

Изв. вузов «ПНД», т. 19, № 6, 2011

УДК 612.825; 51-76

## СИНХРОНИЗАЦИЯ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ В КОЛОНКАХ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ МОЗГА

Л.Н. Подладчикова, Р.А. Тикиджи-Хамбурьян, А.В. Тикиджи-Хамбурьян, Н.А. Шевцова, В.А. Васильков, Е.И. Белова, И.А. Ищенко

Представлены результаты нейрофизиологического исследования и моделирования синхронизации активности нейронов различных типов и динамики формы импульса в двух переходных состояниях бистабильности. При моделировании имитировался диапазон длительностей импульсов «быстрых» и «медленных» нейронов, зарегистрированных в эксперименте. При тестировании группы модельных элементов с различными свойствами кратковременной и долговременной динамики активности обнаружено, что степень синхронизации их активности зависит от частоты и силы входных воздействий: она максимальна при высокой частоте сверхпороговых входных сигналов. Рассматривается возможный подход к исследованию механизмов функционирования колонок и динамических операций внутри них.

*Ключевые слова:* Зрительная кора, колонки, «быстрые» и «медленные» клетки, бистабильность, динамика формы импульсов, синхронизация активности, нейрофизиологическое исследование и моделирование.

#### Введение

Несмотря на то, что наличие локальных структурно-функциональных групп нейронов (колонок) в различных областях мозга является фактом, хорошо обоснованным экспериментальными данными [1–9], механизмы их функционирования и динамические операции внутри них остаются одной из актуальных проблем и являются полем для разнообразных гипотез, не верифицированных однозначно в эксперименте. Большинство экспериментальных и теоретических исследований в этой области сконцентрировано на изучении синхронизации и осцилляторной динамики как одного из возможных механизмов интеграции активности нейронов в колонках [10–13]. Показано, что соседние колонки имеют различные паттерны доминирующего типа динамики активности и что не все клетки вовлекаются в ритмическую активность в каждом из частотных диапазонов. Однако генераторные свойства и

функциональный тип нейронов, вовлекаемых в тот или иной частотный диапазон, детально не анализируются. Наши исследования, проведенные с помощью нейроинформационного подхода [14, 15], направлены на изучение условий и механизмов синхронизации активности нейронов различных функциональных типов в колонках. В отличие от известных методов [16, 17], основанных на анализе временной динамики активности в ответ на ступеньку тока и использовании других специальных методических приемов, в разработанных методах анализируется текущая активность нейронов и акцент делается на оценке длительности потенциала действия и 
его фронтов, абсолютной и относительной рефрактерности, следовых потенциалах, 
латентном периоде первого максимума в постимпульсных гистограммах, идентификации характеристических паттернов и переходных состояний между ними. В настоящей работе представлены данные о кратковременной и долговременной динамике 
активности быстрых и медленных нейронов, которая может определять степень синхронизации их активности в различных условиях функционирования.

#### Метолы

Эксперименты проводились на зрительной коре мозга (ЗКМ) морских свинок и кошек. Мультиклеточная активность в последнем случае регистрировалась с помощью 32-канальной системы Plexon с частотой дискретизации 40 кГц. В экспериментах на ЗКМ морских свинок использовались методы вне- и внутриклеточного отведения активности нейронов с помощью блоков микроэлектродов и различные виды световой стимуляции (ориентированные полосы, границы и решетки; световые пятна). В разных экспериментах использовались блоки из трех-шести микроэлектродов, расположенных на расстоянии 50...200 мкм друг от друга и имеющих различную конфигурацию. Это обеспечивало возможность одновременной регистрации активности клеток как из соседних колонок, так и из разных слоев ЗКМ и реконструкции их взаимного пространственного расположения. Для регистрации и анализа нейронной активности применялись методы и программы собственной разработки [18].

Было разработано три версии модели нейрона: первые две – на основе уравнений Ходжкина–Хаксли [19] и третья – на основе модифицированного импульсного нейрона, МИН [20]. Первая версия, построенная на основе модели Ванга с соавторами [21], использовалась для анализа свойств ионных каналов, влияющих на динамику тех или иных фаз импульсов, обнаруженную в данной работе (см. ниже) в двух переходных состояниях бистабильности активности нейронов ЗКМ.

Во второй версии модели для эмуляции формы потенциалов действия (ПД) реальных нейронов различных типов, зарегистрированных в первичной ЗКМ морской свинки, в качестве базовой использовалась двухсегментная модель нейрона, описанная в [10]. Для оптимизации параметров модели применен модифицированный генетический алгоритм [22], который позволяет использовать преимущества элитарного отбора без сходимости решения в локальных оптимумах и существенно сокращает количество поколений, необходимых для выхода на оптимум. Модификация состоит в следующем: использование двух операций скрещивания, характерных для бинарного и вещественного представления генов в хромосомах; адаптация фактора мута-

ции в зависимости от гомогенности популяции; введение индивидуального фактора мутации для каждой особи; вторичный отбор по величине мутации. В качестве целевой функции применялась взвешенная кросскорреляция между экспериментальными данными и результатом моделирования.

В третьей версии модели нейрона при имитационном моделировании «быстрых» и «медленных» нейронов ЗКМ в качестве базового элемента выбрана модель МИН [20]. В отличие от стандартной модели нейрона импульсного типа в структуру МИН был введен ряд дополнительных блоков, в том числе – генерации импульса, дополнительного сегмента постимпульсной поляризации, адаптации порога генерации ПД и специализированной модели синаптической передачи. Модель МИН непрерывно описывает динамику мембранного потенциала (МП) и порога генерации импульса и обеспечивает следующие возможности [20]: имитация различных видов активности реальных нейронов; анализ долговременной динамики импульсной активности и МП с накоплением следовой гипер- и/или деполяризации; проведение быстрых имитационных экспериментов на сетях произвольной размерности с помощью программы собственной разработки NeuroCAD 2.01.

### Результаты

В соответствии с разработанными ранее критериями [14, 23] по длительности импульса и долговременной динамике активности в ЗКМ кошки идентифицированы быстрые, промежуточные и медленные клетки, аналогичные обнаруженным в ЗКМ морской свинки. При этом соотношение нейронов разного типа варьировало в различных слоях ЗКМ, что проявляется, в частности, в сводном распределении межимпульсных интервалов (рис. 1). Видно, что динамика активности нейронов 4-го и 5-го слоев колонки существенно различна. В свете известных данных [4, 6, 8] о морфологических особенностях нейронов различных слоев коры, можно предположить, что частотная настройка и динамика активности нейронов коррелируют с их морфологическим типом.

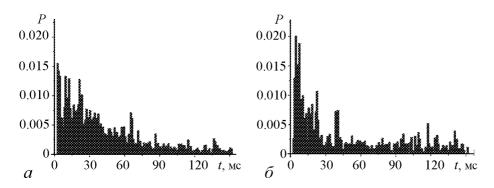


Рис. 1. Сводные нормированные распределения межимпульсных интервалов нейронов 4-го (a, n = 17) и 5-го ( $\delta, n = 8$ ) слоев зрительной коры мозга кошки

Динамика формы импульса в двух переходных состояниях бистабильной активности нейронов. В экспериментах с квази- и внутриклеточной регистрацией активности нейронов ЗКМ морской свинки у 50% нейронов (n=66) обнаружена известная [24,25] бистабильность – чередование длительных (более 1 секунды) периодов активации и инактивации ПД, сопряженных с динамикой МП нейронов. Детальное сопоставление формы ПД в двух переходных состояниях бистабильности позволило выявить ряд различий (по амплитуде и длительности быстрых фаз ПД, амплитуде и длительности следовой гипер- и деполяризации и др.) у большинства (около 80%) нейронов.

На рис. 2, І представлен пример суммации импульсов одного из нейронов ЗКМ морской свинки, зарегистрированных при внутриклеточном отведении в двух переходных состояниях бистабильной активности. Видно, что последние ПД, генерируемые перед началом пауз (рис. 2, I, a), имеют большую длительность по сравнению с первыми ПД после окончания пауз (рис. 2, I, б). При этом динамика ПД обусловлена, в основном, вариацией длительности нисходящей фазы ПД, в некоторых случаях (в основном, после периодов квазиритмической активности) наблюдается также падение амплитуды ПД. Из представленных данных следует, что динамика длительности ПД нейронов ЗКМ проявляется, в основном, в поздних фазах импульса и приурочена к переходным состояниям долговременной динамики активности отдельных нейронов. При моделировании обнаружено избирательное изменение формы и длительности переднего и заднего фронтов быстрых фаз ПД (рис. 2, II) за счет вариации максимальной проводимости быстрых натриевых каналов (рис. 2, II, a) и неинактивируемых калиевых каналов (рис. 2,  $\Pi$ ,  $\delta$ ), соответственно. Сопоставление результатов экспериментальных исследований и моделирования позволяет предположить, что проводимость неинактивируемых калиевых мембранных каналов одного и того же нейрона различна в двух состояниях бистабильной активности. Это предположение может быть тестировано с помощью различных методов, в том числе, техники пэтч-кламп.

Наряду с описанным анализом динамики отдельных ПД, на версиях модельных нейронов с приемлемым уровнем сходства с формой ПД реальных клеток

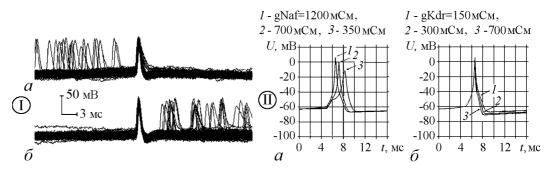


Рис. 2. Различие формы импульсов у нейрона ЗКМ морской свинки в двух переходных состояниях бистабильной активности (I) и у модельного нейрона (II) при вариации проводимости быстрых натриевых (a) и неинактивируемых калиевых (b) каналов. Обозначения в части II рисунка: по оси абсцисс – время в мс, по оси ординат – величина мембранного потенциала в мВ; для каждой из форм ПД модельного нейрона приведено значение проводимости соответствующих мембранных каналов в мСм

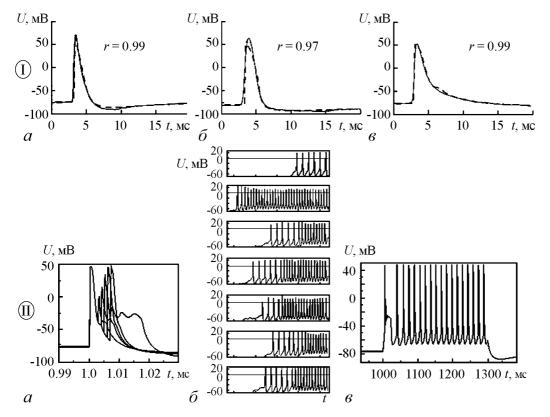


Рис. 3. Динамика активности модельных нейронов. I — имитация формы импульсов: a — быстрого,  $\delta$  — промежуточного и  $\epsilon$  — медленного нейронов, зарегистрированных при внутриклеточном отведении в ЗКМ морской свинки; сплошная линия — ПД реальных нейронов, пунктирная линия — ПД модельных нейронов; II — свойства динамики активности: a — падение амплитуды спайка в режиме генерации с коротким межимпульсным интервалом у нейрона «медленного» типа;  $\delta$  — бистабильность активности нейрона «промежуточного» типа в режиме автогенерации;  $\epsilon$  — активность нейрона «медленного» типа, близкая к известным нейронам типа Intrinsically Bursting [10,16]

(рис. 3, I, a–a) тестировались свойства долговременной динамики активности при вариации различных параметров: силы входных воздействий, веса синаптических связей и структуры сети. Подобно реальным клеткам, некоторые из модельных нейронов проявляли относительную рефрактерность и бистабильную активность (рис. 3, II, a,  $\delta$ ). Кроме того, обнаружено, что нейроны, классифицированные в соответствии с разработанными нами критериями, могут быть сопоставлены с некоторыми известными [10] типами клеток по динамике активности в ответ на ступеньку тока (рис. 3, II, a).

Синхронизация активности нейронов различных типов. Разработано несколько версий нейросетевых моделей локальных нейронных групп в ЗКМ. Вычислительные эксперименты были проведены на группах модельных нейронов разного типа, не связанных между собой и имеющих приемлемый уровень сходства с формой ПД реальных клеток. Основное внимание было уделено анализу факторов, обусловливающих синхронизацию активности быстрых, промежуточных и медленных нейронов при вариации амплитуды и частоты входных импульсов.

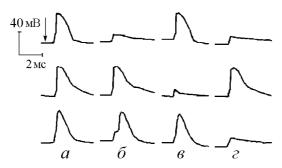


Рис. 4. Варианты (a-2) совместной активности моделей быстрого (верхний ряд), промежуточного и медленного нейронов при их синхронной активации; стрелкой отмечен момент поступления входного сигнала

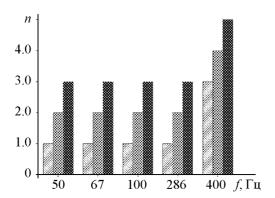


Рис. 5. Количество синхронных импульсов (ось ординат) у модельных нейронов различного типа во время периодов квазиритмической активности при изменении частоты (ось абсцисс) и силы входных воздействий (пороговый стимул – заштрихованная область; амплитуда в 1.5 раза выше порога – серый цвет и в 2 раза – черный)

Обнаружено, что в разные периоды возможны различные варианты совместной активности «быстрых», «промежуточных» и «медленных» модельных нейронов (рис. 4): a – синхронизация разрядов всех элементов;  $\delta$ ,  $\delta$  – попарная синхронизация ПД разных элементов; г - асинхронные разряды модельных нейронов разного типа. При этом возбуждающие постсинаптические потенциалы у этих нейронов возникали синхронно на каждый из входных сигналов, в то время как ПД генерировались с некоторым временным сдвигом. Анализ результатов показал, что степень синхронизации активности нейронов разного типа зависит от многих факторов, таких как накопление следовой де- и гиперполяризации, частота и временное распределение входных сигналов, амплитуда входного сигнала. В частности, обнаружено увеличение длительности периодов квазиритмической активности и степени синхронизации активности нейронов разных типов при возрастании амплитуды входных воздействий в различных частотных диапазонах (рис. 5 и 6). Из рисунков видно, что выраженная синхронизация нейронов различных типов наблюдается только при сверхпороговых входных сигналах высокой частоты.

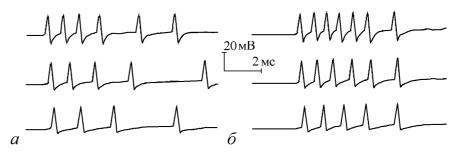


Рис. 6. Периоды квазиритмической активности быстрой (верхний ряд), промежуточной (средний ряд) и медленной (нижний ряд) модельных клеток при их синхронной активации и изменении амплитуды входных воздействий: a – пороговый стимул,  $\delta$  – амплитуда входных воздействий в 2 раза выше порога

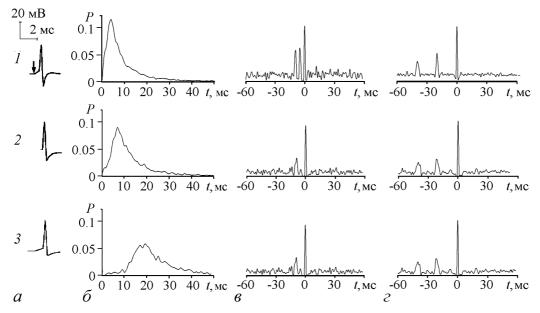


Рис. 7. Динамика активности модельных нейронов с различной постоянной времени (1–3): форма импульсов (a); постимпульсные гистограммы в ответ на предъявление последовательности входных импульсов с монотонно увеличивающейся частотой ( $\delta$ ); периоды квазиритмической активности, выявляемые с помощью дополнительных условий на референтный импульс (наличие импульсов с минимальным интервалом, характерным для реальных быстрых (a) и медленных (a) нейронов при активации последовательностью импульсов одного из быстрых нейронов, зарегистрированных в ЗКМ морской свинки)

При этом каждая из модельных клеток преобразовывала одну и ту же последовательность входных сигналов в характерный паттерн выходных ПД, соответствующий ее собственной частотной настройке (рис. 7).

### Обсуждение

Основные результаты данного исследования, проведенного с помощью нейроинформационного подхода, состоят в следующем: 1) длительности потенциала действия одного и того же нейрона зрительной коры мозга в двух переходных состояниях бистабильной активности различны; 2) степень синхронизации активности модельных элементов с различными свойствами кратковременной и долговременной динамики зависит от частоты и силы входных воздействий.

Первый факт согласуется с данными о динамике длительности и формы сложных импульсов клеток Пуркинье мозжечка морской свинки в переходных состояниях бистабильной активности [25]. В этой работе также было показано, что длительные импульсы в активности одних и тех же пар нейронов проявляют более выраженную синхронизацию по сравнению с импульсами короткой длительности. По-видимому, аналогичная зависимость степени синхронизации от длительности ПД может проявляться и в колонках ЗКМ. Нельзя исключать, что в феномене динамики длительности ПД отражается взаимосвязь генераторных внутриклеточных процессов и характера текущей активности афферентных входов. Эти предположения могут быть проверены с помощью экспериментальных методов и моделирования.

Интересно отметить, что обнаруженная максимальная выраженность синхронизации активности гетерогенных нейронов при высокой частоте сверхпороговых входных сигналов согласуется с известными фактами [17] о величине характеристических межимпульсных интервалов в афферентах от наружного коленчатого тела (2...4 мс), создающих условия для временной суммации на уровне нейронов ЗКМ.

В свете полученных и известных фактов рассмотрим возможные подходы к исследованию механизмов функционирования колонок и динамических операций внутри них. В наших экспериментальных исследованиях определены критерии идентификации центральных и периферических частей колонок как устойчивых структур ЗКМ в различных условиях функционирования. В отличие от других исследований [2, 3 и мн.др.], идентификация колонок проводилась с помощью оценки пространственного распределения активности большого числа нейронов (до 100 в одном эксперименте) с учетом временной динамики ответов при диффузной световой стимуляции, рассматриваемой как аналог белого шума, и усредненных гистограмм активности клеток, зарегистрированных в каждом микроэлектродном треке. Обнаружено, что колонки имеют две части с различными внешними и внутренними связями, свойствами динамики активности нейронов и остротой ориентационной избирательности (рис. 8 и таблица). Так, к центральным частям колонок приурочены различные афферентные входы (специфические, неспецифические и ассоциативные), в то время как периферические части активируются, в основном, по системе внутрикорковых связей. Кроме того, показано, что внутрикорковые взаимодействия избирательно активируются при коротких межимпульсных интервалах в отличие от активации общего входа при большей длительности интервала [23]. На основании этих фактов можно полагать, что синхронизация в низкочастотной области определяется в большей мере активацией общего входа, в высокочастотной – активацией внутрикорковых связей.

По-видимому, в колонках могут существовать параллельные, относительно независимые потоки переработки информации, различающиеся по скорости, связям, частотной и сенсорной настройке. Результаты их функционирования могут проявляться в совместной активности (в том числе в фазовых отношениях) нейронов разного типа («быстрые» и «медленные» клетки), которые формируют дистантные

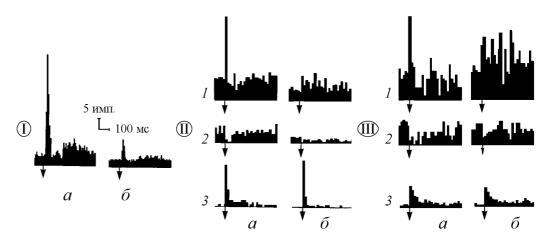


Рис. 8. Усредненные гистограммы ответов нейронов центральных (a) и периферических ( $\delta$ ) частей колонок в ЗКМ морской свинки при диффузной световой стимуляции (I) и при активации внутрикорковых межнейронных взаимодействий с помощью электрической (II) и химической (III) микростимуляции (I – возбудительные взаимодействия; 2 – тормозные; 3 – прямые эффекты микростимуляции)

Таблица Диапазон весов внутрикорковых межнейронных взаимодействий, выявляемых с помощью методов микростимуляции, в различных частях колонок

Расположение «ведущих»	Метод микростимуляции	
и «ведомых» нейронов	Электрическая	Ионтофорез глутамата
От IV слоя к нижним и верхним слоям внутри центральных частей колонок	0.20	0.40
От IV слоя к нижним и верхним слоям внутри пограничных зон колонок	0.06	0.30
От центральных частей к пограничным зонам внутри одной колонки	0.05	0.14
Между нейронами пограничных зон соседних колонок	0.04	0.11

выходы колонки. Возможно, что идентифицированные по временной динамике активности нейроны ЗКМ соответствуют известным [17] морфофункциональным типам нейронов (X, Y и W), обнаруженным на всех уровнях зрительной сенсорной системы (от сетчатки до коры головного мозга).

Одна из возможностей увеличения зон перекрытия временной динамики активности в колонке может быть обусловлена наличием специфических входных паттернов, которые получают «быстрые» и «медленные» нейроны, соответственно. Рассмотренные условия формирования синхронной активности в колонке могут быть детально исследованы в нейрофизиологических экспериментах (одновременное отведение нескольких нейронов наружного коленчатого тела и ЗКМ, идентификация входных и выходных элементов в колонке, исследование преобразования информации от входа к выходу по системе внутрикорковых связей и т.д.), а также с помощью имитационных моделей, в которых учтены характерные свойства структуры колонок. Такого рода подходы в настоящее время разрабатываются как в экспериментальных, так и модельных исследованиях [26-29]. На модели усредненной колонки может быть проанализирован вклад факторов, недоступных для детального изучения в эксперименте (диапазон входных паттернов, определяющих возможность синхронной активности быстрых и медленных нейронов; межуровневые взаимодействия быстрых и медленных нейронов; условия пространственно-временной суммации для активации «сильных» и «слабых» межнейронных взаимодействий).

### Библиографический список

- 1. Коган А.Б. Функциональная организация нейронных механизмов мозга. Л.: Медицина, 1979. 224 с.
- 2. Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. М.: Мир, 1990. 239 с.
- 3. *Hubel D.H., Wiesel T.N.* Shape and arrangement of columns in cat's visual cortex // J. Physiology. 1963. Vol. 165. P. 559.
- 4. *Mountcastle V.B.* The columnar organization of the neocortex // Brain. 1997. № 120. P. 701.
- 5. Freeman M. Cortical columns: a multi–parameter examination // Cerebral cortex. 2003. № 13. P. 70.

- 6. *Hirsch J.A.*, *Martinez L.M.* Laminar processing in the visual cortical column // Current Opinion in Neurobiology. 2006. № 16. P. 377.
- 7. *Horton J.C., Adams D.L.* The cortical column: a structure without a function // Phil. Trans. Roy. Soc. B. 2005. № 360. P. 386.
- 8. *Katzel D., Zemelman B.V., Buetfering C., Wolfel M., Miesenbock G.* The columnar and laminar organization of inhibitory connections to neocortical excitatory cells // Nature Neuroscience, Advance online publication, published 14 November 2010; doi:10.1038/nn.2687.
- 9. *Szentagothai J.* The neuron network of the cerebral cortex: A functional interpretation // Proc. R. Soc. Lond. Series B. 1978, Vol. 201, №. 1144. P. 219.
- 10. Compte A., Sanchez-Vives M. V., McCormick D. A., Wang X.-J. Cellular and network mechanisms of slow oscillatory activity (< 1 Hz) and wave propagations in a cortical network model // J. Neurophysiol. 2003. P. 2707.
- 11. Eckhorn R., Bauer R., Jordon W., Brosch M., Kruse W., Munk M., Reitboeck H.J. Coherent oscillations: a mechanisms of feature linking the visual cortex // Biol. Cyb. 1988. Vol. 60. P. 121.
- 12. *Gray Sh.M.*, *Singer W.* Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of visual cortex // PNAS. 1989. Vol. 86, № 5. P. 1698.
- 13. *Hopfield J.J., Brody C.D.* What is moment? Transient synchrony as a collective mechanism for spatio-temporal integration // PNAS. 2001. Vol. 98. № 3. P. 1282.
- 14. Подладчикова Л.Н., Тикиджи-Хамбурьян Р.А., Бондарь Г.Г., Гусакова В.И., Ивлев С.А., Дунин-Барковский В.Л. Временная динамика активности «быстрых» и «медленных» нейронов зрительной коры мозга и мозжечка // Нейрокомпьютеры: разработка и применение. 2004. № 11. С. 50.
- 15. Подладчикова Л.Н., Колтунова Т.И., Белова Е.И., Тикиджи-Хамбурьян Р.А., Ищенко И.А., Шапошников Д.Г. Нейроинформационный подход к исследованию нейронных и системных механизмов зрительного восприятия // Нейроинформатика 2011. Лекции по нейроинформатике: XIII Всерос. научн-технич. конф. М.: НИЯУ МИФИ, 2011. С. 185.
- 16. Nowak L.G., Azouz R., Sanchez-Vives M.V., Gray C.M., McCormick D.A. Electrophysiological classes of cat primary visual cortical neurons in vivo as revealed by quantitative analyses // J. Neurophysiology. 2003. Vol. 89. P. 1541.
- 17. *Orban G.A.* Neuronal Operations in the Visual Cortex. Studies of Brain Function. Berlin–Heidelberg; N-Y; Tokyo, 1984. 367 p.
- 18. *Markin S.N., Podladchikova L.N., and Dunin-Barkowski W.L.* Method to detect impulses of various duration generated by Purkinje cells of cerebellar cortex // Pattern Recognition and Image Analysis. 2005. Vol. 15, № 4. P. 672.
- 19. *Hodgkin A., Huxley A.* A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve // J. Physiology. 1952. Vol. 117. P. 500.
- 20. *Тикиджи-Хамбурьян Р.А.* Модифицированный импульсный нейрон как базовая модель для реальных нейронных сетей // Нейрокомпьютеры: разработка и применение. 2002. № 7–8. С. 97.
- 21. Wang X.-J., Liu Y., Sanches-Vives M.V., McCormick D.A. Adaptation and temporal decorrelation by single neuron in the primary visual cortex // J. Neurophysiology. 2003. Vol. 89. P. 3279.

- 22. *Тикиджи-Хамбурьян Р.А.* Модификация генетического алгоритма на основе элитарного отбора для поиска параметров биологически обоснованных моделей нейронов. // Нейроинформатика, электронный рецензируемый журнал. 2008. Т.3. № 1. С. 1.
- 23. Подладчикова Л.Н., Тикиджи-Хамбурьян Р.А., Бондарь Г.Г., Ивлев С.А., Дунин-Барковский В.Л. Особенности периодов квазиритмической активности «быстрых» и «медленных» нейронов зрительной коры и мозжечка: эксперимент и модель//Мат. XIV межд. конф. по нейрокиберн., 27–30 сентября 2005. Ростовн/Д: Издательство ООО «ЦВВР», 2005, т. 2. 132 с.
- 24. Anderson J., Lampl I., Reichova I., Carandini M. Ferster D. Stimulus dependence of two-state fluctuations of membrane potential in cat visual cortex // Nature Neuroscience. 2000. Vol. 3. P. 617.
- 25. Подладчикова Л.Н., Бондарь Г.Г., Ивлев С. А., Тикиджи-Хамбурьян Р. А., Дунин-Барковский В.Л. Динамика активности клеток Пуркинье мозжечка при изменении длительности сложных импульсов // Биофизика. 2008. Т. 53, вып. 3. С. 488.
- 26. Helmstaedter M.,. de Kock C.P.J, Feldmeyer D., Bruno R.M., Sakmann B. Reconstruction of an average cortical column in silico // Brain Res. Rew. 2007. Vol. 55. P. 193.
- 27. The Blue Brain Project. http://bluebrain.epfl.ch/
- 28. *Thomson A.M., Armstrong W.E.* Biocytin-labelling and its impact on late 20<sup>th</sup> century studies of cortical circuitry // Brain Res. Rew. 2011. Vol. 66. P. 43.
- 29. Silberberg G., Wu C., Markram H. Synaptic dynamics control the timing of neuronal excitation in the activated neocortical microcircuit // J. Physiol. 2004. Vol. 556. 1. P. 19.

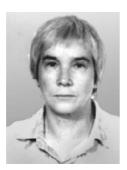
Южный федеральный университет, Поступила в редакцию 13.07.2011 Ростов-на-Дону Университет Дрексела, США

# ACTIVITY SYNCHRONIZATION OF DIFFERENT NEURON TYPES IN THE COLUMNS OF THE CEREBRAL VISUAL CORTEX

L.N. Podladchikova, R.A. Tikidji-Hamburyan, A.V. Tikidji-Hamburyan, N.A. Shevtsova, V.A. Vasilkov, E.I. Belova, I.A. Ischenko

The results of neurophysiological and modeling studies focused on activity synchronization among of different types of neurons and spike shape dynamics in two bistability transition states have been presented. In modeling study, spike duration range of «fast»  $\mu$  «slow» neurons recorded in neurophysiological experiments were simulated. While simulation of model element groups with different properties of short-term and long-term activity dynamics, it was revealed that degree of their activity synchronization depend on frequency and power of input influences; it was maximal at high frequency of super threshold input signals. Possible approach to the study of column functioning mechanisms and dynamics operations inside the columns have been considered.

*Keywords:* Visual cortex, columns, «fast» and «slow» cells, bistability, spike shape dynamics, activity synchronization, neurophysiological study and simulation.



Подладчикова Любовь Николаевна – родилась в 1946 году, окончила биолого-почвенный факультет Ростовского государственного университета по специальности биофизика (1969). Защитила кандидатскую диссертацию по специальности физиология (1972). Работает в НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана ЮФУ, с 1990 г. – зав. лаб. нейроинформатики сенсорных и моторных систем. Область научных интересов: вычислительные нейронауки, механизмы интеграции локальной зрительной информации на нейронном и поведенческом уровнях, механизмы кооперативного функционирования нейронных ансамблей. Автор более 120 научных публикаций по указанным направлениям в отечественных и международных изданиях. Является рецензентом нескольких российских и международных журналов и фондов, а также членом оргкомитета многих международных конференций.

344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, оф. 606 Южный федеральный университет, НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана E-mail: lnp@nisms.krinc.ru



Тикиджи—Хамбурьян Рубен Акимович — родился в Ростове-на-Дону (1969), окончил физический факультет Ростовского государственного университета (1991). С 1991 г. по 2000 г. работал в ИОФРАН. С 2000 г. года работает в НИИ нейрокибернетики ЮФУ старшим научным сотрудником, и.о. зав. лаб. «Детальный анализ и моделирование нейронов и нейронных сетей». В 2003 г. защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата технических наук в области моделирования нейроной активности в РГУ. Область научных интересов: вычислительные нейронауки, биолого—обоснованные модели нейрона и нейронных сетей. Автор более 30 научных публикаций по указанным направлениям. Рецензент двух международных журналов и одной всеросийской и двух международных конференций. В настоящее время является приглашенным исследователем в Центре Нейронаук Университета штата Луизиана, Нью—Орлеан, США.

344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, оф. 606 Южный федеральный университет, НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана E-mail: tikidji ham@krinc.ru



Тикиджи-Хамбурьян Александра Владленовна – родилась в 1987 году, окончила факультет психологии Южного Федерального университета (2009). С 2005 года работает в лаборатории нейроинформатики сенсорных и моторных систем НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана Южного Федерального университета, с 2009 года – в должности младшего научного сотрудника. Область научных интересов включает вычислительную нейронауку, биологически реалистичные модели нейронов и нейронных сетей, нейронные механизмы сенсорных функций и психофизику. Имеет 7 публикаций по этим направлениям. В настоящее время обучается в аспирантуре центра интегративных нейронаук, университет Тюбингена, Германия.

344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, оф. 606 Южный федеральный университет, НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана E-mail: alex-z-nn@rambler.ru



Шевцова Наталья Александровна — родилась в 1951 году, окончила механико-математический факультет по специальности математика, до 2009 года работала в НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана ЮФУ, защитила в РГУ диссертацию на соискание ученой степени кандидата технических наук в области моделирования нейронных сетей зрительной коры мозга и сетчатки (1996). В настоящее время является ассистентом профессора в лаборатории теоретических и вычислительных нейронаук университета Дрексела (США, Филадельфия). Область научных интересов: вычислительные нейронауки, моделирование нейронных сетей, имитирующих различные структуры мозга, механизмы сенсо-моторной интеграции и нейросетевого управления. Автор более 100 научных публикаций по указанным направлениям.

Университет Дрексела, Филадельфия, США E-mail: Natalia.Shevtsova@drexelmed.edu



Васильков Вячеслав Александрович — родился в Ростове—на—Дону (1984), окончил физический факультет «Южного Федерального университета» в 2007 году. После окончания ЮФУ работает в НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана ЮФУ, с 2008 года в должности младшего научного сотрудника. Научные интересы: реалистические модели нейронов, нейронных сетей и систем, нейронный базис обработки информации в слуховой системе, механизмы локализации источника звука. Является автором 11 публикаций в отечественных и зарубежных изданиях, в том числе по направлениям, указанным выше.

344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, оф. 606 Южный федеральный университет, НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана E-mail: vva@nisms.krinc.ru



Белова Евгения Ивановна – родилась в 1957 году, окончила Ростовский государственный университет (1979). по специальности физиология человека и животных. Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук в области физиологии эмоционального стресса, нейрофармакологии и нейрофизиологии (1994). В настоящее время работает старшим научным сотрудником НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана Южного федерального университета. В 2003 году получила ученое звание доцента по специальности «Физиология». Область интересов – синхронизация нейронной и медленной активности мозговых структур, нейрофармакология. Автор более 30 публикаций в отечественных и зарубежных изданиях по указанным направлениям, в том числе, учебного пособия «Основы нейрофармакологии» с грифом УМО по классическому университетскому образованию.

344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, оф. 606 Южный федеральный университет, НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана E-mail: evgenia belova@mail.ru



Ищенко Ирина Александровна – родилась в Миассе (1988), окончила физический факультет Южного федерального университета по специальности медицинская физика (2010). Научные интересы: нейроинформатика, синхронизация нейронной активности, колончатая и послойная организация нейронных сетей в зрительной коре. После окончания университета работает в НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана младшим научным сотрудником и обучается в аспирантуре. Имеет 7 основных публикаций по направлениям, указанным выше. Является лауреатом премии им. А.Б. Когана и членом Физиологического общества им. И.П. Павлова.

344090 Ростов-на-Дону, пр. Стачки 194/1, оф. 606 Южный федеральный университет, НИИ нейрокибернетики им. А.Б. Когана E-mail: ischenko.i.a@gmail.com