

УДК 004.032.26(06)

МОДЕЛЬ ВНИМАНИЯ И ПАМЯТИ, ОСНОВАННАЯ НА ПРИНЦИПЕ ДОМИНАНТЫ И КОМПАРАТОРНОЙ ФУНКЦИИ ГИППОКАМПА

© 2004 г. Игумен Феофан (В.И. Крюков)

Свято-Данилов монастырь, Москва, e-mail: kryukov@mail.cnt.ru

Поступила в редакцию 02.10.2002 г.

Принята в печать 28.10.2002 г.

Описаны шесть основных проблем внимания в терминах доминанты А.А. Ухтомского. Последняя в свою очередь модельно описывается как системное проявление фазовых переходов в мозге. Приводится обзор теоретических и экспериментальных оснований для существования в мозге метастабильных состояний со временем жизни порядка 1 с и более. Это позволяет решить все основные проблемы внимания одновременно, в том числе проблемы интеграции и “центрального управителя”. Предложена нейробиологическая модель внимания и памяти, реализующая системные свойства доминанты А.А. Ухтомского и компараторной функции гиппокампа О.С. Виноградовой. Приведены новые данные литературы, подтверждающие существование системы обработки информации в мозге, в которой центральную роль играет гиппокамп.

Ключевые слова: внимание, доминанта А.А. Ухтомского, долговременная память, осцилляторная модель нейронной сети, фазовые переходы в мозге, компараторная функция гиппокампа, септо-гиппокампальная система, фазо-частотная следящая система.

Attention and Memory Model Based on the Principle of Dominanta and Comparator Function of Hippocampus

Hegumen Theophan (Kryukov)

St. Daniel Monastery, Moscow

Six basic problems of attention are described in terms of the dominant focus by Ukhtomsky, which is simulated as a system of phase transitions in the brain. Theoretical and experimental arguments in favor of the existence of metastable states in the brain with the life time of about a second or more are deduced. This forms an approach to resolution of all the problems of interaction between attention and memory, binding, and central control. A neurobiological model of attention and memory is advanced, which integrates the system properties of dominantia by A.A. Ukhtomsky and comparator function of the hippocampus by O.S. Vinogradova. New literature evidence is given for the existence of the brain system of information processing with the hippocampus as a central executive.

Key words: attention, dominantia by A.A. Ukhtomsky, long-term memory, oscillator model of neural network, phase transitions in the brain, comparator fuction of hippocampus, septohippocampal system, phase-frequency control system.

1. ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ВНИМАНИЯ

Гиппокамп в последние несколько десятилетий привлекает особенное внимание исследователей как структура, возможно, хранящая главный секрет работы мозга. Нет ни одной сколько-нибудь значительной когнитивной функции мозга, которая бы в свое время не приписывалась гиппокампу. Ближе всего к разгадке тайны, на наш взгляд, подошла О.С. Виноградова в своей гипотезе компаратора [2, 67, 68]. В наших попытках понять эту гипотезу в терминах системной моде-

ли внимания на основе септо-гиппокампальной формации [4, 69] мы столкнулись с рядом нерешенных проблем моделирования внимания. Цель настоящей работы – взглянуть на все эти проблемы с единой точки зрения принципа доминанты А.А. Ухтомского и после их единообразного разрешения вернуться к тайне гиппокампа. Начнем с вопроса, что такое внимание и каковы основные проблемы его моделирования.

Более столетия назад Уильям Джеймс, один из основателей когнитивной психологии, писал: “Всякий знает, что такое внимание. Это обладание умом в ясной и отчетливой форме одним из

нескольких одновременно возможных объектов или последовательностей мыслей. Его сущность – фокусирование, концентрация сознания. Оно подразумевает отвлечение от некоторых предметов, чтобы более эффективно иметь дело с остальными”.

Не будем искать более современного, более точного определения внимания. Приведем лишь перечень функций, которые обычно ему приписывают и кратко опишем ряд проблем моделирования внимания. Под вниманием будем понимать психофизиологический процесс, тесно связанный с процессами памяти и выполняющий следующие функции: а) игнорирование некоторых объектов для того, чтобы более эффективно анализировать другие объекты; б) формирование кратковременной и долговременной памяти; в) реализация межмодальной интеграции; г) контроль общего возбуждения (arousal); д) торможение ненужной или несущественной текущей активности для получения более легкого или более эффективного отклика на новые или жизненно важные стимулы.

Главная проблема моделирования внимания состоит в следующем: если на вход модели поступает смесь сигналов от различных источников, она должна быть способной узнать, опознать любой компонент смеси. Другие функции внимания, которые были перечислены выше, также трудны для моделирования, но они сильно зависят от этой основной проблемы.

Проиллюстрируем важность проблемы на примере. Изучение человеческого зрения свидетельствует о том, что мозг по-разному обрабатывает зрительную информацию в зависимости от поставленной задачи. Эта обработка может быть параллельной (предвнимание) или последовательной (фокусированное внимание). В первом случае обработка быстрая, не зависящая от числа объектов в визуальном поле, и глобальные свойства изображения эквивалентны локальным свойствам. Во втором случае анализ идет сравнительно медленнее, но целое (опознанный сигнал) “больше”, чем сумма его частей, потому что отброшен мало значимый фон и акцент поставлен на анализе “фигуры”, наиболее важной части изображения. Предполагается, что именно оперативная и автоматическая комбинация этих двух типов анализа и объясняет весь секрет превосходства человека в распознавании образов над самыми наиболее мощными компьютерами.

Как же на самом деле внимание связано с восприятием, памятью и другими когнитивными функциями? Эта проблема всегда была центральной как для психологии, так и для нейронаук. Но прогресс был медленным из-за плохого понимания процессов центрального управления вниманием и представления памяти в мозге.

В последнее время роль внимания изучалась с помощью двух типов моделей. Первый тип модели, который можно назвать коннекционистским, основан на теоретических предположениях относительно нейронов и их связей и широко использует компьютерную имитацию для того, чтобы определить, как параллельная обработка свойств может быть в принципе соединена с последовательным вниманием, чтобы увеличить общую эффективность обработки системы. Здесь известные физиологические данные относительно нейронов и их связей обычно значительно упрощаются для того, чтобы можно было применить простой математический аппарат или компьютерное моделирование. Этот тип модели не столько проясняет реальные функции внимания, сколько предлагает некоторые полезные вычислительные алгоритмы для решения технических проблем идентификации сигнала. Хорошим примером такого рода модели могут служить модели, описанные в обзоре пушинской группы математиков [1]. В последнее время коннекционистские модели пытаются объяснить взаимодействие внимания и памяти (см., например, [24]). Другой тип модели – тип психологический или психофизиологический. Он предназначен для того, чтобы с наименьшим числом теоретических допущений и концепций объяснить детальное влияние внимания на восприятие, поведение, кратковременную и долговременную память. Наиболее внутренне согласованная модель этого типа дается в работах [19] и [20]. В настоящей работе приводится обзор результатов моделирования подобно-го же типа, однако нейронная реализация их описывается на достижения отечественной науки и, в особенности, на школу А.А. Ухтомского и исследования О.С. Виноградовой, что позволяет по-новому взглянуть на весь комплекс проблем внимания. В частности, мы предлагаем нейробиологическую модель для обсуждения следующих проблем внимания.

I. Проблема селективности стимулов. Каков механизм селективности стимулов: почему некоторые одновременно предъявленные стимулы привлекают внимание и таким образом получают доступ к высшей сенсорной обработке, в то время как другие не получают?

II. Проблема долговременной памяти. Каков механизм надежного долгосрочного хранения следов памяти? Как долговременная память связана с кратковременной, и какова при этом роль внимания?

III. Проблема интеграции. Поскольку параллельная обработка стимулов происходит путем выделения свойств этих стимулов на ранних стадиях обработки, то возникает вопрос, как и где происходит реконструкция интегрального образа.

IV. Проблема инерции. Существует большой разрыв между длительностью эффектов внима-

ния, таких, например, как привыкание, и длительностью нейронных событий, скажем, таких как средний межспайковый интервал. Этот разрыв составляет иногда несколько порядков. Каков физиологический механизм замедления времени при переходе от нейронов к поведению? Какова нейронная основа сохранения длительного внимания к некоторым стимулам даже и в тех случаях, когда стимул предъявляется на сравнительно короткое время?

V. Проблема торможения и подавления помех. Какого рода обработке подвергаются стимулы, которым не оказывается внимания: тормозятся ли они активно или просто не допускаются к дальнейшей обработке? Каков механизм торможения мешающих стимулов?

VI. Проблема “центрального управителя”. Существует ли отдельная от памяти нейронная модально-неспецифическая структура, координирующая функционирование всех звеньев процесса внимания и памяти, или же внимание есть следствие самоорганизации структур новой коры?

2. ПРИНЦИП ДОМИНАНТЫ И ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ВНИМАНИЯ

Доминанта в физиологии согласно Большой Советской Энциклопедии есть “фокус возбуждения, который временно определяет характер реакции организма на внешнюю и внутреннюю стимуляцию”. А.А. Ухтомский в 1923 г. писал: “Под именем “доминанты” моими сотрудниками понимается более или менее устойчивый очаг повышенной возбудимости центров, чем бы он ни был вызван, причем вновь приходящие в центр возбуждения служат усилению (подтверждению) возбуждения в очаге, тогда как в прочей центральной нервной системе широко разлиты явления торможения” [10, с. 7]. Десятью годами позже он писал: “Доминанта есть не теория и даже не гипотеза, но преподносимый из опыта принцип очень широкого применения, эмпирический закон, вроде закона тяготения, который может быть сам по себе и не интересен, но который достаточно назойлив, чтобы было возможно с ним не считаться. Я считаю ее за “принцип” работы центров не потому, что она кажется мне как-нибудь очень рациональной, но потому что она представляется очень постоянною чертою деятельности центров. В действительности доминанта может становиться и совсем не рациональною чертою работы центров, а только очень устойчивою чертою их работы. Во всяком случае, доминанта – один из скрытых факторов нашей нервной деятельности, притом не невинный, как может показаться сначала” [10, с. 125].

Из множества классических данных, на которых основывается доминанта, мы здесь выделим

лишь пять наиболее тесно связанных с соответствующими пятью проблемами, описанными в разделе 1.

1. В нервно-мышечном препарате существует *оптимальная частота* стимуляции, соответствующая максимальной *лабильности* нервной ткани и максимальной интенсивности мышечного *тетануса*. При дальнейшем увеличении частоты стимуляции можно пройти через критическое значение, после которого мышечная активность начинает уменьшаться до тех пор, пока не будет достигнуто состояния *пессимума* или состояние абсолютной невозбудимости. Подобное явление оптимума и пессимума можно наблюдать и по отношению к интенсивности стимула [3].

2. Наряду с распространяющимся импульсным возбуждением типа “все или ничего” в нервной системе существуют градуальные *локальные стационарные возбуждения*. Они могут быть созданы как нормальной стимуляцией, так и местным охлаждением, местным воздействием электрического тока или некоторых химических веществ. Состояние таким образом измененных локусов может быть определено функциональным параметром *физиологической лабильности*. Он соответствует максимальной частоте стимуляции, выше которой в нервной ткани происходит трансформация ритма, например *деление частоты* [3].

3. Кроме оптимальной частоты силы раздражения и интенсивности стимуляции существует *оптимальная лабильность* и *оптимальная поляризация*, при которых стационарное возбуждение наиболее легко трансформируется в локальную ритмическую активность, которая может распространяться за пределы начального локуса. [3].

4. При оптимальном уровне лабильности и поляризации наблюдается феномен *усвоения ритма*, состоящий в том, что возникающая синхронно с ритмом приходящих раздражений ритмическая активность сохраняется в течение некоторого времени после прекращения подачи раздражения [3].

5. Переходы от локального стационарного возбуждения к возбуждению распространяющемуся наблюдаются во время выработки или угашения условных рефлексов. Передача возбуждения в коре из центра сигнала в центр эффектора сопровождается синхронностью биопотенциалов в этих центрах, причем распространение возбуждения тем легче, чем большая поверхность вовлечена в синхронную когерентную деятельность и чем выше коэффициент взаимной корреляции “замыкаемых” центров. Для некоторых животных, например кроликов, указанная синхронность и когерентность осуществляется на частоте тета-ритма. Угасательное торможение (“размыкание” центров) сопровождается расхождением частот сочетаемых центров, падением синхрон-

ности и синфазности медленных биопотенциалов, снижением лабильности в этих центрах [6].

Теперь, имея в виду приведенные выше данные, легче понять *системный характер* принципа доминанты, который состоит в следующем. В каждый момент времени в нервной системе существует лишь одна активная доминирующая констелляция (созвездие, очаг) возбужденных локальных нейронных групп или центров, характеризующаяся единым ритмом и единым действием (поведением). Одни и те же отдельные центры или группы нейронов могут входить в состав различных доминирующих констелляций, причем вхождение в данную констелляцию или выключение из нее определяется способностью этих групп или центров усваивать единый темп и ритм активности. Следы прежних доминант длительно сохраняются в высших отделах нервной системы и при полном или частичном восстановлении первоначальных условий могут вспыхнуть вновь полностью или частично.

С другой стороны, доминанта характеризуется следующими пятью *локальными свойствами* [10, с. 52]:

- повышенная возбудимость: для того, чтобы группа стимулов могла войти в доминанту, порог возбудимости доминанты должен быть ниже, чем сила приходящего возбуждения;

- стойкость возбуждения: для того, чтобы возбуждение могло произвести заметный поведенческий эффект, оно не должно чрезмерно быстро изменяться во времени;

- способность суммировать возбуждение: способность накапливать возбуждение не только от специфической, но и от неспецифической стимуляции;

- инерция, т. е. способность сохранять состояние возбуждения, если первоначальный стимул уже миновал;

- “сопряженное” торможение, т. е. способность исключать из доминанты те центры, чья активность функционально несовместима с активностью доминантной констелляции.

Уже в одной из самых ранних публикаций о доминанте А.А. Ухтомский писал: “В высших этажах и в коре полушарий принцип доминанты является физиологической основой акта внимания и предметного мышления” [10, с. 11]. Теперь, зная основные системные и локальные свойства доминанты, кратко обсудим принципиальную возможность решения проблем внимания, описанных в разделе 1.

I. Проблема селективности связана с повышенной возбудимостью доминанты к определенным внешним стимулам, а также с выяснением конкретного механизма отбора этих стимулов. Учитывая, что доминанта – это констелляция

нейронных групп и центров с указанными выше свойствами, становится почти очевидным следующее простое, но немаловажное предложение, сделанное на основе большого количества современных данных: “Хотя селективное внимание хорошо обосновано поведенческими экспериментами, оставалось неясным, что в биологических терминах селективируется и как. Теперь нами предложено, что селективное внимание включает выбор одного из целого ряда различных глобальных клеточных ансамблей”^{*} [46]. Чтобы оценить значение этого результата и тем самым оценить силу принципа доминанты приведем часто повторяющийся в различных вариантах один и тот же непростой вопрос, по-видимому, неразрешимый без принципа доминанты. “Доказано, что эффект внимания воздействует на нейроны в первичных зонах, так что сигналы управления вниманием в большинстве исследований идут сверху вниз, от высших этажей к нижним. Но как эти сигналы возвращаются на раннюю стадию обработки, чтобы селективировать некоторые синаптические входы из множества других входов, – остается глубокой тайной” [17]. “Известно, что внимание влияет на ранние стадии зрительного восприятия. Проблема в том, как префронтальные клетки из системы управления вниманием узнают, какие клетки зрительной системы надо активировать” [64].

Ответ в терминах доминанты в обоих случаях простой: сигналам высшего уровня не нужно специально отыскивать и селективировать клетки нижнего уровня первичного анализа, так как согласно принципу доминанты они вместе и одновременно войдут в одну и ту же доминантную констелляцию, если усвоят единый темп и ритм активности. Как это реализуется в модели, будет описано позже.

II. Проблема долговременной памяти – это в терминах доминанты проблема долгоживущих состояний возбуждения, т.е. проблема сохранения следов прошлых доминант. При таком отождествлении принцип доминанты, как мы увидим далее, открывает новые широкие возможности в изучении проблемы памяти и, в частности, проблемы связи долговременной и кратковременной памяти. О том, что эта проблема трудна, свидетельствуют многие специалисты, например: “Необходимо дальнейшее исследование вопроса о связи восприятия, памяти и отклика. Некоторые модели памяти используют различные синхронности, чтобы удерживать в кратковременной памяти сразу несколько представлений. Но долговременная память для объектов и событий должна использовать более долговременные следы...” [62, с. 175]. Единственный кандидат на механизм долговременной памяти – *долговременная по-*

^{*} * Автор, очевидно, не был знаком с принципом доминанты.

тенциация (ЛТР) – после широкого обсуждения [59] вызвал у многих исследователей глубокие сомнения, хотя бы по причине того, что ЛТР затухает в течение нескольких часов или дней, в то время как долговременная память работает в течение всей жизни [55]. Было высказано неожиданное утверждение, что “ЛТР не является ни памятным следом, ни механизмом его формирования, но началом конца синаптической теории памяти” [59, с. 621]. Насколько серьезно это утверждение, мы обсудим в разделе 6 нашей работы.

III. Проблема интеграции, или, как ее нередко называют, байндинг-проблема, с точки зрения доминанты тоже оказывается тесно связанной с проблемой памяти, а не только с синхронизацией элементарных свойств объекта и с возможными ошибками соотнесения этих свойств с чужими объектами, как это обычно понимается в большинстве случаев. Дело в том, что каждая переживаемая нами доминанта восстанавливается не только по сигнальным компонентам или признакам объекта, но и по всем корковым компонентам этой же, но ранее пережитой доминанты. При этом доминанта “может быть пережита как мимолетное воспоминание с ничтожной инерцией. И тогда она без изменения, как постоянный и однозначный интегральный образ, скроется опять в складках памяти. Но она может быть восстановлена и пережита вновь с почти прежней полнотою, с оживлением работы во всей соматической констелляции. Тогда она вновь надолго занимает своей инерцией работу центров, *подбирает* вновь биологически интересные для нее раздражения из новой среды и обогащает мозг новыми данными. После такого же оживленного переживания доминанты соответствующий образ скрывается вновь переработанным и уходит в склады памяти более или менее *перинтегрированным*” [10, с. 36].

Отсюда понятно, что байндинг-проблема не может быть решена отдельно от всех основных проблем внимания и памяти. К такому же по существу выводу приходит автор работы [44], предлагая шесть критериев решения байндинг-проблемы. Аналогичные выводы делают и другие исследователи этой проблемы. Вот еще два авторитетных высказывания. “Современные модели не предлагают возможных решений для координации памяти эпизодов, внимания и рабочей памяти... Это представляет пример того, что повсеместно считается центральной загадкой исследования сознания: байндинг-проблема” [48]. “Раскрытие процесса, управляющего мультимодальным байндингом, продолжает представлять громадную проблему” [45].

IV. Проблема инерции – это центральная проблема доминанты, проблема понимания механизмов “возбуждения больших интервалов”, т.е. ней-

ронной активности большой длительности, значительно превосходящей, скажем, постоянную времени мембранного потенциала нервной клетки: “В основе доминанты лежит своего рода принцип инерции: склонность отвечать на раздражения все в одну сторону, в сторону текущей “рефлекторной установки”. Маховое колесо. Аперiodичность реакции ЦНС на среду” [10, с. 247].

Приведем некоторые новые данные, подтверждающие актуальность проблемы. Корковые нейроны обезьян, выполняющих задание на кратковременную память, сохраняют активность в течение нескольких секунд после устранения стимула [28, 43, 65, 72]. Нейроны префронтальной коры человека и приматов развили необычную способность обрабатывать информацию “на линии” – способность, которая, как многие думают, лежит в основе понимания, внимания и мышления. Эти нейроны обладают способностью транзитивно удерживать информацию во внимании в течение до 20 с. Обычно этот факт объясняется некоторым явно встроенным медленным химическим процессом [29]. Однако такое объяснение не всегда пригодно, поскольку величина временной задержки часто оказывается зависящей от функциональной нагрузки теста и от внешних условий, как например, в следующем опыте [61]. В нем магнитоэнцефалограмма человека во время задания на кратковременное удержание информации в памяти имеет необычную динамику колебаний активности в диапазоне 4–12 Гц. Эта активность начинается одновременно с подачей стимула (так называемый *reset*) и может продолжаться до 600 мс. Длительность этой активности увеличивается линейно с *увеличением нагрузки* на память человека, т.е. с увеличением от одного до пяти объектов во внимании.

Объяснение этих данных отсутствует, но в терминах доминанты оно не представляет особых затруднений. Проблема инерции внутренним образом связана с ключевой концепцией доминанты – физиологической лабильностью. Существенный пункт учения о доминанте состоит в том, что лабильность может изменяться и изменяется по ходу реакции, т.е. под действием стимулов и нагрузки. Соответственно меняется длительность реакции. Лабильность можно рассматривать как меру инерции активного состояния. Большая инерция и малая лабильность означают малую способность прекращать развившееся возбуждение. Однако при объяснении лабильности в нейронных терминах возникает та же проблема: откуда возьмется большая инерция, если нейронная сеть, по предположению, это агрегат малоинерционных элементов. Кроме того, из теории динамических систем известен факт потери устойчивости движения при возрастании инерционности системы. Обе трудности подробнее обсуждаются и разрешаются в разделах 3 и 5 соответственно.

V. Проблема “центрального управителя” – одна из наиболее острых, нерешенных проблем не только психологии, но и самой доминанты. С одной стороны: “Нервная координация или соподчинение физиологических приборов в порядке их нервной увязки есть процесс вынужденный и не предполагает для себя вмешательства какого-либо дополнительного “координирующего” центра. Координация в смысле соподчинения нервных актов получается по необходимости из невозможности осуществить одновременно требующиеся механизмы в одном и том же, относительно узко очерченном исполнительном аппарате” [10, с. 197]. С другой стороны: “Почему центр господствует? Наиболее сильный. Наиболее биологически важный. Плеоназмы (многословие) вместо ответов. Ответа на “почему” все-таки нет!” [10, с. 250]. Мы покажем далее, что ответ на “почему?” все-таки есть и что “координирующий” центр, он же “центральный управитель”, возникает, точнее, начинает функционировать как новое системное свойство. Последнее появляется при возрастании arousal до некоторого критического значения, при котором станут возможны фазовые переходы в форме пространственной синхронизации.

VI. Проблема торможения и подавления помех прямо соотносится с важнейшим свойством доминанты – “сопряженным” торможением. Эту связь можно уяснить на следующем примере. Некоторые исследователи [57], моделируя интеграцию признаков в единый объект с помощью синхронизации им соответствующих осцилляторов, ввели десинхронизирующие тормозные связи между некоторыми осцилляторами с целью разрушить ошибочные интеграции разных, лишь временно перекрывающихся в пространстве объектов. Возникает вопрос: можно ли эту идею обобщить на случай, когда общими у разных объектов, кроме местоположения, будут еще какие-то другие признаки, которые надо разъединить? Кажется очевидным, что при этом десинхронизирующее торможение должно быть динамическим, функциональным, а не фиксированным, чтобы учесть различные варианты одинаковых признаков. Другими словами, с каждой доминантой желательно связать только ей одной присущее торможение других мешающих ей доминант. Это и будет “сопряженное” торможение. В принципе, оно вполне возможно в доминанте, потому что “возбуждение и торможение оказываются не противоположными процессами, но родовым образом одним и тем же процессом с противоположным конечным эффектом, в зависимости от условий его осуществления. Основное и определяющее условие для эффекта дается степенью лабильности действующего эффектора в данный момент времени” [10, с. 124]. Но как такое возможно? Можно ли это понять с помощью про-

стой физической аналогии? Положительный ответ дается в следующем разделе.

3. ФАЗОВЫЕ ПЕРЕХОДЫ В МОЗГЕ И ПРИНЦИП ДОМИНАНТЫ

Идея возникновения торможения из возбуждения, наподобие физических фазовых переходов в противоположность торможению за счет структурно-фиксированной тормозной субстанции, пронизывает все аспекты учения Введенского – Ухтомского. Это учение до сих пор сталкивается с трудностями и непониманием вследствие того, что довольно сложно, малопонятно и нередко парадоксально лежащее в его основе физическое явление *фазовых переходов*. А.А. Ухтомский полагал, что дальнейшее развитие физики магнетизма и математической теории нелинейных колебаний прояснит многие из этих парадоксов. В этом направлении он предложил в 1940 г. совместно с П. Гуляевым первую модель нелинейных колебаний, объясняющую *усвоение ритма, оптимум и пессимум частоты и силы стимуляции, эффекты принудительной синхронизации, инерционного отставания, деления частоты* и другие эффекты связанных нелинейных осцилляторов, упомянутые в начале раздела 2. В этой же работе он ставит важный вопрос: “Нельзя ли приписать общие черты поведения физиологических систем переменной лабильности и нелинейных колебательных систем тому, что и там и здесь дело идет, во-первых, об инерционных системах и, во-вторых, о различных выражениях преодоления инерции” [11, с. 194], и сам же отвечает на этот вопрос в другой работе: “Уж если роль следов во времени заставляет учитывать себя в *магнитах*, в коллоидном *гистерезисе*, в отрезке нерва, то надо думать, что в клетке, да еще в нервной, да еще кортикальной, передача следов от момента к моменту должна иметь первенствующую роль” [11, с. 62].

Другими словами, инерционность как центральное свойство доминанты, а с ним и все остальные свойства доминанты аналогичны коллективным эффектам в ферромагнетиках, в которых, как известно, существует так называемое *критическое замедление* кинетики вблизи точки фазового перехода. Таким образом, А.А. Ухтомский предсказывал существование неравновесных фазовых переходов и метастабильности в коре больших полушарий мозга: “На доминанту можно смотреть как на состояние *неустойчивого равновесия* молекул, способное к каталитическому (детонационному) разложению, в то время как обычные реакции – равновесие *обратимых реакций*” [10, с. 241].

Но если окажется, что теория фазовых переходов и метастабильности в мозге способна единообразно объяснить все указанные свойства до-

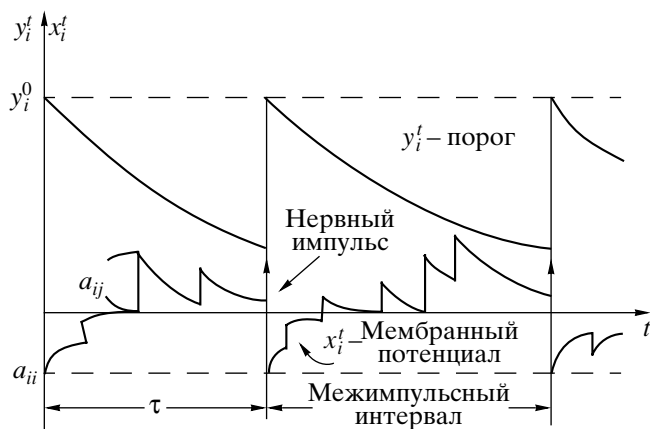


Рис. 1. Схематическое изображение допущений “базовой нейронной модели”. Объяснение в тексте.

минанты, тогда, учитывая их тесную связь с описанными выше проблемами внимания, мы получаем возможность решить все эти проблемы одновременно, если действительно в коре больших полушарий будут происходить неравновесные фазовые переходы. Но как доказать, что фазовые переходы в мозге действительно происходят?

В последние годы концепцию неравновесных фазовых переходов в мозге развивает известный немецкий ученый Г. Хакен [31, 32]. Он считает, что эта концепция будет полезна для теории мозга. В частности, он почти дословно повторяет А.А. Ухтомского, когда пишет, что “мозг работает вблизи точек неустойчивости” [31, с. 2], и “мы изучаем не стабильные состояния, а переходы вблизи точек неустойчивости, переходы, которые происходят в мозге” [31, с. VIII]. Однако доказать существование фазовых переходов в мозге он не может в силу того, что его синергетическая модель мозга по существу – феноменологическая, а не микроскопическая, т.е. его модель заранее содержит утвердительный ответ на поставленный вопрос в предлагаемой им специальной форме дифференциального уравнения. Правильный подход здесь был бы в том, чтобы основным элементом модели взять не уравнение кинетики, а модельный пороговый нейрон с затуханием, учитывающий основные экспериментальные данные о связях и внутреннем устройстве реального нейрона. Тогда уже дело строгой математической теории ответить на вопрос о возможности или невозможности фазовых переходов в сети, собранной из таких “физиологических” нейронов. Именно этот подход был реализован в наших исследованиях.

В работах [5] и [41] предложена сравнительно несложная, но достаточно близкая к физиологии модель сети из неформальных нейронов, названная “базовой нейронной моделью”, и строго доказано существование в ней фазового перехода при некоторых нежестких формальных ограничении-

ях. Генерация нервного импульса в этой модели (рис. 1) происходит в момент пересечения порога y_i^t и мембранного потенциала x_i^t (скачкообразный процесс с экспоненциальным затуханием), скачки которого a_{ij} возникают в момент прихода импульсов от соседних нейронов, где a_{ij} – синаптический вес связи с i -того на j -тый нейрон, который удовлетворяет условиям изинговского потенциала (т.е. $a_{ij} = 0$, если нейроны i и j не являются соседними), причем этот потенциал – ферромагнитного типа (т.е. $a_{ij} > 0$, если нейроны i и j – соседние). Модель, таким образом, учитывает импульсную природу нейронной активности, экспоненциальное затухание мембранного потенциала, рефрактерность и межнейронные связи. Очевидно, что без учета этих факторов говорить о существовании фазовых переходов в нервной системе практически бесполезно. Наоборот, доказав существование фазовых переходов в “базовой нейронной модели”, мы получили возможность сопоставить следствия, вытекающие из этого факта, с реальными экспериментами и в конце концов пришли к заключению, что фазовые переходы уже не только в модели, но и в реальном мозге действительно происходят. Изложим кратко последовательность шагов на этом пути (рис. 1).

“Базовая нейронная модель” математически представляет собой систему взаимодействующих марковских процессов, полученную из большого числа N первоначально независимых компонентов, объединенных в систему с помощью локальных связей типа физического парного потенциала. Из микротемории систем такого типа следует, что существование фазового перехода, когда N стремится к бесконечности, влечет при некоторых дополнительных условиях существование метастабильных состояний для конечных N (метастабильные состояния – это долгоживущие, но, тем не менее, неустойчивые состояния системы, состоящей из большого числа локально взаимодействующих компонентов). Численные эксперименты на компьютере подтвердили это положение. При этом был обнаружен новый эффект “сохранения пятна” (рис. 2), состоящий в том, что начальная конфигурация активности нейронов в форме компактного пятна определенного размера быстро сжимается (случай А – подкритический), или, наоборот, расплывается (случай В – надкритический). Однако в случае критического режима (случай Б) имеет время жизни 200–300 ед., которое на два порядка превышает характерное время релаксации мембранного потенциала, равное в данном случае 3 ед. Тем самым существование фазового перехода в “базовой нейронной модели” открывало путь для разработки адекватной динамической теории кратковременной нейронной памяти как критического явления, существу-

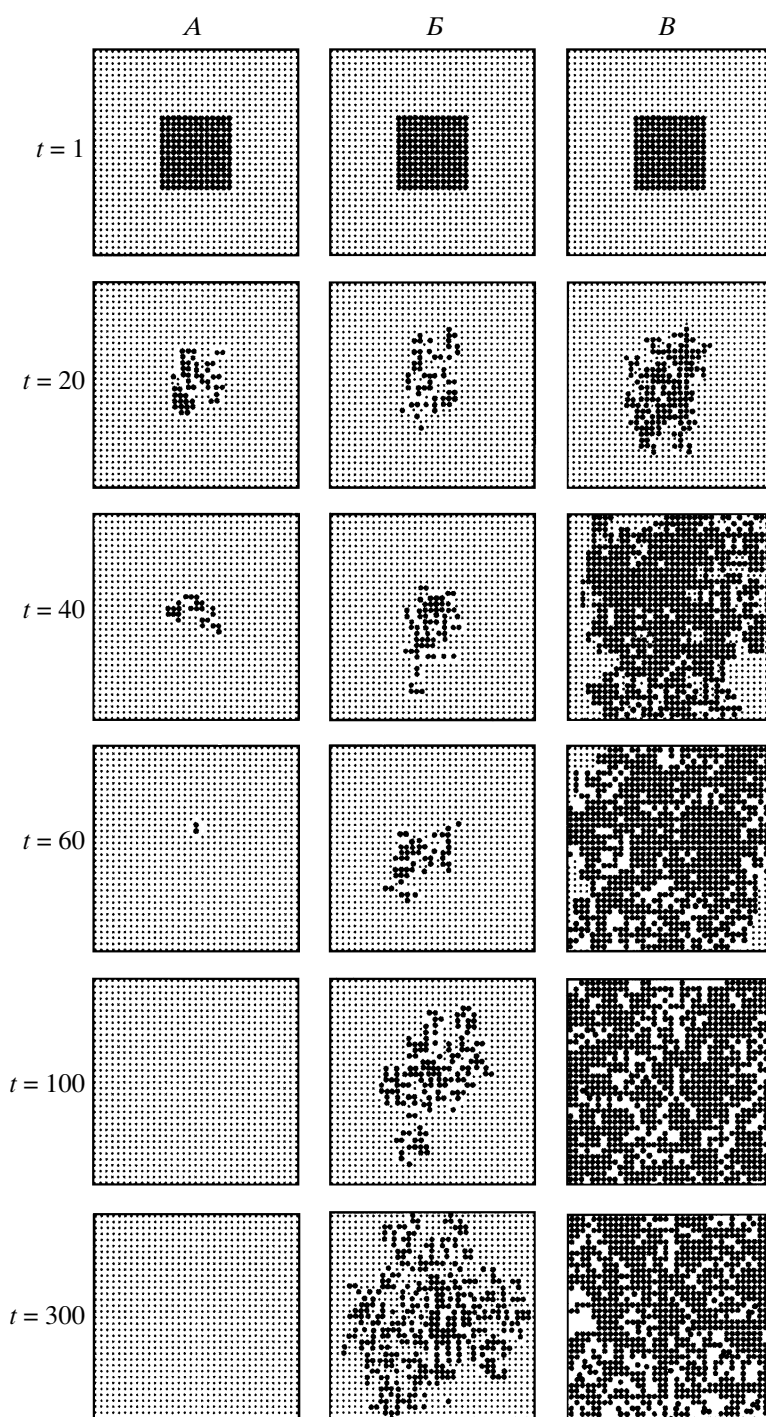


Рис. 2. Эффект “сохранения пятна синхронизации”. Объяснение в тексте.

ющего вблизи точки фазового перехода. И это потому, что эффект “сохранения пятна” справедлив не только для “базовой нейронной модели”, но и вообще для системы локально взаимодействующих осцилляторов. В последнем случае можно говорить об эффекте “сохранения пятна синхронизации”.

Довольно неожиданным оказалось, что небольшая модификация физической теории среднего поля, изложенная в работе [5], качественно объясняет большое число очень трудно интерпретируемых экспериментов, относящихся к самым различным отделам ЦНС, в том числе и все основные свойства доминанты А.А. Ухтомского.

Фазовые переходы и метастабильность в мозге (адаптировано из [5])

Ферромагнетизм	Нейрофизиология
Далекий порядок.	Корреляция активности удаленных нейронов.
Спонтанная намагниченность.	Спонтанная активность.
Критическое замедление.	Инерционность.
Критическое поле.	Критический уровень деполяризации.
Критическое уширение автоколебаний.	Уширение автоколебаний.
Критическая восприимчивость.	Повышенная восприимчивость. Повышенная реактивность.
Равновесный фазовый переход 1-го рода.	Скачкообразные переходы между возбуждением и торможением
Неравновесный фазовый переход. Гистерезис.	Выработка и угашение условного рефлекса. Гистерезис.
Кластеры, домены.	Микроочаги возбуждения.

Перечислим *главные результаты исследования* “базовой нейронной модели” [5]:

- математически доказано существование “далекого порядка” при некоторых ограничениях. Предсказано существование метастабильного состояния (“далекий порядок” в нейронных сетях означает значительные корреляции активности весьма удаленных нейронов и, в частности, их синхронизацию с нулевым сдвигом фаз, несмотря на значительные расстояния между ними, что и было позднее обнаружено экспериментально [54]);

- на имитационной модели получено подтверждение предсказанного эффекта метастабильности;

- предложен и исследован нейронный осциллятор с необычными свойствами (например, необычно большой период и его необычно малая вариабельность), основанный на эффекте метастабильности;

- указанные результаты применены для интерпретации трудных для понимания данных из различных мозговых структур: гиппокампа, септума, мозжечка и новой коры;

- сделан вывод о том, что функциональной основой работы мозга являются метастабильные и неустойчивые состояния, как нейронный субстрат доминанты А.А. Ухтомского.

В таблице, адаптированной из работы [5], приведены соответствия между фактами ферромагнетизма и данными нейрофизиологии, которые свидетельствуют о неслучайности магнитной аналогии для мозга. Обращает на себя внимание прежде всего сходство, иногда тождественность

понятий и терминов в столь различных областях (например, спонтанная активность, восприимчивость, гистерезис). Затем можно отметить значительное разнообразие весьма трудных для объяснения эффектов, которые кажутся самостоятельными, независимыми друг от друга, а по существу являются различными аспектами одного и того же явления фазового перехода. Наконец, в последней строке таблицы записана гипотеза, которую высказывали прежде очень многие нейрофизиологи и специалисты по моделированию нервной системы. Теперь, на наш взгляд, она является неизбежным следствием всех приведенных нами фактов теоретических и экспериментальных.

Существование фазовых переходов в “базовой нейронной модели” впервые позволило [5]:

- понять механизм инерционности доминанты как критического замедления кинетики микроочагов;

- устранить основные дефекты реверберационной гипотезы кратковременной памяти, такие как малый период рециркуляции и низкая его стабильность;

- представить непротиворечивую интерпретацию пяти локальных свойств доминантного очага;

- объяснить несколько парадоксов, связанных с динамикой электрической активности мозга при выработке и угашении условных рефлексов;

- предложить в качестве нейронной основы долговременной памяти микроочаги возбуждения в колонках новой коры;

- решить основную проблему мозжечка (функционального назначения двух его основных входов) и на этой основе предложить новую модель организации движения как системы фазовой автоподстройки частоты; при этом единство восприятия и действия, требуемое принципом доминанты, реализуется взаимодействием двух идентичных систем фазо-частотного регулирования.

Существование долгоживущих микроочагов возбуждения позволяет выдвинуть следующее новое предсказание о *иерархической* форме связи долговременной и кратковременной памяти. Если кратковременную память отождествить с активностью ревербераторов, не обязательно синхронных, чаще асинхронных, а долговременную память – со стационарным локальным возбуждением в микроочагах в корковых слоях, то переход из одной формы в другую должен быть тождественным, с хорошо изученным феноменом перехода локального стационарного возбуждения в распространяющееся за пределы микроочага (см. п. 2 раздела 2). При этом доминанта А.А. Ухтомского как констелляция совозбужденных на одной частоте множества микроколонок – это способ “оживить” неактивные долговременные следы, легко и быстро отобразить из них лишь те,

которые были “записаны” когда-то в аналогичной ситуации (т.е. при той же частоте и фазе колебаний), скомбинировать различные модальности в единый интегральный образ и снова перевести результат в неактивную форму стационарного локального возбуждения, хорошо защищенную от внешних и внутренних помех. Это предсказание относится как к сенсорной, так и к моторной системе.

Однако этим проблема устойчивости доминанты, на которую обратил внимание еще А.А. Ухтомский [10, с. 264], пока не решается, но лишь лучше уясняется. Теперь с учетом долгоживущих микроочагов возбуждения ее можно было бы сформулировать следующим образом: как совместить высокую надежность и устойчивость нейронной памяти (следы прошлых доминант) с принципиально неустойчивым режимом метастабильных состояний.

Предлагаемое ниже, в разделе 5, решение проблемы устойчивости доминанты заключается в том, что в мозге кроме долгоживущих микроочагов возбуждения существует *фазо-частотная следящая система*, синхронизирующая эти микроочаги и вызывающая в них критический режим лишь на периоды времени, необходимые для фиксации или считывания информации из долговременной памяти. Здесь решение проблемы устойчивости можно уподобить динамической устойчивости движущегося велосипеда: исходно неустойчивое метастабильное состояние синхронизации при определенных условиях оборачивается источником гибкого и экономного управления ЦНС с помощью “центрального управителя”. Эта новая концепция психологии, предложенная в работе [15], радикально меняет всю существующую архитектуру обработки информации в мозге, как это мы покажем в разделе 4. Ее нейронная реализация приведена в разделе 5, и она действительно существенно опирается на знаменитую схему “велосипеда Виноградовой” (см. рис. 5, В).

4. ДОМИНАНТНАЯ АРХИТЕКТУРА ОБРАБОТКИ ИНФОРМАЦИИ В МОЗГЕ

Мозг человека – многофункциональный орган, обеспечивающий главным образом целостность восприятия мира, фиксацию опыта, планирование, реализацию действий. Обработка сенсорной информации – не самая главная из его функций. Тем не менее мы рассмотрим архитектуру такой обработки, отвлекаясь от высших психических функций, чтобы уяснить тесную связь внимания и памяти человека. (Встречающиеся далее такие термины, как “волевое управление”, “сознательное действие” и др. следует понимать как специальную форму выполнения устного задания испытуемым, а не попытку их модельного объяснения.)

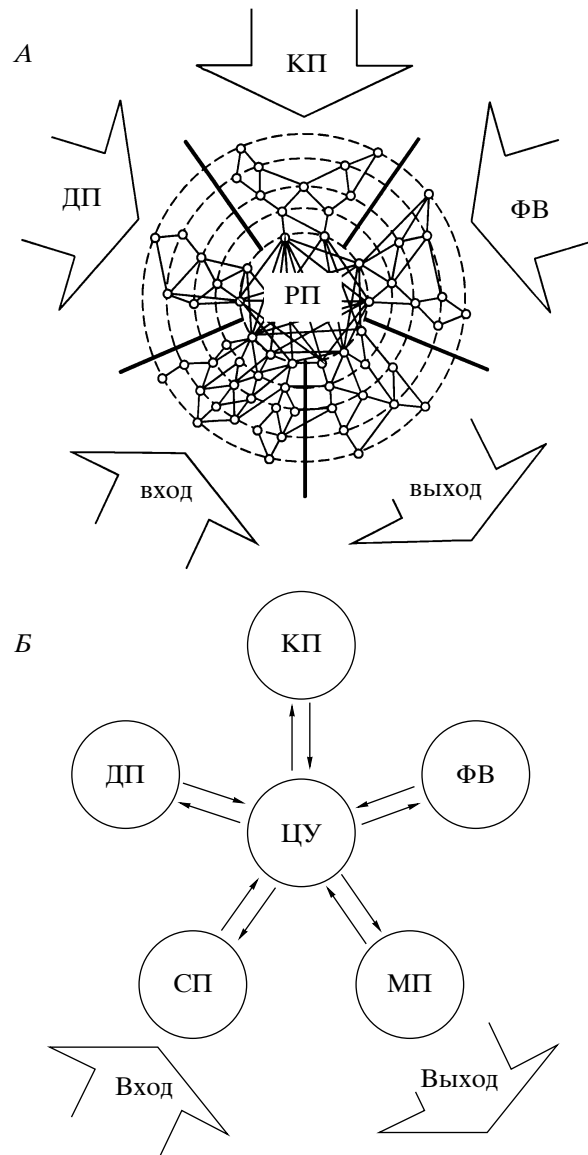


Рис. 3. Сопоставление двух типов обработки информации. А – коннекционистской (адаптировано из [24]), В – доминантной. РП – рабочее пространство, ДП – долговременная и КП – кратковременная память, ФВ – фокус внимания, ЦУ – “центральный управитель”, СП – сенсорная память, МП – моторная память.

Чтобы понять отличие доминантной архитектуры от более традиционной коннекционистской архитектуры, напомним отличительные признаки последней.

1. Функциональной единицей обработки информации является здесь нейроноподобный элемент, формальный нейрон. Каждый элемент выполняет простую бинарную операцию над сигналами своих входов.
2. Вся информация накапливается в весах связи между элементами, которые модифицируются

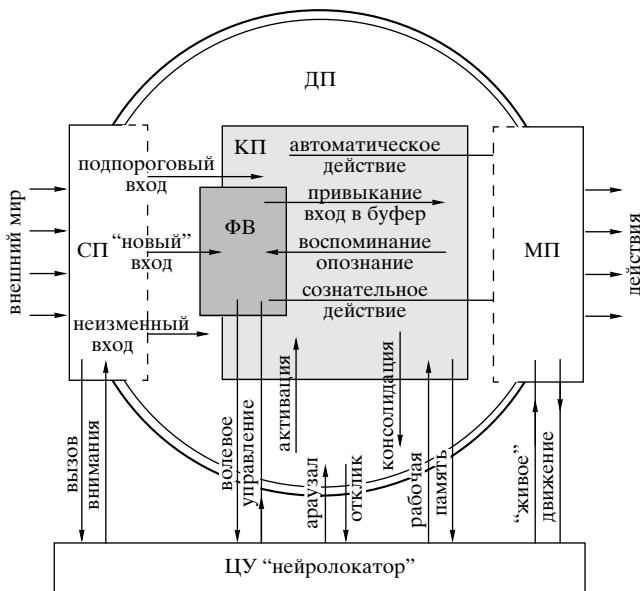


Рис. 4. Доминантная архитектура обработки сенсорной информации в мозге. Обозначения как на рис. 3. Объяснение в тексте.

в процессе обучения на основе локальной информации по так называемому *хеббовскому правилу*.

3. Типичная коннекционистская архитектура представляется *параллельной* трехслойной сетью из таких элементов, в которых кроме входного и выходного слоя присутствует внутренний, “скрытый” слой. В более развитых вариантах архитектуры и лучше учитывающих данные нейробиологии число слоев и число входов может быть увеличено до четырех и более (рис. 3, А).

4. Наряду с локальными слоями иногда вводится так называемое глобальное рабочее пространство. Последнее выполняет роль коммутатора локальных пространств или локальных процессов: долговременной памяти, кратковременной памяти и фокуса внимания.

5. Внимание соответствует активации одного из локальных процессоров, функция которого в том, чтобы усилить, высветить, как *прожектором*, некоторую часть глобального рабочего пространства, усиливая ему соответствующие связи и ослабляя связи от мешающих слоев. Обработка информации здесь *параллельного типа*.

Доминантная архитектура отличается от коннекционистской в каждом из пяти указанных признаков.

1. Функциональной единицей является не одиночный нейрон, а элементарный осциллятор, т.е. сравнительно небольшая сеть из “физиологических” нейронов, описанная выше как “базовая нейронная модель”, в которую добавлен тормозный интернейрон, чтобы в ней могли возникнуть колебания за счет возвратного торможения.

2. Информация “записывается” в системе элементарных осцилляторов, лабильность которых модифицируется в процессе обучения в соответствии с феноменом усвоения ритма от центрального осциллятора. (Фактически – это кодирование графами изолабильности; ребра этого графа соединяют узлы-осцилляторы с собственными частотами, исходно различающимися, скажем, на 10–15%, но способными к синхронизации на общей частоте с усвоением ритма этой частоты.)

3. Упрощенная доминантная архитектура, изображенная на рис. 3, Б, представляется в виде системы из группы независимых периферических осцилляторов и одного центрального осциллятора, имеющего двусторонние связи с каждым из периферических.

4. Центральный осциллятор выполняет функции “центрального управителя”, “дирижера”, способного изменять свою собственную частоту и вовлекать в различные конstellации периферические осцилляторы долговременной и кратковременной памяти, фокуса внимания, а также осцилляторы сенсорной памяти и моторной памяти.

5. Появление внимания соответствует возникновению синхронных и до некоторой степени синфазных колебаний центрального и одного или нескольких *параллельно* работающих периферических осцилляторов. Переключение внимания с одной группы осцилляторов на другую *осуществляется последовательно*, путем изменения частоты центрального осциллятора. Обработка информации, таким образом, *параллельно-последовательного типа*.

В целом, сравнивая эту архитектуру с коннекционистской, замечаем некоторое формальное их сходство, выражающееся в одинаковом составе компонентов и в возможности их параллельной работы. Однако различие между ними принципиальное, качественное и оно примерно соответствует различию между проволочным телеграфом и радиосвязью. В доминантной архитектуре все связи между компонентами – функциональные, а не фиксированные. Поэтому здесь отсутствуют все известные проблемы коннекционизма, такие как комбинаторный взрыв, катастрофа переполнения, катастрофа объединения и др. [44]. Другое важное отличие в том, что информация хранится не в синаптических связях, а в пространственно-временных конфигурациях, причем обучение не локальное, а центрально-управляемое [40].

Чтобы уяснить преимущества доминантной архитектуры, рассмотрим рис. 4, в котором учтены как описанные выше свойства доминанты, так и данные психологии, нейропсихологии и нейрофизиологии. Здесь, во-первых, учтено *иерархическое* строение доминанты: фокус внимания входит в кратковременную память, а последняя в свою очередь входит в долговременную память: кратко-

временная память – активированная часть долговременной, а фокус внимания – синхронная часть кратковременной памяти. Во-вторых, здесь явно указано возможное участие “центрального управителя” во всех основных переходах и его отделенность от памяти. В-третьих, в явном виде указаны все возможные переходы из одной памяти в другую под действием “центрального управителя” или внешних условий. В-четвертых, учтена совместимость и, до некоторой степени, взаимозаменяемость сенсорной и двигательной систем – моторная память и сенсорная память входят в долговременную память, – о чем было упомянуто в разделе 3 и более подробно будет рассмотрено в конце этого раздела.

Рассмотрим подробнее взаимодействие основных компонентов. Данное ниже описание во многом согласуется с известной когнитивно-психологической моделью [19, 20], но существенно отличается от нее конкретной нейронной реализацией. Прежде всего, стрелки между компонентами обозначают не только логические переходы информации, но и физические фазовые переходы, описанные в разделе 3. Это – переходы между различными состояниями одной и той же нейронной среды, реализующей *параллельно-последовательную* обработку поступающей информации от формирования фокуса внимания до записи в долговременную память или до двигательной реакции в моторной памяти. Промежуточным, *буферным* состоянием в этом процессе является формирование кратковременной памяти, которую иногда отождествляют с так называемой *рабочей памятью*, имеющей, как и кратковременная память, ограниченные емкость и время хранения информации. (Под рабочей памятью мы понимаем лишь подмножество кратковременной памяти, связанное с управлением от “центрального управителя”.) В фокусе внимания находится та группа корковых осцилляторов, которая в данный момент синхронизована *по частоте и по фазе* с “центральным управителем”. Активированные внешним воздействием корковые осцилляторы, не входящие в фокус внимания или уже вышедшие из фокуса внимания, например в результате *привыкания*, образуют кратковременную память. Переключение фокуса внимания с одной группы осцилляторов на другую не приводит к немедленной десинхронизации уже сформированной группы синхронных осцилляторов. Эти группы какое-то время сохраняют синхронность без контроля со стороны “центрального управителя”, закрепляя возникшие ассоциации, реализуя *консолидацию* памятных следов и осуществляя таким образом переход из кратковременной памяти в долговременную память. При этом используется феномен усвоения ритма, описанный в разделе 2 и в данном случае означающий, что осцилляторы, проработавшие достаточно большое время в синхронном режиме, посте-

пенно меняют свою собственную частоту на ту, на которой они были синхронизованы. Эта частота, точнее, ей соответствующая лабильность сохраняется и после угашения колебаний в долговременной памяти и воспроизводится при считывании, когда эти осцилляторы под воздействием внешней стимуляции снова станут активными в кратковременной памяти. Таким образом, запомненная в долговременной памяти конфигурация активацией “центрального управителя” может быть возвращена в кратковременную память, откуда может попасть в фокус внимания, например в процессе *воспоминания* или *опознания* внешних сигналов. Кроме того, попадание осцилляторов в фокус внимания может быть вызвано тремя внешними причинами: появлением “нового”^{*} входа, заменой имеющегося входа на “новый”, *волевым* управлением с помощью “центрального управителя”. Последнее обеспечивает как одноразовое считывание информации об отдельных фактах из долговременной памяти – *семантическая память*, так и непрерывное во времени считывание путем синхронизации различных групп осцилляторов в некоторой временной последовательности – *эпизодическая память*. Во втором случае достаточно восстановить лишь контекст и начальные условия, бывшие при обучении, чтобы последующая смена ассоциированных представлений восстановилась автоматически, без участия волевого управления. Обе они требуют, хотя и в разной степени, участия фокуса внимания и “центрального управителя” и поэтому объединяются под именем *декларативной памяти*, т.е. памяти, содержание которой можно сообщить другим.

Теперь приведем новые данные, существенно подтверждающие предложенную архитектуру.

1. Кратковременная память и долговременная память имеют один и тот же нейронный субстрат в новой коре. Этот субстрат состоит из системы рассеянных, рассредоточенных по коре и перекрывающихся *иерархически* организованных сетей корковых нейронов [26, 27].

2. Одни и те же клетки входят в различные памятные конфигурации, включающие разные входы и разные модальности. В частности, такое совмещение имеет место в перцептивной и моторной коре [27].

3. По данным когнитивной психологии [13, 14] “центральный управитель” способен выполнять следующие операции:

– создавать долговременную память и ею манипулировать;

* Под “новым” понимается не только отсутствующий в кратковременной памяти и в долговременной памяти стимул, но вообще любой другой стимул, достаточно сильный или биологически значимый, способный захватить фокус внимания.

– осуществлять межмодальный байндинг информации из долговременной памяти и из сенсорных систем и помещать ее в буфер кратковременной памяти;

– считывать эту информацию из буфера кратковременной памяти в фокус внимания (при наличии осознания);

– генерировать последовательность представлений, извлекая их из буфера и долговременной памяти;

– координировать выполнение одновременно двух отдельных заданий, включая движение;

– тормозить другие мешающие воздействия.

4. Гиппокамп играет критическую роль в образовании долговременной памяти [30]. Он нужен не только для записи информации в долговременную память, но и при считывании ее из долговременной памяти [47].

5. Подтверждена гипотеза, что консолидация памятных следов осуществляется через образование коркового клеточного ансамбля, который сообщает когерентность множеству рассеянных по неокортексу памятных следов, причем прерывание этой консолидации приводит к ухудшению памяти, наблюдаемой у амнестиком [50].

6. Подтверждена гипотеза, что две различные нейронные системы моторной и сенсорной памяти имеют сходные характеристики кодирования и запоминания новой информации [16].

Последний факт вполне согласуется с принципом доминанты, требующим не только единства ритма, но и единства действия. Но он также будет согласован с предложенной архитектурой, изображенной на рис. 4, если мы дополнительно предположим, что “центральный управитель” содержит две параллельно работающие и, по-видимому, тесно взаимодействующие фазо-частотные управляющие системы: одна для когнитивной системы, другая для двигательной. Это же предположение позволяет высказать более общую гипотезу о возможном взаимодействии *декларативной* и *процедурной* памяти, которые обычно противопоставляются друг другу: декларативная (состоящая из эпизодической и семантической памяти) требует внимания, и ее содержание можно сообщить другим, в то время как вторая – автоматическая и поэтому уже не требует внимания, но и не сообщается другим. Гипотеза состоит в том, что декларативная память, реализуемая с помощью гиппокампальной системы [25], с точки зрения теории автоматического управления принципиально не будет отличаться от *процедурной* (бессознательной, автоматической) памяти, если учесть, что последняя, подобно первой, реализуется системой фазо-частотной синхронизации на основе оливомозжечковой системы, функционально аналогичной септо-гиппокампальной [5]. Согласно этой гипотезе, уже имеющей частичное подтвержде-

ние [42], обе системы могут работать на одной и той же частоте тета-ритма и могут до некоторой степени заменять одна другую. Не в этом ли причина удивительных данных о возможности обучения без сознания, об успешности бессознательной двигательной активности, о фактах слепого зрения и других загадочных явлениях, до сих пор не имеющих удовлетворительного объяснения [23, 37].

5. “НЕЙРОЛОКАТОР” – “ЦЕНТРАЛЬНЫЙ УПРАВИТЕЛЬ

“Мозг во многих отношениях подобен радарной системе, причем как на поведенческом, так и на нейронном уровне. “Всякий раз, как будут повторены прежние условия, необходимые для возникновения доминанты, будут даны и доминантные реакции” [10, с. 82]. Всякий раз, как имеется симптомокомплекс доминанты, имеется предопределенный ею вектор поведения. Подобную зависимость П.В. Симонов назвал “принципом радара”, понимая под ним “избирательную готовность мозга к ответу на определенный стимул при его появлении в среде, активный поиск этого стимула” [9, с. 37]. Более детально эта аналогия прослеживается в классической психологической теории человека-оператора [21], где широко и успешно применялась теория автоматических следящих систем. Похожие идеи в прошлом неоднократно выдвигались и на нейронном уровне. Так, в теории нейронной памяти Е. Джон свою радарную аналогию организует вокруг центрального узла радарной системы – *компаратора*, осуществляющего сравнение времен прихода сигнала запроса и сигнала отклика из долговременной памяти (гипотеза детектора совпадения) [34]. Здесь Е. Джон, *опираясь на доминанту А.А. Ухтомского (!)*, высказал одну из важных идей теории нейронной памяти о том, что возможен почти мгновенный поиск конкретного памятного следа без всякого сканирования по всей памяти. Им будет наиболее вероятный пространственно-временной паттерн, лучше всего соответствующий заданным условиям внешней и внутренней среды животного, и будет именно тот, который наиболее легко отзывается на сигнал запроса при заданном симптомокомплексе.

Поясним, что здесь под памятью, в соответствии с учением о доминанте, понимается фиксация топологии коактивности нейронов в форме синхронизации по частоте и по фазе различных корковых и гиппокампальных областей на частоте тета-ритма [6]. Считывание и распознавание памятных следов соответствует возрождению прежде бывшей конфигурации коактивных нейронов при прежних или похожих условиях.

В работах [2, 67, 68] подробно исследовано применение гипотезы компаратора к гиппокампу

и новой коре, и эти результаты легли в основу нашей модели. В соответствии с компараторной гипотезой О.С. Виноградовой мозг, в нашей интерпретации, подобно радару, посылает из стволовых структур запросный сигнал во все корковые структуры мозга и после некоторой задержки получает на входе гиппокампа ответный сигнал на свой запрос, наподобие радарного импульса, отраженного от цели. Ответный сигнал с помощью упомянутого компаратора сравнивается с эндогенно генерируемым опорным сигналом септального тета-ритма, и при совпадении их во времени, т.е. при совпадении их по частоте и фазе, вырабатывается сигнал ошибки, уменьшающий возможное рассогласование по фазе между опорным и ответным сигналом.

Упрощенная блок-схема обычной радарной следящей системы изображена на рис. 5, А. Она состоит из пяти стандартных узлов: управляемого генератора, фазового детектора, фильтра низких частот, приемника-смесителя и сумматора. Ее нейронная “реализация” изображена на рис. 5, Б. При этом мы опираемся на хорошо установленные функции различных частей лимбической системы [2, 68]: гиппокампальная зубчатая фасция (FD) – это смеситель и интегратор специфических входов; медиальный септум (Sm) – это центральный осциллятор или синхронизатор не только для поля CA3 гиппокампа, но и для многих других структур мозга; латеральный септум (Sl) – это выходной смеситель полей CA3 отдельных ламелл, т.е. параллельных структурно-функциональных независимых секций гиппокампальной формации [12], соответствующих различным независимым группам корковых осцилляторов. Все эти структуры согласно [2] соединены между собой, образуя два замкнутых контура, как показано на рис. 5, В. Это – так называемый велосипед Виноградовой. Первый контур – информационный; он включает в себя гиппокампальное поле CA1, передний таламус (AT), неокортекс (NC) и другие структуры, сохраняющие, по крайней мере частично, сигнальную специфичность. Этот контур активен при обработке информации “на линии”, например обеспечивая длительную задержку или рециркуляцию сигналов для *рабочей памяти*. Второй контур – неспецифическая регуляторная петля, включающая в себя поле CA3, септум медиальный (Sm) и септум латеральный (Sl), мезенцефалическую ретикулярную формацию (mRF) и некоторые другие структуры, например амигдалу (Am), участвующую в эмоциональном и волевом управлении. Эта петля обеспечивает неспецифическую активацию мозга и регулирует arousal. Поскольку известно, что гиппокамп тормозит активирующую ретикулярную формацию, то второй контур является фактически *петлей отрицательной обратной связи* как для регулирования arousal в мозге, так и для регулирования частоты

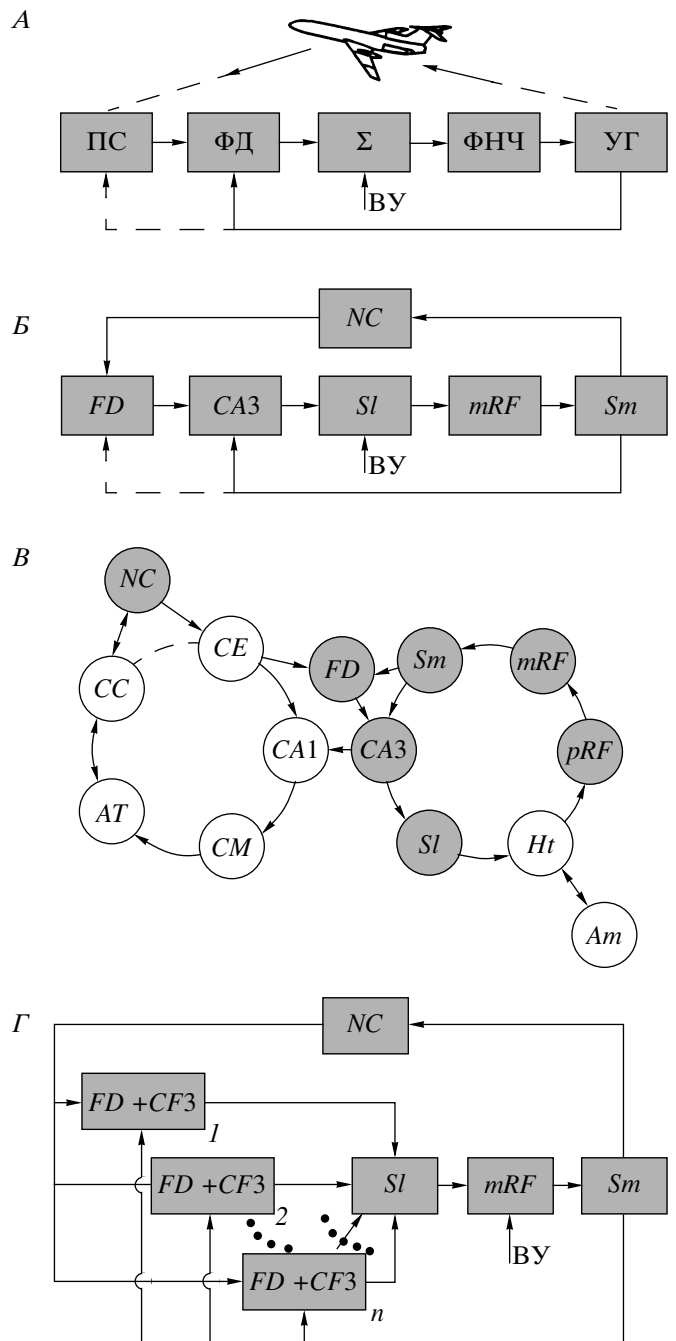


Рис. 5. Блок-схема радарной следящей системы (А), “нейролокатора” (Б), лимбической системы мозга (В) и “нейролокатора” с учетом ламеллярности гиппокампа (Г). УГ – управляемый генератор, ФД – фазовый детектор, ФНЧ – фильтр низких частот, ПС – приемник-смеситель, Σ – сумматор, ВУ – волевое управление, CE – энторинальный кортекс, CM – ядра мамиллярных тел, AT – передний таламус, Ht – гипоталамус, Am – амигдала, CC – цингулярная кора. Объяснение в тексте.

септального осциллятора. (Этим объясняется “сопряженное” торможение всех сигналов, не попавших в фокус внимания – см. ниже свойство б.) Обе петли имеют важное значение для нашей мо-

дели, но на рис. 5, Б они обе представлены очень редуцированно, особенно информационная петля. Детальное обсуждение функций всех структур лимбической системы нам пока не требуется, и мы представим только минимальный вариант системной модели, показанный на рис. 5, В тонировкой, чтобы лучше уяснить себе ключевую роль септо-гиппокампальной системы для работы всего мозга. Но для этого теперь необходимо сформулировать допущения минимальной модели в нейронных терминах и извлечь из этой модели ее основные свойства как системы автоматического регулирования.

Допущения модели “Нейролокатор”.

1. Системная модель “Нейролокатор” включает в себя шесть главных подсистем (см. рис. 5, Б): септальный осциллятор (Sm); n независимых групп корковых осцилляторов (NC); фазовый детектор или компаратор ($CA3$); низкочастотный фильтр (mRF); входной смеситель (FD) и выходной смеситель (SI). Каждая подсистема является небольшой модификацией “базовой нейронной модели”, описанной в разделе 3.

2. Все корковые осцилляторы помимо неспецифических входов от mRF имеют сенсорные входы определенной модальности, являясь, таким образом, анализаторами свойств стимула (формы, цвета, яркости и т.п.). Их собственные частоты колебаний распределены равномерно в альфа/тета-частотном диапазоне, причем неспецифические входы от mRF в отсутствие специфических входов не вызывают колебаний, но лишь способствуют появлению этих колебаний, если соответствующие стимулы обеспечивают достаточный arousal.

3. Фазовый детектор поля $CA3$ есть детектор совпадений двух главных входов, септального и неокортикального. Их максимальное совместное действие на поле $CA3$ обозначим через коэффициент A , выражающий силу корреляционной связи этих входов, зависимость которой от сдвига во времени этих входов обозначим через $g(\tau)$.

4. Низкочастотный фильтр mRF характеризуется функцией передачи первого порядка $F(p) = K/(1 + Tp)$, где T – постоянная времени, составляющая несколько сотен миллисекунд – в соответствии с объяснением инерционности, данным в разделе 3.

5. Главное предположение модели состоит в том, что внимание может быть описано как глобальное свойство системы, блок-схема которой представлена на рис. 5, Б, и это свойство соответствует фазовой синхронизации многих корковых осцилляторов на частоте септального осциллятора.

6. Когда число синхронизованных корковых осцилляторов в ансамбле превысит критическое значение, оптимальные лабильности этих осцилляторов уравниваются, т.е. те осцилляторы, которые усваивают общий ритм постепенно в течение

некоторого времени меняют собственную частоту. Память о стимуле, вызвавшем такую синхронизацию, стирается, если осцилляторы вскоре после этого вовлекаются в другие ансамбли, не успевая погасить эти колебания для перехода в долговременную память.

В работе [41] было показано, что модель “Нейролокатор” описывается следующей системой интегро-дифференциальных уравнений:

$$\frac{d\varphi_i}{dt} = \Lambda_{0i} - \left[\sum_{j=1}^n A_{0j} g(\varphi_j) + N_j(t) \right] F(p), \quad (1)$$

$$(i = 1, \dots, n),$$

где φ_i – разность фаз колебаний септального и i -того коркового осцилляторов; Λ_{0i} – их частотная расстройка; A_{0i} – их сила корреляционной связи; $g(\tau)$ – нелинейная функция фазового дискриминатора; $N_i(t)$ – “белый” шум i -той ламеллы; n – общее число ламелл; $F(p)$ – передаточная функция низкочастотного фильтра mRF . (Операторные умножения на $F(p)$ в правой части уравнения (1) означают операцию свертки с функцией $f(t)$, для которой $F(p)$ является изображением Лапласа, а коэффициенты A_{0i} и A связаны соотношением $A = \sum_{j=1}^n A_{0j}$.)

Эта система является обобщением основного уравнения стандартной фазо-частотной следящей системы, на случай нескольких синхронизованных осцилляторов [7, с. 131]. На этом основании ниже мы приводим основные свойства “Нейролокатора” как известные свойства стандартной фазовой следящей системы 1-го порядка, т.е. для случая, когда $F(p) = K$. Последнее предположение сделано лишь для простоты изложения и будет исключено в конце этого раздела.

Свойства модели “Нейролокатор”

1. Внимание невозможно как при низком arousal ($AK < \Lambda_0$), так и при слишком высоком arousal ($AK \gg \Lambda_0$).

2. Внимание возникает скачкообразно при возрастании arousal ($AK > \Lambda_0$) и проявляется как “выбор” одного из множества внешних или внутренних сигналов того сигнала, который в данный момент и “захватывает” управление “Нейролокатора”.

3. Внимание контролируется изменением расстройки (Λ_0) как автоматически, так и волевым усилием. Существует режим, при котором i -тая ламелла функционально автоматически отключается от системы (например, автоматически при высоком $A_{0i}K$).

4. Внимание унитарно, но при сравнительно невысоком arousal AK оно делимо по правилу Миллера (7 ± 2) или по правилу Коуэна (4 ± 1). Другими словами, система способна следить по частоте и фазе одновременно сразу за 4–7 первоначально неза-

висимыми корковыми осцилляторами, которые совместно управляют септальным осциллятором.

5. Срыв внимания может быть внезапным (в результате действия шумов или синхронизации от другой группы корковых осцилляторов) или градуальным. В последнем случае наблюдается интересный нелинейный эффект “проскальзывания цикла”.

6. “Сопряженное” торможение всех стимулов, не попавших в фокус внимания, осуществляется двумя механизмами: во-первых, за счет десинхронизации, во-вторых, за счет уменьшения arousal, который согласно допущению 2 эффективен лишь для сигналов, попавших в фокус внимания.

7. Внимание возможно не только при одинаковых частотах септального и коркового осцилляторов (синхронизация 1:1), но и при различающихся частотах (синхронизация типа $p:q$). При $p = 1$ наиболее устойчивая синхронизация для случая $g(\varphi) = \sin \varphi$ будет при $q = 4$ (например, синхронизация колебаний с частотой 10 и 40 Гц не только возможна, но и может быть преобладающей).

В работе [40] показано, что “Нейролокатор” способен объяснить следующий набор классических психофизиологических эффектов:

- фокусированное, разделенное и регулируемое внимание;
- закон Еркеса-Додсона об оптимальном arousal;
- байндинг или мультимодальный синтез интегрального образа;
- струп-эффект или эффект внутри и межмодальной интерференции;
- одномоментное обучение;
- полифункциональность гиппокампа;
- привыкание и функция долговременной потенциации в гиппокампе;
- генерация временных последовательностей конфигураций.

За последнее время появилось значительное число новых данных, которые можно рассматривать как подтверждение модели “Нейролокатор”. Здесь приведем лишь некоторые из них:

- гиппокамп критически необходим для интеграции (байндинга) множества входных сигналов [18, 66];
- подтверждено существование “сопряженного” торможения доминанты: внимание к одному объекту приводит к подавлению активности всех остальных мешающих объектов [33, 49, 60];
- тета-ритм, трудно наблюдаемый у человека в обычных условиях, появляется при выполнении когнитивных тестов [35, 56];
- альфа-ритм и тета-ритм ЭЭГ отражают функции памяти и внимания человека [38], причем переход от тета- к альфа-синхронизации возникает

при максимальной нагрузке эпизодической памяти [39];

– память находится не в гиппокампе, а в новой коре; гиппокамп играет ключевую роль в организации памяти человека [25, 45, 51, 63, 64];

– гиппокамп всегда необходим как для записи и консолидации, так и для воспроизведения разных видов памяти: пространственной, декларативной и эпизодической [47, 53];

– градиент ретроградной амнезии [51] свидетельствует об участии гиппокампа не только при регистрации, но и при считывании сенсорной информации;

– человек способен следить одновременно за несколькими независимо двигающимися целями, причем неточность слежения и время реакции резко возрастают, если число таких целей превышает 5 [52] (ср. свойство 4).

Более полный перечень новых подтверждений, а также новых данных, необъяснимых с помощью существующих моделей внимания, но подходящих для “Нейролокатора”, будет предметом отдельной работы.

Все указанные выше данные свидетельствуют о справедливости основного предсказания модели “Нейролокатор”, сформулированного в работе [40].

В ЦНС существует фазо-частотная следящая система по меньшей мере второго порядка, управляющая вниманием и памятью человека и функционирующая в диапазоне частот альфа- и тета-ритмов. В этой системе септо-гиппокампальная формация играет ведущую роль задающего осциллятора и фазового дискриминатора. Эта система, взаимодействуя с другими корковыми и подкорковыми структурами (такими, например, как *mRF*), выполняет функции “центрального управителя”.

Осталось пояснить, что следящая система первого порядка, свойства которой приведены выше, с учетом инерционного фильтра $F(p) = K/(1 + Tp)$ становится системой второго порядка и приобретает некоторые новые интересные свойства. Например, из теории и из опыта известно, что работа такой системы несколько не нарушается, если сигнал цели, за которым осуществляется слежение, исчезает за какой-нибудь преградой на время порядка T . Но именно такой эффект был недавно экспериментально обнаружен в опытах визуального слежения за движущейся целью с преградами [70]. Причем оказалось, что среднее время “безопасного” пребывания цели за преградой равно 300 мс [58], что хорошо согласуется с предсказанием нашей модели. Этот факт, в особенности наблюдаемый при одновременном слежении за несколькими целями, убедительно свидетельствует о справедливости основного предсказания “Нейролокатора” и тем самым о ключевой роли

септо-гиппокампальной системы при обработке информации в мозге.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании приведенных фактов, модельных и экспериментальных, мы утверждаем, что существует совместное одновременное решение всех шести проблем моделирования внимания, описанных в разделе 1. И это решение в неявном виде уже содержится в принципе доминанты А.А. Ухтомского и в гипотезе компаратора О.С. Виноградовой. Все, что нам оставалось сделать, это явно описать физический механизм, лежащий в основе доминанты, соединить его с данными по гиппокампу и применить теорию следящих систем автоматического регулирования. Сделав это, мы резюмируем наши результаты следующим образом.

I. Проблема селективности стимулов. “Нейролокатор” выбирает группы корковых осцилляторов, кодирующих отдельные свойства объекта или сами объекты, на основе способности этих осцилляторов усваивать единый ритм с помощью фазочастотной синхронизации на частоте тета- и альфа-ритмов и на их гармониках. Сам процесс выбора скорее напоминает конкуренцию нескольких групп осцилляторов за захват управления центральным осциллятором. Затем после такого захвата происходит кооперация внутри группы победителя, укрепляющая эту группу рекрутированием (затягиванием по частоте) многих других осцилляторов, обогащая память новыми ассоциациями. Победитель может быть не один, а сразу несколько (см. раздел 5, свойства 4 и 7). Наша модель способна объяснить выбор и автоматическое сопровождение одновременно до 4–7 независимо движущихся объектов. Те стимулы или объекты, которые не способны вызвать достаточный arousal и септальный тета-ритм, будь они даже совершенно новыми и незнакомыми, не вызовут внимания и не получат доступа к высшей сенсорной обработке. Замечательно, что и слишком привлекательные объекты, вызывая значительную синхронизацию, тоже вскоре автоматически лишаются внимания, чем осуществляется защита мозга от перегрузок и эпилептиформной патологии.

II. Проблема долговременной памяти. Высокая надежность долговременной памяти объясняется тем, что функциональным элементом нашей модели внимания является не одиночный нейрон, а небольшой ансамбль, локальная группа нейронов, который способен произвести кооперативный эффект локального стационарного возбуждения (эффект “сохранения пятна”), а также увеличить на порядок длительность периода и стабильность колебаний локальных осцилляторов. Под действием внешней стимуляции и неспецифической активации от ретикулярной формации эта локаль-

ная активность переходит в колебательную, распространяющуюся по сети активность. В статье обосновывается взгляд, согласно которому переход от синхронизации к локализации является механизмом фазового перехода кратковременной памяти в долговременную и обратно. При этом оказывается, что долговременная память – это не свойство синаптических контактов, но свойство целой нервной ткани, способной практически неограниченно долго поддерживать неизменной свою оптимальную лабильность, установленную предшествующей доминантой. Внимание необходимо как при записи в долговременную память, так и при считывании из долговременной памяти, так как интеграция разрозненных следов и свойств объектов необходима в обоих случаях.

III. Проблема интеграции свойств объекта в единый целостный образ решается в нашей модели путем фазо-частотной синхронизации большого числа удаленных друг от друга корковых осцилляторов, с помощью внимания и “центрального управителя”. Предположение о том, что такая интеграция может быть на уровне предвнимания, психологическими опытами отвергается [71]. Таким образом, проблема байндинга, даже в ее упрощенной формулировке о правильном соотношении свойств к своему объекту, не может быть решена без внимания. Сама интеграция свойств и реконструкция объектов происходит в фокусе внимания как на поздних, так и на ранних стадиях обработки информации.

IV. Проблема инерции решается в нашей модели автоматическим возникновением в ее компонентах критического режима во время активного восприятия внешних стимулов. Отдельные подсистемы осцилляторов и вся система внимания в целом работают вблизи точки неустойчивого равновесия, являющейся ближайшим аналогом критической точки физического явления фазовых переходов и метастабильности. Последнее сопровождается так называемым критическим замедлением динамики, которое и заполняет временной зазор между психологическим и нейробиологическим масштабами времени. Долгоживущие кортико-гиппокампальные реверберации обеспечивают состояния, необходимые для решения многих жизненных проблем “на линии” с помощью рабочей памяти.

V. Проблема торможения и подавления помех. Попытка понять идею А.А. Ухтомского о том, что “сопряженное” торможение есть динамический процесс, а не действие фиксированных тормозных связей, привела нас через фазовые переходы к теории критической инерционной синхронизации-десинхронизации как главного свойства доминанты. Неудивительно, что “сопряженное” торможение А.А. Ухтомский называл “целой половиной” принципа доминанты [10, с. 65]. Оно настолько важно для понимания внимания, что спо-

ры о его механизме не утихают до сего дня (см. обзор [36]). Предварительное решение проблемы, приведенное в работе [40], теперь расширено, и оно обеспечивается десинхронизацией и одно-временным регулированием неспецифического возбуждения. Недавние исследования с помощью новой техники сканирования полностью подтвердили такое решение: торможение мешающих объектов осуществляется не только как локальный процесс десинхронизации, но и как глобальный процесс сдвига нулевого уровня фоновой активности (путем снижения arousal) всех представлений, не попавших в фокус внимания [33, 49, 60]. Этот двойной механизм обеспечивает защиту внимания выбранного объекта даже в том случае, когда мешающий объект и цель наложены друг на друга. Этим, мы считаем, закрывается спор о механизме “сопряженного” торможения.

VI. Проблема “центрального управителя”. В ЦНС существует отдельная от памяти нейронная модально-неспецифическая структура, координирующая функционирование всех звеньев процесса внимания и памяти. Функции, которые способен выполнить “центральный управитель”, очень обширны. Сюда относятся: селекция одиночных объектов, селекция группы движущихся объектов, выделение “новизны”, байндинг, пространственное частотно-фазовое кодирование, считывание, консолидация, генерация последовательностей и различные виды памяти (декларативная, эпизодическая, семантическая, рабочая, кратковременная, долговременная, одномоментная). Многие из этих функций недавно были промоделированы пушинской группой математиков [1]. “Нейролокатор” решает проблему моделирования этих функций *всех одновременно и совместно*. Ключевая идея при этом, кроме доминанты, – применение теории фазовой автоподстройки частоты. “Сердцем” всей системы является септо-гиппокампальная структура, подробно изученная в работах О.С. Виноградовой. Такой подход, на наш взгляд, способен вывести теорию долговременной нейронной памяти из тупика, описанного в разделе 1, а теорию рабочей памяти обеспечит гибким и универсальным механизмом удержания мультимодальной информации “на линии” для решения текущих когнитивных и двигательных задач.

В заключение приведем замечание о современном состоянии теории мозга. В 1979 г. Ф. Крик [22, с. 188] предсказывал: “...если прорыв в изучении мозга действительно произойдет, он, вероятно, будет на уровне всеобщего управления системой. Если бы система была бы такой хаотической, какой она иногда представляется, она была бы неспособна выполнять удовлетворительно даже простейшие задания. Возможным, хотя и мало вероятным примером будет открытие, что мозговая обработка осуществляется фазовым регулированием некоторого рода *периодическим устройством*,”

наподобие компьютера, и оно, вероятно, составило бы главный прорыв”.

В 1995 г. К. фон дер Малсбург уже более определенно предсказывает [44, с. 523]: “Мы в середине научной революции, результатом которой будет установление байндинга как фундаментального аспекта нейронного кода наряду с классическим частотным кодом. В случае удачи, эта революция приведет к плодотворным парадигмам, превосходящим текущую сосредоточенность на одиночную клетку к более внутренне согласованным концепциям функций мозга и восприятия и к решению многих остающихся проблем в терминах явных моделей”. В этом предсказании уже яснее проявляются черты будущего прорыва как общей закономерности науки, по замеченной еще Т. Кьюном (1962) неизбежности научных революций для преодоления застойных явлений и отживающих парадигм.

Примерно в это же время другой крупный исследователь мозга С. Роуз в своей книге [8, с. 326] пишет: “Согласно концепции Имре Лакатоша, поступательное движение науки осуществляется путем “исследовательских программ”. Программа может быть прогрессивной, и в этом случае она реализуется в постановке задач, которые могут быть решены в ее рамках, оставаясь плодотворной в отношении познания мира, или она может быть дегенеративной, тогда она будет порождать все более выраженные аномалии. В этом смысле ассоцианистская программа Хебба прогрессивна, поскольку может включить в кэнделовский “клеточный алфавит памяти” и *долговременную потенциацию* в качестве модельного механизма, тогда как эксперименты Гарсия и мои эксперименты с повреждением мозга – это такие аномалии, которые могут указывать на дегенеративный характер хеббовской программы; иными словами, нам нужна революция, если использовать термин Кьюна”. Заметим, что упомянутая здесь долговременная потенциация согласно обзору большого числа экспериментальных работ [55, 59] многими экспериментаторами признана непригодной в качестве модельного механизма обучения, при этом “модель Хебба недостаточна даже для относительно простой памяти цыпленка, не говоря уже о гораздо более сложных воспоминаниях человека” [8, с. 354].

Кто же из них прав? В середине ли мы научной революции или она еще не началась? Судя по тому, что теоретики мозга в отличие от экспериментаторов почти нигде не пишут о дегенеративном характере хеббовской программы, революция еще не начиналась. Почти все теоретики мозга ищут подтверждение хеббовской программы, приняв гипотезу за незыблемый факт. А истина, на наш взгляд, совсем в другом – в учении А.А. Ухтомского о доминанте и учении О.С. Ви-

ноградовой о функциях септо-гиппокампальной системы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борисюк Г.Н., Борисюк Р.М., Казанович Я.Б. и др. Модели динамики нейронной активности при обработке информации мозгом // Успехи физических наук. 2002. Т. 172. № 10. С. 1189–1214.
2. Виноградова О.С. Гиппокамп и память. М.: Наука, 1975. 333 с.
3. Голиков Н.В. Проблема местного и распространяющегося возбуждения в современной нейрофизиологии // Механизмы местной реакции и распространяющегося возбуждения. Л.: Наука, 1970. С. 5–12.
4. Кичигина В.Ф. Тета-ритм как возможный механизм внимания // Журн. высш. нерв. деят. 2002. Т. №. С.
5. Крюков В.И., Борисюк Г.Н., Борисюк Р.М. и др. Метастабильные и неустойчивые состояния в мозге. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1986. 114 с.
6. Ливанов М.Н. Нейронные механизмы памяти // Успехи физиол. наук. 1975. Т. 6. № 3. С. 66–89.
7. Линдсей В. Системы синхронизации в связи и управлении / Пер. с англ. М.: Советское радио, 1978. 597 с.
8. Роуз С. Устройство памяти. От молекул к сознанию / Пер. с англ. М.: Мир, 1995. 379 с.
9. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. М.: Наука, 1981. 215 с.
10. Ухтомский А.А. Доминанта. М.-Л.: Наука, 1966. 273 с.
11. Ухтомский А.А. Избранные труды. М.: Наука, 1978. 358 с.
12. Amaral D.G., Witter M.P. The three-dimensional organization of the hippocampal formation: a review of anatomical data // Neuroscience. 1989. V. 31. P. 571–591.
13. Baddeley A. The episodic buffer: a new component of working memory? // Trends Cogn. Sci. 2000. V. 4. P. 417–423.
14. Baddeley A. Exploring the central executive // Quart. J. Exptl Psychol. 1996. V. 49A. P. 5–28.
15. Baddeley A., Hitch G.J. Working memory // Recent Advances in Learning and Motivation / Ed. Bower G. N. Y.: Acad. Press, 1974. V. 8. P. 47–90.
16. Brashers-Krug T., Shadmehr R., Bizzi E. Consolidation in human motor memory // Nature. 1996. V. 382. P. 252–255.
17. Britten K.H. Cortical neurophysiology. Attention is everywhere // Nature. 1996. V. 382. P. 497–498.
18. Cohen N.J., Ryan J., Hunt C. et al. Hippocampal system and declarative (relational) memory: summarizing the data from functional neuroimaging studies // Hippocampus. 1999. V. 9. P. 83–98.
19. Cowan N. Attention and memory: An integrated framework // Oxford Psychol. Ser. № 26. N. Y.: Oxford Univ. Press, 1995 (Paperback edition: 1997). xv. 321 p.
20. Cowan N. Evolving conceptions of memory, storage, selective attention and their mutual constraints within human information processing systems // Psychol. Rev. 1988. V. 104. P. 163–191.
21. Craik K.J.W. Theory of the human operator in control. I. The operator as an engineering system. II. Man as an element in control system // Brit. J. Psychol., Gen. Sect. 1948. V. 38. P. 142–148.
22. Crick F. Thinking about the brain // Sci. Am. 1979. V. 241. P. 181–189.
23. Danckert J., Goodale M.A. Blindsight: A conscious route to unconscious vision // Current Biol. 2000. V. 10. P. R64–R67.
24. Dehaene S., Kerszberg M., Changeux J.-P. A neuronal model of a global workspace in effortful cognitive tasks // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 14529–14534.
25. Eichenbaum H., Schoenbaum G., Young B., Bunsey M. Functional organization of the hippocampal memory system // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 13500–13507.
26. Fuster J.M. Cellular dynamics of network memory // Z. Naturforsch [C]. 1998. Bd 53. S. 670–676.
27. Fuster J.M. Distributed memory for both short and long term // Neurobiol. Learn. Mem. 1998. V. 70. P. 268–274.
28. Fuster J.M. The prefrontal cortex – an update: time is of the essence // Neuron. 2001. V. 30. P. 319–333.
29. Goldman-Rakic P.S. Regional and cellular fractionation of working memory // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 13473–13480.
30. Grasby P.M., Frith C.D., Friston K. et al. Activation of the human hippocampal formation during auditory-verbal long-term memory function // Neurosci. Lett. 1993. V. 163. P. 185–188.
31. Haken H. Principles of brain functioning: a synergetic approach to brain activity, behavior and cognition. Berlin: Springer, 1996. 347 p.
32. Haken H. Synopsis and introduction // Synergetics of the Brain / Eds Basar E. et al. N. Y.: Springer, 1983. P. 3–25.
33. Hillyard S.A., Vogel E.K., Luck S.J. Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 1998. V. 353. P. 1257–1270.
34. John E.R. Mechanisms of Memory. N. Y.: Acad. Press, 1967. 468 p.
35. Kahana M.J., Seelig D., Madsen J.R. Theta returns // Curr. Opin. Neurobiol. 2001. V. 11. P. 739–744.
36. Kanwisher N., Wojciulik E. Visual attention: insights from brain imaging // Nat. Rev. Neurosci. 2000. V. 1. P. 91–100.
37. Kentridge R.W., Heywood C.A., Weiskrantz L. Attention without awareness in blindsight // Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 1999. V. 266. P. 1805–1811.
38. Klimesch W. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis // Brain Res. Brain Res. Rev. 1999. V. 29. P. 169–195.
39. Klimesch W., Doppelmayr M., Schwaiger J. et al. “Paradoxical” alpha synchronization in a memory task // Brain Res. Cogn. Brain Res. 1999. V. 7. P. 493–501.
40. Kryukov V.I. An attention model based on the principle of dominanta // Neurocomputers and Attention. I. Neurobiology, Synchronization and Chaos / Eds Holden

- A.V., Kryukov V.I. Manchester: Manchester Press, 1991. P. 319–351.
41. Kryukov V.I., Borisyuk G.N., Borisyuk R.M. et al. Metastable and unstable states in the brain // *Stochastic Cellular Systems: Ergodicity, Memory, Morphogenesis* / Eds Dobrushin R.L., Kryukov V.I., Toom A.L. Manchester, UK, New York, NY: Manchester Univ. Press, 1990. P. 226–357.
 42. Llinas R., Welsh J.P. On the cerebellum and motor learning // *Curr. Opin. Neurobiol.* 1993. V. 3. P. 958–965.
 43. Lu Z.-L., Williamson S.J., Kaufman L. Physiological measures predict behavioral lifetime of human auditory sensory memory // *Soc. Neurosci. Abstracts.* 1992. V. 18. P. 1212.
 44. Malsburg C. von der. Binding in models of perception and brain function // *Current Opin. Neurobiol.* 1995. V. 5. P. 520–526.
 45. Mesulam M.-M. From sensation to cognition // *Brain.* 1998. V. 121. P. 1013–1052.
 46. Miller R. Cortico-hippocampal interplay: Selforganizing phase-locked loops for indexing memory // *Psychobiology.* 1989. V. 17. P. 115–128.
 47. Nadel L., Moscovitch M. Hippocampal contributions to cortical plasticity // *Neuro-pharmacology.* 1998. V. 37. P. 431–439.
 48. Newman J., Grace A.A. Binding across time: The selective gating of frontal and hippocampal systems modulating working memory and attentional states // *Conscious. and Cognit.* 1999. V. 8. P. 196–212.
 49. Nyberg L., McIntosh A.R., Cabeza R. et al. Network analysis of positron emission tomography regional cerebral blood flow data: ensemble inhibition during episodic memory retrieval // *J. Neurosci.* 1996. V. 16. P. 3753–3759.
 50. Paller K.A. Consolidating dispersed neocortical memories: the missing link in amnesia // *Memory.* 1997. V. 5. P. 73–88.
 51. Parkin A.J. Human memory: the hippocampus is the key // *Curr. Biol.* 1996. V. 6. P. 1583–1585.
 52. Pylyshyn Z.W., Storm R.W. Tracking multiple independent targets: evidence for a parallel tracking mechanism // *Spat. Vis.* 1988. V. 3. P. 179–197.
 53. Riedel G., Micheau J., Lam A.G. et al. Reversible neural inactivation reveals hippocampal participation in several memory processes // *Nat. Neurosci.* 1999. V. 2. P. 898–905.
 54. Rodriguez E., George N., Lachaux J.P. et al. Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity // *Nature.* 1999. V. 397. P. 430–433.
 55. Russo E. Controversy surrounds memory mechanism // *The Scientist.* 1999. V. 13. P. 1–5.
 56. Sarnthein J., Petsche H., Rappelsberger P. et al. Synchronization between prefrontal and posterior association cortex during human working memory // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1998. V. 95. P. 7092–7096.
 57. Schillen T.B., Konig P. Binding by temporal structure in multiple feature domains of an oscillatory neuronal network // *Biol. Cybern.* 1994. V. 70. P. 397–405.
 58. Scholl B.J., Pylyshyn Z.W. Tracking multiple items through occlusion: clues to visual objecthood // *Cognit. Psychol.* 1999. V. 38. P. 259–290.
 59. Shors T.J., Matzel L.D. Long-term potentiation: What's learning got to do with it? // *Behav. Brain Sci.* 1997. V. 20. P. 597–655.
 60. Smith A.T., Singh K.D., Greenlee M.W. Attentional suppression of activity in the human visual cortex // *Neuroreport.* 2000. V. 11. P. 271–277.
 61. Tesche C.D., Karhu J. Theta oscillations index human hippocampal activation during a working memory task // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2000. V. 97. P. 919–924.
 62. Treisman A. The binding problem // *Current Opin. Neurobiol.* 1996. V. 6. P. 171–178.
 63. Tulving E., Markowitsch H.J. Memory beyond the hippocampus // *Current Opin. Neurobiol.* 1997. V. 7. P. 209–216.
 64. Ungerleider L.G. Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory // *Science.* 1995. V. 270. P. 769–775.
 65. Usitalo M.A., Williamson S.J., Seppa M.T. Dynamical organisation of the human visual system revealed by lifetimes of activation traces // *Neurosci. Lett.* 1996. V. 213. P. 149–152.
 66. Verfaellie M., Keane M.M. The neural basis of aware and unaware forms of memory // *Semin. Neurol.* 1997. V. 17. P. 153–161.
 67. Vinogradova O.S. Discussion // *Functions of Septo-Hippocampal System.* Amsterdam: Elsevier, 1978. P. 171–177.
 68. Vinogradova O.S. Hippocampus as comparator: role of the two input and two out-put systems of the hippocampus in selection and registration of information // *Hippocampus.* 2001. V. 11. P. 578–598.
 69. Vinogradova O.S., Brazhnik E.S., Stafekina V.S. Septo-hippocampal system. Rhythmic oscillations and information selection // *Neurocomputers and Attention. I: Neurobiology, Synchronization and Chaos* / Eds Holden A.V., Kryukov V.I. Manchester: Manchester Univ. Press, 1991. P. 129–148.
 70. Watamaniuk S.N., McKee S.P. Seeing motion behind occluders // *Nature.* 1995. V. 377. P. 729–730.
 71. Wolfe J.M., Bennett S.C. Preattentive object files: shapeless bundles of basic features // *Vision Res.* 1997. V. 37. P. 25–43.
 72. Zipser D., Kehoe B., Littlewort G., Fuster J. A spiking network model of short-term active memory // *J. Neurosci.* 1993. V. 13. P. 3406–3420.