

УДК 612.821

ИЕРАРХИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ВОСПРИЯТИЯ БЕЗ КОМБИНАТОРНОГО ВЗРЫВА

© 2019 г. В. Я. Сергин^{1,*}, А. В. Сергин²

¹ Институт математических проблем биологии РАН, г. Пущино, Россия

² АО “Лаборатория Касперского”, Москва, Россия

*e-mail: v.sergin@mail.ru

Поступила в редакцию 10.05.2018 г.

После доработки 15.10.2018 г.

Принята к публикации 20.11.2018 г.

В статье рассматривается модель восприятия, основанная на иерархической упорядоченности размеров рецептивных полей нейронов, которые возрастают вверх по сенсорным путям. Вводится понятие объемлющей характеристики, которая является ответом данного уровня восприятия на те сенсорные признаки или характеристики нижележащего уровня, специфическая комбинация которых выражает целостный сенсорный объект. Последовательность объемлющих характеристик образует иерархию: от признаков до высших объемлющих характеристик, выражающих целостные образы и сцены. Чем выше уровень в системе восприятия, тем меньше физических подробностей содержит объемлющая характеристика и тем более уникальные семантические свойства окружающего мира она выражает. Иерархия объемлющих характеристик – это алгоритм синтеза данных, отличный от интегрирования. Мозг отбирает и синтезирует данные, а не распознает объекты посредством решения вычислительных задач. В модели объемлющих характеристик комбинаторный взрыв невозможен, как нет комбинаторного взрыва и в реальном восприятии.

Ключевые слова: иерархическая модель, комбинаторный взрыв, объемлющие характеристики, синтез данных

DOI: 10.1134/S0044467719050113

ВВЕДЕНИЕ

Согласно современным воззрениям, система восприятия имеет иерархическую организацию. Единый принцип иерархического строения сенсорных систем сформулировал А.В. Кэмпбелл [Campbell, 1905] еще в начале минувшего века. В иерархических моделях сенсорная информация проходит последовательные стадии обработки, начиная от выделения простых признаков, которые затем интегрируются на более высоких уровнях и формируют отображения все более сложных объектов и сцен окружающего мира. Д. Хьюбел и Т. Визель [Hubel, Wiesel, 1962] предложили модель иерархии зрительных областей коры, составленных из различных клеток, от простых до сложных и гиперсложных. Общая черта всех иерархических моделей – последовательная обработка данных в восходящих сенсорных путях и формирование отображений возрастающей сложности.

Камнем преткновения иерархических моделей является проблема “комбинаторного взрыва”: экспоненциального роста числа нейронов, необходимых для отображения сенсорного объекта, при увеличении числа его признаков. За более чем столетнюю историю изучения восприятия проблему “комбинаторного взрыва” так и не удалось преодолеть [Velik, 2012]. Между тем потребность в ее решении быстро возрастает в связи с разработкой систем искусственного интеллекта, распознавания образов, систем управления роботами и многих других. Ключевой проблемой приложений искусственного интеллекта по-прежнему остается комбинаторный взрыв, возникающий при применении поисковых алгоритмов, к которым могут быть сведены практически все задачи интеллектуального распознавания, принятия решений и управления [Рассел, Норвиг, 2006; Нагоев, 2016].

Комбинаторный взрыв является принципиальной, но не единственной проблемой восприятия. Сенсорные данные образуют восходящий поток от рецепторов к ассоциативной коре. Эти данные интегрируются, образуя в коре головного мозга внутреннюю репрезентацию сенсорного объекта [Солсо, 1996]. Если это действительно так, то должна существовать морфологическая структура, пусть даже весьма обширная, куда стекаются все сенсорные данные. Однако современные исследования не обнаруживают такой структуры. Тогда возникает вопрос, как мозг, не имеющий центральной структуры обработки данных, осуществляет целостное восприятие и целостное поведение?

Еще одно фундаментальное свойство восприятия, требующее объяснения, известно как инвариантность восприятия. Например, мы воспринимаем летящую птицу как ту же самую, хотя ее геометрическая форма, размеры, экспозиция, освещенность, положение в поле зрения и другие физические характеристики изменяются. Почему мы воспринимаем объект как тот же самый, даже если характеристики светового потока, падающего на сетчатку глаз, кардинально изменяются?

Известна давняя проблема, которая до сих пор остается открытой: каким образом материальная, объективно регистрируемая нейронная активность мозга порождает идеальный субъективный образ? Единственным непосредственным источником наших ощущений может быть только активность нейронных структур. Однако мы воспринимаем окружающий мир не в характеристиках нейронной активности, а в категориях внешних событий. Нейронную активность мы не ощущаем вообще.

Длительная история исследований восприятия в русле современных теоретических концепций не ведет к решению этих и многих других проблем. Поэтому существует настоятельная необходимость нового взгляда на организацию процессов восприятия. Необходим новый подход, который позволил бы, опираясь на обширный опыт теоретических и экспериментальных исследований мозга, выстроить быстро растущие знания в иной перспективе.

В связи с поисками новой концепции восприятия заметим, что шестислойная организация новой коры головного мозга млекопитающих обладает удивительным подобием

независимо от того, какие функции она выполняет. Одни и те же слои, одни и те же типы клеток, одни и те же внутренние связи существуют в зрительной, слуховой, соматосенсорной, двигательной и других областях. Кора головного мозга исполняет одни и те же принципы обработки сенсорных и двигательных сигналов [Mountcastle, 1978; 1998]. Шестислойная структура коры может варьировать по толщине в разных областях, строение слоев или форма клеток могут изменяться, некоторые слои могут почти сливаться или, наоборот, разделяться на подслои. Например, IV слой первичной зрительной коры большинства приматов разделяется на 3 подслоя. Цитоархитектонические поля могут индивидуально различаться, но общий архетип остается неизменным [Mountcastle, 1978; Савельев, 2005].

В многочисленных исследованиях последних десятилетий показано, что универсальным принципом анатомической организации новой коры млекопитающих является колончатая структура [Hubel, Wiesel, 1974; 1977; Szentagothai, 1975; Creutzfeldt, 1977; Mountcastle, 1978; 1998; Батуев, 1984; Савельев, 2010; и др.]. Колонки, составленные из клеток с аналогичными функциональными свойствами, ориентированы перпендикулярно поверхности коры и проходят через все клеточные слои. Эти вертикально организованные группы клеток имеют множество связей между клетками по вертикали и сравнительно небольшое число связей в горизонтальных направлениях. Основной единицей вертикальной организации является мини-колонка, представляющая собой слегка изогнутый вертикальный цилиндр диаметром около 30 мкм и содержащий около 110 клеток. Количество клеток в мини-колонке оказывается практически одинаковым в моторной, соматосенсорной, лобной, теменной и височной областях у мыши, кошки, крысы, макака и человека [Mountcastle, 1978, 1998]. Мини-колонки группируются в макроколонки, более крупные структуры, которые могут содержать сотни мини-колонок. У разных видов млекопитающих, в разных областях новой коры колонки могут иметь разную форму и выглядеть как пластинки, бочонки или клубочки, но принцип вертикальной организации остается неизменным.

Что является причиной столь явного подобию нейронной организации функционально различных областей коры у разных видов

млекопитающих? Мы полагаем, что изначальной причиной мог быть способ обработки сигналов в новой коре, который сформировался на ранних стадиях эволюции млекопитающих. Алгоритм обработки сигналов в новой коре мог оказаться достаточно универсальным, чтобы обеспечить выполнение различных функций разными областями коры, и достаточно эффективным, чтобы сохраняться в процессе эволюции млекопитающих. Иными словами, можно предположить, что на ранних стадиях эволюции млекопитающих возник универсальный способ обработки сигналов в нейронных сетях, который сформировал наблюдаемую анатомическую организацию новой коры. Выяснение универсальной операционной структуры восприятия представляется актуальной и многообещающей перспективой.

Несколько лет тому назад мы предложили организационный принцип восприятия, основанный на представлениях о подобии нейронной организации коры и иерархической упорядоченности размеров рецептивных полей нейронов, которые возрастают вверх по сенсорным путям [В. Сергин, 2002; 2009; А. Sergin, V. Sergin, 2004; 2008]. Из этих допущений следует такая иерархическая организация системы восприятия, в которой на каждом уровне обработки формируется характеристика, объемлющая отобранные данные нижележащего уровня. Объемлющая характеристика — это перцептивная гипотеза о том, что данная специфическая комбинация признаков соответствует определенному сенсорному объекту. Последовательность объемлющих характеристик составляет иерархию, формирование которой является основным содержанием каждого акта восприятия.

В этой работе мы намерены показать, что иерархия объемлющих характеристик обладает замечательными свойствами. Иерархия объемлющих характеристик — это иерархия абстрагирования вследствие исключения множества нерелевантных и мелкомасштабных деталей на каждом следующем уровне обработки и иерархия укрупнения вследствие охвата более широкого набора признаков более крупными рецептивными полями. Чем выше уровень обработки в системе восприятия, тем меньше физических подробностей содержит объемлющая характеристика и тем более уникальные семантические свойства окружающего мира она выражает. Иерархия объемлющих характеристик представляет со-

бой путь от восприятия физических к формированию семантических характеристик. В такой модели комбинаторный взрыв невозможен, как его нет и в реальном восприятии.

Формирование объемлющих характеристик является основным содержанием операционных процессов во всех сенсорных, моторных и ассоциативных областях коры и на всех уровнях обработки. Объемлющие характеристики формируют внутри- и межмодальные связи и порождают ассоциативность функционирования мозга. Иерархия объемлющих характеристик — это мощный ассоциативный аппарат, обладающий в силу многосвязности сенсорных путей практически неограниченными возможностями.

Целью настоящей работы является построение концепции восприятия, которая позволяет преодолеть трудности, обнаруженные в исследованиях последних десятилетий, и которые до сих пор не имеют перспективы успешного решения. В нашей концепции операционная структура восприятия не имеет ограничений ни на вид сенсорных модальностей, ни на степень многомодальности восприятия. Тем не менее в экспериментальном плане мы руководствуемся преимущественно данными по зрительному восприятию. Зрительная система в сущности сама является многомодальной, и соответствующая база экспериментальных данных кажется наиболее адекватной для теоретических построений.

ОБЪЕМЛЮЩИЕ СЕНСОРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Известно, что данные рецепторных органов проецируются в первичную кору с высокой топографической точностью и нейроны проекционной коры имеют минимальные рецептивные поля. При движении вверх по сенсорным путям рецептивные поля нейронов увеличиваются, а точность топографического отображения падает. Это правило справедливо для всей сенсорной коры: размеры рецептивных полей нейронов растут от проекционных к ассоциативным областям. Поэтому нейронные структуры вышележащих уровней обработки не могут отображать деталей стимульного поля, которые имеются на нижележащих уровнях и требуют высокого пространственного разрешения. Но тогда что именно могут отображать нейронные структуры вышележащих уровней?

Мы полагаем, что нейронная структура каждого вышележащего уровня обработки может порождать характеристику, объемлющую данные нижележащего уровня в некотором адаптивно важном аспекте. Объемлющая характеристика может выражать некоторую целостность, обладающую специфическими свойствами на более высоком уровне восприятия. Например, наборы линий образуют решетку, последовательности звуков — ритм, глаза и нос — лицо и т.п. Требования к точности отображения целого ниже, чем требования к точности отображения деталей. Поэтому формирование иерархии объемлющих характеристик хорошо согласуется с тем фактом, что размеры рецептивных полей нейронов растут от проекционных к ассоциативным областям.

Объемлющая характеристика — это перцептивная гипотеза о том, что данная специфическая комбинация признаков соответствует определенному сенсорному объекту. Объемлющая характеристика выражает специфическую организацию компонент и сама является компонентой объемлющей характеристики более высокого уровня восприятия. Если идентификация сенсорного объекта дает организму новые адаптивные преимущества, то характеристика, объемлющая соответствующие признаки, может быть построена в процессе обучения.

Объемлющая характеристика на первой стадии порождения является гипотезой. Перцептивная гипотеза — это не прогноз, не предсказание, не экстраполяция и не предвосхищение. Перцептивная гипотеза определяет соответствие специфической комбинации признаков определенному сенсорному объекту, известное по прошлому опыту. Она является наилучшей выборкой из прошлого опыта. Перцептивная гипотеза, подтвержденная данными рецепторных органов (“физической реальностью”) и характеристикой более высокого уровня (“контекстом”), становится достоверной характеристикой данного уровня восприятия — объемлющей характеристикой.

Биологическая ценность признаков стимула состоит в том, что организм может реагировать на те из них, которые являются адаптивно значимыми. Но отдельные признаки порознь могут оказаться незначимы сами по себе, и только специфическая комбинация признаков приобретает биологический смысл. Связывание признаков, относя-

щихся к одному объекту, требует их синхронного отображения [Singer, Gray, 1995; Singer, 1999]. Однако это необходимое условие связывания не является достаточным условием целостного восприятия. Целостное восприятие требует объемлющей характеристики, порождающей новое качество на более высоком уровне восприятия. Объемлющая характеристика обеспечивает организму новые адаптивные возможности, недостижимые средствами подчиненных уровней иерархии.

Объемлющая характеристика является ответом данного уровня восприятия на специфическую комбинацию признаков нижележащего уровня, выделенную из множества других посредством обучения. Нейронная структура каждого вышележащего уровня восприятия отбирает только те признаки и их комбинации, пространственная организация или специфическая временная последовательность которых составляет целостный сенсорный объект. Например, из множества линий разных размеров и ориентаций, расположенных на плоскости, система восприятия отбирает те, которые образуют треугольники, квадраты и другие геометрические фигуры. Из множества звуков и шумов система восприятия отбирает специфические звуки человеческой речи, которые образуют слоги, слова и фразы — целостные сенсорные объекты последовательных уровней обработки.

Следует подчеркнуть отличие объемлющей характеристики от интегральной. Интегрирование, в своей сущности, является процессом суммирования (определяемое как предел аппроксимирующей суммы фрагментов при их неограниченном измельчении). Интегральная форма представления — это представление суммарных данных. Интегральные характеристики (виды интегралов и процедуры их вычисления) формально определены, что обеспечивает объективное представление данных.

Объемлющая характеристика не обязательно выражает объективно важные или физически реальные свойства сенсорного объекта, которые организму не известны. Она выражает биологически значимые свойства объекта и представляет собой адаптивную реакцию организма на этот объект. Это значит, что объемлющая характеристика изначально субъективна и должна быть чувствительной к индивидуальным различиям.

Объемлющая характеристика выражает такую специфическую комбинацию признаков, которая образует новое сенсорное качество — целостный сенсорный объект. Она не содержит в себе данных нижележащего уровня, а только связывает их в некоторую целостность. Нейронная структура каждого вышележащего уровня обработки отбирает только целостные объекты из большого разнообразия признаков и комбинаций нижележащего уровня. Отбор признаков и их специфических комбинаций изначально субъективны и определяются эволюционным опытом и прижизненным обучением организма.

Характеристика, объемлющая комбинацию признаков сенсорного объекта, порождает его целостное восприятие. Объемлющая характеристика порождает понимание специфической комбинации признаков как целостного объекта, значение и смысл которого известны по прошлому опыту. Целостность и специфические свойства сенсорного объекта порождаются не сходством частей и не их физической связанностью, а адаптивным смыслом данного сочетания для воспринимающего субъекта. Например, сцена может включать разнородные части, не имеющие устойчивых связей, тем не менее, адаптивный смысл ситуации порождает целостность и специфические свойства сцены.

Свойства сенсорного объекта не вытекают из свойств его компонент. Например, если отрезки, образующие решетку, заменить дугами, все равно это будет решетка. Даже если прямые линии заменить произвольными узорами, специфические свойства решетки сохранятся: сквозь нее можно видеть, но нельзя проникнуть. Объемлющая характеристика существует и выражает целостный сенсорный объект лишь в той мере, в какой существуют специфические отношения компонент. Эти специфические отношения определяют качественно иную сущность, обладающую собственными свойствами, отличающими ее от компонент. Например, решетка обладает такими свойствами, как плотность, узор, длина, высота и другие, которые не следуют из свойств ее компонент.

Специфические свойства сколь угодно сложного объекта также не вытекают из свойств его компонент. Например, обычное расположение глаз, носа и губ может порождать образ человеческого лица, даже если его компоненты сами по себе неузнаваемы (точка, точка, запятая, вышла рожица кривая).

Не свойства компонент, а состав и специфическая организация компонент (пространственная или временная) определяют целостность и уникальность образа.

На каждом уровне восприятия компоненты целого неделимы, а их внутренняя структура не существенна для данного целого. Например, круг, квадрат или треугольник могут быть изображены сплошными линиями, но если их границы изображены пунктиром, маленькими звездочками, буквами или цифрами, все равно это будут круг, квадрат или треугольник.

Таким образом, свойства целого, отличающие его от компонент, не сводимы к свойствам компонент, но состав и специфические отношения компонент определяют целое. С другой стороны, целое определяет состав и те отношения компонент, которые связаны с их принадлежностью данному целому.

Сенсорная характеристика, объемлющая данную специфическую комбинацию признаков, должна быть единственной. В противном случае восприятие может порождать замешательство, препятствующее адекватной поведенческой реакции. Единственность объемлющей характеристики сенсорного объекта является условием ее адаптивной ценности.

Теперь мы можем сформулировать необходимые и достаточные условия существования объемлющей характеристики сенсорного объекта. Объемлющая характеристика существует тогда и только тогда, когда 1) имеют место такие отношения компонент, которые порождают целостный сенсорный объект, обладающий специфическими свойствами, отличающими его от компонент; 2) этот сенсорный объект должен быть единственным в каждом акте восприятия.

В основе концепции объемлющих характеристик лежит представление об иерархической упорядоченности размеров рецептивных полей нейронов, которые возрастают от проекционных к ассоциативным областям. Эти представления основаны на множестве экспериментальных данных и уже давно являются общепринятыми. Современные нейробиологические данные о распределении размеров рецептивных полей пирамидных нейронов подтверждают эту закономерность. Размер рецептивного поля пирамидного нейрона определяется размером его дендритного дерева. Чем больше размер дендритного дере-

ва, тем больше количество входов и соответственно крупнее локус внешнего пространства, которое отображает данный пирамидный нейрон. Такая организация рецептивного поля пирамидного нейрона не является новым эволюционным приобретением. Скорее это архаичная форма организации, которая обнаруживается уже на первых уровнях обработки в зрительной системе. Размер рецептивного поля ганглиозной клетки сетчатки глаза определяется количеством фоторецепторных клеток, которые на нее проецируются. Чем больше фоторецепторов проецируется на ганглиозную клетку, тем больше ее рецептивное поле и тем ниже ее пространственное разрешение. Например, ганглиозная клетка сетчатки глаза в области центральной ямки может иметь соединение только с одним фоторецептором. Ее рецептивное поле может составлять всего 0.5 угл. мин, что обеспечивает высокое пространственное разрешение. Ганглиозные клетки на периферии сетчатки могут иметь соединения с тысячами фоторецепторов, рецептивные поля более 1 град. и, как следствие, низкое пространственное разрешение [Хьюбел, 1990].

Разнообразие и количество входов пирамидного нейрона зависят от ветвления его дендритного дерева, плотности шипиков вдоль базальных дендритов и организации сети дендритных контактов. Современные экспериментальные исследования организации пирамидных нейронов показывают, что при движении вверх от проекционной к ассоциативной коре размеры дендритных деревьев нейронов и их аксонных кластеров увеличиваются, ветвления дендритов охватывают более широкие области, а сети контактов становятся более плотными и сложно организованными [Elston, Rockland, 2002; Elston, 2003].

G.N. Elston [2003] описывает пирамидные клетки зрительного пути мозга макака, который последовательно включает области V1, V2, V4, нижневисочную и префронтальную кору. В этой восходящей последовательности обнаружено прогрессивное увеличение размеров дендритных деревьев и аксонных кластеров пирамидных клеток, которому соответствует увеличение размеров рецептивных полей этих клеток, определенное электрофизиологическими методами. Количество шипиков базальных дендритов пирамидных клеток префронтальной коры макака, в среднем, в 16 раз больше их количества в первич-

ной проекционной коре. Количество шипиков базальных дендритов пирамидных клеток префронтальной коры человека более чем в 23 раза превышает их количество в проекционной коре V1.

Небольшие дендритные деревья пирамидных клеток проекционной коры получают относительно небольшое количество однотипных входов из узких пространственных зон, что обеспечивает высокую топографическую точность отображения сенсорных данных. Количество внешних кортико-кортикальных связей в первичных сенсорных областях минимально. Дендритные деревья пирамидных клеток ассоциативной коры широко ветвятся, охватывают относительно большие области и получают входы различных сенсорных модальностей. Дендритные деревья пирамидных клеток префронтальной коры имеют максимальные размеры, ветвления их базальных дендритов охватывают обширные пространства и образуют максимальное количество контактов в сложно переплетенных сетях [Elston, 2003].

Заметим, что топографическое отображение в ассоциативных областях коры не только невозможно, но и не нужно, поскольку детальные топографические данные уже имеются на нижележащих уровнях обработки. Если первичные уровни обработки локальных сенсорных данных топографически центрированы, то высшие уровни обработки – объектно или целентрированы. Далее будет показано, что иерархия объемлющих характеристик обеспечивает непрерывный переход от одной формы отображения к другой и содержит одновременно доступный упорядоченный набор всех этих данных.

ИЕРАРХИЯ ОБЪЕМЛЮЩИХ ХАРАКТЕРИСТИК

В модели объемлющих сенсорных характеристик нейронная организация обработки сигналов может соответствовать принципам Д. Хебба [Hebb, 1949], согласно которым совокупность популяций нейронов одного уровня обработки, отвечающих на отдельный стимул, составляет нейронный ансамбль. Одни и те же популяции нейронов в разных актах восприятия могут входить в состав различных ансамблей. Ответ нейронного ансамбля физиологически выражается паттерном нейронной активности, специфичность которого отображает определенную сенсорную

характеристику (например, движение в определенном направлении). Нейронные ансамбли различных уровней обработки функционально специализированы и их ответы отображают различные сенсорные качества стимула. Любой отдельный стимул вызывает ответ множества нейронных ансамблей различных уровней обработки [Roelfsema et al., 1996].

Теория нейронных ансамблей хорошо согласуется с пространственным подобием разных областей новой коры и их вертикальной колончатой структурой. Мини-колонка представляет собой неделимо малую операционную структуру обработки сигналов в новой коре [Mountcastle, 1978; 1998]. Все нейроны мини-колонки имеют приблизительно одинаковые рецептивные поля и отвечают на стимуляцию одной модальности с почти одинаковым временным запаздыванием. Ответ мини-колонки определяется специализацией ее операционной структуры и характеристиками входного сигнала. Функциональные свойства мини-колонки делают ее наилучшим кандидатом на роль популяции в теории нейронных ансамблей.

В дальнейших рассуждениях мы используем понятия нейронной популяции и мини-колонки как эквивалентные. Все популяции (мини-колонки) одного уровня обработки, имеющие одинаковую функциональную специализацию (например, отвечающие на движение), образуют нейронную структуру. Такая специализированная нейронная структура порождает различные паттерны нейронной активности, которые отображают различные характеристики данного сенсорного качества (например, движения в разных направлениях). Различие сенсорных характеристик определяется разным узором нейронной активности, а не средним уровнем возбуждения структуры. Схема на рис. 1 поясняет отношения между популяцией (мини-колонкой), ансамблем и нейронной структурой.

В модели объемлющих характеристик уровни восприятия совпадают с нейронными уровнями обработки, но не совпадают со специализированными областями коры, которые могут содержать больше одного уровня. Объемлющая характеристика выражает целостный сенсорный объект своего уровня обработки и отображается специфическим паттерном активности нейронной структуры, обученной распознавать этот объект. Таким образом, объемлющая характеристика (психическая категория) имеет материальный но-

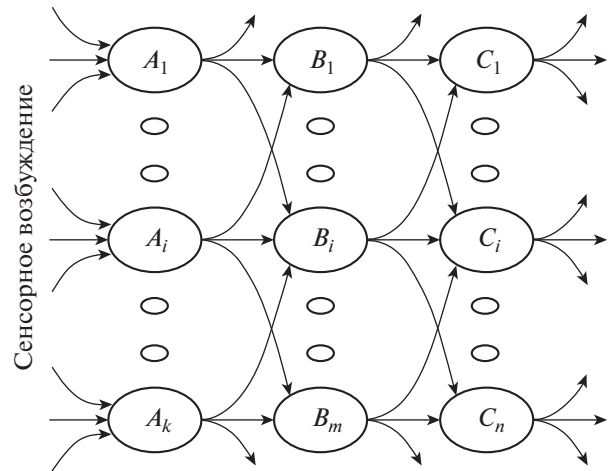


Рис. 1. Схема передачи возбуждения по одному из сенсорных путей. Овалами показаны нейронные популяции (A_i , B_i , C_i), которые образуют нейронные структуры последовательных уровней обработки А, В и С. Большими овалами отмечены те популяции, которые отвечают на данный стимул и составляют нейронные ансамбли данного акта восприятия. Связи между популяциями одного уровня не показаны, чтобы не усложнять схему.

Fig. 1. Scheme of transmission of excitation through one of the sensory paths. Ovals show neural populations (A_i , B_i , C_i), which form the neural structures of successive processing levels A, B, and C. Those populations that respond to a given stimulus and constitute the neural ensembles of a given perception act with large ovals. Relationships between populations of the same level are not shown, so as not to complicate the scheme.

ситель (специфический паттерн нейронной активности) и именно поэтому может оказывать влияние на другие психические и физиологические процессы. Эти представления хорошо согласуются со взглядами Д. Хебба [Hebb, 1949], который полагал, что паттерны возбуждения нейронов служат неврологическими эквивалентами единиц восприятия.

Популяции нейронов данного уровня обработки, принадлежащие одной или нескольким областям коры, могут отображать различные комбинации сенсорных признаков. Если на вышележащем уровне обработки имеется нейронная структура, которая обучена распознавать определенные специфические комбинации признаков (из нижележащего множества), она порождает паттерны нейронной активности, отображающие объемлющие характеристики этих комбинаций. Сенсорные признаки, которые отображает нижележащий уровень, должны быть

доступны для совместной обработки на вышележащем уровне, что требует конвергенции входных сигналов. Объемлющие характеристики должны быть доступны для обработки на следующем (вышележащем) уровне в разных областях коры, что требует дивергенции выходных сигналов. Таким образом, конвергенция и дивергенция сигналов необходимы на каждом уровне обработки, как это показано на рис. 1.

Нейронная структура, которая отображает сенсорный объект, имеет множество входов, но только один выход – специфический паттерн нейронной активности, который отображает объемлющую характеристику этого объекта и передается на множество других нейронных структур. Отсюда становится понятной анатомическая организация коркового нейрона, который имеет тысячи входов от других нейронов, что обеспечивает конвергенцию сигналов. Единственный выход через аксон, посредством ветвления на его конце, обеспечивает дивергенцию и передачу сигнала на тысячи других нейронов. Постулируемая нейронная организация иерархии объемлющих характеристик хорошо согласуется с анатомической организацией коркового нейрона.

Вышележащий уровень обработки любого сенсорного пути объемлет специфическую комбинацию данных нижележащего уровня, но не содержит их в себе. Объемлющая характеристика выражает целостный сенсорный объект своего уровня обработки. Поэтому в модели объемлющих характеристик не существует потока данных, которые последовательно передаются с нижних уровней восприятия вверх по сенсорному пути. Сенсорные данные остаются на том уровне восприятия, где они были идентифицированы. Сенсорные данные никуда не стекаются и нигде не отображаются в “интегральной форме”.

Каждый нейронный уровень обработки осуществляет перцепцию на множестве нейронных популяций нижележащего уровня подобно тому, как первичный нейронный уровень осуществляет перцепцию на множестве рецепторов. Например, нейронные популяции зрительных областей коры V1 и V2 являются “рецепторами” для вышележащих областей. Нейронная структура зрительной области V4 может отбирать во всем перцептивном пространстве те компоненты сенсорного возбуждения, которые связаны с цветом, а нейронная структура области MT может отбирать компоненты возбуждения,

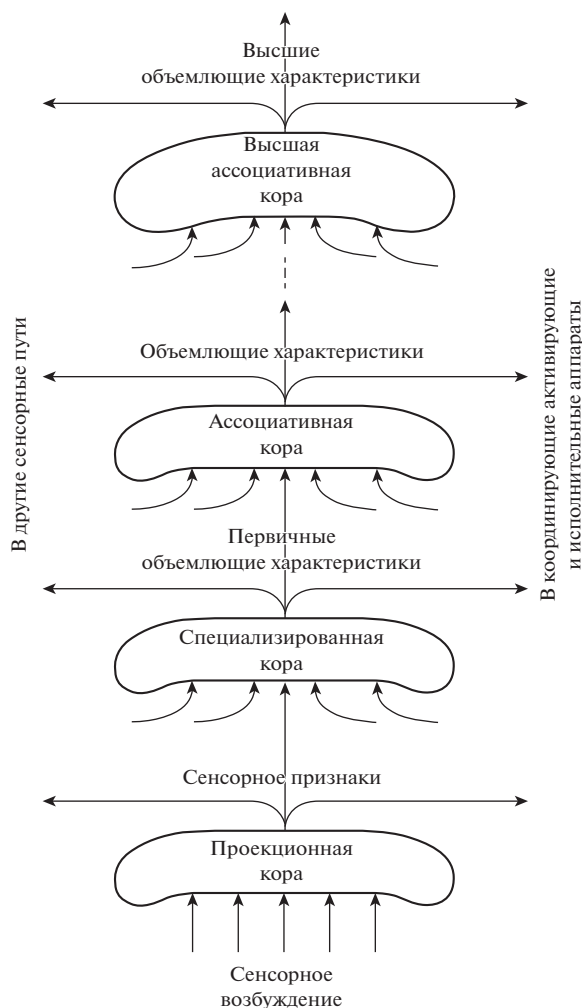


Рис. 2. Функциональная схема одного из восходящих сенсорных путей. Стрелки снизу вверх указывают не поток сенсорных данных, а последовательность формирования объемлющих характеристик. Изогнутые стрелки показывают входы от других сенсорных путей. Пунктир символизирует не показанные на схеме нейронные уровни.

Fig. 2. Functional diagram of one of the ascending sensory paths. Bottom-up arrows do not indicate the flow of sensory data, but the sequence of forming inclusive characteristics. Curved arrows show inputs from other sensory paths. The dotted line symbolizes neural levels not shown in the diagram.

обусловленные движением. В процессе эволюции каждый следующий нейронный уровень мог надстраиваться как новый уровень перцепции, “рецепторами” которого служили нейронные популяции нижележащего уровня. В результате могла формироваться последовательность нейронных структур, отображающих иерархию сенсорных качеств окружающего мира, как это показано на рис. 2.

Каждый уровень восприятия был высшим на своем этапе эволюционного процесса, отображал биологически значимые сенсорные объекты и был связан со всеми координирующими, активирующими и моторными аппаратами нервной системы. Эти связи уровней обработки с другими отделами нервной системы и исполнительными органами, хотя и модифицируются в эволюционном процессе, но вероятно, сохраняются, образуя параллельный ряд подсистем, формирующих весь спектр реакций организма на сенсорные события.

В основе нашего восприятия окружающего мира, включающего все модальности и масштабы сенсорных событий, от отдельных признаков до целостных образов и сцен, может лежать реакция нервной системы на параллельные входы, отображающие вложенные сенсорные характеристики стимульного поля (рис. 2). Вложенность означает последовательность все более объемлющих отображений, что обеспечивает глобальную упорядоченность сенсорных структур. Целостность отображения обеспечивает высшая объемлющая характеристика данного акта восприятия. Она определяет способ реакции организма на сенсорный стимул и является ключевой информацией для планирующего аппарата моторной системы.

Формирование иерархии объемлющих характеристик является неосознаваемым процессом. Осознается лишь конечный результат – слово, фраза, образ или сцена. Нейронные механизмы осознания результатов операционной активности мозга рассмотрены в работах [Сергин, 2016; Sergin, 2000; 2017]. Осознание сенсорного объекта делает возможным анализ его структуры, компонент и их отношений.

Типичные временные интервалы формирования объемлющих характеристик образуют иерархию: от нескольких миллисекунд – времени формирования сенсорных признаков, до нескольких секунд – времени отбора данных нескольких фиксаций взора и порождения высших объемлющих характеристик, формирующих образы или сцены. Время формирования объемлющей характеристики является естественным количественным критерием иерархической упорядоченности сенсорных структур. Тогда организацию восприятия можно представить отношениями включения

$$P_1 \subset P_2 \subset P_3 \subset \dots \subset P_n, \quad (1)$$

где P_1 – нейронный уровень, порождающий сенсорные признаки. Каждый следующий нейронный уровень P_2, P_3 и т.д., характеризуется временем формирования объемлющих характеристик, приблизительно на порядок превышающим время формирования характеристик нижележащего уровня. P_n – нейронный уровень, порождающий высшую объемлющую характеристику данного акта восприятия.

Модель устанавливает иерархию уровней восприятия в соответствии с типичными временами формирования объемлющих характеристик. Время формирования объемлющей характеристики является динамическим параметром процесса восприятия, и как параметр оно аналогично времени установления (релаксации) в физике. Этот количественный критерий позволяет разделить динамическую структуру процесса восприятия на качественно различные подсистемы, которые отображают сенсорные объекты различных иерархических уровней.

В иерархической последовательности уровней обработки переменные любого уровня могут изменяться на порядок медленнее, чем переменные нижележащего уровня, но на порядок быстрее, чем переменные вышележащего уровня. В соответствии с такой организацией восприятия паттерны нейронной активности первых уровней обработки должны обладать высокочастотной изменчивостью. На более высоких уровнях паттерны нейронной активности должны изменяться медленнее. На высшем уровне обработки, например, в нижневисочной или префронтальной коре специфический паттерн нейронной активности может отображать высшую объемлющую характеристику объекта и поэтому может сохраняться все время, пока этот объект находится в поле восприятия. Такая организация восприятия должна порождать широкий спектр частот нейронной активности, от сотен герц до десятых и сотых долей герца. Следовательно, восприятие любого сенсорного объекта может требовать синхронизации нейронной активности во многих полосах частот.

ФОРМИРОВАНИЕ ОБЪЕМЛЮЩИХ ХАРАКТЕРИСТИК

Если некоторая часть зрительного поля содержит один и тот же признак (например, зе-

ленный цвет или штриховку), то первичная объемлющая характеристика может определять просто конфигурацию пространства, занятого этим признаком. Функциональная роль первичных объемлющих характеристик может состоять в отображении конфигурации однородных областей зрительной сцены. Тогда представление зрительного поля несколькими первичными объемлющими характеристиками должно порождать хорошо выраженную разделенность поля на области.

Действительно, как показывают экспериментальные данные, если участки текстуры отличаются ориентацией, пространственной частотой, размером или цветом своих элементов, то эти различия ведут к мгновенной сегментации текстуры, не требующей внимания [Beck, 1983; Sagi, Julesz, 1985]. Участок текстуры, имеющий один общий признак, автоматически отделяется от другого участка текстуры, имеющего другой общий признак [Наатанен, 1998]. Поскольку первичные объемлющие характеристики должны формироваться раньше всех других, то восприятие текстуры предметов должно занимать минимальное время. Эксперименты с тахистоскопом [Величковский, 1982; Хофман, 1986] показывают, что испытуемые определяют текстуру предметов в первые 15 мс, значительно быстрее, чем другие характеристики.

Функциональная роль первичных объемлющих характеристик позволяет объяснить одно важное свойство зрительного восприятия. Известно, что если область вокруг слепого пятна однообразно и равномерно занимает, например, серия линий, то мозг заполняет пропущенное пространство подобными линиями, которые совпадают с реальными линиями [Cotterill, 1998]. Механизм заполнения в таких случаях может состоять в формировании перцептивной гипотезы — первичной объемлющей характеристики, определяющей конфигурацию пространства, занятого данным признаком. Механизм заполнения скотомы, вызванной повреждением фрагмента зрительной коры, может иметь аналогичную природу.

Границы между однородными областями также представляют собой первичные объемлющие характеристики. Видимая четкость границ не является непосредственным результатом фактически поступающих сенсорных сигналов. Напротив, сенсорные сигналы о границах размыты и неопределенны и могут служить лишь основанием для перцептивной

гипотезы. Если гипотеза подтверждается, граница раздела приобретает определенность и четкость. Первичные объемлющие характеристики — поверхности и границы — участвуют в формировании объемлющих характеристик более высокого уровня, отображающих объекты окружающего мира.

Направление движения также является сенсорным признаком, объемлющая характеристика которого определяет конфигурацию поля движения, например, движение всех точек твердого тела или движение воды в ручье. В общем случае, первичная объемлющая характеристика может определять конфигурацию однородной области, занятой определенным сенсорным признаком. Сегментация текстуры, различные участки которой имеют различные признаки, является автоматическим следствием формирования первичных ОХ.

Проекционная кора V1 посылает сигналы непосредственно в вышележащие зрительные области V2, V3, V4 и MT [Felleman, Van Essen, 1991]. Эти параллельные зрительные пути порождают иерархии объемлющих характеристик, которые могут взаимодействовать между собой.

Проекционная кора V1 отображает локальные признаки объектов. Эти признаки доступны для обработки нейронным структурами области V2. Рецептивные поля специализированных нейронов области V2, отвечающих на определенное сенсорное качество, например, длину световой волны или ориентацию линий, образуют непрерывную топографическую карту сетчатки глаза [Zeki, 1993]. Но рецептивные поля нейронов области V2 значительно больше, чем у нейронов проекционной коры, поэтому здесь могут отображаться характеристики, объемлющие локальные признаки.

Специализированные области зрительной коры получают сигналы из первичных областей V1 и V2. Отбор признаков и их комбинаций осуществляется в соответствии со специализацией вышележащих областей. Например, нейроны области V4 могут отбирать во всем перцептивном пространстве компоненты возбуждения, связанные с цветом. Нейронные структуры области MT могут отбирать компоненты возбуждения, обусловленные движением.

Каким образом в зрительном поле, разделенном на области по простым признакам,

выявляются объекты? Связанные с объектом признаки появляются одновременно, изменяются синхронно и исчезают также одновременно. Одновременное отображение комбинации признаков делает возможным формирование объемлющей характеристики объекта. Экспериментально установлено, что пространственно распределенные элементы изображения объекта в самом деле связываются перцептивно и интерпретируются как один объект, если они появляются одновременно или изменяются синхронно [Leonards et al., 1996].

Однородные части зрительного поля составляют компоненты фона, которые характеризуются определенной конфигурацией и взаимным расположением. Компоненты фона — это квазиобъекты, конфигурация и взаимное расположение которых выражаются первичными объемлющими характеристиками. Некоторые из этих квазиобъектов могут оказаться объектами, если характеризующие их комбинации признаков будут идентифицированы на основе прошлого опыта. Тогда предварительная локализация объекта — это унаследованное пространственное положение данного квазиобъекта по отношению к другим квазиобъектам. Формирование объемлющей характеристики объекта порождает его границы, что ведет к уточнению его пространственного положения. Выделение объектов из сенсорного фона делает возможным формирование объемлющей характеристики более высокого уровня — сцены. Восприятие объекта в контексте сцены завершает его пространственную локализацию.

Из нашей модели следует, что идентификация объекта и определение его пространственного положения являются связанными итерационными процессами. Причем определение пространственного положения объекта должно происходить на 1 шаг раньше, чем его идентификация. Это подтверждается экспериментальными данными, полученными методом вызванных потенциалов, которые показывают, что сначала регистрируются сигналы дорсолатерального пути (“где”), а затем сигналы вентрального пути (“что”) [Кропотов, 2010].

Цвет, обнаруженный нейронами одной области коры, движение, обнаруженное нейронами другой области, и форма, распознанная нейронами третьей области, могут относиться к одному пространственному фрагменту зрительного поля. Если кроме того эти

нейроны разряжаются синхронно, то выполнены необходимые условия принадлежности данной комбинации признаков одному объекту. Обнаруженная специфическая комбинация признаков может соответствовать определенному сенсорному объекту, известному по прошлому опыту, что является достаточным условием порождения перцептивной гипотезы и формирования объемлющей характеристики данного объекта.

Рассмотрим последовательность формирования объемлющих характеристик, представленную схемой на рис. 2. Идентификация сенсорных признаков, таких как линии, углы, их размещение, ориентация, движение и цвет, требует поточечного анализа всего поля зрения и, следовательно, требует высокого пространственного разрешения, большой скорости обработки и большого объема памяти. Формирование характеристик, объемлющих идентифицированные признаки, не требует столь высокого пространственного разрешения или большой скорости обработки. Например, комбинации отрезков, образующих решетку, крест или треугольник, можно обнаружить по характерным отношениям между отрезками, что не требует поточечного анализа поля зрения. Идентификация образа может состоять в выявлении характерных отношений сенсорных объектов нижележащего уровня, порождающих уникальное целое. Например, определенное расположение глаз, носа и губ могут породить образ лица, даже если его компоненты представлены весьма схематично.

В проекционной коре сенсорный объект отображается с максимальным пространственным разрешением, и это отображение содержит максимальное количество информации об объекте. По мере продвижения вверх по сенсорным путям, рецептивные поля нейронов увеличиваются, поэтому их способности отображать физические подробности объектов уменьшаются. В результате на вышележащих уровнях обработки уменьшается информационная сложность отображения объектов. Вместе с тем увеличение размеров рецептивных полей нейронов увеличивает разнообразие сенсорных признаков, на которые отвечают нейроны вышележащих уровней. Следовательно, может возрастать ширина охвата сенсорных качеств объектов, увеличиваться разнообразие объемлющих характеристик, их специфичность и уникальность, и все это не требует увеличения коли-

чества нейронов на вышележащих уровнях обработки. Такая организация восприятия обеспечивает практически безграничное разнообразие уникальных сенсорных объектов, которые мы способны распознавать без всякой угрозы комбинаторного взрыва.

Иерархия объемлющих характеристик вверх по сенсорному пути — это иерархия абстрагирования, вследствие исключения множества нерелевантных и мелкомасштабных деталей на каждом следующем уровне обработки, и иерархия укрупнения вследствие охвата более широкого набора признаков более крупными рецептивными полями. Каждый следующий перцептивный уровень порождает характеристику, объемлющую более широкий спектр свойств окружающего мира, и формирует новое сенсорное качество, имеющее более абстрактный и специфический адаптивный смысл. Чем выше уровень в системе восприятия, тем меньше физических подробностей содержит объемлющая характеристика и тем более уникальные семантические свойства окружающего мира она выражает. Иерархия объемлющих характеристик — это путь от восприятия физических к формированию семантических характеристик. Высшая объемлющая характеристика выражает ключевые черты целостного образа, его схему, концепцию.

Важно заметить, что высшая объемлющая характеристика — это не образ и не сцена, а уникальная схема сочетания объектов нижележащих уровней, порождающих образ или сцену. Образы и сцены могут отображаться иерархиями вложенных сенсорных характеристик, что обеспечивает детальность (за счет нижних уровней) и целостность отображений (за счет верхних уровней). Отображение любого образа или сцены активирует всю сенсорную ось. Высшая объемлющая характеристика порождает когнитивную завершенность и относительную обособленность образа в пространственном, временном и функциональном аспектах.

В первичной зрительной коре поточно отображается все множество сенсорных признаков всех субмодальностей с их пространственной локализацией в каждый момент текущего времени. Это отображение максимальной информационной сложности в иерархически организованной системе обработки данных. На вышележащих уровнях обработки, вследствие увеличения размеров рецептивных полей нейронов, информацион-

ная сложность отображения сенсорных объектов уменьшается. Формирование только одной объемлющей характеристики на каждом вышележащем уровне каждого сенсорного пути уменьшает также количество отображаемых объектов. На высшем уровне, в каждом акте восприятия, существует только одна характеристика, объемлющая данные нижележащих уровней и порождающая образ или сцену. Такая организация обработки данных обеспечивает быструю сходимость процесса распознавания. Вопреки традиционным представлениям об иерархической организации восприятия как последовательности от простого к сложному, иерархия объемлющих характеристик является последовательностью от информационно сложных отображений к более простым.

Максимально сложное отображение в проекционной зрительной коре хорошо объясняет тот факт, что в мини-колонке стриарной коры приматов содержится вдвое больше клеток, чем в мини-колонках других областей коры [Mountcastle, 1978; 1998]. Площадь проекционной коры VI максимальна по сравнению с вышележащими зрительными областями, площади которых последовательно уменьшаются вдоль сенсорного пути. Это справедливо как для мозга макака, так и для мозга человека [Van Essen et al., 2001; Brewer et al., 2002; Dougherty et al., 2003]. Современные исследования обнаруживают, например, такую последовательность размеров зрительных областей коры человека: V1 — 1470 мм²; V2 — 1115 мм²; V3 — 819 мм² [Dougherty et al., 2003].

Высокая пространственная разрешающая способность проекционной коры обеспечивает обработку максимально сложных отображений сенсорных объектов. Вместе с тем из соотношения (1) видно, что нейронные структуры проекционной коры характеризуются максимальной скоростью обработки входных сигналов. Отсюда следует, что интенсивность обработки данных должна быть максимальной в проекционной коре и убывать вдоль сенсорного пути. Следовательно, мы вправе ожидать, что такие физиологические характеристики, как электрическая и магнитная активность коры или интенсивность локального кровотока должны уменьшаться от проекционной к вышележащим областям. Рассмотрение множества экспериментальных данных подтверждает эти ожидания. Например, в экспериментах S. Zeki

[1993] измерялась интенсивность локального кровотока в различных областях зрительной коры, когда испытуемые рассматривали: набор вертикально ориентированных полос, две текстуры, движущиеся в противоположных направлениях и набор вертикально ориентированных полос, созданных движущимися текстурами. Во всех трех случаях интенсивность локального кровотока максимальна в зоне V1, значительно уменьшается в зоне V2 и затем убывает в специализированных зонах престриарной коры по мере удаления от V1. Таким образом, представление об иерархической организации восприятия, как последовательности от информационно сложных отображений к более простым, хорошо согласуется с морфологическими и нейрофизиологическими данными.

НИСХОДЯЩЕЕ ВОЗБУЖДЕНИЕ

Передача возбуждения по сенсорным путям не является простым восходящим процессом. Обилие и упорядоченность обратных кортико-кортикальных проекций, а также проекций от всех областей коры на таламус и другие подкорковые структуры мозга свидетельствуют о важной роли обратных связей. В соответствии с изложенными ранее представлениями передача детальных данных сверху по обратным проекциям невозможна, так как на верхних уровнях сенсорной системы их просто нет. Но возможна передача возбуждения, отображающего объемлющие характеристики, с вышележащих уровней обработки на нейронные структуры нижележащих уровней. Нисходящее возбуждение может избирательно активировать популяции нейронов нижележащих уровней, облегчая передачу компонентов сенсорного возбуждения, соответствующих объемлющей характеристике. Например, если объемлющей характеристикой является решетка, то могут активироваться популяции нейронов нижележащего уровня, реагирующие на линии определенной ориентации.

Мы полагаем, что передача возбуждения вниз происходит только на непосредственно нижележащий уровень обработки (рис. 3). Синхронная активация нейронных структур, отображающих различные сенсорные характеристики одного перцептивного уровня, позволяет связать их в осмысленное целое. Например, определенное сочетание формы и цвета может отображать объект, а определен-

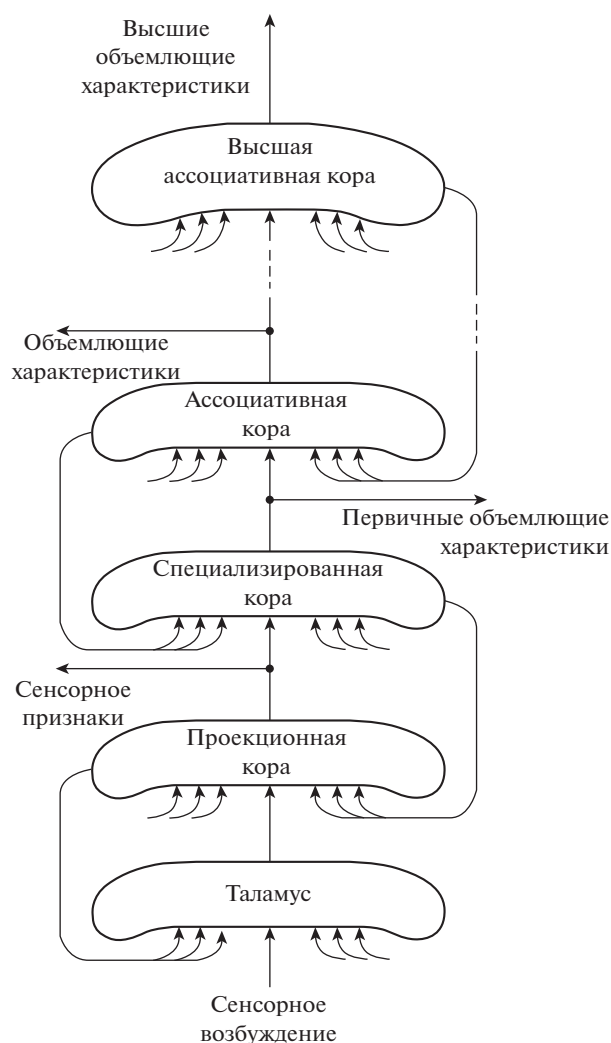


Рис. 3. Схема восприятия по одному из сенсорных путей. Обратные проекции образуют многозвенный каскад переноса возбуждения сверху вниз. Отдельными группами стрелок показаны входы от других сенсорных путей. Пунктир символизирует не показанные на схеме нейронные уровни.

Fig. 3. Scheme of perception on one of the sensory paths. Back projections form a multi-link cascade of excitation transfer from top to bottom. Separate groups of arrows show inputs from other sensory paths. The dotted line symbolizes neural levels not shown in the diagram.

ное сочетание объектов может отображать образ или сцену.

Из схемы на рис. 3 видно, что сенсорные пути состоят из коротких прямых и обратных связей между соседними уровнями обработки. Это согласуется с хорошо известными анатомическими фактами [Standring, 2005]. В зрительной коре различные специализиро-

ванные зоны напрямую связаны короткими волокнами друг с другом, а также с вышележащими и нижележащими областями. Целью обратных проекций претриарной коры являются популяции нейронов, которые дают прямые проекции на те же самые претриарные области, причем наблюдается заметная конвергенция зрительной информации на отдельных корковых колонках [Lund et al., 2003]. Кроме того, эти обратные связи оказываются быстропроводящими (3.5 м/сек) по сравнению с внутрикорковыми горизонтальными связями (0.1 м/сек) [Girard et al., 2001]. Все это демонстрирует наличие нейронной организации, физиологические характеристики которой могут обеспечить быстрый и избирательный каскад нисходящего возбуждения.

В чем состоит физиологический механизм управления восприятием сверху? Мы полагаем, что возбуждение сверху (непосредственно или через подкорковые структуры) переводит нейроны отобранных популяций коры нижележащего уровня в состояние, близкое к порогу разрядки [Сергин, 2009]. Известно [Кропотов, 2010], что состояние, близкое к порогу разрядки, характерно для нейронов коры. Ответ нейронного ансамбля в предпороговом состоянии на сенсорное возбуждение может быть высоко когерентным [Konig et al., 1996].

Возбуждение сверху может уменьшать время ответа отобранных нейронов нижележащего уровня до миллисекундного диапазона. В результате популяции нейронов нижележащего уровня, участвующие в данном акте восприятия, на короткое время становятся детекторами совпадения. Они интенсивно отвечают на синхронное сенсорное возбуждение, вызванное стимулом, и слабо реагируют на сигналы, распределенные во времени [Konig et al., 1996]. Поэтому весь ансамбль отобранных популяций нейронов нижележащего уровня может одновременно и быстро отвечать на паттерн сенсорного возбуждения. В то же время такой ансамбль из детекторов совпадений слабо реагирует на распределенные во времени сигналы, например, на широкополосный шум.

Вопреки популярным представлениям [Damasio, 1989], паттерн нейронной активности вышележащего уровня обработки не вызывает, не усиливает и не подавляет паттерн активности нижележащего уровня. Возбуждение сверху отбирает популяции нейронов

нижележащего уровня и переводит их в состояние, близкое к порогу разрядки.

Возбуждение сверху отображает объемлющую характеристику данного сенсорного объекта. Объемлющая характеристика определяет состав и те отношения компонент, которые связаны с их принадлежностью к этому объекту. Из множества сигналов, поступающих снизу, объемлющая характеристика отбирает специфическую комбинацию сигналов и передает возбуждение в точки их возникновения. Нисходящее возбуждение избирательно активирует популяции нейронов нижележащих уровней, облегчая передачу тех компонентов сенсорного возбуждения, которые соответствуют текущей объемлющей характеристике.

Объемлющая характеристика выражает ключевые свойства конкретного сенсорного объекта, поэтому соответствующее ей возбуждение сверху может одновременно активировать все популяции нейронов, которые могут отображать сенсорные признаки данного объекта в данном месте. Те признаки, которые действительно обнаруживаются рецепторами в это время и в этом месте, акцентируются благодаря возбуждению сверху. Таким образом, возбуждение сверху обеспечивает выделение сенсорных признаков, соответствующих объекту по прошлому опыту. Иными словами, объемлющая характеристика открывает “специфические ворота” определенным сенсорным признакам в данный момент и в данном месте.

Возбуждение сверху является подпороговым. Тогда пороговое возбуждение достигается только на тех популяциях нейронов, на которые в это же самое время поступает специфическое сенсорное возбуждение. Однако, если сенсорная стимуляция имеет высокую интенсивность, то это может обеспечить заметность стимула даже без возбуждения сверху.

С другой стороны, если возбуждение сверху обладает высокой интенсивностью и захватывает многочисленные популяции нейронов нижележащих уровней, возможно “восприятие” объекта, который отсутствует в стимульном поле. Некоторые экспериментальные данные подтверждают такую возможность. Например, в экспериментах D. Ress и D.J. Heeger [2003] испытуемому предъявлялся настолько слабый стимул, что испытуемый не мог его обнаружить и сообщ-

шал об отсутствии стимула. Тем не менее измерения с помощью fMRT регистрировали слабую активность в первичных зрительных областях V1, V2 и V3. Если испытуемый ошибочно думал, что видел стимул, хотя на самом деле стимул отсутствовал, активность в этих областях зрительной коры была значительно выше.

Ошибочное сообщение испытуемого об обнаружении стимула свидетельствует о формировании объемлющей характеристики сенсорного объекта в ассоциативной коре. Объемлющая характеристика посредством возбуждения сверху активизирует те признаки и характеристики нижележащих уровней, которые соответствуют этому объекту по прошлому опыту. В результате формируется образ сенсорного объекта, отсутствующего в стимульном поле. Экспериментально установлено, что если испытуемого просят просто представить лицо, это может вести к активации зоны распознавания лиц нижней височной коры [Kanwisher, 2000]. Такой психофизиологический механизм может лежать в основе наших способностей к воображению.

Объемлющая характеристика, посредством активации сверху, отбирает популяции нейронов нижележащего уровня, которые могут отображать признаки объекта. Те признаки данного объекта в данном месте, которые действительно обнаружены рецепторами, отображаются когерентной разрядкой активированных популяций. Тем самым стимул отбирает ансамбль популяций, участвующих в акте восприятия, из совокупности, активированной сверху. Посредством итераций по всем иерархическим уровням сверху вниз и снизу вверх синхронизируется уникальный набор нейронных ансамблей. Этот набор ансамблей из детекторов совпадений формирует быстрый сенсорный путь, единственный и уникальный для каждого акта восприятия.

Формирование быстрого сенсорного пути в ответ на стимул подтверждается некоторыми электрофизиологическими данными. В работах [Foxe, Simpson, 2002; Worden, Foxe, 2003] показано, что дорсолатеральная префронтальная кора вовлекается в обработку зрительных сигналов уже спустя 80 мс от начала предъявления стимула. Поскольку затылочная кора активизируется приблизительно за 50 мс, то система обработки зрительных сигналов, включающая сенсорные, теменную и лобные области коры, активизируется за 30 мс. [Кропотов, 2010]. В работе [Ильющенок и др.,

2007] показано, что семантический анализ слов происходит уже в первые 100 мс после их зрительного предъявления. Эти факты свидетельствуют о более высокой скорости обработки зрительных сигналов по сравнению с традиционными представлениями.

Синхронизация разрядки нейронов посредством избирательного возбуждения сверху может возникать на самой ранней стадии восприятия, как только сформируется первичная объемлющая характеристика, выражающая специфичность квазиобъекта. Возбуждение становится более избирательным, если квазиобъект окажется объектом, специфичность которого выражается объемлющей характеристикой более высокого уровня. Иерархия объемлющих характеристик активизирует ансамбли нейронов последовательных уровней обработки и связывает их непрерывным взаимодействием сверху вниз и снизу вверх. Высшая объемлющая характеристика выражает ключевые свойства данного сенсорного объекта, который отображает уникальная иерархия активированных нейронных ансамблей. Другие иерархии активированных нейронных ансамблей отображают в это же время другие объекты.

Иерархия объемлющих характеристик связана взаимно однозначным соответствием с иерархией активированных нейронных ансамблей. Такое соответствие обеспечивает выделение объектов из фона и отделяет их от других объектов, даже если они частично маскируют друг друга. Объекты в зрительном поле имеют различное положение на фронтальной плоскости и по глубине, поэтому не должно возникать никакой неопределенности при появлении двух и более объектов. Каждый сенсорный объект отображает своя уникальная иерархия активированных нейронных ансамблей.

ОБЪЕМЛЮЩИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОРОЖДАЮТ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА ВОСПРИЯТИЯ

С физиологической точки зрения единственным непосредственным источником наших ощущений может быть только активность нейронных структур. Однако мы воспринимаем окружающий мир не в объективных характеристиках нейронной активности, а в сенсорных, моторных и когнитивных категориях. Нейронную активность мы не ощу-

щаем вообще. Каким образом сложилась такая парадоксальная ситуация?

Следует иметь в виду, что значение и смысл биологических категорий определяются не где-то в высших ассоциативных областях коры, а там, где происходит их идентификация. Уже первичные объемлющие характеристики выражают адаптивный смысл сенсорных категорий, таких как границы, движение или цвет. Характеристики более высоких уровней обработки, объемлющие специфические комбинации признаков, отображают сенсорные объекты своих уровней восприятия и выражают их значение и предметный смысл.

Сенсорный объект обнаруживается посредством абстрагирования от всех нерелевантных и мелкомасштабных деталей, что позволяет выделить специфическую комбинацию признаков, порождающую целостный объект. Абстрагирование осуществляется не по характеристикам активности тех или иных популяций нейронов, а по адаптивному смыслу обнаруженных сенсорных признаков и их специфических комбинаций. Таким образом, хотя сенсорные признаки отображаются активностью нейронов, отбор признаков происходит не по интенсивности нейронной активности, а по адаптивному смыслу признаков. Поэтому объемлющие характеристики формируются не на основе характеристик нейронной активности, а на основе значения и предметного смысла тех специфических комбинаций признаков, которые отобраны эволюционным и прижизненным опытом.

Разнообразие уникальных объектов, событий и сцен окружающего мира необозримо велико. Тем не менее мозг с его медленными нейронами распознает их почти мгновенно. В качестве причины высокой эффективности мозга обычно указывают на массивно-параллельную архитектуру, которая обеспечивает высокую скорость вычислений. Параллельное функционирование сенсорных путей имеет, конечно, большое значение. Но еще более важным является то, что мозг ничего не вычисляет. Уже на первых уровнях восприятия мозг порождает перцептивные гипотезы о содержании стимульного поля. Перцептивные гипотезы – это готовые решения, которые являются результатом эволюционного и прижизненного опыта и порождаются нейронными структурами соответствующих уровней обработки в ответ на специфическое сенсорное возбуждение.

Иерархия объемлющих характеристик быстро уменьшает количество возможных сенсорных объектов при движении вверх по сенсорному пути. Единственность высшей объемлющей характеристики обеспечивает быструю сходимость процесса. Иерархия объемлющих характеристик – это алгоритм синтеза данных, отличный от интегрирования. Мозг отбирает и синтезирует данные, а не распознает объекты посредством решения вычислительных задач.

Набор сенсорных признаков объекта может меняться в зависимости от изменения его конфигурации, экспозиции, освещенности и других факторов. Характеристика, объемлющая комбинации сенсорных признаков объекта, известных по прошлому опыту, может обеспечить сохранение его перцептивной тождественности в изменяющихся условиях. Идентичность объекта устанавливается не по идентичности физических признаков, а вследствие непрерывной преемственности его объемлющей характеристики. Объемлющая характеристика объекта может быть тем средством, которое обеспечивает инвариантность восприятия.

Объемлющая характеристика объекта является вершиной иерархически упорядоченного набора вложенных сенсорных характеристик. Это значит, что инвариантность восприятия объекта обеспечивается многоуровневым набором сенсорных признаков и характеристик. Сенсорные признаки объекта могут меняться, вызывая изменение набора вложенных сенсорных характеристик, но вся эта иерархическая структура должна сходиться к одной и той же вершине – объемлющей характеристике этого объекта.

Заметим, что эта вершина не является аналогом “бабушкиной клетки”. Данная нейронная структура отображает объемлющую характеристику объекта посредством специфического паттерна нейронной активности. Эта же нейронная структура отображает объемлющие характеристики и других объектов посредством паттернов других специфичностей.

Мозг распознает не отображение сенсорного объекта на сетчатке глаз, а предметный смысл, ключевую схему объекта, его концепт, которые не зависят ни от освещенности, ни от размеров, ни от его экспозиции. В этом, вероятно, и состоит подлинная природа инвариантности восприятия.

Если наше понимание восприятия верно, то назвать несколько признаков одного объекта должно быть легче, чем назвать один и тот же признак нескольких различных объектов, поскольку это требует построения нескольких иерархий объемлющих характеристик. Действительно, задача, в которой испытуемый должен назвать три различных признака одного объекта (например, цвет, положение и форму), оказывается значительно более легкой, чем задача назвать один признак (например, цвет) трех различных объектов [Величковский, 1982].

Инвариантность объемлющих характеристик порождает громадную память мозга. Например, если три отрезка соединены концами, то их объемлющая характеристика — треугольник. Существует необозримое разнообразие длин трех отрезков и углов между ними, которые могут составлять замкнутую фигуру, но все равно это будет треугольник. Мозгу не надо запоминать все эти варианты, достаточно объемлющей характеристики.

Как мозг может сочетать инвариантное представление объекта, хранящееся в памяти, с непосредственно воспринимаемыми сенсорными признаками единичного объекта? Инвариантное представление объекта — это его концепт. Восприятие единичного сенсорного объекта порождает отображения сенсорных признаков и их объемлющих характеристик. Если эта иерархия сходится к хранящемуся в памяти концепту, возникает возбуждение сверху, которое избирательно активирует популяции нейронов нижележащих уровней, облегчая передачу тех компонентов сенсорного возбуждения, которые соответствуют этому концепту. Одновременное возбуждение сверху и снизу порождает активность нейронных ансамблей, участвующих в отображении этого объекта, что обеспечивает его целостное распознавание со всеми деталями и специфическими особенностями.

Нейронная структура любого уровня обработки отвечает высокой активностью на те, и только те паттерны входного возбуждения, которые она обучена распознавать. Входное возбуждение не будет замечено, если нейронная структура не отвечает избирательно на это возбуждение. Поэтому каждый уровень обработки игнорирует все данные нижележащего уровня за исключением тех специфических комбинаций, которые составляют адаптивно значимые объекты. Нейронные струк-

туры мозга не отвечают избирательно на шумы, поскольку они не имеют адаптивного содержания. Каждый уровень обработки игнорирует шумы как незначимые сигналы. Их передача по параллельным сенсорным путям не дает адаптивно значимого возбуждения на вышележащих уровнях и поэтому не может породить активацию сверху. Система восприятия не открывает для шумов “специфические ворота”, она не подавляет и не фильтрует шумы, а просто их игнорирует.

Преобладающее большинство локальных обратных связей коры головного мозга являются положительными [Mountcastle, 1978; 1998], что должно породить неустойчивость локальной динамики нейронов. Локальная неустойчивость нейронной динамики делает возможным взрывообразный рост любого локального возбуждения. Это обстоятельство позволяет ответить на очень важный вопрос: почему мы способны сделать хоть что-нибудь без внешнего стимула, например, пошевелить пальцем или просто подумать? Что и как инициирует процесс?

В локально неустойчивой нейронной среде любое малое возбуждение, спонтанное, намеренное или обусловленное ситуацией, растет взрывообразно. Если локальное возбуждение адаптивно значимо, то его передача вверх и вниз запускает процесс, аналогичный процессу восприятия. Этот процесс доступен управлению как снизу, так и сверху, и он завершается определенным действием, мыслью или образом. Если локальное возбуждение случайно и ничего не означает, его передача вверх и вниз не порождает адаптивно значимого сигнала, поэтому оно не поддерживается снизу и не активируется сверху. Окружающие нейронные структуры игнорируют это локальное возбуждение как незначимое. Незначимые локальные возбуждения составляют компоненты “шума” и не могут распространяться в нейронной среде. Таким образом, кора головного мозга, как динамическая система, неустойчива “в малом”, но устойчива “в большом”. Локальная неустойчивость нейронной динамики и ее устойчивость “в большом” могут породить наши способности осуществлять любое произвольное действие, физическое или ментальное.

Объемлющая характеристика сенсорного объекта должна быть единственной. Но как тогда мы воспринимаем двусмысленные рисунки, например такие, как рис. 4? В ответ на предъявление двусмысленного рисунка вос-

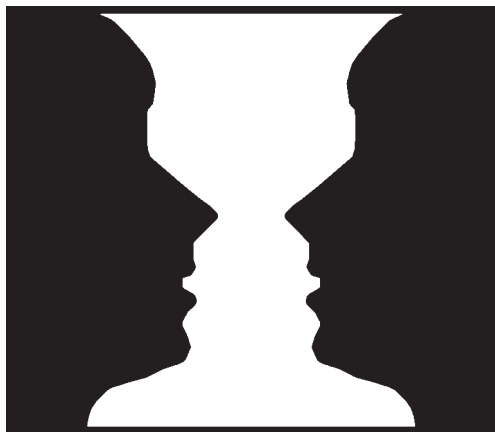


Рис. 4. Двусмысленный рисунок, который воспринимается или как кубок, или как два лица, обращенные друг к другу.

Fig. 4. Ambiguous drawing, which is perceived as a vase, or as two faces facing each other.

приятие порождает различные фигуры, хотя рисунок остается одним и тем же. Известно, что восприятие определенной фигуры зависит от того, какие части рисунка интерпретируются как фигура, а какие как фон [Cavanagh, 1999]. Но остается неясным, почему система восприятия относит некоторые части рисунка к фигуре и как отделяет их от фона.

Объемлющая характеристика объекта — это перцептивная гипотеза, порождение которой зависит от известных индивиду признаков и свойств объекта. Распознавание любых признаков знакомого объекта может порождать перцептивную гипотезу и возбуждение сверху, которое отбирает части рисунка, относящиеся к этому объекту. Возбуждение сверху синхронизирует нейронную активность и порождает интенсивное восприятие фигуры, что отделяет ее от фона. Действительно, воспринимаемая фигура обычно кажется четко очерченной и расположенной перед фоном или на фоне, который теряет ясные очертания [Рок, 1980].

Как только перцептивная гипотеза подтверждается, интенсивное отображение фигуры препятствует любым другим интерпретациям рисунка. Вслед за тем уменьшается нисходящее возбуждение, поскольку все данные нижележащих уровней необходимы только для формирования объемлющей характеристики этого объекта. В результате нейронная активность на нижних уровнях обработки уменьшается и нейронные структуры оказываются в стартовых условиях го-

товности для обработки любых данных рецепторных органов.

Постоянство рисунка не означает постоянства сенсорной стимуляции. Саккады, тремор, дрейф и другие движения глаз приводят к изменениям стимуляции сетчатки в зоне наилучшего видения [Барабанщиков, 2000; Martinez-Conde et al., 2006; Славуцкая и др., 2008]. Если иное распределение активности сетчатки выделяет признаки, соответствующие другому объекту, может формироваться новая перцептивная гипотеза. Новизна, как известно, вызывает немедленную активацию аппарата восприятия. Если новая гипотеза подтверждается, возбуждение сверху вызывает интенсивное отображение новой фигуры и обращение в фон всех остальных деталей рисунка.

После распознавания второй фигуры двусмысленного рисунка переход от восприятия одной фигуры к другой становится более легким, так как соответствующие сенсорные пути уже активированы. Колебания от восприятия одной фигуры к восприятию другой напоминают обычную ориентировочную реакцию в ситуации с двумя возможностями. Чем дольше субъект рассматривает рисунок, тем выше может быть частота колебаний. Такой рост частоты колебаний наблюдается в самом деле [Рок, 1980].

Если описанный механизм распознавания двусмысленного рисунка соответствует биологической реальности, то процесс восприятия альтернативных фигур является физиологически таким же, как восприятие отдельных изображений, которые предъявляются по очереди, сначала одно изображение, а затем другое. Некоторые экспериментальные данные подтверждают это предсказание. Например, F. Tong с коллегами [Tong et al., 1998] исследовали процесс бинокулярного чередования изображений лица и дома. Активность областей вентральной височной коры, избирательно отвечающих на эти изображения, измерялась с помощью функционального магнитно-резонансного томографа. Затем исследовалось восприятие этих изображений, которые предъявлялись физически по очереди, сначала одно, затем другое. Области вентральной височной коры, избирательно отвечающие на эти изображения, оказались теми же, что и в случае бинокулярного чередования. Уровни возбуждения оказались приблизительно такими же, как в случае би-

нокулярного чередования и, “к удивлению” [Tong et al., 1998], не выше.

Иерархия нейронных структур коры является операционной системой и памятью головного мозга. Чем больше нейронных уровней обработки, тем выше порядок иерархии, тем больше мощность операционной системы и больше объем памяти головного мозга. Мозг человека разумнее мозга других млекопитающих благодаря более высокому порядку сенсорной, моторной и семантической иерархий, которые воплощает новая кора (хотя и не только поэтому).

Объемлющие характеристики формируют внутри- и межмодальные связи и порождают ассоциативность функционирования мозга. Иерархия объемлющих характеристик — это мощный ассоциативный аппарат, обладающий, в силу многосвязности сенсорных путей, практически неограниченными возможностями. Ассоциативные процессы осуществляются посредством взаимодействия нейронных ансамблей, что обеспечивает статистически устойчивую повторяемость ассоциаций. Но в разных ситуациях (контекстах) один и тот же стимул может вызывать активность различных ансамблей нейронов и порождать неожиданный образ или чувство.

Ассоциативный аппарат, возникнув вместе с системой восприятия и моторной системой млекопитающих, породил принципиально новые возможности мозга. Многосвязный ассоциативный аппарат создал широкие возможности формирования сенсорных, моторных и когнитивных объектов, которые не являются результатом непосредственного сенсорного или моторного опыта. Эти виртуальные объекты, порождаемые комбинаторной активностью мозга, доступны опытной проверке, как и любые перцептивные или моторные гипотезы.

Заметим, что возможна глубокая аналогия процессов восприятия и интуитивного мышления. Иерархия характеристик, объемлющая перцептивный опыт, порождает сенсорные объекты. Иерархия характеристик, объемлющая опыт рассудочной деятельности мозга, может порождать когнитивные объекты. Формирование иерархии объемлющих характеристик является неосознаваемым процессом, осознается лишь конечный результат, его высшая объемлющая характеристика. Поэтому результаты рассудочной и ассоциативной работы мозга могут быть не-

ожиданными для размышляющего субъекта. Внезапное решение проблемы, на которую в прошлом, без видимого успеха, затрачено много сил и времени — это и есть озарение (инсайт).

ПРИРОДА СУБЪЕКТИВНОГО Я

Вынесение субъективного образа в пространство реальных предметов И.М. Сеченов [1951] назвал соотнесенностью. Но как осуществляется такое соотнесение?

Когда мы смотрим на световое пятно, то видим не поток электромагнитных волн, источником которого оно в действительности является, а его сенсорную характеристику, которую порождает мозг, — световое пятно. Если цвет пятна меняется, например, на красный или зеленый, мы видим не изменение спектра электромагнитных волн, которое в действительности происходит, а изменение цвета пятна. Световое пятно — это сенсорная категория, обобщенная характеристика потока электромагнитных волн, которая порождается мозгом. Эта субъективная сенсорная характеристика, посредством возбуждения рецепторных органов, привязана к источнику электромагнитных волн. Отождествление сенсорных категорий, порождаемых мозгом, с физическими источниками сенсорного возбуждения является механизмом проекции субъективных представлений на окружающий мир. В результате мы видим в окружающем мире не то, что там в действительности имеется, а то, что порождает наш мозг в ответ на физическое возбуждение.

Субъективные представления окружающего мира формируются в сенсорных категориях посредством иерархий объемлющих характеристик, которые порождают сенсорные образы. Текущий сенсорный образ, посредством возбуждения рецепторных органов, привязан к физическим источникам сенсорного возбуждения (стимулам). Поэтому процесс формирования сенсорного образа является замечательным процессом вынесения субъективного представления в пространство реальных предметов. Сенсорный образ — это проекция данных, хранящихся в памяти, на окружающий мир, инициированная сенсорным возбуждением.

Сопоставление субъективного образа с внешним стимулом позволяет организму посредством обучения формировать нейронные структуры, адекватно отображающие окру-

жающий мир. Сенсорные образы и сцены соответствуют реальному миру в той мере, в какой позволяют организму правильно ориентироваться и целесообразно действовать в окружающей среде. Такое соответствие требует, чтобы биологически важные пространственные отношения предметного мира и временные последовательности событий были изоморфно представлены в сенсорных образах и сценах. Эти адаптивно ценные свойства аппарата восприятия могли быть объектами эволюционного отбора.

Преобразование доступных рецепторным органам свойств окружающего мира в паттерны нейронной активности мозга является процессом кодирования. В физиологическом отношении кодирование является процессом преобразования сенсорного возбуждения рецепторных органов (текущей афферентации) в паттерны нейронной активности мозга. Паттерны нейронной активности порождают иерархию сенсорных признаков и их объемлющих характеристик, которые формируют сенсорный образ. Сенсорный образ является перцептивной гипотезой, которая должна быть подтверждена сигналами рецепторных органов. Перцептивная гипотеза, посредством нисходящего возбуждения, порождает ожидаемое сенсорное возбуждение рецепторных органов (ожидаемую афферентацию). Ожидаемая афферентация — это не прогноз, а соответствие сенсорного возбуждения рецепторных органов текущей перцептивной гипотезе (сенсорному образу), известное по прошлому опыту. Тогда формирование сенсорного образа является процессом декодирования (обратного преобразования) паттернов нейронной активности мозга в сенсорное возбуждение рецепторных органов (ожидаемую афферентацию).

Ожидаемая афферентация может не соответствовать реальному сенсорному возбуждению. Рассогласование ожидаемого и реального сенсорного возбуждения должно вызывать ориентировочную реакцию и формирование новой перцептивной гипотезы, порождающей более реалистическое ожидание сенсорного возбуждения. Такой итерационный процесс может обеспечить адекватное отображение стимульного поля.

И все-таки, почему сенсорные данные не могут отображаться мозгом просто в виде кодов — паттернов нейронной активности? Зачем нужны еще образы и сцены — “картинки в голове”? Дело в том, что критически важно,

чтобы кодированные отображения окружающего мира соответствовали физической реальности. Организм может достичь этого только посредством обучения. Но непосредственно сравнить окружающий мир и паттерны нейронной активности мозга невозможно. Зато можно сравнить окружающий мир и его субъективное отображение, которое выносится во внешнее пространство. Поэтому кодированные данные должны быть декодированы и представлены в явной форме субъективными образами. Сравнение субъективного образа с окружающим миром позволяет организму посредством обучения формировать нейронные структуры, адекватно (в адаптивном смысле) отображающие окружающий мир.

Образы и сцены, то есть явные изоморфные отображения окружающего мира, позволяют нам видеть все предметы на тех местах, где они находятся. В результате мы обретаем способность правильно ориентироваться и эффективно действовать в пространстве и времени предметного мира. В этом состоит адаптивная ценность и биологический смысл сенсорных образов.

Эволюционно обусловленной целью восприятия является адаптация организма к условиям окружающей среды и мы способны познавать реальный мир лишь так и настолько, как и насколько позволяют это адаптивные функции восприятия. Именно в этом смысле наше восприятие и наше знание о мире являются субъективными. Субъективность является фундаментальным свойством всех живых организмов и ее не следует путать с индивидуальными или личностными особенностями восприятия. Сенсорные, моторные и когнитивные категории представляют собой характеристики взаимодействия организма с окружающей средой, которые определяются его видовой принадлежностью и прижизненным опытом. Эти характеристики могут быть сколь угодно далеки от наиболее существенных свойств реального физического мира, которые организму неизвестны. Но эти характеристики выражают те специфические свойства окружающей среды, которые важны для взаимодействия данного организма с окружающим миром.

Модель объемлющих характеристик не оставляет никакого философского выбора: в реальном физическом мире нет образов и сцен, которые мы видим. Ощущения, образы и сцены — это субъективные представления

окружающего мира. Наше восприятие дает нам всего лишь одну из бесконечного множества возможных интерпретаций реального физического мира. Другие организмы, имеющие иную структуру, потребности и сенсорные органы, могут воспринимать в это же время и в этом же месте совершенно иные субъективные миры. Тем не менее все эти субъективные миры адекватны реальности в адаптивном смысле. Именно эти субъективные миры являются биологическими нишами, которые позволяют организмам эффективно действовать и процветать в реальной окружающей среде.

Как соотносятся психические и физиологические процессы в восприятии? Объемлющая характеристика (психическая категория) имеет материальный носитель — специфический паттерн нейронной активности и именно поэтому может оказывать влияние на физиологические процессы и морфологические структуры. Объемлющая характеристика, посредством своего паттерна нейронной активности, может влиять на специфичность других паттернов нейронной активности, вышележащего, нижележащего или того же уровня обработки и на эффективность синапсов в нейронных структурах, которые порождают эти паттерны. Таким образом, биологические структуры порождают субъективные характеристики (сенсорные, моторные и когнитивные категории), которые, в свою очередь, оказывают влияние на формирование этих структур. Биологическая и психическая природа организма неразрывно связаны причинно следственными отношениями. Это и есть, в двух словах, решение психофизиологической проблемы.

Мы не будем развивать далее эту тему, поскольку она неизбежно уведет нас далеко от основной задачи. Заметим только, что современные исследования психофизиологической проблемы содержатся в недавних работах [Дубровский, 2015; 2017; Иваницкий, 2015 и др]. “Чтение мозга” [Иваницкий, 2012; Таротин и др., 2017] и разработка интерфейсов “мозг — компьютер” [Фролов, Бобров, 2017 и др.] демонстрируют не только практическую ценность и эффективность, казалось бы, чисто теоретических представлений о связях мозга и психики, но и открывают новые технологические возможности.

В модели объемлющих характеристик важнейшие свойства восприятия (психические феномены) являются необходимыми след-

ствиями нейронной организации мозга. Модель позволяет объяснить природу не только изученных свойств восприятия (как это было показано ранее), но и понять такие аспекты восприятия, которые пока еще кажутся загадочными. Например, авторы авторитетного руководства по нейробиологии “От нейрона к мозгу” [Николлс и др., 2003] задают вопрос: каким образом две стороны мозга связывают мир, расположенный слева и справа, так, что нельзя заметить ни шва, ни прерывистости восприятия? Ответ на этот вопрос непосредственно следует из модели объемлющих характеристик. Зрительные поля слева и справа отображаются одновременно и не противоречат друг другу, что делает возможным формирование их объемлющей характеристики. Характеристика, объемлющая две стороны зрительного поля, порождает целостное отображение окружающего мира, в котором, согласно эволюционному и прижизненному опыту, не существует ни шва, ни прерывистости.

Что порождает ощущение собственного Я и наши способности к целостному восприятию и поведению, если, как мы знаем, наш мозг не имеет центральной структуры обработки данных? Действительно, наш мозг не имеет морфологической структуры, которую можно было бы рассматривать в качестве центральной. Но иерархия объемлющих характеристик обеспечивает целостное восприятие и целенаправленное поведение. Иерархия характеристик, объемлющая опыт, воззрения, намерения и действия индивида, может породить его субъективное Я. Высшая объемлющая характеристика обеспечивает целостность Я, но она не тождественна ему. По своей операционной структуре она аналогична высшей объемлющей характеристике сенсорного объекта, которая не является образом объекта, а только ключевой схемой, порождающей образ из данных нижележащих уровней обработки. Высшая объемлющая характеристика субъективного Я — это ключевая схема, объемлющая все уровни, модальности и аспекты нашей сущности.

Субъективное Я имеет иерархическую организацию, оно многомерно в физиологическом отношении и многоаспектно в семантическом плане. Высшая объемлющая характеристика, формирующая индивидуальное и целостное Я, обеспечивает целостное мироощущение и целостное поведение, и эти свойства субъективного Я не нуждаются в

центральной морфологической структуре головного мозга.

Субъект может осознавать свои ощущения, чувства, побуждения, намерения и действия, как в частных аспектах, так и в общем плане, что может порождать ощущение собственной личности. Чувство неделимости собственного Я формируется единством ответа всего организма (мозга и тела) на любое событие. Богатство возможностей и многогранность собственного Я порождаются разнообразием ответов на события, реальные и воображаемые. Продолженность собственного Я через все события жизни порождается долговременной памятью.

Активированное Я может быть компонентой объемлющей характеристики более высокого уровня – феноменального мира, что может порождать психически переживаемое ощущение присутствия здесь и сейчас. Переживаемое Я выделяет собственный организм в пространственном, временном и функциональном аспектах и может порождать такие свойства субъективного пространства, как центрированность (относительно собственного Я) и перспективность (с эгоцентрической точки зрения).

Иерархическая структура субъективного Я воплощает эволюционный и прижизненный опыт индивида. В некоторых случаях, например, в результате физиологической патологии, психического прессинга окружения или каких-нибудь других причин, одна из объемлющих характеристик высшего уровня может приобрести исключительную субъективную ценность. Индивидуальное Я может оказаться представленным двумя высшими объемлющими характеристиками, что означает расщепление психики. В этом случае высшие объемлющие характеристики могут чередоваться, вызывая смену психического строя субъекта. Несмотря на феноменологическую сложность психических процессов, в операционном отношении смена высших объемлющих характеристик может протекать по схеме, аналогичной процессу восприятия двусмысленного изображения, как это было описано ранее. Это значит, что когда индивид представлен одним из альтернативных Я, он может ничего не знать о существовании другого субъекта, который может быть представлен другим Я.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из модели объемлющих характеристик следует, что нейронная структура любого уровня обработки порождает характеристику, объемлющую те данные нижележащего уровня, специфическая комбинация которых выражает целостный сенсорный объект. Сенсорное событие, не порождающее объемлющей характеристики, не может восприниматься как осмысленное целое. Только отобранные признаки и их объемлющие характеристики являются сенсорными данными. Сенсорные системы не воспринимают и не передают в вышележащие структуры мозга никакой другой информации.

В первичной проекционной коре сенсорный объект отображается с максимальным пространственным разрешением, и это отображение содержит максимальное количество информации об объекте. По мере продвижения вверх по сенсорному пути рецептивные поля нейронов увеличиваются, поэтому их способности отображать физические подробности уменьшаются. В результате уменьшается информационная сложность отображения объекта. Вместе с тем увеличение размеров рецептивных полей нейронов увеличивает широту охвата различных сенсорных признаков, на которые отвечают нейроны вышележащих уровней. Следовательно, может возрастать широта охвата сенсорных качеств окружающего мира, увеличиваться разнообразие объемлющих характеристик, их специфичность и уникальность, и все это не требует увеличения количества нейронов на вышележащих уровнях обработки. Такая организация восприятия обеспечивает практически безграничное разнообразие уникальных сенсорных объектов, которые мы способны распознавать без всякой угрозы комбинаторного взрыва.

Объемлющая характеристика объекта является вершиной иерархически упорядоченного набора вложенных сенсорных характеристик. Сенсорные признаки объекта могут меняться, вызывая изменение набора вложенных сенсорных характеристик, но вся эта иерархическая структура должна сходиться к одной и той же вершине – объемлющей характеристике этого объекта. Мозг распознает не отображение сенсорного объекта на сетчатке глаз, а предметный смысл, ключевую схему объекта, его концепт, которые не зависят ни от освещенности, ни от размеров, ни

от его экспозиции. В этом и состоит природа инвариантности восприятия.

Разнообразие уникальных объектов, событий и сцен окружающего мира необозримо велико. Тем не менее мозг, с его медленными нейронами, распознает их почти мгновенно. Уже на первых уровнях восприятия мозг порождает перцептивные гипотезы о содержании стимульного поля. Перцептивные гипотезы — это готовые решения, которые являются результатом эволюционного и прижизненного опыта и порождаются нейронными структурами соответствующих уровней обработки в ответ на специфическое сенсорное возбуждение. Иерархия объемлющих характеристик быстро уменьшает количество возможных сенсорных объектов при движении вверх по сенсорному пути. Единственность высшей объемлющей характеристики обеспечивает быструю сходимость процесса. Иерархия объемлющих характеристик — это алгоритм синтеза данных, отличный от интегрирования. Мозг отбирает и синтезирует данные, а не распознает объекты посредством решения вычислительных задач.

Возбуждение сверху отображает объемлющую характеристику сенсорного объекта. Объемлющая характеристика определяет состав и те отношения компонент, которые связаны с их принадлежностью к этому объекту. Нисходящее возбуждение отбирает популяции нейронов, которые могут отображать признаки этого объекта по прошлому опыту, и переводит нейроны отобранных популяций в состояние, близкое к порогу разрядки. В результате популяции нейронов нижележащих уровней, участвующие в данном акте восприятия, на короткое время становятся детекторами совпадений. Иерархически упорядоченный набор нейронных ансамблей из детекторов совпадений формирует быстрый сенсорный путь, единственный и уникальный для каждого акта восприятия.

Восходящее сенсорное возбуждение и нисходящая активация непосредственно не взаимодействуют. Возбуждение сверху отбирает популяции нейронов для каждого акта восприятия в соответствии с прошлым опытом, а текущая сенсорная стимуляция отбирает из них только те популяции, которые обрабатывают фактически поступающие сенсорные сигналы. Отбор нейронных ансамблей, осуществляющих текущий акт восприятия, ведется одновременно сверху и снизу. Этот механизм формирования нейронных ансам-

блей лежит в основе восприятия и является универсальным для всех модальностей и всех уровней обработки.

Вопреки традиционным представлениям об иерархической организации восприятия как последовательности от простого к сложному, иерархия объемлющих характеристик является последовательностью от сложного к простому, и представляет собой путь от восприятия физических к формированию семантических категорий. Именно поэтому мы воспринимаем не трехмерный спектр электромагнитных волн, а просто вспышку света, и не многомерное взаимодействие биохимических процессов, а сладкое или горькое.

Отождествление сенсорных категорий, порождаемых мозгом, с физическими источниками сенсорного возбуждения является механизмом проекции субъективных представлений на окружающий мир. В результате мы видим в окружающем мире не то, что там в действительности имеется, а то, что порождает наш мозг в ответ на физическое возбуждение. Сенсорный образ — это проекция данных, хранящихся в памяти, на окружающий мир, инициированная сенсорным возбуждением.

Иерархия нейронных структур коры является операционной системой и памятью головного мозга. Чем больше нейронных уровней обработки, тем выше порядок иерархии, тем больше мощность операционной системы и больше объем памяти головного мозга. Мозг человека разумнее мозга других млекопитающих благодаря более высокому порядку сенсорной, моторной и семантической иерархий, которые воплощает новая кора (хотя и не только поэтому).

Объемлющие характеристики формируют внутри и межмодальные связи и порождают ассоциативность функционирования мозга. Иерархия объемлющих характеристик — это мощный ассоциативный аппарат, обладающий, в силу многосвязности сенсорных путей, практически неограниченными возможностями. Именно этот безмолвный аппарат обеспечивает постижение внешнего и внутреннего мира субъекта. Вместе с аппаратом осознания [Сергин, 2016; Sergin, 2017] ассоциативный аппарат является источником новых идей и воззрений, который принято называть интуицией (озарением).

В модели объемлющих характеристик важнейшие свойства восприятия (психические

феномены) являются необходимыми следствиями нейронной организации мозга. Теоретические следствия модели имеют разносторонний характер, формулируются в конкретной форме и подтверждаются множеством экспериментальных данных, часть которых рассмотрена в тексте статьи. Компьютерные эксперименты [А. Сергин, 2006; 2015; A. Sergin, V. Sergin, 2008; В. Сергин, 2009] демонстрируют адекватность модели объемлющих характеристик, что открывает новые возможности исследований процессов восприятия.

Мы выражаем глубокую признательность Р. Миллеру (University of Otago, New Zealand), который обратил наше внимание на связь гипотезы объемлющих характеристик с теорией нейронных ансамблей, А.М. Ивањицкому, который на протяжении многих лет оказывал ценную поддержку нашим исследованиям. Мы благодарны нашим коллегам Я.Б. Казановичу, Л.И. Нестерюку, Н.Е. Сви́дерской и И.Г. Силькис за усилия и время, потраченные на чтение рукописей и многочисленные полезные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барабанищиков В.А.* Системогенез чувственного восприятия. М.: Инст. практич. психол., 2000. 464 с.
- Батуев А.С.* Нейрофизиология коры головного мозга: Модульный принцип организации. Л.:ЛГУ, 1984. 216 с.
- Величковский Б.М.* Современная психология. М.: МГУ, 1982. 336 с.
- Дубровский Д.И.* Проблема “Сознание и мозг”: Теоретическое решение. М.: Канон+, 2015. 208 с.
- Дубровский Д.И.* Проблема свободы воли и современная нейронаука. Журн. высш. нервн. деят. 2017. 67 (6): 739–754.
- Ивањицкий А.М.* “Чтение мозга”: достижения, перспективы и этические проблемы. Журн. высш. нервн. деят. 2012. 62 (2): 133–142.
- Ивањицкий А.М.* Детерминизм и свобода выбора в работе мозга. Журн. высш. нервн. деят. 2015. 65 (4): 503–512.
- Ильюченко И.Р., Сысоева О.В., Ивањицкий А.М.* Две семантические системы мозга для быстрого и медленного различения абстрактных и конкретных слов. Журн. высш. нервн. деят. 2007. 57 (5): 566–575.
- Кропотов Ю.Д.* Количественная ЭЭГ, когнитивные вызванные потенциалы мозга человека и нейротерапия. Донецк; издатель Заславский, 2010. 506 с.
- Наатанен Р.* Внимание и функции мозга. М.: МГУ, 1998. 559 с.
- Нагоев З.В.* Нейроподобные мультиагентные рекурсивные когнитивные архитектуры в задачах интеллектуальной обработки информации и управления. Нейроинформатика—2016. Лекции по нейроинформатике. Ред. Ю.В. Тюменцев. М.: НИЯУ МИФИ, 2016. 12–45 с.
- Николлс Дж.Г., Мартин А.Р., Валлас Б.Дж., Фукс П.А.* От нейрона к мозгу. М.: УРСС, 2003. 671 с.
- Рассел С., Норвиг Р.* Искусственный интеллект: современный подход. 2-е изд. М.: Вильямс, 2015. 1408 с.
- Рок И.* Введение в зрительное восприятие. М.: Педагогика, 1980. 563 с.
- Савельев С.В.* Атлас мозга человека. М.: Веди, 2005. 398 с.
- Савельев С.В.* Возникновение мозга человека. М.: Веди, 2010. 323 с.
- Сергин А.В.* Компьютерная модель восприятия: иерархия объемлющих сенсорных характеристик. Нейроинформатика—2006. Ч. 1. Ред. Тюменцев Ю.В. М.: МИФИ, 2006. 189–195 с.
- Сергин А.В.* Компьютерная модель распознавания: концепция объемлющих сенсорных характеристик. Нейрокомпьютеры: разработка, применение. 2015. 8: 33–39.
- Сергин В.Я.* Перцептивное связывание сенсорных событий: гипотеза объемлющих характеристик. Журн. высш. нервн. деят. 2002. 52 (6): 645–655.
- Сергин В.Я.* Психофизиологические механизмы восприятия: концепция объемлющих характеристик. Успехи физиологических наук. 2009. 40 (4): 42–63.
- Сергин В.Я.* Авто-отождествление паттернов нейронной активности как физиологический механизм осознания. Журн. высш. нервн. деят. 2016. 66 (2): 1–20.
- Сеченов И.М.* Элементы мысли. СПб.: Питер, 2001. 416 с.
- Славуцкая М.В., Моисеева В.В., Шульговский В.В.* Внимание и движение глаз. Строение глазо-двигательной системы, феноменология и программирование саккады. Журн. высш. нервн. деят. 2008. 58 (1): 28–45.
- Солсо Р.Л.* Когнитивная психология. М.: Тривола, 1996. 598 с.
- Таротин И.В., Атанов М.С., Ивањицкий Г.А.* Макет устройства слежения за когнитивной деятельностью человека в реальном времени (“когновизор”). Журн. высш. нервн. деят. 2017. 67 (4): 493–503.
- Фролов А.А., Бобров П.Д.* Интерфейс мозг-компьютер: нейрофизиологические предпосылки

- и клиническое применение. Журн. высш. нервн. деят. 2017. 67 (4): 365–376.
- Хофман И. Активная память. М.: Прогресс, 1986. 310 с.
- Хьюбел Д. Глаз, мозг и зрение. М.: Мир, 1990. 240 с.
- Beck J. Textural segmentation, second-order statistics, and textural elements. *Biol. Cybern.* 1983. 48: 125–137.
- Brewer A.A., Press W.A., Logothetis N.K., Wandell B.A. Visual areas in macaque cortex measured using functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, 2002, 22 (23): 10416–10426. [PubMed]
- Campbell A.W. *Histological Studies on the Localization of Cerebral Function*. Cambridge University Press, Cambridge. 1905. 360 p.
- Cavanagh P. Top-down processing in vision. Eds. Wilson R.A. and Keil F.C. *MIT Encyclopedia of Cognitive Science*. Cambridge, MA, MIT Press. 1999: 844–845 pp.
- Cotterill R. *Enchanted Looms*. Cambridge University Press. 1998. 508 p.
- Creutzfeldt O.D. Generality of the Functional Structure of the Neocortex. *Naturwissenschaften*. 1977. 64: 507–517.
- Damasio A.R. The brain binds entities and events by multiregional activation from convergence zones. *Neural Computation*. 1989. 1: 123–132.
- Dougherty R.F., Koch V.M., Brewer A.A., Fischer B., Modersitzki J., Wandell B.A. Visual field representations and locations of visual areas V1/2/3 in human visual cortex. *Journal of Vision*. 2003. 3: 586–598.
- Elston G.N., Rockland K. The pyramidal cell in sensory-motor cortex of the macaque monkey: phenotypic variation. *Cereb Cortex*, 2002. 12: 1071–1078.
- Elston G.N. Cortex, Cognition and the Cell: New Insights into the Pyramidal Neuron and Prefrontal Function. *Cerebral Cortex*, 2003. 13 (11): 1124–1138.
- Felleman D.J., and D.C. Van Essen. Distributed Hierarchical Processing in the Primate Cerebral Cortex. *Cerebral Cortex*. 1991. 1: 1–47.
- Foxe J.J., Simpson G.V. Flow of activation from V1 to frontal cortex in humans: A framework for defining “earli” visual processing. *Exp. Brain Res.* 2002. 142: 139–150.
- Girard P., Hupe J.M., Bullier J. Feedforward and feedback connections between areas V1 and V2 of the monkey have similar rapid conduction velocities. *J. of Neurophys.* 2001. 85 (3): 1328–1331.
- Hebb D.O. *The Organization of Behavior*. New York: Wiley, 1949. 335 p.
- Hubel D.H., Wiesel T.N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat’s visual cortex. *J. Physiol.* 1962. 160: 106–154.
- Hubel D.H., Wiesel T.N. Sequence, regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate cortex. *J. Comp. Neurol.* 1974. 158: 267–294.
- Hubel D.H., Wiesel T.N. Functional architecture of macaque monkey cortex. *Proc. R. Soc. Lond.* 1977. B198: 1–59.
- Kanwisher E. Neural events and perceptual awareness. *Cognition*. 2000. 79: 221–237.
- König P., Engel A.K., Singer W. Integrator or coincidence detector? The role of the cortical neuron revisited. *Trends Neurosci.* 1996. 19: 130–137.
- Leonards U., Singer W., Fahle M. The influence of temporal phase differences on texture segmentation. *Vision Res.* 1996. 36: 2689–2697.
- Lund J.S., Angelucci A., Bressloff P.C. Anatomical substrates for functional columns in macaque monkey primary visual cortex. *Cerebral Cortex*. 2003. 13 (1): 15–24.
- Martinez-Conde S., Macknik S.L., Troncoso X., Dyar T.A. Microsaccades counteract visual fading during fixation. *Neuron*, 2006. 49: 297–305.
- Mountcastle V.B. An Organizing Principle for Cerebral Function: The Unit Model and the Distributed System. Eds. Edelman G.M. and Mountcastle V.B. *The Mindful Brain*. Cambridge, Mass.: MIT Press, 1978. 7–50 pp.
- Mountcastle V.B. *Perceptual Neuroscience: The Cerebral Cortex*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1998. 512 p.
- Ress D., Heeger D.J. Neuronal correlates of perception in early visual cortex. *Nature Neuroscience*, 2003. 6 (4): 414–420.
- Roelfsema P.R., Engel A.K., König P., Singer W. The Role of Neuronal Synchronization in Response Selection: A Biologically Plausible Theory of Structured Representations in the Visual Cortex. *J. of Cogn. Neurosc.* 1996. 8 (6): 603–625.
- Sagi D., Jules B. ‘Where’ and ‘what’ in vision. *Science*. 1985. 228: 1217–1219.
- Sergin A.V., Sergin V.Ya. Mechanisms of Perception: Embedded Sensory Characteristics Model. In: *Cybernetics and Systems '2004*. Ed. R. Trappl. World Scientific Publishing Co. 2004. V. 1. P. 216–221.
- Sergin A.V., Sergin V.Ya. Model of perception: The hierarchy of inclusive sensory characteristics and top-down cascade transfer of excitation. *Neural Network World*. 2008. 18 (3): 227–244.
- Sergin V.Ya. Nature of Sensory Awareness: The Hypothesis of Self-Identification. In *Complex Brain Function: Conceptual Advances in Russian Neurosciences*. Eds. Miller R., Ivanitsky A.M., Balaban P.M. Harwood Academic Publishers. 2000. 97–112 pp.
- Sergin V.Ya. Auto-Identification of Neuronal Activity Patterns as a Physiological Mechanism of Awareness. *Neuroscience and Behavioral Physiology*.

2017. 47 (7): 1-14. DOI 10. 1007/s 11055-017-0462-7.
- Singer W., Gray C.M.* Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annu. Rev. Neurosci.* 1995. 18: 555–586.
- Singer W.* Neuronal synchrony: A versatile code for the definition of relations? *Neuron.* 1999. 24: 49–65.
- Standring S. (Ed.)* Grai's anatomy: The anatomical basis of clinical practice (39th ed.) Edinburgh: Churchill Livingstone. 2005. 1600 p.
- Szentagothai J.* The 'module-concept' in cerebral cortex architecture. *Brain Res.* 1975. 95: 475–496.
- Tong F., Nakayama K., Vaughan J.T., Kanwisher N.* Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex. *Neuron.* 1998. 21 (4): 753–759.
- Van Essen D.C., Lewis J.W., Drury H.A., Hadjikhani N., Tootell R.B., Bakircioglu M., Miller M.I.* Mapping visual cortex in monkeys and humans using surface-based atlases. *Vision Research*, 2001. 41 (10–11): 1359–1378. [PubMed]
- Velik R.* From simple receptors to complex multimodal percepts: a first global picture on the mechanisms involved in perceptual binding. *Frontiers of Psychology.* 2012. 3: 1–12.
- Worden M.S., Foxe J.J.* The dynamics of the spread of selective visual attention. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2003. 100: 11933–11935.
- Zeki S.M.* A vision of the brain. Blackwell Scientific Publications. 1993. 366 p.

HIERARCHICAL MODEL OF PERCEPTION WITHOUT COMBINATORIAL EXPLOSION

V. Ya. Sergin^{a,#} and A. V. Sergin^b

^a *Institute of Mathematical Problems of Biology, Russian Academy of Sciences, Pushino, Russia*

^b *JSC "Kaspersky Lab", Moscow, Russia*

[#] *e-mail: v.sergin@mail.ru*

The article deals with the perception model, based on the hierarchical ordering of the sizes of the receptive fields of neurons, which increase up the sensory pathways. The concept of an inclusive sensory characteristic is introduced, which is the response of a given level of perception to those sensory features or characteristics of the underlying level, the specific combination of which expresses a whole sensory object. The sequence of inclusive characteristics forms a hierarchy: from features to higher inclusive characteristics, which express unified images and scenes. The higher the level in the perception system, the less physical details contains the inclusive characteristic and the more unique the semantic property of the surrounding world it expresses. The hierarchy of inclusive characteristics is a data synthesis algorithm that is different from integration. The brain selects and synthesizes data, and does not recognize objects by solving computational problems. In the model of inclusive characteristics, a combinatorial explosion is impossible, as there is no combinatorial explosion in real perception.

Keywords: hierarchical model, combinatorial explosion, inclusive characteristics, synthesizing data