На правах рукописи



Жаринов Алексей Иванович

МОДЕЛИРОВАНИЕ САМООРГАНИЗАЦИИ И ПАМЯТИ В СПАЙКОВЫХ НЕЙРОННЫХ СЕТЯХ С МНОГОКОМПОНЕНТНОЙ ПЛАСТИЧНОСТЬЮ

5.12.4 - Когнитивное моделирование (физико-математические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание ученой степени

кандидата физико-математических наук

Нижний Новгород - 2026

Работа выполнена на кафедре нейротехнологий Института биологии и биомедицины Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского».

Научный руководитель:	**Лобов Сергей Анатольевич** Доктор физико-математических наук, доцент, профессор кафедры нейротехнологий Института биологии и биомедицины, ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»
Официальные оппоненты:	**Захаров Денис Геннадьевич** Кандидат физико-математических наук Ведущий научный сотрудник Центра нейроэкономики и когнитивных исследований ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики» **Куркин Семен Андреевич** Доктор физико-математических наук, доцент Главный научный сотрудник Научно-исследовательского института Прикладного искусственного интеллекта и цифровых решений ФГБОУ ВО Российский экономический университет имени Г. В. Плеханова
Ведущая организация:	федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Юго-Западный государственный университет» (г. Курск)

Защита диссертации состоится 24 декабря 2026 г. в 15 ч. 00 мин. на заседании диссертационного совета 24.2.340.15 при ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского» по адресу: 603022, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, корпус 2, Зал научных демонстраций.

С диссертацией можно ознакомиться в читальном зале библиотеки ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского» и на сайте ННГУ: https://diss.unn.ru/files/2026/1696/diss-Zharinov-1696.pdf

Автореферат разослан «___» _____ 2026 года.

Ученый секретарь диссертационного совета 24.2.340.15

д.с.н., доцент  Петрова Ирина Эдуардовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы диссертации

Исследование нейробиологических основ обучения и памяти представляет собой одну из фундаментальных проблем современной когнитивной науки. Спайковые нейронные сети (СНС) являются естественным инструментом для моделирования этих процессов, поскольку их элементарные единицы способны воспроизводить активность, наблюдаемую в реальных нейронах (Izhikevich, 2003, 2004; Gerstner et al., 2014). В основе обучения и памяти лежит синаптическая пластичность - способность нейронов изменять эффективность синаптической передачи в зависимости от предшествующей активности (Kandel, 2001; Citri & Malenka, 2008). Ключевым механизмом пластичности, чувствительным к временным соотношениям между спайками, является пластичность, зависящая от времени спайка (STDP – spike-timing-dependent plasticity) (Bi & Poo, 1998; Morrison et al., 2008)

Особый интерес представляет возможность моделирования когнитивных феноменов на основе STDP-опосредованных перестроек и движения волнового фронта активности в нейронных сетях: в работе (Ponulak & Hopfield, 2013) показано, что СНС с STDP могут решать задачу планирования пути, а в исследованиях (Villacorta-Atienza et al., 2010, 2013, Makarov et al. 2022) предложена концепция контекстно-временного представления для поведения агента в динамических средах. Наряду с пространственной навигацией, важным аспектом адаптивного поведения является выработка моторных программ, лежащих в основе локомоции. Ключевую роль в этих процессах отводят центральным генераторам ритма (ЦГР) - специализированным нейрональным ансамблям, способным автономно производить ритмическую активность (Marder & Bucher, 2001; Grillner, 2006). Традиционно ЦГР описываются как генетически детерминированные структуры с жёстко заданной архитектурой полуцентров и взаимным торможением. Однако накапливаются данные, указывающие на то, что формирование нейрональных контуров ритмогенеза может происходить через спонтанную самоорганизацию сетевой динамики в процессе развития (Blankenship & Feller, 2010; Kirkby et al., 2013). Вопрос о том, может ли подобная самоорганизация быть обеспечена локальными правилами синаптической пластичности, такими как STDP, в отсутствие направленного внешнего воздействия, остаётся открытым.

Указанные работы, исследующие изменения в сети под действием STDP, основываются на рефлекторной концепции обучения (Makarov, 2022), подразумевающей формирование изменений сети непосредственно во время внешнего воздействия. В отсутствии стимула, обучение при таком подходе не происходит, а спонтанная активность приводит к забыванию изученного паттерна (Лобов, 2019). Кандидатом на роль механизма, обеспечивающего сохранность следов памяти является структурная пластичность, проявляющаяся в образовании

новых и удалении существующих синаптических связей (Chklovskii et al., 2004; Yin & Yuan, 2015). Этот процесс чувствителен к временным паттернам активности (Faust et al., 2012) и может опосредоваться теми же правилами, что и синаптическая пластичность - в частности, STDP (Deger et al., 2018). Следует отметить, что действовать такая пластичность может даже в отсутствие внешнего стимула, что может быть использовано в реализации «рефлексивных вычислений» (Makarov et. al. 2022).

Степень разработанности проблемы

Несомненно, что все процессы, связанные с обучением, основаны на изменениях в коннектоме СНС. Коннектом представляет собой совокупность элементов сети, нейронов или их ансамблей, и связей между ними, рассматриваемую в качестве структурной основы обработки информации (Sporns et al., 2005). Можно выделить разные уровни коннектома: анатомический, синаптический и функциональный. Анатомический коннектом отражает прежде всего наличие или отсутствие физической связи между элементами, формируя топологию сети. Синаптический коннектом описывает полный набор синаптических контактов между нейронами и их эффективность. Функциональный коннектом представляет собой распределение (паттерн) активности нейронов и их ансамблей в текущий момент времени при выполнении той или иной функции (Kennedy, 2016).

Исследованиями влияния структуры СНС на активность на различных уровнях занималось множество научных групп. Значительный вклад в понимание роли STDP в сетевой динамике внесли работы группы С.А. Лобова и В.Б. Казанцева. в которых было показано формирование центробежных связей при локальный стимуляции, эффекты сетевой синхронизации, правил кратчайшего пути (Lobov et al., 2016, 2017, 2020).

Важное значение имеют работы по структурной пластичности и её роли в консолидации памяти (Chklovskii et al., 2004; Yin & Yuan, 2015; Deger et al., 2018; Faust et al., 2012). Образование и элиминация связей являются стимул-зависимыми процессами (Grutzendler et al., 2002; Trachtenberg et al., 2002). Математические модели структурной пластичности включают гомеостатические механизмы (Butz & van Ooyen, 2013; Kaster et al., 2024) и STDP-управляемый ревайринг (Deger et al., 2018; Knight et al., 2026). Однако в этих работах структурная пластичность рассматривалась преимущественно как механизм стабилизации сетевой динамики, а не как механизм консолидации следов памяти.

Значительный пласт исследований связан с изучением гиппокампальных механизмов памяти. В работах пущинской школы (Виноградова, 1975; Kazanovich, 2018; Мысин и др., 2019; Mysin et al., 2023) экспериментально и теоретически исследуются клеточные и системные механизмы памяти, ритмогенез в гиппокампе и волновые процессы в возбудимых тканях,

исследованы иерархические взаимодействия гиипокампа и энториальной коры, однако прямого переноса в вычислительные модели спайковых сетей они не получили.

Наконец, концептуальную рамку для понимания формирования памяти дают теория селекции нейронных групп Эдельмана (Edelman, 1987) и гипотеза информационного синтеза Иваницкого (Иваницкий, 1996). Работы А.Я. Каплана о мозге как «реконструкторе реальности» и роли пластичности в интерфейсах мозг-компьютер (Каплан и др., 2013) также перекликаются с идеей внутренней реорганизации сети. Нелинейно-динамический подход школы В.И. Некоркина (Масленников и др., 2022) даёт математический язык для описания волн и синхронизации.

Несмотря на большой объем исследований, посвящённых процессам обучения и формирования следов памяти в СНС, до сих пор оставались открытыми вопросы, связанные с комплексным пониманием взаимодействия изменяющейся во времени нейрональной активности, перестроек на уровне синаптических весов и анатомической структуры сети. Неясно, каким образом может осуществляться рефлексия в СНС на основании лишь внутренних механизмов. Наконец, отсутствует единая модельная система, которая позволяла бы проследить полный цикл формирования памяти в процессе обучения - от кодирования информации в синаптических весах до её консолидации в анатомической структуре сети.

Настоящая работа предлагает описание процессов памяти и обучения через изменение состояний функционального, синаптического и анатомического коннектомов. Работа демонстрирует применимость предложенного подхода к процессам формирования когнитивных карт, самоорганизации ЦГР, консолидации памяти в результате рефлексивного постстимульного действия спонтанной внутренней активности сетей (Рисунок 1).



Рисунок — 1. Многоуровневые структурно-функциональные перестройки нейронной сети - основа рефлекторного (А) и рефлексивного (В) обучения

Цель исследования

Изучить и определить роль реорганизации функционального, синаптического и анатомического коннектомов спайковых нейронных сетей, индуцированной многокомпонентной синаптической и структурной пластичностью, в процессах нерефлекторных видов обучения и формирования памяти при управлении когнитивным агентом.

Задачи исследования

1. Исследовать формирование режимов сетевой динамики и направленную реорганизацию коннектома в зависимости от параметров (топологических, наличия кратковременной, гомеостатической пластичности, STDP) сети и типа пластичности в условиях спонтанной и вызванной активности.

2. Разработать модель управления когнитивным агентом с адаптивным переобучением на основе STDP-опосредованной когнитивной карты среды с отрицательным подкреплением.

3. Исследовать возникновение коллективной динамики в модульной нейронной сети с STDP-пластичностью в условиях спонтанной активности.

4. Оценить влияние STDP-опосредованной структурной пластичности на надёжность памяти и распределение связей между нейронами в условиях спонтанной активности.

Объект и предмет исследования

Предметом исследования являются процессы динамики и обучения в локальных сетях нейронов мозга; основные функции нейронных сетей мозга - память и обучение

Объектом исследования является сетевая динамика в виде сетевых квазисинхронных пачек спайков и распространяющихся волн и кластеров активности; структурно-функциональные перестройки сети под действием внешних стимулов и спонтанной активности.

Научная новизна

1. Исследована роль согласованной реорганизации функционального, синаптического и анатомического коннектомов спайковых нейронных сетей в условиях действия многокомпонентной пластичности в обеспечении процессов формирования памяти и обучения
2. Показано, что опыт-индуцированные пространственно-временные перестройки синаптического коннектома в условиях STDP лежат в основе двух различных форм нерефлекторного обучения: формирования когнитивных карт среды с отрицательным подкреплением и спонтанной самоорганизации центральных генераторов ритма в модульных сетях.

3. Обнаружен эффект сетевой консолидации памяти - процесса переноса следов памяти из синаптического коннектома в анатомический во время постстимульной спонтанной активности в условиях действия структурной пластичности.
4. Установлена роль нейронов-хабов как структурного индикатора формирования долговременной памяти: показано, что в сетях с активной структурной пластичностью число хабов сохраняется на протяжении длительной спонтанной активности, тогда как без структурной пластичности они деградируют.

Теоретическая и практическая значимость работы

Установленный в работе механизм влияния сетевой активности на STDP-индуцированное изменение синаптического коннектома раскрывает причинно-следственную связь между функциональными перестройками и формированием направленных путей распространения возбуждения.

Полученные результаты углубляют понимание того, как локальные правила синаптической пластичности приводят к глобальной реорганизации сетевой динамики и возникновению когнитивных функций в виде пространственной памяти и обучения. Выявленная роль STDP-управляемой структурной пластичности, постстимульной спонтанной активности в консолидации памяти и установленная роль нейронов-хабов как структурной основы долговременной памяти вносят вклад в решение фундаментальной дилеммы «пластичность–стабильность» и закрывают пробел в описании перестроек между этапами кодирования информации и системной консолидацией памяти, описывая новый эффект сетевой консолидации.

Предложенный метод анализа сети на основе векторного поля активности, синаптического и анатомического коннектомов расширяет методический аппарат вычислительной нейробиологии для количественного исследования процессов памяти.

Практическая значимость работы определяется возможностью использования полученных результатов при разработке нейроморфных систем управления автономными агентами. Продемонстрированная способность спайковой нейронной сети с многокомпонентной пластичностью может служить нейросетевым ядром когнитивного агента и открывает перспективы для создания энергоэффективных систем навигации и моторного управления, не требующих внешнего программирования или ручных перестроек структуры. Результаты по консолидации памяти через структурную пластичность могут быть использованы при проектировании нейроморфных чипов с адаптивной архитектурой, способных к долговременному хранению информации без деградации.

Методы и методология

Методологическую основу работы составляет численное моделирование сетей нейронов мозга с помощью спайковых моделей. В моделировании учитывается динамика отдельных нейронов, пластичность синаптических связей, реорганизация сетевой структуры. Динамика нейронов описывается феноменологической моделью Ижикевича, что обеспечивает баланс между вычислительной сложностью и биологическим правдоподобием. Синаптическая передача моделируется с учетом кратковременной пластичности Цодыкса-Маркрама, аксональных задержек, пропорциональных расстоянию между нейронами. Долговременная пластичность реализована в форме парного правила STDP, а гомеостатическая регуляция через масштабирование возбуждающего синаптического тока. Структурная пластичность представлена алгоритмом STDP опосредованной структурной пластичности. В результате её действия происходит удаление связей с весом ниже установленного порога и их замена новыми.

Для анализа коллективной динамики используются частота сетевых пачек, число спайков в пачке и средняя частота сети. Выявление нейронов-хабов происходит путём одиночной стимуляции каждого возбуждающего нейрона и оценки доли популяции, возбуждённой после активности проверяемого нейрона.

В большей части работы сеть представляла собой модель культуры нейронов мозга (гиппокампа или коры), выращенной *in vitro*. Спайковые нейроны в количестве 400 возбуждающих и 100 тормозных были случайным образом размещены на квадратной подложке размером 1,2*1,2 мм. Согласно нашей методологии такая модель должна демонстрировать базовые принципы функционирования нейронной сети мозга и обработки информации в ней.

Все изменения сети, происходящие в результате действия указанных механизмов, отражаются в состоянии функционального, синаптического и анатомического коннектомов. Для качественного и количественного описания данных типов коннектома используются векторные поля спайковой активности, синаптических весов и связности сети. Сопоставление этих векторных полей позволяет проследить кодирование предъявляемого паттерна в активность сети, его сохранение в синаптических весах, а затем и его перенос в анатомический коннектом. В работе вводится мера глобальной сетевой памяти, основанная на косинусном сходстве векторных полей синаптических весов до и после стимуляции. Для определения надёжности памяти предлагается использовать оценку числа пачек с момента отключения стимула до забывания паттерна.

Совокупность методов образует комплекс, достаточный для исследования динамики активности в СНС и структурно-функциональных перестроек на всех исследуемых в работе уровнях.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Спайковая нейронная сеть с многокомпонентной пластичностью может быть использована в качестве универсального модуля (ядра) управления когнитивного агента, обеспечивая основные формы нерефлекторного обучения посредством реорганизации функционального, синаптического и анатомического коннектомов.

2. На основе функциональных перестроек синаптического коннектома продемонстрирована способность когнитивного агента к обучению избеганию зон отрицательного подкрепления в задаче навигации. Результатом такого обучения является кодирование и локализация зоны отрицательного подкрепления в структуре спайковой нейронной сети, формирующие когнитивную карту среды как следа памяти.

3. В модульных спайковых сетях шум-индуцированные функциональные перестройки способны спонтанно порождать устойчивую циркулирующую активность, функционально соответствующую центральному генератору ритма и формирующую локомоторный паттерн при воплощении сети в контуре управления виртуальным роботом-рыбой.

4. Структурная пластичность обеспечивает консолидацию результатов обучения, переводя следы памяти, сформированные в синаптическом коннектоме, на уровень анатомических связей. Сохранение устойчивости консолидированной памяти сопряжено с сохранением нейронов-хабов.

Обоснованность и достоверность

Достоверность научных результатов подтверждается воспроизводимостью данных и обусловлена широкой апробацией и надёжностью использованных методов математического моделирования при проведении исследования, а также качественной и количественной согласованностью полученных данных с результатами независимых исследований других авторов.

Личный вклад автора

Все результаты диссертации получены лично автором. В совместных публикациях соискатель принимал непосредственное участие в постановке задач, планировании и проведении исследований, статистической обработке данных, анализе и обобщении результатов, подготовке и публикации статей и докладов, представлении результатов работы на российских и международных конференциях. Формулировка задач и интерпретация результатов осуществлялась совместно с научным руководителем.

Публикации автора по теме диссертации

По материалам диссертации опубликовано 13 печатных работ: 5 статей в рецензируемых журналах, относящихся к перечню изданий, рекомендованных ВАК для защиты диссертационных работ (в том числе 3 в журналах Q1, 2 в журналах Q2), индексируемых

аналитическими базами Scopus, Web of Science и RSCI, 3 конференционных статьи в рецензируемых научных изданиях, индексируемых Scopus и 5 тезисов в сборниках докладов научных конференций.

Апробация результатов

Результаты, полученные в диссертационном исследовании, были представлены на 72-й Всероссийской с международным участием школе-конференции молодых ученых “Биосистемы: организация, поведение, управление”(Нижний Новгород, 2019); на XV и XVI Международном Междисциплинарном Конгрессе нейронаука для медицины и психологии (Судак, 2019, 2020); на IX Всероссийской конференции Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях – 2025 (Нижний Новгород, 2025); на 4th and 6th Scientific School on Dynamics of Complex Networks and their Application in Intellectual Robotics, DCNAIR (Калининград, 2020, 2022); на Saratov Fall Meeting 2020: Computations and Data Analysis: from Molecular Processes to Brain Functions (Саратов, 2021).

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, полученных результатов и их обсуждения, заключения, выводов и списка цитируемой литературы (188 источников). Работа изложена на 110 страницах машинописного текста, иллюстрирована 25 оригинальными рисунками.

В первой главе диссертации исследуются процессы адаптации СНС к спонтанной и вызванной активности. Исследуются особенности формирования активности от параметров структуры СНС и заданных параметров внутренней активности. Описываются механизмы, обеспечивающие такую адаптацию.

Во второй главе диссертации рассматривается влияние внешнего воздействия, его параметров, на формирование функциональных перестроек на примере решения задачи пространственной навигации, выполняемой когнитивным агентом и самоорганизации центральных генераторов ритма под воздействием спонтанной активности.

В третьей главе рассматривается влияние рефлексивных процессов обработки информации в СНС на процессы консолидации памяти. Определён новый эффект - сетевая консолидация. Предложена методика описания структурных изменений в сети на уровне анатомического коннектома сети. Описаны механизмы, обеспечивающие рефлексивную обработку изученных паттернов и процессы сетевой консолидации.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

В Главе 1. Структурно-функциональные перестройки нейронной сети с многокомпонентной пластичностью как основа памяти и обучения вводятся базовые понятия, необходимые для понимания работы, описываются коннектомы сети и методы их отображения, исследуется влияние внутренних параметров СНС на формирование различных типов активности. Описывается роль взаимной реорганизации функционального, синаптического и анатомического коннектома в обеспечении когнитивных функций, связанных с памятью и обучением.

В разделе 1.1 Спайковые нейронные сети определяется объект исследования, вводятся базовые понятия, необходимые для понимания работы, обосновывается выбор моделей нейронов для дальнейшего проведения численных экспериментов, описывается синаптическая пластичность.

В разделе 1.2 Структурно-функциональные перестройки в нейронных сетях

Предлагается модель структурной пластичности, которая обеспечивает реорганизацию связей в СНС. Действие структурной пластичности распространяется только на синаптические соединения, в которых пресинаптический нейрон возбуждающий. Удаление связей происходило, если вес связи был меньше порогового значения на протяжении установленного времени. При формировании новых связей в случае единичной структурной пластичности допускалась только одна синаптическая связь между двумя нейронами, а при множественной - количество синаптических соединений между парой нейронов не ограничивалось.

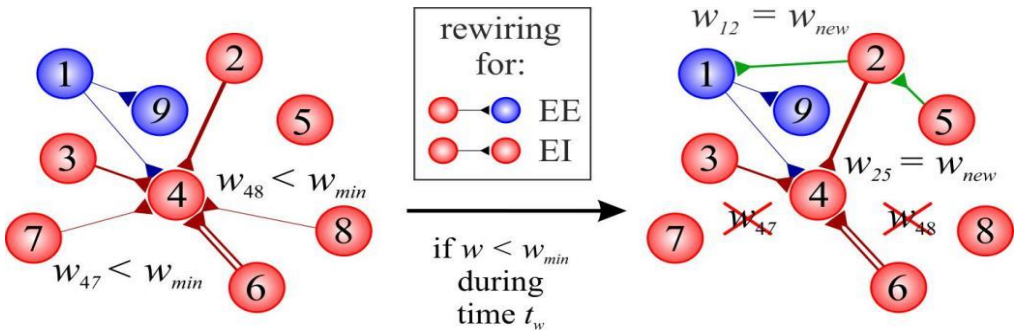

Рисунок — 2. Пример перестройки связей в модели.

Далее описывается методика описания коннектомов сети методом векторных полей. Область, занимаемая СНС, разделяется на сетку размером N×N. Возможная связь, идущая от нейронов j к i, расположенных в ($\boldsymbol{p}_j$, $\in \mathbb{R}^2$) и ($\boldsymbol{p}_i$, $\in \mathbb{R}^2$), представляется как вектор связи, направленный от пресинаптического нейрона к постсинаптическому:

$$\boldsymbol{c}_{ij}=l_{ij}\frac{\boldsymbol{p}_i-\boldsymbol{p}_j}{\left\|\boldsymbol{p}_i-\boldsymbol{p}_j\right\|_2} \quad (1)$$

Где l_{ij}- длина вектора, вычисляемая в зависимости от типа векторного поля. Результирующий вектор для каждой ячейки сетки рассчитывается, как сумма всех векторов связей, которые пересекают данную ячейку:

$$\boldsymbol{m} = \sum \boldsymbol{c}_{ij} \tag{2}$$

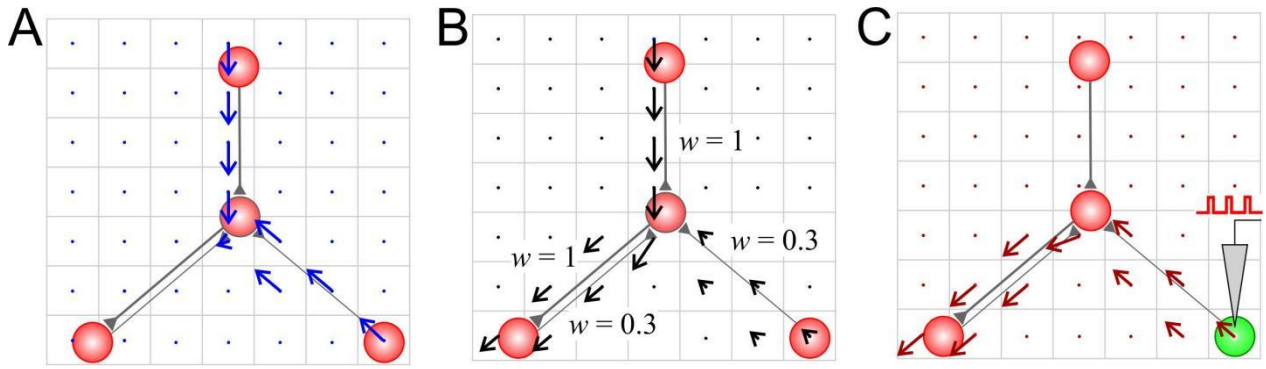

Рисунок — 3. Векторные поля на примере малых нейронных сетей. A) Анатомический коннектом. B) Синаптический конннктом. C) Функциональный коннектом.

Для описания синаптического коннектома используется векторное поле синаптических весов, когда $l_{ij} = w_{ij}$, функциональный коннектом описывается векторным полем спайковой активности: $\frac{dl_{ij}}{dt} = C \cdot y_{ij} \cdot \delta\left(t - t_{sp}^{i}\right) - \frac{l_{ij}}{t_l}$. Для описания анатомического коннектома в работе было предложено векторное поле связности с $l_{ij} = 1$. На Рисунке 4 представлен пример возникновения векторного поля активности при распространении бегущего кластера активности в виде сетевой пачки.

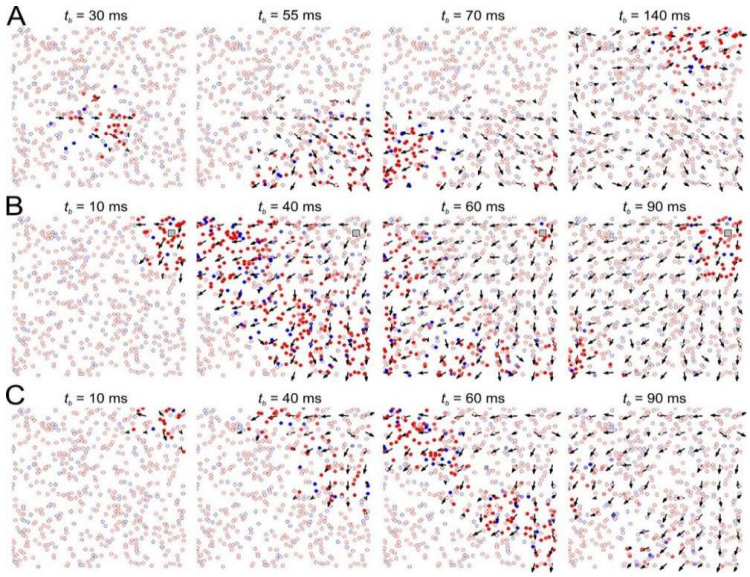

Рисунок — 4. Возникновение перемещающихся участков нейронной активности и их связь с векторным полем спайковой активности; *t* - время сетевой пачки от момента подачи стимула. (A) Самопроизвольное срабатывание перед стимуляцией. (B) Сетевая активность во время периодической локальной стимуляции. (C) Спонтанная активность после длительной стимуляции.

Далее демонстрируется процесс взаимосвязанной реорганизации функционального, синаптического и анатомического коннектомов (Рисунок 5). Сразу после начала локальной стимуляции изменяется только векторное поле спайковой активности (Рисунок 5B панель t = 1 s). Со временем веса связей в сети изменяются, усиливая проведение бегущих волн, инициируемых стимуляцией, что проявляется в переориентировании векторов поля синаптических весов в направление от места стимуляции (Рисунок 5C панель t = 100 s). Спустя 1000 секунд модельного времени структурная пластичность закрепляет эффекты STDP, что проявляется в высокой степени соответствия векторного поля связности, поля синаптических весов и поля активности (Рисунок 5D панель t = 1000 s). Таким образом взаимосвязанные перестройки коннектома сети на анатомическом, синаптическом и функциональном уровне обеспечивают последовательный процесс формирования направленных путей распространения возбуждения в сети.

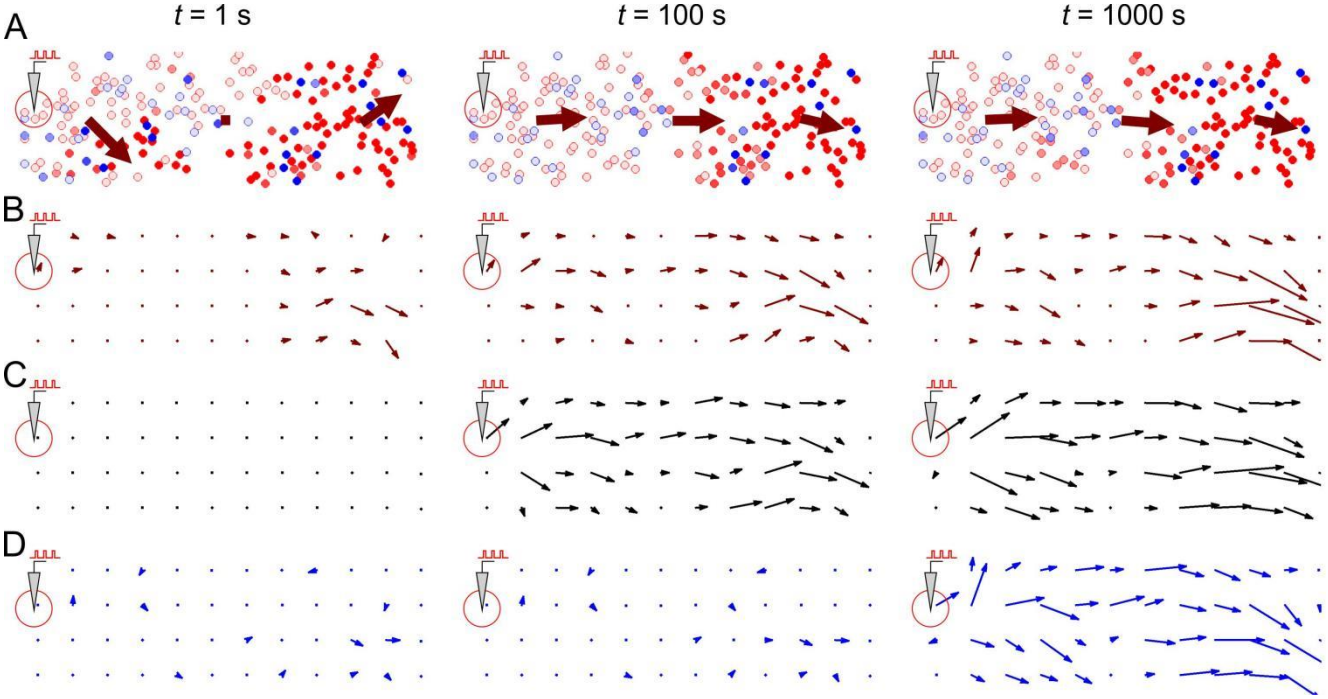

Рисунок — 5. Изменения в нейронной сети, вызванные стимуляцией и опосредованные STDP и структурной пластичностью: A) Общий вид нейронной сети и распространяющаяся спайковая активность в различные моменты времени после начала стимуляции; B) векторное поле спайковой активности; C) векторное поле синаптических весов; D) векторное поле связности.

Показаны векторные поля, свидетельствующие о процессе «проторения» изменений из функционального коннектома в синаптический (Рисунок 6).

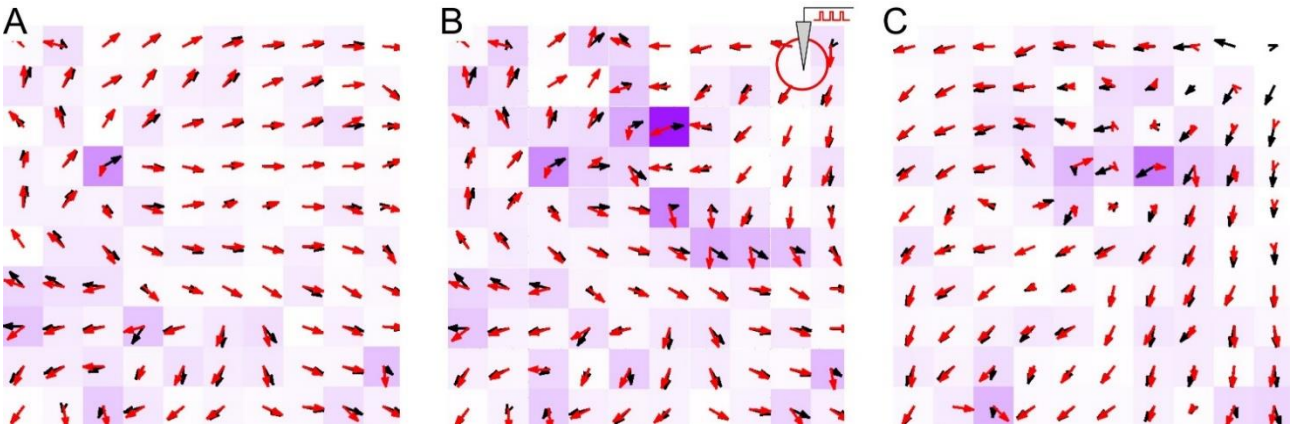

Рисунок — 6. Сравнение векторного поля активности и векторного поля синаптических связей во время нейрональной активности до (А), во время (Б) и после (В) периода длительной локальной стимуляции. Интенсивность пурпурного цвета ячеек определялась мерой косинусного подобия, наибольшая интенсивность соответствует минимальному значению меры (C = -1).

В разделе 1.3 Влияние средней длины связей между структурными элементами на активность в СНС проводится исследование влияния средней длины связей в анатомическом коннектоме сети на тип спайковой активности. Показано, что преобладание преимущественно локальных связей приводит к формированию пачек в виде волны распространяющейся активности с четко выраженным передним и задним фронтом («Сетевая пачка») (Рисунок 7А). Увеличение средней длины связей до размеров, сопоставимых с размерами самой сети приводит к формированию пачек, характеризующихся точечной активацией небольшого числа распределенных по всей сети клеток с последующей «мгновенной» активацией всей популяции («Сетевой взрыв») (Рисунок 7В). Важно отметить, что второй режим закрывает возможность формирования направленной структуры связей при локальном воздействии на сеть, что делает невозможным использование такого типа активности при формировании когнитивных карт.

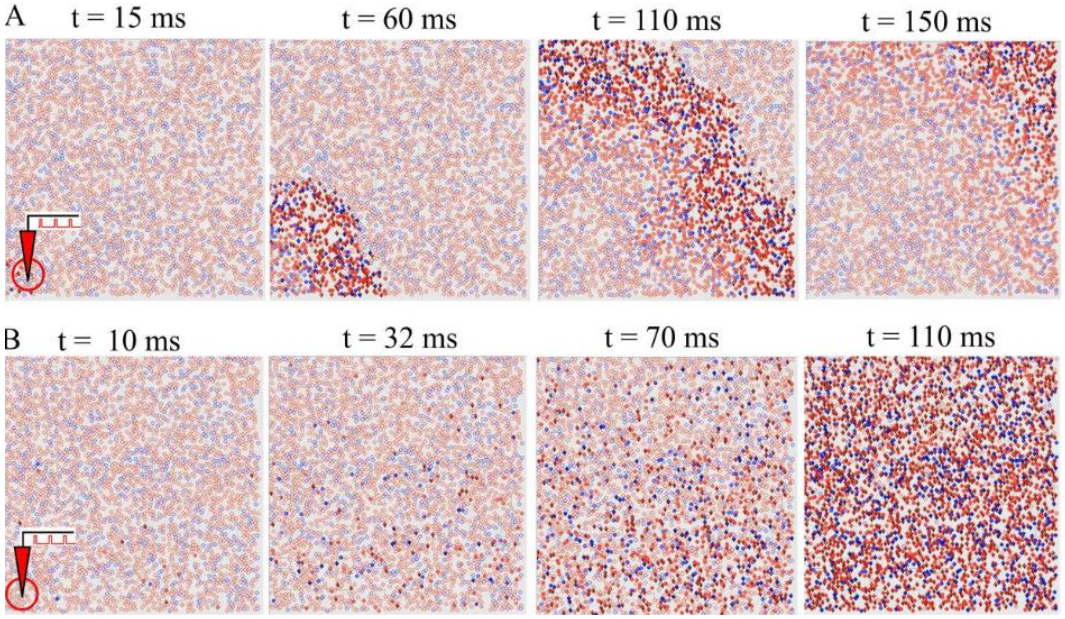

Рисунок — 7. Типы пространственной активности в СНС с различным уровнем связности между нейронами. А) «Сетевая пачка», r = 50 мкм. В) “Сетевой взрыв”, r = 300 мкм.

Была проведена оценка скорости распространения переднего края бегущей волны в зависимости от средней длины связей (Рисунок 8). Продемонстрировано, что в сетях с локальными связями скорость распространения волн активности зависит от синаптических задержек. Для сетей с связями максимального размера наибольшее значение в определении скорости распространения возбуждения имеют аксональные задержки.

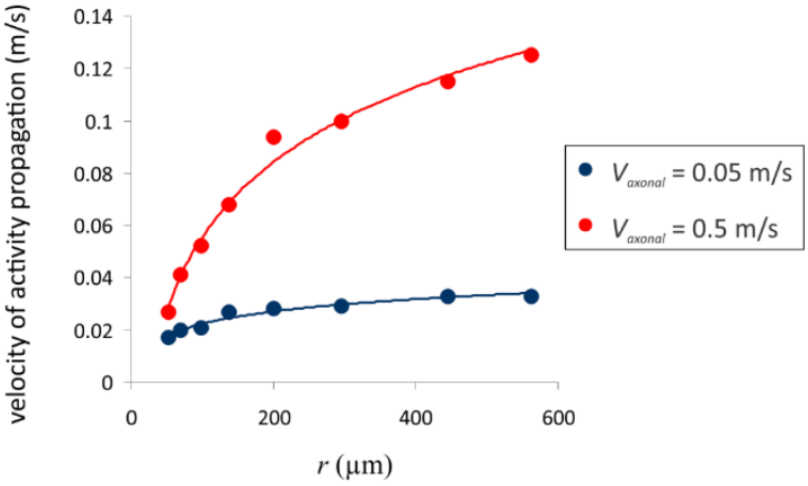

Рисунок — 8. Скорость распространения переднего края бегущей волны возбуждения в зависимости от средней длины связей

Разделе 1.4 Активность в модульных сетях. Самоорганизация ЦГР демонстрирует результаты исследования самоорганизации структуры модульных нейронных сетей. В данной части работы использовалась СНС, состоящая из четырех подсетей, соединённых одно- и двунаправленными связями (Рисунок 9А). Подсети состояли из 100 возбуждающих и 20 тормозных нейронов с преимущественно локальными связями. Эксперименты проводились в условиях шумовой активности и действия STDP-пластичности.

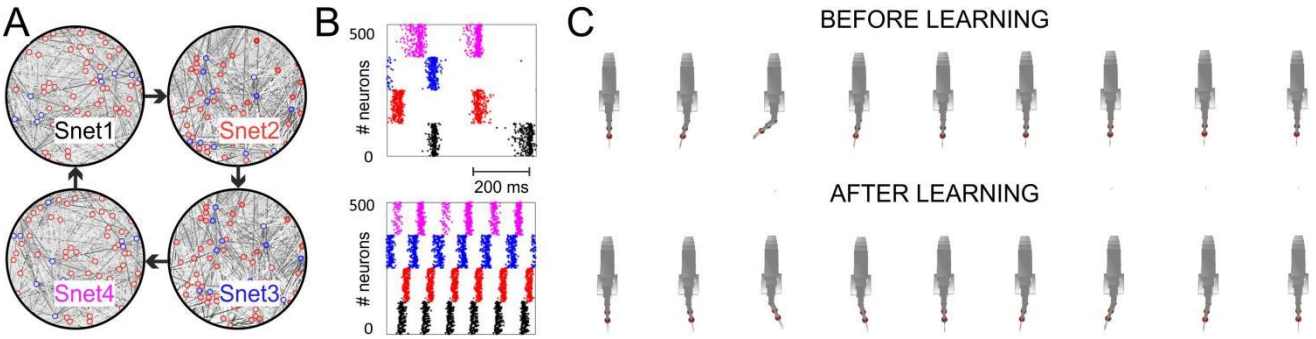

Рисунок — 9. Возникновение циркулирующей активности в модульной нейронной сети. А) Архитектура модульной нейронной сети; В) Примеры растровых диаграмм до и после обучения сверху и снизу соответственно. С)Последовательные кадры кинематики виртуального робота-рыбы.

Шум-индуцированные изменения в каждом модуле приводили к формированию активности в форме сетевых пачек с частотой 0.1-1 Гц. В условиях спонтанной активности, генерируемой каждым модулем, STDP послужило причиной усиления связей между коактивными модулями. В результате, между модулями образовывался стабильный эффект усиления центробежных

межмодульных связей. Пример растровой диаграммы, характеризующей такую сеть, представлен на рисунке 9Б.

Описанная обученная модульная нейронная сеть была соединена с виртуальным роботом-рыбой. Мотонейроны мышц антагонистов выбирались из топологически противоположных сетей. Выходной сигнал мотонейронов преобразовывался в командный для мотора в двух последовательно соединённых частях хвоста. Такой тип подключения позволял имитировать локомоторный паттерн в виде периодических колебаний хвостового плавника в противоположные стороны (Рисунок 9В).

Использование двунаправленных связей между подмодулями сети приводило к формированию разнообразных паттернов нейронной активности. Сети демонстрировали циркулирующую активность в одном направлении (Рисунок 10В), в обоих направлениях (Рисунок 10А), с распространением активности от одной из подсетей в двух направлениях без циркулирующей активности (Рисунок 10Б). Сформированные паттерны спайковой активности обладали высокой стабильностью и не претерпевали изменений за всё время численных экспериментов.

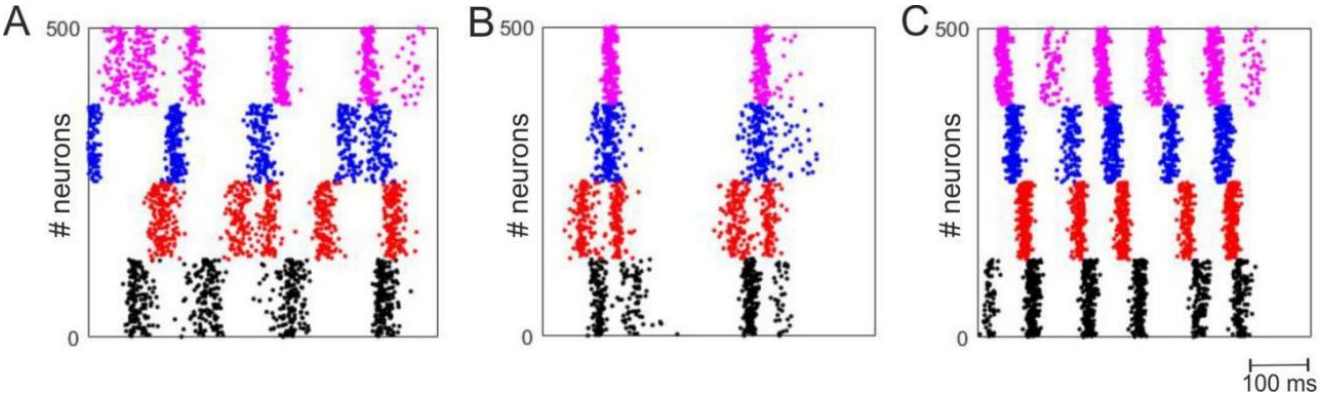

Рисунок — 10. Примеры растровых диаграмм активности модульных СНС с двунаправленными связями. А) с циркулирующей активностью в обоих направлениях; В) с распространением активности от одной подсети в двух направлениях; С) с циркулирующей активностью в одном направлении

В разделе 1.5 Активность СНС в условиях действия гомеостатической пластичности исследуются особенности адаптации сети к различным уровням целевой внутренней активности (Рисунок 11). В данном режиме произведение частоты возникновения пачек F_b и количества спайков на нейрон внутри пачки S_b даёт оценку средней частоты сети без учёта внепачечной активности: $F_b \cdot S_b \approx F \approx f_t$. Показано, что для различных уровней целевой частоты адаптация может происходить благодаря изменению соотношения частоты генерации пачек F_b и количества спайков внутри них S_b (Рисунок 11).

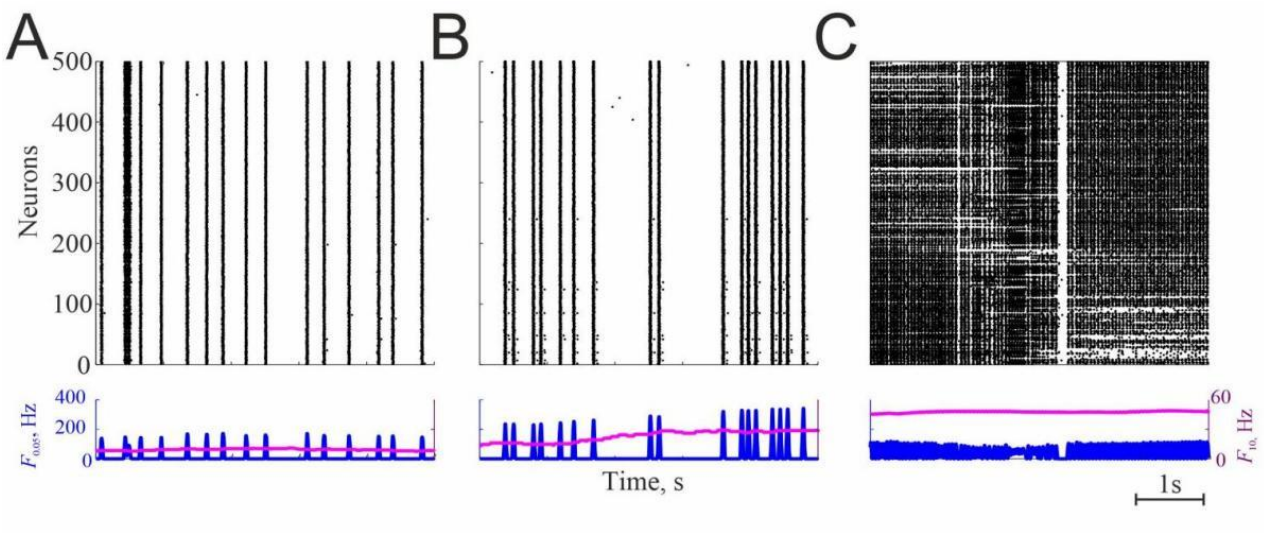

Рисунок — 11. Примеры сетевой активности при различных уровнях целевой частоты f_t Сверху - растровая диаграмма, снизу - средняя частота сети с окнами усреднения 50 мс ($F_{0.05}$) и 10 с (F_{10}). A) f_t = 10 Гц, F_{200} = 9.64 Гц, F_b = 1.25 Гц, S_b = 7.72; B) f_t = 30 Гц, F_{200} = 29.70 Гц, F_b = 1.39 Гц, S_b = 21.35; C) f_t = 45 Гц, F_{200} = 44.12 Гц, F_b = 5.80 Гц, S_b = 7.61.

В сетях с кратковременной пластичностью при росте целевой частоты наблюдается резкий рост числа спайков внутри пачки и приводит к образованию супер-пачек (Рисунок 12A). Использование кратковременной пластичности приводит к ограничению активности в результате действия кратковременной депрессии. Следствием этого является разбиение супер-пачек на короткие отдельные события, происходящие с частотой в несколько герц (Рисунок 12B).

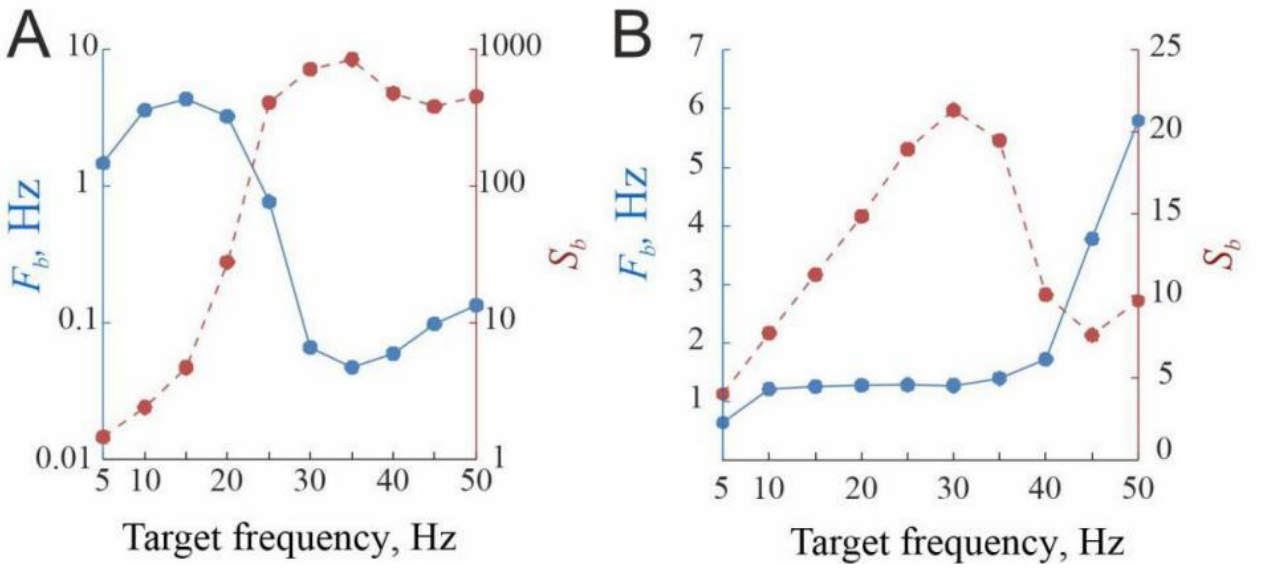

Рисунок — 12. Характеристики пачечной активности в зависимости от целевой частоты для СНС со средней связностью N^v = 30. (A) Кратковременная пластичность выключена; (B) Кратковременная пластичность включена.

В разделе 1.6 Выводы подчёркивается роль взаимосвязанных перестроек в функциональном, синаптическом и анатомическом коннектомах при обеспечении последовательного процесса закрепления паттернов активности, образующихся в ответ на изменения в спонтанной и вызванной активности. Сформулированы основные закономерности,

определяющие принципы адаптации нейронных сетей к изменениям в активности. Преобладание локальных связей способствует распространению активности в виде бегущих волн и является необходимым для направленного формирования структуры связей в сети и достижения синхронизации. Показано, что гомеостатическая регуляция использует адаптацию частоты сетевых пачек и числа спайков в пачке для достижения целевой частоты, а доминирование того или иного механизма зависит от величины целевой частоты.

Глава 2. Внешнее воздействие как фактор структурно-функциональной реорганизации нейронной сети в процессе обучения и формирования пространственной памяти.

В разделе 2.1 Синхронизация в СНС во время внешнего воздействия под действием гомеостатической пластичности продемонстрирована возможность достижения синхронизации активности сети с внешним воздействием в условиях действия гомеостатической пластичности и захвата частот по типу 1:1 и 1:2 (Рисунок 13).

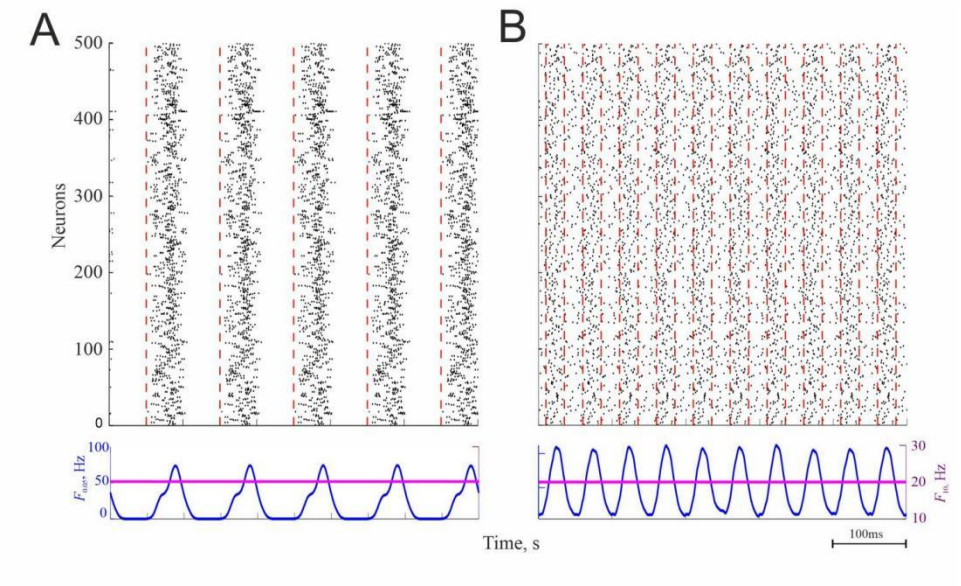

Рисунок — 13. Пример синхронизации пачечной активности. А) Синхронизация частот 1:1 (каждый стимул вызывает сетевую пачку); В) Синхронизация частот 1:2 (сеть отвечает пачкой на каждый второй стимул).

В случае вызванной активности кратковременная пластичность расширяет диапазон синхронизации с внешним воздействием в сравнении со случаем без неё (Рисунок 14). Среднее число спайков за пачку хорошо аппроксимируется гиперболой $S_b = f_t/f_{st}$ в обоих случаях (Рисунок 14.). Эти соотношения являются прямым следствием того факта, что сетевая активность состоит практически исключительно из пачек, и выполняется произведение $F_b \cdot S_b \approx F \approx f_t$. Захват частот наблюдался только до незначительного превышения частотой внешней стимуляции целевой частоты. Указанные зависимости актуальны также для случаев f_t = 10 Гц и 30 Гц.

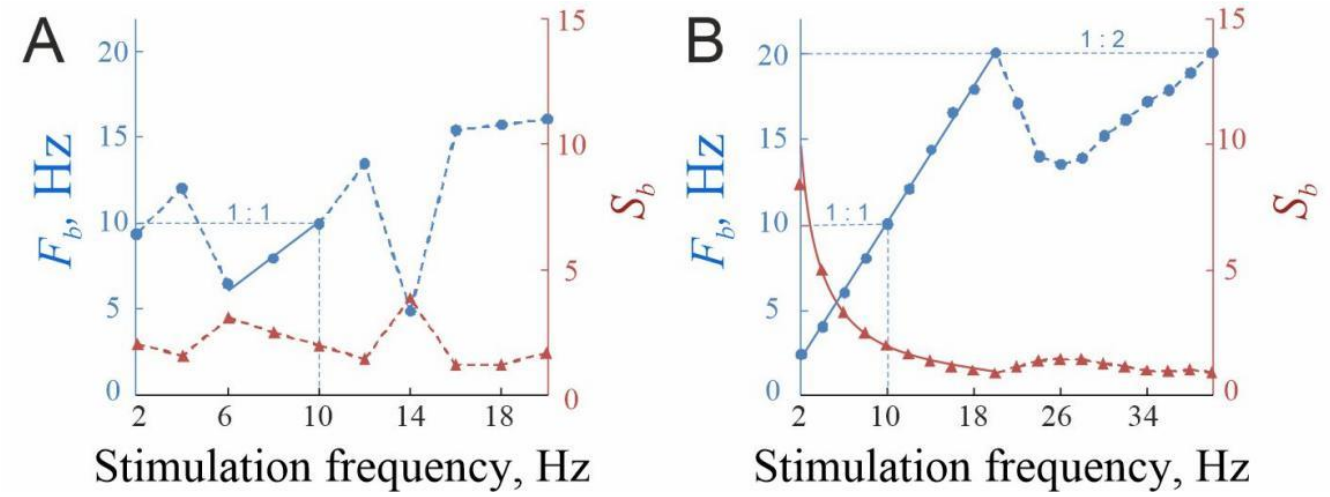

Рисунок — 14. Характеристики пачечной активности в зависимости от частоты стимуляции для СНС с целевой частотой f_t = 20 Гц. А) Кратковременная пластичность выключена; В) Кратковременная пластичность включена.

В разделе 2.2 Формирование когнитивных карт продемонстрирована разработанная модель пространственной памяти с отрицательным подкреплением. В модели СНС аллоцентрически отображает виртуальное двумерное пространство, исследуемое виртуальным когнитивным агентом. Положение агента на арене определяет локализацию стимуляции в СНС. Область стимуляции соответствует кругу с радиусом 40 мкм. Направление и скорость передвижения когнитивного агента задавались вектором активности в текущей зоне поля активности. За один шаг агент мог переместиться на расстояние не более чем на 3 зоны. В режиме исследования виртуальным агентом пространства зона отрицательного подкрепления соответствовала области высокочастотной стимуляции (10 Гц), тогда как в остальном пространстве частота составляла всего 1 Гц (Рисунок 15).

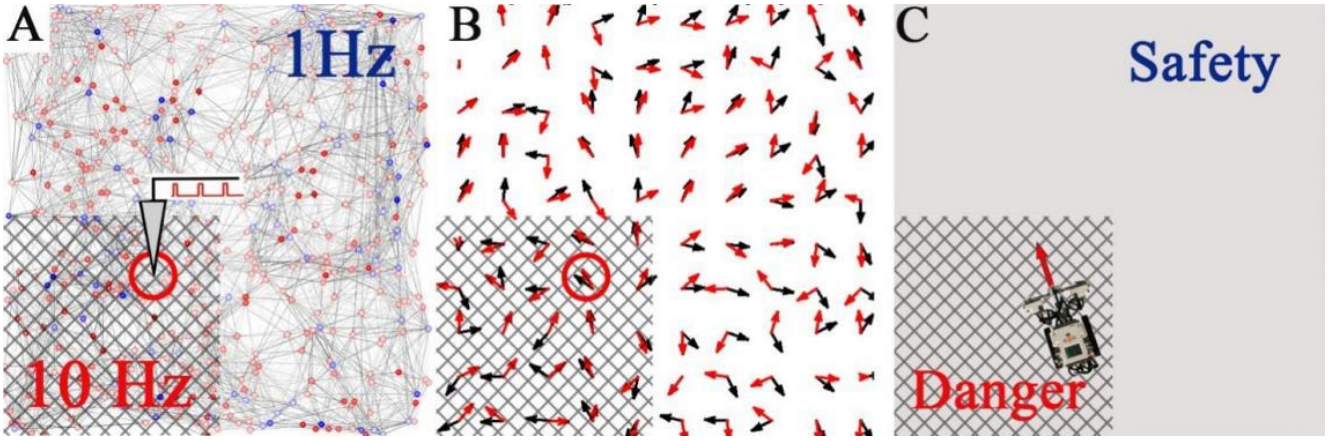

Рисунок — 15. Схема формирования пространственной памяти и механизма исследования пространства А) Область стимуляции; В) Векторные поля; С) Функциональное значение стимуляции; Красный круг - местоположение робота во всех видах пространства, использующихся в модели.

При стимуляции СНС во время исследования с частотой 1 Гц без зоны высокочастотного воздействия, когнитивный агент проводил в каждом квадранте сети приблизительно 25%

времени (Рисунок 16А). Включение STDP пластичности и начало обучения уменьшили длительность нахождения когнитивного агента в зоне отрицательного подкрепления до 21,9 ± 2,1%. Наконец, после обучения время, проведённое в квадранте высокочастотной стимуляции уменьшилось до 7,9% ± 0,7% (Рисунок 16Б, красная кривая).

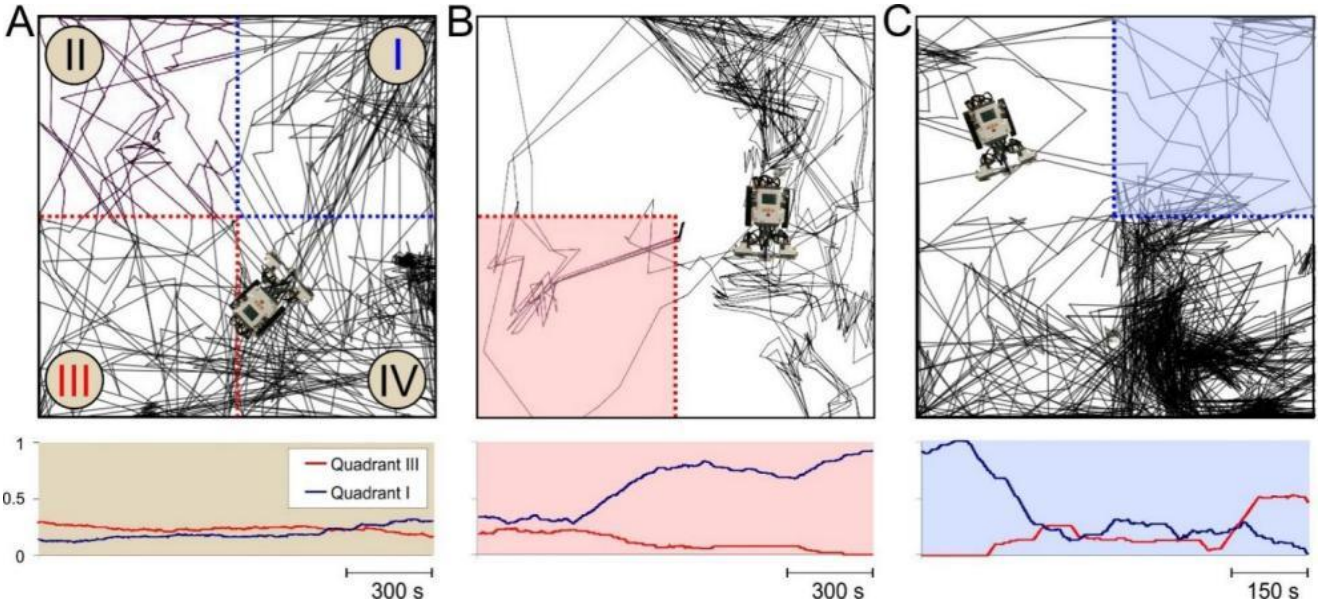

Рисунок — 16. Адаптация поведения когнитивного агента к изменяющейся среде. А) Вверху: следы движения нейроанимата на арене без опасных зон. Внизу: скользящее среднее время, проведённое роботом в квадрантах I (синяя кривая) и III (красная кривая). В) То же, что и в А), но во время движения на арене с опасной зоной в квадранте III; С) То же, что и в В, но во время повторного обучения.

Изменение зоны отрицательного подкрепления обеспечивалось перемещением зоны высокочастотной стимуляции, что влекло за собой изменения поля активности. В результате в новом квадранте сети в синаптическом поле вектора были направлены от нового места стимуляции. Параллельно с этим, из-за отсутствия подкрепления в виде высокочастотной стимуляции, происходила постепенная деградация следа памяти о предыдущей зоне отрицательного подкрепления. В результате когнитивный агент начал избегать новый «опасный» квадрант, а время нахождения в старом увеличилось до 34%.

Раздел 2.3 Выводы по главе обобщает полученные результаты, закрепляя роль пачечной активности в качестве движущей силы, определяющей направленность STDP-опосредованных функциональных перестроек синаптического коннектома и, как следствие, кодирования паттернов информации в распределении синаптических связей. А также, определяется значимость опыт-индуцированных взаимодействий, как условия, необходимого для получения направленных изменений пространственно-временной структуры коннектомов сетей. Кратковременная пластичность расширяет диапазоны синхронизации во время адаптации сетей к вызванной активности.

Глава 3. Исследование сетевой памяти в условиях постстимульной спонтанной активности

Раздел 3.1 Структурная пластичность и рефлексивные процессы исследует участие спонтанной нейронной активности и структурной пластичности в постстимульной обработке информации. Для этого, в частности, оценивается надежность сетевой памяти в сетях с (а) только STDP пластичностью и (б) STDP-опосредованной структурной пластичностью.

В сетях с STDP-опосредованной структурной пластичностью обнаружен эффект самоорганизующейся сетевой консолидации памяти, заключающийся в переносе следов памяти из синаптического в анатомический коннектом. При этом активностно-зависимые изменения синаптических весов выступают в роли «матрицы», формирующей анатомическую структуру сети через удаление малоэффективных и создание новых синаптических связей. Об этом свидетельствует «копирование» векторного поля синаптических весов, сформированных стимуляцией (Рисунок 17B, красная рамка) в векторное поле анатомических связей (Рисунок 17C, синяя рамка). Важно отметить, что работа данного механизма происходит в отсутствие внешнего стимула. Достаточно лишь внутренней спонтанной активности сети и STDP-опосредованной структурной пластичности для закрепления стимул-индуцированного паттерна, что может рассматриваться как базовый элемент процессов рефлексивных вычислений в нейронных сетях.

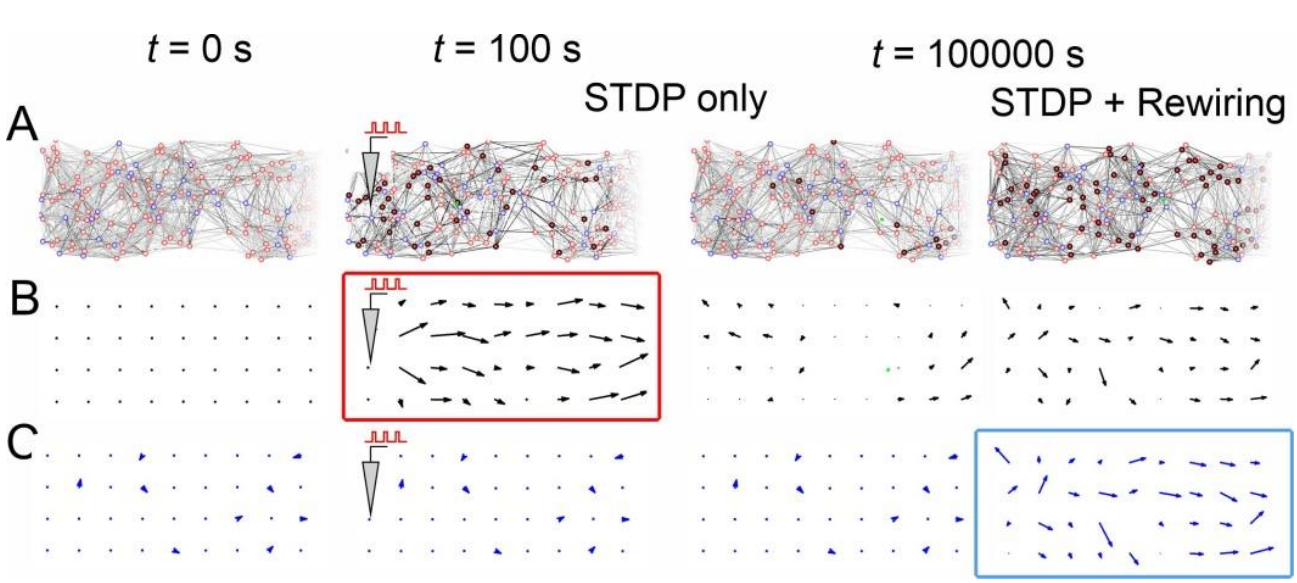

Рисунок — 17. Эффект самоорганизующейся консолидации памяти: поле векторов связей после периода спонтанной активности (выделено синей рамкой) «копирует» поле весовых векторов сразу после стимуляции (выделено красной рамкой). A) Визуализация СНС с нейронами-хабами (обведены чёрным). B) Поле весовых векторов СНС. C) Поле векторов связей. СНС показана на начальном шаге (t = 0 с), после стимуляции (t = 100 с) и после периода спонтанной активности (t = 100000 с).

В раздел 3.2. Хранение следов памяти в условиях спонтанной постстимульной активности под действием структурной пластичности проводится количественное исследование влияния сетевой консолидации памяти на длительность хранения следов памяти.

В качестве меры надежности памяти принималось косинусное подобие между текущим вектором поля синаптических весов $\boldsymbol{m}_c$ и вектором после стимуляции $\boldsymbol{m}_{st}$ (рисунок 18):

$$M = \frac{(\boldsymbol{m}_c, \boldsymbol{m}_{st})}{\|\boldsymbol{m}_c\| \|\boldsymbol{m}_{st}\|}. \quad (1)$$

M = 1 соответствует точному запоминанию места локализации стимуляции, M = -1 указывает на полное забывание. Чтобы исключить влияние случайных факторов, в работе использовалось значение M = -0,7 в качестве порога забывания. Надежность памяти оценивалась в ходе серий моделирования с различными уровнями нейронного шума, который напрямую влиял на интенсивность спонтанной нейронной активности. В частности, частота сетевых пачек демонстрирует логарифмическую зависимость от уровня шума (рисунок 18C).

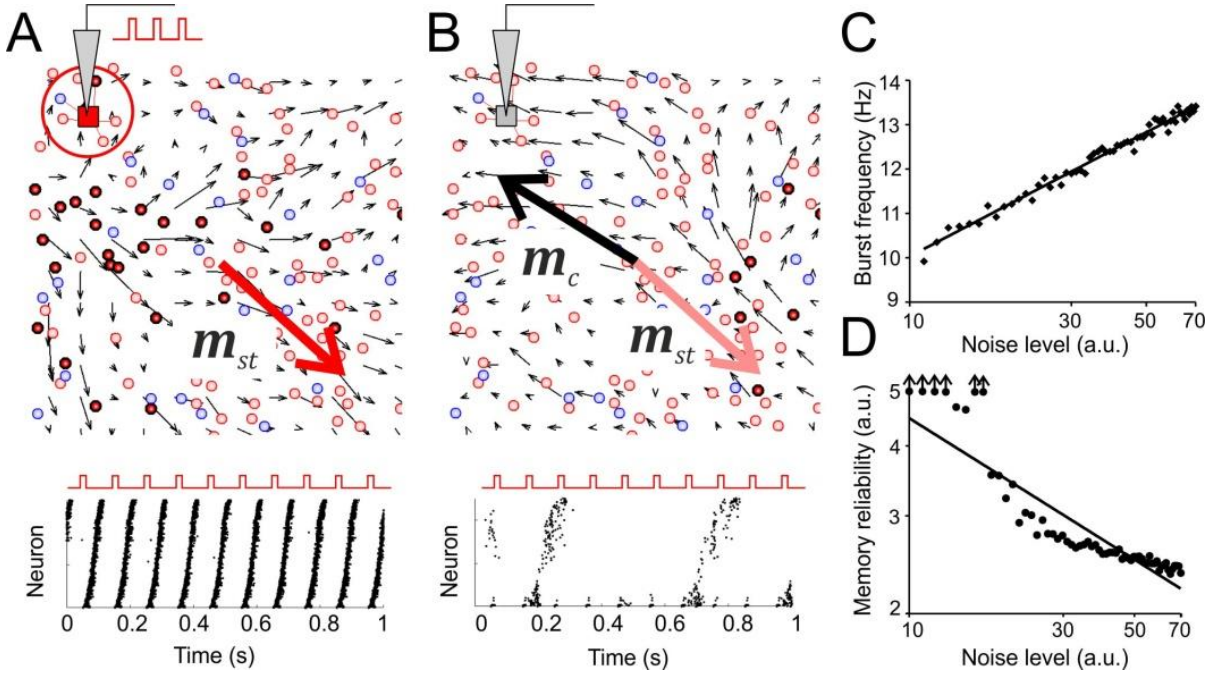

Рисунок — 18. Протокол оценки глобальной сетевой памяти. A) Верхняя панель: векторное поле синаптических весов первого квадранта нейронной сети непосредственно после внешней стимуляции. $\boldsymbol{m}_{st}$, показывает глобальный вектор поля весов квадранта после стимуляции. Нижняя панель: типичный фрагмент растровой диаграммы во время стимуляции. B) То же, что и в (A), но после воздействия спонтанной активности. C) Зависимость средней частоты сетевых пачек от уровня шума *D*. D) Зависимость меры надёжности памяти *R* от уровня шума *D*. Каждая точка на панели D и C – результат отдельного численного эксперимента.

Ввиду этого для сравнения длительности следов памяти в сетях с разными уровнями шума была предложена мера надёжности памяти, определяемая как десятичный логарифм количества сетевых пачек N_b до момента забывания.

$$R = \lg(N_b) \quad (27)$$

Протокол исследования отображён на рисунке 18. Сначала проводилась запись паттерна (Рисунок 18A), затем сеть переводилась в режим спонтанной активности с (а) только STDP пластичностью и (б) STDP-опосредованной структурной пластичностью (Рисунок 18B).

На Рисунке19 представлена зависимость надёжности памяти *R* от уровня шума. Сети только с STDP демонстрировали степенную зависимость длительности хранения памяти при минимальном уровне шума. Включение структурной пластичности также демонстрировало степенную зависимость, но лишь на ограниченном диапазоне исследуемых значений шума. В диапазоне шума *D* от 70 до 35 наблюдался небольшой рост надёжности памяти. Однако при прохождении значения шума примерно в 35 единиц, надёжность памяти возрастала скачкообразно (Рисунок 19). В логарифмическом масштабе, при шуме $\underline{D}$ = 33 в случае как единичной, так и множественной структурной пластичности $R > 5$, а сеть не забывает ранее сформированный след памяти. При экстраполировании этих результатов на $D = 10$, $R = 8.23$, что соответствует увеличению времени хранения в 100000 раз.

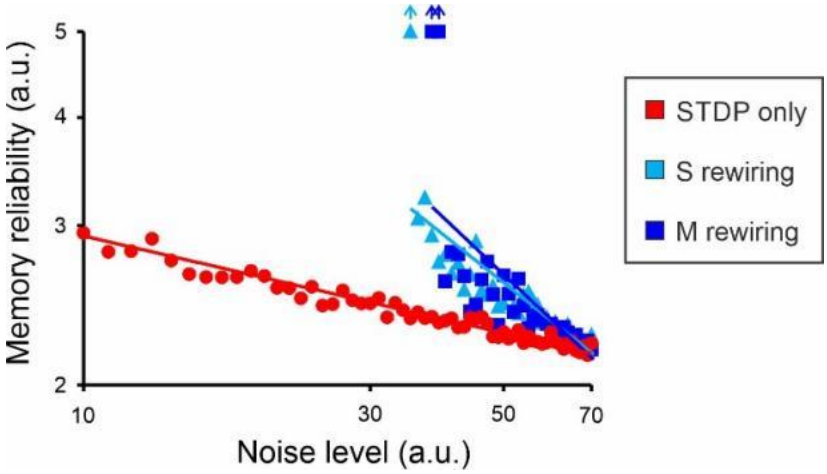

Рисунок — 19. Зависимость надёжности памяти *R* от уровня шума при спонтанной активности. S - единичные связи, M - множественны связи. Стрелки вверху указывают на отсутствие забывания до временного порога проведения эксперимента.

Для проверки влияния изменения баланса торможения/возбуждения, вызванного действием структурной пластичности был проведён дополнительный анализ. В исходной сети соотношение связей возбуждающий-возбуждающий (EE) и возбуждающий-тормозный (EI) составляет 4:1. Действие структурной пластичности приводило к смещению указанного соотношения до 3.04:1 для режима едининых связей и до 3.35:1 для режима множественных связей. Однако, ограничение действия структурной пластичности только для связей возбуждающий-возбуждающий не привело к значительным изменениям надёжности. Кроме того, сети демонстрируют одинаковый тип зависимости хранения информации.

Анализ структурных изменений происходящих в процессе консолидации памяти показал, что в сетях, сохраняющих следы памяти образуются особые структурные элементы, способные инициировать активность, характерную для предъявляемого к обучению паттерна. Такие элементы функционально соответствуют нейронам-хабам. Хабы возникают на этапе процесса обучения (Рисунок 20A), как результат взаимных перестроек синаптического и функционального коннектома. Включение структурной пластичности приводит к структурно-функциональным

перестройкам, затрагивающим и анатомический коннектом. В результате, в сетях без структурной пластичности число хабов значительно сокращается и происходит одновременно с забыванием. А в сетях с структурной пластичности число хабов остаётся стабильным (Рисунок 20).

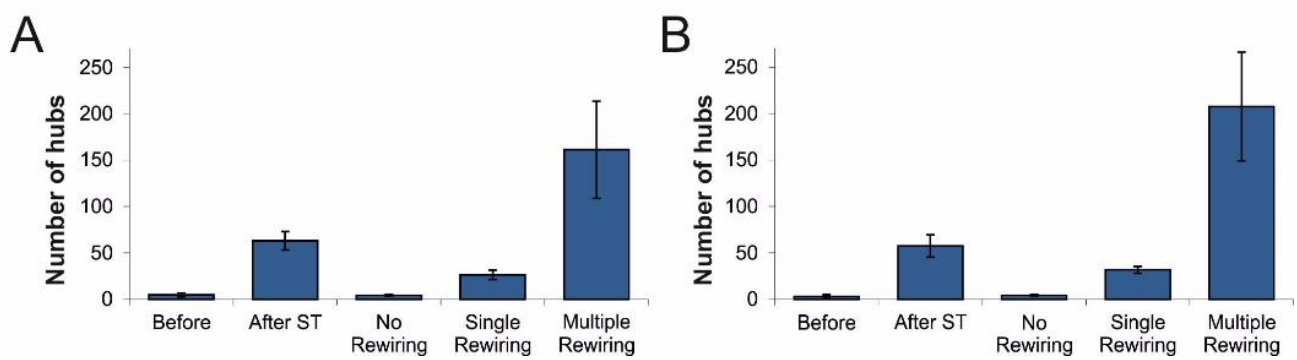

Рисунок — 20. Количество нейронов-хабов на различных этапах протокола оценки надёжности сетевой памяти. А) Структурная пластичность EE+EI; B) Структурная пластичность EE

Раздел 3.3. Выводы обобщает результаты, представленные в данной главе, согласно которым STDP-опосредованная структурная пластичность обеспечивает новый этап формирования памяти - сетевую консолидацию. Показано, что совместное действие спонтанной постстимульной активности и структурной пластичности приводит к переносу следов памяти, сформированных в синаптическом коннектоме, в анатомический коннектом. Сопоставление векторных полей трёх типов показало, что перенос осуществляется последовательно.

Количественный анализ показал, что зависимость надёжности памяти от уровня нейронного шума имеет степенной характер, однако структурная пластичность обеспечивает систематическое повышение надёжности. Установлено, что в процессе консолидации формируются нейроны-хабы, сохранность которых сопряжена с устойчивостью следа памяти.

В разделе Обсуждение даётся общий взгляд на совокупность проведенных исследований. Проводится параллель между исследованными механизмами формирования следов памяти в СНС с устоявшимися теоретическими концепциями, наконец подводятся основания для подтверждения центрального положения диссертации.

Выводы

1. Взаимосвязанные перестройки функционального, синаптического и анатомического коннектомов, обеспечиваемые многокомпонентной синаптической и структурной пластичностью, образуют единый универсальный сетевой механизм, обеспечивающий формирование памяти и выполнение обучения. Совокупность взаимосвязанной изменчивости на различных уровнях организации позволяет СНС выступать в роли нейросетевого ядра когнитивного агента, способного к формированию памяти и адаптивному поведению без учителя и внешнего управления.

2. Изменение функциональной активности СНС является элементом механизма кодирования информации о внешнем воздействии и изменяющихся условиях среды. Многократное повторение паттернов активности обуславливает реорганизацию синаптического коннектома и образование направленных путей передачи возбуждения в виде усиления связей вдоль путей распространения активности. Формирование когнитивных карт среды с отрицательным подкреплением и самоорганизация центральных генераторов ритма являются примерами действия взаимной реорганизации синаптического поля и коннектома активности

3. Долговременное хранение информации о ранее полученных паттернах активности в виде следов памяти обеспечивается сетевой консолидацией, в результате действия которой происходит перенос следа памяти из синаптического в анатомический коннектом. Структурная реорганизация на анатомическом уровне закрепляет образовавшиеся пути направленного распространения активности и приводит к образованию нейронов-хабов - структур, способных при активации воспроизводить активность, наблюдающуюся в процессе адаптации к внешним и внутренним стимулам.

Заключение

Таким образом осуществление процессов памяти и обучения в нейронных сетях возможно исключительно как скоординированное действие различных видов пластичности на различных временных масштабах и на всех уровнях организации СНС.

Форма активности в нейронных сетях определяется как структурными характеристиками, так и стабилизирующими формами пластичности. В работе представлена обобщённая модель сетевой памяти и обучения, позволяющая проследить процессы направленной реорганизации СНС на различных уровнях и временных масштабах от момента предъявления стимула и адаптации к нему до закрепления произошедших изменений в анатомической структуре. Многократно повторяющиеся паттерны активности приводят к пространственным структурно-функциональным перестройкам, осуществляя кодирование предъявляемого паттерна в синаптических весах. На основе этого эффекта происходит формирование когнитивных карт в модели пространственной памяти с отрицательным подкреплением и ЦГР. Вводится понятие сетевой консолидации памяти, обеспечивающей длительное хранение следов памяти в анатомическом коннектоме. В результате её действия происходит «проторение» ранее сформированных в синаптическом коннектоме следов памяти в анатомический коннектом. Индикатором сохранности памяти могут служить нейроны-хабы.

В дальнейшем представляется перспективным объединение всех исследованных механизмов и обнаруженных эффектов в едином сквозном эксперименте, в котором когнитивный агент последовательно проходил бы стадии кодирования, сетевой консолидации, научения новому навыку в изменившихся условиях внешней среды, адаптации к одновременному

существованию двух и более закодированных следов памяти, что позволило бы проверить сохранение работоспособности модели при непрерывном взаимодействии со средой на протяжении длительного времени. Другим возможным направлением работы является проверка ёмкости предложенной системы. Интересной также представляется возможность формализовать описание взаимосвязанных перестроек коннектомов, введя меру, которая бы количественно описывала такие взаимосвязанные изменения и позволяла бы точно определить, насколько сильно изменилась СНС и как быстро проходит обучение. Другой областью исследования, требующей внимания, является проверка устойчивости сформированных следов памяти при повреждении нейронной сети. Практическое направление связано с реализацией предложенных механизмов в нейроморфных системах. Гомеостатическая пластичность и STDP могут быть реализованы аппаратно на мемристивных устройствах, а структурная пластичность через переключаемые связи на кроссбарах. Такие исследования могут позволить создать компактные энергоэффективные системы управления автономными агентами, способными к адаптации без внешнего программирования.

Список литературы

Виноградова О. С. Гиппокамп и память. – Наука, 1975.

Иваницкий, А. М. Мозговая основа субъективных переживаний: гипотеза информационного синтеза / А. М. Иваницкий // Журнал высшей нервной деятельности. — 1996. — Т. 46, № 2. — С. 241–252.

Каплан, А. Я. Экспериментально-теоретические основания и практические реализации технологии «интерфейс мозг–компьютер» / А. Я. Каплан, А. Г. Кочетова, С. Л. Шишкин, И. А. Басюл, И. П. Ганин, А. Н. Васильев, С. П. Либуркина // Бюллетень сибирской медицины. — 2013. — Т. 12, № 2. — С. 21–29.

Лобов, С. А. Обобщенная память спайковой нейронной сети с STDP пластичностью / С. А. Лобов // Математическая биология и биоинформатика. — 2019. — Т. 14, № 2. — С. 649–664.

Масленников, О. В. Нелинейная динамика и машинное обучение рекуррентных спайковых нейронных сетей / О. В. Масленников, М. М. Пугавко, Д. С. Щапин, В. И. Некоркин // Успехи физических наук. — 2022. — Т. 192, № 10. — С. 1089–1109.

Мысин, И. Е. Генерация тета-ритма в септо-гиппокампальной системе и эпилепсия / И. Е. Мысин, И. Ю. Попова // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. — 2019. — Т. 105, № 4. — С. 401–415.

Bi, G. Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons: dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type / G. Bi, M. Poo // The Journal of Neuroscience. — 1998. — Vol. 18, No. 24. — P. 10464–10472.

Blankenship, A. G. Mechanisms underlying spontaneous patterned activity in developing neural circuits / A. G. Blankenship, M. B. Feller // Nature Reviews Neuroscience. — 2010. — Vol. 11, No. 1. — P. 18–29.

Butz, M. A simple rule for dendritic spine and axonal bouton formation can account for cortical reorganization after focal retinal lesions / M. Butz, A. van Ooyen // PLoS Computational Biology. — 2013. — Vol. 9, No. 10. — P. e1003259.

Chklovskii, D. B. Cortical rewiring and information storage / D. B. Chklovskii, B. W. Mel, K. Svoboda // Nature. — 2004. — Vol. 431. — P. 782–788.

Citri, A. Synaptic plasticity: multiple forms, functions, and mechanisms / A. Citri, R. C. Malenka // Neuropsychopharmacology. — 2008. — Vol. 33, No. 1. — P. 18–41.

Deger, M. Multicontact co-operativity in spike-timing-dependent structural plasticity stabilizes networks / M. Deger, A. Seeholzer, W. Gerstner // Cerebral Cortex. — 2018. — Vol. 28, No. 4. — P. 1396–1415.

Edelman, G. M. Neural Darwinism: The theory of neural group selection / G. M. Edelman. — New York : Basic Books, 1987. — 371 p.

Faust, T. E. Spike timing plays a key role in synapse elimination at the neuromuscular junction / T. E. Faust, G. Gunner, D. P. Schafer // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2012. — Vol. 109, No. 25. — P. E1667–E1675.

Grillner, S. Biological pattern generation: the cellular and computational logic of networks in motion / S. Grillner // Neuron. — 2006. — Vol. 52, No. 5. — P. 751–766.

Grutzendler, J. Long-term dendritic spine stability in the adult cortex / J. Grutzendler, N. Kasthuri, W.-B. Gan // Nature. — 2002. — Vol. 420, No. 6917. — P. 812–816.

Kandel, E. R. The molecular biology of memory storage: a dialogue between genes and synapses / E. R. Kandel // Science. — 2001. — Vol. 294, No. 5544. — P. 1030–1038.

Kaster, M. Building a realistic, scalable memory model with independent engrams using a homeostatic mechanism / M. Kaster, F. Czappa, M. Butz-Ostendorf, F. Wolf // Frontiers in Neuroinformatics. — 2024. — Vol. 18. — P. 1323203.

Kazanovich, Y. How animals find their way in space. Experiments and modeling / Y. Kazanovich, I. E. Mysin // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2018. — Vol. 13, Suppl. — P. t132–t161.

Kennedy, H. Micro-, meso- and macro-connectomics of the brain / H. Kennedy, D. C. Van Essen, Y. Christen. — Cham : Springer, 2016. — 237 p.

Kirkby, L. A. A role for correlated spontaneous activity in the assembly of neural circuits / L. A. Kirkby, G. S. Sack, A. Firl, M. B. Feller // Neuron. — 2013. — Vol. 80, No. 5. — P. 1129–1144.

Lobov, S. Network response synchronization enhanced by synaptic plasticity / S. Lobov, A. Simonov, I. Kastalskiy, V. Kazantsev // The European Physical Journal Special Topics. — 2016. — Vol. 225, No. 1. — P. 29–39.

Lobov, S. A. Noise enhanced signaling in STDP driven spiking-neuron network / S. A. Lobov, M. O. Zhuravlev, V. A. Makarov, V. B. Kazantsev // Mathematical Modelling of Natural Phenomena. — 2017. — Vol. 12, No. 4. — P. 109–124.

Lobov, S. A. Spatial properties of STDP in a self-learning spiking neural network enable controlling a mobile robot / S. A. Lobov, A. V. Mikhaylov, M. Shamshin, V. A. Makarov, V. B. Kazantsev // Frontiers in Neuroscience. — 2020. — Vol. 14. — P. 88.

Makarov, V. A. Toward reflective spiking neural networks exploiting memristive devices / V. A. Makarov, S. A. Lobov, S. Shchanikov, A. Mikhaylov, V. B. Kazantsev // Frontiers in Computational Neuroscience. — 2022. — Vol. 16. — P. 859874.

Marder, E. Central pattern generators and the control of rhythmic movements / E. Marder, D. Bucher // Current Biology. — 2001. — Vol. 11, No. 23. — P. R986–R996.

Morrison, A. Phenomenological models of synaptic plasticity based on spike timing / A. Morrison, M. Diesmann, W. Gerstner // Biological Cybernetics. — 2008. — Vol. 98, No. 6. — P. 459–478.

Mysin, I. Phase relations of interneuronal activity relative to theta rhythm / I. Mysin // Frontiers in Neural Circuits. — 2023. — Vol. 17. — P. 1198573.

Ponulak, F. Rapid, parallel path planning by propagating wavefronts of spiking neural activity / F. Ponulak, J. J. Hopfield // Frontiers in Computational Neuroscience. — 2013. — Vol. 7. — P. 98.

Sporns, O. The human connectome: a structural description of the human brain / O. Sporns, G. Tononi, R. Kötter // PLoS Computational Biology. — 2005. — Vol. 1, No. 4. — P. e42.

Trachtenberg, J. T. Long-term in vivo imaging of experience-dependent synaptic plasticity in adult cortex / J. T. Trachtenberg, B. E. Chen, G. W. Knott, G. Feng, J. R. Sanes, E. Welker, K. Svoboda // Nature. — 2002. — Vol. 420, No. 6917. — P. 788–794.

Villacorta-Atienza, J. A. Compact internal representation of dynamic situations: neural network implementing the causality principle / J. A. Villacorta-Atienza, M. G. Velarde, V. A. Makarov // Biological Cybernetics. — 2010. — Vol. 103, No. 4. — P. 285–297.

Villacorta-Atienza, J. A. Neural network architecture for cognitive navigation in dynamic environments / J. A. Villacorta-Atienza, V. A. Makarov // IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems. — 2013. — Vol. 24, No. 12. — P. 2075–2087.

Yin, J. Structural homeostasis in the nervous system: a balancing act for wiring plasticity and stability / J. Yin, Q. Yuan // Frontiers in Cellular Neuroscience. — 2015. — Vol. 8. — P. 439.

Список публикаций автора по теме диссертации

В изданиях из списка ВАК РФ, входящих в международные базы цитирования Scopus и WoS

1. **Zharinov, A. I.**, Tolkanova, A. V., Kurganov, D. P., Markelova, V. Y., Kazantsev, V. B., Lobov, S. A. Bursting dynamics in a spiking neural network with homeostatic and synaptic plasticity //The European Physical Journal Special Topics. – 2026. – С. 1-12.
2. Lobov, S. A., **Zharinov, A.**, Kurganov, D., Kazantsev, V. B. Network memory consolidation under adaptive rewiring //The European Physical Journal Special Topics. – 2025. – Т. 234. – №. 15. – С. 3669-3681.
3. Lobov, S. A., Berdnikova, E. S., **Zharinov, A. I.**, Kurganov, D. P., Kazantsev, V. B. STDP-driven rewiring in spiking neural networks under stimulus-induced and spontaneous activity //Biomimetics. – 2023. – Т. 8. – №. 3. – С. 320.
4. Tsybina, Y. A., Gordleeva, S. Y., **Zharinov, A. I**., Kastalskiy, I. A., Ermolaeva, A. V., Hramov, A. E., Kazantsev, V. B. Toward biomorphic robotics: A review on swimming central pattern generators //Chaos, Solitons & Fractals. – 2022. – Т. 165. – С. 112864.
5. Lobov, S. A., **Zharinov, A. I.**, Makarov, V. A., Kazantsev, V. B. et al. Spatial memory in a spiking neural network with robot embodiment //Sensors. – 2021. – Т. 21. – №. 8. – С. 2678.

Материалы конференций, опубликованные в изданиях Scopus и WoS:

1. **Zharinov, A. I.**, Kurganov, D. P., Potapov, I. A., Khoruzhko, M. A., Kazantsev, V. B., Lobov, S. A. Self-organizing CPGs in the control loop of a biomorphic fish robot //2022 Fourth International Conference Neurotechnologies and Neurointerfaces (CNN). – IEEE, 2022. – С. 219-222.
2. Lobov, S. A., **Zharinov, A. I.**, Semenova, O., Kazantsev, V. B. Topological classification of population activity in spiking neural network //Saratov Fall Meeting 2020: Computations and Data Analysis: from Molecular Processes to Brain Functions. – SPIE, 2021. – Т. 11847. – С. 1184702.
3. **Zharinov, A. I.**, Makarov, V. A., Kazantsev, V. B., & Lobov, S. A. Spatial memory based on an STDP-driven neural network //2020 4th Scientific School on Dynamics of Complex Networks and their Application in Intellectual Robotics (DCNAIR). – IEEE, 2020. – С. 269-271.

Тезисы конференций

1. Лобов, С. А., **Жаринов, А. И.**, Курганов, Д. П., Казанцев, В. Б. Сетевая консолидация памяти, опосредованная структурной пластичностью // труды ix всероссийской конференции нелинейная динамика в когнитивных исследованиях – 2025. - 2025. - С. 93.
2. **Zharinov A.I.**, Berdnikova E.S., Lobov S.A. ASSOCIATIVE LEARNING IN STRUCTURED SPIKE NEURAL NETWORKS // III International Conference «Volga Neuroscience Meeting 2021». - 2021. - С. 55.

3. **Жаринов А.И.**, Лобов С.А. Использование спайковой нейронной сети для моделирования пространственной памяти нейроробота // XVI международный междисциплинарный конгресс НЕЙРОНАУКА ДЛЯ МЕДИЦИНЫ И ПСИХОЛОГИИ. - 2020. - С. 200.

4. Федулина А.А., **Жаринов А.А.**, Крылова Н.П., Лобов С.А. Модель пространственной памяти с положительным и отрицательным подкреплением // XV международный междисциплинарный конгресс НЕЙРОНАУКА ДЛЯ МЕДИЦИНЫ И ПСИХОЛОГИИ. - 2019. - С. 424-425.

5. **Жаринов А.И.**, Федулина А.А., Крылова Н.П., Лобов С.А. Нейроанимат с моделью эмоционально-окрашенной пространственной памяти // Биосистемы: Организация, поведение, управление тезисы докладов 72-й всероссийской с международным участием школы-конференции молодых ученых. - 2019. - С. 85.