа отличается от предпочитаемой ориентации на величину, определяемую как:

$$\text{tg} 2\Delta\theta_{PO} = - \frac{\beta J_2^* \gamma_1(\theta_c^\infty(C))}{1 - \beta J_2 \gamma_1(\theta_c^\infty(C))}. \quad (5)$$

Заметим, что в режимах А и Б в состоянии устойчивого равновесия, соответствующего фону, все колонки обладают одинаковой нейронной активностью.

Режим В. Он возможен при умеренном преобладании возбуждения над торможением (рис. 2в). В нем после ответов на ориентированные стимулы ($C \neq 0$) система находится в том же равновесном состоянии, что и в режиме Б, однако при предъявлении фона ($C = 0$) равновесное состояние с равномерным распределением нейронной активности уже не будет устойчивым. В этой ситуации появляется устойчивый стационарный цикл, в котором активность циркулирует вдоль кольца, распространяясь в виде автоволн от одной колонки к другой с определенной скоростью. Согласно данным, полученным в работе [29], подобный автоволновой процесс является моделью зрительных галлюцинаций. Поскольку он описывает поведение гиперколонки в состоянии патологии, то далее он нами рассмотрен не будет.

Режим Г. В этом случае происходит сильное преобладание внутрикоркового возбуждения (рис. 2г). Главным свойством такого режима является то, что при предъявлении ориентированных решеток любое состояние равновесия либо неустойчиво, либо отсутствует. После ответа происходит лавинообразное нарастание нейронной активности, которое хорошо описывает начальную стадию эпилептического при-

падка. По аналогичной причине такой режим также не будет рассмотрен в нашей работе.

Симметричные и антисимметричные связи играют разную роль в формировании ориентационной настройки и быстрых изменений пиковой ориентации. Уравнение (4) задает значение ширины ориентационной настройки для режима Б. Его графическое изображение в пространстве вкладов (βJ_0 , βJ_2 , βJ_2^*) представлено на рис. 3. Изображенные на этом рисунке поверхности соответствуют состояниям, в которых все колонки в конце ответа обладают определенной шириной настройки, указанной на вставках. На этих графиках мы можем наблюдать усиление ориентационной настройки при увеличении вкладов симметричных и однородных связей. Такое усиление было описано в моделях [23–28] и экспериментально подтверждено в многочисленных экспериментальных работах. Мы показали, что оно связано исключительно с работой однородных и симметричных связей. В свою очередь, увеличение вклада антисимметричных воздействий, напротив, приводит к ухудшению избирательности нейронов. Это означает, что антисимметричные связи не служат для корректирования селективности, а вместо этого обладают иной функциональной ролью.

Для того чтобы понять, какой именно ролью они обладают, рассмотрим, как различные типы горизонтальных взаимодействий влияют на изменения пиковой ориентации ответа за время его ответа. Величина таких изменений рассчитывалась по формулам (3) и (5), графическое изображение которых приведено на рис. 4. На этом рисунке та или иная плоскость – это множество состояний ориентационной гиперколонки, в которых пиковая ориентация всех колонок за время ответа смещается на одну и ту же величину, указанную на вставках. При этом центральная плоскость, соответствующая нулевому вкладу антисимметричных связей, изображает множество состояний, которым свойственна стабильная (неизменная) пиковая ориентация. Из рисунка наглядно видно, что главной причиной возникновения изменений детекторных свойств является наличие антисимметричных локальных связей, ведь чем выше их вклад, тем сильнее динамические сдвиги. В то же время мы видим на рис. 4, что симметричные связи влияют на динамику лишь косвенно и опосредованно: изменение их вклада ведет только к изменению коэффициента пропорциональности между параметром βJ_2^* и величиной сдвигов $2\Delta\theta_{PO}$, но не самой величины

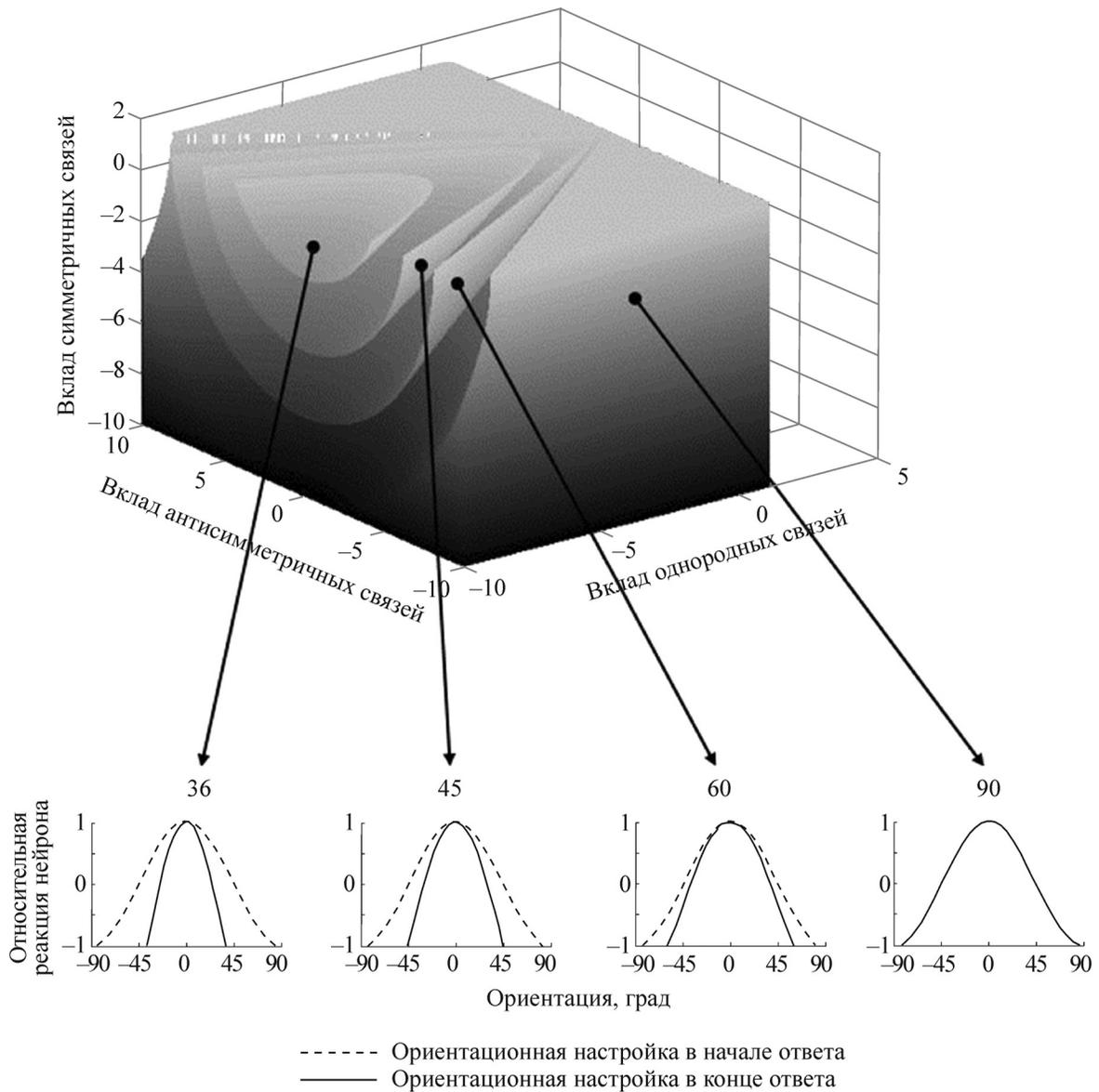


Рис. 3. Зависимость ширины ориентационной настройки от вкладов трех подсистем локальных связей (величин $\beta J_0, \beta J_2, \beta J_2^*$). Эти вклады отмечены по осям X, Y, Z. Каждая поверхность соответствует множеству состояний, характеризующихся одним и тем же значением ширины ориентационной настройки, указанной на соответствующей ей вставке к графику. На этой же вставке пунктиром отмечена настройка в начале ответа, а сплошной линией – в состоянии устойчивого равновесия.

$2\Delta\theta_{PO}$. Это означает, что за возникновение изменений оптимальной ориентации нейрона отвечают антисимметричные, но никак не симметричные связи.

Объединяя результаты, приведенные на рис. 3 и 4, мы видим, что симметричные и антисимметричные взаимодействия выполняют различные функции в V1. Кроме того, антисимметричные связи сами по себе являются механизмом формирования динамики. В следующем разделе мы рассмотрим, как работает этот механизм.

ЧИСЛЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ НЕЙРОННЫХ ОТВЕТОВ

Мы выполнили численное решение уравнения (1) при помощи метода Эйлера первого порядка. Временной шаг был выбран равным равным 1 мс. Интегрирование проводилось посредством метода прямоугольников, а шаг интегрирования был установлен в размере 0,1 рад. Численное моделирование проводили для следующих значений параметров: $\beta = 1$ Гц/пА, $T = 5$ пА, $l = 100$ пА, $\tau_m = 20$ мс, $J_0 = -5$ пА/Гц,

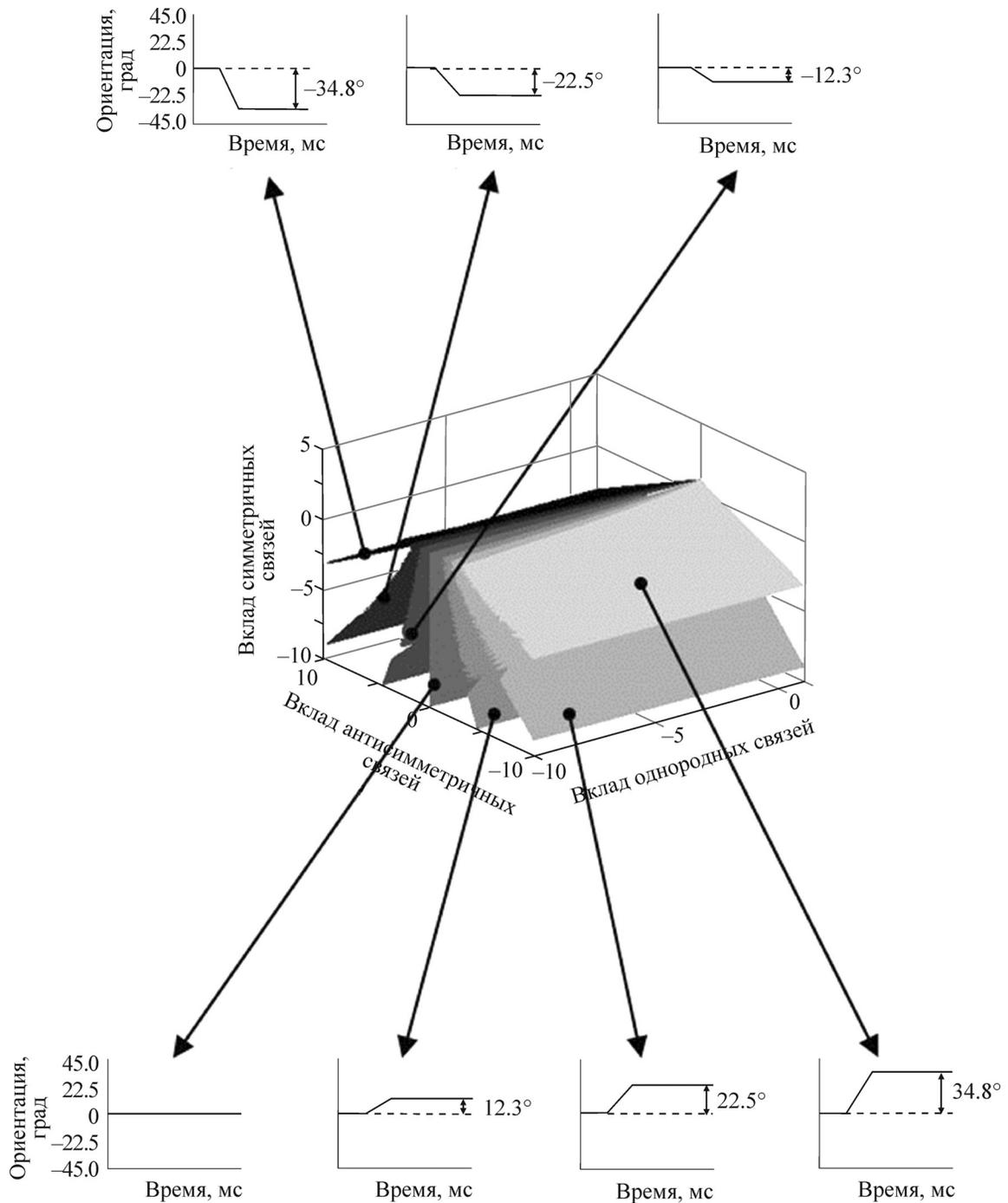


Рис. 4. Зависимость суммарной величины смещения предпочитаемой ориентации от вкладов трех подсистем локальных связей (величин βJ_0 , βJ_2 , βJ_2^*). Эти вклады отмечены по осям X, Y, Z. Каждая поверхность соответствует множеству состояний с определенным значением суммарного сдвига, указанного на соответствующей ей вставке. На этой же вставке приведен пример динамических изменений, обладающих таким же значением динамического сдвига. Рассмотрена ситуация, когда до предъявления стимула активность всех нейронов сети была нулевой. В качестве стимула используется набор синусоидальных решеток различных ориентаций с контрастом $C = 1$ и интенсивностью $I = 300$ нА.

$J_2 = -5$ пА/Гц, $J_2^* = -4$ пА/Гц. К сожалению, в силу низкой точности частотно-популяционных моделей нейронных сетей мы получили

всего лишь грубое и качественное упрощение работы реальной нейронной сети. Оно раскрывает некоторые, но далеко не все аспекты, свя-

занные с изменением пиковой ориентации ответов. Рассмотрим такие аспекты подробнее.

Результаты численного моделирования. Грубая оценка изменений пиковой ориентации нашей модели представлена на рис. 5а. Как видно из графика, величина этих изменений составляет $37,5^\circ$.

На рис. 5б,в мы можем видеть очень приближенную работу механизма, который вызывает такие смещения. Для рассматриваемой колонки, как видно из рисунков, в начале ответа активность нейрона формируется исключительно за счет афферентного тока (рис. 5б, точечная кривая), так как локальные связи пока еще не активированы. Максимальное значение этого тока составляет 175 пА и наблюдается в ответах на решетку с ориентацией 0° (рис. 5б, 2, точечная кривая). Как следствие, первоначальная настройка клетки формируется именно на горизонтальные решетки.

Далее по мере развития ответа пиковая ориентация этой настройки будет претерпевать существенные сдвиги, вызванные работой антисимметричных связей. Конфигурация таких связей приведена на рис. 5в. Как видно из этой схемы, колонку, отвечающую за выделение горизонтали (рис. 5в, в центре), в течение большей части ответа будет возбуждать другая колонка, избирательно реагирующая на ориентацию, равную $+45^\circ$ (рис. 5в, справа). При этом функциональный модуль, отвечающий за решетку -45° (рис. 5в, слева), будет по большей части оказывать тормозное воздействие.

Как это повлияет на активность в колонке 0° ? Это будет зависеть от того, какая именно решетка была предъявлена. В случае если предъявить горизонталь, то наша колонка (рис. 5в, в центре) сначала активирует модуль, отвечающий за ориентацию -45° (рис. 5в, слева), после чего тот, в свою очередь, будет ее тормозить. Результатом этого торможения будет формирование отрицательного «локального» тока большой амплитуды (рис. 5б, 2, пунктирная линия). Это приведет к тому, что первоначально высокая активность колонки будет постепенно снижаться (рис. 5б, 2, сплошная линия).

Однако в случае предъявления решетки $+45^\circ$ будут иметь место совсем иные процессы. В такой ситуации на колонку будет оказано мощное антисимметричное возбуждение со стороны ее соседа с предпочитаемой ориентацией $+45^\circ$ (рис. 5в, в центре и справа). Такое возбуждение скомпенсирует тормозный эффект от симметричных и однородных связей, создав практически нулевой «локальный» синаптический ток (рис. 5б, 1, пунктирная линия). В результате этого за счет действия афферентного возбуж-

дения активность нейрона будет большей частью нарастать (рис. 5б, 1, сплошная линия).

Итак, мы видим, что после формирования первоначальной настройки на ориентацию 0° в нашей колонке будут происходить как минимум два противоположных процесса: спад нейронной активности в ответах на горизонтальную решетку (рис. 5б, 2) и ее постепенное нарастание – в ответ на диагональ $+45^\circ$ (рис. 5б, 1). Через 20–30 мс эти активности сравняются – это и будет соответствовать динамическому изменению пиковой ориентации на величину, равную $+45^\circ$ (рис. 5а).

Таким образом, мы показали, что главной причиной изменений пиковой ориентации нейронов VI является «перескок» активности с одной колонки на другую, позволяющий нейронам этой колонки отвечать на тот или иной стимул так, как это делали нейроны соседней колонки 10–20 мс назад. Это является главной идеей нашей модели.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставление с уже имеющимися моделями. Построенная в нашей работе модель ориентационной гиперколонки представляет собой расширение классической кольцевой модели (ring model) [23], поскольку при нулевом вкладе антисимметричных связей описанная в нашей работе модель и классическая модель [23] полностью эквивалентны. Как следствие, в ней воспроизводятся все те явления и эффекты, которые воспроизводятся как в модели, описанной в работе [18], так и в других аналогичных моделях [24–27]. К таким эффектам, в частности, можно отнести обострение ориентационной настройки, осуществляемое за счет работы однородных и симметричных локальных связей, наличие стационарного состояния со слабой селективностью (режим А), а также частичную (режим В, или marginal state) и полную (режим Г) потерю устойчивости системы при определенных значениях параметров.

Отметим также, что в рассмотренной нами модели оптимальные параметры работы ориентационной гиперколонки – это величины, расположенные в непосредственной близости от границы потери устойчивости (рис. 3 и 4). Иными словами, чем лучше и качественней нейрон-детектор выделяет тот или иной локальный признак, тем легче его можно вывести из состояния равновесия, тем менее он надежен. Это – довольно интересные свойства, которые были воспроизведены также и в других моделях ориентационной гиперколонки (см., например,

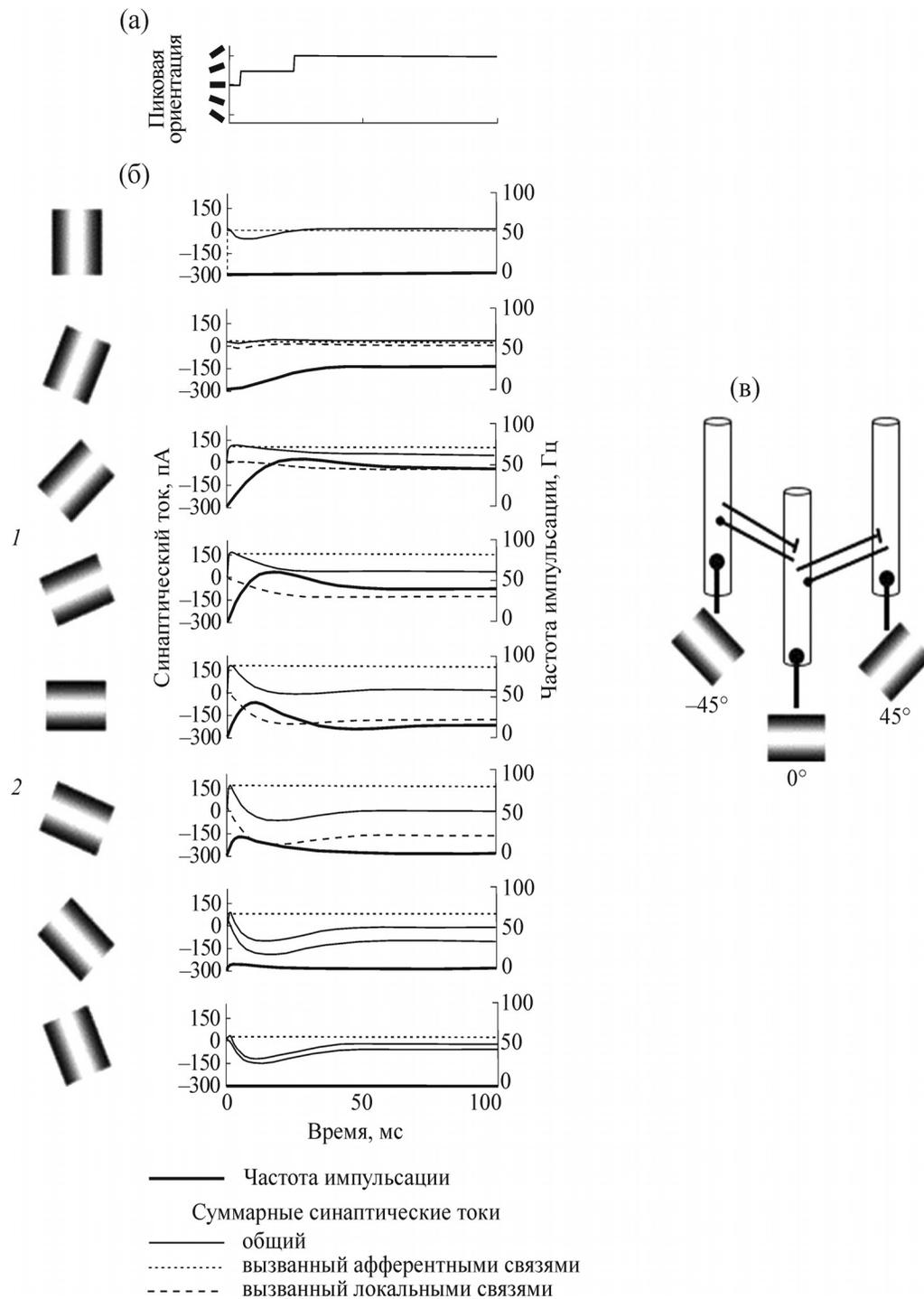


Рис. 5. Наглядное описание процесса формирования изменений предпочитаемой ориентации. Графики на рис. (а) и (б) построены для колонки, собственная предпочитаемая ориентация которой равна 0° . (а) – Динамика предпочитаемой ориентации, по оси абсцисс отмечено время, по оси ординат – стимулы различных ориентаций, ответ на которые в рассматриваемый момент времени максимален. (б) – Постстимульные гистограммы (толстая сплошная), а также динамика синаптических токов: общего (тонкая сплошная), вызванного афферентными связями (точки), вызванного локальными связями (тонкий пунктир). Те или иные графики соответствуют ответам на решетки, изображенные перед ними. По оси абсцисс – время, мс, по оси ординат – ток, пА (для простых кривых; ось слева), либо частота импульсации, Гц (для полужирных кривых; ось справа). (в) – Конфигурация антисимметричных локальных связей для ориентационной колонки, приведенной на рис. (а) и (б), и соседних с ней колонок. Стрелками с точкой отмечены связи с преобладанием возбуждения, а стрелками с черточкой – с преобладанием торможения. На вставках указаны стимулы, предъявление которых ведет к появлению максимального афферентного тока для той или иной колонки. Начальные условия и параметры стимуляции те же, что и на рис. 4.

работу [25]). Их еще предстоит проверить экспериментально.

Новые свойства нашей модели. Мы улучшили классическую модель [23], добавив к ней антисимметричные связи (рис. 1в, 4; 1г, 4). Проведенное нами улучшение привело к тому, что к перечисленным выше свойствам добавились новые особенности, связанные с работой этих связей. Главной такой особенностью являются быстрые изменения того направления в пространстве, на которое нейрон реагирует наиболее оптимальным способом; в доступном нам литературе [6–12] такие изменения называются динамикой пиковой ориентации (рис. 5).

На основании сопоставления теоретических и экспериментальных данных можно предположить, что это и есть те самые изменения, которые были изучены работах [6–12], а также в зарубежных работах [4,5], поскольку:

а) при предъявлении полосы или решетки определенной ориентации пиковая ориентация сместится на величину $\Delta\theta_{PO}$, которая определяется контрастом стимула (уравнение (5)) и параметрами нейронной сети, но не зависит от предпочитаемой ориентации нейрона. При этом если смещение пиковой ориентации имеет место при одних значениях контраста, оно также будет сохраняться и при других его значениях. Аналогичными свойствами обладают изменения, полученные экспериментально в работах [6–12] (пример описанных моделью экспериментальных данных имеется в работе [9]);

б) нейроны, которым свойственны изменения пиковой ориентации ($J_2^* \neq 0$, $\Delta\theta_{PO} \neq 0$), обладают меньшей селективностью и меньшей амплитудой ответа, чем клетки со стабильной пиковой ориентацией ($J_2^* = 0$, $\Delta\theta_{PO} = 0$): в модели это отражено в уравнениях (5) и (П-19) (см. также рис. 4), а экспериментально было получено в работе [11];

в) если после ответа на решетку с ориентацией θ_1 предъявить стимул с ориентацией θ_2 , то нейронная сеть перейдет из стационарного состояния, в котором пиковая ориентация ответов составляет $\theta_1 + \Delta\theta_{PO}$, в состояние, где она равна $\theta_2 + \Delta\theta_{PO}$. Как следствие, сама оптимальная ориентация ответа в данном случае изменяется на значение $\theta_2 - \theta_1$, зависящее только от параметров текущего и предыдущего стимулов. Это полностью соответствует экспериментальным данным, приведенным в работе [4].

Предложенная модель позволяет нам сделать определенные предположения, касающиеся основных свойств динамики пиковой ориентации. Эти предположения перечислены ниже.

1. Чем меньше асимметрия в пространственной конфигурации ориентационных колонок, тем ниже величина динамических сдвигов у них. В частности, там, где эта асимметрия отсутствует (например, в центрах колонок больших размеров), возможно преобладание клеток со стабильной динамикой.

2. Наличие динамики пиковой ориентации приводит к увеличению количества информации, содержащейся в отдельном нейронном ответе, но не приводит к увеличению количества информации, содержащейся в ответах, сформированных всеми нейронами гиперколонки.

3. У животных, у которых колончатая организация выражена слабо, либо отсутствует (например, у крыс или кроликов), пиковая ориентация либо не меняется, либо меняется, но слабо.

Связаны ли быстрые изменения пиковой ориентации с изменениями воспринимаемой ориентации? Все изменения пиковой ориентации нейронных ответов в V1 можно поделить на быстрые, длящиеся менее 100 мс [3–12] и не вызывающие изменения воспринимаемого зрительного образа, и более медленные, характерное время развития которых превышает 100 мс [2,30] и которые вызывают искажения воспринимаемого образа, известные как постэффект адаптации (tilt aftereffect). Описанная в данной работе модель может объяснять быстрые изменения пиковой ориентации [4–12], однако не в состоянии объяснить их более медленные перестройки [2,30], поскольку характерное время развития медленных изменений превышает характерное время развития ответа в нашей модели (величина τ_m в уравнении (1)). С другой стороны, в работе [2] была предложена альтернативная модель, описывающая изменения воспринимаемой ориентации. В ней ключевую роль играют кратковременные пластические перестройки афферентных связей. Поскольку характерное время развития этих перестроек составляет около 100–1000 мс, то такая модель, напротив, может описывать медленные [2,30], но не быстрые [4–12] изменения пиковой ориентации. Объединяя оба результата, мы видим, что быстрые [4–12] и медленные [2,30] изменения пиковой ориентации – это принципиально различные процессы, так как они отличаются по своим свойствам, механизмам и функциональному значению.

Предполагаемое функциональное значение асимметричных связей. Мы видим, что при наличии асимметрии в пространственном распределении та или иная ориентационная колонка «объединяет» в себе информацию, обработанную несколькими близлежащими колонками

(рис. 5в), и кодируют такую информацию при помощи двух свойств ответа: величины и положения его максимума (рис. 5б, 1, 2). Как следствие, сама реакция клеток содержит гораздо больше информации, чем ее какая-либо интегральная характеристика (например, общее количество импульсов за ответ). Подобные свойства модели совпадают со свойствами реальных гиперколонок, найденных в результате эксперимента [13]. Предполагается [6,13], что за счет этого отдельный нейрон области VI может передавать информацию, обработанную несколькими соседними клетками; иначе говоря – осуществлять процедуру мультиплексии зрительного сигнала. Значение такой мультиплексии может заключаться в том, что за счет нее достигается экономия числа каналов, по которым зрительная информация передается из VI в вышележащие области.

ВЫВОДЫ

Модернизированная кольцевая модель слоя 4 ориентационной гиперколонки с асимметричным пространственным распределением локальных связей, представленная на рис. 1в, позволяет воспроизвести динамические смещения предпочитаемой ориентации нейронов VI, а

также описать многие экспериментальные факты, касающиеся этих смещений, в рамках единой теоретической концепции. Мы ожидаем дальнейшее развитие этой концепции, и в первую очередь, ее применение при усовершенствовании двумерных моделей ориентационной гиперколонки.

Автор работы хотел бы выразить благодарность заведующему Лаборатории физиологии сенсорных систем Института высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН д. б. н., проф. И.В. Бондарю за помощь в написании работы.

ПРИЛОЖЕНИЕ

В приложении приведено подробное описание анализа состояний устойчивого равновесия системы, а также вывод уравнений (3)–(6).

Упрощение уравнения динамики нейронной активности. Для простоты и наглядности рассмотрим случай $t > 0$. Вводя значения $j_0 = \frac{1}{2}J_0$, $j_2 = \frac{1}{2}J_2 - \frac{1}{2}iJ_2^*$, $c = Ce^{-2i\theta_0}$, где i – мнимая единица, и применяя формулу Эйлера ко всем тригонометрическим функциям уравнения (1), представляем это уравнение в виде:

$$\tau_m \frac{\partial m}{\partial t} = -m + g \left\{ l \left[1 + \frac{1}{2}ce^{2i\theta} + \frac{1}{2}\bar{c}e^{-2i\theta} \right] + \int_{-\frac{\pi}{2}}^{\frac{\pi}{2}} \frac{2d\theta'}{\pi} m(\theta', t) [j_0 + j_2 e^{2i\theta - 2i\theta'} + \bar{j}_2 e^{2i\theta' - 2i\theta}] \right\}. \quad (\text{П-1})$$

Разложим активность клеток $m(\theta, t)$ в ряд Фурье:

$$m(\theta, t) = \sum_{n=-\infty}^{+\infty} m_{2n}(t) e^{2in\theta},$$

$$m_{2n}(t) = \int_{-\frac{\pi}{2}}^{\frac{\pi}{2}} \frac{d\theta'}{\pi} m(\theta', t) e^{-2in\theta'}, \quad n \in \mathbb{Z}, \quad (\text{П-2})$$

$$m_{-2n}(t) = \bar{m}_{2n}(t),$$

где $m_0(t)$, $m_2(t)$, $m_{-2}(t)$, ... – соответствующие коэффициенты разложения, называемые гармониками. Уравнение $m_{-2n}(t) = \bar{m}_{2n}(t)$ следует из того факта, что активность колонки $m(\theta, t)$ – это вещественная величина.

После этого разложим интеграл в (П-1) на отдельные слагаемые, затем подставим в них (П-2):

$$\tau_m \frac{\partial m}{\partial t} = -m + g \left\{ [l + 2j_0 m_0] + \left[\frac{1}{2}lc + 2j_2 m_2 \right] e^{2i\theta} + \left[\frac{1}{2}\bar{l}c + 2\bar{j}_2 \bar{m}_2 \right] e^{-2i\theta} \right\}, \quad (\text{П-3})$$

Напомним, что в этом уравнении $g(x)$ – это передаточная функция из соотношения (2), а аргумент этой функции – общий синаптический ток $I(\theta, t)$. Для того чтобы раскрыть $g(x)$, представим этот ток в следующем виде:

$$I(\theta, t) = [l + 2j_0 m_0] + 2 \left| \frac{1}{2}lc + 2j_2 m_2 \right| \cos(2\theta - 2\theta_p), \quad (\text{П-4})$$

где $\theta_p(t)$ – собственная пиковая ориентация колонки, общий синаптический ток которой в рассматриваемый момент времени максимален. Она определяется как

$$2\theta_p = -\text{Arg}\left[\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right]. \quad (\text{П-5})$$

$I(\theta, t)$ принимает максимальное значение при $\theta = \theta_p$ и минимальное – при $\theta = \theta_p + \pi/2$. Запишем эти значения:

$$\begin{aligned} I_{\max}(t) &= l + 2j_0m_0 + 2\left|\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right|, \\ I_{\min}(t) &= l + 2j_0m_0 - 2\left|\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right|. \end{aligned} \quad (\text{П-6})$$

Согласно уравнениям (1) и (2), в формировании паттерна нейронной активности будут

$$\tau_m \frac{\partial m}{\partial t} = -m + \beta \left\{ [l - T + 2j_0m_0] + \left[\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right] e^{2i\theta} + \left[\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right] e^{-2i\theta} \right\}. \quad (\text{П-8})$$

2. *Случай С.* $I_{\max} \geq T \geq I_{\min}$. Для него максимальный синаптический ток превышает порог, а минимальный – нет:

$$\begin{aligned} I_{\min} = l + 2j_0m_0 - \left|\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right| \leq T \leq l + \\ + 2j_0m_0 + \left|\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right| = I_{\max}. \end{aligned}$$

В этом случае часть ориентационных колонок получает надпороговое возбуждение и поэтому активна, а оставшаяся часть – подпоро-

участвовать лишь те колонки, для которых $I \geq T$. В зависимости от соотношений между величинами I_{\max} , I_{\min} , и T возможны три случая.

1. *Случай F.* Он возможен тогда, когда синаптический ток у всех колонок больше порогового значения:

$$I > I_{\min} = l + 2j_0m_0 - 2\left|\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right| \geq T. \quad (\text{П-7})$$

Для него выражение $g(x)$ из уравнения (2) раскрывается следующим образом:

говое и поэтому «молчит». Их разделяют колонки, синаптический ток которых равен порогу T . Обозначим их предпочитаемые ориентации как $\theta_p \pm \theta_c$. Имеем соотношение, следующее из выражения (П-4):

$$\begin{aligned} I(\theta_p \pm \theta_c, t) &= l + 2j_0m_0 + \\ + 2\left|\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right| \cos(\pm 2\theta_c) &= T. \end{aligned} \quad (\text{П-9})$$

Уравнение (5) для режима С принимает вид

$$\tau_m \frac{\partial m}{\partial t} = -m + \left\{ \beta \left\{ [l + 2j_0m_0] + \left[\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right] e^{2i\theta} + \left[\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right] e^{-2i\theta} - T \right\}, |\theta - \theta_p| < \theta_c, \right. \\ \left. 0, |\theta - \theta_p| \geq \theta_c. \right. \quad (\text{П-10})$$

3. Если все колонки получают подпороговое возбуждение, то никакая активность в нейронной сети не генерируется:

$$I < I_{\max} = l + 2j_0m_0 + \left|\frac{1}{2}lc + 2j_2m_2\right| \leq T.$$

Подобный случай возможен только при предъявлении стимулов низкой интенсивности, либо при их отсутствии:

$$l(1 + C) \leq T.$$

Анализ состояний устойчивого равновесия для случая F. Продифференцируем $m_0(t)$, $m_2(t)$ из уравнений (П-2) по времени и подставим результат этого действия в (П-8), учитывая соотношение $l \gg T$:

$$\tau_m \frac{\partial m_0}{\partial t} = -(1 - \beta J_0)m_0 + \beta l,$$

$$\tau_m \frac{\partial m_2}{\partial t} = -(1 - 2\beta j_2)m_2 + \frac{1}{2}\beta lc. \quad (\text{П-11})$$

Приравнявая левые части уравнений (П-11) к нулю, находим единственную стационарную точку для случая F, заданную равновесными значениями гармоник m_0^∞ , m_2^∞ :

$$m_0^\infty = \frac{\beta l}{1 - \beta J_0}, \quad m_2^\infty = \frac{\beta lc}{2(1 - 2\beta j_2)}. \quad (\text{П-10})$$

Назовем эту стационарную точку состоянием F. В этом состоянии клетка обладает максимально широкой ориентационной настройкой, полуширина равна $\pi/2$.

Найдем смещение пиковой ориентации за время развития ответа. Для этого запишем пространственное распределение нейронной активности в состоянии F. Его мы можем получить,

подставив (П-12) в (П-2) и учтя соотношение (П-5):

$$m^\infty(\theta) = m_0^\infty + m_2^\infty e^{2i\theta} + \overline{m_2^\infty} e^{-2i\theta} = \frac{\beta l}{1 - \beta J_0} + \frac{\beta l C}{|1 - 2\beta j_2|} \cos[2\theta - 2\theta_0 - \text{Arg}(1 - 2\beta j_2)].$$

Теперь для того, чтобы найти пиковую ориентацию колонки в конце ответа (в состоянии устойчивого равновесия), необходимо определить, при каких значениях ориентации решетки θ_0 активность колонки с предпочитаемой ориентацией, равной θ , будет максимальна. Для этого продифференцируем вышеуказанное выражение по θ_0 и приравняем результат этого действия к нулю. В итоге мы получим:

$$2\Delta\theta_{PO} = \theta_0 \left| \frac{\partial m^\infty}{\partial \theta_0} \right|_{\theta_0} - \theta = -\text{Arg}(1 - 2\beta j_2),$$

где $\Delta\theta_{PO}$ – разность между пиковой ориентацией в конце ответа и предпочитаемой ориентацией колонки. Упрощая это выражение, получаем в итоге уравнение (3).

Определим теперь границы существования состояния F. Для этого подставим уравнения (П-12) в условие (П-7) и учтем, что $l \gg T$ (мы предъявляем стимулы, существенно превышающие пороговые):

$$\tau_m \frac{\partial m}{\partial t} = -m + \begin{cases} 2\beta \left| \frac{1}{2}lc + 2j_2 m_2 \right| [\cos(2\theta - 2\theta_p) - \cos 2\theta_c], & |\theta - \theta_p| < \theta_c, \\ 0, & |\theta - \theta_p| \geq \theta_c. \end{cases} \quad (\text{П-15})$$

Теперь, дифференцируя величины $m_0(t)$, $m_2(t)$ из выражения (П-2) по времени и подставляя полученные производные в выражение (П-15), выводим следующие уравнения, описывающие их динамику:

$$\begin{aligned} \tau_m \frac{\partial m_0}{\partial t} &= -m_0 + 2\beta \left| \frac{1}{2}lc + 2j_2 m_2 \right| \gamma_2(\theta_c), \\ \tau_m \frac{\partial m_2}{\partial t} &= -m_2 + \beta \left(\frac{1}{2}lc + 2j_2 m_2 \right) \gamma_1(\theta_c), \end{aligned} \quad (\text{П-16})$$

где $\gamma_1(\theta_c)$, $\gamma_2(\theta_c)$ – первая и вторая трансцендентные функции соответственно. Они определяются следующими условиями:

$$\gamma_1(\theta_c) = \frac{2\theta_c}{\pi} - \frac{\sin 4\theta_c}{2\pi},$$

$$(1 - \beta J_2)^2 + (\beta J_2^*)^2 > (1 - \beta J_0)^2 C^2, \quad \beta J_0 < 1. \quad (\text{П-13})$$

Наконец, найдем границы устойчивости этого состояния. Для этого запишем характеристическое уравнение для (П-11):

$$\begin{vmatrix} \beta J_0 - (\lambda + 1) & 0 & 0 \\ 0 & \beta J_2 - (\lambda + 1) & -\beta J_2^* \\ 0 & \beta J_2^* & \beta J_2 - (\lambda + 1) \end{vmatrix} = 0,$$

где λ – собственные числа системы.

Если мы раскроем детерминант матрицы слева и найдем корни характеристического уравнения, то увидим, что область устойчивости, для которого характерно соотношение $\lambda < 0$, определяется условиями:

$$\beta J_0 < 1, \quad \beta J_2 < 1. \quad (\text{П-14})$$

Область в пространстве параметров, описываемая уравнениями (П-13) и (П-14), отмечена на рис. 2а. Функционирование нейронной сети в таком режиме назовем функционированием системы в режиме А.

Устойчивые стационарные точки и циклы для случая С. Для поиска состояний устойчивого равновесия в случае С необходимо величину T в уравнении динамики активности (П-10) заменить на левую часть равенства (П-9), после чего упростить полученный результат:

$$\gamma_2(\theta_c) = \frac{\sin 2\theta_c - 2\theta_c \cos 2\theta_c}{\pi}. \quad (\text{П-17})$$

Эти две функции при $0 \leq \theta_c \leq \pi/2$ принимают значения в интервале $[0; 1]$ и являются монотонно возрастающими.

Стационарные состояния системы определяются исходя из уравнений (П-16) и условия (П-9):

$$\begin{aligned} 2j_0 m_0^\infty + l + 2 \left| \frac{1}{2}lc + 2j_2 m_2^\infty \right| \cos 2\theta_c^\infty &= T, \\ m_0^\infty &= 2\beta \left| \frac{1}{2}lc + 2j_2 m_2^\infty \right| \gamma_2(\theta_c^\infty), \\ (1 - 2\beta j_2 \gamma_1(\theta_c^\infty)) m_2^\infty &= \frac{1}{2} \beta l c \gamma_1(\theta_c^\infty), \end{aligned} \quad (\text{П-18})$$

где θ_c^∞ – значение критического угла в состоянии равновесия. Левая часть последнего уравнения подразумевает необходимость рассмотрения общего случая, соответствующего условию $1 - 2\beta j_2 \gamma_1(\theta_c^\infty) \neq 0$, и частного случая, для которого справедливо уравнение $1 - 2\beta j_2 \gamma_1(\theta_c^\infty) = 0$. Назовем их случаем W и случаем M соответственно.

Случай W. Он имеет место при выполнении одного из неравенств: $\beta J_2 \gamma_1(\theta_c^\infty) \neq 1$, $\beta J_2^* \neq 0$. В этой ситуации обе части последнего уравнения в выражениях (II-18) можно разделить на величину $1 - 2\beta j_2 \gamma_1(\theta_c^\infty)$ и увидеть, что этому случаю также будет соответствовать единственное стационарное состояние:

$$m_0^\infty = \frac{\beta l C \gamma_2(\theta_c^\infty)}{|1 - 2\beta j_2 \gamma_1(\theta_c^\infty)|}, \quad (II-19)$$

$$m_2^\infty = \frac{\beta l C \gamma_1(\theta_c^\infty)}{2(1 - 2\beta j_2 \gamma_1(\theta_c^\infty))}.$$

Назовем его *состоянием W*. Значение критического угла θ_c^∞ в нем находится путем подстановки значений (II-19) в уравнения (II-9). В результате выполнения этих действий мы получаем уравнение (4). Заданный этим уравнением критический угол θ_c^∞ соответствует полуширине ориентационной настройки. В координатах $(\beta J_0, \beta J_2, \beta J_2^*)$ уравнение (4) будет описывать коническую поверхность, которая характеризует множество состояний, соответствующих определенному значению θ_c . Для различных значений θ_c задаются разные конические поверхности, которые, в свою очередь, будут расположены внутри конуса, определенных неравенствами:

$$(1 - \beta J_2)^2 + (\beta J_2^*)^2 < (1 - \beta J_0)^2 C^2, \quad (II-20)$$

$$\beta J_0 < 1.$$

Он и будет областью существования стационарного состояния W. Границы этой области в пространстве параметров при $C = 1$ нейронной сети отмечены на рис. 2б. Назовем такую область *режимом Б*. Отметим, что если предъявлен низкоконтрастный стимул, то даже находясь в режиме Б, система придет к состоянию F, а не к состоянию W, как это можно видеть из уравнений (II-13) и (II-20).

Активность ориентационной колонки в этом состоянии находится, если подставить стационарные значения гармоник из (II-19) в (II-2) и учесть соотношение (II-5):

$$m^\infty(\theta; \theta_0) = \frac{lC}{|1 - 2\beta j_2 \gamma_1(\theta_c)|} \times \{ \cos(2\theta - 2\theta_0 - \text{Arg}(1 - 2\beta j_2 \gamma_1(\theta_c^\infty))) - \cos 2\theta_c \}_+,$$

где

$$\{x\}_+ = \begin{cases} 0, & x < 0, \\ x, & x \geq 0. \end{cases}$$

Как и в состоянии F, в состоянии W сдвиг предпочтительной ориентации колонки за время развития ответа находится путем дифференцирования $m^\infty(\theta; \theta_0)$ по величине θ_0 и приравнивания получившегося выражения к нулю. В результате этого мы получим уравнение (5).

Теперь определим, при каких условиях это стационарное состояние будет обладать устойчивостью. Для этого сделаем следующую замену в уравнениях (II-14) и (II-9):

$$z = \beta \left(2j_2 m_2 + \frac{1}{2} l c \right) = |z| e^{2i\theta_z}.$$

Результат этой замены выглядит так:

$$2\beta j_0 m_0 + \beta l + 2|z| \cos 2\theta_c = \beta T,$$

$$\tau_m \frac{\partial m_0}{\partial t} = -m_0 + 2|z| \gamma_2(\theta_c),$$

$$\tau_m \frac{\partial |z|}{\partial t} = (\beta J_2 \gamma_1(\theta_c) - 1)|z| + \frac{1}{2} \beta l C \cos(2\theta_0 + 2\theta_z),$$

$$\tau_m \left[2|z|^\infty \frac{\partial \theta_z}{\partial t} \right] = -\beta J_2^* \gamma_1(\theta_c) |z|^\infty - \frac{1}{2} \beta l C \frac{|z|^\infty}{|z|} \sin(2\theta_0 + 2\theta_z).$$

Подставим в это уравнение $\theta_c(t) = \theta_c^\infty + \delta\theta_c$; $m_0(t) = m_0^\infty + \delta m_0$; $|z|(t) = |z|^\infty + \delta|z|$; $\theta_z(t) = \theta_z^\infty + \delta\theta_z$ и линеаризуем получившуюся систему:

$$\tau_m \frac{\partial \delta m_0}{\partial t} = \left(\beta J_0 \frac{2\theta_c^\infty}{\pi} - 1 \right) \delta m_0 + \frac{2 \sin 2\theta_c^\infty}{\pi} \delta |z|,$$

$$\begin{aligned} \tau_m \frac{\partial \delta|z|}{\partial t} &= \beta_2 J_0 J_2 \frac{\sin 2\theta_c^\infty}{\pi} \delta m_0 + \\ &+ \left[\beta J_2 \left(\frac{2\theta_c^\infty}{\pi} + \frac{\sin 4\theta_c^\infty}{2\pi} \right) - 1 \right] \delta|z| + \beta J_2^* \gamma_1(\theta_c^\infty) [2|z|^\infty \delta\theta_z], \\ \tau_m \frac{\partial [2|z|^\infty \delta\theta_z]}{\partial t} &= -\beta^2 J_0 J_2^* \frac{\sin 2\theta_c^\infty}{\pi} \delta m_0 - \\ &- \beta J_2^* \left(\frac{2\theta_c^\infty}{\pi} + \frac{\sin 4\theta_c^\infty}{2\pi} \right) \delta|z| + [\beta J_2 \gamma_1(\theta_c^\infty) - 1] 2|z|^\infty \delta\theta_z. \end{aligned}$$

Расписав характеристическое уравнение для этой линеаризованной системы, мы получим следующие условия устойчивости стационарного состояния:

$$\begin{aligned} (\lambda + 1)^3 - \left(\beta J_0 \frac{2\theta_c^\infty}{\pi} + \beta J_2 \frac{4\theta_c^\infty}{\pi} \right) (\lambda + 1)^2 + \\ + \left[\beta^2 J_0 J_2 \left(\frac{8\theta_c^{\infty 2}}{\pi^2} - \frac{2\sin^2 2\theta_c^\infty}{\pi^2} \right) + \right. \\ \left. + \beta^2 |2j_2|^2 \gamma_1(\theta_c^\infty) \left(\frac{2\theta_c^\infty}{\pi} + \frac{\sin 4\theta_c^\infty}{2\pi} \right) \right] (\lambda + 1) + \\ + \beta^3 J_0 |2j_2|^2 \gamma_1(\theta_c^\infty) \left(\frac{2\sin^2 2\theta_c^\infty}{\pi^2} - \frac{4\theta_c^{\infty 2}}{\pi^2} - \frac{\theta_c^\infty \sin 4\theta_c^\infty}{\pi^2} \right) = 0, \end{aligned} \quad (\text{П-21})$$

$\text{Re } \lambda < 0.$

Для каждой из точек, задействованных в построении графиков на рис. 2–4, производили численное решение уравнения (П-19). Все точки, не удовлетворявшие условию $\text{Re } \lambda < 0$, из этих графиков убирались.

Случай М. Для него выполняется соотношение $\beta J_2 \gamma_1(\theta_c) = 1$. Согласно равенствам (П-18) он возможен только тогда, когда $c = 0$. Иными словами, в ответах на высококонтрастные решетки стационарного состояния, соответствующего такому случаю, не существует. Подставим условие $c = 0$ в уравнения (П-16):

$$\begin{aligned} \tau_m \frac{\partial m_0}{\partial t} &= -m_0 + 4\beta |j_2 m_2| \gamma_2(\theta_c), \\ \tau_m \frac{\partial m_2}{\partial t} &= -m_2 + 4\beta j_2 m_2 \gamma_1(\theta_c). \end{aligned}$$

В последнее из этих двух уравнений подставим $m_2 = |m_2| e^{2i\theta_2}$ и умножим результат на $e^{-2i\theta_2}$:

$$\begin{aligned} \tau_m \frac{\partial m_0}{\partial t} &= -m_0 + |4\beta j_2| |m_2| \gamma_2(\theta_c), \\ \tau_m \frac{\partial |m_2|}{\partial t} &= [\beta J_2 \gamma_1(\theta_c) - 1] |m_2|, \\ \tau_m \frac{\partial (2\theta_2)}{\partial t} &= -\beta J_2^* \gamma_1(\theta_c). \end{aligned} \quad (\text{П-22})$$

Если мы приравняем левые части уравнений (П-22) к нулю и подставим полученный результат в (П-9), то увидим, что в случае М возможен только один стационарный режим работы системы, который находится как

$$\begin{aligned} |m_2|^\infty &= -\frac{l}{4|j_2|(\beta J_0 \gamma_2(\theta_c^\infty) + \cos 2\theta_c^\infty)} \neq 0, \\ m_0^\infty &= -\frac{\beta l \gamma_2(\theta_c)}{\beta J_0 \gamma_2(\theta_c^\infty) + \cos 2\theta_c^\infty}, \quad \gamma_1(\theta_c^\infty) = \frac{1}{\beta J_2}, \end{aligned}$$

$$2\theta_2(t_2) = 2\theta_2(t_1) - \beta J_2^* \gamma_1(\theta_c^\infty) \frac{t_2 - t_1}{\tau_m}, \quad t_1, t_2 \gg \tau_m.$$

где t_1, t_2 – время, прошедшее после включения стимула. Из этих уравнений вытекают условия существования случая М. Они параметрически задаются следующими неравенствами:

$$0 \leq \theta_c \leq \frac{\pi}{2}, \quad \beta J_2 = \frac{1}{\gamma_1(\theta_c^\infty)} > 1, \quad \beta J_0 < -\frac{\cos 2\theta_c^\infty}{\gamma_2(\theta_c^\infty)}, \quad (\text{П-23})$$

где $\gamma_1(x), \gamma_2(x)$ – функции, определяемые соотношением (П-15). Все эти уравнения определяют в пространстве параметров нейронной сети области, границы которой отмечены на рис. 2в.

При таком режиме величина θ_2 не стремится к определенному равновесному значению при $t \rightarrow +\infty$. Вместо этого она меняется с постоянной скоростью при неизменном $|m_2|^\infty$. Подобные изменения описываются на фазовой плоскости в виде замкнутой кривой. Они представляют собой стационарные колебания величин $\text{Re } m_2$ и $\text{Im } m_2$, что соответствует периодическим колебаниям нейронной активности в каждой колонке. Эти колебательные процессы циркулируют по всей ориентационной гиперколонке, перескакивая с одного модуля на другой и называются стационарным циклом. Назовем его циклом М.

Определим, при каких условиях этот стационарный цикл будет устойчив. Для этого подставим условия $\theta_c(t) = \theta_c^\infty + \delta\theta_c$; $m_0(t) = m_0^\infty + \delta m_0$; $|m_2|(t) = |m_2|^\infty + \delta|m_2|$ в уравнения (П-22) и линеаризуем получившуюся систему:

$$\tau_m \frac{\partial \delta m_0}{\partial t} = \left(\beta J_0 \frac{2\theta_c^\infty}{\pi} - 1 \right) \delta m_0 + \beta |2j_2| \frac{2 \sin 2\theta_c^\infty}{\pi} \delta |m_2|,$$

$$\tau_m \frac{\partial \delta |m_2|}{\partial t} = \frac{\beta J_0 J_2}{|2j_2|} \frac{\sin 2\theta_c^\infty}{\pi} \delta m_0 + \left(\beta J_2 \frac{4\theta_c^\infty}{\pi} - 2 \right) \delta |m_2|.$$

Исследуя характеристическое уравнение для этой системы, получим, что в области, заданной неравенствами (П-23), наш стационарный цикл устойчив.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. D. H. Hubel and T. N. Wiesel, *J. Physiol.* **160**, 106 (1962).
2. D. Z. Jin, V. Dragoi, M. Sur, and H. S. Seung, *J. Neurophysiol.* **94** (6), 4038 (2005).
3. W. Wu, P. H. Tiesinga, T. R. Tucker, et al., *J. Neurosci.* **31** (36), 12767 (2011).
4. N. Nortmann, S. Rekauzke, S. Onat, et al., *Cereb. Cortex* **25** (6), 1427 (2015).
5. A. Benucci, D. L. Ringach, and M. Carandini, *Nat. Neurosci.* **12** (10), 1317 (2009).
6. I. A. Shevelev, G. A. Sharaev, N. A. Lazareva, et al., *Neuroscience* **56** (4), 865 (1993).
7. I. A. Shevelev, U. T. Eysel, N. A. Lazareva, and G. A. Sharaev, *Neuroscience* **84** (1), 11 (1998).
8. E. D. Gershon, M. C. Wiener, P. E. Latham, and B. J. Richmond, *J. Neurophysiol.* **79** (3), 1135 (1998).
9. Н. А. Лазарева, Д. Ю. Цуцкиридзе, И. А. Шевелёв и др., *Журн. высш. нервн. деят.* **53** (6), 722 (2003).
10. Н. А. Лазарева, С. А. Кожухов, Р. С. Иванов и др., *Журн. высш. нервн. деят.* **63** (2), 205 (2013).
11. M. Mulas, S. Pojoga, and V. Dragoi, *SfN Abstr. No.* 160.17.
12. С. А. Кожухов, К. А. Салтыков и Н. А. Лазарева, *Журн. высш. нервн. деят.* **66** (1), 36 (2016).
13. D. J. Richmond and L. M. Optican, *J. Neurophysiol.* **64** (2): 370 (1990).
14. A. Benucci, R. A. Frazor, and M. Carandini, *Neuron* **55** (1), 103 (2007).
15. I. Nauhaus, L. Busse, D. L. Ringach, and M. Carandini, *J. Neurosci.* **32** (9), 3088 (2012).
16. L. Muller and A. Destexhe, *J. Physiol. (Paris)* **106** (5–6), 222 (2012).
17. P. C. Bressloff and M. A. Webber, *J. Comput. Neurosci.* **32** (2), 233 (2012).
18. R. Malach, Y. Amir, M. Harel, and A. Grinvald, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **90** (22), 10469 (1993).
19. W. H. Bosking, Y. Zhang, B. Schofield, and D. Fitzpatrick, *J. Neurosci.* **17** (6), 2112 (1997).
20. A. Stepanyantz, J. A. Hirsch, L. M. Martinez, et al., *Cereb. Cortex* **18** (1), 2008.
21. K. A. Martin, S. Roth, and E. S. Rusch, *Nat. Commun.* **5**, 5252 (2014).
22. R. Miikulainen, J. A. Bednar, Y. Choe, and J. Siroch, *Computational maps in the visual cortex* (Springer Science, 2005).
23. R. Ben-Yishai, R. L. Bar-Or, and H. Sompolinsky, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92** (9), 3844 (1995).
24. P. C. Bressloff and J. D. Cowan, *Phys. Rev. Lett.* **88** (7), 078102 (2002).
25. J. Schummers, B. Cronin, K. Wimmer, et al., *Front. Neurosci.* **1** (1), 145 (2007).
26. A. V. Chizhov, *J. Comput. Neurosci.* **36** (2), 297 (2014).
27. Е. Ю. Смирнова и А. В. Чижов, *Биофизика* **56** (3), 527 (2011).
28. E. Y. Smirnova, E. A. Chizhkova, and A. V. Chizhov, *Biol. Cybern.* **109** (4–5), 537 (2015).
29. P. C. Bressloff, J. D. Cowan, M. Golubitsky, et al., *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **356** (1407), 299 (2001).
30. S. He and D. I. MacLeod, *Nature* **411** (6836), 473 (2001).

À Model of Temporal Encoding of Stimulus Orientation by Neuronal Responses in the Primary Visual Cortex

S.A. Kozhukhov

*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences,
ul. Butlerova 5a, Moscow, 117485 Russia*

It has been shown experimentally that stimulus orientation that elicits the optimal response in an orientation column in the primary visual cortex (area V1) undergoes quick systematic changes occurring during 10–100 ms. These changes allow different orientation columns to encode information from multiple items in visual space (so called temporal encoding). However, the mechanism responsible for these changes is still unknown. Besides, most of modern biophysical models are unable to reproduce these changes; peak orientation of their responses is permanent during the time course. In this paper, we suggested to improve firing-rate ring model of the orientation hypercolumn by replacing: spatial symmetric distribution of local connections with spatial asymmetric distribution. As a result, we have more perfect model able to reproduce such changes. Moreover, their amplitude is proportional to extent of asymmetry in spatial distribution of local connections.

Keywords: firing rate model for neural population, orientation tuning, dynamics, primary visual cortex, orientation column, short-range horizontal connections