
ОБЗОРЫ, ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 612. 822

НЕЙРОДАРВИНИЗМ: МОДЕЛИРОВАНИЕ ОТБОРА НЕЙРОННЫХ ГРУПП

© 2005 г. Е. Н. Соколов, Н. И. Незлина

*Кафедра психофизиологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва,
e-mail: ensok@mail.ru*

Поступила в редакцию 02.07.2004 г.

Принята в печать 04.10.2004 г.

Концепция нейродарвинизма рассматривается в рамках моделирования “естественного” и “искусственного” отбора нейронов, синапсов и нейронных групп, которые являются основой целенаправленного поведения. “Естественный отбор” основан на функционировании подвижных, построенных из нейроноподобных элементов устройств, которые адаптируются к реальной среде. “Искусственный отбор” нейронов реализуется в компьютерной модели “нейроинтеллекта”, оперирующего в виртуальной среде. Сравнение моделей указывает на целесообразность интеграции этих подходов.

Ключевые слова: нейродарвинизм, машинная психология, нейроинтеллект, векторное кодирование, гностические единицы.

Neurodarwinism: Models of Selection of Neuronal Groups

E. N. Sokolov, N. I. Nezlina

*Department of Psychophysiology, Lomonosov State University,
Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow,
e-mail: ensok@mail.ru*

Concept of neurodarwinism is regarded in the context of simulation of the “natural” and “artificial” selection of neurons, synapses and neuronal groups. “Natural” selection of neurons is based on mobile devices built of neuron-like elements. These devices should be capable for adaptation to real surrounding. “Artificial” selection of neurons is performed using computerized “neurointelligence” model operating in a virtual environment. Comparison of the models suggests the advantage of the integration of these approaches.

Key words: neurodarwinism, machine psychology, neurointelligence, vector coding, gnostic elements.

Термин “нейродарвинизм” (селекция нейронных групп) был введен Дж. Эдельманом [22] с целью объяснить ход онтогенетического развития нервной системы, опираясь на принципы естественного отбора Ч. Дарвина [20]. Механизмы филогенетической эволюции и индивидуального развития различны: первый основан на отборе геномов, а второй – на отборе вариантов экспрессии генов индивидуального генома; однако их объединяет общий принцип – борьба за существование. В эволюции это борьба за жизненно важные ресурсы: выживают особи, генетический аппарат которых обеспечивает эффективную адаптацию к окружающей среде. В онтогенетическом развитии функцию особи выполняет нейрон, создавая такую комбинацию экспрессированных генов, которая обеспечивает его выживание и способствует выживанию особи [1].

Отбор нейронов в индивидуальном развитии – это конкуренция за источники кислорода, глюкозы и других веществ, недостаток которых ведет к гибели нейронов в форме некроза или апоптоза (программируемой смерти клетки). Гибель нейронов компенсируется у развивающегося и взрослого организма формированием новых нейронов из резерва недифференцированных стволовых клеток [27, 36, 40]. Конкуренция между нейронами начинается с конкуренции синапсов, поддержание которых требует прежде всего наличия факторов роста (нейротрофинов) [9]. Поэтому уже в раннем онтогенезе борьба за трофические факторы определяет путь индивидуального развития. Выделение трофических факторов целевой клеткой и их ретроградный транспорт от аксонной терминали к ядру пресинаптической клетки определяет антероградный транспорт синтезированных в теле нейрона белков к пресинаптическому участку. Синтез

нейротрофинов зависит от сигналов, поступающих из внешней среды. Следовательно, нейротрофины определяют судьбу синапсов в зависимости от условий внешней стимуляции. Разнообразная (“обогащенная”) внешняя среда увеличивает вероятность сохранения синапсов, тогда как депривация (лишение организма определенного вида внешних воздействий) ведет к редукции соответствующих синапсов. Судьба синапсов определяет поступление к телу клетки количества нейротрофинов, достаточного для поддержания функций нейрона.

“Молчащие” синапсы таламических аксонов на нейронах новой коры под влиянием мозгового нейротрофического фактора (BDNF) становятся активными. Механизм превращения “молчащих” синапсов, которые содержат только NMDA-рецепторы, в активные заключается в том, что под влиянием BDNF экспрессируются AMPA-рецепторы и синапсы становятся проводящими. В онтогенезе при таком превращении “молчащих” синапсов в активные общее число синапсов не изменяется, но число активных увеличивается. В критический период развития происходит экспрессия мозгового фактора роста и его рецептора – белка TrkB [29]. Формирование нейронов долговременной памяти связано с подключением генома. Продукты экспрессии непосредственно ранних генов служат факторами транскрипции структурных генов, которые и определяют долговременные изменения нейрона [2].

Дефицит нейротрофических факторов в теле нейрона служит “спусковым крючком” к программируемому самоубийству нейрона – апоптозу, связанному с фрагментацией ядерной ДНК. Достаточное количество нейротрофических факторов, напротив, блокирует апоптоз и стимулирует дифференциацию стволовых клеток в нейроны, олигодендроциты и астроциты. В процессе онтогенеза реализуется генетическая программа гибели клеток. Такая программируемая смерть клетки, происходящая в определенный момент развития, является частным случаем апоптоза, который детерминирован генетически. Характерной особенностью апоптоза является расщепление ДНК на фрагменты, содержащие 150–200 нуклеотидных пар или кратные им. Такая фрагментация ДНК объясняется тем, что разрезы проходят на межнуклеосомных участках. Другими словами, длина фрагментов ДНК определяется числом входящих в них нуклеосом. В нейронах апоптоз запускается дефицитом факторов роста, а также избытком глутамата и дофамина [7].

Важнейшая роль нейротрофических факторов в отборе нервных клеток при взаимодействии организма с внешней средой оправдывает применение термина “нейродарвинизм” к процессу онтогенетического развития нервной системы.

П.В. Симонов [11] обращает внимание на связь отбора нейронных групп – нейродарвинизма – с принципом доминанты, обладающей свойством “притягивать” даже слабые возбуждения разных модальностей. Это достигается повышением возбудимости нейронов в фокусе доминанты, которая, таким образом, реализует процедуру отбора, формируя нейронные группы.

А.М. Иваницкий [4], анализируя принцип нейродарвинизма, подчеркивает три этапа отбора клеточных групп, выделенные Эдельманом: селекция высокоспециализированных групп в раннем онтогенезе, вторичный отбор нейронных групп благодаря личному опыту в результате повышения эффективности синаптических связей и формирование “повторных входов”, в результате чего достигается интеграция текущего состояния со следами долговременной памяти.

Наличие огромного числа нейронов и синаптических связей затрудняет исследование и описание процесса отбора нейронных групп в ходе онтогенетического развития. Поэтому возникает необходимость создания моделей этого процесса. Здесь можно выделить два направления: модель “естественного” и модель “искусственного” отбора. Первое предполагает создание механического устройства, изменяющего эффективность (веса) синапсов и число активных нейронов в результате взаимодействия с внешней средой. Модель “искусственного” отбора синапсов и нейронов основана на компьютерной имитации когнитивных и исполнительных механизмов. Это достигается путем произвольного на первом этапе введения нейронов, связанных между собой синапсами. Результаты такого введения синапсов и набора нейронов затем сопоставляются с реакциями реальных синапсов и нейронов в эксперименте. Затем осуществляется “искусственный” отбор эффективности (весов) синапсов и уточняется состав нейронов. Далее следует новый цикл введения нейронов и синапсов и сравнения этих элементов модели с реакциями реальных нейронов. Таким образом, если в модели “естественного” отбора критерием адекватности настройки служит эффективность взаимодействия механического устройства с внешней средой, то в модели “искусственного” отбора критерием служит степень приближения реакций модели к реакциям реальных нейронов на идентичные воздействия.

1. “МАШИННАЯ ПСИХОЛОГИЯ” КАК МОДЕЛЬ НЕЙРОДАРВИНИЗМА

Исследование отбора нейронов в процессе развития опирается прежде всего на молекулярную биологию. Именно успехи в этой области определяют понимание механизмов отбора нейронов, основанного на противоположности двух процессов: нейрогенеза и апоптоза. При этом возникает необ-

ходимость перехода от молекулярного к поведенческому уровню: восприятию поступающих сигналов и выработке условных рефлексов.

Учитывая огромное число нейронов, интеграция молекулярного уровня и поведенческих категорий вырастает в сложнейшую задачу. Дж. Эдельман предложил оригинальный путь решения этой задачи, введя новое научное направление – “машинную психологию” – термин, введенный для описания процесса “обучения” в технических устройствах по аналогии с описанием поведения [35]. “Машинная психология” предполагает создание автономных систем, построенных из нейроподобных элементов в соответствии с основными принципами деятельности нервной системы позвоночных. Действуя в соответствии с сигналами, получаемыми от искусственных анализаторов, такое автономно передвигающееся устройство перестраивает связи между нейроноподобными элементами своего “мозга” в соответствии с расположением и свойствами объектов в окружающей его среде, обеспечивая адекватные реакции. Модель накапливает опыт, взаимодействуя с реальными объектами при отсутствии заранее заложенной программы и без “учителя”, корректирующего процесс обучения. Механические модели Дж. Эдельмана основаны на разработанной им теории селекции нейронных групп, согласно которой основным механизмом обучения является изменение эффективности синаптических контактов нейроноподобных элементов модели [23]. Дж. Эдельманом с сотрудниками был создан целый ряд таких аппаратов со все более совершенной структурой; серия этих устройств получила наименование “Дарвин”.

Дарвин I и Дарвин II [38] состояли из подвижного основания и нейроноподобной сети, воплощенной в компьютере. Дарвин II не был моделью какой-либо реальной нервной системы; он демонстрировал возможность обучения без заранее составленной программы и подсказок, воспроизводя процесс, который происходит в эволюции, – формирование категорий на основе обработки информации по принципу “снизу вверх”. Так, его “зрительная система” могла обнаруживать движущиеся предметы и использовать “механизм внимания” при действии сложных стимулов. Он мог также воздействовать на окружающие объекты и получать от них сигналы обратной связи для реализации обучения.

Более поздний вариант модели – Дарвин IV [24] был также построен на принципе отбора нейронных групп. Его “мозг” включал зрительную и моторную области, а также систему “подкрепления”, состоящую из измерителя электропроводности поверхности объектов, с которыми устройство вступало в контакт. Ассоциация цвета объекта с величиной электропроводности позволяла модели

осуществлять поведенческие реакции в отношении цветных объектов.

Дарвин V [18] был сконструирован для категоризации зрительных стимулов на основе нейроноподобных элементов зрительной коры. Эти элементы в ходе взаимодействия с внешней средой приобретали свойства селективности и инвариантности. Модель нервной системы состояла из четырех блоков: зрительной системы, включающей подкорковый и корковый уровни; вкусовой системы, измеряющей электропроводность объектов; набора мотонейронов, управляющих поведением, и диффузной восходящей системы, производящей оценку качества объекта (положительный или отрицательный). Зрительная кора состояла из топографической карты простых признаков и связанной с ней картой исходно неселективных нейронов высшего порядка. Сначала отсутствие селективных нейронов высшего порядка позволяло модели реагировать только на простые признаки – положительные или отрицательные (положительная или аверсивная реакция определялась “вкусовой” системой по значению электропроводности поверхности объекта). По мере взаимодействия с внешней средой нейроны высшего порядка приобретали селективность, и модель реагировала в соответствии с комбинацией зрительных признаков. Это происходило при участии диффузной “оценивающей” системы за счет укрепления связей между “зрительными нейронами высшего порядка” и “мотонейронами”. Таким образом, формирование избирательности “нейронов высшего порядка” определялось взаимодействием модели с внешней средой и при этом объекты, встречающиеся более часто, вызывали более сильные реакции [42].

Дарвин VII [35] – наиболее совершенная версия этих механических моделей. Основными “дистантными рецепторами” его служат видеокамера и два микрофона, связанные по радио со стационарной компьютерной станцией. На одну руку “схвате” расположен измеритель электрического сопротивления объекта, что является аналогом органа вкуса. Низкая электропроводность соответствует отрицательной вкусовой оценке и вызывает аверсивную реакцию (отход от объекта), а высокая электропроводность – положительную и приближение к объекту. Это соответствует системе положительного и отрицательного подкрепления при выработке условного рефлекса.

“Мозг” Дарвина VII включает 18 аналогов нейронных полей и состоит из 19556 нейронов, соединенных при помощи около 450000 синаптических контактов. Видеокамера создает изображение на сетчатке, с которой оно по принципу ретинотопической проекции передается на первичную проекцию зрительной коры. Аналог зрительной коры этой модели состоит из нейроподобных детекторов кругов, а также линий горизонтальной и вер-

тикальной ориентации. Эти детекторы ориентации линий связаны пластичными синапсами с аналогами нейронов нижневисочной коры, преобразующими ретинотопические сигналы детекторов кругов и линий в карту пространственного представления внешних объектов – раскрашенных кубов. Так при помощи пластичных синапсов создается уже не ретинотопическое, а “объективное” отображение пространства на аналоге нижневисочной коры. Эта нижневисочная кора составляет основу зрительной перцептивной категоризации объектов окружающей среды (кубов с нанесенными на них белыми кругами, вертикальными и горизонтальными полосами).

“Мозг” Дарвина VII работает циклами по 200 мс. На протяжении каждого цикла происходит пересчет эффективности (весов) пластичных синапсов, учитываются конкурентные отношения между нейронами и вырабатываются моторные команды. Модель реализует две формы обучения: перцептивную категоризацию, основанную на пластичности когнитивных нейронов, и выработку условных рефлексов, определяемую пластичностью моторной системы при действии “вкусового” подкрепления. Перцептивная категоризация, реализуемая нижневисочной корой, основана на ретинотопически организованных детекторах анализа в первичной зрительной коре: детекторов кругов, детекторов вертикальных линий и детекторов горизонтальных линий. Эти детекторы связаны пластичными синапсами с нейронами нижневисочной коры. При попадании в поле зрения видеокамеры куба с нанесенными на его поверхность кругами детекторы кругов активируются и увеличивают веса пластичных синапсов на нейронах нижневисочной коры прямо пропорционально числу спайков, возникших в нейронах аналога зрительной коры. При движении Дарвина VII относительно кубов в нижневисочной коре формируются три группы конкурирующих между собой нейронов, селективных по отношению к кругам, горизонтальным и вертикальным линиям. Эти нейроны рассеяны по всему зрительному полю в соответствии с частотой появления там внешних стимулов. При встрече модели с определенным объектом в нижневисочной коре происходит его перцептивная категоризация, инвариантная в отношении размера, положения и ориентации объекта.

Инвариантность категоризации возникает уже при первых применениях стимула и совершенствуется далее в результате образования связей между элементами модели первичной зрительной коры и нейронами модели нижневисочной коры. Дарвин VII обладает индивидуально приобретенным опытом, зависящим от числа встреч с разными объектами. Частота применения стимула положительно коррелирует с числом элементов нижневисочной коры, отвечающих на соответствующий стимул. Увеличение размера нейронных групп характери-

зовалось конкурентностью. Увеличение одной группы могло происходить за счет уменьшения другой. В ходе последующих опытов наблюдалась стабилизация размеров нейронных групп. Категоризация оставалась точной даже тогда, когда участвовал всего 1% нейронов модели нижневисочной коры.

Дарвин VII в ходе выработки условных рефлексов ассоциировал “пятнистый куб” с отрицательным вкусом (низкой электропроводностью), “полосатый куб” с положительным вкусом (высокой электропроводностью) за 6–10 сочетаний, достигая уровня 70–90% правильных ответов. Эта модель характеризуется переходом от топографического представления среды в зрительной модели к не топографическому (категориальному) отображению в модели нижневисочной коры. В нем непрерывный сенсорный вход реализуется параллельно и коррелированно с организацией движений. Наконец, его механизм конкурентной категоризации вносит вклад в отбор поведенческих актов. Таким образом, Дарвин VII обладает двумя формами обучения. С одной стороны, он формирует инвариантную перцептивную категоризацию объектов независимо от их вкусовых характеристик. С другой стороны, он осуществляет условно-рефлекторные реакции, зависящие как от перцептивной категоризации (кругов и полос) объектов, так и от вкусовых характеристик, определяемых электропроводностью их поверхности.

Пластичные связи между нейронами подвергались двум типам модификации: зависимых от подкрепления и от подкрепления не зависимых. Изменения связей между нейронами могли происходить на пре- и постсинаптическом уровне. Дарвин VII воспроизводил две стадии пластичности: ранний критический период онтогенеза и пластичность взрослого организма. Нейроны модели нижневисочной коры сначала отвечали на зрительные стимулы слабыми диффузными реакциями, однако уже после пяти применений стимула их ответы становились четкими. Высокий уровень дискриминации зрительных объектов образует основу зрительной категоризации. Категоризация зрительных объектов Дарвина VII характеризуется инвариантностью в отношении их положения, поворота и размера. Инвариантность достигается непрерывным вводом информации, приводящему к конкуренции нейронных групп.

В пластичные свойства синапсов модели введено постепенное ослабление со временем их синаптических весов, обеспечивающее “забывание” усвоенных прежде знаний. Это позволяет устройству “переучиваться” при изменении расположения объектов во внешней среде. Несколько копий Дарвина VII, обучающихся и успешно действующих в одной и той же обстановке, обнаруживали различные варианты весов своих синаптических связей.

Такая вариативность синаптических контактов у разных копий модели совпадает с вариативностью поведения животных, достигающих конечной цели разными способами.

Предложенный Дж. Эдельманом алгоритм категоризации на уровне отдельных нейронов модели нижневисочной коры получил подтверждение при микроэлектродной хронической регистрации активности нейронов средневисочной коры человека [34]. Данные, полученные на человеке, были подтверждены в опытах на обезьянах, в гиппокампе которых были обнаружены “категориальные нейроны”, отвечающие на стимулы одной группы (например, на дома) и не реагирующие на объекты, относящиеся к другим категориям [28]. Открытие категориальных нейронов имеет важное теоретическое значение. Дело в том, что процесс категоризации обычно связывается с использованием словесного обозначения. Однако можно допустить, что словесное обозначение является вторичным эффектом. Ему предшествует перцептивная категоризация. Возникает вопрос: каков механизм такой перцептивной категоризации? Можно предположить, что перцептивная категоризация осуществляется специфическими нейронами, отвечающими одинаково на все стимулы, принадлежащие к определенной категории, но не реагирующие на экземпляры других категорий.

Является ли “машинная психология” единственным возможным методом моделирования селекций нейронных групп? Можно ли обойтись при подборе нейроподобных элементов без реальной внешней среды, ограничиваясь ее виртуальной копией?

2. “НЕЙРОИНТЕЛЛЕКТ” КАК МОДЕЛЬ НЕЙРОДАРВИНИЗМА

Прогресс эволюционной теории Ч. Дарвина во многом был определен результатами искусственного отбора животных, явившегося лабораторной проверкой принципов естественного отбора. По аналогии с искусственной селекцией животных можно назвать “искусственным” отбор синапсов и нейронов при моделировании нейродарвинизма – селекции нейронных групп. В этом случае модель действует не в реальной, а в виртуальной среде, генерируемой компьютером. Таким образом, компьютерная модель нервной сети дополняется компьютерной моделью внешней среды. Термин “нейроинтеллект” был введен для обозначения когнитивных и исполнительных операций модели, построенной из нейроподобных элементов так, что вся модель как целое воспроизводила психофизические и поведенческие реакции, а характеристики нейроподобных элементов модели, возможно, более близко соответствовали функциям реальных нейронов [14, 17]. В случае, если модель не соответствовала реальной нейронной сети, осу-

ществляли замену синаптических контактов или состава нейронов. Такая искусственная выбраковка нейронов имитировала апоптоз, а введение в модель новых нейронов служило средством воспроизводить нейрогенез взрослого организма. Критерием эффективности “искусственного отбора” синапсов и нейронов модели служит степень близости их реакций реакциям реальных нейронов на тождественные воздействия. Сопоставление “психофизических” и “поведенческих” реакций модели как целого с психофизическими характеристиками человека дополняется сравнением ответов нейронов модели с реакциями реальных нейронов. Непрерывное сопоставление модели с работой реальной нейронной сети позволяет вести “искусственный отбор” синапсов и нейронов модели. В более общем плане это означает проверку действий модели в виртуальной среде – модели внешней среды, созданной компьютером.

Итак, в качестве модели искусственного отбора нейронных групп предлагается “нейроинтеллект”, представленный компьютерной реализацией системы из нейроподобных элементов. В основе понятия “нейроинтеллект” лежит принцип векторного кодирования информации в нейронных сетях [13].

Примером такой модели служит векторное кодирование яркости ахроматического (черно-белого) стимула. На входе модели стоят квазифоторецепторы (аналоги палочек сетчатки), осуществляющие логарифмическое преобразование света (закон Вебера – Фехнера [19]). Далее сигналы от фоторецепторов параллельно поступают на два нейрона: яркостный и темновой [32]. В яркостном нейроне возбуждение с ростом интенсивности увеличивается по закону синуса. В темновом нейроне, максимально возбужденном в темноте, активность с ростом интенсивности света убывает по закону косинуса. Таким образом, возбуждение “рецептора” (скаляр) преобразуется в комбинацию возбуждения яркостного и темнового нейронов – вектор возбуждения с компонентами, равными синусу и косинусу от величины реакции фоторецептора.

Вектор возбуждения, кодирующий интенсивность с компонентами, равными синусу и косинусу, характеризуется при всех изменениях интенсивности постоянной длиной. Сигналы яркостного и темнового нейрона через непластичные синапсы поступают на селективные детекторы интенсивности. Каждый детектор интенсивности характеризуется двумя разными по силе (весу) синапсами. Комбинация весов синапсов каждого детектора интенсивности образует его вектор синаптических связей. Веса синаптических связей каждого детектора также равны синусу и косинусу соответственно. Это означает, что векторы синаптических связей у всех детекторов по длине одинаковы.

При действии света вектор возбуждения, образованный возбуждениями яркостного и темнового нейронов, поступает на все детекторы интенсивности. В каждом синапсе детектора модели компонент вектора возбуждения умножается на вес синапса, образуя моносинаптический возбуждающий потенциал (мВПСП). Два мВПСП данного детектора суммируются, образуя сложный ВПСП, амплитуда которого определяет частоту спайков данного детектора. Таким образом, яркость стимула преобразуется в частоту спайковых разрядов “селективных детекторов интенсивности”. Однако не все детекторы возбуждаются одинаково. Амплитуда сложного ВПСП, равная сумме попарных произведений компонентов вектора возбуждения и компонентов вектора весов синаптических связей, представляет собой скалярное произведение вектора пресинаптического возбуждения на вектор постсинаптических весов. Скалярное произведение по определению равно длине одного вектора, умноженной на длину другого и на косинус угла между ними. Но все векторы возбуждения и векторы весов синаптических связей по длине одинаковы. Это значит, что скалярное произведение зависит только от косинуса угла, разделяющего вектор возбуждения и вектор весов синаптических связей. Поэтому на данную интенсивность стимула максимально ответит тот детектор, вектор весов синаптических связей которого совпадет по направлению с действующим вектором возбуждения. В этом случае угол между векторами равен нулю, а косинус – единице [17].

Введение векторных представлений в кодирование интенсивности света и весов синаптических связей детекторов модели позволяет обосновать трансформацию логарифмической характеристики фоторецептора в селективное возбуждение определенного детектора интенсивности. Сравнение “нейроинтеллекта” как модели кодирования яркости с психофизикой и реакциями реальных нейронов демонстрирует их совпадение. В общей форме это означает, что модель достаточно точно описывает реальный процесс кодирования интенсивности света. Световой стимул, действуя через фоторецепторы, вызывает в ансамбле, включающем яркостные и темновые нейроны-преддетекторы, специфическую комбинацию возбуждений. Преддетекторы представляют собой нейроны, стоящие между рецепторами и селективными детекторами. Возбуждения отдельных нейронов-преддетекторов образуют компоненты реального вектора возбуждения. Таким образом, внешний стимул в нейронной сети представлен не одиночным возбуждением (скаляром), а вектором. Дальнейшие преобразования в нейронных сетях определяются векторными операциями. Особенностью векторов возбуждения, создаваемых стимуляцией ансамбля преддетекторов, является то, что они равны по своей длине – сумма квадратов их координат равна константе,

как это было показано при кодировании яркости. Если векторы возбуждений, вызываемые в данном ансамбле разными стимулами, равны по длине, то в результате формально все множество стимулов, действующих на данный ансамбль нейронов, отображается на участок окружности [30].

Подтверждением адекватности векторного кодирования интенсивности света служат:

- наличие в зрительной коре животных (кролик) нейронов (детекторов интенсивности), селективно реагирующих на определенную интенсивность стимула [10];
- наличие в латеральном коленчатом теле (ЛКТ) двух типов нейронов, один из которых при действии света градуально увеличивает свою активность, а другой снижает фоновую частоту спайков [32];
- близкое совпадение характеристик возбуждений градуальных нейронов ЛКТ с функциями синуса и косинуса угла первой четверти, что соответствует постоянной длине радиуса – вектора [30];
- результаты многомерного шкалирования субъективных оценок различий стимулов по интенсивности, выявившие отображение интенсивности на участок окружности при помощи двух факторов, которые совпадают с характеристиками градуальных нейронов ЛКТ [31].

Основываясь на векторной модели представления информации в нейронных сетях, можно начать вводить новые нейроны и устанавливать между ними синапсы. Предлагается несколько типов нейронов: “преддетекторы”, “селективные детекторы”, “гностические нейроны”, “командные нейроны”, “модуляторные нейроны”, “премоторные”, “моторные”, “измерители различий” и два типа синапсов – “непластичные” и “пластичные”. При этом часть пластичных синапсов может трансформироваться в непластичные, имитируя долговременную память.

Определенная комбинация этих нейронов образует концептуальную рефлекторную дугу [41]. Сигналы рецепторов через непластичные синапсы поступают на преддетекторы, комбинация реакций которых образует вектор возбуждения. Вектор возбуждения преддетекторов поступает через непластичные векторы синаптических связей на селективные детекторы. Максимальное возбуждение одного из детекторов специфицирует стимул на входе. Выходы селективных детекторов через пластичные синапсы поступают на командные нейроны, формируя под влиянием подкрепления пластичный вектор синаптических связей, равный вектору возбуждения условного раздражителя. Так командный нейрон становится селективно настроенным на условный раздражитель, становится его “функциональным детектором”. Комбинации возбуждений селективных детекторов, достигая нейронов долговременной памяти, формируют в

ней гностические нейроны, частным случаем которых являются категориальные нейроны [28].

Внешние реакции модели в виде безусловных и условных реакций реализуются командными нейронами посредством премоторных нейронов, комбинация их возбуждений образует управляющий вектор, воздействующий на популяцию мотонейронов, которая и определяет двигательный паттерн. Отдельный канал обработки информации представлен фазическими “нейронами различия”, вычисляющими разности между векторами возбуждения преддетекторов при замене одного стимула другим.

В качестве конкретного примера модели более сложного восприятия можно рассмотреть трихроматическое цветовое зрение. Современные данные показывают, что цветовое восприятие связано с областью $V4$, разрушение или функциональное выключение которой ведет к ахроматопсии – невозможности воспринимать цвета при сохранности ахроматического зрения, когда все предметы кажутся серыми [43, 44].

Преобразование внешнего стимула в цветовое восприятие можно представить в виде модели, образованной из нейроноподобных элементов. На уровне сетчатки функционируют три типа колбочек: L – реагируют на излучение в длинноволновой (красной) части спектра, M – в средней (зеленой) и S – в коротковолновой (синей). Однако далее, включая ЛКТ, функционируют уже четыре канала, представляющие цветовые преддетекторы, образованные комбинацией вкладов колбочек. Этими преддетекторами являются четыре типа нейронов – красно-зеленых, сине-желтых, яркостных и темновых. Векторы возбуждения, образованные реакциями этих преддетекторов, равны по длине, в результате чего разные оттенки цвета в модели представлены точками, лежащими на сферической поверхности в четырехмерном пространстве. Каждой точке соответствует “локальный детектор цвета”. Возбуждения четырех преддетекторов образуют декартовы координаты векторов возбуждения. Сферические координаты цветовых точек (три угла цветовой гиперболы) соответствуют цветовому тону, “светлоте” и насыщенности. Вектор возбуждения преддетекторов специфицирует цветовой стимул на входе: определенному цвету стимула ставится в соответствие определенный вектор возбуждения, компоненты которого совпадают с реальными цветокодирующими нейронами ЛКТ [31].

Цветоселективность детекторов цвета достигается по тому же принципу, что и в детекторах интенсивности. Каждый детектор цвета характеризуется специфическим вектором весов синаптических связей. Но если при кодировании яркости эти векторы имели два компонента (для поступления по ним сигналов от яркостных и темновых пред-

детекторов), то в модели цветового зрения вектор синаптических связей имеет четыре синапса (для приема сигналов от красно-зеленых, сине-желтых, яркостных и темновых преддетекторов). При действии цветового стимула избирательно активируется тот детектор цвета модели, вектор весов синаптических связей которого совпадает с действующим вектором возбуждения.

Различие между стимулами в модели нейронных сетей вычисляется как абсолютная величина разности их векторов возбуждения. Это вычисление различий цветов в модели реализуется в специфических нейронах различия сетчатки, разряд которых определяется различием векторов возбуждения сменяющих друг друга цветовых стимулов. В модели нейроны различия представлены параллельно каждому преддетектору, отвечая фазической реакцией при изменении уровня его возбуждения. При увеличении возбуждения преддетектора срабатывает “on”-нейрон, а при уменьшении возбуждения реагирует “off”-нейрон. Сигналы “on”- и “off”-нейронов суммируются и поступают на детекторы цвета, образуя в них ранний спайковый разряд, который определяет различие между векторами возбуждения сменяемых стимулов. За сигналом различия в детекторе цвета следует тормозная пауза, возникающая в результате активации латеральных тормозных связей между детекторами модели. Далее на детекторы модели поступают сигналы от “градуальных преддетекторов”, которые определяют устойчивые цветоселективные реакции детекторов. Таким образом, тонические реакции преддетекторов лежат в основе селективных реакций детекторов. Фазический разряд детекторов зависит от нейронов различия, он равен абсолютной величине разности векторов возбуждения преддетекторов и служит мерой различия при замене одного стимула другим.

Справедливость этих утверждений по отношению к реальным нейронам проверяется в эксперименте при внезапной смене одного цвета другим [10]. В этом случае в нейронах зрительной коры кролика возникает ранний (40–90 мс) спайковый разряд. Число спайков в этом раннем разряде тем больше, чем больше величина цветового различия.

Адекватность векторной модели доказывается высокой положительной корреляцией реальных нейронных разрядов, зарегистрированных в эксперименте, и абсолютных величин векторных разностей, полученных из модели. Собрав экспериментально матрицу величин спайковых разрядов реального нейрона зрительной коры, можно, используя факторный анализ, вычислить координаты исходных цветовых векторов возбуждения, которые лежат в основе вычисления различий. Оказалось, что они образуют гиперсферу в четырехмерном пространстве. Тот же результат вытекает из

анализа матрицы, образованной абсолютными величинами векторных разностей преддетекторов модели. Такое совпадение экспериментальных данных и векторной модели означает, что векторный принцип работы нейронов различия достаточно точно соответствует их реальным прототипам [10].

Ранние спайковые разряды нейронов зрительной коры кролика сопровождаются негативным компонентом вызванного потенциала с латентностью 84 мс (*N84*). При этом число спайков в интервале 40–90 мс тесно положительно коррелирует с амплитудой *N84*. Факторный анализ матрицы амплитуд *N84*, полученной заменой стимулов разного цвета, обнаруживает четыре фактора – оси четырехмерного цветового пространства кролика. Расчет абсолютных значений векторных разностей на основании модели показал, что они тесно положительно коррелируют и с амплитудой *N84*, и с числом спайков в разряде цветового различия в зрительной коре. Положительная корреляция абсолютных значений векторных разностей с числом спайков в начальном разряде цветового различия и амплитудами *N84* подтверждает адекватность векторной модели цветового кодирования [31].

Объяснение тесной положительной корреляции между числом спайков в начальном разряде цветового различия и амплитудой негативного пика вызванного потенциала содержится в глиальной теории происхождения ЭЭГ [9]. Впервые глиальную теорию возникновения вызванных потенциалов сформулировал Р. Галамбос [25, 26]. Сравнивая волны “*b*” и “*d*” электроретинограммы с вызванными потенциалами зрительной коры на включение и выключение светового стимула, Галамбос обнаружил общий механизм их происхождения. Волны “*b*” и “*d*” являются результатом выхода калия из нейронов сетчатки при генерации ими потенциалов действия. Калий, действуя на мюллеровские глиальные клетки, вызывает их деполяризацию. Спайковый разряд нейронов коры при включении и выключении стимула определяет выход из них ионов калия, который деполяризует астроциты коры, создавая негативные пики вызванных потенциалов на включение и выключение стимула.

Цветовые различия определяются абсолютными величинами разностей векторов возбуждения и у человека. Это можно подтвердить на основе регистрации зрительных вызванных потенциалов на замену цветовых стимулов. При внезапной замене одного цветового стимула другим у человека возникает негативный пик вызванного потенциала с латентностью 87 мс (*N87*), амплитуда которого прямо пропорциональна абсолютной разности векторов возбуждения модели. Компонент *N87* определяется работой детекторов, получающих сигналы от нейронов различия. Многомерный анализ

матрицы амплитуд *N87* позволяет рассчитать координаты векторов возбуждения преддетекторов, которые совпадают с координатами цветовых векторов возбуждения, полученными на основе регистрации активности нейронов модели [31].

Наконец, связь абсолютными величинами векторных разностей модели с цветовыми различиями проверяется психофизическими методами. Матрица субъективных цветовых различий позволяет найти координаты цветовых векторов возбуждения, которые совпадают с реакциями красно-зеленых, сине-желтых, яркостных и темновых нейронов ЛКТ приматов [30].

Модель векторного кодирования объясняет и формирование условных рефлексов в командных нейронах, обладающих пластичными синапсами, изменяющимися в процессе обучения под влиянием подкрепления. Ответ командного нейрона модели определяется суммой попарных произведений пресинаптических возбуждений и весов постсинаптических контактов, что эквивалентно скалярному произведению вектора возбуждения и вектора синаптических связей. В ходе обучения под влиянием подкрепления в модели происходит активация “спящих” рецептивных молекул командного нейрона, в результате чего пластичные веса синапсов становятся равны пресинаптическим возбуждениям, а вектор синаптических связей модели становится равен вектору возбуждения условного раздражителя. При этом возбуждение командного нейрона модели на условный раздражитель достигает максимума. Реакции командного нейрона модели на неподкрепляемые дифференцировочные раздражители в ходе тренировки становятся тем меньше, чем больше вектор возбуждения данного дифференцировочного раздражителя отличен от вектора возбуждения условного стимула, формирующего вектор весов синапсов модели.

Проверку вытекающего из модели положения, согласно которому в ходе обучения вектор пластичных синаптических связей реального командного нейрона действительно становится равен пресинаптическому вектору возбуждения, можно осуществить при выработке условных рефлексов на цвет. При этом используется парадигма многократного переучивания. Сначала в наборе из 8 стимулов один цвет служит условным раздражителем и систематически подкрепляется, а остальные 7 при этом не подкрепляются как дифференцировочные. При достижении вероятностью ответов на условный стимул плато на уровне 80–90% дифференцировочные стимулы характеризуются тем более низкой вероятностью ответов, чем больше их векторы возбуждения отличаются от вектора возбуждения условного стимула. Вероятности ответов на все 8 цветов образуют одну строку матрицы смещения. Затем в качестве условного выбирается другой стимул и проводится переучивание. Веро-

ятности ответов по окончании переучивания образуют следующую строку матрицы смещения. Эксперимент завершается созданием матрицы вероятностей ответов 8×8 . Многомерный анализ такой матрицы позволяет найти координаты цветовых векторов возбуждения, которые совпадают с возбуждениями красно-зеленых, сине-желтых, ярких и темновых нейронов ЛКТ. При этом скалярные произведения векторов возбуждения в соответствии с моделью тесно положительно коррелируют с соответствующими вероятностями условных реакций. Результаты выработки условных рефлексов на цвета у обезьян, кроликов и рыб подтверждают правомерность принципа векторного кодирования в нейронных сетях в ходе выработки условных рефлексов [6].

Кроме формирования условных рефлексов векторная модель кодирования информации в нейронных сетях объясняет образование единиц долговременной памяти – “гностических единиц” [33]. Комбинация возбуждений детекторов векторной модели, вызванная действием внешнего стимула, поступает на “нейроны долговременной памяти”. “Нейрон новизны” гиппокампа реализует проверку новизны данной комбинации. Если комбинация не является новой и хотя бы один из нейронов долговременной памяти будет активирован, то нейрон новизны будет заблокирован. В случае, если комбинация является новой, нейрон новизны активируется и формирует стабильные синапсы на очередном резервном нейроне, создавая гностическую единицу. Образованная новым стимулом гностическая единица пополняет состав долговременной памяти модели.

Комбинация возбуждений детекторов представляет в модели вектор возбуждения. Этот вектор возбуждения создает на будущей гностической единице равный себе вектор синаптических связей, реализуя “обучение с одной попытки”, подобно тому, как это имеет место при выработке условного рефлекса в командных нейронах модели. Но если в командном нейроне модели при смене подкрепления происходит переучивание, то гностические единицы модели сохраняют полученные однажды синаптические связи.

Реакция гностической единицы модели характеризуется избирательностью в отношении того стимула, которым она была сформирована. Это объясняется тем, что максимальная реакция гностической единицы возникает при совпадении вектора возбуждения и ее вектора синаптических связей.

Адекватность векторной модели формирования гностических единиц подтверждается в эксперименте анализом нейронной активности нижневисочной коры. Примером селективной настройки нейронов в процессе жизнедеятельности является нейрон нижневисочной коры обезьяны, опознаю-

щей лицо служителя вивария [39]. Входом к такому нейрону служит комбинация детекторов ориентации первичной зрительной коры. Это означает, что из комбинации возбуждений детекторов в нижневисочной коре формируются гностические единицы, селективно настроенные на комплексные раздражители. Формирование таких единиц в ходе обучения, а именно избирательная настройка нейронов нижневисочной коры на отдельные экземпляры цветовых паттернов, которые были использованы ранее при обучении, показано в опытах на обезьянах [37]. Роль новизны стимуляции в формировании связей между нейронами на молекулярном уровне показана в работах К.В. Анохина с соавт. [2, 3].

Формирование новых гностических единиц происходит за счет нейрогенеза – превращения стволовых недифференцированных клеток мозга в дифференцированные нейроны. Такой процесс обучения связан с фиксацией следов на уровне отдельных нейронов в процессе обучения. Множество взаимосвязанных гностических единиц образует экран долговременной памяти [15]. Вновь образованные нейроны встраиваются в эту нейронную сеть, куда они поступили в ходе миграции. Они отдают аксоны, образуя синапсы на целевых клетках и получают аксонные терминалы на свои дендриты от специфических нейронов. В результате возникающие в них постсинаптические потенциалы не отличаются от таковых в ранее появившихся нейронах. Это справедливо и в отношении генерации потенциалов действия. Таким образом, процесс дифференциации вновь образованных нейронов достигает уровня, когда они перестают отличаться от ранее сформировавшихся в данном участке нейронов.

Известны два локуса в мозге, где идет процесс деления стволовых клеток, – субвентрикулярная и субгранулярная области гиппокампа. Субвентрикулярная область служит источником рострального пути миграции, который ведет в обонятельную луковицу, где стволовые клетки становятся гранулярными нейронами. Субгранулярная область гиппокампа является источником возникновения двух типов нейронов – вставочных нейронов зубчатой формации и пирамидных нейронов гиппокампа. Встраивание вновь образованных нейронов в гиппокамп представляет особый интерес в связи с гипотезой относительно участия нейрогенеза в процессах памяти [21]. Исследование у старых крыс особенностей индивидуального обучения в водном лабиринте Морриса выявило значительную положительную корреляцию между числом вновь образовавшихся в зубчатой формации нейронов и успешностью обучения. В дополнительной серии опытов с использованием отсроченного подсчета сохранившихся из числа вновь образовавшихся нейронов авторы работы показали, что число выживших нейронов зубчатой формации также по-

ложительно коррелирует с эффективностью обучения.

Какова функция этих вновь образовавшихся нейронов гиппокампа? Можно предположить, что они функционируют в системе ориентировочного рефлекса, выполняя роль информационного подкрепления при формировании следов памяти в отдельных нейронах долговременной памяти [16]). А.Р. Лурия [8] ввел разделение памяти на “модально-неспецифическую” и “модально-специфическую” формы. Модально-неспецифическая память, согласно этой концепции, связана с гиппокампом, который, реагируя на новизну стимула, посредством нейротрофических факторов обеспечивает формирование специфического нейрона долговременной памяти височной коры.

“Нейроинтеллект” как модель нейродарвинизма кроме “перцептивной категоризации” путем формирования гностических единиц обладает “семантической категоризацией”. Иначе говоря, группы гностических единиц долговременной памяти образуют двухсторонние связи с семантическими нейронами, представляющими элементы второй сигнальной системы. Отдельные гностические единицы, образуя пластичные синапсы на семантическом нейроне, позволяют относить объекты, представленные разными гностическими единицами, к одной категории. Возбуждение речевым символом семантического нейрона создает на “карте долговременной памяти” модели комбинации возбуждений гностических единиц – вектор возбуждения гностических нейронов. При замене одного символа на другой один вектор возбуждения на экране долговременной памяти модели сменяется другим вектором возбуждения.

Уже упоминалось, что в модели при “вычислении” межстимульных различий изменение сигнала в каждом предетекторе измеряется в двух типах нейронов: “*on*” и “*off*”. Увеличение возбуждения в предетекторе ведет к кратковременной (фазической) реакции “*on*”-нейрона. При уменьшении уровня активности предетектора срабатывает фазический “*off*”-нейрон. Эта операция реализуется в каждом предетекторе. Сигналы “*on*”-нейронов и “*off*”-нейронов суммируются, и так измеряется различие между сменяемыми стимулами. Аналогичная модель предлагается для вычисления семантических различий между следами памяти. Замена одного символа другим ведет к переходу от одного следа долговременной памяти к другому. При этом в фазических нейронах различия измеряются между возбуждениями, вызываемыми в гностических единицах памяти подобно тому, как это имеет место при вычислении перцептивных различий. Различия следов памяти суммируются, вычисляя абсолютные значения разностей векторов возбуждения следов памяти модели [12].

Эту достаточно сложную схему можно проверить на примере замены цветовых названий. При замене слова “синий” на слово “желтый” у человека возникает вызванный потенциал с латентностью 180 мс (*N180*). Матрица амплитуд *N180* на замену названий цветов, подвергнутая многомерному анализу [5], обнаруживает два подпространства. Одно двумерное подпространство является перцептивным, где разные по длине названия цвета размещаются вдоль полуокружности в соответствии с изменением длины слова. Другое двумерное подпространство является семантическим; в нем цветовые названия расположены по окружности в соответствии с цветовым кругом Ньютона для цветовых тонов. Каждое название цвета представлено специфическим вектором возбуждения постоянной длины, с компонентами, равными возбуждениям красно-зеленых и сине-желтых нейронов. Отсутствие яркостной и темновой осей связано с тем, что в цветовых названиях не было названий ахроматических цветов. При замене одного названия цвета на другое в восприятии конфигурации букв основное значение принадлежит числу букв, оно определяет амплитуду перцептивного компонента *N180*. Двумерное перцептивное пространство оболочки слова реализуется механизмом “снизу-вверх”. Семантическое различие возникает сложным образом. Достигая семантического нейрона, цветовое название, действуя “сверху-вниз”, возбуждает связанные с ним нейроны долговременной памяти. Следующее название цвета активирует другой набор нейронов долговременной памяти, а нейроны различия вычисляют различия между этими следами [5, 12].

Таким образом, изучение цветового зрения подтверждает принцип векторного кодирования в нейронных сетях, распространяя его на многомерный случай. Так, в ЛКТ существуют градуальные нейроны с хроматическими характеристиками, а также яркостные и темновые нейроны; в зрительной зоне *V4* представлены цветовые детекторы, избирательно реагирующие на отдельные оттенки цвета [43, 44]. При замене одного цвета на другой негативный потенциал зрительной коры человека *N87* тесно коррелирует с субъективным цветовым различием. При этом из матрицы амплитуд *N87* можно получить координаты четырехмерного цветового пространства, которое совпадает с цветовым пространством, основанным на субъективных цветовых различиях [31].

Искусственный отбор синапсов и нейронов в рамках модели векторного кодирования включает пресинаптические возбуждения, синаптические контакты и генерацию реакций, определяемую скалярными произведениями векторов возбуждения и векторов синаптических связей. Равенство по длине векторов возбуждения и векторов синаптических связей предполагает сферическую модель когнитивных процессов.

Критерием адекватности искусственного отбора синапсов и нейронов служит совпадение их характеристик в модели с характеристиками реальных нейронов в эксперименте. Более того, комбинации искусственно отобранных нейронов при их объединении синапсами генерируют реакции, воспроизводящие реакции реальных нейронов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для проверки гипотезы, что селекция синапсов, нейронов и нейронных групп является основой целенаправленного поведения, создаются модели “нейродарвинизма”.

Сопоставляя “машинную психологию” устройств, автономно действующих в реальной внешней среде, с “нейроинтеллектом”, основанном на искусственном отборе синапсов и нейронов, который действует в виртуальной компьютерной среде, можно обнаружить как существенное сходство, так и различие.

Сходство в том, что на входе их сенсорных систем действуют детекторы: ориентации линий в Дарвине VII и цветовые детекторы в “нейроинтеллекте”. Однако если в первом случае детекторы формируются прямо из элементов сетчатки, то во втором детекторам предшествует ансамбль преддетекторов, генерирующий при действии стимулов векторы возбуждения. В обеих моделях нижневисочная кора осуществляет перцептивную категоризацию, зависящую от спайковой активности детекторов. Однако и здесь обнаруживается различие: в Дарвине VII перцептивная категоризация обратима, убывая со временем и возникая вновь; в “нейроинтеллекте” вводится долговременная память как набор гностических единиц, формирование которых происходит при участии сигнала новизны. Сформированные синаптические связи гностических единиц затем надолго сохраняются.

Особенностью “нейроинтеллекта” является введение операции вычисления различий между стимулами как абсолютных значений разностей тех векторов возбуждений, которые эти стимулы представляют. Вычисление различий в модели реализуется в специальных фазических нейронах типа “on” и “off”, отвечающих кратковременной активацией при увеличении уровня возбуждения в преддетекторе (“on”-нейрон) или разрядом при уменьшении уровня возбуждения преддетектора (“off”-нейрон). Величина различия определяется суммой возбуждений “on”- и “off”-нейронов всех преддетекторов. В реальных нейронных сетях фазические нейроны, генерируя пачки спайков при внезапной замене стимулов, определяют амплитуду вызванного потенциала и величину субъективного различия между стимулами.

“Нейроинтеллект” и “машинная психология” при выработке условного рефлекса различаются

тем, что в первом случае предусмотрены командные нейроны с пластичными синапсами, которые изменяются в зависимости от виртуального подкрепления через непластичные синапсы. В командном нейроне вектор пластичных синапсов в процессе обучения становится равен вектору возбуждения условного раздражителя и командный нейрон на время превращается в селективный детектор условного раздражителя. Во втором случае условный рефлекс механической модели формируется в полях мотонейронов под влиянием реального подкрепления, зависящего от электропроводности контактирующего с моделью объекта. Перцептивная категоризация нарушается, если вероятность срабатывания детекторов снижается. В “нейроинтеллекте” перцептивная категоризация представлена формированием гностических единиц долговременной памяти. Поэтому при угасании условного рефлекса гностическая единица сохраняется и может быть использована при формировании другого условного рефлекса. Наконец, кроме перцептивной категоризации “нейроинтеллект” включает семантическую категоризацию, которой нет у механического устройства. В этом случае группа гностических единиц долговременной памяти связывается двухсторонней связью с “семантическим нейроном”, представляющим символ. Это позволяет реализовать две операции: “снизу-вверх” – как словесное обозначение стимула и “сверху-вниз” – как вызов представления по словесному сигналу.

При создании механических моделей нейродарвинизма – отбора нейронных групп – невозможно интерпретировать все многообразие связей между большим числом нейронов. Виртуальное моделирование предполагает возможность создания моделей, содержательно объясняющих многостороннее взаимодействие между нейронными структурами, которое может быть проверено в реальных экспериментах.

Сопоставление “машинной психологии” и “нейроинтеллекта” приводит к выводу о целесообразности объединения этих подходов при изучении закономерностей работы мозга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров Ю.И. Теория функциональных систем и системная психофизиология // Синергетика и психология (тексты). Вып. 3. Когнитивные процессы / Под ред. Аршинова В.И., Трофимовой И.Н., Шеляпина В.М. М.: Когито-Центр, 2004. С. 351–390.
2. Анохин К.В. Молекулярные сценарии консолидации долговременной памяти // Журн. высш. нерв. деят. 1997. Т. 47. № 2. С. 261–279.
3. Анохин К.В., Судаков К.В. Системная организация поведения: новизна как ведущий фактор экс-

- прессии ранних генов в мозге при обучении // Успехи физиол. наук. 1993. Т. 42. № 3. С. 53–70.
4. *Иваницкий А.М.* О книге Джералда Эдельмена и Джулио Тонони “Сознание. Как материя приобретает способность к воображению?” // Журн. высш. нерв. деят. 2002. Т. 52. № 3. С. 377–384.
 5. *Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Коршунова С.Г., Фурсова Е.А.* Вызванный потенциал как мера семантических цветовых различий у человека // А.Р.Лурия и психология XXI века / Под ред. Ахутиной Т.В., Глозман Ж.М. М.: “Смысл”, 2003. С. 283–289.
 6. *Латанов А.В., Леонова А.Ю., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н.* Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. высш. нерв. деят. 1997. Т. 47. № 2. С. 308–320.
 7. *Лужников Е.Ф., Абросимов А.Ю.* Гибель клетки (апоптоз). М.: Медицина, 2001. 190 с.
 8. *Лурия А.Р.* Основы нейропсихологии М.: Изд-во МГУ, 1973. 347 с.
 9. *Николлс Дж.Г., Мартин А.Р., Валлас Б.Дж., Фукс П.А.* От нейрона к мозгу. М.: УРСС, 2003. 672 с.
 10. *Полянский В.Б., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н.* Вычисление цветовых и яркостных различий нейронами зрительной коры кролика // Журн. высш. нерв. деят. 2004. Т. 54. № 1.
 11. *Симонов П.В.* Доминанта и нейродарвинизм // Журн. высш. нерв. деят. 1993. Т. 43. № 4. С. 765–769.
 12. *Соколов Е.Н.* Вычисление семантических различий в нейронных сетях // Нейрокомпьютеры. 2004. № 2. С. 69–78.
 13. *Соколов Е.Н.* Принцип векторного кодирования в психофизиологии // Синергетика и психофизиология (тексты). Вып. 3 / Под ред. Аршинова В.И., Трофимовой И.Н., Шеляпина В.М. М.: Когито-Центр, 2004. С. 320–335.
 14. *Соколов Е.Н., Вайткявичус Г.Г.* Нейроинтеллект: от нейрона к нейроинтеллекту. М.: Наука, 1989. 179 с.
 15. *Соколов Е.Н., Незлина Н.И.* Долговременная память, нейрогенез и сигнал новизны // Журн. высш. нерв. деят. 2003. Т. 53. № 4. С. 451–463.
 16. *Соколов Е.Н., Незлина Н.И., Полянский В.Б., Евтихин Д.В.* Ориентировочный рефлекс: “реакция прицеливания” и “прожектор внимания” // Журн. высш. нерв. деят. 2001. Т. 51. № 4. С. 421–437.
 17. *Фомин С.В., Соколов Е.Н., Вайткявичус Г.Г.* Искусственные органы чувств. Моделирование сенсорных систем. М.: Наука, 1979. 180 с.
 18. *Almassy N., Edelman G.M., Sporns O.* Behavioral constraints in the development of neuronal properties: a cortical model embedded in a real-world device // Cereb. Cortex. 1998. V. 8. № 4. P. 346–361.
 19. *Boriny E.G.* A History of Experimental Psychology (2nd ed). N.Y. Appleton-Century-Crofts, 1950.
 20. *Darvin Ch.* The Origin of Species by Means of Natural Selection. London: 1859.
 21. *Drapeau E., Mayo W., Aourousseau C., Le Moal M., Piazza P.V., Abrous D.N.* Spatial memory performance of aged rats in the water maze predict levels of hippocampal neurogenesis // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2004. V. 100. № 24. P. 14385–14390.
 22. *Edelman G.M.* Neural Darwinism: the Theory of Neural Groups Selection. N.Y.: Basic Books, 1987.
 23. *Edelman G.M.* Neural Darwinism: selection and reentrant signalling in higher brain function // Neuron. 1993. V. 10. № 2. P. 115–125.
 24. *Edelman G.M., Reeke G.N. Jr, Gall W.E., Tononi G., Williams D., Sporns O.* Synthetic neural modelling applied to a real-world artifact // PNAS USA. 1992. V. 89. № 15. P. 7267–7271.
 25. *Galambos R.* Four favorite experiments and why I like them // Int. J. Psychophysiol. 2003. V. 48. № 2. P. 133–140.
 26. *Galambos R., Juhasz G.* The contribution of glial cells to spontaneous and evoked potentials // Internat. J. Psychophysiol. 1997. V. 26. № 1–3. P. 229–236.
 27. *Gross C.G.* Neurogenesis in the brain: death of a dogma // Nat. Rev. Neurosci. 2000. V. 1. № 1. P. 67–73.
 28. *Hampson R.B., Pons T.P., Standford T.R., Deadwyler S.A.* Categorization in the monkey hippocampus: a possible mechanism for encoding information into memory // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2004. V. 101. № 9. P. 3184–3189.
 29. *Itami C., Kimura F., Kohno T., Matsuoka M., Ichikawa M., Tsumoto T., Nakamura S.* Brain-derived neurotrophic factor-dependent unmasking of silent synapses in the developing mouse cortex // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. № 22. P. 13069–13074.
 30. *Izmailov Ch.A., Sokolov E.N.* Spherical model of color and brightness discrimination // Psychol. Sci. 1991. V. 2. P. 249–259.
 31. *Izmailov Ch.A., Sokolov E.N.* Subjective and objective scaling of large color differences // Psychophysics Beyond Sensation / Eds Kaunbach Ch., Schroeger E., Muller H. Mahwah: Laurence Erlbaum Assoc., 2004. P. 27–43.
 32. *Jung R.* Neuronal integration in the visual cortex and its significance for visual information // Sensory Communication / Ed. Rosenblith W. Cambridge: MIT Press, 1967. 531 p.
 33. *Konorski J.* Integrative Activity of the Brain: an Interdisciplinary Approach. Chicago: Chicago Univ. Press, 1976. 531 p.
 34. *Kreiman G., Fried I., Koch Ch.* Single neuron correlates of subjective vision in the human medial temporal lobe // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2002. V. 99. № 12. P. 8378–8383.
 35. *Krichmar J.L., Edelman G.M.* Machine psychology: autonomous behavior, perceptual categorization and conditioning in a brain-based device // Cerebral Cortex. 2002. V. 12. № 8. P. 818–830.
 36. *Moskowitz M.A., Lo E.H.* Neurogenesis and apoptotic cell death // Stroke. 2003. V. 34. P. 34.
 37. *Naya Y., Yoshida M., Miyashita Y.* Forward processing of long-term associative memory in monkey inferotemporal cortex // J. Neurosci. 2003. V. 23. № 7. P. 2861–2871.

38. *Reeke G.N., Jr., Edelman G.M.* Selective networks and recognition automata // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1984. V. 426. P.181–201.
39. *Rolls E.T.* Memory systems in the brain // *Ann. Rev. Psychol.* 2000. V. 51. P. 599–630.
40. *Scharff C.* Chasing fate and functions of new neurons in adult brains // *Curr. Opin. Neurobiol.* 2000. V. 10. № 6. P. 774–783.
41. *Sokolov E.N., Izmailov Ch.A.* The conceptual reflex arc: a model of neural processing as developed for color vision // *Modern Issues in Perception* / Ed. Geissler H.-G. Berlin: VEB Deutcher Verlag der Wicsenschaftten, 1983. P. 192–216.
42. *Sporns O., Almassy N., Edelman G.M.* Plasticity in value systems and its role in adaptive behavior // *Adapt. Behav.* 2000. V. 8. № 2. P. 129–134.
43. *Tootell R.B.H., Nelissen K., Vanduffel W., Orbou G.A.* Search for color center(s) in Macaque visual cortex // *Cerebral Cortex.* 2004. V. 14. № 4. P. 353–363.
44. *Tootell R.B.H., Tsou D., Vanduffel W.* Neuroimaging weighs in: humans meet Macaques in “primate” visual cortex // *J. Neurosci.* 2003. V. 23. № 10. P. 3981–3998.