

==== МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ, ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЕ МЕТОДЫ ====

Модели установления цветоспецифических контактов в сетчатке с использованием механизма синаптической пластичности

П. В. Максимов

Институт проблем передачи информации, Российская академия наук, Москва, Россия
Поступила в редколлегию 12.02.2007

Аннотация – Предположение о том, что специфические красные и зеленые каналы в сетчатке формируются в эмбриогенезе с использованием специальных мембранных меток и распознающих их рецепторов, сталкивается с рядом теоретических трудностей и не подтверждается экспериментально. Альтернативное объяснение – установление определенных синаптических контактов на основании коррелированной активности клеток в ходе адаптации к специфическому сенсорному потоку – ставит свои вопросы: 1) какими свойствами должно обладать зрительное окружение, чтобы в результате адаптации к нему могли сформироваться селективные цветовые каналы? и 2) какой для этого нужен механизм изменения синаптической проводимости? Ответ получен в экспериментах с двумя моделями, использующими синаптическую пластичность. Показано, что вторичные нейроны способны устанавливать селективные контакты с непомяченными красными и зелеными колбочками в процессе адаптации к изображениям, где цвета соседних пикселей коррелированы.

ВВЕДЕНИЕ

Отправным началом для цветового зрения человека служат сигналы трех типов фоторецепторов: «синих», «зеленых» и «красных» колбочек, формирующих три цветоспецифических канала передачи информации. Каналы характеризуются тем, какими колбочками определяются реакции центра рецептивного поля составляющих их нейронов. При этом синий путь представлен совершенно уникальной схемой, отличной от схем обработки сигналов других колбочек. Считается, что он стал формироваться еще 500 млн. лет назад, когда исходно однородные по чувствительности колбочки позвоночных разделились на коротковолновые и длинноволновые, что послужило основой для возникновения дихроматического цветового зрения [1]. Синие колбочки типичны для всех позвоночных, отличаются по форме от длинноволновых и у человека составляют около 10% от всей популяции колбочек в сетчатке. Во взрослой сетчатке синие колбочки передают сигнал особому (узнаваемому по морфологии) типу «синих» биполярных клеток, которые в свою очередь передают сигнал особому типу двухслойных ганглиозных клеток, по аксонам которых сигнал поступает из глаза в мозг. Упрощенная схема цветовых каналов в сетчатке показана на рис. 1. На самом деле параллельных путей в сетчатке намного больше – известно по крайней мере 10 типов биполярных и не менее 25 типов ганглиозных клеток [2]. Кроме того, на схеме отсутствуют клетки, осуществляющие латеральное взаимодействие: два типа горизонтальных клеток на уровне наружного синаптического слоя (НСС) и около 25 типов амакриновых клеток на уровне внутреннего синаптического слоя (ВСС). В центре сетчатки, обладающем высокой разрешающей способностью, синие колбочки и синие биполяры образуют контакты преимущественно один к одному, но на периферии одна биполярная клетка собирает сигналы от нескольких синих колбочек. Двухслойные ганглиозные клетки, обслуживающие синий канал, кроме синих биполяров получают также сигналы еще от так называемых диффузных биполярных клеток, связанных с колбочками всех типов, находящимися в ближайшем окружении.

Связи между определенными типами колбочек, биполяров и ганглиозных клеток в эволюционно более древней коротковолновой сети устанавливаются с помощью специальных меток, позволяющих клеткам распознавать друг друга в ходе развития. То есть, чтобы построить

такую схему в процессе развития сетчатки, дендрит синего биполяра должен уметь распознать окончание аксона («ножку») синей колбочки и установить с ней синаптический контакт, а дендриты диффузного биполяра, ветвящиеся в том же НСС, должны установить контакты с любыми колбочками. Точно так же в ВСС должны распознать друг друга окончания аксонов этих биполяров с дендритами двухслойной ганглиозной клетки. Для того чтобы отростки этих клеток могли отыскивать друг друга в хаосе переплетений синаптических слоев, мембраны одних клеток должны содержать особые метки, характеризующие тип клетки, а мембраны других – специальные рецепторы, распознающие эти метки. Судя по всему, в ходе эволюции нейроны, формирующие синий путь, имели достаточно времени не только для того, чтобы приобрести индивидуальные морфологические и биохимические черты, позволяющие узнавать их на препаратах сетчатки, но и для того, чтобы обзавестись необходимым биохимическим аппаратом узнавания друг друга в ходе образования специфических синаптических контактов. Следует однако заметить, что все это пока является гипотезой, т.к. ни сами метки, ни соответствующие им рецепторы еще не идентифицированы.

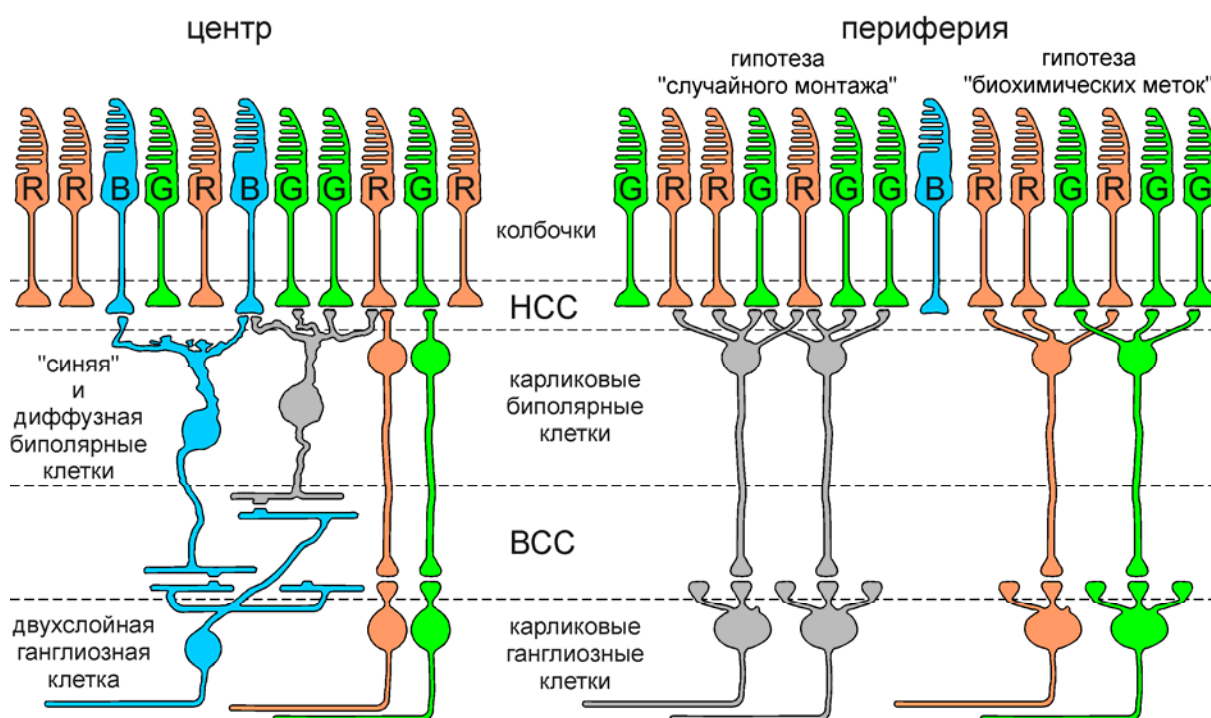


Рис.1. Примеры селективных цветовых каналов в сетчатке человека

Разделение длинноволновых колбочек на красный и зеленый типы и соответственно формирование отдельных красного и зеленого цветовых каналов у приматов началось сравнительно недавно (30-40 млн. лет назад). При этом считается, что ни красные и зеленые колбочки, ни связанные с ними так называемые карликовые биполяры, ни связанные с карликовыми биполярами карликовые ганглиозные клетки не отличаются друг от друга ни по морфологии, ни по биохимии. В центре сетчатки клетки, формирующие красный и зеленый каналы, устанавливают связи один к одному – рис. 1. Поэтому эти каналы автоматически получаются селективными. На периферии сетчатки каждый карликовый биполяр получает сигналы от нескольких колбочек, а каждая карликовая ганглиозная клетка – от нескольких карликовых биполяров [3]. Если у этих клеток отсутствует механизм узнавания друг друга и все контакты устанавливаются случайно, то на периферии никакой цветоспецифичности быть не должно. Отчасти такое предположение подкрепляется тем, что на периферии поля зрения резко падает цветоразличение. Однако имеется ряд электрофизиологических и психофизических данных в пользу определенной селективности красного и зеленого цветовых каналов и на периферии сетчатки [4, 5, 6]. В то же время предположение о том, что красные и зеленые колбочки, подобно синим колбочкам, имеют некоторые специфические метки, которые позволяли бы им связываться в процессе

развития с биполярными клетками нужного типа, встречается ряд теоретических трудностей [7], а специальные эксперименты с генетически модифицированными пигментами колбочек доказывают, что красные и зеленые колбочки действительно не обладают никакими молекулярными различиями, за исключением различий содержащихся в них зрительных пигментов [8].

Альтернативный механизм формирования селективных красного и зеленого цветовых каналов в зрительной системе – установление специфических синаптических контактов на основании коррелированной активности клеток в процессе индивидуального развития. Это объяснение ставит свои вопросы: 1) какими свойствами должно обладать зрительное окружение, чтобы в результате адаптации к нему могли сформироваться селективные цветовые каналы? и 2) какой для этого нужен механизм установления синаптических контактов? Такой механизм может использовать какие-то процессы обучения, приводящие под влиянием естественного сенсорного потока к усилению синаптической проводимости у одних синапсов и ослаблению – у других.

В работе рассмотрены две модели нейронных сетей с модифицируемыми синапсами, обеспечивающие формирование селективных цветовых каналов. Первая – вариант применявшегося нами ранее нейронного фильтра новизны. Вторая использует схему модификации синаптических весов, близкую к классическому синапсу Хэбба для неимпульсных нейронов.

ФИЛЬТР НОВИЗНЫ

Простейший вариант системы, где синапсы модифицировались в ходе адаптации к внешнему воздействию, был рассмотрен нами в качестве модели механизма образования эффекта ориентационно-обусловленного цветового последствия (или McCollough-effect [9]), где ассоциативные нейроны, являющиеся элементами адаптивного фильтра новизны, образовывали селективные контакты с входными нейронами того или иного цветового типа после продолжительной адаптации к цветным полосам разной ориентации [10, 11, 12]. Использованная там схема модификации синаптических весов способствовала установлению одинаковых контактов ассоциативных нейронов с теми входами, сигналы на которых коррелированы. Тем самым эта схема служила средством устранения корреляции между сигналами отдельных выходных элементов сетчатки, уменьшающим их избыточность – известное свойство фильтра новизны [13, 14]. Когда эта корреляция была обусловлена неселективностью цветовых сигналов, устранение корреляции в ходе адаптации к естественному сенсорному потоку приводило к повышению цветового контраста [15]. Когда причиной взаимной корреляции сигналов соседних фоторецепторов было несовершенство оптики (приводящее к расфокусировке изображения), устранение этой корреляции с помощью адаптивного фильтра новизны улучшало воспроизведение высоких пространственных частот [16].

Причины взаимной корреляции сигналов соседних фоторецепторов могут быть не только внутренними (несовершенство оптики), но и внешними – содержаться в самом устройстве «мира». Так, из-за того, что для предметов внешнего мира типичны протяженные участки поверхностей одинаковой окраски, велика вероятность того, что на близлежащие фоторецепторы сетчатки приходят излучения одинакового спектрального состава. В результате при естественной стимуляции сигналы двух близлежащих красных рецепторов будут существенно коррелированы между собой, и сигналы близлежащих зеленых рецепторов тоже будут коррелированы. Поэтому ожидалось, что использование нейронного фильтра новизны на модифицируемых синапсах в условиях, когда на вход системы подаются случайные изображения, составленные из однородных протяженных пятен разных цветов, обеспечит в ходе адаптации формирование специфических цветовых каналов, а именно – приведет к установлению синаптических контактов преимущественно с красными колбочками у одних ассоциативных нейронов и преимущественно с зелеными колбочками – у других.

Устройство

Вычислительная модель фильтра новизны была основана на нейронной сети с модифицируемыми синапсами и состояла из 1) входного слоя – квадратной матрицы, содержащей $m = 15 \times 15$ аналоговых нейронов, возбуждения которых мы будем обозначать x_i , где $i=1, 2, \dots, m$; 2) изоморфного ассоциативного нейронного слоя, каждый нейрон которого синаптически связан со всеми нейронами входного слоя, кроме нейрона с тем же номером, и суммирует возбуж-

дения нейронов входного слоя с весами w , которые будем называть синаптическими проводимостями: $y_i = \sum_j w_{ij} \cdot x_j$, где y_i – возбуждение i -го нейрона ассоциативного слоя, а w_{ij} – вес связи j -го нейрона входного слоя с i -м нейроном ассоциативного слоя; 3) дополнительного слоя нейронов новизны, возбуждение каждого из нейронов которого z_i определяется разностью возбуждений соответствующих нейронов входного и ассоциативного слоёв: $z_i = x_i - y_i$.

Нейроны входного слоя были двух типов: R или G, которые были равновероятно распределены по слою. Тип каждого входного нейрона был «невидим» для других нейронов модели. Пример такого распределения показан на рис. 2(1).

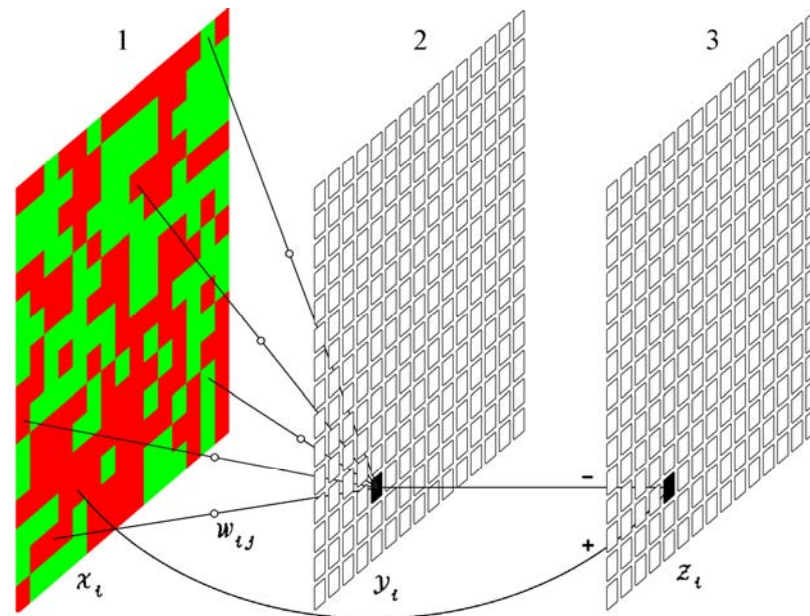


Рис. 2. Схема фильтра новизны, использовавшегося при моделировании процесса формирования специфических цветовых каналов в сетчатке

Общая схема работы модели оставалась такой же, как в [12]. В процессе адаптации в каждом такте t на входной слой подавали некоторое сгенерированное изображение, по текущим синаптическим весам w_{ij}^t рассчитывали значения возбуждений нейронов ассоциативного слоя y_i^t и слоя нейронов новизны z_i^t , а затем вычисляли очередные значения синаптических весов w_{ij}^{t+1} , используемые в следующем такте. Правило модификации синаптических весов (или «обучающее» правило) для фильтра новизны в [12] определялось приращением синаптических весов:

$$\Delta w_{ij}^t = \varepsilon \cdot x_j^t \cdot z_i^t,$$

где ε – некоторая константа, характеризующая синаптическую пластичность. В ходе адаптации фильтр новизны постепенно «обучается» общим свойствам входных изображений, стремясь в каждой точке ассоциативного слоя «угадать» значение соответствующего элемента входного слоя по его окружению. Иными словами, задача каждого i -го нейрона ассоциативного слоя состояла в том, чтобы, «глядя» на распределение возбуждения окружающих входных нейронов ($i \neq j$), вычислить возбуждение i -го входного нейрона. В технических системах и в нашей модели эффекта ориентационно-обусловленного цветового последствия [12] слой нейронов новизны образует фильтр новизны и является выходным слоем схемы. В рассматриваемой здесь модели нейроны новизны – это только вспомогательные элементы, формирующие управляющий сигнал z_i , нужный для изменения синаптических проводимостей.

В настоящей модели правило формирования весов было упрощено по сравнению с первоначальным, которое допускало изменение знака синаптических проводимостей, а именно,

были запрещены тормозящие связи. Это было сделано по следующим причинам. Во-первых, изменение знака синаптических проводимостей означает, что синапс может перестраиваться из возбуждающего в тормозящий и обратно. Хотя примеры подобных синаптических перестроек в нервной системе известны [17], пока нет оснований предполагать существование такого механизма в сетчатке. Во-вторых, мы уже опробовали ранее модель без торможения и убедились в том, что она обычно справляется с теми задачами, которые решает аналогичная модель, где допускалось торможение [18]. В-третьих, наличие тормозящих связей может быть полезно для формирования цветоопponentного сигнала, но для установления цветоспецифических контактов выходных нейронов (ганглиозных клеток, биполярных клеток) со входными нейронами (биполярными клетками и колбочками, соответственно) оно не необходимо. Поэтому было принято следующее правило модификации синаптических весов:

$$\Delta w_{ij}^t = \varepsilon \cdot x_j^t \cdot z_i^t,$$

$$w_{ij}^{t+1} = \begin{cases} w_{ij}^t + \Delta w_{ij}^t, & \text{при } w_{ij}^t + \Delta w_{ij}^t > 0 \\ 0, & \text{при } w_{ij}^t + \Delta w_{ij}^t \leq 0 \end{cases}$$

$$w_{ii}^{t+1} = 0.$$

Последовательно предъявляемые для адаптации случайные цветные изображения были составлены из однородных цветных квадратов 5×5 и выглядели наподобие лоскутного одеяла. Этот тип стимулов был выбран для того, чтобы промоделировать взаимно-коррелированные цвета в соседних пикселах изображений, что, по-видимому, характерно для естественной зрительной стимуляции. На каждом такте адаптации расположение лоскутов и цвет каждого из них задавались случайно – параметры цвета r и g были независимы и равномерно распределены в интервале от 0 до 1. Примеры таких стимулов показаны на рис. 3(1) и рис. 6(1). Возбуждению x_i каждого нейрона входного слоя приписывали значение r_i , если это был нейрон R-типа, или g_i , если это был нейрон G-типа.

Результаты моделирования

Исходно синаптические веса всех связей ассоциативных нейронов со всеми нейронами входного слоя (кроме нейронов с совпадающими номерами) устанавливались одинаковыми. В экспериментах с моделью синаптические веса связей каждого ассоциативного нейрона с нейронами, расположенными на расстоянии пяти или более пикселей от него, начинали прогрессивно падать с самого начала адаптации. Вес w_{ij} синаптической связи между i -м ассоциативным

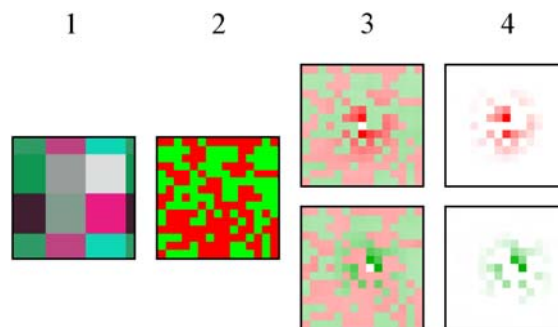


Рис. 3. Результаты экспериментов по формированию специфических цветовых контактов у ассоциативных нейронов фильтра новизны

1 – пример цветного стимула для адаптации; 2 – распределение нейронов входного слоя разных типов; 3 и 4 – структура рецептивных полей двух соседних ассоциативных нейронов («красного» – верхний ряд, и «зеленого» – нижний ряд) с рецепторами на ранних стадиях адаптации (колонка 3) и тех же нейронов – после продолжительного периода адаптации (колонка 4); чем темнее на рисунке соответствующий квадрат, тем сильнее сила связи ассоциативного нейрона с данным рецептором.

нейроном и j -м входным нейроном уменьшался также и в том случае, если типы входных нейронов с номерами i и j отличались. Напротив, веса связей i -го ассоциативного нейрона с близлежащими входными нейронами, совпадающими по типу с i -м входным нейроном, усиливались, причем тем больше, чем ближе они расположены. В результате адаптации исходно однородный набор ассоциативных нейронов был разделен на два типа: некоторые нейроны соединились главным образом с нейронами R-типа, другие – с нейронами G-типа, причём тип i -го ассоциативного нейрона совпадал с типом i -го входного нейрона.

Таким образом, в экспериментах с моделью фильтра новизны было показано, что вторичные нейроны способны устанавливать цветоспецифические связи с немечеными входными нейронами в процессе адаптации к изображениям, где цвета соседних пикселей коррелированы. Однако такой фильтр новизны не может служить адекватной моделью механизмов, происходящих в сетчатке, поскольку физиологически он трудно реализуем. Дело в том, что здесь в процесс изменения веса синаптической связи любой пары нейронов входного и ассоциативного слоев вовлечён нейрон третьего, дополнительного слоя z_i . Схематически это показано на рис. 4(а), где синапс между i -м ассоциативным нейроном и j -м входным нейроном изображен маленьким кружком. Естественно представить, что синаптическая проводимость изменяется под влиянием каких-то сигналов, идущих от образующих синапс пресинаптического и постсинаптического нейронов (мембранных потенциалов этих нейронов или некоторых химических факторов, распространяющихся к синапсу по их аксонам и дендритам). Однако в случае фильтра новизны неясно, какой нейрофизиологический механизм мог бы организовать поток информации от i -го нейрона новизны к синапсу между совершенно другими нейронами.

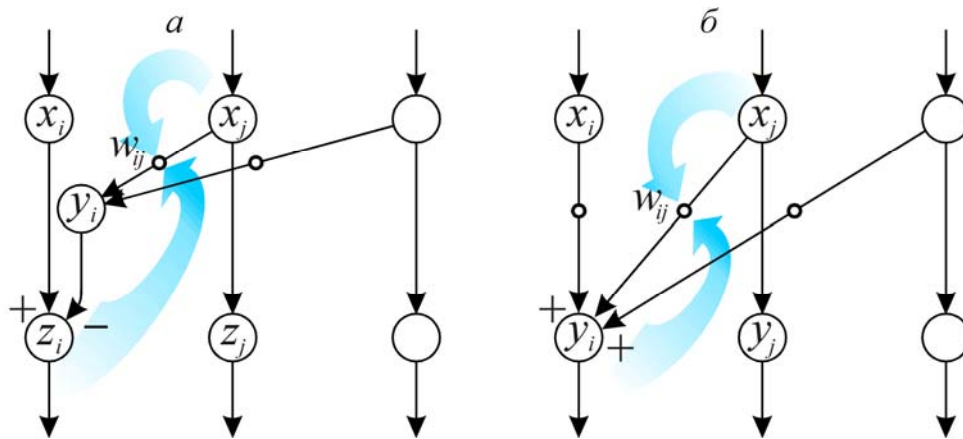


Рис. 4. Схема коммутации нейронов для фильтра новизны (а) и для Хэббовской сети (б). Большими голубыми стрелками обозначены пути передачи сигналов, управляющих изменением синаптических весов

НЕЙРОННЫЕ СЕТИ ХЭББОВСКОГО ТИПА

Устройство

В случае Хэббовских синапсов управление изменением синаптических весов определяется только параметрами пресинаптического и постсинаптического нейронов (в случае не импульсных нейронов – их мембранными потенциалами) – см. рис. 4(б).

Модель нейронной сети Хэббловского типа состояла из двух изоморфных слоёв из аналоговых нейронов, причём нейроны входного слоя также были двух типов. В отличие от модели фильтра новизны каждый ассоциативный нейрон был синаптически связан только с близлежащими входными нейронами, включая и нейрон с тем же номером (рис. 5). Как и в модели фильтра новизны тормозящие связи были запрещены.

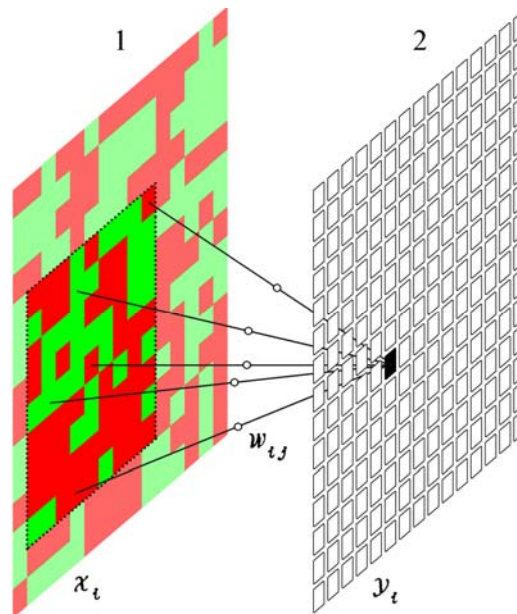


Рис. 5. Схема двухслойной нейронной сети Хэббовского типа с ограниченными размерами рецептивных полей нейронов второго слоя

Вначале мы использовали в модели классическое Хэббовское обучающее правило для неимпульсных нейронов:

$$\Delta w_{ij} = \varepsilon \cdot x_j \cdot y_i.$$

К сожалению, с этим типом обучающего правила модель плохо работала. Из последнего выражения следует, что приращение синаптического веса Δw_{ij} не может быть отрицательным и, следовательно, связи любого ассоциативного нейрона с входными нейронами не могут уменьшаться в процессе адаптации. В частности это означает, что любая ошибочная связь какого-либо ассоциативного нейрона с входным нейроном не может исчезнуть в ходе дальнейшей адаптации. Кроме того, в сетях с таким обучающим правилом адаптация приводит к неограниченному (нереалистическому) росту величин синаптических весов. Чтобы предотвратить это обычно применяется постсинаптическая нормировка, которая производится путём масштабирования значений выходных переменных к их средним значениям [19] или дисперсиям [14]. Другой способ – введение некоторого насыщения с помощью сигмоидальной функции. Чтобы ограничить рост синаптических весов в линейной схеме Е. Ойя [20] предложил модифицированную форму Хэббовского правила, которое называют правилом Ойя. Мы использовали в модели несколько упрощённый вариант его правила:

$$\Delta w_{ij} = \varepsilon \cdot (x_j - y_i) \cdot y_i,$$

которое также соответствовало физиологически выполнимой схеме, показанной на рис. 4(б).

Результаты моделирования

На рис. 6 показан эксперимент по обучению этой модели на той же последовательности стимулов, которая описана выше для фильтра новизны. Случайная последовательностью клетчатых изображений (1) подавалась на входной слой модели (2). Примеры связей двух вторичных нейронов со входными, образованных после кратковременного (3) и длительного (4) периодов адаптации, приведены в верхнем и нижнем рядах рисунка. Как можно видеть, вторичный нейрон, показанный в верхнем ряду, в конце концов устанавливает связи главным образом с нейронами R-типа, а показанный в нижнем ряду – с нейронами G-типа. Как и в случае фильтра новизны длительная адаптация приводит к тому, что массив вторичных нейронов оказывается поделенным на два цветовых типа. Но в этом случае тип вторичного нейрона не обязательно совпадает с типом соответствующего входного нейрона. Обычно тип каждого вторичного нейрона определяется типом тех входных нейронов, которых больше в его рецептивном поле.

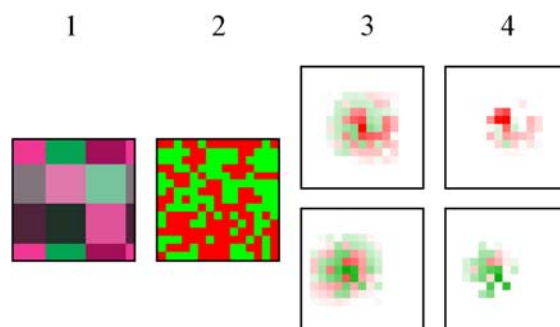


Рис. 6. Результаты экспериментов по формированию специфических цветовых контактов нейронной сетью Хэббовского типа

Итак, эксперименты с моделями нейронных сетей на модифицируемых синапсах показали, что вторичные нейроны действительно могут устанавливать цветоспецифические связи с непомеченными нейронами входного слоя путём адаптивного перераспределения исходно однородных синаптических связей в ходе адаптации к зрительным стимулам, в которых цвета соседних пикселей коррелированы. Этот механизм предлагает альтернативное объяснение процесса формирования селективных красного и зеленого цветовых каналов на периферии сетчатки без использования специальных мембранных меток и распознающих их рецепторов.

Автор выражает благодарность Д.С. Лебедеву и В.В. Максимову за постановку задачи и постоянный интерес к работе, а также М.Н. Вайнцвайгу и П. Мартину за полезные комментарии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Maximov V.V. Environmental factors which may have led to the appearance of colour vision. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 2000, vol. 355, pp. 1239–1242.
2. Kolb H., Fernandez E., Nelson R. The organization of the retina and visual system. <http://www.webvision.med.utah.edu/>
3. Kolb H., Marshak D.W. The midget pathways of the primate retina. *Doc. Ophthalmol.*, 2003, vol. 106, no 1, pp. 67–81.
4. Martin P.R., Lee B.B., White A.J., Solomon S.G., Ruttiger I. Chromatic sensitivity of ganglion cells in the peripheral primate retina. *Nature*, 2001, vol. 410, pp. 933–936.
5. Vakrou C., Whitaker D., McGraw P.V., McKeefry D. Functional evidence for cone-specific connectivity in the human retina. *J. Physiol.*, 2005, vol. 566, pp. 93–102.
6. Buzás P., Blessing E.M., Szmajda B.A., Martin P.R. Specificity of M and L cone inputs to receptive fields in the parvocellular pathway: Random wiring with functional bias. *J. Neurosci.*, 2006, vol. 26, no 43, pp. 11148–11161.
7. Mollon J.D. ‘...aus dreyerley Arten von Membranen oder Molekülen’: George Palmer’s legacy. In: *Colour Vision Deficiencies XIII*. Ed. C.R. Cavonius. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1997, pp. 3–20.
8. Wang Y., Smallwood P.M., Cowan M., Blesh D., Lawler A., Nathans J. Mutually exclusive expression of human red and green visual pigment-reporter transgenes occurs at high frequency in murine cone photoreceptors. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1999, vol. 96, pp. 5251–5256.
9. McCollough C. Color adaptation of edge detectors in the human visual system. *Science*, 1965, vol. 149, pp. 1115–1116.
10. Maximov V.V., Maximov P.V. Visual associative memory can account for orientation-contingent colour after-effect. In: *Goettingen Neurobiology Report 1995*. Eds. N. Elsner, R. Menzel. Stuttgart: Georg Thieme Verlag, 1995, p. 899.

11. Maximov P.V., Maximov V.V. Visual associative memory simulates the McCollough effect. *Perception*, 1997, vol. 26, Suppl. p. 19 — электронная версия постера доступна в Интернете по адресу: <http://www.iitp.ru/projects/posters/me/>.
12. Максимов В.В., Максимов П.В. Зрительная ассоциативная память и эффект ориентационно-обусловленного цветового последействия. *Биофизика*, 2004, том 49, № 5, стр. 920–927.
13. Кохонен Т. *Ассоциативная память*. М.: Мир, 1980.
14. Barlow H., Földiák P. Adaptation and decorrelation in the cortex. In: *The Computing Neuron*. Eds. R.M. Durbin, C. Miall, G.J. Mitchison. New York: Addison-Wesley, 1989. pp. 54–72.
15. Максимов П.В. Непредусмотренные полезные свойства, обнаруженные у модели зрительной ассоциативной памяти на модифицируемых синапсах, исходно предназначавшейся для объяснения эффекта ориентационно-обусловленного цветового последействия (I). В кн.: *Труды Международных научно-технических конференций «Интеллектуальные системы» (IEEE AIS'03) и «Интеллектуальные САПР» (CAD-2003)*. М.: Физматлит, 2003, том 1, стр. 597–602.
16. Максимов П.В. Непредусмотренные полезные свойства, обнаруженные у модели зрительной ассоциативной памяти на модифицируемых синапсах, исходно предназначавшейся для объяснения эффекта ориентационно-обусловленного цветового последействия (II). В кн.: *Труды Международных научно-технических конференций «Интеллектуальные системы» (IEEE AIS'03) и «Интеллектуальные САПР» (CAD-2003)*. М.: Физматлит, 2003, том 2, стр. 359–362.
17. Dan Y., Poo M. Spike timing-dependent plasticity: From synapse to perception. *Physiol. Rev.*, 2006, vol. 86, pp. 1033–1048.
18. Maximov P.V., Maximov V.V. Visual associative memory with omitted inhibitory synaptic connections: Is it still able to improve the quality of distorted images? In: *III International Optical Congress 'Optics – XXI Century', Topical Meeting on Optoinformatics – Book of Abstracts*. SPb, 2004, pp. 32–33.
19. Kohonen T., Lehtiö P., Oja E. Storage and processing of information in distributed associative memory systems. In: *Parallel models of associative memory*. Eds. G. Hinton, J.A. Anderson. Hillsdale: Erlbaum, 1981, pp. 105–143.
20. Oja, E. A simplified neuron model as a principal component analyzer. *J. Math. Biol.*, 1982, vol. 15, pp. 267–273.