

Новиков Н.Б.

Аспирант Института психологии РАН

Россия, г. Москва

Novikov N.B.

Postgraduate Student, Institute of Psychology RAS

Russia, Moscow

НЕЙРОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ИНДУКТИВНОГО ВЫВОДА

Аннотация: В 1620 г. Ф.Бэкон опубликовал свой знаменитый трактат «Новый органон», в котором постулировал, что основой продуктивного научного исследования является индукция – процедура, воплощающая движение мысли от единичных фактов и утверждений к общим (обобщающим) умозаключениям. Спустя два столетия вышла книга Д.С.Милля «Система логики силлогистической и индуктивной» (1843), в которой предпринималась попытка сформулировать правила индуктивных рассуждений, позволяющих извлекать новое знание из эмпирических (экспериментальных) фактов. Эту попытку можно назвать успешной, однако Карл Поппер (1902-1994) подверг критике индуктивный метод, усомнившись в том, что ученые выводят истину путем обобщения результатов экспериментов. При всей изощренности критических аргументов К.Поппера его антииндуктивистская концепция оказалась ошибочной. Фундаментальная роль индукции в научном мышлении, в генезисе научных открытий доказывается многочисленными фактами истории науки. В настоящее время, с учетом значительных достижений нейробиологии, ученые поставили задачу описать нейрофизиологические механизмы ментальной операции обобщения, лежащей в основе индукции. Вне всяких сомнений, мы уже близки к тому, чтобы раскрыть «нейробиологическую

тайну» когнитивной операции, описанной в «Новом органоне» британского философа.

Ключевые слова: память, ансамбли нейронов, области мозга, участвующие в абстрактном представлении информации, когнитивные карты, ментальная операция обобщения (генерализации).

Abstract: In 1620 F. Bacon published his famous treatise “New Organon”, in which he postulated that the basis of productive scientific research is induction - a procedure that involves the movement of thought from single facts and statements to general (generalizing) inferences. Two centuries later, D.S. Mill's book “A System of Logic, Ratiocinative and Inductive” (1843) was published, in which an attempt was made to formulate the rules of inductive reasoning, allowing to extract new knowledge from empirical (experimental) facts. This attempt can be called successful, but Karl Popper (1902-1994) criticized the inductive method, doubting that scientists deduce the truth by generalizing the results of experiments. For all the sophistication of K. Popper's critical arguments, his anti-inductivist concept turned out to be erroneous. The fundamental role of induction in scientific thinking, in the genesis of scientific discoveries is proved by numerous facts of the history of science. At present, given the significant advances in neurobiology, scientists have set the task of describing the neurophysiological mechanisms of the mental operation of generalization underlying induction. Without a doubt, we are already close to unraveling the “neurobiological secret” of the cognitive operation described in the British philosopher's “New Organon”.

Key words: memory, ensembles of neurons, areas of the brain involved in the abstract presentation of information, cognitive maps, mental generalization operation.

1. Лимбический круг Джеймса Пейпеца

В 1937 г. американский врач-невролог Джеймс Пейпец (James Papez) задался целью определить структуры мозга, участвующие в эмоциональных реакциях организма. Ученый проанализировал ряд клинических данных, которые свидетельствовали о нарушении эмоциональной сферы при образовании опухолей в определенных областях мозга, а также при поражении нервной системы вирусом бешенства. В результате Дж. Пейпец пришел к выводу, что мозговым субстратом эмоциональных реакций являются гипоталамус, передние ядра таламуса, поясная (цингулярная) извилина и гиппокамп. Эти структуры мозга были названы «лимбическим кругом Пейпеца», а его концепция – «теорией циркуляции эмоционального возбуждения». Эта концепция была хорошо принята нейрофизиологами, т.е. получила широкое распространение в сообществе специалистов. Однако вскоре стали появляться данные, противоречащие идеям Дж.Пейпеца. Во-первых, выяснилось, что основная функция гиппокампа никак не связана с порождением эмоций. Во-вторых, в «круг Пейпеца» не вошло миндалевидное тело (амигдала) – анатомическая структура мозга, которая, как установили исследователи, играет ключевую роль в формировании эмоций (например, страха). Наконец, не нашла подтверждения гипотеза Дж.Пейпеца о том, что цингулярная извилина, включенная им в «лимбический эмоциональный круг», является «седалищем души». Возможно, ученый хотел предложить альтернативу идее Р.Декарта, который считал местом «обитания души» шишковидную железу, т.е. эпифиз – эндокринную структуру, располагающуюся в области четверохолмия среднего мозга.

Теория Дж.Пейпеца содержала и верные положения. Например, гипоталамус действительно управляет эмоциями. По-видимому, это обстоятельство оказалось одной из причин, почему специалисты долго придерживались концепции «лимбического круга», включая в этот круг

гиппокамп и неправильно трактуя его функцию. Они приписывали гиппокампу «эмоциональную» роль, игнорируя тот факт, что еще в 1887 г. русский психиатр С.С.Корсаков описал так называемый «корсаковский амнестический синдром» - утрату способности запоминать текущие события при алкогольной интоксикации гиппокампа.

Как ни удивительно, среди тех, кто отрицал связь гиппокампа с памятью, был Карл Прибрам (1919-2015) – американский нейрофизиолог австрийского происхождения, внесший вклад в исследование управляющих функций лобных долей мозга, автор «голографической теории памяти». Сразу укажем, что «голографическая теория» К.Прибрама ошибочна, хотя и представляла собой смелую попытку перенести в нейробиологию голографический метод записи информации, разработанный в физике Д.Габором (Нобелевская премия за 1971 г.) и Ю.Н.Денисюком (Ленинская премия за 1970 г.).

Известно, что животные с удаленным или поврежденным гиппокампом не лишаются способности формировать сложные условные рефлексы. Именно этот факт заставлял К.Прибрама отрицать роль гиппокампа в сохранении следов памяти [1]. Однако дальнейшие исследования устранили все сомнения в мнестической функции гиппокампа, одновременно продемонстрировав противоречивость концепции «лимбического круга» Дж.Пейпеца и «расчистив» путь к тому, чтобы приступить к выявлению областей мозга, вовлеченных в реализацию ментальной операции обобщения – основы индуктивных выводов.

2. Доступна ли обезьянам когнитивная операция обобщения?

Некоторые исследователи отвечают на этот вопрос отрицательно. Их позиция подробно описана в статье Д.Примака [2]. Но в той же статье Д.Примак расценивает данную позицию как необоснованное стремление проигнорировать многочисленные исследования, проведенные в 1980-е гг. и

подтвердившие способность обезьян решать задачи на обобщение и перенос (аналогию). В свое время Д.Примак обучил молодую шимпанзе по кличке Сара общению с человеком с помощью пластиковых жетонов. Каждый жетон обозначал тот или иной предмет. В этом смысле эксперименты Д.Примака напоминали исследования супругов Гарднер, обучивших шимпанзе по кличке Уошо американскому языку жестов (амслену). Помимо этого, Д.Примак [3] провел ряд экспериментов, в которых перед Сарой ставились задачи, связанные с использованием операций обобщения и переноса. Сара успешно (в 75% случаев) справлялась с этими задачами, продемонстрировав способность рассуждать по аналогии, обобщать те или иные признаки ситуации, переносить правило выбора на новые стимулы. В работе [4] Д.Примак отмечает: «...Когнитивные исследования показали, что животные обладают способностями, которые когда-то считались уникальными для человека» [4, с.13861].

Впоследствии ученые повторили эксперименты Д.Примака на шимпанзе. Убедившись в достоверности результатов, полученных им, они начали изучать интеллектуальные способности других видов обезьян. При этом анализировалась не только способность приматов использовать стратегию, называемую «analogical reasoning», но и ментальный процесс, включающий в себя транзитивные умозаключения («transitive inference»). Логические выводы, называемые транзитивными умозаключениями, - это выводы о связях между объектами, сделанные на основе сопоставления их свойств, например: если $A > B$ и $B > C$, то $A > C$. Здесь также присутствует операция обобщения: нужно перенести (обобщить) отношения между объектами А и В на отношения между объектами А и С.

Анализ транзитивных выводов впервые ввел в психологическую практику швейцарский ученый Жан Пиаже (1896-1980), который изучал доступность этих выводов детям определенного возраста. В 1977 г. Маргарет Чалмерс (Margaret Chalmers) из Эдинбургского университета (Шотландия)

перенесла экспериментальную методику Ж.Пиаже в область исследования когнитивных способностей обезьян. В результате она (совместно с Бренданом Макгониглом) впервые показала [5], что обезьяны могут осуществлять транзитивные умозаключения.

В настоящее время способность к транзитивным умозаключениям обнаружена у разных видов приматов: макак-резусов [6, 7, 8], бабуинов [9], лемуруров [10] и т.д. Эта же способность выявлена у крыс [11, 12], пиньонских соек [13], ворон [14] и других представителей семейства врановых. Список приматов, способных рассуждать по аналогии, дополнили бабуины: в серии исследований [15, 16, 17] доказано, что бабуины успешно справляются с задачами, в которых требуется использовать данный тип рассуждений. Когнитивный механизм переноса на основе выявления аналогии (эквивалентности) обнаружен также у попугаев [18] и врановых [19]. Значительный вклад в изучение интеллектуальных способностей представителей семейства врановых внесли отечественные ученые З.А.Зорина, О.Ф.Лазарева, А.А.Смирнова.

В 2008 г. Марко Васконселос (Marco Vasconcelos) из Университета Пердью (штат Индиана, США) опубликовал статью «Транзитивный вывод у нечеловеческих животных: эмпирический и теоретический анализ» [20]. В ней он заявил, что человек – единственное существо, осуществляющее транзитивные выводы на основе ментального анализа исходных условий задачи и использования правил формальной логики. По мнению М.Васконселоса, все животные (включая обезьян) решают транзитивные задачи ассоциативным образом, т.е. ассоциируя получаемый результат с последующим вознаграждением. Если определенное действие сопровождается наградой (подкреплением), животное совершает его, если нет вознаграждения - не совершает. М.Васконселос считает, что такое ассоциативное обучение не требует понимания условий задачи и каких-либо осмысленных выводов.

Эта точка зрения опровергнута многочисленными исследованиями. В работах [6, 21, 22, 23, 24] показано, что приматы, выполняющие задачу транзитивного вывода, мысленно представляют хранящуюся в памяти информацию об упорядоченной последовательности стимулов. Другими словами, обезьяны мысленно сравнивают положения стимулов в транзитивном ряду ($A > B$, $B > C$, $C > D$, следовательно, $A > D$). В 2012 г. авторы работы [6] провели серию из четырех экспериментов, в которых изучались когнитивные механизмы, позволяющие макакам-резусам выполнять транзитивные выводы. Было установлено, что производительность этих выводов определяется пониманием отношений между стимулами, а не вознаграждением, которое может влиять на выбор в тестах лишь в экстремальных обстоятельствах. В 2019 г. те же авторы (с участием О.Ф.Лазаревой) подтвердили ранее полученные данные, опубликовав статью «Ассоциативные модели не могут охарактеризовать эффективность транзитивного вывода у макак-резусов» [24].

К аналогичным заключениям пришли исследователи из Колумбийского университета (Нью-Йорк, США) Натали Таннер, Грег Дженсен, Винсент Феррера и Герберт Террас. В 2017 г. в работах [21, 22] они описали эксперименты, в которых макакам каждый раз предъявлялись новые транзитивные ряды стимулов. Ученые показали, что обезьяны строят ментальную модель отношений между стимулами и демонстрируют признаки категориального мышления. Высокая предварительная ставка вознаграждения не мешала животным внимательно изучать список стимулов и определять связи между ними. Специалисты расценили свои результаты как ставящие под сомнение правдоподобность концепции, согласно которой транзитивные выводы базируются на ассоциативном связывании определенного когнитивного действия с вознаграждением.

В работе [23] Г.Дженсен, В.Феррера и Г.Террас конкретизировали полученные данные, показав, что ментальный процесс, позволяющий

обезьянам решать транзитивные задачи, - это абстрактное представление порядка стимулов (некий аналог абстрактной когнитивной карты). Название работы [23] вполне аналогично названию публикации [24] – «Ассоциации вознаграждения не объясняют эффективность транзитивного вывода у обезьян».

Отметим, что понятие когнитивной карты – образа знакомого пространственного окружения – впервые предложил американский психолог Эдвард Толмен (1948), постулировавший, что когнитивные карты постоянно строят (и перестраивают, видоизменяют) не только крысы, но и человек. А в 1976 г. Джон О'Кифи подтвердил идею Э.Толмена, открыв в гиппокампе так называемые «нейроны места», которые возбуждаются при нахождении животного в определенных участках лабиринта. Стало ясно, что «нейроны места» - это элементы когнитивной карты, хранящейся в мозге животного. В 2015 г. Джон О'Кифи удостоен Нобелевской премии по физиологии и медицине.

Утверждение Г.Дженсена, В.Ферреры и Г.Терраса [23] о том, что транзитивные умозаключения базируются на абстрактном представлении порядка стимулов, подтверждается исследованиями [17, 25]. В работе [17] Дж. Фагот сообщает, что смог обучить бабуинов решению задачи сопоставления с образцом – классической задачи, требующей использования рассуждений по аналогии. Уже этот факт был интерпретирован ученым как признак богатства когнитивных процессов, выполняемых мозгом бабуинов. Однако далее тот же автор совместно с Т.Флеммингом и Р.Томпсоном показали [25], что бабуины решают задачи на построение (выявление) аналогий путем оценки категориальной абстрактной эквивалентности отношений между объектами. Другими словами, ученые показали, что бабуины справляются с указанными тестами за счет категориальной абстракции отношений. Собственно говоря, их статья [25] так и называется: «Бабуины, как и люди, выполняют аналогию путем категориальной абстракции отношений».

3. Гиппокамп и транзитивные выводы

Какие же области мозга вовлечены в процесс реализации транзитивных выводов? Где находятся нейроны, ответственные за мысленное представление информации об упорядоченной последовательности стимулов и преобразование этой информации (обобщение отношений между одними членами транзитивного ряда на другие члены того же ряда)?

Чтобы ответить на этот вопрос, Ховард Эйхенбаум (Howard Eichenbaum) из Бостонского университета (США) решил исследовать транзитивные выводы, выполняемые крысами. Он предложил им транзитивный ряд стимулов, в котором в роли стимулов выступали различные запахи. Х.Эйхенбаум адаптировал применительно к крысам транзитивные задачи, использованные Ж.Пиаже для оценки интеллектуальных способностей детей. Животные успешно справлялись с предложенными задачами, пока Х.Эйхенбаум не отключил им гиппокамп. Крысы с отключенным гиппокампом утратили способность демонстрировать транзитивные выводы, т.е., по мысли бостонского ученого, лишились возможности «логически выражать упорядоченную организацию стимулов» транзитивной задачи. Отсюда ученый (1997) пришел к заключению, что «гиппокамп обеспечивает декларативную память животных», с помощью которой они запоминают и осмысливают отношения между объектами [26].

В 2004 г. Стефан Хекерс (Stephan Heckers) и Мартин Залесак (Martin Zalesak) из Департамента психиатрии Массачусетского госпиталя (США) подтвердили результаты Х.Эйхенбаума. Изучая мозг людей (а не крыс), С.Хекерс, М.Залесак и их коллеги предъявляли испытуемым различные транзитивные задачи. Исследователи обнаружили, что во время решения этих тестов происходит активация гиппокампа и парагиппокампальной извилины – региона серого вещества головного мозга, который окружает гиппокамп и является частью лимбической системы. В статье под названием «Активация

гиппокампа во время транзитивного вывода у людей» [27] авторы отметили, что «парагиппокампальная извилина обеспечивает немедленный доступ к простым отношениям стимул-стимул, тогда как гибкое представление следов памяти требует привлечения гиппокампа».

В 2009 г. С.Хекерс и М.Залесак вновь исследовали области мозга, участвующие в реализации транзитивных выводов. Используя функциональную магнитно-резонансную томографию (ФМРТ), они предлагали участникам эксперимента транзитивные ряды, включающие шесть пунктов (6 пар стимулов). При этом специалисты варьировали условия задачи, усложняя их в одних случаях и упрощая в других. Было установлено, что усложнение задачи усиливает активность левого гиппокампа, а упрощение задачи – правого [28].

4. Гиппокамп и ментальная операция обобщения

Примечательно, что Х.Эйхенбаум догадывался о связи между гиппокампом и транзитивными умозаключениями еще до того, как опубликовал в 1997 г. статью [26] о результатах отключения гиппокампа у крыс. Дело в том, что за четыре года до этого он совместно с Нилом Коэном (Neal Cohen) издал книгу «Память, амнезия и гиппокампальная система» [29], в которой осуществил синтез результатов нейропсихологии, нейробиологии и когнитивной науки. Центральный тезис книги – система гиппокампа опосредует декларативную память человека (и животных). Проанализировав многочисленные случаи амнезии у человека и животных, Х.Эйхенбаум постулировал, что гиппокамп – область мозга, которая не просто хранит информацию об объектах (событиях), но фиксирует отношения между этими объектами. Отношения между объектами – это отношения между следами памяти. По убеждению Х.Эйхенбаума, такое реляционное представление информации в гиппокампе – ключевой фактор, обеспечивающий нашу

способность обобщать, т.е. осуществлять когнитивную операцию генерализации. Таким образом, Х.Эйхенбаум – один из первых исследователей, кто связал ментальную процедуру обобщения с нейронами гиппокампа. В первом приближении можно было бы заключить, что нейроны обобщения (индукции) – это нейроны гиппокампа. Сам Х.Эйхенбаум такого вывода не делал, но в определенной степени близко подошел к нему. Его концепция о том, что гиппокамп опосредует наши ментальные обобщения, разительным образом контрастирует с теорией «лимбического круга» Дж.Пейпеца, где гиппокамп рассматривается как структура, порождающая эмоции. Исследование когнитивных функций гиппокампа и областей мозга, с которыми он взаимодействует, – основная (стержневая) тема работ Х.Эйхенбаума [30, 31, 32, 33].

В 2004 г. был определен еще один участок мозга, связанный с памятью, с реляционным представлением событий, запоминаемых организмом, – **энториальная кора**. В исследовании, описанном в [34], обезьяны с поражением энторинальной коры должны были решать различные тесты, в том числе задачу парных ассоциаций, задачу отсроченного распознавания и задачу транзитивного вывода. Среди авторов исследования – Х.Эйхенбаум и Венди Сузуки (Wendy Suzuki) – женщина, написавшая замечательную книгу о своих научных исканиях «Странная девочка, которая влюбилась в мозг». Эта книга, опубликованная в России в 2016 г., на языке оригинала имеет другое название, но для нас это не так уж важно. В экспериментах, проведенных В.Сузуки и ее коллегами, обезьяны с дисфункцией энторинальной коры продемонстрировали явный дефицит способностей, необходимых для решения транзитивных задач. В статье [34] подчеркивается, что энторинальная кора как часть гиппокампальной системы критически важна для реляционной организации декларативной памяти.

5. Первый «намек» на то, что транзитивные выводы связаны с лобными и теменными долями мозга

В 2002 г. возникла необходимость в уточнении концепции Х.Эйхенбаума, согласно которой мозговым субстратом ментальной стратегии обобщения является гиппокамп. Б.Д.Акуна, Д.К.Элиассен, Д.П.Донохью и Д.Н.Сэнс из Медицинской школы Брауна (Провиденс, США) с использованием метода ФМРТ показали, что когда люди манипулируют информацией для решения транзитивной задачи, наблюдается активация **лобной и теменной долей их мозга**. Иначе говоря, в деятельность, связанную с выявлением отношений между членами транзитивного ряда, вовлекаются префронтальная кора (ПФК) и задняя теменная область мозга. Авторы сообщили, что их «результаты подчеркивают роль префронтально-теменной сети в обработке информации с целью формирования нового знания» [35]. Это исследование показало, что нейроны, отвечающие за операцию обобщения, не ограничиваются формацией гиппокампа.

6. Модель REMERGE: как нейроны гиппокампа формируют обобщения

Основываясь на идеях Х.Эйхенбаума об участии гиппокампа в реляционном представлении воспоминаний, облегчающем операцию обобщения, в 2012 г. Дхаршан Кумаран (Dharshan Kumaran) и Джеймс Макклелланд (James McClelland) из Департамента психологии Стэнфордского университета (США) сформулировали концепцию, призванную объяснить, как нейроны гиппокампа извлекают общие черты из хранимых знаний о внешнем мире. Авторы увидели основную проблему в том, что гиппокамп совмещает две разные функции. С одной стороны, он осуществляет разделение (сегментацию) следов памяти, чтобы разные воспоминания не

перекрывались и не перепутывались, создавая риск «стирания» (уничтожения) отдельных следов и риск возникновения ложных воспоминаний. С другой стороны, гиппокамп фиксирует отношения (связи) между разными воспоминаниями, выявляя аналогии между событиями и фактами, что способствует генерализации (обобщению) информации. Кроме того, нужно было ответить на вопрос: сколько раз животное должно столкнуться с одним и тем же событием (имеющим значение для его выживания), чтобы мозг обобщил информацию об этом событии? Или другими словами: какова роль повторной (рецидивной) активации нейронов гиппокампа, хранящих образ события, в ментальном процессе генерализации? Отвечая на этот вопрос, Д.Кумаран и Д.Макклелланд постулировали, что повторная (рецидивная) активация одного и того же следа памяти играет фундаментальную роль в когнитивной стратегии обобщения. Повторная (рекуррентная) активация нейронов как бы сигнализирует организму: «Создавай обобщенную репрезентацию этого события, так как оно постоянно происходит в твоей жизни и имеет значение для твоего выживания. Выработывай адекватный алгоритм поведения в ситуации, связанной с событием!».

В работе «Обобщение через повторяющееся взаимодействие эпизодических воспоминаний: модель системы гиппокампа» [36] Д.Кумаран и Д.Макклелланд предложили вычислительную модель под названием REMERGE, в которой констатируется, что рекуррентность и эпизодическая память приводят к обобщению. По убеждению авторов, в системе гиппокампа постоянно происходит процесс, названный ими «периодическим вычислением подобия». Для чего необходим этот процесс? Для того чтобы мозг имел возможность вычислять подобие между разными следами памяти (хранящими информацию о разных событиях), определять отношения между событиями, обеспечивать гибкость реляционной памяти (гибкость, постулированную Х.Эйхенбаумом) и поддерживать эффективное обобщение набора запечатленных переживаний. Как указывают Д.Кумаран и Д.Макклелланд

[36], постоянное взаимодействие между этими переживаниями (воспоминаниями), разворачивающееся в динамически создаваемом пространстве памяти, позволяет гиппокампу продуцировать обобщения. Мы бы добавили: обобщения, без которых животному было бы трудно адаптироваться к постоянно изменяющимся условиям внешней среды. Модель REMERGE, описанная авторами в [36], была также подробно изложена в [37].

Конечно, авторы «немного» переоценили роль гиппокампа в выполнении стратегии генерализации. Ведь как показали другие ученые еще в 2002 г. [35], решение задач, требующих транзитивных выводов, активирует, помимо гиппокампа, префронтальную кору (ПФК) и заднюю теменную область мозга. Кроме того, Д.Кумаран и Д.Макклелланд считают, что мозг может выполнять операцию обобщения в состоянии сна. Если речь идет о генерализации событий, вызывающих страх, или, как говорят многие нейробиологи, генерализации страха, то с утверждением стэнфордских ученых можно согласиться. Подобные виды генерализации, вероятно, могут разворачиваться во сне. Однако другие виды обобщения (не связанные с чувством страха, с чувством угрозы для жизни) вряд ли реализуются в состоянии сна, когда многие структуры мозга меняют режим функционирования. Тем не менее, концепция Д.Кумарана и Д.Макклелланда, связывающая когнитивный процесс обобщения с повторной (рецидивной) активацией нейронов, с рекуррентной обработкой следов памяти, предполагающей «периодическое вычисление подобия», представляет собой серьезную попытку проникнуть в тайну ментальной процедуры, описанной в «Новом органоне» Ф.Бэкона.

7. Вентромедиальная префронтальная кора мозга – новый участник процесса, связанного с когнитивной стратегией обобщения

Значительное число исследований, посвященных определению мозговых областей, вовлеченных в осуществление транзитивных умозаключений и

когнитивной процедуры обобщения, проведено научной группой Дагмар Зейтамовой (Dagmar Zeithamova) и Элисона Престона (Alison Preston) из Центра обучения и памяти Техасского университета в Остине (США). Вначале Д.Зейтамова и Э.Престон [38] повторили результаты других ученых, показавших активацию системы гиппокампа при решении транзитивных задач. Затем специалисты провели множество экспериментов, в которых использовался метод функциональной магнитно-резонансной томографии (ФМРТ) и батарея тестов, выявляющих транзитивные рассуждения, выводы по аналогии и умственные операции обобщения. При этом Д.Зейтамова и Э.Престон постоянно сопоставляли полученные результаты с информацией из других лабораторий, внимательно анализируя литературные данные. А число таких данных стремительно растет, свидетельствуя о том, что в гонку за разгадкой тайн мозга включились многие научные коллективы, оснащенные необходимым экспериментальным оборудованием (техникой ФМРТ, позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ), компьютерными алгоритмами анализа полученных данных и т.д.).

Например, уже в 2009 г. Картер Венделкен (Carter Wendelken) и Сильвия Бунге (Silvia Bunge) в работе под названием «Транзитивный вывод: разные вклады роллатеральной префронтальной коры и гиппокампа» [39] показали, что **роллатеральная префронтальная кора (RLPFC)** играет ключевую роль в транзитивном выводе. И, что самое интересное, за два года до этой работы Винод Гоэль (Vinod Goel) из Университета Йорка (Торонто, Канада) уже задумался о нейронных механизмах дедуктивных (силлогистических) рассуждений, опубликовав статью «Анатомия дедуктивного мышления» [40]. Появление таких работ не должно удивлять, поскольку многие исследователи рассматривают транзитивные умозаключения как компоненты (разновидность) дедуктивной логики, встроенной в наш мозговой аппарат.

Однако тот, кто изучал историю научных открытий, сопоставляя процесс возникновения новых идей с базовыми принципами логики, знает, что дедукция включает в себя два важных аспекта. Первый аспект состоит в том, что одна из исходных посылок дедуктивного силлогизма (например, утверждение «все люди смертны») имеет индуктивное происхождение. Невозможно установить смертность всех людей, пока эмпирически (индуктивно) не будет определена смертность каждого отдельного человека. Второй аспект заключается в следующем: чтобы из утверждения «все люди смертны» вывести утверждение «Сократ тоже смертен», необходимо сначала установить, что Сократ по своим базовым биологическим характеристикам аналогичен (эквивалентен) той группе существ, которых мы называем людьми. А чтобы установить это, нужно (опять же) провести исследование, в котором не удастся избежать аналогий и сравнений. Таким образом, «анатомия» дедуктивного вывода имплицитно (в скрытой форме) содержит в себе операции индукции и аналогии.

Возвращаемся к исследованиям научной группы Дагмар Зейтамовой и Элисона Престона. В 2012 г. они опубликовали работу [41], в которой описано участие **вентральной медиальной префронтальной зоны** в поддержании логических выводов, возникающих в процессе поиска. Название статьи весьма красноречиво: «Активация гиппокампа и вентральной медиальной префронтальной зоны во время обучения, опосредованного поиском, поддерживает новый вывод». Разделяя убеждение Х.Эйхенбаума в том, что реляционная организация следов памяти – основной формат хранения данных в гиппокампе, Д.Зейтамова и Э.Престон показывают, что реляционная память способствует формированию интегрированных (связанных) воспоминаний. В свою очередь, эти интегрированные воспоминания приводят к тому, что в процессе обучения, опосредованного поиском, мозг создает логические обобщения. Авторы отмечают, что вентромедиальная префронтальная зона и гиппокамп – субстраты, обеспечивающие такое функционирование памяти.

Взаимодействие упомянутых структур мозга специалисты называют «фундаментальным механизмом» кодирования и обработки информации [41].

В работе [42] Д.Зейтамова и Э.Престон проверили гипотезу о том, что временная (хронологическая) близость перекрывающихся событий увеличивает вероятность интеграции воспоминаний, кодирующих эти события. Участникам экспериментов предлагалось запомнить пары стимулов (объект-объект), при этом использовалась магнитно-резонансная томография (МРТ). Измерения показали, что испытуемые чаще связывали события, произошедшие в один день, чем события, разделенные большим промежутком времени. Эта работа сотрудников Техасского университета в известной степени пересекается с работой других исследователей [43]. В частности, в [43] ученые из Университета Любека (Германия) и Университета Барселоны (Испания) изучили мозговые корреляты выводов, выполняемых в условиях семантической конгруэнтности («семантического родства»). Они получили интересные данные относительно влияния семантической конгруэнтности на долговременную память молодых и пожилых участников экспериментов, а также описали процессы фазовой синхронизации нейронных ансамблей, которые сопровождают умозаключения, возникающие на основе этой конгруэнтности. Нужно сразу сказать, что источник указанной конгруэнтности – аналогия между разными идеями и понятиями, та самая аналогия, которая увеличивает вероятность интеграции воспоминаний. А интеграция воспоминаний – основной предмет исследования [42].

Работа [42] также пересекается с исследованием, проведенным командой Альсино Сильвы, который руководит Интегративным центром обучения и памяти Калифорнийского университета в Лос-Анджелесе (США). А.Сильва и его коллеги [44], экспериментируя на крысах, установили, что вероятность связывания двух воспоминаний в мозге мышей уменьшается, если интервал времени между образованием первого и второго воспоминания значительно превышает сутки.

В 2018 г. Д.Зейтамова и Э.Престон (совместно с К.Н.Сполдингом и М.Шлихтинг) получили более убедительные данные о том, что вентромедиальная префронтальная кора головного мозга определяет удивительные возможности нашей ассоциативной памяти. Предлагая испытуемым задачи, требующие способности генерировать ассоциативные выводы, ученые применяли современные методы нейровизуализации и нейропсихологии для определения участков мозга, обуславливающих эти способности. И вновь была обнаружена высокая активность вентромедиальной префронтальной коры при решении указанных задач! Также было установлено ухудшение ассоциативной памяти у людей, имеющих поражения префронтальной коры. О своих результатах специалисты сообщили в статье «Вентромедиальная префронтальная кора головного мозга необходима для нормального ассоциативного вывода и интеграции памяти» [45].

Выше мы описывали исследование Г.Дженсена, В.Ферреры и Г.Терраса [23], в котором утверждалось, что транзитивные выводы базируются на абстрактном представлении порядка стимулов в транзитивном ряду. Мы также рассматривали работу Т.Флемминга, Р.Томпсона и Дж.Фагота [25], в которой было показано, что бабуины, решая задачи на построение аналогий, осуществляют оценку категориальной абстрактной эквивалентности между объектами, т.е. справляются с этими задачами путем категориальной абстракции отношений. В 2018 г. Дагмар Зейтамова совместно с Кейтлин Боуман опубликовала статью [46], в которой постулируется, что ментальная операция обобщения поддерживается абстрактными представлениями, содержащимися в вентромедиальной префронтальной коре. Также отмечается участие в этом процессе системы гиппокампа. Д.Зейтамова различает два вида обобщений: 1) обобщение элементов эпизодической памяти; 2) обобщение элементов абстрактных представлений, хранящихся в памяти. Второй тип генерализации она называет «концептуальным обобщением». Изучая с

помощью ФМРТ мозг испытуемых (людей), решающих задачи, требующие концептуального обобщения, Д.Зейтамова и К.Боуман показали, что вентромедиальная префронтальная кора и система гиппокампа вовлечены в процесс подготовки концептуальных обобщений так же, как это наблюдается при реализации «эпизодических» (не абстрактных) обобщений.

8. Задняя теменная кора мозга также важна для формирования обобщений

В работе [47] Д.Зейтамова и ее коллеги (2019) существенно расширяют список областей мозга, задействованных в обобщении (генерализации) информации, хранящейся в памяти. При этом проводится различие между функциями отдельных зон префронтальной коры, но самое главное – подчеркивается роль задней теменной области в процессе, благодаря которому организм извлекает общие признаки (характеристики) из событий. В результате делается вывод, что анатомические и информационные связи между гиппокампом и новой корой мозга (неокортексом) являются механизмом, с помощью которого мозг представляет как отдельные элементы субъективного опыта, так и обобщенные знания.

Содержащийся в [47] тезис о роли задней теменной коры в генерализации следов памяти вполне согласуется с результатами работы [48]. В данной публикации нейробиологи Грег Дженсен, Герберт Террас и Винсент Феррера (2020) показали, что задняя теменная кора отображает информацию о транзитивном ряде стимулов, который изучается (запоминается) обезьянами перед тем, как сформировать транзитивный вывод. Авторы рассматривают данный результат как весомый аргумент в пользу того, что необходимым условием успешного решения транзитивных задач является образование в мозге ментальной модели (когнитивной карты) стимулов.

Джейми Фицджеральд, Дэвид Дж. Фридман, Джон Ассад и их коллеги из Департамента нейробиологии Медицинской школы Гарварда (Бостон, США) выполнили большое число исследований, посвященных изучению задней теменной коры, иначе называемой париетальной корой мозга. Ученые показали, что нейроны париетальной коры вовлечены в процессы установления ассоциаций между визуальными стимулами. Это обстоятельство описано в работе «Обобщенные ассоциативные представления в теменной коре» [49]. Кроме того, в серии экспериментов, проведенных данными исследователями, продемонстрировано, что теменная кора осуществляет категоризацию визуальных сигналов. Эти результаты обсуждаются в статье «Визуальная категоризация и теменная кора» [50]. В частности, обнаружена активация одной из зон задней теменной области (интрапариетальной области – LIP) обезьян во время изучения и кодирования категорий нескольких типов визуальных стимулов. В ходе экспериментов обезьянам также предлагались задачи отсроченного сопоставления с образцом (тесты на аналогию). Когда приматы решали предложенные тесты, наблюдалась высокая степень активации нейронов зоны LIP. По убеждению авторов, активность нейронов LIP изменяется, отражая, во-первых, усвоенные ассоциации между атрибутами визуального стимула, а, во-вторых, усвоенную категориальную принадлежность зрительных объектов. Ученые полагают, что нервные клетки задней теменной коры участвуют в преобразовании визуальных сигналов в абстрактные категориальные представления. Поскольку ранее процессы ассоциативной обработки и категоризации визуальных сигналов считались «прерогативой» лобных долей мозга, а именно префронтальной коры, Д.Фицджеральд, Д.Фридман и Д.Ассад приходят к заключению, что этот традиционный взгляд нуждается в пересмотре. То есть, с точки зрения бостонских специалистов, лобным долям мозга придется «потесниться», утратив монополию на осуществление и контроль высших когнитивных функций. Помимо двух рассмотренных работ названных авторов [49, 50],

сошлемся также на другие их публикации, углубляющие наше понимание функций париетальной коры [51, 52].

9. Миндалина (амигдала) и обобщение информации, вызывающей страх

Выше, обсуждая вычислительную модель REMERGE, предложенную Д.Кумараном и Д.Макклелландом (2012), мы исключили возможность реализации обычных обобщений в состоянии сна. В то же время мы допустили вариант, при котором в состоянии сна возникает феномен обобщения (генерализации) чувства страха, который, как правило, сигнализирует организму о существующей опасности. Структурой мозга, которая имеет непосредственное отношение к генерализации страха, является амигдала – часть лимбической системы, регулирующей эмоциональные реакции. Другое название данной структуры – миндалина (миндалевидное тело); именно она по иронии судьбы не была включена Джеймсом Пейпецом в «эмоциональный круг Пейпеца».

В настоящее время эффект генерализации страха изучается в самых разных научных лабораториях. Ученые выяснили, что в основе операции обобщения страха лежат следующие механизмы. Во-первых, организм, воспринимающий опасный (угрожающий) стимул, должен запомнить его, закодировать в нейронах определенных структур мозга. Во-вторых, индивид должен научиться выявлять сходство (аналогию) между различными стимулами, являющимися источниками опасности. Именно выявление таких аналогий и делает возможным обобщение чувства страха – организм переносит эмоциональную оценку с одного негативного объекта на другой. Специалисты называют такой путь возникновения обобщения страха «перцептивным», так как генерализация предполагает фиксацию перцептивного сходства между различными угрожающими стимулами. По-

видимому, генерализация страха – **филогенетически древний тип обобщений**, реализуемых нервной системой, ведь быстрота и точность реакций на опасность – краеугольный камень адаптивных возможностей живого существа, его способности выживать в экстремальных условиях.

Однако, подобно обычным (неэмоциональным) обобщениям, генерализация страха иногда может быть ошибочной, неадекватной. В силу причин, связанных с функционированием нейронов амигдалы и других структур мозга, а также при высокой интенсивности стрессовых воздействий на организм, мозг начинает вырабатывать неадекватные обобщения. В частности, он начинает распространять (переносить) реакцию страха на безопасные стимулы. Широкое (чрезмерное) обобщение негативных воспоминаний, диктуемое едва заметным сходством между опасным и безопасным стимулом, может стать серьезной проблемой для нервной системы. По свидетельству специалистов, чрезмерная генерализация страха – причина тревожных расстройств и других когнитивных нарушений. Современные ученые показали, что хотя миндалина – одна из ключевых областей мозга, связанных с эффектом генерализации страха, в действительности этот эффект затрагивает и другие участки мозга – гиппокамп, префронтальную кору, таламус и т.д. Читатель может ознакомиться с «перцептивной» концепцией генерализации страха (концепцией переноса реакции страха с одних угрожающих стимулов на другие в силу их «перцептивного» сходства), проанализировав работы [53, 54, 55, 56, 57]. Кстати, среди авторов работы [57], название которой «Нейробиология обобщения страха», Эрик Кандель – неутомимый исследователь мозга, описавший ряд важных молекулярных и клеточных механизмов памяти, лауреат Нобелевской премии 2000 г.

10. Когнитивные карты и реляционные воспоминания: существует ли противоречие между двумя форматами хранения информации в мозге?

В 2005 г. Д.Кумаран и Э.Магуайр опубликовали статью [58], в которой обсудили вопрос о возможном существовании противоречия (конфликта) между двумя известными формами организации следов памяти в гиппокампе и других структурах мозга, связанных с хранением элементов субъективного опыта. По мнению авторов статьи, хранение этих элементов в виде когнитивных карт (карт Э.Толмена) не вполне согласуется с реляционной структурой памяти, о которой пишет Х.Эйхенбаум и другие исследователи. Авторы работы [58] считают, что нужно найти способ разрешения этого противоречия, иначе трудно будет выработать правильную интерпретацию того, как мозг выполняет операцию обобщения, а также обнаруживает аналогии между разными воспоминаниями (образами, идеями).

Ниже мы покажем, что на самом деле когнитивные карты не противоречат реляционной организации памяти, для чего обратимся к примерам из истории науки. По свидетельству специалистов в области истории науки, известный шотландский физик Джеймс Максвелл (1860) открыл закон распределения молекул газа по скоростям – важный закон, относящийся к молекулярно-кинетической теории (статистической физике), - руководствуясь аналогией с совсем другим законом. А именно с законом распределения ошибок, сформулированным Карлом Гауссом (1809) в математической теории вероятностей. Закон распределения ошибок К.Гаусса гласит: если построить кривую вероятности тех или иных недетерминированных процессов, то наибольшее число результатов будет близко к среднему значению. Ознакомившись с данным законом, Дж.Максвелл перенес его в молекулярно-кинетическую теорию, тем самым

предложив верное описание того, как в идеальном газе могут распределяться скорости молекул.

Научное открытие Дж.Максвелла имеет простое объяснение. В нейронах его мозга одновременно хранились две когнитивные карты: 1) карта хаотических движений сотен тысяч газовых молекул, постоянно сталкивающихся друг с другом и со стенками сосуда; 2) карта случайных ошибок измерений, подчиняющихся нормальному распределению К.Гаусса. Дж.Максвелл заметил, что элементы одной карты аналогичны (эквивалентны) элементам другой карты. В результате шотландский физик распространил (экстраполировал) информацию, взятую из одной когнитивной карты, на другую, чтобы решить важную научную проблему.

Точно так же можно объяснить создание Дж.Максвеллом электромагнитной теории света. Историкам известно, что он разработал эту теорию благодаря тому, что обнаружил аналогию между физическими величинами, относящимся к разным областям – оптике и электромагнетизму. Ученый заметил, что скорость распространения света (которая изучается в оптике) аналогична скорости распространения электрических возмущений (которая исследуется в электромагнетизме). Совпадение определенных элементов разных когнитивных карт, хранившихся в его мозге, привело ученого к мысли, что свет имеет электромагнитную природу. Так возникла электромагнитная теория света, которая впоследствии была доказана Генрихом Герцем (1889), открывшим электромагнитные волны. Отсюда видно, что когнитивные карты как формат хранения следов памяти не препятствуют тому, чтобы наш интеллект мог обнаруживать аналогии и обобщать информацию (т.е. выполнять процессы, обычно приписываемые реляционной памяти).

Отсутствие противоречия между когнитивными картами и реляционными воспоминаниями подтверждается также нейробиологическими исследованиями. В работах [59, 60, 61, 62, 63] отмечается, что когнитивные

карты, представляющие собой пространственные модели внешней среды (внешнего мира), существуют не только в гиппокампе. Они содержатся также в энторинальной коре, височно-теменном соединении и медиальной префронтальной коре. Совсем недавно все классические атрибуты когнитивных карт обнаружены (причем, по свидетельству авторов открытия, совершенно неожиданно) в сомато-сенсорной коре мозга [59]. В свете полученных результатов появились основания говорить об обонятельной навигации в пространстве запахов [60], зрительной навигации в пространстве визуальных стимулов [61], семантической навигации в пространстве семантических объектов (пространстве символической категоризации) [62]. Наконец, обобщая многочисленные результаты, свидетельствующие о существовании когнитивных карт даже в областях мозга, связанных с высшими когнитивными функциями (префронтальная кора и др.), лауреат Нобелевской премии 2015 г. Эдвард Мозер совместно с коллегами считает обоснованным говорить о когнитивной навигации в пространстве абстрактных (обобщенных) идей и концепций, хранящихся в памяти [63].

Ученые [64, 65, 66] подчеркивают, что те же самые нейронные популяции, которые кодируют и обрабатывают элементы когнитивных карт, задействованы в процессах формирования концептуальных обобщений (генерализаций) и ассоциативных выводов (выводов по аналогии). Другими словами, ансамбли нейронов и участки мозга, вовлеченные в создание когнитивных карт, также отвечают за реляционную обработку знаний. Это указывает на то, что формат хранения информации в виде картографических представлений не является помехой для реализации когнитивных механизмов, основанных на реляционной организации следов памяти. Рассматривая данное обстоятельство сквозь призму эволюции, специалисты говорят о том, что «области мозга и схемы кодирования, поддерживающие когнитивные карты у животных, повторно используются у людей, чтобы поддерживать

концептуальное пространство для решения задач символической категоризации» [62].

11. А.Р. Лурия и его концепция управляющих функций лобных долей мозга

В свое время отечественный ученый Александр Романович Лурия (1902-1977), проанализировав накопившиеся данные о последствиях локальных и массивных поражений лобных долей мозга, а также тот факт, что площадь префронтальной коры достигает максимума у человека, сформулировал концепцию об особой роли лобных долей мозга в реализации сложных психических процессов. Ключевым положением данной концепции является утверждение о том, что лобные доли являются аппаратом регуляции, программирования и контроля различных форм сознательной психической деятельности.

Выше мы обсуждали работы Дагмар Зейтамовой и Элисона Престона [45, 46], которые с помощью методов ФМРТ исследовали активность префронтальной коры при решении задач, требующих формирования ассоциативных выводов и ментальной операции обобщения. Работы Д.Зейтамовой и Э.Престона показали, что префронтальная кора мозга выполняет не только управляющие функции, как считал А.Р.Лурия и другие ученые, но и участвует в когнитивных процессах, связанных с порождением аналогий и обобщений – компонентов полноценного индуктивного вывода.

Возникает вопрос: мог ли А.Р.Лурия догадываться о том, что лобные доли мозга имеют отношение к упомянутым компонентам индуктивных умозаключений? Ведь он разработал целую батарею тестов для изучения последствий поражения префронтальной коры. Оказывается, не просто мог, но и действительно был близок к формулировке идеи о существовании связи между префронтальной корой и индуктивными логическими процессами!

Изучая пациентов с «лобным синдромом» (с поврежденной префронтальной корой), А.Р.Лурия обнаружил, что, на первый взгляд, такие пациенты способны выполнять операцию аналогии, но при более глубоком тестировании выясняется, что это не так, что избирательность (произвольность и осмысленность) логических операций у них существенно нарушается.

В книге «Высшие корковые функции человека и их нарушения при локальных поражениях мозга» [67] А.Р.Лурия пишет: «Мы располагаем данными, показывающими, что при известных условиях даже логическая операция аналогии может оказаться доступной для больного с тяжелым «лобным синдромом». Основная трудность, наблюдаемая у этих больных, состоит в возникновении не тормозимых побочных ассоциаций» [67, с.245]. Далее автор указывает: «Особенно отчетливо это соскальзывание на побочные связи и нестойкость избирательности логических операций проявляется у данных больных в таких пробах, в которых требуется выбрать из трех предложенных слов одно, находящееся с предыдущим в отношениях, аналогичных отношению между словами первой пары. В этом варианте опыта каждое из предложенных слов возбуждает какие-нибудь ассоциации с заданным словом. Как правило, больной не в состоянии выбрать из всех всплывающих связей требуемую. Так, в опыте на аналогии, например: «лампа – свет, печка (тепло, ночь, огонь)?» больной отвечает: «всё подходит: и печка, и тепло...» [67, с.245].

Наконец, А.Р.Лурия резюмирует: «Описанные особенности интеллектуальной деятельности больных с «лобным синдромом», сводящиеся к нарушению избирательных логических операций побочными связями, выступают еще более резко в тех случаях, когда больной ставится перед задачей самостоятельно образовать известные логические отношения и, выделив определенный принцип, сделать его основой для дальнейшей систематизации материала» [67, с.245-246]. Таким образом, А.Р.Лурия

столкнулся с первыми свидетельствами наличия связи между префронтальной корой и индуктивными логическими процессами за 60 лет до исследований, изложенных в [45, 46].

12. Заключение

Мы видим, что ментальная операция обобщения «встроена» в мозг животных и человека. Нейроны различных структур мозга способны обобщать информацию, получаемую посредством органов чувств. Как показали Д.Кумаран и Д.Макклелланд [36, 37], одним из механизмов генерализации сигналов является неоднократное столкновение организма с ними, что приводит к повторной (рецидивной) активации нейронов гиппокампа и других нервных центров, обслуживающих сложные когнитивные функции. В науке, созданной человеком, эта неоднократность восприятия адаптивно значимых сигналов трансформируется в феномен, обеспечивающий релевантность (адекватность) индуктивных обобщений. Мы имеем в виду правило научного экспериментирования, согласно которому один эксперимент и одно наблюдение ничего не доказывают. Чтобы наши индуктивные выводы были правильными, - эксперименты, выявляющие тот или иной новый факт (ту или иную новую истину), должны быть многочисленными и воспроизводимыми. Когда Ф.Бэкон описал приемы индуктивного поиска в своем трактате «Новый органон» (1620), он, по сути дела, коснулся части тех ментальных стратегий, которые уже изобрела эволюция, позволившая различным видам животных успешно приспосабливаться к нестабильным условиям окружающей среды.

Литература:

1. Виноградова О.С. Гиппокамп и память. – М.: «Наука», 1975. – 333 с.
2. Premack D. Why humans are unique: three theories // Perspectives on Psychological Science. – 2010. - Vol.5 (1). - P.22-32.

3. Gillan D.J., Premack D., Woodruff G. Reasoning in the chimpanzee: I. Analogical reasoning // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. – 1981. – Vol.7 (1). – P.1–17.
4. Premack D. Human and animal cognition: Continuity and discontinuity // *PNAS*. – 2007. - Vol.104 (35). - P.13861-13867.
5. McGonigle B.O., Chalmers M. Are monkeys logical? // *Nature*. – 1977. – Vol.267 (5613). – P.694-696.
6. Gazes R.P., Chee N.W., Hampton R.R. Cognitive mechanisms for transitive inference performance in rhesus monkeys: measuring the influence of associative strength and inferred order // *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes*. – 2012. – Vol.38 (4). – P.331-345.
7. Gazes R.P., Lazareva O.F., Bergene C.N., Hampton R.R. Effects of spatial training on transitive inference performance in humans and rhesus monkeys // *Journal of Experimental Psychology. Animal Learning and Cognition*. – 2014. – Vol.40 (4). – P.477–489.
8. Tanner N., Jensen G., Ferrera V.P., Terrace H.S. Inferential learning of serial order of perceptual categories by rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) // *Journal of Neuroscience*. – 2017. - Vol.37 (26). - P.6268-6276.
9. Fagot J., Parron C. Relational matching in baboons (*Papio papio*) with reduced grouping requirements // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. – 2010. – Vol.36 (2). – P.184-193.
10. Tromp D., Roeder J.J. Transitive inference in two lemur species (*Eulemur macaco* and *Eulemur fulvus*) // *American Journal of Primatology*. – 2015. - Vol.77 (3). - P.338-345.
11. Davis H. Transitive inference in rats (*Rattus norvegicus*) // *Journal of Comparative Psychology*. – 1992. – Vol.106 (4). – P.342-349.
12. Roberts W.A., Phelps M.T. Transitive inference in rats: a test of the spatial coding hypothesis // *Psychological Science*. – 1994. – Vol.5 (6). – P.368-374.

13. Paz-y-Mino G., Bond A.B., Kamil A.C., Balda R.P. Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance // *Nature*. – 2004. – Vol.430. – P.778–781.
14. Lazareva O.F., Smirnova A.A., Bagozkaja M.S., Zorina Z.A., Rayevsky V.V., Wasserman E.A. Transitive responding in hooded crows requires linearly ordered stimuli // *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. – 2004. - Vol.82 (1). - P.1-19.
15. Bovet D., Vauclair J. Judgment of conceptual identity in monkeys // *Psychonomic Bulletin & Review*. – 2001. – Vol.8. – P.470–475.
16. Fagot J., Thompson R.K.R. Generalized relational matching by Guinea baboons (*Papio papio*) in two by two-item analogy problems // *Psychological Science*. – 2011. - Vol.22 (10). - P.1304-1309.
17. Fagot J., Maugard A. Analogical reasoning in baboons (*Papio papio*): flexible reencoding of the source relation depending on the target relation // *Learning and Behavior*. – 2013. - Vol.41 (3). - P.229-237.
18. Obozova T., Smirnova A., Zorina Z., Wasserman E. Analogical reasoning in amazons // *Animal Cognition*. – 2015. – Vol.18. – P.1363–1371.
19. Smirnova A., Zorina Z., Obozova T., Wasserman E. Crows spontaneously exhibit analogical reasoning // *Current Biology*. – 2015. - Vol.25 (2). - P.256-260.
20. Vasconcelos M. Transitive inference in non-human animals: an empirical and theoretical analysis // *Behavioral Processes*. – 2008. - Vol.78 (3). - P.313-334.
21. Tanner N., Jensen G., Ferrera V.P., Terrace H.S. Inferential learning of serial order of perceptual categories by rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) // *Journal of Neuroscience*. – 2017. - Vol.37 (26). - P.6268-6276.
22. Jensen G., Alkan Y., Munoz F., Ferrera V.P., Terrace Y.S. Transitive inference in humans (*Homo sapiens*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*) after massed training of the last two list items // *Journal of Comparative Psychology*. – 2017. - Vol.131 (3). - P.231-245.

23. Jensen G., Alkan Y., Ferrera V.P., Terrace H.S. Reward associations do not explain transitive inference performance in monkeys // *Science Advances*. – 2019. – Vol.5 (7).
24. Lazareva O.F., Gazes R.P., Elkins Z., Hampton R. Associative models fail to characterize transitive inference performance in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) // *Learning & Behavior*. – 2020. – Vol.48. – P.135–148.
25. Flemming T.M., Thompson R.K.R., Fagot J. Baboons, like humans, solve analogy by categorical abstraction of relations // *Animal Cognition*. – 2013. – Vol.16. – P.519–524.
26. Dusek J.A., Eichenbaum H. The hippocampus and memory for orderly stimulus relations // *PNAS*. – 1997. – Vol.94 (13). – P.7109-7114.
27. Heckers S., Zalesak M., Weiss A.P., Ditman T., Titone D. Hippocampal activation during transitive inference in humans // *Hippocampus*. – 2004. – Vol.14 (2). – P.153-162.
28. Zalesak M., Heckers S. The role of the hippocampus in transitive inference // *Psychiatry Research*. – 2009. – Vol.172 (1). – P.24-30.
29. Cohen N.J., Eichenbaum H. *Memory, amnesia and the hippocampal system*. – Massachusetts: MIT Press, 1993.
30. Eichenbaum H., Otto T., Cohen N.J. Two functional components of the hippocampal memory system // *Behavioral and Brain Sciences*. – 1994. – Vol.17 (3). – P.449-472.
31. Wood E.R., Dudchenko P.A., Eichenbaum H. The global record of memory in hippocampal neuronal activity // *Nature*. – 1999. – Vol.397. – P.613–616.
32. Eichenbaum H. The hippocampus and mechanisms of declarative memory // *Behavioral Brain Research*. – 1999. – Vol.103 (2). – P.123-133.
33. Eichenbaum H. A cortical–hippocampal system for declarative memory // *Nature Reviews Neuroscience*. – 2000. – Vol.1. – P.41–50.

34. Buckmaster C.A., Eichenbaum H., Amaral D.G., Suzuki W.A., Rapp P.R. Entorhinal cortex lesions disrupt the relational organization of memory in monkeys // *Journal of Neuroscience*. – 2004. - Vol.24 (44). - P.9811-9825.
35. Acuna B.D., Eliassen J.C., Donoghue J.P., Sanes J.N. Frontal and parietal lobe activation during transitive inference in humans // *Cerebral Cortex*. – 2002. – Vol.12 (12). – P.1312–1321.
36. Kumaran D., McClelland J.L. Generalization through the recurrent interaction of episodic memories: a model of the hippocampal system // *Psychological Review*. – 2012. - Vol.119 (3). - P.573-616.
37. Kumaran D. What representations and computations underpin the contribution of the hippocampus to generalization and inference? // *Frontiers in Human Neuroscience*. – 2012. - Vol.6 (157).
38. Zeithamova D., Schlichting M.L., Preston A.R. The hippocampus and inferential reasoning: building memories to navigate future decisions // *Frontiers in Human Neuroscience*. – 2012. - Vol.6 (70).
39. Wendelken C., Bunge S. Transitive inference: distinct contributions of rostral lateral prefrontal cortex and the hippocampus // *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2009. - Vol.22 (5). - P.837-847.
40. Goel V. Anatomy of deductive reasoning // *Trends in Cognitive Sciences*. – 2007. - Vol.11 (10). - P.435-441.
41. Zeithamova D., Dominick A., Preston A.R. Hippocampal and ventral medial prefrontal activation during retrieval-mediated learning supports novel inference // *Neuron*. – 2012. - Vol.75 (1). - P.168-179.
42. Zeithamova D., Preston A.R. Temporal proximity promotes integration of overlapping events // *Journal of Cognitive Neuroscience*. – 2017. - Vol.29 (8). - P.1311–1323.
43. Packard P.A., Steiger T.K., Fuentemilla L., Bunzeck N. Neural oscillations and event-related potentials reveal how semantic congruence drives long-term memory in both young and older humans // *Scientific Reports*. – 2020. – Vol.10. - № 9116.

44. Silva A. Memory's intricate web // *Scientific American*. – 2017. – Vol.317 (1). – P.30-37; Силва А. Сложная паутина памяти // *В мире науки*. – 2017. - № 8-9. – С.15-22.
45. Spalding K.N., Schlichting M.L., Zeithamova D., Preston A.R., Tranel D., Duff M.C., Warren D.E. Ventromedial prefrontal cortex is necessary for normal associative inference and memory integration // *Journal of Neuroscience*. – 2018. - Vol.38 (15). - P.3767-3775.
46. Bowman C.R., Zeithamova D. Abstract memory representations in the ventromedial prefrontal cortex and hippocampus support concept generalization // *Journal of Neuroscience*. – 2018. - Vol.38 (10). - P.2605-2614.
47. Frank L.E., Bowman C.R., Zeithamova D. Differential functional connectivity along the long axis of the hippocampus aligns with differential role in memory specificity and generalization // *Journal of Cognitive Neuroscience*. – 2019. - Vol.31 (12). - P.1958–1975.
48. Munoz F., Jensen G., Kennedy B.C., Alkan Y., Terrace H.S., Ferrera V.P. Learned representation of implied serial order in posterior parietal cortex // *Scientific Reports*. – 2020. – Vol.10. - № 9386.
49. Fitzgerald J.K., Freedman D.J., Assad J.A. Generalized associative representations in parietal cortex // *Nature Neuroscience*. – 2011. - Vol.14. - P.1075–1079.
50. Fitzgerald J.K., Swaminathan S.K., Freedman D.J. Visual categorization and the parietal cortex // *Frontiers in Integrative Neuroscience*. – 2012. - Vol.6 (18).
51. Fitzgerald J.K., Freedman D.J., Fanini A., Bennur S., Gold J.I., Assad J.A. Biased Associative Representations in Parietal Cortex // *Neuron*. – 2013. - Vol.77 (1). - P.180-191.
52. Freedman D.J., Ibov G. An integrative framework for sensory, motor, and cognitive functions of the posterior parietal cortex // *Neuron*. – 2018. - Vol.97 (6). - P.1219-1234.

53. Onat S., Buchel C. The neuronal basis of fear generalization in humans // *Nature Neuroscience*. – 2015. – Vol.18. – P.1811–1818.
54. Yi L., Ying M., Wenhai Z., Hong L. The neural mechanism of fear generalization based on perception // *Advances in Psychological Science*. – 2018. - Vol.26 (8). - P.1391-1403.
55. Pollack G.A., Bezek J.L., Lee S.H., Scarlata M.J., Weingast L.T., Bergstrom H.C. Cued fear memory generalization increases over time // *Learning and Memory*. – 2018. - Vol.25 (7). - P.298-308.
56. Ortiz S., Latsko M.S., Fouty J.L., Dutta S., Adkins J.M., Jasnow A.M. Anterior cingulate cortex and ventral hippocampal inputs to the basolateral amygdala selectively control generalized fear // *Journal of Neuroscience*. – 2019. - Vol.39 (33). - P.6526-6539.
57. Asok A., Kandel E.R., Rayman J.B. The neurobiology of fear generalization // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. – 2019. - Vol.12 (329).
58. Kumaran D., Maguire E.A. The human hippocampus: cognitive maps or relational memory? // *Journal of Neuroscience*. – 2005. - Vol.25 (31). - P.7254-7259.
59. Long X., Zhang S.-J. A novel somatosensory spatial navigation system outside the hippocampal formation // *Cell Research*. – 2021. – Vol.31. – P.649–663.
60. Bao X., Gjorgieva E., Shanahan L.K., Howard J.D., Kahnt T., Gottfried J.A. Grid-like neural representations support olfactory navigation of a two-dimensional odor space // *Neuron*. – 2019. - Vol.102 (5). - P.1066-1075.
61. Julian J.B., Keinath A.T., Frazzetta G., Epstein R.A. Human entorhinal cortex represents visual space using a boundary-anchored grid // *Nature Neuroscience*. – 2018. – Vol.21. – P.191–194.
62. Vigano S., Piazza M. Distance and direction codes underlie navigation of a novel semantic space in the human brain // *Journal of Neuroscience*. – 2020. - Vol.40 (13). - P.2727-2736.
63. Bellmund J.L.S., Gärdenfors P., Moser E.I., Doeller C.F. Navigating cognition: spatial codes for human thinking // *Science*. – 2018. - Vol.362 (6415).

64. Behrens T.E.J., Muller T.H., Whittington J.C.R., Mark S., Baram A.B., Stachenfeld K.L., Kurth-Nelson Z. What is a cognitive map? Organizing knowledge for flexible behavior // *Neuron*. – 2018. - Vol.100 (2). - P.490-509.
65. Bokeria L., Henson R.N., Mok R.M. Map-like representations of an abstract conceptual space in the human brain // *Frontiers in Human Neuroscience*. – 2021. - Vol.15. - № 620056.
66. Park S.A., Miller D.S., Boorman E.D. Inferences on a multidimensional social hierarchy use a grid-like code // *Nature Neuroscience*. – 2021. – Vol.24. – P.1292–1301.
67. Лурия А.Р. Высшие корковые функции человека и их нарушения при локальных поражениях мозга. – М.: изд-во Московского университета, 1962. – 432 с.