

# Компьютерная модель нейронных механизмов обработки информации на первом синаптическом уровне обонятельной системы

Г.С. Воронков, В.А.Изотов

## Общие представления

Тематическому моделированию обонятельной системы посвящен труд [1]-[4]. Интерес к обонятельной сенсорной системе, и, в частности, к обонятельной луковице (ОЛ), как объекту моделирования обусловлен достаточно подробной изученностью ее с точки зрения структурно-функциональной организации, а также предполагаемой простотой этой организации в сравнении с таковыми слуховой, зрительной и ряда других сенсорных систем. В то же время, признается важной до сих пор функциональная роль в обработке сенсорной информации как разных типов нейронов и их взаимосвязей, так и всей ОЛ [5]. Кроме того, интенсивные исследования последнего времени дают новые сведения и коррективы в саму структуру связей в ОЛ [6]. С этим, имеющиеся модели различаются функциональной ролью элементов, принципами кодирования, а также допускаемой при моделировании степенью упрощения структуры ОЛ.

В данной работе авторы стремились при построении модели учесть в максимальной степени все известные, а также собственные [7], нейробиологические и теоретические результаты в отношении нейронных механизмов обработки сенсорной информации в ОЛ. Построенная компьютерная модель основывается на парадигме, согласно которой сенсорная система рассматривается как многоуровневая нейронная семиотическая модель внешней среды [8, 9]; модель фактически раскрывает

конкретные нейронные механизмы одного из реальных вариантов реализации типовой структуры элементарной сенсорной системы [результаты моделирования способствуют, на наш взгляд, продвижению понимания того, каким образом нейронными механизмами обоняющей луковицы реализуются процессы опознавания сложного запаха кратковременного запоминания.

## 2. Архитектура нейронной сети

Компьютерная модель функционально разделена на три уровня (рис. 1). Первый уровень представлен обонятельными рецепторными нейронами (ОР), избирательно реагирующими на простые компоненты условной обонятельной среды. ОР разделены на четыре группы с различными "спектрами" чувствительности к простым запахам (каждый). Выходные сигналы ОР поступают в обонятельные клубочки (ОК), формирующие второй уровень обработки информации о запахе (рис. 1).

Внутри ОК выходы ОР с одинаковыми "спектрами" объединены в группы. В результате (см. рис. 1) внутри каждого ОК образуются четыре обонятельные зоны (ОЗ). Клубочки отличаются друг от друга по количеству объединенных в определенных обонятельных зонах аксонов ОР. Обонятельные клубочки латерально тормозят друг друга опосредованно через межклубочковые клетки (МКК). Аксоны организованы латеральное торможение внутри ОК между обонятельными зонами (рис. 1). Суммарные сигналы обонятельных зон поступают на входы основных нейронов (митральные и кисточковые) третьего уровня модели. Каждая митральная клетка (МК) получает свой дендрит только в одну ОЗ. Каждая кисточковая клетка (рис. 1). Таким образом ОК объединяет некоторую совокупность обонятельных нейронов и основных нейронов, МК и КК образуют обонятельный модуль. В модели сформировано три модуля.

Внутри модуля МК и КК связаны друг с другом опосредованно зернистыми клетками (ЗК). Каждая двухзонная кисточковая клетка получает соответствующую ЗК связана с двумя МК, посылающими дендриты те же зоны ОК, что и она (вставка на рис. 1). Аналогичным

o a b a c d c a e l m n k v y  
 c p d f e k e p a l o p g s t z

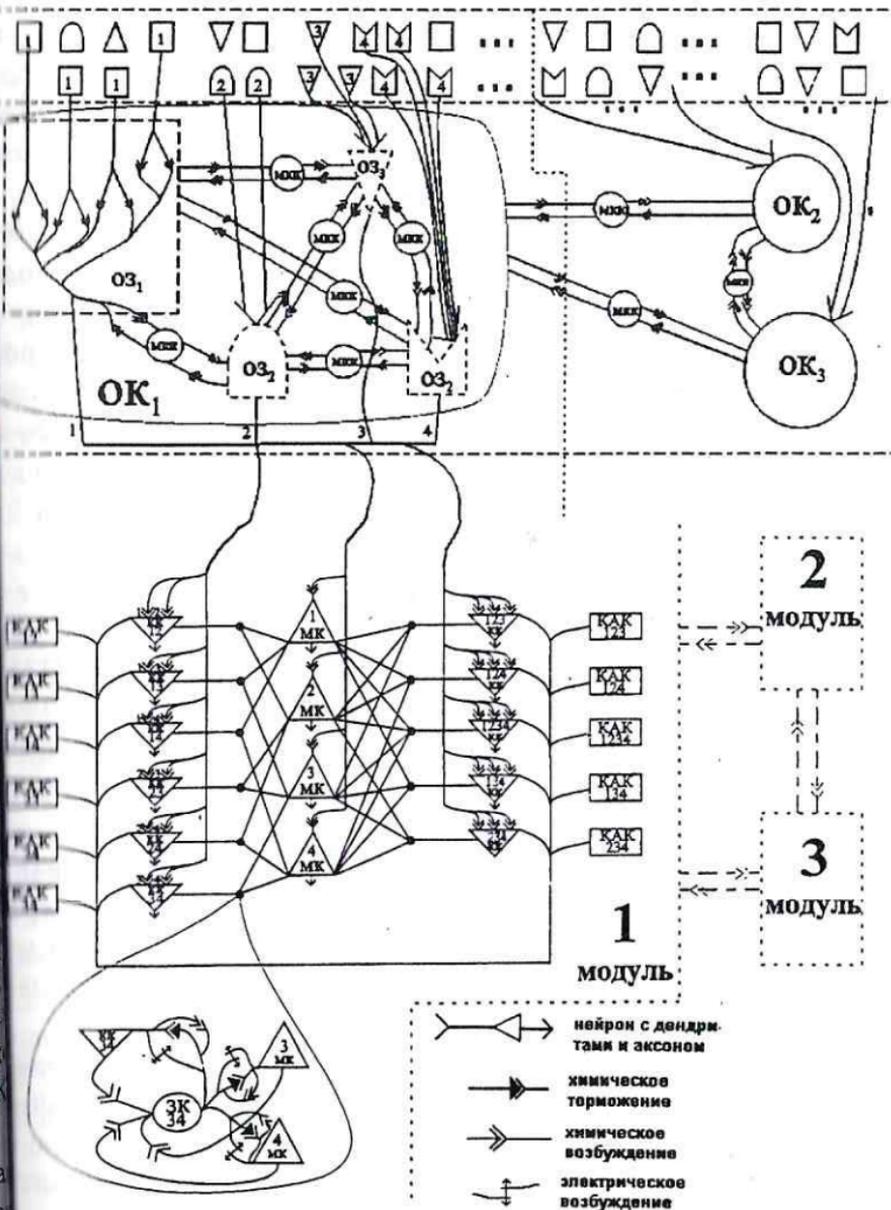


Рис. 1.

организованы связи у всех трехзонных и четырехзонной КК. Зеркальные клетки образуют тормозные химические и возбуждающие электрические синапсы на дендритах объединяемых МК и КК. В результате в модуле формируются объединения основных нейронов (пулы), организованные взаимными возбуждающими и тормозными связями. Другими взаимодействиями внутри модуля организуется посредством кортикальных клеток (КАК). Каждая двухзонная КК через соответствующие синапсы тормозит все остальные двухзонные КК (табл. 1). Аналогично пытаются взаимное торможение трехзонные КК. Кроме того, трехзонная КК тормозит все двухзонные, а четырехзонная КК тормозит вообще все остальные кисточковые клетки модуля. Взаимодействие модулей друг с другом происходит на двух уровнях. На уровне МКК реализуется латеральное торможение, а на уровне КК — облегчение, опосредованное торможением соответствующих КАК тормозных ЗК. Выходные сигналы модели снимаются со кисточковых и кисточковых клеток.

### 3. Условная запаховая среда

В нейрофизиологических и психофизических экспериментах для обоняния для организации входного воздействия обычно используются одиночные газы или газовые смеси заданной концентрации. При этом, как правило, регулируется также и скорость потока газа с исследуемым газом.

Таким образом, к основным регулируемым в эксперименте параметрам естественного обонятельного стимула относятся: концентрация и скорость потока носителя. При компьютерном моделировании входного воздействия симулируем по возможности указанные параметры.

Для имитации элементарного качества воспользуемся буквами латинского алфавита a - z. Таким образом, компьютерная имитация обонятельной среды представляет собой множество из 26 элементарных стимулов, или качеств, составленных из букв латинского алфавита. Степень стимула в целом (запах сложного одоранта) определяется количеством, или смесью, из нескольких элементарных стимулов. Как и в натуре, концентрация — это количество молекул газа в единице объема.

ум это следующим образом. Пусть имеется двумерный массив обонятельных рецепторных нейронов размерностью  $N \times M$ . От другой двумерный массив ( $U$ ), размерностью на два-три порядка больше, чем ( $OR$ ), под условную запаховую среду. Соразмерность между ними определяется возможностью использовать вероятностные методы организации информации. Заполним ( $U$ ) нейтральным газом. В этом случае это означает запись в каждый элемент массива ( $U$ ) например, цифры, не входящей в область определения ( $a - z$ ) одоранта. Далее подаем одорант. Это означает, что случайным образом элемент массива ( $U$ ) записывается буква, имитирующая одорант.

Соотношение количества элементов ( $U$ ), заполненных буквами газа, к общему количеству элементов массива будем считать искомым коэффициентом стимула. Например, при 1000 записей газа "а" в массив ( $U$ ) размерностью  $100 \times 100$ , концентрация одоранта составит  $c_a = 0,1$ . Взаимодействие одоранта с  $OR$  модели реализуется как случайная выборка элемента  $U_{ij}$  и запись его содержимого в текущий элемент массива ( $OR$ ). Элемент  $OR$  фиксирует количество "попаданий" одоранта на выбранный рецептор. При одинаковом количестве выборок для каждого  $OR$ , показания счетчиков будут пропорциональны "концентрации" одоранта.

Скорость потока "носителя" газа моделируется аналогичным образом. Носителю одоранта, назовем его воздухом, ставится в соответствие буква "z". "Скорость потока воздуха" определяется также как "концентрация" одоранта. Затем показания счетчиков "концентрации" одоранта и "скорости потока воздуха" для каждого  $OR$  складываются. Таким образом моделируется входное воздействие, соответствующее воздействию на рецепторы определенного одоранта в заданной концентрации, при определенной скорости потока воздуха. При подаче смеси газов "концентрация" компонента просто складываются.

Предложенный алгоритм организации входного воздействия достаточно полно, на наш взгляд, отражает такие основные характеристики обонятельной среды, как качество и концентрация стимула, скорость потока.

## 4. Обонятельные рецепторные нейроны

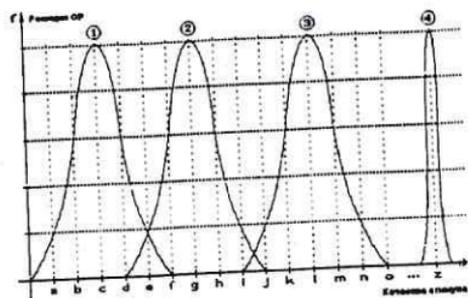


Рис. 2.

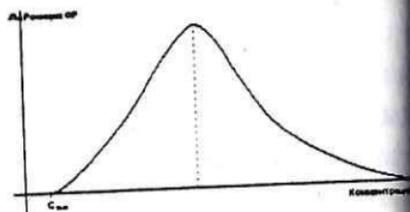


Рис. 3.

Обонятельные рецепторные нейроны модели разбиты на группы (рис. 2). Каждый ОР запаховых групп (1, 2, 3 на рис. 2) избирательно реагирует на определенный ряд ("спектр") элементарных качеств условной запаховой среды, моделируемых буквами латинского алфавита (a - y). Четвертую группу ОР (рис. 2), реагирующую на "воздух", назовем механорецепторными нейронами. Кроме того, реакция на спектр качеств, каждый ОР отражает соответствующим образом и "концентрацию" определенного одоранта (рис. 2). В этом колоколообразная форма переходной функции ОР по концентрации входного стимула не является единственно возможной. В модели также предусмотрена ее замена на S - образную кривую. Результирующая выходная реакция ОР модели на предъявление смеси одорантов в различных концентрациях определяется функцией:

$$V_i^{OP} = \sum_{\gamma=a}^y f_{\gamma} \Omega(c_{\gamma} + c_z - c_{min}),$$

где:

$V_i^{OP}$  — выходная реакция i - того обонятельного рецепторного нейрона;

$\gamma = a \dots y$  — одоранты (компоненты) смеси;

$f_{\gamma}$  — передаточная функция обонятельного рецепторного нейрона на элементарное качество (компонент смеси);

$\Omega(c_{\gamma}, c_z, c_{min})$  — передаточная функция обонятельного рецепторного нейрона на концентрацию одоранта и скорость потока воздуха;

$c_{\gamma}$  — концентрация одоранта смеси;

$c_z$  — скорость потока воздуха;

$c_{min}$  — порог чувствительности обонятельного рецепторного нейрона.

функция в выражении (1) сложная, зависящая не только от "концентрации" одоранта, но и от "скорости потока воздуха" с одорантом. Для того чтобы ОР запаховых групп (1, 2, 3 на рис. 2) не реагировали на чистый неокрашенный одорантом "воздух", в модели ограничен рабочий диапазон "скоростей потока воздуха". Диапазон "скоростей" подобран таким образом, чтобы выполнялось  $c_z < c_{min}$  для всех рецепторов запаховых групп.

Выражение (1) представляет выходной сигнал ОР в аналоговой форме. В той же форме представлены выходные сигналы и других рецепторов модели ОЛ. Принятая в компьютерной модели аналоговая форма представления выходного сигнала соответствует внутриклеточной передаче информации с нейрона в физиологическом эксперименте. Аналоговая функция модельного нейрона имитирует постсинаптический сигнал (ПСП) реального нейрона и характеризует уровень актуальности этого элемента. Разработанная модель обонятельного рецепторного нейрона отражает такие основные свойства биологического процесса как: специфичность реакции на запахи, широкий спектр реакций, перекрытие спектров реагирования, зависимость ответа от концентрации пахучего вещества, избирательная реакция некоторых ОР на химическую составляющую (скорость) воздушного потока.

## Обонятельные клубочки

Выходные сигналы обонятельных рецепторных нейронов распределены по обонятельным клубочкам (рис. 1). В каждый ОК поступают сигналы от всех групп ОР. Достигнув обонятельного клубочка, "аксоны" каждого обонятельного нейрона дивергируют, образуя несколько ветвей (рис. 1). "Аксоны" однотипных рецепторных нейронов концентрируются в ограниченную, определенную область ОК. В результате такого распределения в клубочке формируются четыре гомогенные зоны "обонятельных зон", соответствующие определенным группам обонятельных рецепторных нейронов. Назовем эти образования (рис. 1) обонятельными зонами (ОЗ). В обонятельные зоны клубочка посылают свои дендриты обонятельные и кисточковые клетки модели. Здесь формируются возбуждающие синаптические контакты, посредством которых сигналы передаются в МК и КК. Суммарный возбуждающий постсинаптический

потенциал, снимаемый клеткой с обонятельной зоны имеет вид:

$$U_i^{OЗ} = \sum_{j=1}^n K_j W_j V_j^{OP},$$

где:

$U_i^{OЗ}$  — выходной сигнал  $i$ -той обонятельной зоны;

$V_j^{OP}$  — выходной сигнал  $j$ -того ОР;

$W_j$  — коэффициент передачи  $j$ -того "синапса" (вес связи);

$K_j$  — коэффициент разветвления (дивергенции) аксона  $j$ -того тельного рецепторного нейрона.

На уровне ОЗ в модели организовано пресинаптическое торможение сигнала. Оно действует по принципу отрицательной обратной связи с нелинейным коэффициентом обратной связи. Таким образом достигается согласование динамических диапазонов сигналов ОЗ в нейронах (МК и КК) и устраняется "зашкаливание" выходных и кисточковых клеток при любой интенсивности входного сигнала.

Обонятельные зоны оказывают друг на друга латеральное торможение (рис. 1) опосредованно через межклубочковые клетки (МКК). Каждая МКК образует реципрокные синапсы с двумя соответствующими ОЗ. Каждая ОЗ, в свою очередь, связана через соответствующую со всеми остальными ОЗ клубочка. Получая возбуждающее воздействие от одной зоны, МКК оказывает тормозное воздействие на ее оп-

$$V_i^{МКК} = S(U_i^{OЗ}),$$

где:

$V_i^{МКК}$  — выходной сигнал  $i$ -той МКК без учета латерального торможения;

$S(U)$  — передаточная S-образная функция МКК;

$U_i^{OЗ}$  — выходной сигнал  $i$ -той ОЗ.

С учетом латерального торможения выходной сигнал клетки имеет вид:

$$V_i^{OЗ} = U_i^{OЗ} - \sum_{j=1, j \neq i}^4 V_j^{МКК},$$

где:

$V_i^{OЗ}$  — выходной сигнал  $i$ -той обонятельной зоны с учетом латерального

ожения;

— выходной сигнал  $i$ -той ОЗ без латерального торможения;

— выходной сигнал МКК.

Логично организовано латеральное торможение между обонятельными клубочками в целом (рис. 1). Сгруппированная и преобразованная модельным ОК информация о входном сигнале поступает на другие нейроны ОЛ.

## Основные нейроны

Обонятельный клубочек объединяет по входам четыре митральные и двадцать кисточковых клеток (рис. 1). Каждая из МК посылает свой дендрит в одну из ОЗ, образуя синаптические контакты с нейронами только одного типа обонятельных рецепторных нейронов. Выходной потенциал, снимаемый с митральной клетки имеет вид:

$$V_i^{МК} = S^{МК}(V_i^{ОЗ} - h_{min}^{МК}),$$

— выходной потенциал  $i$ -той МК;

— передаточная S-образная функция МК;

— выходной потенциал  $i$ -той ОЗ;

— условный порог чувствительности МК.

Кисточковая клетка, в отличие от митральной, посылает свои дендриты сразу в несколько ОЗ клубочка. Множество модельных КК клубочка составляет три класса: двухзонные клетки (КК<sub>12</sub>, КК<sub>13</sub>, КК<sub>14</sub>, КК<sub>23</sub>, КК<sub>34</sub>), снимающие сигналы с двух обонятельных зон; трехзонные клетки (КК<sub>123</sub>, КК<sub>124</sub>, КК<sub>134</sub>, КК<sub>234</sub>), и четырехзонная КК<sub>1234</sub>, снимающая сигналы со всех обонятельных зон клубочка.

Кисточковая клетка реализует логическую функцию "И" для нескольких аналоговых сигналов. Выходной потенциал КК формируется при выполнении условий: на каждом входе клетки существует сигнал выше определенного минимального, и суммарный сигнал по всем входам больше другого определенного уровня.

$$V^{КК} = \begin{cases} S^{КК} \left( \sum_{\gamma=1}^n V_j^{ОЗ} - h_{min}^{КК} \right), & \text{при } (V^{ОЗ} > \alpha) \wedge \sum_{j=1}^n V_j^{ОЗ} > \beta, \\ 0, & \text{во всех других случаях.} \end{cases}$$

где:

$V_i^{KK}$  — выходной потенциал  $i$ -той КК;

$S(V, h)$  — передаточная S-образная функция КК;

$V_j^{O3}$  — выходной потенциал  $j$ -той ОЗ;

$h_{min}^{KK}$  — условный порог чувствительности КК;

$\alpha$  — условный уровень сигнала по каждому входу КК;

$\beta$  — условный уровень суммарного сигнала по всем входам КК.

Митральные и кисточковые клетки обонятельного клубочка друг на друга опосредованно через зернистые клетки (ЗК). Например, КК<sub>34</sub>, МК<sub>3</sub>, МК<sub>4</sub> связаны друг с другом через ЗК<sub>34</sub> (вста рис. 1). Выходные аксоны кисточковой и соответствующих митральных клеток образуют возбуждающие синаптические контакты на дендритах ЗК<sub>34</sub>; также образуют возбуждающие синапсы с другой частью так называемых реципрокных синапсов) базальных дендриты основных нейронов с апикальными дендритами соответствующих ЗК<sub>34</sub>. В свою очередь, выходные (апикальные) дендриты образуют "электрические" и "химические" синапсы на дендритах МК<sub>3</sub>, МК<sub>4</sub>. Через "электрические" синапсы ЗК<sub>34</sub> оказывает возбуждающее воздействие на соответствующие митральные (МК<sub>3</sub>, МК<sub>4</sub>) кисточковую (КК<sub>34</sub>) клетки, а через "химические" (тормозная часть реципрокных синапсов) — тормозное. Аналогичным образом организовано взаимодействие остальных кисточковых клеток клубочка с соответствующими митральными клетками.

Наряду с взаимным влиянием кисточковых и митральных клеток модели присутствует влияние КК друг на друга. Двухзонные КК и горизонтальные короткоаксонные клетки (КАК) тормозят друг друга (табл.1). Взаимное торможение, опосредованное КАК, происходит на уровне трехзонных КК клубочка. Кроме того, через вертикальные КАК, кисточковые клетки более высокой степени объединения тормозят низшие по классу КК. Так, четыре зонных КК, через соответствующие КАК, тормозит все остальные кисточковые клетки клубочка. Каждая трехзонная КК, в свою очередь, оказывает тормозное влияние на все двухзонные кисточковые клетки с разными типами влияния основных нейронов модели друг на друга. Каждая КК и МК испытывает через реципрокные синапсы возбуждающее и торможение (табл. 1). То есть, выходной сигнал поступает через химический синапс на вход той же самой клетки.

развернутой архитектуре компьютерной модели ОЛ (рис. 1) обонятельный клубочек служит ключевой структурой, объединяющей собою ОР по входу и множество основных нейронов (МК и КК) по выходу в единый модуль. В представленном виде модуль способен обрабатывать информацию о сложном запахе, состоящем из нескольких качественных качеств.

В модели развернуто минимальное множество из трех родственных модулей (рис. 1). Модули отличаются друг от друга по количеству ОР, образующих свои аксоны в определенную обонятельную зону ОК мозга. Тем самым обуславливается разная чувствительность модулей к компонентам сложного запаха.

Модули оказывают взаимное влияние друг на друга на двух уровнях. На уровне ОК модули латерально тормозят друг друга через МКК. На уровне основных нейронов МК и КК одного модуля через соответствующие КАК, тормозящих ЗК, поддерживают митральные и кисточковые нейроны других родственных модулей (табл. 1).

## Сценарий работы компьютерной модели

Представленные на рис. 1 и рассмотренные выше структурно-функциональные элементы составляют "пространство" компьютерной модели ОЛ. Процесс обработки информации в модельном "пространстве" протекает в определенной последовательности во "времени" компьютерной модели. "Время" в модели понимается как последовательность тактов преобразования поступающих на вход стимулов условной среды в процессе прохождения информации по элементной структуре от входа к выходу. Назовем циклом последовательность тактов, в течение которых информация о запахе проходит от входа к выходу модели.

Рассмотрим сценарий работы компьютерной модели ОЛ в первом такте (табл. 1). В нулевом такте первого цикла, в режиме диалога вводятся параметры входного стимула: набор простых качеств, составляющих запах, концентрация каждого качества, скорость потока возмущения, чувствительность действия стимула в циклах. В модели принят ре-

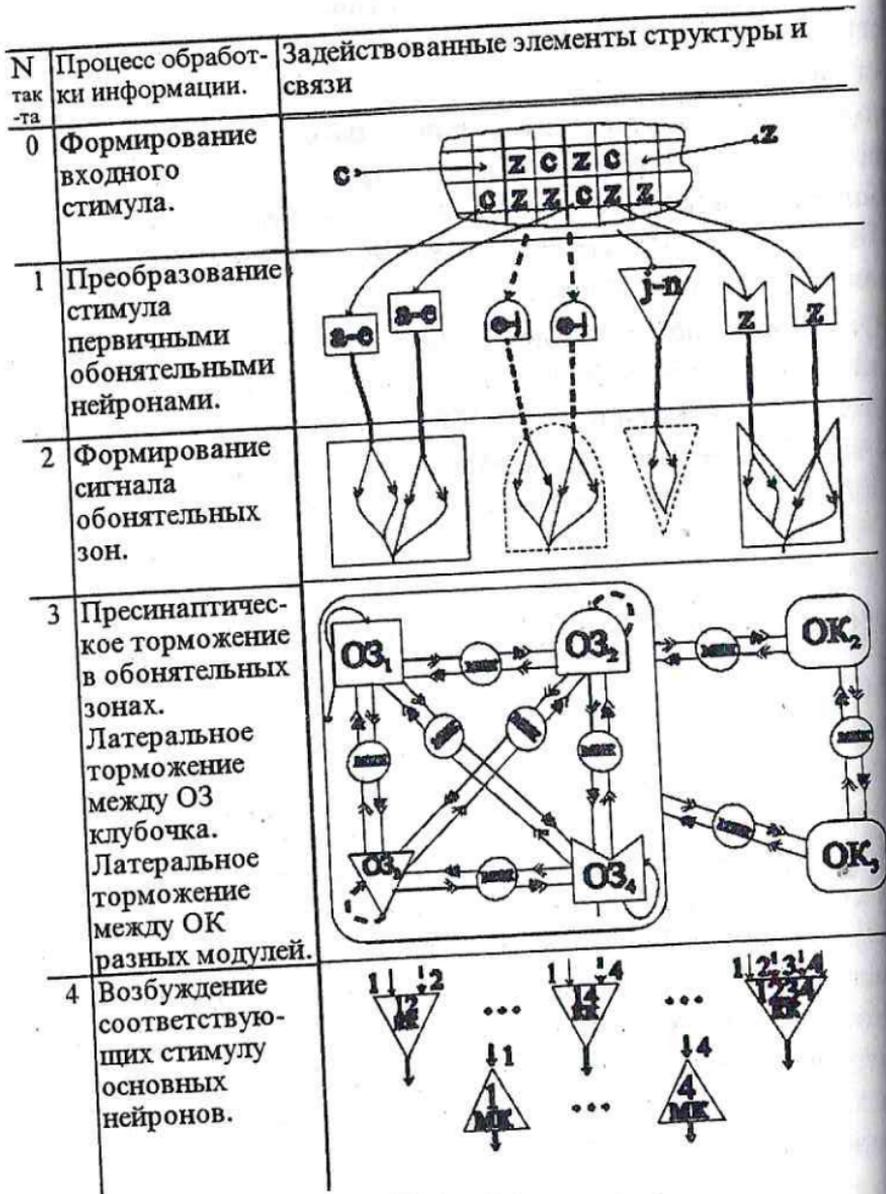
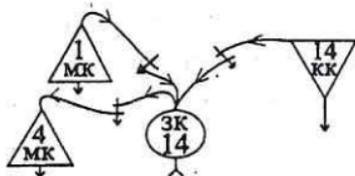
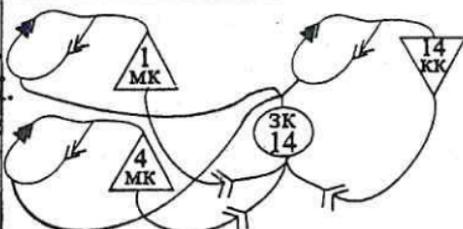


Табл. 1.

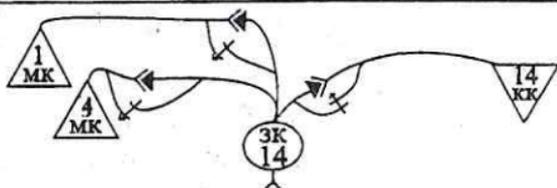
5 Распространение возбуждения через электрические синапсы.



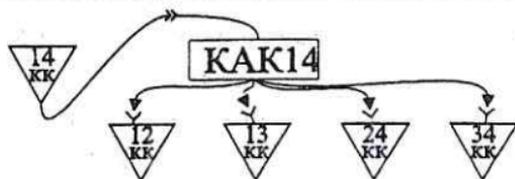
6 Возвратное торможение возбужденных МК и КК. Распространение возбуждения через химические синапсы.



7 Срабатывание ЗК. Распространение возбуждения через электрические и торможения-через химические синапсы.



8 Опосредованное КАК торможение кисточковых клеток.



9 Взаимное облегчение МК и КК родственных модулей.

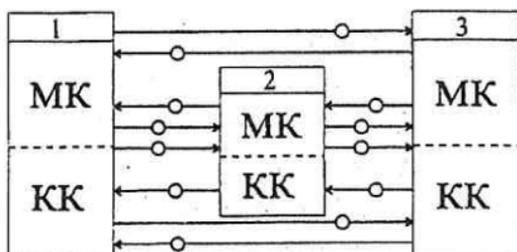


Табл. 1. (продолжение)

жим подачи входного воздействия типа "вдох" — "выдох". Кроме длительности подачи стимула — "вдоха", задается также отсутствие входного стимула — "выдох". Определяется и кол-во "вдохов" и "выдохов". На основе введенных параметров в нулевой фазе происходит формирование входного стимула условной запаховой смеси. В первом такте обработки входного стимула формируются выходные сигналы обонятельных рецепторных нейронов. Во втором такте происходит формирование суммарных сигналов обонятельных зон клубочкового модуля. Во время третьего такта реализуется пресинаптическое торможение обонятельных зон, латеральное торможение между ОЗ клубочкового модуля и латеральное торможение между ОК разных модулей. В следующем такте начинается обработка входного сигнала обонятельными нейронами. Под действием сигнала с обонятельных зон возбуждаются МК и КК, чувствительность которых оказалась достаточно высокой. Будившиеся кисточковые и митральные клетки посылают сигналы своим аксонам и дендритам по направлению к ЗК, с которыми связаны. Поскольку передача сигнала через электрические синапсы происходит гораздо быстрее, чем через химические, в пятом такте реализуется взаимодействие именно через электрические синапсы (см. табл. 1). Возбуждение от сработавших кисточковой и митральных клеток распространяется через дендриты ЗК по направлению к невозбужденным митральным клеткам функциональной группы (табл. 1). Не следует отметить, что передача возбуждающего сигнала через электрические синапсы сопровождается поступлением тормозного потенциала (меньшего от величины возбуждающего потенциала), меньшего по уровню, чем возбуждающего. В шестом такте возбуждаются некоторые из тех митральных клеток функциональной группы (пула), которые получили дополнительный возбуждающий сигнал через электрические синапсы. Здесь же подается возбуждающий сигнал на входы зернистой клетки через химические синапсы, и через ретроградные синапсы — возвратный тормозной сигнал на входы возбуждающих МК и КК функциональной группы (табл. 1). Седьмой такт — возбуждение зернистых клеток. Сработавшая ЗК посылает возбуждающий сигнал через электрические синапсы и тормозной сигнал через химические синапсы на все, связанные с ней МК и КК функциональной группы (табл. 1). При этом передаваемые сигналы обладают разными свойствами. Возбуждающий сигнал — сигнал быстрого действия.

ощущается только в следующем цикле обработки входной информации, и он не способен накапливаться. Тормозной сигнал — сигнал ингибиторного действия. Он способен накапливаться в течение нескольких циклов обработки. За несколько циклов тормозной сигнал и уменьшающийся в восьмом такте кисточковые клетки модуля опосредованно через тормозят друг друга. В заключительном, девятом, такте цикла обработки входного стимула производится взаимная поддержка возбуждения между основными нейронами модулей. Следующий цикл обработки информации о запахе начинается с первого такта. При этом входные сигналы митральных и кисточковых клеток формируются с учетом возбуждающих и тормозных влияний, сформированных в предыдущем цикле. В зависимости от заданного в нулевом такте первого цикла работы, модель функционирует в течение определенного количества циклов, чередуя "вдох" и "выдох" в соответствии с заданием. Этими данными модели служат постсинаптические потенциалы, суммируемые со всех митральных и кисточковых клеток в каждом цикле кодирования.

## Компьютерное экспериментирование с моделью ОЛ

В экспериментах с моделью в первую очередь исследовался вопрос о том, как происходит опознание сложных одорантов, отличающихся по составу, т.е. по составу компонент. На вход модели подавался одорант, состоящий из определенного набора простых качеств, например, а, б, с, д (а — d). Концентрация компонент и скорость потока воздуха были оптимальными. Результаты экспериментов представлены на рис. 2.

Как следует из опытов (см. табл.2), на каждый набор входных стимулов словной обонятельной среды компьютерная модель ОЛ отвечает определенным образом в определенное сочетание возбужденных и невозбужденных клеток. При правильном опознании сложного, многокомпонентного одоранта, возбужденная КК отражает образ сложного запаха в целом (рис. N 1-8), а возбужденные МК отражают отдельные группы, к которым относятся компоненты сложного одоранта, и их вклад в общий

N	Входной одорант	Ответы основных нейронов												MK			
		KK <sub>12</sub>	KK <sub>23</sub>	KK <sub>13</sub>	KK <sub>14</sub>	KK <sub>24</sub>	KK <sub>34</sub>	KK <sub>123</sub>	KK <sub>124</sub>	KK <sub>134</sub>	KK <sub>234</sub>	KK <sub>1234</sub>	1	2	3	4	
1	p-y																
2	a-d																
3	f-i																
4	j-n																
5	a-i																
6	a-d, j-n																
7	f-n																
8	a-y																
9	g, m, a																
10	h, l, a																
11	c, h, n																

Табл. 2.

образ запаха (табл. 2, N 9-11). Все одоранты модель делит на отдельные классы в соответствии с их компонентным составом. Интерпретировать представленную выше условную запахую с источник запаха определенного класса предметов, например, вых, то модель опознает разные запахи (оттенки) этого класса.

Интересным, на наш взгляд, является вывод о том, что существует группа оттенков запаха, которая ощущается только при малых скоростях потока воздуха. Так запахи, которые соответствуют во- ным состояниям  $KK_{12}$ ,  $KK_{13}$ ,  $KK_{23}$ ,  $KK_{123}$  (не проиллюстрированы в табл. 2) реализуются только при малых скоростях потока воздуха, когда механорецепторные входы тормозятся за счет латерального ингибирования.

Опознавание сложного, многокомпонентного запаха компьютерной моделью производится в динамике. Для наглядности представлены ПСП митральных и кисточковых клеток в виде прямоугольников, высота которых пропорциональна величине ПСП. Тогда процесс распознавания сложного запаха можно отразить в виде, представленном на рисунке. После подачи внешнего воздействия в первом цикле срабатывают

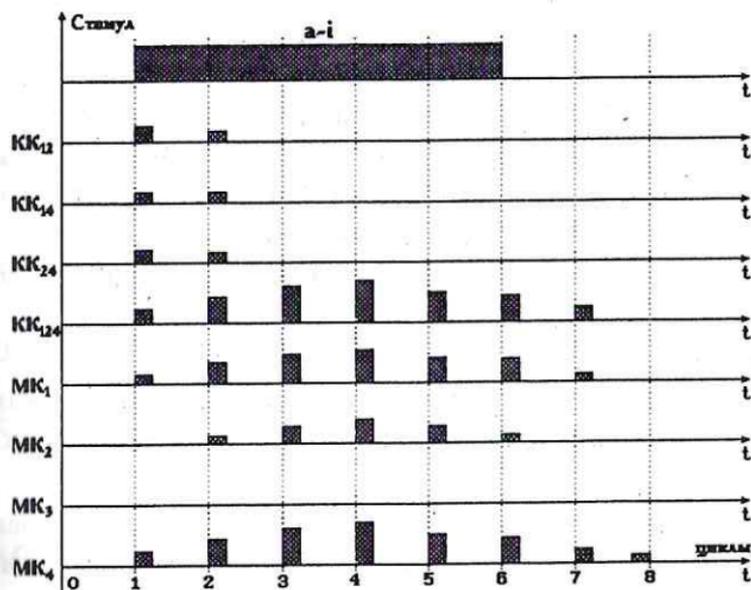


Рис. 4.

е достаточной чувствительностью по входу. Со второго цикла происходит самонастройка системы на стимул. Кисточковые клетки начинают вытормаживать друг друга, а функциональная группа (пул) из МК<sub>1</sub>, МК<sub>2</sub>, МК<sub>4</sub> испытывает взаимное облегчение. В третьем и в четвертом цикле настройка на входной запах достигает оптимума: происходит селективное сложного запаха (КК<sub>124</sub>) и его составляющих (МК<sub>2</sub>, МК<sub>4</sub>) из фона, который подавляется. Так осуществляется точное опознание входного одоранта. В пятом и шестом циклах за счет накопления медленного тормозного потенциала, ТПСР, в клетках уровень активности понижается. Этот процесс не мгновенный, и после прекращения действия стимула (циклы 7,8) еще наблюдается недостаточная активность. Таким образом, опознание запаха происходит в процессе самонастройки обонятельной луковицы на поступающие рецепторных нейронов сигналы. Эксперименты с компьютерной моделью ОЛ демонстрируют, что опознание многокомпонентного запаха — процесс активный, динамичный. Часть нейронов сразу после прекращения тормозятся и уменьшают свою активность, другие — наращивают свою активность до максимума, а затем понижают

ее. Некоторые митральные клетки вовлекаются в опознание тол-  
 рез несколько циклов. В целом, происходит корректировка воз-  
 ния основных нейронов с целью актуализации определенной групп  
 и КК, адекватно отражающей входной запах. Сопоставляя резу-  
 компьютерного моделирования с известными экспериментальными  
 ными о возникновении так называемых "вызванных" волн в ОЛ  
 вет на входную стимуляцию [11], можно предположить, что выз-  
 волны есть результат самонастройки ОЛ на опознание внешне-  
 мула.

Компьютерная модель согласуется также с интерпретацией [7]  
 ционального значения двух типов основных нейронов ОЛ как оп-  
 щих сложный запах (кисточковые клетки) и представляющих его  
 вляющие (митральные клетки).

Результаты компьютерного моделирования дают основани-  
 гать, что опознание сложного запаха в ОЛ не является окончатель-  
 полным. Модуль или группа однотипных модулей способны к опоз-  
 лишь определенного класса одорантов. Если компоненты одорант  
 крывают область чувствительности двух или нескольких разно-  
 модулей, то каждый модуль ОЛ отразит только одну из сторон  
 Объединение же информации о запахе происходит, видимо, в обо-  
 ной коре. "Незаконченность" опознания сложного запаха в ОЛ  
 на примере однотипных модулей компьютерной модели. Возьм-  
 пример, одорант, состоящий из компонент с, g условной обоня-  
 среды, подаваемых при оптимальной скорости потока воздуха  
 дем менять концентрации компонент. Результаты моделирования  
 ставлены в таблице 3.

Концентрация компонент стимула	Модули	КК	КК	КК	КК	КК	КК	МК	МК	МК	МК						
		12	23	13	14	24	34	123	124	134	234	1234	1	2	3	4	
С-max	Модуль 1																
	Модуль 2																
G-min	Модуль 3																
	Модуль 1																
С-min	Модуль 2																
	Модуль 3																

Табл. 3.

и некоторой минимальной концентрации одной из компонент, наиболее чувствительный к этой компоненте, ее не воспринимает

3). Этот на первый взгляд негативный результат, позволяет хорошо различать оттенки одного и того же запаха. Пусть в обонятельной коре происходит объединение сигналов с кисточковых клеток трех модулей. При этом каждому сочетанию актуализированных соответствует возбуждение определенного нейрона в обонятельной коре. В этом случае, запах, состоящий из одних и тех же компонент, в различном концентрационном соотношении, будет актуализировать различные нейроны обонятельной коры, тем самым обеспечивая тонкое различение оттенков запаха.

## Пластичность синапсов и кратковременная память в ОЛ

В ходе нейрофизиологических экспериментов с ОЛ известен феномен обонятельной реакции основных нейронов на повторяющееся адекватное различие одорантом [12]. Из многих возможных механизмов облегчения в ОЛ смоделирована пластичность синапсов основных нейронов: центральным и кисточковым клеткам, посылающим апикальные сигналы в обонятельный клубочек, приписана способность модифицировать свои синапсы. Правило модификации следующее. В каждом цикле обработки входного воздействия оценивается выходной потенциал в обонятельной зоне клубочка. Для обонятельных зон, выходной потенциал которых превышает определенный условный уровень, коэффициенты передачи всех синапсов зоны (веса связей) увеличиваются на определенный процент. Для остальных зон веса связей уменьшаются. Диапазон изменений весов связей согласован с другими параметрами модели. Результаты сравнительного компьютерного экспериментирования приведены на рис. 5.

На основании компьютерного экспериментирования можно заключить, что модификация сигналов МК и КК приводит к двойному эффекту. Во-первых, в течение первого стимула реакция соответствующих центральных и кисточковых клеток увеличивается по сравнению с исходной моделью (рис. 5). Во-вторых, система "запоминает" реакцию

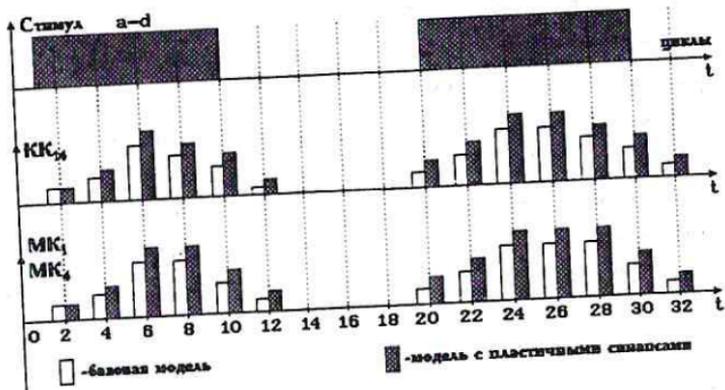


Рис. 5.

на первое воздействие и при последующих раздражениях отвечает более мощной активностью (рис. 5). Необходимо отметить, что облегчения, или "запоминания", одоранта зависит от режима входного воздействия, т.е. от длительности стимула и длительности паузы.

## 10. Выводы

Разработанная компьютерная модель ОЛ отражает концепцию представления обонятельной системы как нейронной модели внешней среды. В рамках модели в большинстве охвачены известные сегодня морфологические и нейрофизиологические данные о строении и функциональной организации элементов и процессов обонятельной луковицы [6]-[9].

Компьютерное моделирование подтвердило правомерность предположения [7] о функциях митральных и кисточковых клеток соответственно как опознающих составляющие сложного запаха (МК) и его фрагменты или образ запаха как единого целого (КК). Сочетание актуализированных МК и КК отражает поступающий на вход сигнал, создавая его внутреннюю динамичную модель. Этот внутренний образ одоранта развивается, проходя путь от рождения через постепенное развитие до гибели, что отражает реальный феномен генерирования "вызванных волн" [11]. Модель ОЛ не пассивно

пьющий из внешней обонятельной среды сигнал, а настраивается грант, корректирует, строит и в некотором смысле экстраполирует (угадывает) образ входного запаха. Динамическая модель входного сигнала не исчезает бесследно, а запоминается (оставляет след) с помощью модифицирующихся синапсов. При повторных стимуляциях модель "запоминает" запах, отвечая более "энергично" и точно.

Компьютерная модель отразила предполагаемую особую роль обонятельных клубочков как формирователей модульной структуры ОЛ. Модуль представляется как функциональная минимальная единица обонятельной луковицы, способная к опознанию определенной группы запахов. Группа однотипных модулей способна к различению тонкости оттенков сложного запаха. Сочетание разнотипных модулей обеспечивает возможность опознания запаха любого состава и сложности. Вместе с тем, из модели ОЛ следует, что "синтез" запаха, охватывающего несколько модулей, происходит, видимо, в более глубоких структурах обонятельной системы.

Трехуровневая модель является базовой для возможной корректировки обонятельных взаимосвязей, в основном тех, которые опосредуются вставочными нейронами, расширения условной запаховой среды и увеличения количества модулей, а также моделирования процесса обучения в

наличии сенсорных датчиков модель в электронно-компьютерном электронном варианте может быть использована в качестве имитатора запахов.

## Список литературы

Man W.J. EEG analysis gives model of neuronal template-matching mechanism for sensory search with olfactory bulb. // Biol. Cybern., 1979, v. 16, pp. 221-234.

and B. Nonlinear dynamics of pattern formation and pattern recognition in the rabbit olfactory bulb. // Physica D, 1986, v. 22, pp. 150-175.

Hopfield J.J. Modeling the olfactory bulb and its Neural Oscillations. // Biol. Cybern., 1989, v. 61, pp. 379-392.

- [4] Hendin O., Horn D., Hopfield J.J. Decomposition of a mixture of in a model of the olfactory bulb. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1991, pp. 5942-5946.
- [5] Scott J.W., The olfactory bulb and central pathwas. // Expre 1986, v. 42, pp. 223-232.
- [6] Воронков Г.С. Нейроморфология обонятельных путей млекопитающих. // Ж. эвол. биохим. и физиол., 1994, т.30, N 3, с. 432-451.
- [7] Воронков Г.С. Нейрофизиологические механизмы и обработка сенсорной информации на первом синаптическом уровне в обонятельном анализаторе. // Автореферат докт. дис., М: МГУ, 1990.
- [8] Voronkov G.S. The neuron model outlook on sensory system paradigm in sensory communication. // The RNNS/IEEE Symposium on Neuroinformatics and Neurocomputers Rostov-on-Don, Oct. 7-11, N.Y., 1992, vol. 2, pp. 1231-1242. (Воронков Г.С. Модельный подход как новая парадигма в теории связи в сенсорных системах. // Моск. Ун-та. Сер. Биология. 1993, вып.1, с. 3-10).
- [9] Воронков Г.С. Сенсорная система как нейронная семиотическая модель адекватной среды. // В сб.: Сравнительная физиология нервной деятельности человека и животных. /ред. Шульц В.В., М.:Наука, 1990, с. 9-21.
- [10] Воронков Г.С., Чечкин А.В. Проблемы моделирования сенсорных и языковой системы естественного интеллекта индивидуума и интеллектуальные системы, 1997, т.2, с. 35-54
- [11] Воронков Г.С. Некоторые представления о работе и организации периферической части обонятельной системы. // Биол. науки, N 5, с. 5-23.
- [12] Воронков Г.С., Москвин А.В. Явление облегчения в дополнительных и основной обонятельных луковицах лягушки *Rana temporaria*. // Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1984, т. 20, N 3, с. 306-311.