

ПРИНЦИПЫ СЕНСОРНОЙ ИНТЕГРАЦИИ: ИЕРАРХИЧНОСТЬ И СИНХРОНИЗАЦИЯ

© 2005 г. Игумен Феофан (В.И. Крюков)

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

Поступила в редакцию 24.02.2004 г.

Принята в печать 04.10. 2004 г.

Это первый из серии мини-обзоров, посвященных основным проблемам и важнейшим эффектам внимания в терминах нейронного моделирования. Мы считаем, что отсутствие общего, теоретического взгляда на обилие новых данных по вниманию, появившихся благодаря новой технике эксперимента, является основным препятствием для дальнейшего понимания высшей нервной деятельности человека. Настоящая работа относится к основополагающей проблеме интеграции сенсорной информации в мозге в аспекте возможного примирения двух основных конкурирующих архитектур интеграции на основе принципа доминанты А.А. Ухтомского. Последующие мини-обзоры будут посвящены другим пяти или шести острым проблемам, широко обсуждаемым в литературе, решение которых также возможно на основе этого принципа и вытекающей из него модели внимания и памяти.

Ключевые слова: внимание, доминанта А.А. Ухтомского, байндинг, осцилляторная модель.

Sensory Integration: Hierarchy and Synchronization

Hegumen Theophan (V.I. Kryukov)

St. Daniel Monastery, Moscow

This is the first in the series of mini-reviews devoted to the basic problems and most important effects of attention in terms of neuronal modeling. We believe that the absence of the unified view on wealth of new data on attention is the main obstacle for further understanding of higher nervous activity. The present work deals with the main ground problem of reconciling two competing architectures designed to integrate the sensory information in the brain. The other mini-reviews will be concerned with the remaining five or six problems of attention, all of them to be ultimately resolved uniformly in the framework of small modification of dominant model of attention and memory.

Key words: attention, dominant by A.A. Ukhtomsky, binding problem, oscillator model, feature integration.

В работе [3] показано, что модель внимания, основанная на принципе доминанты А.А. Ухтомского и компараторной функции гиппокампа, позволяет в принципе решить все основные проблемы внимания. Однако детальное описание такого решения там не было приведено, так как оно требует отдельного изложения основных эффектов внимания применительно к каждой из шести проблем. Настоящей работой мы открываем серию мини-обзоров наиболее важных данных и теоретических представлений, с ними связанных, с целью восполнить высказанные там утверждения и подтвердить новыми данными основные положения теории доминанты и основанной на ней модели внимания. При этом в отличие от работы [3] мы

исходим не из объяснительных возможностей нашей модели, но из значительности самих проблем и связанных с ними данных, как это отражено в текущей нейрофизиологической и нейропсихологической литературе, в особенности в дискуссиях по острым нерешенным вопросам. Одной из таких важнейших основополагающих и пока не решенных проблем внимания является проблема интеграции сенсорной информации в мозге, как на уровне многих модальностей [14], так и на уровне одной модальности, например зрения [8].

Современное состояние нейрофизиологии и нейроанатомии центральной нервной системы однозначно указывает на то, что мы нормально вос-

принимаем мир посредством множества сенсорных модальностей, которые пространственно распределены, но должны как-то интегрироваться в единый образ. Аналогично этому, но в более простой ситуации возникает проблема внутримодальной интеграции объекта, скажем, в зрении на основе активности детекторов свойств этого объекта. Для простоты мы ограничимся только этой проблемой, хотя принцип доминанты, мы считаем, применим в мультимодальном случае, ввиду доминантной роли зрения в восприятии [20], при этом основные принципы мультимодальной интеграции в основном имеют тот же характер, что и в унимодальном зрении [19], и реализуются на основе единого надмодального механизма [21].

Существует несколько подходов к проблеме интеграции зрительной информации. Среди них наиболее распространен коннекционистский подход, в котором основным принципом интеграции считается иерархический принцип.

Иерархический принцип. Согласно этому принципу сенсорная информация от рецепторов проходит последовательные стадии обработки на основе хеббовской модификации синапсов, начиная от элементарных детекторов свойств и кончая кодированием категорий объектов, причем каждая из стадий служит входом для последующей, пока не будет достигнута высшая стадия сходимости в мультимодальной коре. Эта сходимость путем постепенного абстрагирования от специфических свойств на заключительной стадии реализуется с помощью очень небольшой группы нейронов, и в пределе, возможно, вся информация о свойствах, необходимая для распознавания образа, сходится на одной “кардинальной” клетке [6] или более традиционно – на “нейроне-бабушке” [50]. Несмотря на малую правдоподобность этой идеи применительно к ЦНС по причине малой надежности одиночных “нейронов-бабушек”, а также по причине присущего ей *комбинаторного взрыва* (т. е. экспоненциально быстрого роста числа потребных нейронов при возрастании числа свойств объекта) для нее, кажется, есть серьезные экспериментальные основания, которые должны быть во всяком случае приняты во внимание.

Эффект кодирования целых чисел. Известно, что зрительная кора подразделяется на различные области, каждая из которых имеет иерархическую структуру: нейрон, микроколонка, колонка, модуль, поле [25]. Кроме того, есть довольно много кандидатов на роль “нейрона-бабушки”, объединяющих информацию от различных полей зрительной коры. Так, гиппокампальные одиночные “клетки места” у крыс сигнализируют о достижении животным определенного пункта в пространстве [41]. Одиночные клетки зрительной коры обезьян селективно реагируют на лица [42, 67]. Индивидуальные клетки моторной коры хорошо

предсказывают направление движения [11, 12, 55, 56]. Одиночные нейроны префронтальной коры мозга обезьян, прошедших специальное обучение, хорошо классифицируют визуальные сигналы, например, одни нейроны настроены на концепцию “кошка”, а другие нейроны – на концепцию “собака” [23]. Но особенное впечатление производит недавнее сообщение о том, что обнаружен *эффект кодирования целых чисел*, состоящий в том, что одиночные нейроны префронтальной коры тренированных обезьян специфически реагируют на целые числа: одни нейроны отвечают на одно событие (изображение с одной точкой), другие на два (две точки), третьи на три, и так далее до пяти [40].

Недостатки иерархического принципа. Кроме главной проблемы, а именно, комбинаторного взрыва, иерархический подход связан еще с двумя трудными проблемами распознавания образа, которые признают даже его сторонники: это – *проблема сегментации и проблема инвариантного распознавания* [43, 49]. Первая возникает по причине необходимости предварительной изоляции объекта распознавания от окружающего его фона с целью последующего выделения отдельных его свойств, а вторая – по причине необходимости распознавания образов независимо от точки зрения, условий освещения, расстояния до объекта и так далее. Кроме этого возникает еще ряд проблем, которые сторонники иерархического подхода не всегда признают, но которые реально ограничивают применимость подхода к интерпретации зрения. Это – *проблема новизны*, когда система не может распознавать объекты с неожиданным, ранее не встречавшимся сочетанием свойств [58, 63], а также проблема объединения или, иначе, *катастрофа суперпозиции*, когда при объединении, скажем, двух объектов, утрачивается или перепутывается информация о каждом из них в отдельности [35], и еще ряд других проблем. Все коннекционистские модели интеграции свойств имеют в основании иерархический принцип, а поэтому всем им присущи описанные выше недостатки, даже если они иногда отказываются от идеи “нейрона-бабушки” [7], или дополняют ее локальной селекцией на каждом уровне иерархии, как, например, в работах [13, 44, 54, 59].

Принцип динамического байндинга. Существует принципиально другой подход к проблеме интеграции, в котором устраняется “нейрон-бабушка” и с ним все описанные выше проблемы иерархических архитектур. Он состоит в том, что интеграция свойств в объект осуществляется не фиксированными, а функциональными связями с помощью *локальной синхронизации* колебаний небольших нейронных сетей [27, 36]. Эти связи устанавливаются и распадаются, когда это необходимо для решения задачи, в силу динамики колебательных систем под действием входных сигналов и шумов, так

что один и тот же нейрон может участвовать в различных группировках свойств, чем достигается очень экономное кодирование объектов. Такой локальный механизм синхронизации, или, иначе, *динамический байндинг*, решает, а точнее сказать, обходит проблему комбинаторного взрыва и способен в принципе решить проблемы сегментации, суперпозиции и новизны.

Ограничения динамического байндинга. Однако многие исследователи теперь считают, что для полного решения этих проблем, не говоря уже о всей проблеме интеграции, одной локальной синхронизации недостаточно (см. [61]). Динамический байндинг, который вначале казался новым принципом моделирования и даже предвещал революцию в теории мозга [34], в настоящее время рассматривается скорее как экономное корреляционное кодирование зрительной информации на ранних этапах ее обработки. Он, возможно, служит в качестве первой стадии обработки, называемой *предвниманием*, с целью предварительной группировки свойств, облегчающей последующую более полную последовательную обработку с помощью фокусированного внимания [26, 48]. Теперь, после некоторого начального всплеска исследований, наступил период более сдержанной и трезвой оценки динамического байндинга в его связи с селективным вниманием [22, 39]. Этому способствовало обнаружение того обстоятельства, что динамический байндинг, имеет следующие существенные ограничения.

1. Прямая проверка основных его предсказаний экспериментами на уровне одиночных нейронов во многих случаях не подтверждается [33, 52, 57, 66].

2. Если динамический байндинг все-таки осуществляется синхронизацией одиночных нейронов, то неясно, как эта синхронность декодируется на более поздних стадиях обработки [45, 46, 58].

3. Отсутствует ясный механизм (алгоритм) реализации динамического байндинга, который обеспечивает быструю синхронизацию и дальнедействующие корреляции [25, 39, 46].

Гибридный принцип. Существует третий подход к проблеме интеграции, который назван гибридным, объединяющим динамический байндинг и иерархическую схему [28]. В частности, А. Трейсман [58] считает, что два механизма – синхронизация локальных сетей и специальные “кардинальные” нейроны – могут работать совместно, обеспечивая более полное решение проблемы перцептуального кодирования. Она ссылается на конкретные работы [29, 30, 53], в которых эта идея, по ее мнению, реализована в контексте машинного распознавания образов; однако мы сомневаемся в ее применимости к моделированию интеграции в ЦНС.

Дело в том, что в этой области хорошо известна концептуальная модель А.Р. Дамасио [16], которую тоже можно назвать гибридной. В ней предлагается параллельно-последовательная архитектура, обладающая свойствами иерархической схемы (множественность зон сходимости информации и прогрессивное увеличение рецептивных полей с ослаблением модальной специфичности по мере движения от первичной сенсорной коры к высшим этажам) и сохраняющая преимущества динамического байндинга в форме синхронной во времени обратной связи от зон сходимости к нижним этажам обработки. Эта архитектура, насколько нам известно, не была реализована в модели, так как в ней возникает трудная проблема, состоящая в том, что потоки импульсов из многих зон сходимости попадают на специфические зрительные клетки, представляющие поведенчески релевантные стимулы [10, 17, 60]. Предложено несколько вариантов решения этой проблемы под общим названием “гипотеза *временной метки*” (*temporal tagging*), описанная в обзоре [51]. Однако собственно *проблема временной метки* состоит в том, что механизмы, которые “метят” нейроны, весьма искусственны, и их существование в мозге пока не установлено [51].

Принцип центрального осциллятора. Существует четвертый подход к проблеме интеграции с помощью архитектуры, в которой решается проблема временной метки и некоторые другие проблемы динамического байндинга путем *глобальной синхронизации* корковых осцилляторов от одного ведущего центрального осциллятора [1, 9, 15, 31, 65]. По-видимому, этот подход является более реальным, более экспериментально обоснованным примирением иерархической и синхронизационной архитектур, пригодным не только для целей машинного распознавания образов, но и для лучшего понимания внимания и сознания [38]. Однако такое суждение далеко не очевидно, так как архитектура, лежащая в его основе, представляет скорее параллельный, синхронизационный, а вовсе не иерархический тип. Тем не менее ее потенциальная способность объяснить широкий спектр данных, включая эффект кодирования целых чисел, позволяет говорить о новом типе иерархической интеграции. Поясним это утверждение как теоретическими соображениями, так и новыми данными по изучению внимания.

Всякая серьезная попытка примирения иерархической и синхронизационной интеграции должна, естественно, объединять их достоинства и устранять недостатки. Главная трудность, на наш взгляд, здесь состоит в том, как преодолеть три указанных выше ограничения динамического байндинга, которые сохраняют силу и для глобальной синхронизации, и одновременно объяснить поразительные эффекты кодирования целых чисел и абстрактных категорий на уровне одиночных ней-

ронов без “нейрона-бабушки” на заключительном этапе интеграции. Для этого в отличие от осцилляторно-коннекционистского подхода (см. [62]) требуется построить новую иерархическую осцилляторную модель внимания, в которой существенным элементом должен быть не только обычный осциллятор на макроуровне, состоящий из многих нейронов, но и одиночный импульсный нейрон на микроуровне, способный кодировать числа и категории и одновременно быть элементом системы динамического байндинга. Эта задача с учетом многих данных о том, что импульсная активность одиночных нейронов весьма хаотична и несет мало информации о стимулах [47], представляется в настоящее время хотя и трудной, однако вполне разрешимой, если использовать закономерности связи микро- и макроуровней в процессах типа фазовых переходов физических систем [4] и применить их для моделирования процессов внимания и памяти ЦНС [31, 32].

Другая, более серьезная трудность, тесно связанная с первой, – решить остальные проблемы интеграции и внимания, важнейшие из которых таковы: на какие функциональные единицы действует внимание, каково при этом соотношение предвнимания и внимания, какова пространственно-временная структура нейронного кода, чем определяется емкость кратковременной памяти, как она связана с долговременной памятью и вниманием, существует ли в ЦНС упомянутый выше центральный осциллятор или, более общим образом, “центральный управитель”, и где он локализован, – и в общем потребуется учесть или объяснить почти все основные эффекты внимания. Задача трудная и, по-видимому, неразрешимая без использования следующего глобального принципа работы мозга.

Принцип доминанты А.А. Ухтомского. В кратком пересказе (см. [5, с. 36–150, 211–221]) он состоит в том, что 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) и тормозящая прочие центры [5, с. 55]. 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 [5, с. 217]. Следы прежних доминант длительно сохраняются в высших отделах нервной системы и при полном или частичном восстановлении первоначальных условий могут вспыхнуть вновь полностью или частично [5, с. 221]. “*Всякий интегральный образ, которым мы располагаем, является достаточным продуктом пережитой нами доминанты*” [5, с. 64]. “В высших этажах

и в коре полушарий принцип доминанты является физиологической основой акта внимания и предметного мышления” [5, с. 46].

Сила этого принципа была нами продемонстрирована на примере решения шести основных проблем внимания [3]. При этом было проведено подробное сопоставление двух основных конкурирующих архитектур интеграции – коннекционистско-иерархической и синхронизационно-доминантной. Теперь предстоит рассмотреть по существу те же самые проблемы, но в другой формулировке, а именно: как возможна одновременная интерпретация всех основных эффектов внимания с помощью единого системного механизма доминанты без специальной модификации или подстройки параметров модели под каждый эффект и в особенности эффект кодирования целых чисел. Только после этого, мы считаем, можно будет говорить о примирении иерархического и синхронизационного подходов в проблеме интеграции. Одновременно это будет попытка убедить теоретиков и “модельеров” внимания в преимуществах принципа доминанты А.А. Ухтомского перед коннекционистским принципом хеббовских ансамблей и хеббовской модификации синапсов. Двигаясь в этом направлении, мы предполагаем кратко описать наиболее важные экспериментальные данные в серии нескольких мини-обзоров основных эффектов внимания, открытых в нейронауках за последнее десятилетие, с тем чтобы показать абсолютную необходимость принципиально нового подхода к моделированию всех основных функций внимания, в особенности в условиях сильных помех и дистракторов.

Программа может показаться не бесспорной, поэтому, прежде чем ответить на возможные возражения против нее, необходимо заметить следующее. Кроме принципа доминанты А.А. Ухтомского наша программа существенно опирается на описанный выше принцип центрального осциллятора, который в свою очередь основывается на компараторной функции гиппокампа [3]. Это позволяет существенно расширить область устойчивости доминанты к внешним возмущениям, так что посторонний раздражитель при некоторых условиях может не только не отвлекать и ослаблять внимание, но даже его усиливать. Приведем два примера. Согласно третьему свойству доминанты “Величина влияния доминанты на текущую реакцию зависит от величины накопленного в ней возбуждения. Величина же возбуждения зависит от способности центра суммировать в себе возбуждение от последовательных раздражений. Для каждого прибора есть слишком частые или слишком сильные раздражения, при которых он не только не способен к положительному суммированию, но будет переходить уже к угнетению” [5, с. 76]. Это свойство, мы считаем, недавно было подтверждено на зрительной коре кошки, где был обнаружен эффект неспецифической стимуляции ретикуляр-

ной формации, приводящей к усилению синхронной активности корковых нейронов вместо ранее известной десинхронизации [37]. Нет оснований полагать, что у человека этот эффект отсутствует или не способствует усилению внимания. Другой неожиданный пример усиления внимания человека за счет специфических помех будет приведен в нашем мини-обзоре под названием эффект общего свойства.

Теперь ответим на известные критические замечания Л.С. Выготского [2, с. 80] о том, что, во-первых, “переход от законов доминанты, установленных на кошке и лягушке, к законам человеческого поведения, очевидно, нуждается в существенной поправке”. Во-вторых, “внимание как раз лишено... характерной черты доминанты, а именно способности усиливаться от всякого стороннего раздражителя” [2, с. 80]. И в-третьих, ставится под сомнение главное для нашей программы, что “физиологической основой этого акта (т. е. внимания – Ред.) является доминанта” [2, с. 80].

Первое замечание если и справедливо по отношению к доминанте, то не справедливо по отношению к нашей программе, основанной на сочетании принципа доминанты и принципа центрального осциллятора, а также на тщательном изучении эффектов внимания, в том числе у человека [3]. Второе замечание целиком снимается приведенной выше точной формулировкой третьего свойства доминанты. Несправедливость третьего замечания можно пояснить следующей точной аналогией. Почва является физиологической основой овощеводства, но этот факт мы не ставим под сомнение на том основании, что овощи лишены характерного свойства почвы поглощать влагу.

Другое замечание, прямо противоположное первому: почему в нашей программе практически не используются данные по физиологии внимания, которые, как заметил рецензент, “в целом согласуются с идеями автора и их усиливают”. Действительно, такие данные, и довольно многочисленные, существуют, особенно в работах российских авторов. Они были частично использованы в нашей основной работе [3] и в дальнейшем будут более широко привлекаться при обсуждении конкретных проблем внимания, например в связи с механизмами памяти и условных рефлексов. Однако пока речь идет о принципах интеграции сенсорной информации и о психофизических основах внимания, такие данные могут затемнить принципиальное отличие нашего подхода к вниманию от преобладающего пока подхода коннекционизма.

Еще одно возможное возражение против нашей программы состоит в том, что при обсуждении принципов интеграции не была учтена современная интенсивно развиваемая коннекционистская модель интеграции восходящих (bottom-up) и нисходящих нервных импульсов из префронтальной

ной коры (top-down) в процессах восприятия. Не упущен ли здесь самостоятельный общий принцип интеграции, могущий существенно повлиять на нашу программу? По-видимому, нет. Во-первых, среди нейрофизиологов и психофизиологов нет ясного понимания функций префронтальной коры и ее взаимодействия с другими структурами: в одном из последних обзоров [64] содержится описание и критика шести наиболее известных моделей функций префронтальной коры, ни одна из которых не удовлетворяет принятому там критерию адекватной модели, причем отсутствуют прямые доказательства причинной связи активности префронтальной коры и модулирующей активности в сенсорных областях мозга [18]. Во-вторых, до настоящего времени не известны ни место встречи, ни способ взаимодействия нисходящих и восходящих потоков импульсов, и к тому же мера специфичности/абстрактности у них совершенно различна [24]. И в-третьих, ни одна из существующих моделей не решает упомянутую выше *проблему временной метки* [51], т.е. все они далеки от нейронной реализации взаимодействия импульсных потоков. Более подробно эти проблемы будут обсуждены в нашей программе в их связи с другими проблемами внимания.

В заключение отметим, что задача каждого из мини-обзоров нашей программы будет примерно такая же, как и в настоящем обзоре: отыскать в текущей научной литературе обсуждение основных проблем внимания, вызывающих дискуссии и разногласия среди специалистов, кратко описать конкурирующие теории и основные эффекты, их подтверждающие, и, наконец, попытаться показать, что почти все наиболее значительные эффекты можно учесть или объяснить в рамках новой модели, являющейся небольшой модификацией и усовершенствованием нашей модели внимания [31]. Эту предполагаемую и уже частично описанную в работе [3] способность модели объяснить большой массив данных, который в подавляющем большинстве случаев не был известен к моменту ее первоначальной публикации, можно будет считать подтверждением необычной предсказательной силы и эффективности принципа доминанты А.А. Ухтомского и доминантной архитектуры интеграции в противоположность более распространенной пока иерархической архитектуре коннекционизма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борисюк Г.Н., Борисюк Р.М., Казанович Я.Б., Иваницкий Г.Р. Модели динамики нейронной активности при обработке информации мозгом – итоги “десятилетия” // Успехи физич. наук. 2002. Т. 172. №. 10. С. 1189–1214.
2. Выготский Л.С. Собрание сочинений. М.: Педагогика, 1982. Т. 1. 486 с.

3. *Игумен Феофан* (Крюков). Модель внимания и памяти, основанная на принципе доминанты и компараторной функции гиппокампа // Журн. высш. нерв. деят. 2004. Т. 54. № 1. С. 10–29.
4. *Крюков В.И., Борисюк Г.Н., Борисюк Р.М., Кириллов А.Б., Коваленко Е.И.* Метастабильные и неустойчивые состояния в мозге. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1986. 114 с.
5. *Ухтомский А.А.* Доминанта. Спб.: Питер, 2002. 448 с.
6. *Barlow H.B.* Single units and sensation: a neuron doctrine for perceptual psychology? // Perception. 1972. V. 1. P. 371–394.
7. *Bartels A., Zeki S.* The theory of multistage integration in the visual brain // Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 1998. V. 265. P. 2327–2332.
8. *Billock V.A., Tsou B.H.* What do catastrophic visual binding failures look like? // Trends Neurosci. 2004. V. 27. P. 84–89.
9. *Borisyuk R.M., Kazanovich Y.B.* Oscillatory neural network model of attention focus formation and control // Biosystems. 2003. V. 71. P. 29–38.
10. *Britten K.H.* Cortical neurophysiology. Attention is everywhere // Nature. 1996. V. 382. P. 497–498.
11. *Britten K.H., Newsome W.T., Shadlen M.N., Celebrini S., Movshon J.A.* A relationship between behavioral choice and the visual responses of neurons in macaque MT // Vis. Neurosci. 1996. V. 13. P. 87–100.
12. *Britten K.H., Shadlen M.N., Newsome W.T., Movshon J.A.* The analysis of visual motion: a comparison of neuronal and psychophysical performance // J. Neurosci. 1992. V. 12. P. 4745–4765.
13. *Cave K.R.* The FeatureGate model of visual selection // Psychol. Res. 1999. V. 62. P. 182–194.
14. *Cooney J.W., Gazzaniga M.S.* Neurological disorders and the structure of human consciousness // Trends Cogn. Sci. 2003 V. 7. P. 161–165.
15. *Corchs S., Deco G.* A neurodynamical model for selective visual attention using oscillators // Neural. Netw. 2001. V. 14. P. 981–990.
16. *Damasio A.R.* Time-locked multiregional retroactivation: a systems-level proposal for the neural substrates of recall and recognition // Cognition. 1989. V. 33. P. 25–62.
17. *Desimone R.* Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 1998. V. 353. P. 1245–1255.
18. *Driver J., Eimer M., Macaluso E., van Velzen J.* The neurobiology of human spatial attention: modulation, generation and integration // Functional Neuroimaging of Visual Cognition: Attention and Performance XX / Eds Kanwisher N., Duncan J. Oxford: Oxford Univ. Press, 2004. P. 267–299.
19. *Driver J., Spence C.* Multisensory perception: beyond modularity and convergence // Curr. Biol. 2000. V. 10. P. R731–R735.
20. *Eimer M.* Multisensory integration: how visual experience shapes spatial perception // Curr. Biol. 2004. V. 14. P. R115–R117.
21. *Eimer M., Van Velzen J.* Crossmodal links in spatial attention are mediated by supramodal control processes: evidence from event-related potentials // Psychophysiology. 2002. V. 39. P. 437–449.
22. *Fell J., Fernandez G., Klaver P., Elger C.E., Fries P.* Is synchronized neuronal gamma activity relevant for selective attention? // Brain Res. Brain Res. Rev. 2003. V. 42. P. 265–272.
23. *Freedman D.J., Riesenhuber M., Poggio T., Miller E.K.* Categorical representation of visual stimuli in the primate prefrontal cortex // Science. 2001. V. 291. P. 312–316.
24. *Giesbrecht B., Woldorff M.G., Song A.W., Mangun G.R.* Neural mechanisms of top-down control during spatial and feature attention // Neuroimage. 2003. V. 19. P. 496–512.
25. *Ghose G.M., Maunsell J.* Specialized representations in visual cortex: a role for binding? // Neuron. 1999. V. 24. P. 79–85.
26. *Gray C.M.* The temporal correlation hypothesis of visual feature integration: still alive and well // Neuron. 1999. V. 24. P. 31–47.
27. *Gray C.M., Konig P., Engel A.K., Singer W.* Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties // Nature. 1989. V. 338. P. 334–337.
28. *Hummel J.E.* Complementary solutions to the binding problem in vision: Implications for shape perception and object recognition // Visual Cogn. 2001. V. 8. P. 489–517.
29. *Hummel J.E., Biederman I.* Dynamic binding in a neural network for shape recognition // Psychol. Rev. 1992. V. 99. P. 480–517.
30. *Hummel J.E., Stankiewicz B.J.* An architecture for rapid, hierarchical structural description // Attention and Performance XVI: Information Integration in Perception and Communication / Eds Invi T., McClelland J. Cambridge, MA: MIT Press, 1996. P. 93–121.
31. *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.
32. *Kryukov V.I., Borisyuk G.N., Borisyuk R.M., Kirillov A.B., Kovalenko Ye. I.* 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: Manchester Univ. Press, 1990. P. 226–357.
33. *Lamme V.A., Spekreijse H.* Neuronal synchrony does not represent texture segregation // Nature. 1998. V. 396. P. 362–366.
34. *Malsburg C. von der.* Binding in models of perception and brain function // Curr. Opin. Neurobiol. 1995. V. 5. P. 520–526.
35. *Malsburg C. von der.* Synaptic plasticity as basis of brain organization // The Neural and Molecular Bases of Learning / Eds Changeux J.P., Konishi M. N. Y.: Wiley, 1987. P. 411–432.
36. *Malsburg C. von der, Schneider W.* A neural cocktail-party processor // Biol. Cybern. 1986. V. 54. P. 29–40.
37. *Munk M.H., Roelfsema P.R., Konig P., Engel A.K., Singer W.* Role of reticular activation in the modulation of in-

- tracortical synchronization // *Science*. 1996. V. 272. P. 271–274.
38. Newman J., Grace A.A. Binding across time: the selective gating of frontal and hippocampal systems modulating working memory and attentional states // *Conscious. Cogn.* 1999. V. 8. P. 196–212.
 39. Niebur E., Hsiao S.S., Johnson K.O. Synchrony: a neuronal mechanism for attentional selection? // *Curr. Opin. Neurobiol.* 2002. V. 12. P. 190–194.
 40. Nieder A., Freedman D.J., Miller E.K. Representation of the quantity of visual items in the primate prefrontal cortex // *Science*. 2002. V. 297. P. 1708–1711.
 41. O'Keefe J. Place units in the hippocampus of the freely moving rat // *Exp. Neurol.* 1976. V. 51. P. 78–109.
 42. Perrett D.I., Hietanen J.K., Oram M.W., Benson P.J. Organization and functions of cells responsive to faces in the temporal cortex // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 1992. V. 335. P. 23–30.
 43. Riesenhuber M., Poggio T. Are cortical models really bound by the “binding problem”? // *Neuron*. 1999. V. 24. P. 87–93.
 44. Riesenhuber M., Poggio T. Hierarchical models of object recognition in cortex // *Nat. Neurosci.* 1999. V. 2. P. 1019–1025.
 45. Roskies A.L. The binding problem // *Neuron*. 1999. V. 24. P. 7–9.
 46. Shadlen M.N., Movshon J.A. Synchrony unbound: a critical evaluation of the temporal binding hypothesis // *Neuron*. 1999. V. 24. P. 67–77.
 47. Shadlen M.N., Newsome W.T. Noise, neural codes and cortical organization // *Curr. Opin. Neurobiol.* 1994. V. 4. P. 569–579.
 48. Singer W. Neuronal synchrony: a versatile code for the definition of relations? // *Neuron*. 1999. V. 24. P. 49–65.
 49. Stringer S.M., Rolls E.T. Invariant object recognition in the visual system with novel views of 3D objects // *Neural. Comput.* 2002. V. 14. P. 2585–2596.
 50. Stryker M.P. Is grandmother an oscillation? // *Nature*. 1989. V. 339. P. 297–298.
 51. Suder K., Worgotter F. The control of low-level information flow in the visual system // *Rev. Neurosci.* 2000. V. 11. P. 127–146.
 52. Tallon-Baudry C., Bertrand O. Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation // *Trends Cogn. Sci.* 1999. V. 3. P. 151–162.
 53. Tanaka K. Inferotemporal cortex and object vision // *Ann. Rev. Neurosci.* 1996. V. 19. P. 109–139.
 54. Tarr M.J. News on views: pandemonium revisited // *Nat. Neurosci.* 1999. V. 2. P. 932–935.
 55. Taube J.S., Goodridge J.P., Golob E.J., Dudchenko P.A., Stackman R.W. Processing the head direction cell signal: a review and commentary // *Brain Res. Bull.* 1996. V. 40. P. 477–484.
 56. Taube J.S., Muller R.U., Ranck J.B.Jr. Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. II. Effects of environmental manipulations // *J. Neurosci.* 1990. V. 10. P. 436–447.
 57. Tovee M.J., Rolls E.T. Oscillatory activity is not evident in the primate visual cortex with static stimuli // *Neuroreport*. 1992. V. 3. P. 369–372.
 58. Treisman A. Solutions to the binding problem: progress through controversy and convergence // *Neuron*. 1999. V. 24. P. 105–110.
 59. Tsotsos J.K., Culhane S. M., Cutz F. From foundational principles to a hierarchical selection circuit for attention // *Visual Attention and Cortical Circuits* / Eds Braun J., Koch C., Davis J.L. Cambridge MA: MIT Press, 2001. P. 285–306.
 60. Ungerleider L.G. Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory // *Science*. 1995. V. 270. P. 769–775.
 61. Usher M., Donnelly N. Visual synchrony affects binding and segmentation in perception // *Nature*. 1998. V. 394. P. 179–182.
 62. Usher M., Niebur E. Modeling the temporal dynamics of IT neurons in visual search: A mechanism for top-down selective attention // *J. Cogn. Neurosci.* 1996. V. 8. P. 311–327.
 63. Watt R.J., Phillips W.A. The function of dynamic grouping in vision // *Trends Cogn. Sci.* 2000. V. 4. P. 447–454.
 64. Wood J.N., Grafman J. Human prefrontal cortex: processing and representational perspectives // *Nat. Rev. Neurosci.* 2003. V. 4. P. 139–147.
 65. Wu Z., Guo A. Selective visual attention in a neurocomputational model of phase oscillators // *Biol. Cybern.* 1999. V. 80. P. 205–214.
 66. Young M.P., Tanaka K., Yamane S. On oscillating neuronal responses in the visual cortex of the monkey // *J. Neurophysiol.* 1992. V. 67. P. 1464–1474.
 67. Young M.P., Yamane S. Sparse population coding of faces in the inferotemporal cortex // *Science*. 1992. V. 256. P. 1327–1331.