

НЕЙРОННЫЕ СЕТИ, ОТВЕТСТВЕННЫЕ ЗА ГЕНЕТИЧЕСКУЮ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКУЮ ПАМЯТЬ: ВЕРОЯТНЫЕ ПРИНЦИПИАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ

Поступила 24.04.14

В статье проводится сравнительный анализ функциональных особенностей двух видов нейронных сетей человеческого мозга – тех, которые формируются на основе лишь генетической информации, либо тех, которые формируются с учетом прижизненно накапливаемого опыта. Утверждается, что модификацию поведения на основе прижизненного накопления биологически и/или социально целесообразного опыта могут обеспечивать лишь нейронные сети, в которых реализуются психические явления. Предполагается, что в процессе использования онтогенетически накапливаемого опыта в мозгу складываются иерархические функциональные отношения между нейронными сетями различных структур. В рамках таких иерархических функциональных отношений синаптические соединения, осуществляющие хорошо известные в нейрофизиологии функции, могут быть еще и теми элементами мозга, которые обеспечивают системные влияния нейронных сетей друг на друга посредством психических явлений, необходимые для накопления и использования онтогенетического опыта.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: нейронные сети, средовая новизна, синапс, биологическая целесообразность, субъективная значимость, психический образ, информация.

Очевидно, что память (и генетическая, и онтогенетическая) является одним из основных атрибутов жизни. Столь же очевидно, однако, что разные формы памяти различаются не только по формальным признакам (например, объему перерабатываемой информации), но и качественно, реализуясь на основе разных принципов и механизмов переработки информации.

Если принять во внимание последовательность информационных операций в мозгу – фиксацию информации, ее хранение и использование для организации поведения, – мы можем обнаружить еще один механизм, который, как правило, остается вне поля зрения большинства нейрофизиологических исследований. Невозможно игнорировать тот факт, что память человека, помимо прочего, регулируется и его субъективными предпочтениями [1,2]. Человек оказывается неизбежно субъектив-

но предвзятым по отношению к тому, что является либо биологически, либо социально значимым. Мы полагаем, что это утверждение должно стать важным методологическим ориентиром для исследователей мозга. Человек лучше запоминает то, что для него субъективно значимо, вспоминает лучше то, что было эмоционально окрашено, более эффективно подвергает мысленному анализу то, что в существенной степени мотивировано. При этом субъективная значимость (например, эмоциональная оценка раздражителя) оказывается именно тем фактором, благодаря которому онтогенетическая память становится биологически (и/или социально) целесообразной [3]. Вообще, биологическая и/или социальная целесообразность активности мозга может проявлять себя только через феномен субъективности [3,4]. Не следует упускать из виду и то обстоятельство, что актуализировать (“доставать из мозга”) фрагменты прошлого опыта мы можем преимущественно в форме психических образов [5].

Таким образом, следует допустить, что психические явления (по крайней мере феномен субъ-

¹Восточноукраинский национальный университет им. В. Даля, Северодонецк (Украина).

Эл. почта: oleg@iws.com.ua (О. В. Соловьев).

ективной оценки и феномен психических образов) каким-то образом неразрывно включены в активность нейронных сетей мозга, реализующих функцию онтогенетической памяти.

ТРАДИЦИОННО ПОНИМАЕМЫЙ СИНАПС НЕ МОЖЕТ ОБЕСПЕЧИТЬ БИОЛОГИЧЕСКУЮ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТЬ АКТИВНОСТИ НЕЙРОННЫХ СЕТЕЙ МОЗГА

Человеческий мозг, если оценивать его структуру предельно обобщенно, представляет собой исключительно сложную многоуровневую сеть синаптически связанных нейронов, призванную направлять электрические управляющие сигналы преимущественно от сенсорных структур к моторным, но с учетом наличия многочисленных возвратных нейронных систем. При этом формируемый в мозгу поток импульсов, управляющих моторными актами, должен каким-то образом учитывать фактор субъективной “предвзятости” к определенным раздражителям, причастной к формированию моторных ответов. Кроме того, данный поток должен регулироваться на основе прижизненно накопленного опыта [1]. Иными словами, мы оказываемся перед необходимостью объяснить, каким образом фактор субъективной избирательности по отношению к объектам и явлениям среды оказывается причастным к регуляции информационных потоков в мозгу, в конечном итоге организующих поведение в соответствии с прижизненно полученным опытом.

Почему именно фактор субъективности, т. е. фактор предвзятой качественной оценки информации (в терминах “позитивно – негативно”, “удовольствие – неудовольствие”, “хорошо – плохо” и проч.), эволюция выбрала в качестве того “инструмента”, который позволил живым существам производить селективное накопление информации в ходе онтогенеза? Короткий ответ на данный вопрос будет следующим: именно благодаря фактору субъективности живая система способна прижизненно сохранять в своем мозгу информацию, оцененную как биологически значимую, и эффективно использовать ее в будущем [4]. Ведь только посредством переживания удовольствия, неудовольствия, эмоций страха, ярости, заинтересованности и т. п. живая система оказывается мотивированной запоминать биологически и/или социально целесообразную информацию. Так, например, живое существо спо-

собно запоминать с первого раза ландшафт, в контексте которого оно получило удовольствие от поглощения пищи, либо так же успешно запоминать источник опасности и в дальнейшем использовать такую информацию. Иными словами, фактор субъективной (эмоциональной) оценки, видимо, причастен к реализации биологически целесообразного процесса фиксации памяти в нейронных сетях мозга.

Результаты описанного ниже мысленного эксперимента позволяют обнаружить фундаментальное противоречие в наших знаниях о мозге. Представим себе, что на сенсорные органы человека воздействует в данный момент новый (т. е. инициирующий активность совершенно новой комбинации сенсорных нейронов) раздражитель. Человек, тем не менее, оказывается принципиально способным отвечать на этот новый раздражитель новым, но, тем не менее, адекватным поведенческим актом. В таком случае логичен вопрос: каким же образом импульсация нейронов, распространяющаяся от сенсорных поверхностей через внутримозговые сети к моторным структурам, обнаруживает в сложнейшем нейронном “лабиринте” именно те нейронные пути, которые обеспечивают такую адекватность. Ведь такие нейронные пути не могли быть ранее сформированы ни генетически, ни онтогенетически. В терминах теории вероятностей [6] невозможно допустить, что в нейронных сетях мозга могут сугубо случайно (допустим, посредством известного механизма Хебба [7]) системно срабатывать многочисленные синаптические связи, обеспечивающие беспрепятственное прохождение импульсов по нейронным путям именно к тем мышечным ансамблям, которые реализуют адекватный этому новому раздражителю поведенческий акт.

Таким образом, неясно, на основе каких механизмов и принципов в мозгу человека организуется активность нейронных сетей, позволяющая ему прижизненно фиксировать опыт и использовать его в формировании активности моторных структур. Ибо в таких нейронных сетях, очевидно, отсутствуют необходимые синаптические связи, которые обеспечивали бы регуляцию поведения в условиях средней новизны на основе соответствующего прошлого опыта. Тем не менее в рамках такой постановки проблемы обнаруживается фундаментальный аспект. Аспект, крайне необходимый для формирования нового методологического подхода в исследовании активности мозга. Даже при отсутствии “проторенных” синаптических связей меж-

ду сенсорным входом и моторным выходом человек или высшее животное постоянно демонстрирует способность отвечать на новые средовые воздействия новыми поведенческими актами. Как можно предположить, психические явления в нашем мозгу как раз и являются тем, с помощью чего человек оказывается способным восполнять это отсутствие сформированных “целесообразных” синаптических связей в нейронных сетях мозга. Ибо процессы, постоянно происходящие в нашей психике, как раз и свидетельствуют о том, что прижизненно накапливаемый и актуализируемый в форме психических явлений в нашем мозгу опыт [2, 4, 5] используется для организации наших объективно реализуемых поведенческих ответов на средовую новизну.

При этом оказывается неясным, какие изменения функций синапсов, связанные с активностью нейронных сетей, обеспечивают накопление информации впрок и формирование поведенческих ответов на средовую новизну. Становится очевидным, что представления об активности синапсов, превалирующие в настоящее время в нейрофизиологии, являются по меньшей мере неполными. Свойства известных современной нейрофизиологии синапсов как сетевых релейных устройств пока никак не соответствуют фактору биологической целесообразности реально активного мозга.

ГИПОТЕЗА О ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ НЕЙРОННЫХ СЕТЕЙ, ФИКСИРУЮЩИХ И ИНТЕГРИРУЮЩИХ ПРИЖИЗНЕННО НАКАПЛИВАЕМЫЙ ОПЫТ

С учетом вышеизложенных соображений мы попытаемся предложить *гипотезу*, которая бы позволила функционально включить психические явления в процессы, происходящие в нейронных сетях мозга в ходе накопления и переработки информации, а заодно и уточнить представления о модификациях функции синапсов в рамках этой объясняющей модели.

1. Изучать мозг следует отталкиваясь не от свойств частных нейрофизиологических механизмов, а от тех задач по переработке информации, которые реализует целостный мозг. Такой подход позволяет отнести к мозгу как к эволюционно сформированному интегральному органу приспособления живых существ к вероятностным условиям средового окружения (проще говоря, к средовой но-

визне). Активность мозга в этом случае обеспечивает вычленение повторяющихся (“закономерных”) связей между событиями для использования таких связей в формировании структуры поведенческих актов в будущих взаимодействиях живых организмов и их вероятностного средового окружения [18]. Ибо, по определению, закономерности, поскольку они верны в отношении прошлого, будут верны и в будущем. Следовательно, на их основе можно формировать адекватное поведение в условиях средовой новизны (назовем это *опорой на новизну в новизне*).

2. Без психических явлений, реализуемых на основе активности нейронных сетей определенной совокупности структур мозга, последний принципиально неспособен прижизненно (в ходе онтогенеза) накапливать биологически (а позже, в ходе эволюции, – и социально) целесообразный прошлый опыт и интегрировать его для формирования адекватных поведенческих ответов на средовую новизну. Без реализации психических явлений нейронные сети могут обеспечивать лишь безусловнорефлекторную, автоматизированную приспособленность живых существ к рутинной, лишенной новизны, среде.

3. С учетом изложенного выше предполагаются следующие функциональная (а отсюда, и структурная) организация нейронных сетей мозга и механизмы этой организации. Психические явления, реализуемые соответствующими нейронными сетями мозга, следует интерпретировать как важнейший фактор их собственной внутрисетевой активности, под влиянием которого складывается функциональная организация нейронных сетей различных структур мозга, способных накапливать и интегрировать онтогенетический опыт. Принципиальная особенность этой функциональной организации состоит в том, что в каждый определенный момент переработки информации в мозгу одни из нейронных сетей мозга берут на себя функцию управления, а другие – выполняют подчиненные функции. Первые из них (например, нейронные сети фронтальной коры) интегрируют информацию о прошлом опыте, фиксированную в сетях второго типа (например, в нейронных сетях височной коры и гиппокампа [7]), тем самым формируя соответствующий уровень “информационной компетентности” и приобретая возможность управлять нейронными сетями, которые более непосредственно управляют моторными актами. Эта функциональная иерархия схематически изображена на рис. 1. Данные отно-

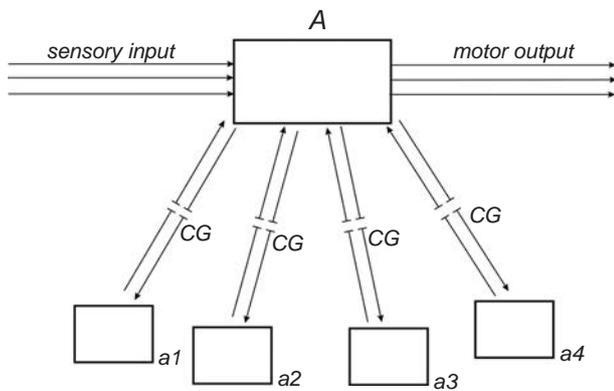


Схема иерархически организованных функциональных связей нейронных сетей, формируемых под влиянием психических явлений.

Управляющий уровень A получает информацию, исходящую от сенсорного входа и нейронных сетей подчиненного уровня ($a1 - a_n$), которые фиксируют прижизненно накопленный опыт, в форме психических образов и управляет данными уровнями на основе информации, уже интегрированной в эти образцы. Символ CG (causal gap) обозначает невозможность сугубо физиологического усиления эффективности биологически и/или социально оправданных синаптических связей между управляющими и подчиненными нейронными уровнями. Нейронные сети управляющих уровней A регулируют активность нейронных сетей моторного выхода на основе уже интегрированного прижизненно накопленного опыта.

Схема ієрархічно організованих функціональних зв'язків нейронних мереж, які формуються під впливом психічних явищ.

шения контроля – подконтрольности, складывающиеся в функциональных взаимоотношениях нейронных сетей различных структур мозга, можно обнаружить только в случае интерпретации общей активности мозга как активности, направленной на прижизненное накопление информации и ее интеграцию для формирования поведенческих ответов на средовую новизну.

4. Если психические явления считать внутрисетевой формой системного влияния нейронных сетей одних структур мозга на сети других структур в процессе интеграции прошлого опыта, то синапсы подчиненных нейронных сетей могли бы быть теми элементами, системно воздействуя на которые информацией, интегрированной в психических явлениях, можно изменять структуру нейронной активности в подконтрольных сетях. Во всяком случае именно такой механизм можно предположить в отношениях нейронных сетей фронтальной коры, формирующей цели поведения [8,9], и моторной коры, структура нейронной активности которой непосредственно определяет структуру произвольно-

го моторного поведения человека [7].

Уточним понятия, упомянутые в вышеприведенных пунктах. Психические явления (здесь в первую очередь будут обсуждаться два их проявления – феномен субъективной оценки информации и феномен психических образов) как раз и являются, по нашему мнению, средством интеграции информации на высших (управляющих) нейронных уровнях. Психический образ является тем психическим явлением, посредством которого человек актуализирует информацию о своем прошлом опыте для ее включения в регуляцию поведения [9]. Такой образ оказывается биологически (или социально) целесообразным именно в силу того, что он является средством воспроизведения в мозгу информации о прошлом, тем самым позволяя живому существу, актуализирующему эту информацию, быть адекватным в повторяющихся или новых средовых условиях. Иными словами, как следует предполагать, психический образ должен быть функционально важным фактором, который определяет доступ информации, фиксированной в хранящих опыт нейронных сетях [10], для ее анализа в других нейронных сетях или же отторжение такой информации.

Средовая новизна (в первую очередь те ее аспекты, которые приводят к гибели живых существ) является одним из глобальных эволюционных факторов, определяющих эволюционный отбор живых систем. Как было показано в нашем мысленном эксперименте, описанном выше, генетическая память и сформированные на ее основе нейронные сети безусловных рефлексов и инстинктов (которые реализуют “биологически целесообразные нейронные автоматы”, лишённые произвольной психической регуляции) могут обеспечивать приспособленность живых систем лишь к постоянным, существующим из поколения в поколение, рутинным средовым факторам. В то же время принцип построения нейронных сетей, в которых психические явления реализуют феномен субъективной оценки раздражителей, обеспечивающий накопление и интеграцию прошлого опыта в управляющих нейронных иерархиях, как раз и может объяснить возможность адекватных поведенческих ответов живых существ на средовую новизну. В самом деле, обитая в изменчивых, вероятностных средовых условиях, живое существо “заинтересовано” формировать свои поведенческие акты на основе определенных повторяемостей связей событий, верных как для прошлого, так и для будущего. В связи с этим в ходе эволюции должны были рано или поздно возникнуть соответ-

ствующие информационные процессы и реализующие их нейронные сети, которые позволяли бы выявлять в изменчивых условиях частные закономерности, повторяющиеся в определенных средовых контекстах. Такие нейронные сети, в отличие от нейронных сетей безусловных рефлексов, должны были осуществлять регуляцию поведения в условиях новизны среды на основе прижизненно накопленного опыта.

Однако в рамках канонических представлений о нейронном сетевом устройстве нашего мозга и реализуемых мозгом информационных операциях функции общепринятого, “классического”, синапса оказываются как минимум недостаточными. Действительно, если предположить, что синапсы во всех структурах мозга человека функционируют только таким образом, как это предписывается современной нейрофизиологией, в активности таких нейронных сетей будет принципиально отсутствовать такой системообразующий (по Анохину) фактор, который обеспечивал бы в них накопление и использование в будущем биологически целесообразной информации. В деятельности таких сетей не участвуют, во-первых, фактор субъективной оценки (реализуемый в основном лимбической системой мозга в форме эмоциональной оценки раздражителей [9]), а, во-вторых, психический образ. Ведь мы запоминаем и актуализируем свой прошлый опыт только с помощью психических образов, как раз и организующих нашу память в субъективно значимые интегральные информационные комплексы, которые соответствуют прижизненно запоминаемым определенным средовым или смысловым контекстам. Нейронная импульсация в нейронной сети, не предполагающей проявления в ней факторов субъективности и психических образов, подчиняется не биологической (или социальной) необходимости, а тем сугубо физиологическим (или даже физическим) условиям, которые либо содействуют, либо, напротив, препятствуют передаче сигнала через тот или иной синапс. Такая нейронная сеть будет всего лишь “автоматом”, к тому же “автоматом”, вообще не являющимся биологически целесообразным. В такой парадигме исследования совершенно не ясно, какие именно условия формируют в нейронных сетях биологически целесообразное усиление (*strengthening* [11–13]) синаптической передачи или возникновение новых синаптических связей, формируемых во многих участках гиппокампа и коры мозга в связи с приобретением нового опыта.

Очевидно, синапсы, явно причастные к распределению электрической активности в нейронных сетях [7], т. е. являющиеся, таким образом, релейными устройствами [6], могут оказаться причастными и к взаиморегуляции нейронных сетей, реализуемой с участием психических процессов. Ведь в психическом образе, например, присутствует именно та совокупность информации, фиксированной в нейронных сетях мозга, которая оказывается комбинированной именно с ситуативно возникающей проблемой и субъективной установкой решить эту проблему определенным образом. Синапсы в таком случае могут оказаться некими элементами управляемых нейронных сетей, которые позволяют воспринимать системные контролирующие воздействия управляющих нейронных сетей на основе уже интегрированной в них (посредством психических образов) информации о прошлом опыте. Иначе говоря, они могут быть элементами подконтрольных нейронных сетей. Последние фактически обеспечивают принятие управляющих системных сигналов, сформированных на основе интегрированного прошлого опыта, причем в отсутствие еще не сформированных физиологически синаптических связей между сенсорным входом и моторным выходом. Например, реализуемый нейронными сетями фронтальной коры психический образ, в котором представлены цель и ее пространственная локализация [9], может быть именно тем феноменом, который посредством системного воздействия на синапсы моторной коры и всех ее подкорковых и спинномозговых “сателлитов” определит паттерны всех этих структур, в совокупности своей реализующих то произвольное поведение, которое направлено на овладение этой целью.

Таким образом, именно синаптические соединения могут быть теми элементами нейронных сетей, которые участвуют в обеспечении управляемости одних нейронных сетей другими нейронными сетями на основе интегрированной информации, функционирующей в мозгу в форме психических образов. Управляющие нейронные сети фронтальной коры, интегрируя прошлый опыт человека, могут, например, влиять даже на активность нейронных сетей сенсорного входа [14]. Этим как раз и отличается произвольное внимание человека: мы чаще всего обращаем внимание на то, что нам необходимо видеть. Очевидно, именно поэтому на периферии нервной системы (в том числе в нейронных сетях, обеспечивающих сенсорную сферу) также существует множество модифицируемых, а не стро-

го фиксированных синаптических связей [7]. Таким образом, именно подобная функциональная сопряженность субъективных психических явлений и объективно существующих в мозгу синаптических структур позволяет, как нам кажется, живому существу пользоваться преимуществами онтогенетически накапливаемого опыта.

ПСИХИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ – ВНУТРИСЕТЕВОЙ АСПЕКТ АКТИВНОСТИ НЕЙРОННЫХ СЕТЕЙ МОЗГА

В гипотезе, высказанной выше, мы отразили лишь общий принцип активности нейронных сетей, осуществляющих фиксацию, хранение, интеграцию информации и последующее использование прижизненно накапливаемого опыта. Данный принцип состоит в возникновении между нейронными сетями различных структур мозга функциональных отношений, которые можно назвать отношениями управления – подчиненности. Формирование этих отношений, которые могут быть выявлены только в случае нашего понимания активности мозга как активности, направленной в конечном итоге на обнаружение закономерностей в прошлом опыте, опосредуется именно психическими феноменами, с помощью которых такой опыт прошлого может актуализироваться в настоящем. В частности, таким психическим феноменом является передача *субъективно значимой* информации от одних нейронных сетей к другим, причем такая передача реализуется в условиях отсутствия необходимых, но еще не усиленных, согласно биологической целесообразности [1, 11], синаптических связей между этими сетями.

Еще со времен Пенфилда, который получал самоотчеты оперируемых пациентов во время электрического раздражения различных структур мозга, стало известно, что структуры лимбической системы, в первую очередь гипоталамус, амигдаллярный комплекс и поясная извилина коры, причастны к реализации функции субъективной оценки (эмоциональной окрашенности) информации, фиксированной в мозгу [3, 5, 15, 16]. И тот факт, что в нейронных сетях нашего мозга, ответственных за хранение информации, фиксируется не вся подряд, а именно субъективно (и, как следствие, биологически и/или социально) значимая информация, может свидетельствовать о том, что структуры лимбической системы реализуют управляющую функцию по

отношению к структурам, фиксирующим накапливаемый опыт. Очевидно, что именно лимбический комплекс “диктует” нейронным сетям, фиксирующим этот опыт, какая именно информация должна быть в них зафиксирована. И диктует именно на основе формируемых им эмоциональных оценок тех или иных стимулов. Мы также должны предположить, что нейронные сети лимбической системы могут выполнять управляющую функцию и по отношению к нейронным сетям, непосредственно обеспечивающим контроль произвольного поведения (сетям сенсомоторной коры). Приведем один из примеров межсетевых отношений, реализуемых при посредничестве фактора субъективной оценки. В случае повышения активности соответствующих ядер амигдалы, реализующих переживание страха, именно эти структуры будут определять процессы формирования сетей, которые реализуют функцию памяти, а отсюда, и функцию поведения, направленного на избежание источника страха.

Таким образом, у нас уже есть основания говорить о том, что, возможно, посредством психических образов управляющие сетевые иерархии мозга, реализующие субъективную оценку обрабатываемой в мозгу информации, “считывают” информацию с управляемых нейронных сетей для ее интеграции. Ведь для осуществления процесса управления необходимо собирать информацию о прошлом опыте, интегрировать (объединять) ее и тем самым формировать “большую информационную компетентность” управляющих сетей, необходимую для осуществления управления теми нейронными сетями, которые прямо обеспечивают регуляцию поведенческих актов (в этом и состоит смысл изображенной на рисунке функциональной схемы). Причем информация должна интегрироваться именно в такие информационные комплексы (психические образы), которые являются по своей системной организации либо биологически, либо социально значимыми. Это как раз и осуществляется в мозгу через феномен субъективной оценки (в психическом образе фиксируется преимущественно та информация об объекте, которая является либо актуально, либо потенциально эмоционально значимой). Живому существу, например, гораздо полезней запомнить целостную (интегрированную в психический образ) ландшафтную “картину” места, где оно может регулярно получать пищу, чем ориентироваться на какой-либо один изолированный субъективно значимый показатель. Ибо в таком случае вероятность ошибки в осуществлении пове-

денческого акта резко минимизируется.

Наши рассуждения об активности нейронных сетей, реализующих функцию онтогенетической памяти, будут мало чего стоить без упоминания о гиппокампе. Ибо гиппокамп является именно той структурой, без которой вообще не происходит запоминания информации. Здесь мы и сделаем попытку показать, что комплекс структур, анатомически связанный непосредственно с гиппокампом, выполняет посредническую функцию между управляющими и управляемыми нейронными сетями мозга. В силу своей причастности к долговременной фиксации в коре прижизненно накапливаемого опыта именно он и обеспечивает возможность *большой информационной компетентности* управляющих нейронных сетей по отношению к управляемым сетям. Гиппокамп осуществляет накопление *субъективно значимой* информации [7, 17], и именно поэтому в нейронных сетях коры фиксируется биологически целесообразная информация о прошлом. Естественно, мы должны уделить особое внимание функционально-анатомической структуре гиппокампа и его функциональным связям с другими структурами мозга.

Результаты множества работ, посвященных гиппокампу, уже не оставляют сомнения в том, что взаимодействие двух его полей – *CA1* и *CA3* – является одним из ключевых функциональных аспектов церебральной активности, обеспечивающим основные для реализации запоминания нейронные процессы [7, 18]. Показательным оказывается то, что в промежуточной между полями *CA1* и *CA3* совокупности нейронов, точнее, в так называемых коллатералах Шаффера, исследователи фиксируют феномены долговременных потенциации и депрессии (LTP и LTD), т. е. такие модификации активности, которые коррелируют с субъективной значимостью и степенью новизны запоминаемого в данный момент стимула [7, 19]. А это может означать, что в нейронах истемы коллатералей Шаффера осуществляется непосредственное закрепление новой информации, оцененной в аспекте ее субъективной значимости. Соответственно, выявляется и степень необходимости дальнейшего закрепления указанной информации в коре в зависимости от ее биологической значимости. Интенсивные процессы образования новых синапсов и усиление и депрессия их эффективности также разворачиваются на данных нейронах [7, 17]. Приведенные факты могут свидетельствовать в пользу высказанных выше предположений, поскольку формирование и усиление функ-

ций синаптического аппарата в нейронной сети оправданы лишь с точки зрения вероятной биологической значимости раздражителя, проявляющейся в мозгу в форме субъективной оценки указанного стимула. Это, в свою очередь, означает, что такие образование новых синапсов на соответствующих нейронах, усиление и депрессия функций уже существующих связей должны подчиняться фактору субъективной значимости, который формируется нейронными сетями структур лимбической системы, реализующими фактор субъективной оценки.

Итак, нейронные сети определенных структур лимбической области, вероятно, могут влиять на ход информационных процессов в гиппокампе именно посредством реализуемых структурами области феноменов субъективной оценки информации. Гиппокамп в постулируемом нами смысле является подчиненной структурой по отношению к лимбическим структурам, реализующим феномены субъективной оценки. Мало того, он, будучи анатомически связанным со всеми ключевыми лимбическими структурами (гипоталамусом, ретикулярными ядрами таламуса, амигдалой, поясной корой), в силу своей внутренней анатомо-функциональной организации и должен выполнять функции, определяемые именно субъективной значимостью запоминаемой информации. Кроме того, поле *CA1* гиппокампа, тесно связанное с фиксирующими прижизненно накапливаемый опыт кортикальными полями, можно считать полем, которое непосредственно вовлечено в фиксацию в коре информации, репрезентирующей конкретные ситуации взаимодействия живого существа с окружающей средой. Эта информация представлена в форме психических образов, актуализирующих память о конкретных ситуациях в жизни человека [5, 20]. В то же время поле *CA3* гиппокампа, которое анатомически тесно связано с ретикулярной формацией и часто квалифицируется как неспецифическое поле [19], можно рассматривать именно как поле, обеспечивающее выделение из прошлых конкретных ситуаций субъективно значимых закономерностей связей внешних событий, которые могли бы оказаться полезными в будущем. И такое вычленение биологически или социально полезных закономерностей (ассоциаций, временных связей событий) осуществляется именно через фактор субъективности, реализуемый определенными структурами лимбической области. В данном процессе “*вычленения закономерностей из прошлого для организации адекватного поведения в будущем*”, оче-

видно, принимают непосредственное участие и нейронные сети ретикулярной формации, ибо в самой этой структуре также обнаруживаются нейроны, активность которых тесно коррелирует с субъективной значимостью предъявляемых стимулов [7, 19]. Психические явления оказываются, очевидно, именно тем, что определяет процессы усиления и депрессии функции синапсов в подчиненных сетях [13], а значит и структуру электрических процессов в таких сетях. Эта структура обусловлена большей информационной “компетентностью”, которой обладают нейронные системы управляющих структур (см. рисунок). Так, например, фронтальная кора могла бы регулировать электрическую активность в сенсомоторной коре с учетом уже интегрированного в ней прошлого опыта. А это, в свою очередь, обуславливало бы соответствующее объективно осуществляемое произвольное поведение субъекта, “наполненное субъективно интегрированной памятью”.

Таким образом, гиппокампо-ретикулярный комплекс, очевидно, является функциональным посредником между управляющими и подчиненными сетями мозга (в частности, между фронтальной корой и моторными кортикальными полями). Данный комплекс, наряду с другими структурами мозга, обеспечивает биологически и/или социально адекватное замыкание сенсорных входов и моторных выходов в сетевой организации целого мозга, и это происходит в условиях отсутствия биологически оправданного сугубо физиологического усиления синаптических связей. Психические явления в таком случае могут рассматриваться как некий внутрисетевой аспект активности нейронных сетей, который позволяет формировать в мозгу нейронные иерархии. В рамках активности этих иерархий можно накапливать информацию и интегрировать уже накопленные сведения, которые распределены в физиологически разобщенных нейронных сетях, хранящих жизненный опыт человека.

О ФАКТОРАХ, УПРАВЛЯЮЩИХ ПЛАСТИЧНОСТЬЮ НЕЙРОННЫХ СЕТЕЙ И СИНАПСОВ

Для определения психических процессов как внутрисетевого аспекта активности церебральных нейронных сетей, благодаря которому последние могут прижизненно фиксировать информацию и использовать ее с целью контроля поведения, необ-

ходимо обратиться к еще не рассмотренным нами фундаментальным фактам современной нейробиологии. Имеются в виду многочисленные указания на пластичность нейронных сетей мозга и их синаптического аппарата, реализуемую в связи с запоминанием [2, 21–23]. Поначалу удивлявшая исследователей скорость пластических изменений в мозгу, постоянный процесс формирования новых нейронных сетей и их синаптического аппарата позже потребовали своего объяснения. Однако и сейчас еще остается неясным, какие факторы управляют в мозгу формированием нейронных сетей и синаптического аппарата, фиксирующих онтогенетический опыт. Предлагаемая нами гипотеза, кроме прочего, может объяснить и то, каким образом структура вновь возникающих нейронных сетей и их синаптического аппарата оказывается соответствующей накапливаемому опыту человека. Если предположить, что нейронные сети управляющих структур (например, поясной извилины коры) формируют в мозгу субъективную оценку информации и на основе такой оценки осуществляют интеграцию прошлого опыта в форме психических образов, фиксирующих в своей структуре относительно постоянные значимые связи явлений в окружающей среде, то нейронные сети, фиксирующие в собственной структуре новую информацию, должны быть структурированы в соответствии с данными образами [10]. Так, психические явления могут оказаться причастными к упорядочиванию пластичности нейронных сетей, ибо они формируют указанные сети в соответствии с субъективной значимостью информации и образами, в которых эта информация актуализируется, т. е. могут функционировать в мозгу в качестве каузального фактора, способного влиять на внутримозговые события.

Далее мы должны исходить из фундаментального положения теории информации, согласно которому информация не может существовать без адекватного носителя [6]. Если же человеческий мозг обеспечивает формирование новой информации в ответ на средовую новизну, то пока совершенно неясно, как же в нем формируются нейронные сети, фиксирующие на основе прошлого опыта эту новую информацию. Ведь у такой новой информации, как и у любой иной, должны уже заблаговременно существовать (или возникать одновременно с ее формированием) соответствующие носители – нейронные сети, в которых она могла бы быть фиксированной во время ее формирования или процесса восприятия. Чтобы ответить на этот вопрос, обра-

тимся к данным литературы о пластичности нейронных сетей мозга именно в связи с фиксацией в нем прижизненно накапливаемого опыта. Например, у людей, профессионально ориентированных запоминать различные движения и создавать новые движения (спортсменов, танцоров и т. п.), обнаруживается отчетливое увеличение моторных областей коры [2], у людей, заинтересованных запоминать множество сложных средовых ландшафтов (например, профессиональных городских водителей), – гипертрофированный гиппокамп [20]. Мы же, опираясь на эти экспериментальные и клинические данные, должны попытаться ответить на вопрос: каким образом в человеческом мозгу могут формироваться и структурироваться под контролем фактора субъективности новые нейронные сети и их синаптический аппарат.

Ответ на данный вопрос может быть получен с учетом факта, выявленного недавно. Формирование новых нейронных сетей продолжается в человеческом мозгу постоянно и интенсивно, во многих случаях вплоть до преклонного возраста [13, 17, 24]. Видимо, мозг в этом случае формирует некое “избыточное” количество нейронных сетей (их можно еще назвать незрелыми или созревающими) для того, чтобы у запоминаемой или формируемой в мозгу новой информации уже заблаговременно имелись свои вероятно адекватные нейронные носители. И такие носители подвергались бы отбору для закрепления и усиления (*strengthening*) из массы “избыточных” незрелых нейронных сетей на основе проявляемой в психических образах новой информации. Здесь еще раз возникает повод напомнить о том, что в человеческом мозгу информация становится действенной только в форме психических явлений, в первую очередь психических образов.

Как можно полагать, управляющие нейронные сети именно посредством реализуемых ими психических явлений осуществляют селекцию из избыточной совокупности незрелых нейронных сетей именно тех их фрагментов, которые соответствуют субъективной (а значит, и биологической) значимости информации, и эта информация может в принципе в них фиксироваться. В данном случае процессы прореживания (*pruning*) нейронных сетей и апоптоза [22, 23] можно трактовать как физиологические феномены, также подконтрольные управляющим нейронным сетям мозга, причем подконтрольные именно через посредство психических явлений. Если не иметь в виду, что управляющие

нейронные сети мозга через влияние реализуемого ими фактора субъективности участвуют в прореживании избыточных нейронных сетей, то тогда остается неясным, каким же образом в мозгу фиксируется именно биологически (или социально) значимая информация. С другой стороны, если такая субъективно значимая информация не будет оформлена в информационные комплексы в форме психических образов, отображающих тот или иной фрагмент среды или ее вероятностной будущей образной модели, то тогда неясно, как в мозгу фиксируется именно эта информация, а не какая-либо иная. С учетом функционирования психических явлений в нейронных сетях мозга в ходе фиксации новой информации активность этих сетей уже может характеризоваться не как простая физиологическая (или даже физическая), реализуемая на основе физически осуществляемых биохимических, физико-химических и электрических процессов, а как биологически и/или социально целесообразная. Она становится таковой в силу того, что управляется фактором субъективности и регулируется посредством психических образов. Такое представление позволяет объяснить факт принципиальной возможности фиксации и формирования в мозгу новой информации как сформированного эволюционно приспособительного механизма к средовой новизне.

Выше сказанное хорошо соотносится с гипотезой Дамасио, известной как *гипотеза соматического маркера* (*somatic marker hypothesis* [9]). Ее основное утверждение заключается в следующем: формируемые нейронными сетями лимбических структур мозга эмоциональные состояния являются причастными к селекции биохимических, физиологических (в том числе нейрофизиологических) процессов, которые происходят в теле субъекта, испытывающего эту эмоцию. Тело существа, испытывающего, например, страх, осуществляет биологически адекватные, соответствующие указанному переживанию страха, интегрированные (т. е. реализуемые в единой системности всех элементов) моторные акты, направленные на избегание источника страха и сопровождаемые всеми необходимыми гомеостатическими процессами. Однако нам при рассмотрении данного примера необходимо заострить внимание именно на том, что такое существо ведет себя не просто биологически адекватно, но и в соответствии со своим прижизненно накопленным прошлым опытом. Ведь такое живое существо будет убегать именно в том направлении, которое

(вероятно!) сулит ему большую безопасность с учетом индивидуального опыта. А это, очевидно, и означает, что оно будет руководствоваться информацией, заключенной в психическом образе запомненного им ранее окружения.

Теперь обсудим проблему, с которой мы неизбежно сталкиваемся в контексте описанных в данной статье представлений. Если “обычные” синапсы являются элементами только подконтрольных нейронных сетей, то почему они так массово представлены во всем мозговом субстрате – начиная от спинного мозга и заканчивая наиболее эволюционно молодыми структурами, в том числе фронтальной корой? Почему они постоянно формируются в нейронных сетях, а в случае отсутствия функциональной поддержки элиминируются [22, 23]? Ответ, скорее всего, не будет неожиданным. Ведь в мозгу человека почти каждая структура в зависимости от реальных обстоятельств, сложившихся в данный момент, может выступить в качестве либо подконтрольной, либо контролирующей. Даже во фронтальной коре – специализированной области коры, призванной интегрировать информацию о накопленном жизненном опыте [9], – нейронные сети могут выступать как подконтрольные. Ибо они, формируя “информационную компетентность” на основе интеграции прошлого опыта (т. е. будучи основным сетевым звеном, вычленивающим “надежные” закономерности для ориентации в вероятностной среде), сами формируются под влиянием активности нейронных сетей, фиксирующих прошлый опыт. Следовательно, в нейронных сетях управляющих уровней также должны присутствовать синапсы, которые бы обеспечивали эффективные каналы информационной связи. Такие каналы облегчают доступ информации, формируемой в управляемых системах и проявляемой в образах. Например, все нейронные сети спинного мозга, реализующие автоматизированные формы поведения, должны быть в той или иной степени подконтрольны моторной и сомоторной коре, контролирующей произвольную мышечную активность. Это означает, что в сомоторной коре на основе афферентных импульсов, генерируемых мышечной системой, должны формироваться проприоцептивные образы объективно осуществляемых моторных актов для того, чтобы в мозгу функционировала информация о наличном состоянии мышечной системы. Ибо любой управляющий акт, осуществляемый посредством обратной связи, требует информации об объекте управления.

О ВОЗМОЖНОЙ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОДИФИКАЦИИ СИНАПСОВ В СВЯЗИ С АКТИВНОСТЬЮ НЕЙРОННЫХ СЕТЕЙ, РЕАЛИЗУЮЩИХ ПСИХИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Для того чтобы нейронные сети человеческого мозга оказались способными прижизненно накапливать опыт, мы вынуждены были допустить, что функция синапсов находится в связи с психическими процессами, реализуемыми в данных нейронных сетях. Другими словами, синаптические контакты могут быть, как уже упоминалось, именно теми элементами нейронной сети мозга, на уровне которых осуществляется перестройка активности подконтрольных нейронных систем с учетом новой информации. Такая информация формируется на основе закономерностей, вычлениваемых из прошлых событий и позволяющих живой системе ориентироваться в вероятностной среде. В связи с этим мы вполне можем предположить, что синапсы, действительно являясь традиционными для физиологического знания структурами, передающими управляющие физико-химические сигналы от одного нейрона к другому, тем не менее должны быть функционально чем-то явно большим, чем они нам видятся теперь. Мы знаем, что от биохимических и физико-химических процессов в синапсе зависит сам факт наличия электрического “потока” в постсинаптической сети. Отсюда синапс в рамках нашей гипотезы может быть той структурой, посредством которой управляющие сети могут регулировать электрическую активность в подконтрольных им сетях не только с помощью уже известных нейрофизиологии синаптических механизмов, но и посредством интегрированной в управляющих сетях и актуализируемой в психических содержаниях информации, необходимой для поведенческих ответов на средовую новизну. Таким образом, синапс, с одной стороны, является простым релейным устройством, распределяющим потоки “биоэлектрики” в нейронных сетях, а с другой – инструментом их информационного взаимовлияния. Первая из этих его функций описывается на основе классических нейрофизиологических представлений. Вторая же должна быть принята исходя из следующего соображения. Если ее не принимать во внимание, то активность нейронных сетей мозга, основанных на таких “сугубо физиологических” синаптических связях, нельзя

будет признать биологически и/или социально целесообразной. Как остается предполагать, функция взаиморегуляции нейронных сетей, в процессе которой осуществляется психически осуществляемая интеграция прошлого опыта, может осуществляться и иным путем. Такой путь предполагает, что синапс может срабатывать не только под влиянием соответствующего “рутинного” пресинаптического притока электрических сигналов, но и под системным влиянием информации, проявляемой в мозгу в форме психических явлений (эмоциональной оценки стимула) и психических образов. В этом случае функция синапса модулируется не только под воздействием сугубо физиологических или физических факторов (как, например, в случае усиления активности посредством известного гипотетического механизма Хебба [7]); такая модуляция явно не гарантирует биологическую и/или социальную целесообразность данной активности. Функция синапса изменяется уже под системным воздействием со стороны управляющих нейронных сетей, интегрирующих информацию о прошлом опыте.

Однако вернемся к упомянутому в начале нашего текста мысленному эксперименту, показавшему, что даже в отсутствие физиологически сформированных синаптических связей, реализующих адекватные нейронные связи между сенсорными входами и моторными выходами в нейронных сетях, реально активный мозг человека все равно позволяет в ответ на новое внешнее воздействие организовать новый (но, тем не менее, адекватный) поведенческий акт. Но в таком случае эта вторая функция синапса быть элементом нейронной сети, посредством которого и происходят системные информационные взаимовлияния в нейронных сетях, может осуществляться, очевидно, и посредством еще не усиленных в процессе предыдущей активности синапсов, в том числе синапсов, принадлежащих незрелым нейронным сетям. Синапс в данном случае должен подчиняться не только притоку электрических сигналов к пресинаптической мембране; он должен быть каким-то образом подчинен той системности, которая фиксирована в психическом контексте контролирующей его функцию управляющей нейронной сети. При этом рассматриваемый синапс должен быть подчинен такой системности вопреки отсутствию соответствующих модифицированных (усиленных) синаптических связей. В любом случае для обеспечения подобного биологически целесообразного влияния нейронных сетей друг на друга все же необходимо предположить

наличие соответствующих синаптических путей – будь они “проторенными” или “не проторенными” в известном физиологическом смысле. Ибо наличие именно таких синапсов в рамках нашей гипотезы обеспечивает принципиальную возможность использования онтогенетического опыта. Это и может, например, проявляться в процессе селекции нейронных сетей во время их прореживания (pruning [22, 23]) в ходе фиксации в мозгу новой информации. Нейрофизиолог, представления которого сформировались на традициях классической нейрофизиологии, возможно, скептически отнесется к такому синапсу, выполняющему столь необычные функции. И все же и наш мысленный эксперимент, и сама анатомическая структура синапсов, причастных к регуляции характеристик активности в постсинаптических нейронных сетях (особенно если учесть разнообразие еще слабо исследованных мембранных рецепторных механизмов в синапсах, регулирующих эффекты присутствующих в них нейромедиаторов), свидетельствуют о том, что в человеческом мозгу такие синапсы должны существовать. В противном случае нейронные сети человеческого мозга будут лишь сетями, в которых действуют “строго физиологические” (а точнее физические) факторы, а не сетями, активность которых подчиняется биологической (а позже, в ходе эволюции, и социальной) целесообразности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как мы пытались показать, функциональное значение всей совокупности частных нейрофизиологических процессов, протекающих в человеческом мозгу, становится понятным лишь в случае понимания нами того, какую конкретную приспособительную функцию по отношению к своему средовому окружению реализует целостная активность мозга и в чем состоит механизм данной приспособленности. И эта эволюционно сформированная функция мозга человека основана на возможности вычленивать из сходных в чем-либо событий прошлого такие закономерности (повторяемости, регулярности) связей между событиями, которые позволяют по возможности с первого же раза реализовывать адекватные поведенческие акты в вероятностной, богатой новизной, среде существования. Такой подход к исследованию мозга, по нашему мнению, должен привести к смене исследовательской парадигмы в нейробиологических исследовани-

ях. Последние до нынешнего времени не замечали множества фактов, которые свидетельствовали о функциональной включенности психических явлений в процесс прижизненного накопления и использования опыта [25]. Мы в связи с этим подчеркнули, что активность нейронных сетей мозга живых существ становится биологически и/или социально целесообразной, только реализуя психические явления.

Чтобы живое существо оказалось способным приспособливаться к средовой новизне, вычленив из сходных событий прошлого существенные закономерности (*реализуя опору на новизну в новизне*), на основе которых можно было бы в будущих новых средовых условиях биологически и/или социально целесообразно “замыкать” в нейронных сетях мозга новые сенсорные входы и моторные выходы, необходимо предположить, что эти нейронные сети мозга функционируют на основе еще не вполне известных принципов. В отличие от нейронных сетей “живых автоматов” (например, метод, “пользующихся услугами” лишь генетической памяти, а следовательно, приспособленных преимущественно к средовым условиям, остающимся неизменными в течение многих поколений), нейронные сети более продвинутых живых существ, функционирующие с задействованием структур мозга, которые причастны к реализации психических явлений (гипоталамус, гиппокамп, ретикулярная формация, кора мозга и т. д.), реализуют принцип интеграции информации в управляющих нейронных сетях для организации поведенческих ответов на средовую новизну.

Приняв психические явления как необходимый аспект активности нейронных сетей человеческого мозга, мы неизбежно должны принципиально иначе отнестись к синапсу как структурному элементу нейронных сетей. Его функция теперь не может традиционно интерпретироваться в терминах нейрофизиологии как простая передача физико-химического и нейрхимического сигнала от одной нейронной сети к другой на основе сугубо элементарных закономерностей. Функция синапса должна еще включать в себя и следующий аспект. Синапсы оказываются теми релейными устройствами в структуре нейронных сетей, посредством которых одни из указанных сетей воспринимают системные воздействия других нейронных сетей, фиксированные в психическом контексте. Эти другие нейронные сети в данный момент реализуют функцию управления (см. рисунок). В противном случае мозг человека

как “предвзятого” существа, соответственно формирующего психическую управляющую инстанцию социального уровня (“человеческое Я”, субъект, self) [26], не может интерпретироваться как орган, каковым он реально является. А именно, как орган, прижизненно накапливающий, интегрирующий и реализующий прошлый опыт в *вероятностных* (нестандартных) условиях окружающей (в том числе социальной) среды.

Данная работа не была связана с какими-либо исследованиями на людях или животных; поэтому формальная констатация соответствия этическим нормам таких исследований не требуется.

Автора статьи – О. В. Соловьев – подтверждает отсутствие конфликтов любого рода, касающихся коммерческих или финансовых отношений, отношений с организациями или лицами, которые каким-либо образом могли быть связаны с данной работой.

О. В. Соловьев¹

НЕЙРОННІ МЕРЕЖІ, ВІДПОВІДАЛЬНІ ЗА ГЕНЕТИЧНУ ТА ОНТОГЕНЕТИЧНУ ПАМ'ЯТЬ: ВІРОГІДНІ ПРИНЦИПОВІ ВІДМІННОСТІ

¹Східноукраїнський національний університет ім. В. Даля, Северодонецьк (Україна).

Резюме

У статті проведено порівняльний аналіз функціональних особливостей двох видів нейронних мереж мозку людини – тих, які формуються на основі лише генетичної інформації, або тих, які формуються з урахуванням прижиттєво накопиченого досвіду. Стверджується, що модифікацію поведінки на основі прижиттєвого накопичення біологічно та/або соціально доцільного досвіду можуть забезпечувати лише нейронні мережі, в яких реалізуються психічні явища. Робиться припущення, що в процесі використання онтогенетично накопиченого досвіду в мозку утворюються ієрархічні функціональні відношення між нейронними мережами різних структур. У межах таких ієрархічних функціональних відношень синаптичні з'єднання, що здійснюють добре відомі в нейрофізіології функції, можуть бути ще й тими елементами мозку, котрі забезпечують системні впливи нейронних мереж одна на одну через психічні явища, необхідні для накопичення та використання онтогенетичного досвіду.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. E. R. Kandel, *The Search of Memory. The Emergence of a New Science of Mind*, W. W. Norton & Comp., New York, London

- (2006).
2. J. M. Schwartz and S. Begley, *The Mind and the Brain: Neuroplasticity and the Power of Mental Force*, Regan Books, Harper Collins, New York (2002).
 3. J. C. Voss, "A review of unlocking the emotional brain: Elimination symptoms at their roots using memory reconsolidation," *J. Construct. Psychol.*, **27**, 236-240 (2014), doi: 10.1080/10720537.2013.792756.
 4. О. В. Соловьев, С. О. Соловьев, "О принципиальном отличии детерминизма в информационных сетях человеческого мозга и ЭВМ", *Штуч. интеллект*, № 3, 11-22 (2009).
 5. W. J. Penfield, "Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studies by electrical stimulation," *Brain*, No. 60 (4), 389-443 (1937).
 6. *Словарь по кибернетике*, Гл. ред. Укр. сов. энциклопедии, Киев (1989).
 7. Дж. Г. Николлс, *От нейрона к мозгу*, под ред. Дж. Г. Николлса, А. Р. Мартина, Б. Дж. Валласа и др., УРСС, Москва (2003).
 8. D. M. Amodio and C. D. Frith, "Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition," *Nat. Rev. Neurosci.*, **7**, Apr., 268-277 (2006).
 9. A. R. Damasio, *The Feeling of What Happens*, Harcourt Brace & Comp., New York, San Diego, London (1999).
 10. G. Rees, "Neuronal correlates of the contents of visual awareness in humans," *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B.*, **362**, 877-886 (2007), doi: 10.1098/rstb.2007.2094.
 11. E. R. Kandel, "The molecular biology of memory storage: a dialog between genes and synapses," *Biomed. Life Sci.*, **24**, 475-522 (2004).
 12. T. F. Roberts, K. A. Tschida, M. E. Klein, and R. Mooney, "Rapid spine stabilization and synaptic enhancement at the onset of behavioral learning," *Nature*, **463**, 448-451 (2010), doi: 10.1038/nature08759.
 13. M. Medalla and H. Barbas, "Anterior cingulate synapses in prefrontal areas 10 and 46 suggest differential influence in cognitive control," *J. Neurosci.*, **30** (48), Dec., 16068-16081 (2010), doi: 10.1523/JNEUROSCI.1773-10.2010.
 14. P. Vuilleumier and J. Driver, "Modulation of visual processing by attention and emotion: windows on causal interactions between human brain regions," *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B.*, **362**, No. 1481, 837-855 (2007).
 15. Р. Г. Кожедуб, "Эмоциональность и пространственно-временная организация мгновенных ЭЭГ-потенциалов", *Журн. высш. нерв. деятельности*, **55**, № 4, 518-526 (2005).
 16. Н. Ю. Ивлева, "Участие мезокортико-лимбической дофаминэргической системы в адаптивном поведении", *Журн. высш. нерв. деятельности*, **60**, № 3, 259-278 (2010).
 17. W. Deng, "Adult-born hippocampal dentate granule cells undergoing maturation modulate learning and memory in the brain," *J. Neurosci.*, **29**, No. 43, 13532-13542 (2009), PMID 19864566.
 18. J. L. McClelland and D. E. Rumelhart, "Distributed memory and the representation of general and specific information," *J. Exp. Psychol. Gen.*, **114**, Jun., 159-188 (1985), doi:10.1037/0096-3445.114.2.152.
 19. О. С. Виноградова, *Гиппокамп и память*, Наука, Москва (1975).
 20. K. Woollett and E. A. Maguire, "Acquiring "the Knowledge" of London's layout drives structural brain changes," *Current Biol.*, **21**, Iss. 24, Dec., 2109-2114 (2011), doi: 10.1016/j.cub.2011.11018.
 21. P. J. Lucassen, "Regulation of adult neurogenesis by stress, sleep disruption, exercise and inflammation: Implications for depression and antidepressant action," *Eur. Neuropsychopharmacol.*, **20**, No. 1, 1-17 (2010), PMID 19748235.
 22. J. Iglesias, J. Eriksson, F. Grize, et al., "Dynamics of pruning in simulated large-scale spiking neural networks," *BioSystems*, **79**, No. 9 (2005), doi:10.1016/j.biosystems.2004.09.016.
 23. G. Chechik, I. Meilijison, and E. Ruppin, "Neuronal regulation: a mechanism for synaptic pruning during brain maturation," *Neural Comput.*, **11**, No. 8, 2061-2080 (1999), doi:10.1162/089976699300016089.
 24. M. M. Merzenich and W. M. Jenkins, "Cortical plasticity, learning, and learning disfunction," in: *Maturational Windows and Adult Cortical Plasticity. SFI Studies in the Sciences of Complexity*, B. Julesz and I. Kovacs (eds.), Vol. 23, Addison-Wesley, Reading, MA (1995).
 25. О. В. Соловьев, "Describing of a case of purposeful behavior of living system in which there is no contradiction between purposefulness and physical causality," *J. Automat. Inform. Sci.*, **34**, 55-65 (2002).
 26. О. В. Соловьев, "Человеческое Я в "просвете" физического закона", *Вопр. философии*, № 11, 52-64 (2008).