

# 在认知和运动决策的共振胆碱能动力学:注意

Resonant Cholinergic Dynamics in Cognitive and Motor Decision-Making: Attention

Stephen Grossberg<sup>1, 2, 3, 4\*</sup>, Jesse Palma<sup>4</sup> and Massimiliano Versace<sup>1, 4</sup> Graduate

Program in Cognitive and Neural Systems, Boston University, Boston, MA, USA, <sup>2</sup> Center for Adaptive Systems, Boston

University, Boston, MA, USA, <sup>3</sup> Departments of Mathematics, Psychology, and Biomedical Engineering, Boston University,

Boston, MA, USA, <sup>4</sup> Center for Computational Neuroscience and Neural Technology, Boston University, Boston, MA, USA

**Edited by:** Tobias H. Donner, University of Amsterdam, Netherlands

**Reviewed by:** Markus Bauer, University College London, UK Gerald Hahn, Universitat Pompeu Fabra, Spain

**\*Correspondence:** Stephen Grossberg [steve@bu.edu](mailto:steve@bu.edu)

**Specialty section:** This article was submitted to Decision Neuroscience, a section of the journal *Frontiers in Neuroscience*

**Received:** 16 July 2015

**Accepted:** 18 December 2015

**Published:** 20 January 2016

**Citation:** Grossberg S, Palma J and Versace M (2016) Resonant Cholinergic Dynamics in Cognitive and Motor Decision-Making: Attention, Category Learning, and Choice in Neocortex, Superior Colliculus, and Optic Tectum. *Front. Neurosci.* 9:501. doi: 10.3389/fnins.2015.00501

(translate by Songjian)

行为自由的有机体需要根据不断变化的环境条件,快速校准其感知、认知和运动决策。这些可塑性变化包括认知和运动注意力的增强或扩大,以及学习适应环境统计数据变化带来的行为需求。本文提出在特定的认知回路和运动回路中使用这种灵活决策的共享回路设计,并且这两种回路都使用乙酰胆碱来调节选项的选择性。这种任务敏感控制是为了控制丘脑皮层对关键特征的选择,这些特征是认知上关注的,并通过学习被纳入视觉识别类别的原型中。一种胆碱调节的警戒控制过程,决定一个识别类别及其所关注的特征是抽象的(低警戒)还是具体的(高警戒)。提出了胆碱能调节的相应神经机制,以集中注意力,学习上丘深层的多模映射。这张映射使视觉、听觉和计划的运动指令能够争夺注意力,从而选择一个控制下一个眼球扫视运动的制胜位置。这种映射学习可以看作是一种注意的运动类别学习。本文在此阐明了在认知和运动系统中,注意力、学习和决策时胆碱能调节之间的联系。哺乳动物的上丘和鸟类的视顶盖之间的类似导致了哺乳动物和鸟类大脑中可能发生的多模式映射学习以及乙酰胆碱如何调节这种学习的预测。

## 1. 颞叶皮层认知类别学习中的注意、学习和警觉

在与不断变化的环境相互作用时选择相关的感觉信息是动物智能的一个关键特征。这种选择对于将有限的感觉、认知和运动资源引导到环境中的重要刺激是必要的,并且对于选择一组与行为目标相对应的运动指令也是必要的。本文提出了胆碱能调节认知和感觉-运动神经回路如何以任务敏感的方式实现这种选择性。特别地,提出了一种认知和感觉运动回路中的共享回路设计,以使乙酰胆碱能够通过一个称为警戒控制的过程有效地调节决策过程中的选择性(Carpenter和Grossberg, 1987、1991、1993)。高警惕意味着更大的选择性,而低警惕意味

着更少的选择性。关于警惕性如何调节认知和运动决策的选择性的建议建立在两条平行的神经模型线上，其结果在本文中得到了统一和扩展。

有一种开发了视觉皮层的层流回路如何看到和学习视觉识别类别的 LAMINART 模型(例如, Grossberg, 1999, 2003; Grossberg 和 Raizada, 2000; Raizada 和 Grossberg, 2001)。第二中建模开发了哺乳动物上丘如何学习多模式映射的 SACCART 模型, 其中可以参与和选择 SACCART 目标位置。这两种建模流程都说明了如何使用自适应共振理论或 ART、设计原则和机制来学习识别类别。当前的文章将两种建模方法统一成一个更一般的理论, 即如何学习和使用大脑类别来控制视觉和感觉运动行为。

在这一统一中有几个关键步骤。第一步是提出进一步发展 LAMINART 模型, 即同步匹配 ART 或 SMART 模型(Grossberg 和 Versace, 2008)。如上所述, ART 早前预测了学习的视觉皮层类别的选择性, 特别是具体性或抽象性, 是如何由警惕控制过程控制的。SMART 进一步发展了这一提议, 认为通过 Meynert 基底核不匹配激活释放乙酰胆碱可以控制警惕性。目前的文章描述了这些关于视觉皮层分类的结果如何被用来解释学习的选择性和感觉运动分类的选择。这个主题是通过注意哺乳动物上丘和鸟类视顶盖在控制眼球运动方面的相似性而发展起来的。结果表明, LAMINART 模型、SMART 模型和 SACCART 模型的关键预测得到了一系列视顶盖实验的支持。特别地, SACCART 模型解剖学的细化使得许多视顶盖数据的详细解释成为 LAMINART、SMART 和 SACCART 设计原则和机制的体现。本文中这个理论同样也做出了新的预测, 在上丘和视顶盖关于感觉-运动类别和它们的动力学, 这似乎没有可以使用的数据。

每一条关于认知和感觉运动处理的模型发展路线都得到了数学定理和/或计算机模拟的支持, 这些数学定理和/或计算机模拟定量地解释和预测了具有挑战性的心理和神经生物学数据, 并严格地证明了关键的模型属性。这一先前建模结果的基础为本文提供的理论综合提供了一个可靠的基础, 而不需要额外的模拟来证明理论主张。

在认知识别类别是如何学习和回忆的模型中(Carpenter 和 Grossberg, 1987、1991、1993; Grossberg, 2013a), 低警觉导致学习一般或抽象的认知类别, 而高警觉导致学习特定或具体的认知类别。在高度警惕性的限制下, 这样的类别可以学习表示单个输入范例, 例如对某个特定熟悉面孔的特定视图。这种学习被认为发生在自下而上和自上而下的丘脑皮质和皮质回路中, 特别是颞叶皮质及其与前额叶皮质和丘脑的相互作用。自下而上的学习有助于选择一个识别类别, 而自上而下的学习能够读出自上而下的学习期望, 从而将注意力集中在关键特征的预期组合上。关键特性学习在高警觉的情况下只能由非常相似的输入匹配的原型, 从而控制特定注意力高度集中, 而学会了在低警觉的关键特性可以通过多变量的组合匹配特性, 从而控制更广泛分布的对象, 可以融入注意力的焦点。自上而下的期望机制通过连接实现这样的注意和选择属性, 这些连接被组织为 on-center、off-surround 网络(Grossberg, 2013b)。on-center 有助于选择和放大注意焦点内接收到的一致特征, 而 off-surround 则抑制该焦点外的无人注意特征或位置。这些模型称作自适应共振理论或者 ART 模型(Grossberg, 1980、1999、2007、2013a; Carpenter 和 Grossberg, 1987、1991)。

ART 提出了一种解决稳定性-可塑性困境的方法, 即大脑如何能够快速学习,

同时又不至于像快速学习一样灾难性地忘记已经学习过的记忆(Grossberg, 1980)。ART 解释了自上而下的注意的匹配如何通过调节共振和复位的周期来帮助解决稳定性-可塑性的困境;即分别进行注意匹配和假设检验。特别是,当自下而上的输入和自上而下的期望之间发生足够好的匹配时,就会出现一种同步的共振状态,该状态体现了注意力集中,该注意力焦点能够驱动自底向上的识别类别和自顶向下的期望中所涉及的关键特征的快速学习;因此得名自适应共振。如果匹配的不足够好,然后,由一个互补的定向系统重置当前活动的识别类别,并且注意系统和定位系统之间的相互作用驱动搜索一个新的或更好匹配类别。

所有关于 ART 的关键预测,包括关于警惕性控制的预测,都得到了心理和神经生物学实验的支持。见下文的 Grossberg (1999、2003、2013a、b)、Grossberg 和 Versace (2008) 以及 Raizada 和 Grossberg (2003) 的评论。警惕概念的潜在意义可以通过以下预测来说明:不同的自闭症个体可能将他们的警惕卡在不正常的高水平上,从而有助于解释自闭症注意力和学习的高度具象性(Grossberg 和 Seidman, 2006;Church 等人, 2010;Vladusich 等人, 2010)。Grossberg 和 Versace (2008) 开发了同步匹配的 ART 或者 SMART 模型去解释细胞遵循峰发放动力学的视觉皮层回路如何进行视觉类别学习。SMART 还预测了乙酰胆碱(ACh)是如何通过 Meynert 的基底核来调节这些皮层回路的警惕性的。与这一观点相一致的是关于自闭症患者的数据,他们在与基底核异常相关的顶叶和额叶皮质中表现出异常的乙酰胆碱酯酶活动(Perry 等人, 2001;Ray 等人, 2005)。

## 2. 上丘运动类别学习中的注意、学习与警觉

另一种可能体现 ART 动力学的回路被认为存在与上丘(SC)的深层。SACCART 模型(Grossberg 等人, 1997)提出了如何在 SC 的更深层学习一个多模态映射,该映射可以仔细地选择眼动目标位置。SC 的单峰输入来自几个不同的大脑区域,包括听觉、视觉和前额叶皮层区域。学习将所有这些输入合并到一个多模态映射中,以便进行扫视(saccadic)选择。学习将这些听觉、视觉和前额叶计划输入的 SC 连接起来,这样所有这些输入就可以激活相同的目标位置,尽管它们的输入源不同,就像在认知类别注意力、选择和学习中一样,使用一个反复出现的 on-center、off-surround 作为选择网络。在 SC 中,这些习得的连接使听觉、视觉和认知输入源的任何组合在更深层的 SC 层中竞争,以选择下一个扫视的目标位置。这些相互作用使得该模型能够定量地模拟 SC 簇发放和组织细胞在各种实验条件下的瞬态动力学。当选择和执行下一个扫视位置时,簇发放细胞以衰减的簇发放来响应。组织细胞产生一种空间分布的活动模式,这种活动模式从选择的位置开始,然后向中央凹的位置扩散,因为选择的眼跳指令会导致眼睛像中央凹。由于这些动力学是由一个特定的 ART 回路建模的,所以这个运动映射学习过程可以被看作是一种注意的运动类别学习。

本文提出,就像认知类别学习一样,运动类别学习的 SC 回路使用 ACh 锐化扫视选择的映射逻辑,以这样一个相似的方式实现,ACh 可能调节认知类别选择和学习的警惕性。最近关于鸟类的视顶盖(OT)的神经生理学结果与 SACCART 模型一致。OT 数据的优势还在于,它们包含了与 ART 预测相一致的 ACh 操作的结果。因此,SC 和 OT 都可能是研究注意运动类别学习中的警觉控制的有用实验模型。这篇文章回顾了 OT 的解剖学和神经生理学的关键数据,为解释这些 OT 数据如何支持在 ACh 调制警戒控制下的运动类别学习的 ART 预测奠定了基

础。

### 3. 视顶盖注意和选择的胆碱能调节

实际上，在鸽子中，连接到 OT 的地形上有组织的 ACh 信号是中脑神经回路的一部分，帮助它们从视野内发生的众多刺激中选择并注意一个视觉刺激。每当视觉刺激激活位于给定视顶盖位置的 OT 神经元时，视顶盖下的 *isthmi pars parvocellularis* (Ipc)核的每个神经元都会发出强烈的簇发放反馈。如果出现第二个视觉刺激，则对第一个视顶盖位置的反馈信号减少或抑制，而对第二个视顶盖位置的反馈信号开始。这种长期的抑制作用主要来自于 *isthmi pars magnocellularis*(Imc)，它向 Ipc 和 OT 发送一个广泛的 GABAergic 投射。

至少有两种类型的数据支持 Ipc 反馈调节 OT 输出的观点：首先，接收上行视顶盖输出的丘脑核圆突(RtDa)显示出与反馈信号同步的视觉诱发的细胞外反应。其次，如果 Ipc 失活，那么 RtDa 中的视觉响应将被阻止，以响应在相应空间区域内移动的视觉目标。总的来说，视觉活动的上行传递有 ACh 反馈信号进行控制，在 OT 视觉映射内的位置有竞争相互作用动态的控制着。

这些反馈相互作用因此震荡的簇发放和开关类似的性质，这迅速的增加细胞在接受域 (receptivefield) 对最强的刺激做出反应，这两种特性分别是 ART 共振和复位。正如 SC 一样，在 OT-Ipc 网络中，存在视觉听觉输入的多模式融合，这与 SACCART 建模的多模态映射学习一致。

这篇文章的其余部分通过 ART 模型回顾和细化了认知和运动类别学习的性质，并使用这些理论结果来解释 OT 动力学是如何阐明映射学习和选择的 ART 机制的。这些理论联系从而解释了 OT 动力学，并有助于将 OT 作为进一步研究运动类别学习和 ACh 调制警觉控制的范式。

## 4. 自适应共振理论

### 4.1. 注意、共振和稳定的类别学习

Grossberg (2013a)对 ART 进行了全面的启发式回顾。本文综述了在认知和运动类别学习以及乙酰胆碱酯酶调节之间建立桥梁所需要的一些特性。

人类和其他灵长类动物是有意识的:他们学习期望，并对世界上将要发生的事情做出预测。人类也是有注意力的生物:它们在任何时候都将处理资源限制为有限数量的传入信息。为什么人类和其他灵长类动物同时进行有意和注意加工?这些过程是如何相关的?稳定性-可塑性困境及其使用共振状态的解决方案提供了一个统一的答案。

感知或认知预期的作用，以及共振状态是如何被激活的，可以通过以下任务来说明：“尽快找到蓝色玻璃，你将赢得 1 万美元的奖金。”当对“蓝色玻璃”的期望处于活动状态时，可以更快速、更有力地检测到玻璃。因此，感觉和认知自上而下的期望是通过一个兴奋性匹配过程来实现的，这个过程与自下而上的一致数据相匹配。当自上而下的期望值和自下而上的数据之间发生不匹配时，它会抑制自下而上数据的不匹配特征，以便将注意力集中在匹配的或预期的特征上。

两个或多个处理级别之间自下而上和自顶向下的信号模式足够好地匹配,就会产生一个共振状态,其中它们的正反馈信号会放大、延长和同步参与特征及其类别之间的相互激活。共振通过更缓慢地改变自适应权重来触发学习,这些自适应权重控制着信号在细胞间的通路上流动。因此,共振是一种全局背景敏感状态,它支持值得学习的数据,因此得名自适应共振理论。

总之,ART 统一了大脑机制,使高级大脑能够使用自底向上的路径快速、稳定地对当前活动的特征模式的信息进行分类,并使用自顶向下的路径使期望能够了解这些特征模式。这样一个自顶向下的期望的读出“测试了一个假设”,即当前活动的类别是当前活动的自底向上的特征模式的一个足够好的表示。当目前活动的自底向上的特征模式和学习的自顶向下的期望之间出现足够好的匹配时,就可以触发共振,并将注意力集中在由期望读出的关键特征上。通过只学习被关注的特征,ART 阐明了为了解决稳定性-可塑性的困境,只有共振状态才能驱动快速的新学习。

ART 还预测了“所有意识状态都是共振状态”。这一预测得到了许多建模研究的支持,这些研究的计算机模拟了使用共振状态的行为和大脑数据,提供了大脑动力学和意识体验之间的联系假设。也就是说,共振状态出现的特性映射到了模拟实验中意识实验的参数特性。

ART 机械化的感觉认知和运动领域的学习类型是匹配学习:匹配学习之所以被称为匹配学习,是因为只有在自底向上的模式和由当前活动的识别类别读出的自顶向下的期望之间出现足够好的匹配时,匹配学习才会发生。一个足够好的匹配可以使以前学过的知识得到精炼。

#### 4.2. 互补计算: 共振与复位

Carpenter 和 Grossberg(1987,1991)已经从数学上证明了,在一个 ART 模型中,匹配学习可以导致对任意事件列表的稳定类别记忆。然而,匹配学习本身并不足以从一个不断变化的世界中学习。事实上,如果大脑只有在自下而上的数据和自上而下的期望之间有足够好的匹配时才能快速学习,那么大脑如何学习真正新奇的东西呢? ART 展示了如何利用共振和复位的互补过程之间的相互作用来解决这个问题。共振控制着已经讨论过的注意力和学习的特性。复位控制假设测试和记忆搜索的属性,现在将讨论这些属性。协同工作,这些互补过程使我们的大脑能够在处理熟悉和不熟悉信息的互补需求,以及预期和未预期的信息之间取得平衡。

视觉类别学习过程中共振过程发生在下颞叶前额叶皮层中。如上所述,这里自上而下的期望与自下而上的特性模式相匹配。当出现足够好的匹配时,它会将注意力集中在自下而上的特征模式中预期的特征上。如果期望模式与输入模式足够接近,那么当注意力集中在期望的特征子集上时,就会出现共振状态。

图 1 用一个简单的离子论述了 ART 思想。在图 1A 中,一个自底向上的输入模式或向量,  $I$  通过第一个水平  $F_1$  的特征探测器激活一个活动模式  $X$ 。例如,一个可视场景可能由边界和曲边特征表示。在活动模式  $X$  中的差异表示输入模式  $I$  中不同特征的相对重要性。在图 1A 中,模式 peaks 代表更多激活的特征细胞,而 troughs 代表更少激活的特征细胞。活动模式  $X$  引在自适应过滤器的自底

向上连接中出发信号模式  $S$  到第二等级的  $F_2$ 。在  $S$  到达水平  $F_2$  之前，在  $S$  中的每个信号乘以一个自适应权重或者长期记忆轨迹，从而导致输入向量  $T$  到  $F_2$ 。每个自适应权重都可以通过学习来改变。当  $T$  输入到  $F_2$  时，它激活了一个压缩表现、类别或符号  $Y$  以响应更多的分散输入  $T$ 。表现  $Y$  通过  $F_2$  被竞争性或者侧面一直相互作用压缩， $F_2$  选择了一小部分最强烈的激活细胞，同时抑制接受较小输入的细胞。图 1a 中的模式  $Y$  是为了说明可以不同程度地激活少量的类别细胞。然后活动类别细胞  $Y$  能够发送自顶向下的信号  $U$  返回到  $F_1$ 。当向量  $U$  乘以自上而下的自适应权重矩阵时，它变成自上而下的期望  $V$ 。穿过  $F_1$  的匹配发生在自下而上的输入向量  $I$  和自上而下的期望  $V$  之间。匹配选了在  $X$  之内的特征子集  $X^*$ ， $X$  由  $V$  得到。这些特征构成了“注意焦点”。

### 4.3 在有意识的共振中结合 (BINDING) 分布的特征模式和符号

如果自上而下的期望值  $V$  与自下而上的输入模式  $I$  足够相似，然后，参与特征的模式  $X^*$  可以重新激活类别  $Y$ 。反过来，类别  $Y$  重新激活  $X^*$ 。这种正反馈循环导致同步共振状态，所以可以进入意识。

这种连贯的状态提供了一个经典的“symbolgroundingproblem”的解释。 $F_1$  和  $F_2$  两种水平经历了忽视的互补类型。在  $F_2$  激活一个类别可以表示一个分部的特征模式，但是类别没有关于这些特征的信息。在  $F_1$  激活一个特征探测器确实提供连这个信息，但是单个特征本身没意义。共振束缚状态将关键特征的模式与代表它们的类别结合在一起。

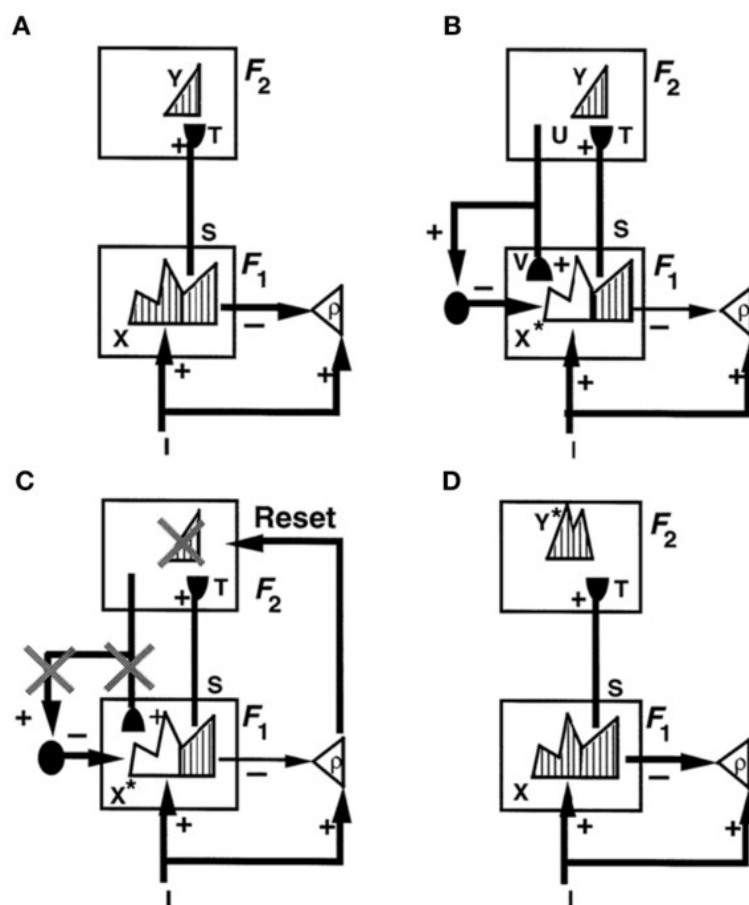


图 1. ART 如何使用共振和复位循环来搜索识别类别。(A) 输入模式  $I$  作为活动模式  $X$  设

置在 $F_1$ 水平上的特征探测器上，而它没有特别激活具有增益  $\rho$ （警戒参数）的定向系统 A。X 抑制 A 并生成输出模式 S。S 乘以学习的自适应权重，形成输入模式 T。T 通过反复的分流竞争增强和标准化，导致在 $F_2$ 水平选择和激活类别细胞 Y。(B) 类别活动 Y 生成自上而下的信号 U，该信号 U 乘以自适应权重，形成一个原型 V，该原型 V 对活动 $F_2$ 类别的学习期望进行编码。自上而下的期望值 V 被添加到 $F_1$ 细胞。如果 V 在 $F_1$ 处与 I 不匹配，则在 $F_1$ 处选择模式完全匹配的细胞处的新 STM 活动模式 X\*（阴影模式）。X\*在 V 确认的 I 特征处激活。不匹配的特征(白色区域)被禁止。当 X 变为 X\*时，总抑制率从 $F_1$ 下降到 A。(C) 如果一直足够减小，A 释放一个非特异性唤醒簇发放到 $F_2$ ；也就是说“新事件正在唤醒”。通过抑制唤醒重置 $F_2$ 。(D) 当 Y 被抑制后，X 被恢复，Y 被抑制一段时间，因为 X 激活了一个不同的活动模式 Y\*。搜索将继续，直到选择更好的匹配或新颖的类别。当搜索结束时，一个注意力集中的共振触发对参与数据的学习。经 Carpenter 和 Grossberg (1993) 许可改编。

共振既可以产生稳定平衡点，也可以产生同步振荡。介绍 ART 的文章 (Grossberg, 1976b) 预言了这种同步振荡的存在。它们之所以被称为“保序极限环”，是因为它们在随时间同步振荡时保持了活动的顺序。相反，反顺序振荡可以支持行波或癫痫发作。Grossberg (2003, 2013a) 回顾了支持所有主要 ART 预测的心理和神经生物学数据，包括对同步振荡的预测。

#### 4.4 共鸣将学习的目的和注意力联系起来

在 ART 中，共振状态被预测为驱动学习。它活动的同步，放大和延长是足有激活图 1 中水平 $F_1$ 和 $F_2$ 之间的自上而下和自下而上之间的自适应权重的慢学习过程。通过以前的学习而改变的自适应权重可以据此调节当前的信息处理，而不必了解它们处理的信号，除非它们能够启动共振状态。因此，适应性共振是一个中间事件，它解决了稳定性-可塑性困境，并由此提供了一个机械解释，解释了为什么人类是故意的，不断地预测下一步可能发生的事情，以及为什么人类倾向于学习他们关注的事件。

人类有时也可以在没有注意或意识的情况下学习，例如在感性学习过程中，这一事实也可以用 ART 来解释，但这是如何提出的，超出了本文的讨论范围。详情见 Grossberg (2003, 2013a)。

#### 4.5. 互补注意和定向系统控制共振和复位

当活动的自上而下期望与表示意外或不熟悉事件的自下而上输入之间发生足够严重的不匹配时，它可以通过激活定向系统来驱动记忆搜索。定向系统遵循从注意系统计算上互补的规律，进行类别学习和自上而下的注意匹配。特别是，定向系统被意外和不熟悉的事件激活。ART 提出注意系统包括颞叶和前额叶皮层，而定向系统包括非特异性丘脑和海马系统等脑区。来自定向系统的输出信号迅速重置了注意系统内的识别类别，该系统读出了不匹配的自上而下期望 (图 1B、C)。不匹配的原因在此消除。然后，注意系统可以激活一个不同的识别类别 (图 1D)。复位事件由此触发记忆搜索或假设测试，以获得与输入模式更好匹配的识别类别。

如果自底向上的输入表示一个真正新颖的经验，则目前肯恩翰不存在这样的认知识别。在这种情况下，搜索过程会激活一个自由的细胞群，然后学习对新的



输入模式进行分类。激活自由的细胞群的能力不能被认为是理所当然的。它发生在 ART 中，由于类别水平 $F_2$ 的设计方式。一个重要的性质是所有穿过 $F_2$ 的所有行为都趋向守恒(*conserved*)，这是由于在 $F_2$ 的短期记忆中反复的分流 *on-center*、*off-surround* 相互作用奖所选择的类别储存起来 (Grossberg, 1973, 1980)。这个特性有助于补偿这样一个事实，即在一个不确定的类别被重置后，激活新类别的自适应权重通常会比激活被抑制类别的自适应权重更小，或者匹配得更差。因此，尽管对新选择的类别的输入最初激活它的次数少于其前身，但是规范化的总活动可以放大这个初始活动，从而完全激活新选择的类别。

此外，由新选择的识别类别激活的自上而下期望必须能够匹配导致它激活的任何输入特征模式，以便开始学习。通过选择所有自适应权值以使初始值较大，可以确保此属性。因此，自顶向下期望的学习删除了这些权重，以匹配由类别的自底向上自适应过滤器学习到的关键特征模式。

这种学习过程在无监督和有监督的情况下都能很好地工作 (Carpenter 和 Grossberg, 1987、1991; Carpenter 等人, 1992、2005; Amis 和 Carpenter, 2009)。无监督学习意味着系统可以学习在没有外部教师的情况下对新的输入模式进行分类。输入模式单独根据它们的相似性进行分类，尽管需要了解如何设置可接受的相似性标准，即警戒控制；见第 5 节。监督学习也使用警戒控制。此外，当系统预测一个答案时，来自环境的教学信号可以匹配或不匹配这个预测。如果预测导致足够大的不匹配，这可以激活定向系统，并强制记忆搜索一个新类别，该类别可以学习更好的匹配预测。当要学习的答案是由文化决定的，而不是仅仅基于特征相似性时，监督学习通常很重要。例如，将特征相似的字母 C 和 O，或 E 和 F 分成不同的识别类别是由文化决定的。在一个学习试验中，当 O 是根据 C 的表示来预测时，监督反馈使系统能够学习 C 和 O 的单独类别和自上而下的期望。

总之，注意力学习和定向搜索的互补过程，通过它们的相互作用，可以使尖晶石的主要晶型学习和假设检验成为可能，共同构建一个不断变化的世界的自我完善的内部模型。

#### 4.6 不匹配调节唤醒、习惯性突触和复位

重置信号如何导致选择一个新的类别，可以更好地匹配和预测世界？在没有外部教师的情况下，这种搜索在无监督学习中是如何工作的？事实上，在无监督学习过程中，搜索是如何工作的，尽管事实上，当不匹配发生时，正确的答案是不知道的，并且定向系统不知道是哪个类别导致了重置？

这种状态说明了大脑的另一个互补处理的例子：在注意力系统中，所选择的类别是已知的，但是没有足够的知识来支持共振和学习。在定向系统中，如果一个错误发生在注意系统中，它是已知的，但不是哪一类错误引起的。这两个系统如何相互作用来克服它们的互补不足，并发现一个更好的匹配，甚至可能是全新的类别？

Grossberg (1976b, 1980) 提出了这个搜索问题的解决方案。这个解决方案预测调节复位的通路利用一种习惯性的传送门控，这是中期记忆 (MTM) 的一种形式，不同于描述快速细胞激活的短期记忆 (STM) 和学习后持续存在的长期



记忆 (LTM)。Grossberg (1968、1969) 提出了习惯性门控 MTM 以及 STM 和 LTM 的规则。原则上, 这些 MTM 门控过程可能发生在突触前递质或突触后受体。Abbott 等报道了神经生物学数据和支持性模型。(1997) 视觉皮层和体感皮层的 Tsodyks 和 Markram (1997), 分别使用了突触抑制和动态突触的名称。

这些门控过程似乎在大脑中起着几个作用。在感觉输入的处理过程中, 它们使单个细胞能够适应其对输入强度平均水平的反应, 从而通过对比标准化细胞对时变输入的反应, 保持细胞对输入强度变化的敏感性; 例如 Carpenter 和 Grossberg (1981 年), Grossberg (1991), 和 Grossberg (1972, 1984b). 在皮层映射发展过程中, 他们阻止细胞持续的激活, 从而允许新的输入来学习如何激活细胞; 例如, Grossberg 和 Seitz (2003) 和 Olson 和 Grossberg (1998)。在感知视觉输入改变的过程中, 它们限制了细胞在输入结束后的持续激活, 从而防止移动的物体在一个场景中产生模糊的感知; 例如, Francis and Grossberg(1996)和 Francis 等人 (1994)。在感知视觉运动的过程中, 它们使细胞能够对变化的输入做出瞬时反应; 例如, Baloch 等人。(1999), Berzhanskaya 等人。(2007 年) 和 Ögmen (1993 年)。在双稳态视觉感知中, 支持一个感知的路径的习惯化可以使竞争感知暂时成为主导; 例如, Grossberg 和 Swaminathan(2004), Grossberg 和 Yazdanbakhsh(2005), Grossberg 等人。(2008) 和威尔逊 (2007)。在学习 ART 认知类别的过程中, 它们使来自定向系统的重置信号能够抑制自上而下期望与自下而上输入模式不匹配的类别, 从而使搜索更匹配的类别得以继续; 例如 Carpenter 和 Grossberg(1987、1991) 和 Grossberg (1976b、1980)。所有这些例子都说明了大脑如何适应可变的输入强度水平, 并重新设置其响应, 以尽可能无偏的方式响应不断变化的输入。

这个搜索过程是如何工作的? 如图 1C 所示, 当存在足够大的不匹配时, 定向系统 A 被激活。激活产生一个输出簇发放, 以相同的强度传递给所有靶向丘脑皮质细胞。因此, 这是一种非特异性的唤醒。由于定向系统不知道是什么类别读出了导致不匹配的期望, 所以它被平均地(或非特定地)传递给所有细胞。它们中的任何一个都有责任。它之所以被称为唤醒信号, 是因为它机械化了“新事件正在唤醒”的直觉。这个对所有目标细胞都相等的信号可以选择性地重置导致预测失配的细胞。它利用了习惯性门控的 MTM 性质(Grossberg, 1968, 1969)。Grossberg(1972, 1980)从数学上证明了非特异性觉醒的簇发放可以选择性地关闭当前活跃的细胞, 并增强之前被激活但部分被抑制的细胞的活动。也就是说, 如果非特异性唤醒促进了习惯性门控通路的激活, 它可以驱动选择性记忆寻找更好的匹配类别。在总结了从定向系统触发非特异性觉醒爆发需要多大的不匹配之后, 第 8 节将描述预测这种情况发生的层状皮层回路。这些层状皮层回路也明确了自上而下的注意力调节细胞激活的路径。

## 5. 学习示例和原型: 警惕性控制

在认知类别中压缩的特征信息有多普遍? 一些科学家支持这样一种观点, 即示例或个人经验是学习的, 这与某些记忆是具体的和具体的事实相对应。例如, 人类和其他各种灵长类动物可以识别熟悉面孔的特定视图。然而如果所有的记忆都是按照个人经验的示例存储的, 那么记忆的组合爆炸就会随之而来, 导致无法处理记忆检索问题。另一种建议是, 人类学习代表对象和事件的一般和抽象属性的原型(波斯纳和基尔, 1968 年)。例如, 大多数人都能认出其他人有脸。大脑如何学习具体的示例和一般抽象的原型? ART 为这个问题提供了一个答案, 它克

服了早期模型所面临的问题。它是利用互补的注意和定向系统之间的相互作用来实现的。

ART 的确学习了一种圆形，但是 ART 原型不仅仅是按类别分类的示例的平均值，正如许多原型模型所假设的那样。与此相反，ART 原型是关键特征模式，学习到的自上而下的类别集中注意力的期望。这些关键特征模式是过去激活了相应类别的特征的子集。由关键特征模式编码的信息的具体性或普遍性是由一种称为警戒控制的增益控制过程决定的(Carpenter and Grossberg, 1987, 1993)。警惕性可以被不同种类的信息改变，包括由预测错误、内部意志或有价值的强化物触发的环境反馈。低警惕性允许具有抽象原型的一般类别的学习。当输入范例和它最初激活的类别之间存在微小的不匹配时，高警惕性迫使对新类别进行记忆搜索。在高度警惕的限制下，类别原型可以编码单个示例。这样，ART 就调节了一个类别的普遍性，以符合它所学习的每个环境的预测需求。

警戒是在定向系统中计算出来的。为了完成它的工作，自下而上的输入模式 I 到  $F_1$  也会激活定向系统 (图 1A)。这里，由于 I 引起的总兴奋通过  $F_1$  中所有活动的特征的抑制而减少。特别的，输入到定向系统的总兴奋输入为  $\rho |I|$ ，其中  $|I|$  为特征输入的总共大小， $\rho$  为警戒参数。当没有自上而下的期望处于活动状态时， $F_1$  中穿过活动特征的总活动为 X。然后从  $\rho |I|$  减去  $|X|$  的总抑制。当没有自上而下的期望是活动的，不等式  $\rho |I| - |X| \leq 0$ ，这是因为当活动输入的总数量等于这种情况下活动细胞的总数量且  $\rho \leq 1$  时， $|I| = |X|$ 。当一个自上而下的期望是活动的 (图 1B)，X 转变为  $X^*$ ，以便在定向系统中减去  $|X^*|$ 。当不等式  $\rho |I| - |X| \leq 0$  成立，这意味着自下而上的输入模式 I 和自上而下的学习期望之间的匹配足以保持定向系统被抑制。

当输入模式 I 不匹配时，不等式  $\rho |I| - |X| > 0$  成立，因此新颖，需要新的学习不同的类别，以充分代表它。然后定向系统被激活并触发了一个非特异性重置波或唤醒簇发放 (图 1C)。这唤醒簇发放引发了一个记忆搜索，寻找一个不同类别来对样本进行分类。

在搜索新类别之前，警戒参数控制一个糟糕的匹配如何被容忍。如果警惕性低，就更容易防止唤醒簇发放的发生。在这种情况下，许多范例可以与同一类别产生共振，从而学习在所有这些示例中所代表的一般抽象原型。相反，如果警惕性很高，在那么新示例和根据第一个示例学习的原型之间相对较小的差异可以激活定向系统。特别是，一个新的示例 (如 O) 和一个以前学习过的原型 (例如 C) 之间的一个小差异可以驱动搜索一个新的类别，用它来表示 O。

当给定的环境同时包含特定和一般信息时，一个固定的警戒值可能不足以消除所有预测错误。为了克服这个问题，警戒可能随着时间的变化而变化，已实现匹配追踪。然后警戒参数  $\rho$  增加，以响应预测的误差，直到它刚好足够大到使得  $\rho |I| - |X| > 0$ ，从而驱动对另一个类别的记忆搜索 (图 1C、D)。例如，如果字母 O 激活先前学习的字母 C 的类别，则网络可能错误地预测 C。此预测错误可提高警惕性，刚好足以驱动搜索表示 O 的新类别。

因此匹配跟踪通过使  $\rho$  刚好超过  $F_1$  中活动特征的数量  $|X^*|$  与输入模式 I 总特征  $|I|$  之比。换句话说，警惕性随后“跟踪”输入示例和匹配原型之间的匹配程度。通过超过警戒的最低水平，可以触发对新类别的激励搜索，匹配跟踪就像一个

Minimax 学习规则：它同时最大化了类别的通用性，因为它最小化了预测误差。这样做，匹配跟踪使用的记忆资源最少，这是克服预测错误所需的。例如，这个属性说明了孩子们是如何过度概括的。

## 6. 乙酰胆碱通过基底核的警戒控制在视觉类别学习中的应用

最近很多的 ART 版本显示了预测的 ART 机制是如何通过大脑皮层的层状微回路中已识别的细胞来体现的。视觉的层状皮层模型（图 2）称作 LAMINART 模型，例如 GrassBigg, 1999; GrassBrg 和 RaZaDA, 2000; RaZaDA 和 GrssBurg, 2003; GrassBurg 和 SmithaaSun, 2004; CaO 和 GrssBigg, 2005, 2012; GrssBrg 和 Y-AdDaBakHHSH, 2005); 用于认知信息处理的称为 LIST PARSE 模型 (Grossberg 和 Pearson, 2008); 用于意识语音处理称作 cARTWORA 模型; 所有的这些都是用同一个标准层状回路的变体发展起来的。LAMINART 模型的一个变体，称作同步匹配 ART 或者 SMART (Grossberg 和 Versace, 2008), 提出了一种由非特异性丘脑和 Meynert 基底核调节的丘脑-皮质不匹配，如何通过非特异性的唤醒簇发放，将乙酰胆碱释放大面积的新皮质，提高警惕性。在详细说明这种情况是如何发生的之前，需要指定一些实现自上而下注意匹配的基本回路。

## 7. 注意力是通过自顶向下的、调节的 on-center, off-surround 网络实现的

什么样的自上而下的注意匹配回路支持一个自我稳定的记忆，从而解决稳定可塑性困境？Grossberg (1980) 提出自上而下的 on-center 网络实现了所需的匹配特性。Carpenter 和 Grossberg (1987) 进一步从数学上证明，能够解决稳定性-可塑性困境的最简单的匹配回路是自顶向下的、调节的 on-center, off-surround 网络。调节的 on-center 可以敏感化或启动类别原型细胞，但是在大多数条件下不可以完全激发它们，而 off-surround 可以一直不在 on-center 上的细胞。这种回路实现了第 4.1 节和图 1 所述的激励匹配。据说这种类型的回路遵循 ART 匹配规则。

ART 匹配规则的所有预测特性都得到了行为学、解剖学和神经生理学的支持；参见 Raizada 和 Grossberg (2003) 的综述。注意力的竞争动力学通常被称为“有偏的竞争” (Desimone, 1998)。对于注意力回路应该采用的精确数学形式，人们也有了越来越多的共识。例如，用于解释感知分类数据的这种注意匹配的形式 (例如，Gove 等人, 1995; Bhatt 等人, 2007) 也被用于“注意的正常化模型” (Reynolds 和 Heeger, 2009)。Reynolds 和 Heeger (2009) 将 ART 匹配表示为一个代数平衡方程。Bhatt 等人 (2007) 用实时神经动力学来表示，并由此导出平衡方程。

LAMINART 模型预测了 ART 匹配规则可能如何在层状视觉皮层回路通过确定的神经元实现 (Grossberg, 1999; Raizada 和 Grossberg, 2003)。如图 2B, E 所示，来自较高区域第 6 层的皮质-皮质反馈轴突终止于较低皮层区域的第 1 层，在那里它们刺激第 5 层锥体细胞的顶端树突，其轴突将络脉送入第 6 层。然后通过调节的 on-center, off-surround 网络反馈从第六层“折回”第四层。这个“折反馈”回路实现了 ART 匹配规则的自上而下的、调节的 on-center 和 off-surround 回路。大量的解剖学和神经生理学数据支持这个回路的预测特性；参见 Grossberg 和 Raizada (2000), Grossberg 和 Versace (2008), 和 Raizada 和 Grossberg (2001) 对这些数据的描述和模拟。特别的习惯性的转换门控 (4.6 节) 被预测在皮层的

其他部分第四层 on-center 和 off-surround 网络的突触，它们的复位属性有助于解释和模拟几种不同类型的发展、感知和学习数据 (Francis 和 Grossberg, 1996; Grossberg 和 Seitz, 2003 年; Grossberg 和 Versace, 2008)。

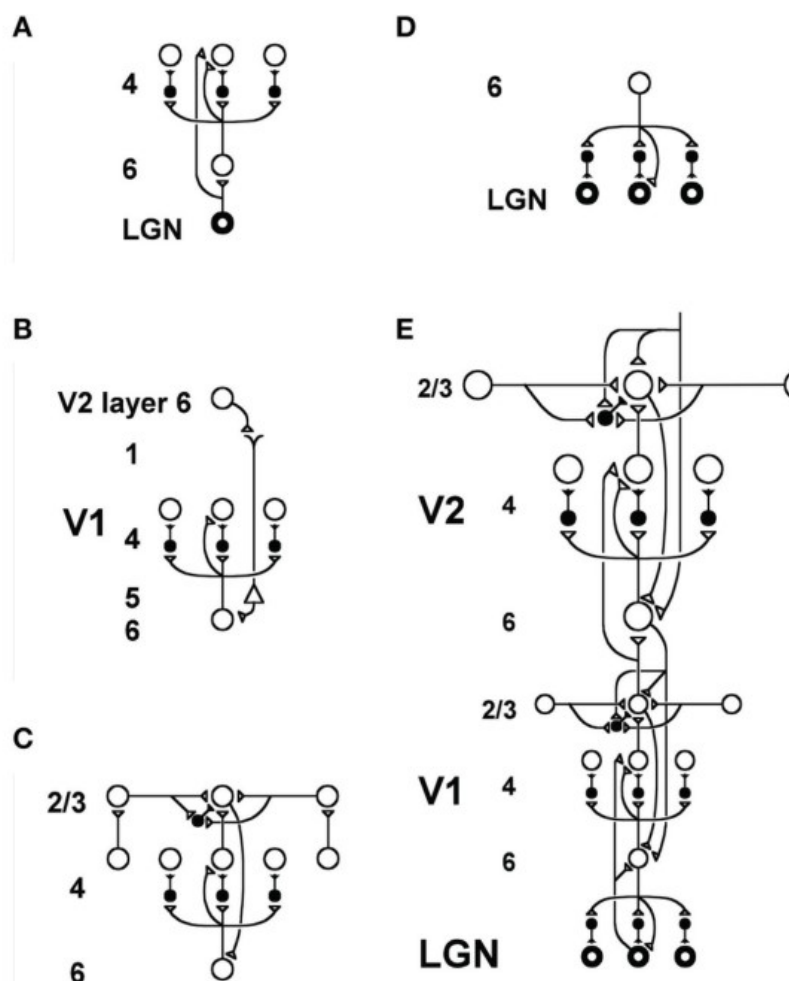


图 2. 皮质 V1 和 V2 知觉分组和注意的 LAMINART 模型回路。抑制性中间神经元呈黑色。  
 (A) 从外侧膝状核 (LGN) 到 V1 第 4 层的两条自下而上的输入通路。强驱动连接直接从 LGN 到第 4 层。LGN 轴突将侧支传导到第 6 层，因此也通过一个 6 → 4 层的调节的 on-center, off-surround 网络激活第四层。自底向上的 LGN 路径的联合作用是通过一个 on-center, off-surround 网络来驱动第 4 层，这个网络也区分对比-归一化输入模式 (Grossberg, 1973; Heeger, 1992)。(B) 高皮质区的注意如何到达低皮质区的第 4 层：皮质-皮质反馈轴突往往起源于高皮质区的第 6 层，终止于低皮质区的第 1 层，在那里它们可以激发第 5 层锥体细胞的顶端树突，这些细胞的轴突将侧枝送入第 6 层。图中的三角形表示一个五层的锥体细胞。反馈可以通过其他几个路径进入 V1 的 6 层。到达第六层后，反馈然后通过 6 → 4 的 on-center, off-surround 通路“折回”前馈流。这个回路实现了 ART 匹配规则的自上而下、调节的 on-center, off-surround 回路。(C) 感知边界的选择和完成：以相似为导向的第 4 层具有相反极性的简单细胞相互竞争 (未显示)，然后产生半波整流输出，汇聚到其上方列的第 2/3 层复杂细胞上。2/3 层内的长期相互作用实现了一个边界选择和完成的规律，称为双极分组性质 (Grossberg, 1984a; Grossberg and Mingolla, 1985)。如图 B 所示，注意力来自更高的皮质信号一样，在第 2/3 层的双极细胞之间形成的边界分组也将激活发送到折叠反馈路径中，通过 6 → 4 on-center 去增强它们在 4 层中自己的位置，通过 6 → 4 off-surround 去抑制对

其它组的输入。在猕猴 V1 中, 存在直接从 2/3 → 6 层的连接, 以及通过 5 层的间接连接。(D) 从 V1 第 6 层到 LGN 的自上而下皮质激素反馈也有一个与 6 → 4 通路相似的 on-center, off-surround 解剖, 实现了从 V1 到 LGN 的 ART 匹配规则。On-center 反馈选择性地增强了 LGN 细胞, 这些细胞与它们所引起的活动相一致, 而 off-surround 反馈有助于对长度敏感(端部停止)的响应, 这有助于对垂直于线端进行分组。(E) 整个的 V1/V2 回路: V2 重复 V1 回路的分层模式, 但是在更大的空间尺度上。特别是水平层 2/3 的连接在 V2 中有更大的范围, 允许阈值以上的感知分组在间隔更大的诱导刺激之间形成。V1 的 2/3 层投射到 V2 中 4 和 6 层, 就像 LGN 投射到 V1 的第 6 层和第 4 层。更高的皮层区域将反馈发送到最终到达第 6 层的 V2, 就像 V2 反馈作用于 V1 的第 6 层一样。从较高的皮层区域直接进入 V1 的反馈路径(未显示)可以补充和增强从 V2 进入 V1 的反馈。自上而下的注意力还可以通过激活 2/3 层锥体细胞和该层抑制性间神经元来直接调节 2/3 层锥体细胞。抑制倾向于平衡兴奋, 导致一个调制效应。这些自上而下的注意力通路趋向于第 1 层的突触。为了简单起见, 它们在第 1 层顶端树突上的突触没有显示出来。经莱扎达和格鲁丝伯格(2001)许可转载。

## 8. LAMINAR 皮层回路中不匹配、复位和搜索

SMART 模型(Grossberg 和 Versace, 2008)进一步发展了 LAMINART 解释, 层状皮层回路如何重置正在进行的活动以寻找更好的视觉类别, 以应对预测性失配, 并且还提出了乙酰胆碱如何调节警觉, 从而触发搜索的标准。SMART 模型

(图 3) 在图 2 中细化了 LAMINART 回路, 将 6 层划分为两个子层  $6^1$  和  $6^2$ 。它还模拟了皮层水平的层次结构(例如, V1 和 V2), 因为它们通过与一阶(例如, LGN)和二阶(例如, pulvinar; Sherman 和 Guillery, 2001; Shipp, 2003)特异性丘脑核和非特异性丘脑核(van der Werf 等人, 2002)的棘突神经元相互作用。

在 SMART 模型中, 来自  $6^1$  层的自底向上输入激活 4 层和  $6^1$  到 4 层之间的抑制性中间神经元的直接兴奋通路。通路的这些信号由激活依赖的习惯性传送控制: 这些通路中的神经递质以激活依赖的方式释放, 激活第四层靶细胞, 相对于其释放速率, 递质恢复较慢。因此, 突触后的净 EPSP 在最初的活动簇发放后随时间减少到一个习惯的放电水平(Beierlein 等人, 2002)。尽管较大的输入会导致更大的习惯化, 突触传递仍然是无偏的, 更强的输入会产生更大的稳态 EPSPs, Grossberg(1972, 1980)已经从数学上证明了这一点。

与早期的 ART 模型一样, SMART 中自上而下的肾上腺皮质激素反馈遵循 ART 匹配规则。也就是说, 它是由一个自顶向下的、on-center, off-surround 回路实现的, 这个回路的 on-center 决定了注意焦点, 而焦点行为上选择、增强和同步自底向上的感觉输入(匹配,)且 off-surround 抑制了不相关的输入(不匹配)。

尽管有适当的特殊化, 丘脑皮层动力学重复了在 SMART 中过程多个水平的关键特性。特别的, 在 LGN 和 V1 之间发生的过程动力学与丘脑核和 V2 之间的动力学是相似, 并且还有所超越(Salin 和 Bullier, 1995; Callaway, 1998)。因此, 从 V2 到 pulvinar 的自顶向下的反馈可以匹配从 V1 到 pulvinar 的自底向上的输入模式, 其方式类似于从 V1 到 LGN 的自顶向下的反馈如何匹配视网膜到 LGN 的输入。



SMART 改进了长期存在的 ART 建议(Grossberg, 1980), 即丘脑网状核(TRN) 实现了丘脑匹配中使用的 off-surround。TRN 在丘脑的外侧和背侧部分形成一个外壳, 位于连接丘脑和皮质的轴突通路内(Guillery 和 Harting, 2003)。TRN 传入主要来源于丘脑至皮质自下而上的轴突分支, 或皮质第 6 层自上而下的轴突分支至特定的丘脑核。TRN 细胞是 GABAergic 的, 通过化学抑制投射和电突触相互连接(Landisman 等人, 2002)。对丘脑的抑制性自上而下的 TRN 反馈在共享的靶细胞上平衡自上而下的皮质第 6 层兴奋信号。因此, 当没有其他主动输入时, 兴奋性信号对这些细胞只有调节作用(Guillery 和 Harting, 2003)。在视觉学习和识别过程中, TRN 在抑制不匹配的感觉特征方面起着重要的作用。

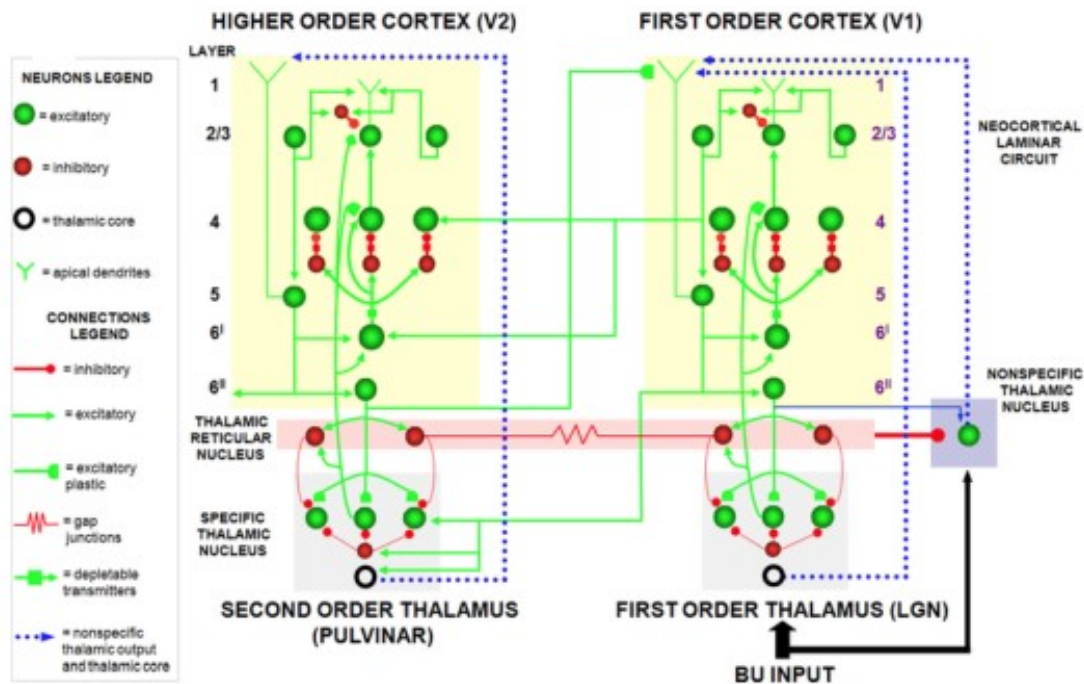


图 3. SMART 模型。明确的丘脑（例如 LGN 和丘脑后结节）接受自底向上（UB）输入，从大脑皮层接收自上而下的反馈，自下而上和自上而下的信息是匹配的。例如，LGN 接收 V1 的反馈，pulvinar 接收 V2 的反馈。来自大脑皮层的自上而下的反馈也刺激了丘脑网状核，它对特定的丘脑核提供整体抑制，抑制感觉输入中的不匹配特征。非特异性丘脑核接收自下而上的感觉信息的拷贝，并受到丘脑网状核的抑制。当不匹配发生时，来自丘脑网状核的抑制减弱，导致一个广泛分布于大脑皮层第一层的唤醒簇发放（来自非特异性丘脑核的虚线箭头）。这个唤醒簇发放导致在大脑皮层中复位和寻找可代替的认知编码。反复不匹配使非特异性丘脑核投射到 Meynert 的基底核（见图 4），进而释放大脑皮层的 ACh。经 Grossberg 和 Versace (2008) 的许可进行了修改。

SMART 提出了如何通过特定丘脑核、非特定丘脑核和大脑皮层之间的相互作用来控制记忆搜索，特别是如何触发不匹配调节的非特异性唤醒。非特异性丘脑——尤其是中轴和中央外侧丘脑核——对皮层预期与感觉刺激之间的不匹配程度很敏感(Kraus 1994)。在特定的丘脑核上发生足够大的错配可以在非特定的丘脑核上产生新颖-敏感的活动簇发放(van der Werf 2002)，该活动爆发非特异性地传播到大脑皮层的表层，尤其是第一层。这种非特异性信号通过习惯门控信号从第 1 层树突传播到第 5 层细胞，然后传播到第 6 层，最后传播到第 4 层。不同途径的习惯化对活动的依赖使得非特异性唤醒簇发放导致激活的第 4 层细胞

选择性重置(4.6 节)。

Grossberg 和 Versace(2008)做了模型模拟,表明人类不匹配的 negativity (MMN) 时间相关的可能具有与这些不匹配调节的事件相一致的特征。实际上 MMN 性质和早期 ART 预测的不匹配、唤醒和重置事件相关,这些事件发生在 ART 搜索期间(图 1)对应不同人类皮层记录的事件相关可能(ERPs)并且,如果它们真的发生了,当 ERPs 在 ART 寻找循环中,这些 ERPs 应该共同发生。特别的,Processing Negativity, N200 (MMN 的一部分)和 P300 ERPs 被预测在不同水平的丘脑皮层运算中对应匹配、唤醒和 STM 重置事件(Grossberg, 1978, 1980, 1984c)。这一预测得到了 ERP 实验的检验和支持(Feat 和 Grossberg, 1987)。在这些实验中,一个古怪的示例在选择反应时间任务中使用了高低音调。正如预测的那样, P120、N200 和 P300 ERPs 的组成部分同时发生,表现为不匹配、唤醒和 STM 重置事件。

## 9.乙酰胆碱通过基底核调节警觉、学习和概括

SMART 还进一步详细说明了如何在层状皮层回路中实现警戒控制,从而学习具体或抽象的认知类别。如上所述,唤醒的簇发放有时可以激活第 5 层,导致第 4 层重置和搜索一个新的识别类别。如果第 5 层对这种唤醒簇发放的敏感性可以通过预测成功来调节,那么匹配跟踪这样的过程就可以实现。

SMART 提供了关于这种情况如何发生的可测试预测(图 4)。这些预测已经有了相当多的实验支持,尽管这些支持通常不被描述为警惕性控制和类别原型的普遍性:非特异性丘脑核可激活 Meynert 的基底核(van der Werf 等人, 2002),是脑皮质胆碱能输入的重要主要来源。体外数据(Saar 等人, 2001)和分离模型第 5 层锥体细胞的计算机模拟都显示了乙酰胆碱如何调节超极化(AHP)电流,并用它们调节第 5 层皮层细胞的兴奋性。事实上,稳定的去极化电流使大鼠锥体细胞放电去迅速适应。与此相反,注射乙酰胆碱激动剂卡巴胆碱可减少适应(Saar 等人, 2001)。因此,乙酰胆碱可以通过降低 AHP 和防止峰发放适应来调节第 5 层锥体神经元的兴奋性。在此过程中,乙酰胆碱可以在兴奋性增加之前调节皮层区域所能接纳的丘脑不匹配数量。高浓度的乙酰胆碱酯酶可通过其减少峰发放适应的作用,从而促进重置,从而提高警惕性。在共振和学习发生之前,通过在自下而上和自上而下的表现形式之间施加一个更严格的匹配标准,使得更具体的类别比没有共振和学习的情况下得到更高水平的 ACh。为了达到这一目的, ACh 浓度瞬变必须在行为发作的时间尺度上起作用,正如已经报道的那样(Parikh 等人, 2007;Sarter 等人, 2009)。它们还必须以与注意力需求相关的任务依赖方式变化。这些性质由微分析和更新的技术证明了(Parikh, 2007 和 Marrosu, 1995)。乙酰胆碱在警觉控制中的作用也与胆碱能阻滞剂斯科普拉明降低大鼠新奇辨别力(Ballaz, 2009)以及 Meynert 基底核损伤对学习率的影响很小这一事实相一致,除非要学习的类别之间出现高度的特征重叠(Botly 和 De Rosa,2007 年, 2009 年),因此需要提高警惕。

最近的建模工作证明了乙酰胆碱如何通过调节 AHP 电流来控制神经输入/输出传递函数的形状, AHP 电流被定义为动作电位之后出现的依赖于峰发放的超极化电流(Palma 等人, 2012a,b)。在各种哺乳动物物种和大脑区域中,已经确定了三种主要的 AHP 电流类别:快速(fAHP)、中等(mAHP)和慢速(sAHP),



Storm, 1987; Schwindt 等人, 1988; Lorenzon 和 Foehring, 1992; Lee 等人, 2005)。在多房室峰发放皮层细胞的模拟中,乙酰胆碱能通过降低 sAHP 和 mAHP 来改变神经元的传递功能,同时增加 fAHP (Palma 等人, 2012a,b), 这得到了生理记录的直接支持(Storm, 1987;Lorenzon 和 Foehring, 1992;Vogalis 等人, 2003)或间接(Prakriya 等人, 1996; Bordey 等人, 2000;Matthews 等人, 2009)。乙酰胆碱刺激的净效应是神经元的传递功能向左移动。这降低了竞争的范围,并在一段时间内扩大了目标神经种群中竞争候选个体的数量,正如早先在基于率的模型中所证明的那样(Grossberg, 1973;Ellias 和 Grossberg, 1975)。它也加速了竞争的速度。正如在大鼠初级听觉皮层所观察到的,这些效应可以促进模式分化(Pandya 等人, 2005)。峰发放网络模型 (Palma 等人, 2012b) 证实,增加 ACh 释放的净结果是目标网络中的“选择”,或代码锐化。这种机制提供了必要的调节控制,以确保在认知或运动区域学习的神经代码的锐利性支持有机体的行为成功。

## 10.学习多模态运动映射

### 10.1 通过学习合并视觉、听觉和计划的运动指令

大脑如何在感觉运动回路中实施注意分类学习和警觉控制? SACCART 模型(图 5、6;Grossberg 等人, 1997)提出了多个眼动信号来源如何相互作用来选择一个眼动将指向的单一位置。至少有四种类型的扫视运动信号:视觉反应、视觉注意、听觉和计划(图 7; Gancarz 和 Grossberg, 1999)。视觉反应性扫视是由快速视觉变化区域产生的反射性运动。视觉上的注意力扫视是由来自顶叶皮层的注意力调节区域的信号激活的,就像 Fazl 等人(2009)在学习不变的对象类别时所做的那样。听觉扫视将眼睛指向声音刺激,并可能由下丘和顶叶皮层以及其他大脑区域进行处理。有计划的扫视包括在额叶前部皮层的短期工作记忆中储存扫视指令,即使是在扫视信号本身的未来表现终止之后也是如此。读出这些存储的命令,可以在以后的时间激活预定目标的扫视;它们“将眼睛对准预先从视觉环境中选择的对象”(Becker, 1989)。

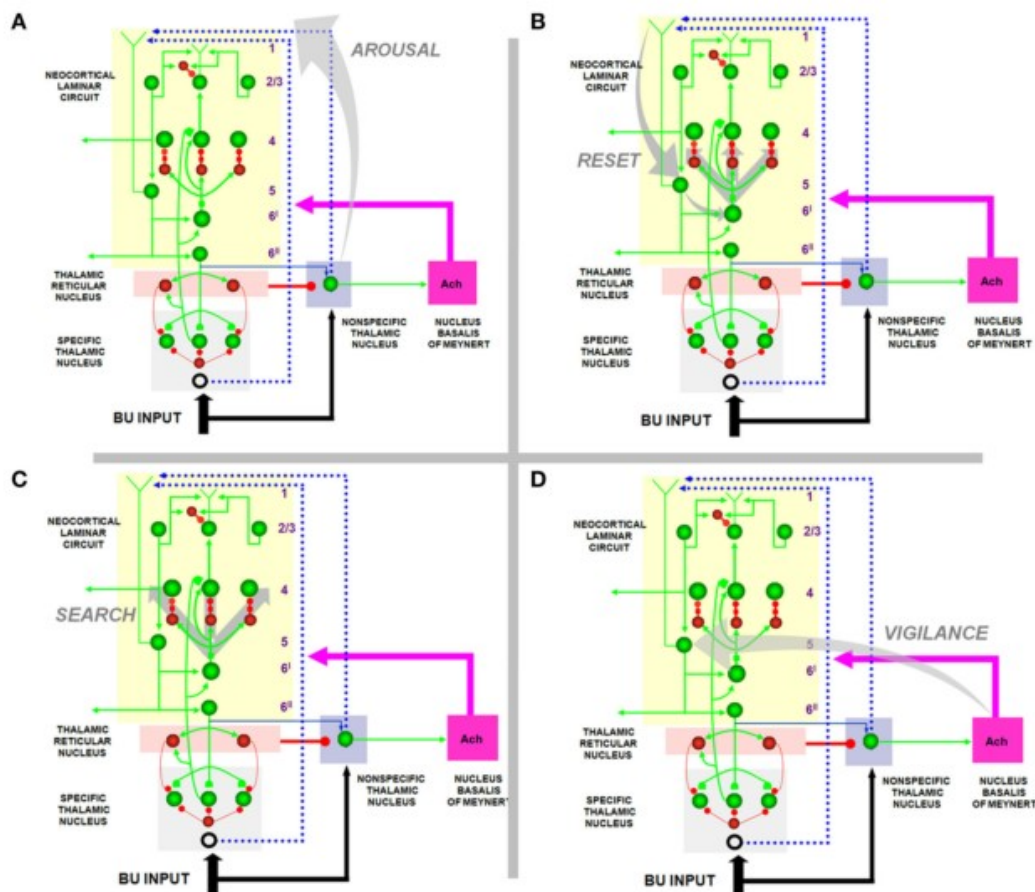


图 4. SMART 模型如何改进 ART 和 LAMINART 搜索机制。(A) 唤醒:当不匹配时,非特异性丘脑核激活第 5 层细胞第 1 层对顶突的非特异性投射;(B) 重置:在  $6^1 \rightarrow 4$  层通路中习惯性突触随着之前活动细胞的重置对在  $5 \rightarrow 6^1 \rightarrow 4$  层通路中唤醒增加 (C) 寻找:复位使新的细胞得到激活,可能在几个复位周期后,可以更好地表示当前输入;(D) 警惕性控制:乙酰胆碱释放发生在皮层,由于不匹配激活的信号来自 Meynert 的基底核。高水平的乙酰胆碱能通过减少后超极化电流和峰发放适应来增加第 5 层锥体神经元的兴奋性,从而提高警惕性,并通过要求自下而上和自上而下的表达之间更程度的匹配来保持觉醒信号的小,从而促进重置。由 Grossberg 和 Versace (2008) 授权转载。

视觉上的专注,听觉和计划中的表现都是在以头部为中心的坐标中计算出来的。顶叶脑心图(Stricanne 等人, 1996)允许视觉注意力线索与听觉线索合作或竞争注意力。以头为中心的表达不会在没有头或身体运动时发生眼动。因此,以头部为中心的目标表征也有助于在前额叶皮层和额前眼场的短期工作记忆中存储多个顺序目标位置,这些位置的工作记忆能力可用于扫视计划(Zingale 和 Kowler, 1987;Goldman-Rakic、1990、1995; Wilson 等人, 1993;Fuster,1996)。

Gancarz 和 Grossberg(1999)研究了如何通过学习形成和校准以头部为中心的视觉注意和计划的眼睛位置。他们的模型,以及后来 Chang(2014)、Fazl(2009)和 Silver(2011)等文章的改进,也阐明了在以头部为中心的表现中,竞争如何选择每种类型的单一目标位置发送到上丘。视觉反应性、视觉专注性、听觉和计划性眼跳的信号在上丘或 SC(图 5-7)的深层会聚,他们在共享的多模态目标位置映射竞争 (Schlag-Rey 1992, Stein 和 Meredith, 1993)。为了完成信号的多模态合

并，大脑解决了一个具有挑战性的问题，因为视觉线索是在视网膜坐标定位的，而视觉注意力、听觉和计划中的线索是在以头部为中心的坐标中记录的。如何转换这些不同的坐标系统，使一个特定的 SC 映射位置可以代表一个给定的目标位置，无论是由视觉，听觉，还是一个认知计划？必须学习将这些不同类型的输入源对齐的转换，因为一个人的视觉、听觉和计划系统的参数可能会随着一生的经验而改变。通过这个映射学习过程，SC 的单模态输入在 SC 的深层中被对齐，这样竞争选择、注意力集中、决策和行动就可以发生(Kowler 等人， 1995;Deubel 和 Schneider, 1996;Grossberg 等人， 1997)。

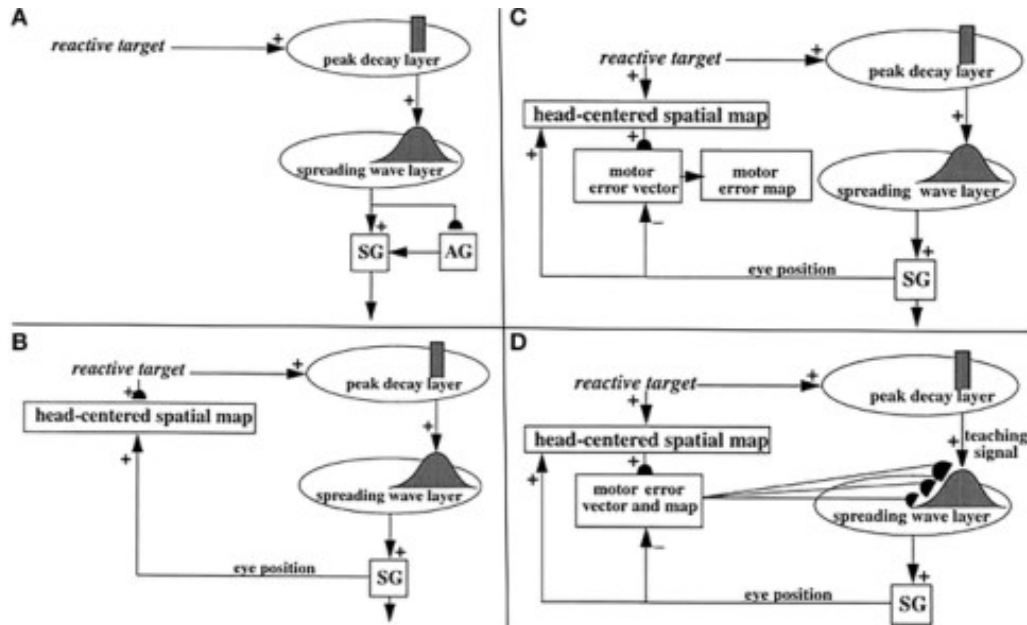


图 5. 最初，扫视是对视网膜上的目标进行反应。这些视网膜定位信号以地形图的方式映射成运动误差图(Grossberg and Kuperstein, 1986, 第 3 章)。运动误差信号激活在簇发放神经元的 peakdecay (PD) 层中映射位置，反过来，簇发放细胞地形上激活了组织细胞层的扩散波 (SW)。术语“扩散波”指的是眼球运动过程中在组织细胞处发生的扩散活动。小脑的自适应增益(AG)特性使其能够通过桥周网状结构中的扫视发生器(SG)产生准确的反应性扫视。(B) SG 的强直细胞的必然放电提供了当前眼睛位置的精确测量。眼睛位置信号与来自视网膜的目标位置信号结合，以视网膜坐标定位编码的，生成目标位置的头部中心表示。这种以头部为中心的空间映射可以作为听觉、意图和基于记忆的移动命令的来源，因为这些信号也编码在以头部为中心的坐标中。(C) 以头为中心坐标中的目标位置自适应地映射到视神经坐标中的注视运动误差，以便以维数一致的方式映射到 SC 运动误差映射上。这种转换在模型中分三步进行。首先，学习以头部为中心的目标位置和运动误差矢量(即所需眼球运动的方向和幅度)之间的转换。这种转换是通过计算反应性运动结束后头部中心目标位置和最终眼睛位置之间的差异来学习的。计算出的差分是一个运动误差矢量。由于反应性动作是通过小脑学习来精确呈现的，所以在这种动作之后，最终的眼睛位置与目标位置相同。换句话说，存储的头部中心目标位置和最终眼睛位置之间的运动误差矢量应等于零。因此，通过将误差向量降为零的过程来完成转换的学习(Grossberg 和 Kuperstein, 1986, 第 4 章)。这是通过使用误差向量作为教学信号来实现的，该信号改变了路径中从计算头部中心空间映射的细胞到计算运动误差的细胞的自适应权重。权重学习一直持续到误差等于零。学习完成后，在运动误差矢量细胞处，将头部中心目标位置转化为相应的运动坐标。第二部就是把这些运动向

量转换为在地形映射上的位置，这称作运动误差映射。这一步骤将运动向量编码的大活动水平转换为地形映射中的尾侧位置，将小活动水平转换为吻侧位置 (Grossberg and Kuperstein, 1986, 第 6.3 节)。(D) 第三步是从听觉、视觉注意力和计划运动误差的映射到视觉反应性运动误差的映射的学习转换。

SACCART 模型解释了这个映射学习过程可能工作(图 6),在此提供了一种自然的功能的解释为峰发放衰减和波活动模式表现出的簇发放和组织细胞,分别发现表面和深层的 SC (Moschovakis 等人, 1988; Moschovakis 等人, 1991; Waitzman 等人, 1991; Guitton, 1992; Moschovakis 和 Wurtz, 1995a,b)SACCART 也揭示了为什么是组织细胞而不是簇发放细胞在计划扫视之前展现了活动。

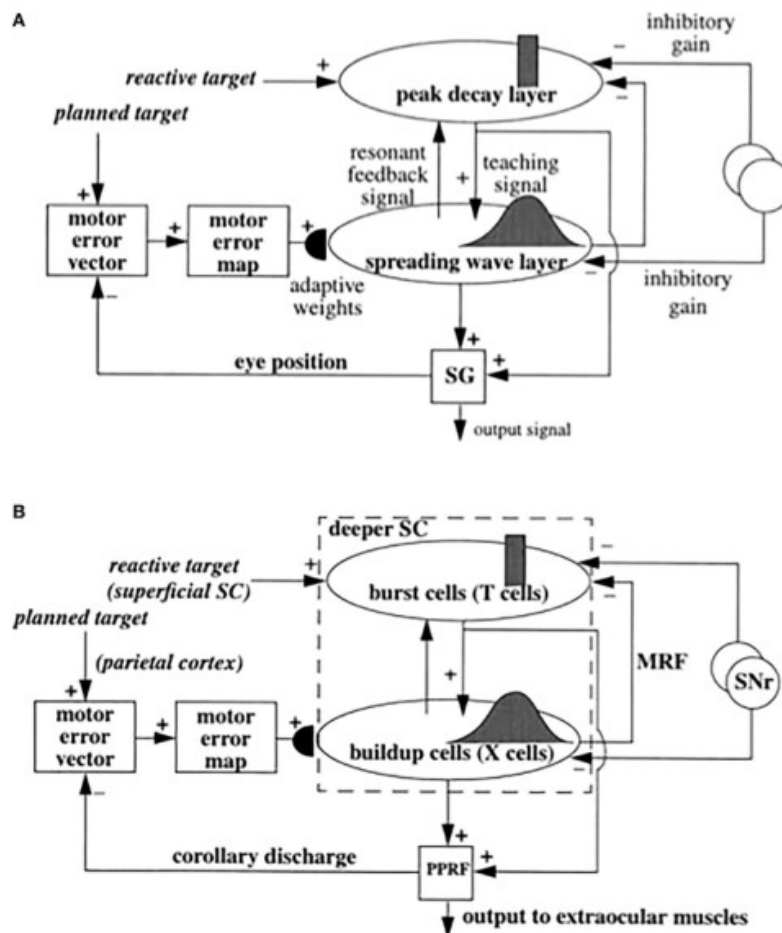


图 6. (A) SACCART 模型连接和进程的函数名。(B) 在(A)中 SACCART 模型过程的解剖学和神经生理学解释。SC、上丘;表层 SC, 表层 SC;更深的层次, 更深层次的层次;SNr, 黑质部网状;PPRF, 桥旁网状结构;中脑网状结构。经 Grossberg 等人同意(1997)。

## 10.2 用视觉误差信号校准视觉反应

如何从多种类型的信号中学习眼动的准确性? 在开发的早期, 视觉线索通过视觉反应性的扫视系统触发扫视。这些反应性眼球运动是通过地形学将视网膜定位视觉信号转换成运动误差映射来实现的(Grossberg 和 Kuperstein, 1986, 第 3 章)。换句话说, 视网膜对反应性运动目标信号进行处理, 然后将其地形图映射为上丘运动误差映射上的局部激活(图 5A)。这种坐标变化将视网膜上激活的位置转换

成运动指令,使每只眼睛的对应的手肌肉以将眼睛移动到该位置的大致方向和距离收缩。

运动误差信号通过激活 SC 表层的峰值衰减(PD)层(图 5A)的簇发放细胞(图 6)中的映射位置来实现这一点。簇发放细胞然后在地形上激发深 SC 层中组织细胞的形成的扩展波(SW)层(图 5,6)。术语“扩散波”是用来描述活动在 SC 映射上的扩散,这种扩散在扫视期间连续的发生在组织细胞。在 PD 和 SW 细胞中的这些反应性目标坐标与胶状细胞编码的运动误差坐标一致。它们的输入移动了眼睛。

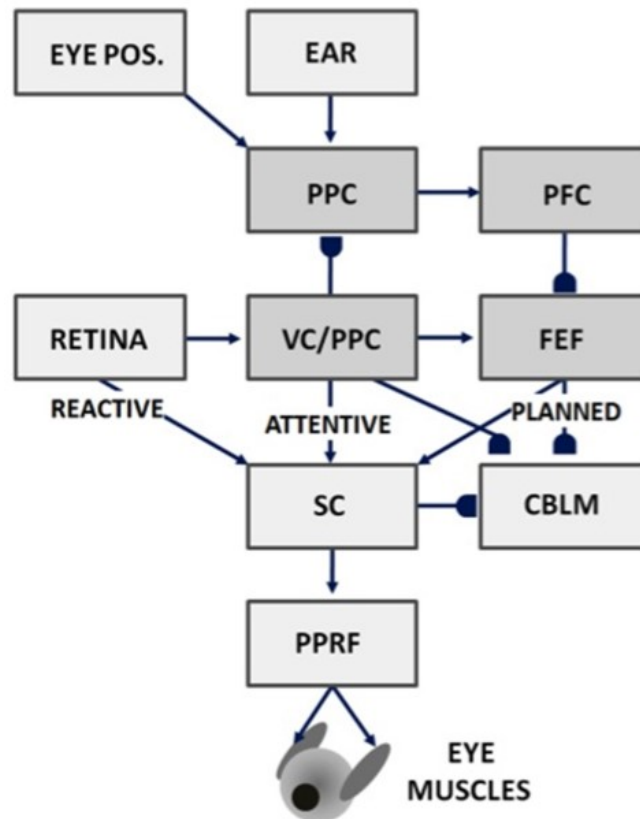


图 7. 扫视可以对视觉提示作出反应,注意视觉或听觉提示,或根据记忆提示,利用注意的视觉、顶叶和前额叶皮层信号,以及对上丘、小脑和网状结构输出的反应来计划。Gancarz 和 Grossberg (1999) 建立了这三种处理流(反应性、专注性和计划性)如何学习控制准确的眼球扫视运动的模型,尽管有不同的映射和参数。VC, 视皮层; PPC, 后顶叶皮层; PFC, 前额叶皮层; FEF, 额叶眼场; SC, 上丘; PPRF, 旁桥旁网状结构; CBLM, 小脑。经 Gancarz 和 Grossberg (1999) 许可修改。

这些反应性动作一开始不一定准确。通过小脑侧通路计算的补偿信号,即图 5A 中的自适应增益(Adaptive Gain, AG)阶段,可以实现准确性。自适应增益增加了一个学习到的增益到反应的移动信号,这个信号在反应视觉信号中被学习。如果扫视不精准,它就不会使眼睛中央凹。它的非中心凹着地位置产生视觉激活的基于错误的教学信号,改变小脑增益,直到眼睛能够做出准确的视觉反应性扫视,此时错误信号等于零(Ito, 1984; Grossberg 和 Kuperstein, 1986, 第 3 章; Goldberg 等人, 1991; Fiala 等人, 1996)。

### 10.3. 听觉和计划性动作的准确性取决于视觉反应性学习

正如在 SACCART 模型建模的那样，通过 SC 的视觉注意，听觉和计划扫视的准确性都建立在准确的视觉反应运动命令的基础上，所有这些都激活相同的 SC 地图位置以将扫视命令到给定位置，从而从中受益从每个 SC 映射位置激活的学习小脑增益。为此，需要从以头为中心的坐标中学习变换，在该变换中，从顶叶皮层发出听觉和视觉注意的命令，从额叶眼中产生计划的命令，将其转换为运动误差坐标，将视觉信号转换为运动误差坐标 (Jay 和 Sparks, 1984, 1987a,b, 1990; Schlag-Rey 等人, 1992)。然后视网膜视位和头部中心坐标中的目标在尺寸上是一致的，并且可以争夺注意力 (Kowler 等人, 1995; Deubel 和 Schneider, 1996) 以选择运动误差坐标中的运动目标位置。大脑学习到的这种转换与数据一致，这个数据听觉的扫视延迟取决于视网膜定位的运动误差，就像视觉目标呈现的误差一样。Gilmore 和 Johnson (1997) 提出，人类婴儿在 6 个月大时就完成了这种转变。

如何学习这种多模态转换？当听觉、视觉注意或计划的运动向量表示与视觉目标相同的位置时，前一个向量学习如何映射到表示相同视觉反应运动命令的 SC 映射位置。这个映射学习过程发生在传播波层内 (图 5D)。在 SC 映射位置中，当来自听觉或计划目标的信号与视觉反应目标不一致时，这些不同表现之间的学习就会被 SC 中反复出现的 on-center 和 off-surround 相互作用所抑制。通过映射位置的竞争通过抑制获胜细胞之外的细胞有助于稳定映射学习过程。因此，学习映射不会受到来自多个可能的目标位置及其相应的教学信号的干扰。

SACCART 模型中的地图学习可以更详细地理解如下：每个激活的簇发放细胞向组织细胞层输出一个地形教学信号 (图 5、6)。这种教学信号是一个高斯分布的输入信号，其中心位于簇发放的最大激活位置。最大学习发生在高斯峰的位置，而较少的学习发生在高斯侧翼。每个误差向量与 SC 细胞的群体有关。最活跃的细胞发生在映射位置，它们编发了正确的扫视方向和幅度。在发展过程中没有实践过的新目标位置也可以通过使用学习的高斯分布来插值已经实践过的位置，从而产生精确的扫视 (Sparks 和 Nelson, 1987; Sparks 和 Mays, 1990)。在数据中观察到的另外两个结果是，当两个目标位置重叠 (Schiller 和 Sandell, 1983) 激活的高斯信号时，可以出现跳变平均，并且增强的活动分布在 SC 细胞的广阔区域。

为了使以头部为中心的听觉或计划的运动指令从这个教学信号中学习，它们首先需要通过学习转换成与 SC 深层的运动误差坐标兼容的坐标。下一节将介绍如何做到这一点。假设已经完成，当视觉线索开始时，由以头部为中心和视觉反应路径编码，映射学习就开始了 (图 5B)。两条路径中一致的同时活动允许以头部为中心的表示 (在转换成与运动误差兼容的坐标后，如图 5C 所示) 激活自适应连接，该连接在许多学习试验中采样高斯教学信号 (图 5D)，因为统计上不相关的位置会受到各层之间竞争的压制。由此，听觉或计划目标可自适应地从以头部为中心的表示转换为视觉反应性运动误差映射中相应的注视运动误差。该模型层中的运动误差映射具有与 SC 深层中的方向映射相似的属性 (Sparks 和 Mays, 1980)。

学习发生后，当这些不同的输入源在以后的场合不代表相同的目标位置时，它们在 SC 映射上竞争 (Kowler 等, 1995; Deubel 和 Schneider, 1996) 选择获胜细胞，这些细胞的活动产生一个注意力焦点，并产生一个输出，驱动并扫视眼睛移动到

获胜位置(图 8)。特别是, 图 8A 说明了由峰值衰减和扩展波层之间的相互连接所支持的共振(cf. Ghitani 等人, 2014)如何选择一个获胜的运动映射位置; 多模态映射自适应突触的驱动学习从听觉、计划和视觉注意的运动误差映射到 SC 运动误差映射; 并通过 ART 匹配规则 off-surround 抑制其他 SC 地映射位置。特别的, 图 8 论述了当被一个反应性和计划性的眼动命令编码的位置不同时, 是否再映射学习或一个扫视的进行过程中, build-to-burst 抑制反馈如何在 peakdecay 中 erode 不匹配。

#### 10.4 通过学习将头部中心表示转化为运动误差矢量

如何通过学习将编码在以头部为中心的坐标系中的听觉、视觉注意和计划信号转换成可以一致地映射到 SC 运动误差映射中同一物体的视觉激活位置的坐标系? SACCART 模型预测并模拟了如何实现这一点(图 5、6)。当前的文章精炼了解剖连接的详细描述, 即多个同时活动的头部中心表征在不降低地映射学习的情况下实现这种学习转换(图 9)。这种解剖学上的描述保留了先前分析的所有功能特性, 但也与哺乳动物的抛物线形细胞核和鸟类的地峡核(isthmus nuclei)的数据相一致, (Graybiel, 1978; Baleyrier 和 Magnin, 1979; Sherk, 1979; Watanabe 和 Kawana, 1979; Cadusseau 和 Roger, 1985; Mufson 等人, 1986, Major 等人, 2000; Wang, 2003; Wang 等人, 2004; Maczko 等人, 2006; Marín 等人, 2007; Asadollahi 等人, 2010)并且对这些结构的解剖学和神经生物学所起的功能作用提出了可测试的预测。主要的解剖细化(图 9)把多模式映射和 SC 运动误差映射之间的兴奋和抑制反馈信号划分为两个分离的误差映射区域(图 9 中分别标记为运动误差映射 1 和运动误差映射 2)。最后, 我们可以更细致地讨论 ACh 调制在支持跳跃选择和复位中的可能作用。

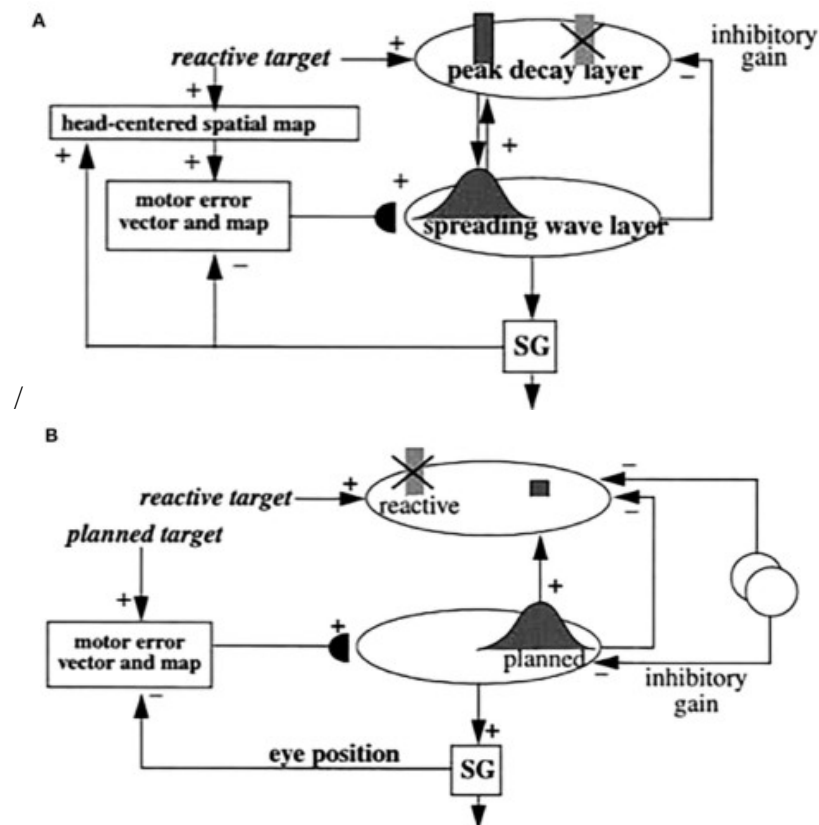




图 8. (A) 当峰值衰减和扩展波层代表相同的目标位置时, 它们可以通过正反馈回路产生共振。此外, 扩展波层抑制了代表峰值衰减层内其他目标位置的活动。由 on-center off-surround 网络分离的总循环体现了 ART 匹配规则, 能够在抑制较不活跃的目标位置的同时, 快速选择较优的目标位置。(B) 一个计划目标如何能够抑制一个反应移动命令, 这个反应移动命令表示利用 ART 匹配技术的 off-surround 的不同目标位置。

这种解剖学上的细化使用了由解剖学数据支持的 ART 匹配规则的变体(例如, Wang 等人, 2004)。在这种变体中, 中心反馈的调制性是通过完全没有正反馈来实现的, 从而以最简单的方式实现了中心反馈信号中兴奋与抑制之间的调制平衡。off-surround 向所有其他映射换句话说, 它定义了一个“反地形投影”(anti-topographic projection)(Gutierrez-Ibanez 等人, 2014)。进一步讨论见第 10.7 节。位置提供负反馈, 而不是选择目标位置的中心(图 10)。

这种 ART 匹配规则的最简单变体已经被用来成功的建模大脑其他部分了。例如, 3D FORMOTION 模型提供了大脑如何从许多局部不一致的方向和速度信号中计算出物体运动方向和速度的全局一致表示, 这些信号最初是由光圈问题引起的计算限制而计算出来的(Berzhanskaya 等人, 2007)。这种最简化的 ART 匹配规则能够使正确的物体运动方向和速度都可以被一个在模型皮层区域的 MT 和 MST 之间的共振的 ART 匹配技术反馈环选择。这里也有一种多模态映射学习。就运动感知而言, 这种多模态学习发生在皮层区域 V2 的 3D 视觉形式表示和 MT 上 3D 运动表示之间的 V2 到 MT 连接。当它们能够通过皮层处理流(包括皮层区域 MT 和 MST)中的运动机制随时间移动时, 这样一个相互作用的形式可以使在包括皮层的 V1 和 V2 区域处理的信息流 3D 形式的表征能够被追踪。

为了学习多模态 SC 映射, 首先是头部中心目标位置和对应的运动误差矢量之间的转换, 而运动误差矢量表示了目标中心化所需眼动的方向和幅度。这类向量是大脑皮层下载运动指令的重要计算策略; 例如 Georgopoulos (1994)。这种转换是通过计算在以头部为中心的空间映射上的目标位置与精确的视觉反应性眼球运动使目标中心后的最终眼睛位置的运动表示之间的差异来学习的(图 5C)。为了理解这是如何发生的, 假设参与的输入是听觉的。然后在运动误差矢量处理阶段(图 5(c)), 表示最终眼位置的抑制的“corollary discharge”或 efference copy 再减去从听觉的头部中心映射源的自适应兴奋信号。计算的不同是一个运动误差向量。它是一个运动误差向量, 因为它是在与在外缘网状结构(PPRF)的眼跳发生器(SG)内移动相应的眼肌的指令相同的运动坐标下计算的。这些运动坐标是通过在计算运动误差矢量的阶段减去眼动命令 efference copy 信号。因为眼动在头上, 所以移动命令是头部中心的。通过下一段描述的学习过程, 将在头部红心空间映射中的目标位置转换为表示当前眼睛位置的眼动坐标向量。通过这种学习转换, 头部中心的听觉、视觉注意或计划输入向量以及 efference copy 都是在头部中心的运动坐标下计算的。

由于视觉上的反应性运动是通过小脑学习来精确呈现的, 因此当运动发生到外部目标时, 头部中心和 efference copy 运动向量在空间中都表示相同的位置。如果这两组信号都是由于学习而正确校准的, 那么在 efference copy 运动向量应该减去从头部中心目标位置的学习的运动向量之后, 运动误差向量应该等于 0? 如果不等于 0, 则运动误差矢量将作为不匹配的教学信号, 它将改变在从大脑中心表征通路的自适应权重, 直至运动误差向量减到 0。在这样一个不匹配学习完成

后，听觉和运动向量被一致地校准为表示在运动坐标中的目标。这种矢量不匹配学习被称作矢量关联映射或者 VAM 学习。这样一个转换为运动坐标的方法可以被通过任何数量的头部中心映射，包括听觉、视觉注意和计划移动映射，的并联回路学习。

VAM 学习只发生在眼球运动后，眼睛维持一个稳定的姿势，尽管它可能表现出微微的颤动。运动门控使得只有在这个时候开始学习。

假设学习已经发生了，并建立了新的目标位置。在一个移动发生之前，运动误差向量细胞读取新目标位置，然后在运动坐标中的当前眼睛位置减去它。这些差分向量编码了到新目标所需要移动的方向和距离。换句话说差分向量就是眼睛需要移动到所需目标的运动误差表示。运动误差细胞据此完成了两件事：它们学习将运动目标位置的头部中心表示转换成坐标，，并在此过程中，它们计算一个差分向量，该向量表示眼睛移动到新目标中心所需的方向和距离。另一方面，运动误差矢量处理阶段完成了从目标以头部为中心的位置坐标到视景一致的运动误差坐标的学习坐标转换。此外，该差分向量表示与目标在 SC 运动误差映射上激活的位置相同的运动误差。

### 10.5.从运动误差向量到 SC 运动误差映射

为了通过学习将听觉或平面产生的运动误差矢量转换成 SC 运动误差图上相应的位置，该模型采用了两个学习阶段。第一步学习策略将运动误差向量转变为运动误差映射，第二步策略是将运动误差中的映射与 SC 运动误差映射中的位置联系对应起来。第一阶段用生物上合理的自组织映射（SOM）的实例化，将运动误差向量转换为一个运动误差映射。这个学习称作向量-映射学习。使用 SOMs 最陡下降学习规则门控的中间形态使用在当一个运动误差映射细胞最活跃的时候，因此在 SOM 内赢得竞争，这样一个取胜的细胞使得学习发生在他的相邻突触的运动误差向量细胞。每个突触内的自适应权重与来自相应运动误差向量细胞的信号通路内的信号成正比。通过这种方式，学习最大化了每个取胜的运动误差映射细胞的反应。

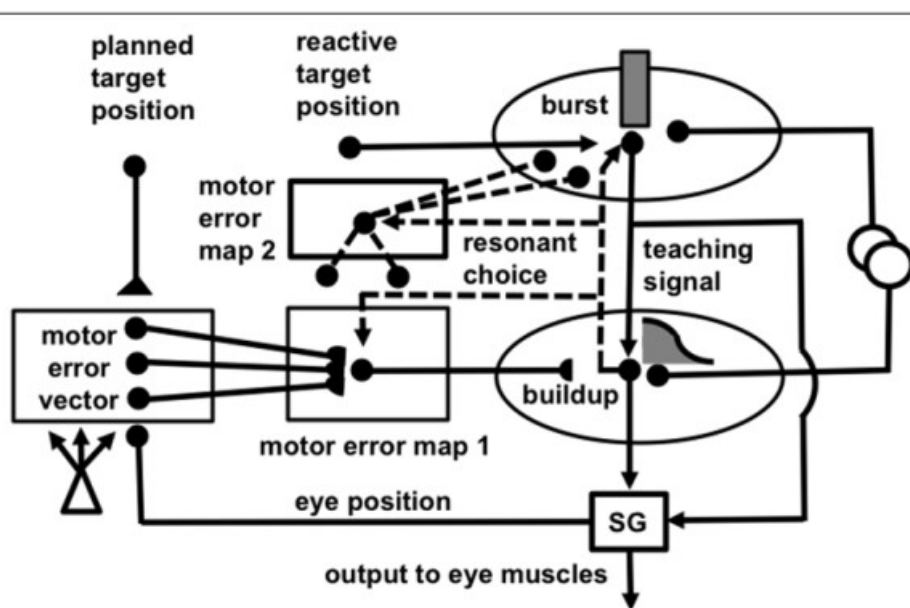


图9. 图5和图8的一个变体，其中ART匹配规则的循环 on-center 和 off-surround 是体现在不同的大脑区域，分别称为运动误差映射1和运动误差映射2。符号：半圆盘突触、学习向量-映射和映射-映射关联的适应性兴奋突触；反三角突触，抑制性突触，利用运动误差矢量作为教学信号来校准映射-矢量的运动增益；三角突触，兴奋性非适应性突触；圆形突触，抑制性非自适应突触；虚线，支持共振匹配和选择的循环通路；开环，打开运动门控的黑质网状部的输入；开三角形，姿势门控(例如从一个暂停细胞的信号)，当系统处于一个固定的姿势时，使运动误差矢量学习。

第二步学习策略把在 SOM 的位置与 SC 更深层的运动误差映射位置相对应(图5C)。

Grossberg 等人通过计算机模拟证明了这些连续的学习转换。(1997)。它们的计算特性与下面的解剖学改进相一致，从而使这些概念与已知的 SC 和 OT 解剖学相一致。

图9改进了 Grossberg 等人关于和两个学习策略如何通过扩大描述区分为兴奋和抑制的多模态的建议，以及专注的 ART 匹配和反应如何帮助做出指导映射学习过程和学习发生后动态地稳定它的位置选择的建议。这个模型的变体可以使第一个向量-映射学习策略能够与哺乳动物的抛物线形核和鸟类的地峡形核的数据进行比较。第二个映射-映射的学习阶段被解释为发生在这些多模态和到在哺乳动物的 SC 和鸟类的 TO 之间。

我们的分析考虑了眼睛可以在头部移动的情况，即使头部在身体中移动，也可以定位到运动目标，这是具有上丘的哺乳动物的特征。然而，有些鸟类，如谷仓猫头鹰，头部的眼睛移动角度不能超过几度(Knudsen, 1989)。一些模型通过假设在谷仓猫头鹰中根本没有眼睛运动，并且眼睛在头部的任何时候都是直向前的，从而简化了对映射学习的分析(例如 Rucci 等人, 1997)。这种假设使得视网膜定位和头部中心左边一致，因为眼睛是随着头部僵硬的移动，但是没有解决更具有挑战性的眼睛可以在头部自由转动的情况。我们的分析集中在这个更具挑战性的案例上。Grossberg 等人(1997)讨论了 Rucci 等人(1997)缺少的其他特性模型。

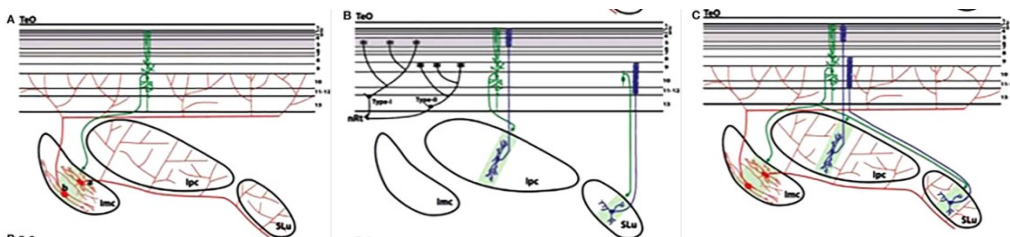


图10. Teo (OT)、Imc、Ipc 和 SLu 的神经回路概述。(A) Imc 从 10-11 层的辐射状侧顶盖神经元接收粗略的地形输入。Imc-Is 神经元(A)和 Imc-Te 神经元(B)分别在 Ipc/SLu 和 TeO 上广泛投射。(B) Ipc 和 SLu 与 TeO 在视网膜上相互连接。Ipc 和 SLu 神经元的绘图末端分别在视网膜受体和非视网膜受体顶盖层内终止，接近 I 型和 II 型灰质层中央(SGC)神经元(Luksch 等人, 1998; Major 等人, 2000 年; Marin 等人, 2003)。(C) TeO、Imc、Ipc、SLu 之间的相互回路总结。TeO 的阴影底部表示视网膜受体顶盖层。Imc、Ipc 和 SLu 中的绿色阴影表示顶盖终端投影。

### 10.6. 自适应共振、注意、选择、伽马振荡和规范化

在所有自组织映射中,出现了一下基本问题:如何保证稳定的学习和记忆?如第四节所提到的,ART 建议如何使用自上而下的关注反馈来实现这一点。在本例中一个获胜的向量-映射细胞能够激活一个自上而下的、调节的 on-center、off-surround 网络,这个网络可以集中注意力在 SC 的扩散波层内对应的映射位置。从扩散性波层到峰值衰减层的反馈也可以在地形上组织调制的中心、环绕外的反馈(图 9)。这些共同竞争反馈环在运动误差映射、扩散波和峰值衰减单元对应的位置出发同步共振状态。ART 预测的这种专注的共振状态可以支持同步振荡,也称为保序极限环(Grossberg, 1976b, 1999),可以通过视觉皮层(Grossberg 和 Versace, 2008)和视觉皮层的伽马振荡来实现(Knudsen, 2011;Sridharan 等人, 2011)。这这些伽马振荡支持对获胜类别表示的注意力集中,至少在 SACCART 模型中,通过相应的突触权重驱动自稳定的多模态映射学习。

在 ART 中,控制这些注意力集中的竞争性相互作用由服从膜方程或分流动力学的细胞之间循环的 on-center、off-surround 相互作用定义。这样的网络相互作用引起细胞活动的分裂正常化。在猫头鹰的 OT 和 Ipc 之间的反馈相互作用中,这样一个侧抑制的分裂影响已经报道过(Asadollahi 等人, 2011)。Grossberg(1997)也展示了这样一个循环的 on-center、off-surround 网络如何模拟 SC 的观察到的放大,这个 SC 是由位置收敛的视觉和听觉输入并且它们由位置计算的视觉听觉输入简化。下面将更完整的指出,模型运动误差映射 1 的解剖同源物是 lpc,模型运动误差映射 2 的解剖同源物是 lmc。

第二个抑制源来自基底神经节(Hikosaka 和 Wurtz, 1983a,b),特别是黑质网状部(SNr)。SNr 抑制会导致 SC 释放运动指令(图 6,9)。知道 SNr 抑制解除后,簇发放和增强细胞才可以放电。感知和认知的 ART 模型已经提出基底神经节门控的打开如何使自上而下调节的 on-center 信号变成驱动,从而使视觉图像、工作记忆存储和内部思维在不同大脑区域发生(Grossberg, 2000, 2013a;Grossberg and Pearson, 2008)。在移动控制的情况下,打开这些门控可以使选择的移动命令释放。Brown 等人(1999,2004)和 Silver 等人(2011)已经开发出了 TELOS 和 lisTELOS 模型来定量模拟神经生理行为数据,说明基底神经节移动门控的打开在任务适当的方式如何学习去平衡反应性和计划性眼动的释放。

### 10.7.多模式映射学习意味着扩散波和细胞峰值衰减性质

由于以下原因,在扫视期间,映射学习导致活动穿过组织细胞扩散。输入到扫视发生器(图 5A,9)的注视运动误差信号启动眼球运动。当眼球移动时,眼睛位置改变的必然放电导致运动误差矢量减小(图 5C)。在运动误差映射上,减小的误差向量激活了一系列位置。然后运动误差映射激活在 SC 扩散波或组织层细胞上对应的细胞位置。当眼睛移动到中心凹(foveate)的目标位置时,这些 SC 位置代表更靠近中心凹的运动(图 5D, 9)。在眼球运动的过程中,组织细胞的激活位置的序列由此在 SC 映射上向中央凹方向移动。换言之,扩散波是由于运动过程中运动误差映射的不断更新而引起的。这种组织细胞动力学的观点吧扩散波性质和多模态映射学习过程联系起来,这使得听觉、视觉注意、计划和视觉反应指令能够代表空间中的相同位置,从而最大限度地激活 SC 内的相同运动误差映射位置。

细胞峰值衰减性质和这个过程有什么关系呢?活动从初始位置向中央凹的

扩散将侵蚀了到簇发放细胞映射的兴奋反馈,这个细胞中可视化反应性目标被存储了(图 9)。这种侵蚀是由于从表示当前眼睛位置的映射位置到表示初始目标位置的映射位置的 off-surround 抑制。这种抑制反馈是 ART 匹配规则反馈回路的一部分,它有助于动态稳定所学习的多模态映射。这个解释将峰值衰减特性与共振多模态映射学习和运动选择联系起来。

每个 SC 运动误差映射位置编码了扫视移动的方向和幅度(或长度)。需要一个这样的编码来产生外流移动的命令,但是它本身不能精准地校准随之而来的扫视(例如,见 Stanford and Sparks, 1994; White 等人, 1994; Stanford 等人, 1996)。其他的过程也需要被激活和校准。首先,运动误差映射信号需要转换成控制扫视发生器细胞的放电率的时间编码(Robinson, 1973; Grossberg 和 Kuperstein, 1986, 第 7 章)。有很多文献说明这种转变是如何发生的。以 Gancarz 和 Grossberg(1998, 1999)为例,他们开发了眼跳发生器的中心凹模型,用它来定量模拟眼动的心理物理和神经生理数据,并将中心凹(FOVEATE)与其他各种眼跳发生器模型进行比较。

### 10.8. 鸟类视顶盖胆碱调节多模态映射学习

视顶盖(OT 或 TeO)在鸟类中的作用与哺乳动物中 SC 的作用类似。灵长类 SC 中关于多模态映射学习的上述结果在多大程度上适用于鸟类 OT (Knudsen 和 Brainard, 1995)?小细胞部(Ipc)和大细胞部(Imc)的核都与 OT 相互连接(图 10; Wang, 2003; Wang 等人, 2004)。图 10 中 OT、Ipc 和 Imc 相互作用的解剖与图 9 中的 SACCART 模型回路以及图 5-8 中的模型回路是一致的,图 5-8 提供了对以下数据类型的机械解释和预测。最初的 Grossberg(1997)等人的 SACCART 文章关于在 SC 中注意选择和多模态映射学习的预测得到了关于 OT 的后续数据的有力支持,如下所述。

与 OT 连接的 Ipc 具有地形性(topographic)和兴奋性,而 Imc 对 OT 和 Ipc 均具有广泛分布的抑制(Marin 等人, 2007),从而一起形成一个循环的 on-center、off-surround 网络,这个网络可以选择最显著的目标位置(Grossberg, 1973; Koch 和 Ullman, 1985 年;Wang 等人, 2004)。此外,与哺乳动物额叶区域类似的前脑注视控制区域(AGF)也投射到 Ipc (Knudsen 等人, 1995;以及在表现良好的猫头鹰中破坏 AGF 会干扰记忆引导的扫视,就像与 FEF 类似的损伤会影响表现良好的猴子一样(Knudsen 等人, 1995;Dias 和 Segraves, 1999)。

Ipc 中的细胞是多模式的 (Maczko 等人, 2006; Asadollahi 等人, 2010), AGF 微刺激调节 OT 中的听觉和视觉反应(Winkowski 和 Knudsen, 2008)。AGF 微刺激增强了 OT 排列位置(aligned)的听觉感受域,增强了它们分辨多种声音刺激的能力,同时降低了 OT 处非排列位置(non-aligned)的细胞的放电率。改变输入会导致在 OT 和 Ipc 中的细胞迅速转换,这与假设一致,这个假设是循环的 Ipc 的 on-center 和 Imc 的 off-surround 网络有助于引起大范围的细胞同步放电(例如共振)(Marin 等人, 2007;Asadollahi 等人, 2010)。这些相似的性质表明,鸟类的 Ipc 与 SACCART 模型中向量-映射细胞的功能相似,在这个模型中 Imc 供应在 on-center、off-surround 选择回路中的 off-surround,同时, Ipc 和 Imc 与 OT 的交互作用是自适应共振动力学的一部分。在图 9 中,运动误差映射 1 扮演了 Ipc 的作用,而运动误差映射 2 扮演 Imc 的作用。

据推测，这个反馈相互作用有助于创建一个 winner-take-all 回路，以集中空间注意力（Wang 等人，2004 年；Maczko 等人，2006 年），并导致在低伽马带上周期性的峰放电的簇发放 Asadollahi 等人，2010 年）。OT 的这一假设与 SC 的类似 SACCART 假设一致（见上文和 Grossberg 等人，1997）。Ipc 神经元是胆碱能的，Ipc 对 OT 的反馈引起 OT 的簇发放动力学（Sorenson 等人，1989；Maczko 等人，2006；Marín 等人，2007），而 OT 表现出 ART 共振的特性。

此外 SACCART 假说预测，作为 ART 动力学的一种特殊情况，这种回路如何可能控制调节映射的学习，这个映射使得 OT 和 SC 能够将空间注意力集中在从视觉以外的其他模式选择的运动目标的位置上，特别是听觉和计划的运动目标。事实上，Marin 等人(2012)已经证明了来自 Ipc 的同步反馈信号如何将视网膜信号增强到更高的视觉区域，从而说明了运动到目标位置和目标线索本身的表现如何能够共振同步。

SC 和 OT 的多模态整合假设说明了 ART 学习机制也与 NMDA 受体在猫上丘深层多模态学习和整合的重要性的证据相一致(Schnupp 等人，1995；Binns 和 Salt, 1996；Huang 和 Pallas, 2001)。因此 SC 和 OT 似乎体现了学习、期望、注意、共振和同步过程之间与预期的 ART 之间的预期。

### 10.9.习惯和复位：是否存在 SC 不匹配复位和警戒控制？

共振带来了高效的神经元处理和选择，以及自我稳定学习的好处。由于任何共振中的正反馈环的原因，因此存在获胜细胞的持续激活的风险。在大脑的定向的系统，例如 SC 和 OT，刺激条件的快速变化导致相应的扫视目标的快速变化一直吃成功的存活显得尤其重要。欧洲生理学数据显示，SC 和 OT 确实可以通过快速切换其参与的目标位置作出反应（例如，Goldberg 和 Wurtz, 1972；Ignashchenkova 等人，2003；Asadollahi 等人，2010）。如何在共振和复位之间实现灵活的平衡？对于这类问题，ART 提出了两种使用新颖性敏感机制的相关解决方案。

有两种不同类型的新奇机制，但它们共享一个关键的突触过程。第一种机制为当信号被依赖于活动的习惯性输送发生时，局部习惯性反应门控（gate）抑制突触时，如 4.6 节所述。在自下而上选择新刺激的目标职位时，先前习惯的职位处于竞争劣势。这种依赖于活动的习惯化或中期记忆（Grossberg, 1969、1972、2013a、b；Francis 等人，1994；Francis 和 Grossberg, 1996；Grossberg 和 Versace, 2008）是促成灵活复位的机制之一。因此，SC 神经元能够区分新刺激和持续刺激的一种方法是，在最初对视觉刺激作出强烈反应后，以依赖活动的方式习惯化（Oyster 和 Takahashi, 1975；Stein, 1984；Sparks 和 Nelson, 1987；Cirone 和 Salt, 2001；Boehnke 等人，2011）。实际上，SC 上的神经元对突然出现的新的或行为上重大刺激优先反应，并对这种时间产生适当的行为和回避反应 Sparks 和 Nelson, 1987；Cirone 和 Salt, 2001)。此外，Perrault 等人注意到最初微弱的 SC 反应趋向于增强，而最初较强的反应倾向于习惯化，并且在较亮和较暗刺激的视觉反应曲线中，一部分活跃神经元对新事件做出了去适应反应(Boehnke 等人，2011)。

第二种新颖的机制为错配为中介的新颖性响应，也就是一个目前的活动自顶上下期望错配了一个自底向上的输入模式。这样的错配可以触发一个活动的



簇发放，而这个活动不是特定地传播到大脑多个区域。当这样一个兴奋簇发放由习惯突触控制时，它可以迅速的复位正在进行的活动，使得对新刺激的适当反应迅速发生(图 3;Grossberg、1972、1984c)。这种复位的错配中介类型是警觉控制调节的(第 1、2 和 5 节)。

是否有实验数据支持胆碱调节的错配中介的兴奋簇发放有助于重置 SC 和 OT 中参与的目标位置的这个假设? 以下实验事实证明了这一假设，需要进一步的验证来完全支持或否定:桥脚被盖核(pedunculo pontine tegmental nucleus, PPTN)是大脑上行激活系统的一部分，是一个脑干胆碱能核，促进 SC 运动输出的产生从而开始扫视(Krautham 等人 1995; Kobayashi 和 Isa, 2002).此外, SC 投射到脑内丘脑，而脑内丘脑又投射到运动皮层和基底神经节，是大脑觉醒系统的一部分(Grunberg 和 Krauthamer, 1992)。

进一步验证这一假设的方法是研究在 SC 或 OT 的深层视觉活动目标位置的重置时间，以响应来自空间中不同位置的突然、意外和响亮的听觉刺激。是否存在视觉活动布标位置的重置兴奋部分，或者它完全由传入的听觉的 SC 内部竞争驱动的? 如果前者是对的，那么我们将很有兴趣去测试在大脑皮层中是否存在一种调节警觉和复位的基底核的 SC 和 OT 相似物。

## 11. 结束语

本文描述了在认知和运动回路中的反馈互动如何调节共振的注意和选择，从而触发自我稳定的类别学习。认知类别学习去识别世界中的物体。运动类别学习一个以眼动目标选择的多模态映射。这两种回路似乎都具有相似的特性，他们都需要去实现在共振和复位之间的灵活平衡，共振集中注意力并驱动类别和期望的学习，而复位可以灵活地将注意力转移到处理该事件所需的对象和位置，以响应意外事件。越来越多证据支持这个预测：胆碱调节的警觉控制可以调节认知类别注意和学习的具体性。基底核似乎在错配调节复位类型中扮演了一个重要的角色。尽管可用数据与在 SC 和 OT 中发生类似类型的调制的可能性相一致，但是还需要进一步的实验来证明这个类似是完整的，利用上丘深层视觉和听觉线索的冲突信号的多模态收敛的实验是有益的。

## 参考文献

- Abbott,L.F.,Varela,J.A.,Sen,K.,andNelson,S.B.(1997).Synaptic depression and cortical gain control. *Science* 275,221–224.doi: 10.1126/science.275.5297.221
- Amis,G.,andCarpenter,G.(2009).Self-supervised ARTMAP. *NeuralNetw.* 23, 265–282.doi:10.1016/j.neunet.2009.07.026
- Arnold,H.M.,Burk,J.A.,Hodgson,E.M.,Sarter,M.,and Bruno,J.P. (2002).Differential cortical acetylcholine release in rats performing a sustained attention task versus behavioral control tasks that do not explicitly tax attention. *Science* 114,451–460.doi:10.1016/s0306-4522(02)00292-0
- Asadollahi,A.,Mysore,S.P.,andKnudsen,E.I.(2010).Stimulus-driven competition in a cholinergic midbrain nucleus. *Nat.Neurosci.* 13,889–895.doi: 10.1038/nn.2573
- Asadollahi,A.,Mysore,S.P.,andKnudsen,E.I.(2011).Rules of competitive stimulus



selection in a cholinergic thalamic nucleus of the owl midbrain. *J. Neurosci.* 31,6088–6097.doi:10.1523/JNEUROSCI.0023-11.2011

Atri,A.,Sherman,S.,Norman,K.A.,Kirchhoff,B.A.,Nicolas,M.M., Greicius,M. D.,等人 (2004).Blockadeofcentralcholinergicreceptorsimpairs newlearning andincreasesproactiveinterferenceinawordpaired-associatememory task. *Behav.Neurosci.* 118,223–236.doi:10.1037/0735-7044.118.1.223

Baleydier,C.,andMagnin,M.(1979).Afferentand efferentconnections of theparabigeminalnucleusincatrevealedbyretrogradeaxonaltransport ofhorseradishperoxidase. *BrainRes.* 161,187–198.doi:10.1016/0006-8993(79)90062-3

Ballaz,S.J.(2009).Differentialnoveltydetectioninratsselectivelybredfor novelty-seekingbehavior. *Neurosci.Lett.* 461,45–48.doi:10.1016/j.neulet.2009.05.066

Baloch,A.A.,Grossberg,S.,Mingolla,E.,andNogueira,C.A.M.(1999).Aneural modeloffirst-orderandsecond-ordermotionperceptionandmagnocellular dynamics. *J.Opt.Soc.Am.A* 16,953–978.doi:10.1364/JOSAA.16.000953

Banquet,J.P.,andGrossberg,S.(1987).Probingcognitiveprocesses through thestructureofevent-relatedpotentialsduringlearning:anexperimental andtheoreticalanalysis. *Appl.Opt.* 26,4931–4946.doi:10.1364/AO.26.004931

Becker,W.(1989).Theneurobiologyofsaccadiceyemovements. *Metrics. Rev. Oculomot.Res.* 3,13–67.

Beierlein,M.,Fall,C.P.,Rinzel,J.,andYuste,R.(2002).Thalamocorticalbursts triggerrecurrentactivityinneocorticalnetworks:layer4asafrequency-dependentgate. *J.Neurosci.* 22,9885–9894.

Berzhanskaya,J.,Grossberg,S.,andMingolla,E.(2007).Laminar corticaldynamics ofvisualformandmotioninteractionsduringcoherentobjectmotion perception. *Spat.Vis.* 20,337–395.doi:10.1163/156856807780919000

Bhatt,R.,Carpenter,G.,andGrossberg,S.(2007).Texturesegregationbyvisual cortex:perceptualgrouping,attention,andlearning. *VisionRes.* 47,3173–3211. doi:10.1016/j.visres.2007.07.013

Binns,K.E.,andSalt,T.E.(1996).ImportanceofNMDAreceptorsfor multi-modalintegrationinthedeep layersofthecatssuperiorcolliculus. *J.Neurophysiol.* 75,920–930.

Boehnke,S.E.,Berg,D.J.,Marino,R.A.,Baldi,P.F.,Itti,L., andMunoz,D.P. (2011).Visualadaptationandnoveltyresponsesinthesuperiorcolliculus. *Eur. J.Neurosci.* 34,766–779.doi:10.1111/j.1460-9568.2011.07805.x

Bordey,A.,Sontheimer,H.,andTrousard,J.(2000).MuscarinicactivationofBK channelsinducesmembraneoscillationsingliomacellsandleadstoinhibition ofcellmigration. *J.Membr.Biol.* 176,31–40.doi:10.1007/s002320001073

Botly,L.C.P.,andDeRosa,E.(2007).Cholinergicinfluenceson featurebinding. *Behav.Neurosci.* 121,264–276.doi:10.1037/0735-7044.121.2.264

Botly,L.C.P.,andDeRosa,E.(2009).Cholinergicdeafferentationofthe neocortexusing192IgG-saporinimpairsfeaturebindinginrats. *J.Neurosci.* 29,4120–4130.doi:10.1523/JNEUROSCI.0654-09.2009

Brown,J.,Bullock,D.,andGrossberg,S.(1999).Howthebasalgangliause

parallel excitatory and inhibitory learning pathways to selectively respond to unexpected rewarding cues. *J. Neurosci.* 19, 10502–10511.

Brown, J. W., Bullock, D., and Grossberg, S. (2004). How laminar frontal cortex and basal ganglia circuits interact to control planned and reactive saccades. *Neural Netw.* 17, 471–510. doi:10.1016/j.neunet.2003.08.006

Cadusseau, J., and Roger, M. (1985). Afferent projections to the superior colliculus in the rat, with special attention to the deep layers. *J. Hirnforsch.* 26, 667–681.

Callaway, E. M. (1998). Local circuits in primary visual cortex of the macaque monkey. *Annu. Rev. Neurosci.* 21, 47–74. doi:10.1146/annurev.neuro.21.1.47

Cao, Y., and Grossberg, S. (2005). A laminar cortical model of stereopsis and 3D surface perception: closure and da Vinci stereopsis. *Spat. Vis.* 18, 515–578. doi:10.1163/156856805774406756

Cao, Y., and Grossberg, S. (2012). Stereopsis and 3D surface perception by spiking neurons in laminar cortical circuits: a method of converting neural rate models into spiking models. *Neural Netw.* 26, 75–98. doi:10.1016/j.neunet.2011.10.010

Carpenter, G. A., and Grossberg, S. (1981). Adaptation and transmitter gating in vertebrate photoreceptors. *J. Theor. Neurobiol.* 1, 1–42.

Carpenter, G. A., and Grossberg, S. (1987). A massively parallel architecture for a self-organizing neural pattern recognition machine. *Comput. Vis. Graph. Image Process.* 37, 54–115. doi:10.1016/S0734-189X(87)80014-2

Carpenter, G. A., and Grossberg, S. (1991). *Pattern Recognition by Self-Organizing Neural Networks*. Cambridge, MA: MIT Press.

Carpenter, G. A., Grossberg, S., Markuzon, N., Reynolds, J. H., and Rosen, D. B. (1992). Fuzzy ARTMAP: a neural network architecture for incremental supervised learning of analog multidimensional maps. *IEEE Trans. Neural Netw.* 3, 698–713. doi:10.1109/72.159059

Carpenter, G. A., Martens, S., and Ogas, O. J. (2005). Self-organizing information fusion and hierarchical knowledge discovery: a new framework using ARTMAP neural networks. *Neural Netw.* 18, 287–295. doi:10.1016/j.neunet.2004.12.003

Carpenter, G., and Grossberg, S. (1993). Normal and amnesic learning, recognition, and memory by a neural model of cortico-hippocampal interactions. *Trends Neurosci.* 16, 131–137. doi:10.1016/0166-2236(93)90118-6

Chang, H.-C., Grossberg, S., and Cao, Y. (2014). Where's Waldo? How perceptual cognitive, and emotional brain processes cooperated during learning to categorize and find desired objects in a cluttered scene. *Front. Integr. Neurosci.* 8:43. doi:10.3389/fnint.2014.00043

Church, B. A., Krauss, M. S., Lopata, H., Toomey, J. A., Thomeer, M. L., Coutinho, M. V., 等人 (2010). Atypical categorization in children with high functioning autism spectrum disorder. *Psychon. Bull. Rev.* 17, 862–868. doi:10.3758/PBR.17.6.862

Cirone, J., and Salt, T. E. (2001). Group II and III metabotropic glutamate receptors contribute to different aspects of visual response processing in the rat superior colliculus. *J. Physiol.* 534, 169–178. doi:10.1111/j.1469-7793.2001.00169.x

Davson, H. (1990). *Physiology of the Eye*, 5th Edn. New York, NY: Pergamon.

- Desimone, R. (1998). Visual attention mediated by biased competition in  
extrastriate visual cortex. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*  
353, 1245–1255. doi:10.1098/rstb.1998.0280
- Deubel, H., and Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object  
recognition: evidence for a common attentional mechanism. *Vision Res.* 36,  
1827–1837. doi:10.1016/0042-6989(95)00294-4
- Dias, E. C., and Segraves, M. A. (1999). Muscimol-induced inactivation of  
monkey frontal eye field: effects on visually and memory-guided saccades. *J. Neurophysiol.*  
81, 2191–2214.
- Ellias, S. A., and Grossberg, S. (1975). Pattern formation, contrast control, and  
oscillations in the short-term memory of shunting on-center off-surround networks.  
*Biol. Cybern.* 20, 69–98. doi:10.1007/BF00327046
- Fazl, A., Grossberg, S., and Mingolla, E. (2009). View-invariant object category  
learning, recognition, and search: how spatial and object attention are  
coordinated using surface-based attentional shrouds. *Cogn. Psychol.* 58, 1–48.  
doi:10.1016/j.cogpsych.2008.05.001
- Fiala, J. C., Grossberg, S., and Bullock, D. (1996). Metabotropic glutamate  
receptor activation in cerebellar Purkinje cells as a substrate for adaptive  
timing of the classically conditioned eye blink response. *J. Neurosci.* 16, 3760–3774.
- Francis, G., and Grossberg, S. (1996). Cortical dynamics of boundary segmentation  
and reset: persistence, afterimages, and residual traces. *Perception* 35, 543–567.  
doi:10.1068/p250543
- Francis, G., Grossberg, S., and Mingolla, E. (1994). Cortical dynamics of feature  
binding and reset: control of visual persistence. *Vision Res.* 34, 1089–1104. doi:  
10.1016/0042-6989(94)90012-4
- Fuster, J. (1996). “Frontal lobe and the cognitive foundation of behavioral action,” in  
*Neurobiology of Decision-Making*, eds A. Damasio, H. Damasio, and Y.  
Christen (New York, NY: Springer), 47–61.
- Gancarz, G., and Grossberg, S. (1998). A neural model of the saccade generator  
in the reticular formation. *Neural Netw.* 11, 1159–1174. doi:10.1016/S0893-  
6080(98)00096-3
- Gancarz, G., and Grossberg, S. (1999). A neural model of saccadic eye movement  
control explains task-specific adaptation. *Vision Res.* 39, 3123–3143. doi:  
10.1016/S0042-6989(99)00049-8
- Gaudiano, P., and Grossberg, S. (1991). Vector associative maps: unsupervised  
real-time error-based learning and control of movement trajectories. *Neural Netw.*  
4, 147–183. doi:10.1016/0893-6080(91)90002-M
- Georgopoulos, A. P. (1994). New concepts in generation of movement. *Neuron* 13,  
257–268. doi:10.1016/0896-6273(94)90345-X
- Ghitani, N., Bayguinov, P. O., Vokoun, C. R., McMahan, S., Jackson, M. B., and  
Basso, M. A. (2014). Excitatory synaptic feedback from the motor layer to  
the sensory layers of the superior colliculus. *J. Neurosci.* 34, 6822–6833. doi:  
10.1523/JNEUROSCI.3137-13.2014
- Gilmore, R. O., and Johnson, M. H. (1997). Egocentric action in early infancy:

spatial frames of reference for saccades. *Psychol. Sci.* 8, 224–230. doi: 10.1111/j.1467-9280.1997.tb00416.x

Goldberg, M., Eggers, H., and Gouras, P. (1991). “The oculomotor system,” in *Principles of Neural Science*, eds E. Kandel, J. Schwartz, and T. Jessell (New York, NY: Elsevier).

Goldberg, M. E., and Wurtz, R. H. (1972). Activity of superior colliculus in behaving monkey. II. Effect of attention on neuronal responses. *J. Neurophysiol.* 35, 560–574.

Goldman-Rakic, P. (1990). “Parallel systems in the cerebral cortex: the topography of cognition,” in *Natural and Artificial Parallel Computation*, eds M. Arbib and J. Robinson (Cambridge, MA: MIT Press), 155–176.

Goldman-Rakic, P. S. (1995). Cellular basis of working memory. *Neuron* 14, 477–485. doi: 10.1016/0896-6273(95)90304-6

Gove, A., Grossberg, S., and Mingolla, E. (1995). Brightness perception, illusory contours, and corticogeniculate feedback. *Vis. Neurosci.* 12, 1027–1052. doi: 10.1017/S0952523800006702

Graybiel, A. M. (1978). A satellite system of the superior colliculus: the parabrachial nucleus and its projection to the superficial collicular layers. *Brain Res.* 145, 365–374. doi: 10.1016/0006-8993(78)90870-3

Grossberg, S. (1968). Some physiological and biochemical consequences of psychological postulates. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 60, 758–765. doi: 10.1073/pnas.60.3.758

Grossberg, S. (1969). On the production and release of chemical transmitters and related topics in cellular control. *J. Theor. Biol.* 22, 325–364.

Grossberg, S. (1972). A neural theory of punishment and avoidance, II: quantitative theory. *Math. Biosci.* 15, 253–285. doi: 10.1016/0025-5564(72)90038-7

Grossberg, S. (1973). Contour enhancement, short term memory, and constancies in reverberating neural networks. *Stud. Appl. Math.* LII, 213–258.

Grossberg, S. (1976a). Adaptive pattern classification and universal recoding, I: parallel development and coding of neural feature detectors. *Biol. Cybern.* 23, 121–134.

Grossberg, S. (1976b). Adaptive pattern classification and universal recoding, II: feedback, expectation, olfaction, and illusions. *Biol. Cybern.* 23, 187–202.

Grossberg, S. (1978). “A theory of human memory: self-organization and performance of sensory-motor codes, maps, and plans,” in *Progress in Theoretical Biology*, Vol. 5, eds R. Rosen and F. Snell (New York, NY: Academic Press), 233–374.

Grossberg, S. (1980). How does a brain build a cognitive code? *Psychol. Rev.* 87, 1–51.

Grossberg, S. (1984a). “Outline of a theory of brightness, color, and form perception,” in *Trends in Mathematical Psychology*, eds E. Degroot and J. van Buggenhout (Amsterdam: North-Holland), 59–85.

Grossberg, S. (1984b). Some normal and abnormal behavioral syndromes due to transmitter gating of opponent processes. *Biol. Psychiatry* 19, 1075–1118.

Grossberg, S. (1984c). “Some psychophysiological and pharmacological correlates of a developmental, cognitive, and motivational theory,” in *Brain and Information: Event Related Potentials*, eds R. Karrer, J. Cohen, and P. Tueting (New York, NY: New York Academy of Sciences), 58–142.

- Grossberg, S. (1999). The link between brain learning, attention, and consciousness. *Conscious. Cogn.* 8, 1–44. doi:10.1006/ccog.1998.0372
- Grossberg, S. (2000). How hallucinations may arise from brain mechanisms of learning, attention, and volition. *J. Int. Neuropsychol. Soc.* 6, 579–588. doi:10.1017/s135561770065508x
- Grossberg, S. (2003). How does the cerebral cortex work? Development, learning, attention, and 3-D vision by laminar circuits of visual cortex. *Behav. Cogn. Neurosci. Rev.* 2, 47–76. doi:10.1177/1534582303002001003
- Grossberg, S. (2007). Consciousness CLEARs the mind. *Neural Netw.* 20, 1040–1053. doi:10.1016/j.neunet.2007.09.014
- Grossberg, S. (2013a). Adaptive Resonance Theory: how a brain learns to consciously attend, learn, and recognize each changing world. *Neural Netw.* 37, 1–47. doi:10.1016/j.neunet.2012.09.017
- Grossberg, S. (2013b). *Recurrent Neural Networks*, *Scholarpedia*. Available online at: [http://www.scholarpedia.org/article/Recurrent\\_neural\\_networks](http://www.scholarpedia.org/article/Recurrent_neural_networks)
- Grossberg, S., and Kazerounian, S. (2011). Laminar cortical dynamics of conscious speech perception: a neural model of phonemic restoration using subsequent context in noise. *J. Acoust. Soc. Am.* 130, 440–460. doi:10.1121/1.3589258
- Grossberg, S., and Kuperstein, M. (1986, 2011). *Neural Dynamics of Adaptive Sensory-Motor Control: Ballistic Eye Movements*. Elsevier. Retrieved from: <http://books.google.com/books?hl=en&ldr=andid=gbJBBsfXZ4Candpgis=1>
- Grossberg, S., and Mingolla, E. (1985). Neural dynamics of perceptual grouping: textures, boundaries, and emergent segmentations. *Percept. Psychophys.* 38, 141–171. doi:10.3758/BF03198851
- Grossberg, S., and Pearson, L. R. (2008). Laminar cortical dynamics of cognitive and motor working memory, sequence learning and performance: toward a unified theory of how the cerebral cortex works. *Psychol. Rev.* 115, 677–732. doi:10.1037/a0012618
- Grossberg, S., and Raizada, R. (2000). Contrast-sensitive perceptual grouping and object-based attention in the laminar circuits of primary visual cortex. *Vision Res.* 40, 1413–1432. doi:10.1016/S0042-6989(99)00229-1
- Grossberg, S., Roberts, K., Aguilar, M., and Bullock, D. (1997). A neural model of multimodal adaptive saccadic eye movement control by superior colliculus. *J. Neurosci.* 17, 9706–9725.
- Grossberg, S., and Seidman, D. (2006). Neural dynamics of autistic behaviors: cognitive, emotional, and timing substrates. *Psychol. Rev.* 113, 483–525. doi:10.1037/0033-295X.113.3.483
- Grossberg, S., and Seitz, A. (2003). Laminar development of receptive fields, maps, and columns in visual cortex: the coordinating role of the subplate. *Cereb. Cortex* 13, 852–863. doi:10.1093/cercor/13.8.852
- Grossberg, S., and Swaminathan, G. (2004). A laminar cortical model for 3D perception of slanted and curved surfaces and of 2D images: development, attention and bistability. *Vision Res.* 44, 1147–1187. doi:10.1016/j.visres.2003.12.009
- Grossberg, S., and Versace, M. (2008). Spikes, synchrony, and attentive



- learning by laminar thalamocortical circuits. *Brain Res.* 1218, 278–312. doi: 10.1016/j.brainres.2008.04.024
- Grossberg, S., and Yazdanbakhsh, A. (2005). Laminar cortical dynamics of 3D surface perception: stratification, transparency, and neon colors spreading. *Vision Res.* 45, 1725–1743. doi: 10.1016/j.visres.2005.01.006
- Grossberg, S., Yazdanbakhsh, A., Cao, Y., and Swaminathan, G. (2008). How does binocular rivalry emerge from cortical mechanisms of 3-D vision? *Vision Res.* 48, 2232–2250. doi: 10.1016/j.visres.2008.06.024
- Grunberg, B. S., and Krauthamer, G. M. (1992). Sensory responses of intralaminar thalamic neurons activated by the superior colliculus. *Exp. Brain Res.* 88, 541–550. doi: 10.1007/BF00228183
- Guillery, R. W., and Harting, J. K. (2003). Structure and connections of the thalamic reticular nucleus: advancing view over half a century. *J. Comp. Neurol.* 463, 360–371. doi: 10.1002/cne.10738
- Guittou, D. (1992). Control of eye–head coordination during orienting gaze shifts. *Trends Neurosci.* 15, 174–179. doi: 10.1016/0166-2236(92)90169-9
- Güntürkün, O. (1987). A Golgi study of the isthmus nucleus in the pigeon (*Columba livia*). *Cell Tissue Res.* 248, 439–448. doi: 10.1007/BF00218211
- Gutiérrez-Ibáñez, C., Iwaniuk, A. N., Moore, B. A., Fernández-Juricic, E., Corfield, J. R., Krilow, J. M., 等人 (2014). Mosaic and concerted evolution in the visual system of birds. *PLoS ONE* 9:e90102. doi: 10.1371/journal.pone.0090102
- Harnad, S. (1990). The symbol grounding problem. *Physica D* 42, 335–346. doi: 10.1016/0167-2789(90)90087-6
- Heeger, D. J. (1992). Normalization of cell responses in cat striate cortex. *Vis. Neurosci.* 9, 181–197. doi: 10.1017/S0952523800009640
- Hikosaka, O., and Wurtz, R. H. (1983a). Visual and oculomotor functions of monkey substantian nigra pars reticulata. I. Relation of visual and auditory responses to saccades. *J. Neurophysiol.* 49, 1230–1253.
- Hikosaka, O., and Wurtz, R. H. (1983b). Visual and oculomotor functions of the monkey substantian nigra pars reticulata. III. Memory-contingent visual and saccadic responses. *J. Neurophysiol.* 49, 1268–1284.
- Huang, L., and Pallas, S. L. (2001). NMDA antagonists in the superior colliculus prevent developmental plasticity but not visual transmission or map compression. *J. Neurophysiol.* 86, 1179–1194.
- Ignashchenkova, A., Kicke, P. W., Haarmeier, T., and Thier, P. (2003). Neuron-specific contribution of the superior colliculus to overt and covert shifts of attention. *Nat. Neurosci.* 7, 56–64. doi: 10.1038/nn1169
- Ito, M. (1984). *The Cerebellum and Neural Control*. New York, NY: Raven.
- Jay, M. F., and Sparks, D. L. (1984). Auditory receptive fields in the primate superior colliculus that shift with changes in eye positions. *Nature* 309, 345–347. doi: 10.1038/309345a0
- Jay, M. F., and Sparks, D. L. (1987a). Sensorimotor integration in the primate superior colliculus. I. Motor convergence. *J. Neurophysiol.* 57, 22–34.
- Jay, M. F., and Sparks, D. L. (1987b). Sensorimotor integration in the primate

superior colliculus. II. Coordinates of auditory signals. *J. Neurophysiol.* 57, 35–55.

Jay, M. F., and Sparks, D. L. (1990). “Localization of auditory and visual targets for the initiation of saccadic eye movements,” in *Comparative Perception. I. Basic Mechanisms*, eds M. Berkley and W. Stebbins (New York, NY: Wiley), 351–374.

Kazerounian, S., and Grossberg, S. (2014). Real-time learning of predictive recognition categories that chunk sequences of items stored in working memory. *Front. Psychol.* 5:1053. doi:10.3389/fpsyg.2014.01053

Knudsen, E. I. (1989). Fused binocular vision is required for development of proper eye alignment in barnowls. *Vis. Neurosci.* 2, 35–40. doi:10.1017/S0952523800004302

Knudsen, E. I. (2002). Instructed learning in the auditory localization pathway of the barnowl. *Nature*, 417, 322–328. doi:10.1038/417322a

Knudsen, E. I. (2011). Control from below: the role of a midbrain network in spatial attention. *Eur. J. Neurosci.* 33, 1961–1972. doi:10.1111/j.1460-9568.2011.07696.x

Knudsen, E. I., and Brainard, M. S. (1995). Creating a unified representation of visual and auditory space in the brain. *Annu. Rev. Neurosci.* 18, 19–43. doi:10.1146/annurev.ne.18.030195.000315

Knudsen, E. I., Cohen, Y. E., and Masino, T. (1995). Characterization of a forebrain gaze field in the archistriatum of the barnowl: microstimulation and anatomical connections. *J. Neurosci.* 15, 5139–5151.

Kobayashi, Y., and Isa, T. (2002). Sensory-motor gating and cognitive control by the brainstem cholinergic system. *Neural Netw.* 15, 731–741. doi:10.1016/S0893-6080(02)00059-X

Koch, C., and Ullman, S. (1985). Shifts in selective visual attention: towards the underlying neural circuitry. *Hum. Neurobiol.* 4, 219–227.

Kowler, E., Anderson, E., Doshier, B., and Blaser, E. (1995). The role of attention in the programming of saccades. *Vision Res.* 35, 1897–1916. doi:10.1016/0042-6989(94)00279-U

Kraus, N., McGee, T., Littman, T., Nicol, T., and King, C. (1994). Nonprimary auditory thalamic representation of acoustic change. *J. Neurophysiol.* 72, 1270–1277.

Krauthamer, G. M., Grunberg, B. S., and Krein, H. (1995). Putative cholinergic neurons of the pedunculo pontine tegmental nucleus projecting to the superior colliculus consist of sensory responsive and unresponsive populations which are functionally distinct from other mesopontine neurons. *Neuroscience* 69, 507–517. doi:10.1016/0306-4522(95)00265-K

Landisman, C. E., Long, M. A., Beierlein, M., Deans, M. R., Paul, D. L., and Connors, B. W. (2002). Electrical synapses in the thalamic reticular nucleus. *J. Neurosci.* 22, 1002–1009.

Lee, J. C. F., Callaway, J. C., and Foehring, R. C. (2005). Effects of temperature on calcium transients and Ca<sup>2+</sup>-dependent afterhyperpolarizations in neocortical pyramidal neurons. *J. Neurophysiol.* 93, 2012–2020. doi:10.1152/jn.01017.2004

Lorenzon, N. M., and Foehring, R. C. (1992). Relationship between repetitive firing and afterhyperpolarizations in human neocortical neurons. *J. Neurophysiol.* 67, 350–363.

Luksch, H., Cox, K., and Karten, H. J. (1998). Bottlebrush dendritic endings and large dendritic fields: motion-detecting neurons in the tectofugal pathway. *J. Comp. Neurol.*



- 396,399–414. Maczko, K.A., Knudsen, P.F., and Knudsen, E.I. (2006). Auditory and visual spacemaps in the cholinergic nucleus isthmiparsparvocellularis of the barn owl. *J. Neurosci.* 26, 12799–12806. doi:10.1523/JNEUROSCI.3946-06.2006
- Major, D.E., Luksch, H., and Karten, H.J. (2000). Bottlebrush dendritic endings and large dendritic fields: motion-detecting neurons in the mammalian tectum. *J. Comp. Neurol.* 423, 243–260. doi:10.1002/1096-9861(20000724)423:2<243::AID-CNE5>3.0.CO;2-5
- Marín, G.J., Durán, E., Morales, C., González-Cabrera, C., Sentis, E., Mpodozis, J., 等人 (2012). Attentional capture? Synchronized feedback signals from the isthmiboostretinal signalstohighervisualareas. *J. Neurosci.* 32, 1110–1122. doi:10.1523/JNEUROSCI.4151-11.2012
- Marín, G., Letelier, J.C., Henny, P., Sentis, E., Farfán, G., Fredes, F., 等人 (2003). Spatial organization of the pigeon tectoro tunda pathway: an interdigitating topographic arrangement. *J. Comp. Neurol.* 458, 361–380. doi:10.1002/cne. 10591
- Marín, G., Mpodozis, J., Sentis, E., Ossandón, T., and Letelier, J.C. (2005). Oscillatory bursts in the optic tectum of birds represent re-entrantsignals from the nucleus isthmiparsparvocellularis. *J. Neurosci.* 25, 7081–7089. doi:10.1523/JNEUROSCI.1379-05.2005
- Marín, G., Salas, C., Sentis, E., Rojas, X., Letelier, J.C., and Mpodozis, J. (2007). A cholinergic gating mechanism controlled by competitive interactions in the optic tectum of the pigeon. *J. Neurosci.* 27, 8112–8121. doi:10.1523/JNEUROSCI.1420-07.2007
- Marrosu, F., Portas, C., Mascia, M.S., Casu, M.A., Fà, M., Giagheddu, M., 等人 (1995). Microdialysis measurement of cortical and hippocampal acetylcholine released during sleep-wake cycle in freely moving cats. *Brain Res.* 671, 329–332. doi:10.1016/0006-8993(94)01399-3
- Matthews, E.A., Linardakis, J.M., and Disterhoft, J.F. (2009). The fast and slow afterhyperpolarizations are differentially modulated in hippocampal neurons by aging and learning. *J. Neurosci.* 29, 4750–4755. doi:10.1523/JNEUROSCI.0384-09.2009
- Moschovakis, A., Karabelas, A., and Highstein, S. (1988). Structure–function relationships in the primate superior colliculus. I. Morphological classification of efferent neurons. *J. Neurophysiol.* 60, 232–262.
- Mufson, E.J., Martin, T.L., Mash, D.C., Wainer, B.H., and Mesulam, M.M. (1986). Cholinergic projections from the parabrachial nucleus (Ch8) to the superior colliculus in the mouse: a combined analysis of horseradish peroxidase transport and choline acetyltransferase immunohistochemistry. *Brain Res.* 370, 144–148. doi:10.1016/0006-8993(86)91114-5
- Munoz, D., Guitton, D., and Pélisson, D. (1991). Control of orienting gazeshifts by the tectoreticulospinal system in the head-free cat. III. Spatiotemporal characteristics of phasic motor discharges. *J. Neurophysiol.* 66, 1642–1666.
- Munoz, D., and Wurtz, R. (1995a). Saccade-related activity in monkey superior colliculus. I. Characteristics of burst and build-up cells. *J. Neurophysiol.* 73, 2313–2333.
- Munoz, D., and Wurtz, R. (1995b). Saccade-related activity in monkey superior colliculus. II. Spread of activity during saccades. *J. Neurophysiol.* 73, 2334–2348.

- Öğmen, H. (1993). A neural theory of retino-cortical dynamics. *Neural Netw.* 6, 245–273. doi:10.1016/0893-6080(93)90020-W
- Olson, S., and Grossberg, S. (1998). A neural network model for the development of simple and complex cell receptive fields within cortical maps of orientation and ocular dominance. *Neural Netw.* 11, 189–208. doi:10.1016/S0893-6080(98)00003-3
- Oyster, C. W., and Takahashi, E. S. (1975). Responses of rabbit superior colliculus neurons to repeated visual stimuli. *J. Neurophysiol.* 38, 301–312.
- Palma, J., Grossberg, S., and Versace, M. (2012a). Persistence and storage of activity patterns in spiking recurrent cortical networks: modulation of sigmoid signals by after-hyperpolarization currents and acetylcholine. *Front. Comput. Neurosci.* 6:42. doi:10.3389/fncom.2012.00042
- Palma, J., Versace, M., and Grossberg, S. (2012b). After-hyperpolarization currents and acetylcholine control sigmoid transfer functions in a spiking cortical model. *J. Comput. Neurosci.* 1–28. doi:10.1007/s10827-011-0354-8
- Pandya, P. K., Moucha, R., Engineer, N. D., Rathbun, D. L., Vazquez, J., and Kilgard, M. P. (2005). Asynchronous inputs alter excitability, spike timing, and topography in primary auditory cortex. *Hear. Res.* 203, 10–20. doi:10.1016/j.heares.2004.11.018
- Parikh, V., Kozak, R., Martinez, V., and Sarter, M. (2007). Prefrontal acetylcholine release controls cue detection on multiple timescales. *Neuron* 56, 141–154. doi:10.1016/j.neuron.2007.08.025
- Perrault, T. J. Jr., Stein, B. E., and Rowland, B. A. (2011). Non-stationarity in multisensory neurons in the superior colliculus. *Front. Psychol.* 2:144. doi:10.3389/fpsyg.2011.00144
- Perry, E. K., Lee, M. L., Martin-Ruiz, C. M., Court, J. A., Volsen, S. G., Merrit, J., 等人 (2001). Cholinergic activity in autism: abnormalities in the cerebral cortex and basal forebrain. *Am. J. Psychiatry* 158, 1058–1066. doi:10.1176/appi.ajp.158.7.1058
- Posner, M. I., and Keele, S. W. (1968). On the genesis of abstract ideas. *J. Exp. Psychol.* 77, 353–363. doi:10.1037/h0025953
- Prakriya, M., Solaro, C. R., and Lingle, C. J. (1996).  $[Ca^{2+}]_i$  elevations detected by BK channels during  $Ca^{2+}$  influx and muscarine-mediated release of  $Ca^{2+}$  from intracellular stores in rat chromaffin cells. *J. Neurosci.* 16, 4344–4359.
- Raizada, R. D. S., and Grossberg, S. (2001). Context-sensitive bindings by the laminar circuit of V1 and V2: a unified model of perceptual grouping, attention, and orientation contrast. *Vis. Cogn.* 8, 431–466. doi:10.1080/13506280143000070
- Raizada, R. D. S., and Grossberg, S. (2003). Towards a theory of the laminar architecture of cerebral cortex: computational clues from the visual system. *Cereb. Cortex* 13, 100–113. doi:10.1093/cercor/13.1.100
- Ray, M. A., Graham, A. J., Lee, M., Perry, R. H., Court, J. A., and Perry, E. K. (2005). Neuronal nicotinic acetylcholine receptor subunits in autism: an immunohistochemical investigation in the thalamus. *Neurobiol. Dis.* 19, 366–377. doi:10.1016/j.nbd.2005.01.017

Reynolds, J.H., and Heeger, D.J. (2009). The normalization model of attention. *Neuron* 61, 168–185. doi:10.1016/j.neuron.2009.01.002

Robinson, D.A. (1973). Models of the saccadic eye movement control system. *Kybernetik* 14, 71–83. doi:10.1007/BF00288906

Rucci, M., Tognoni, G., and Edelman, G.M. (1997). Registration of neural maps through value-dependent learning: modeling the alignment of auditory and visual maps in barn owl's optic tectum. *J. Neurosci.* 17, 334–352.

Saar, D., Grossman, Y., and Barkai, E. (2001). Long-lasting cholinergic modulation underlies rule learning in rats. *J. Neurosci.* 21, 1385–1392.

Salin, P.A., and Bullier, J. (1995). Corticocortical connections in the visual system: structure and function. *Physiol. Rev.* 75, 107–154.

Sarter, M., Parikh, V., and Howe, W.M. (2009). Phasic acetylcholine release and the volumetric transmission hypothesis: time to move on. *Nat. Rev. Neurosci.* 10, 383–390. doi:10.1038/nrn2635

Schiller, P.H., and Sandell, J.H. (1983). Interactions between visually and electrically elicited saccades before and after superior colliculus and frontal eye field ablations in the rhesus monkey. *Exp. Brain Res.* 49, 381–392. doi:10.1007/BF00238780

Schlag-Rey, M., Schlag, J., and Dassonville, P. (1992). How the frontal eye field can impose a saccade goal on superior colliculus neurons. *J. Neurophysiol.* 67, 1003–1005.

Schnupp, J.W.H., King, A.J., Smith, A.L., and Thompson, I.D. (1995). NMDA-receptor antagonists disrupt the formation of the auditory space map in the mammalian superior colliculus. *J. Neurosci.* 15, 1516–1531.

Schwindt, P.C., Spain, W.J., Foehring, R.C., Stafstrom, C.E., Chubb, M.C., and Crill, W.E. (1988). Multiple potassium conductances and their functions in neurons from cat sensorimotor cortex *in vitro*. *J. Neurophysiol.* 59, 424–449.

Sherk, H. (1979). A comparison of visual-response properties in cat's parabrachial nucleus and superior colliculus. *J. Neurophysiol.* 42, 1640–1655.

Sherman, S.M., and Guillery, R. (2001). *Exploring the Thalamus*. San Diego, CA: Academic Press.

Shipp, S. (2003). The functional logic of cortico-pulvinar connections. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 358, 1605–1624. doi:10.1098/rstb.2002.1213

Silver, M.R., Grossberg, S., Bullock, D., Histed, M.H., and Miller, E.K. (2011). A neural model of sequential movement planning and control of eye movements: item-order-rank working memory and saccade selection by the supplementary eye fields. *Neural Netw.* 26, 29–58. doi:10.1016/j.neunet.2011.10.004

Sorenson, E.M., Parkinson, D., Dahl, J.L., and Chiappinelli, V.A. (1989). Immunohistochemical localization of choline acetyltransferase in the chicken mesencephalon. *J. Comp. Neurol.* 281, 641–657. doi:10.1002/cne.9028 10412

Sparks, D.L., and Mays, L. (1980). Movement fields of saccade-related burst neurons in the monkey superior colliculus. *Brain Res.* 190, 39–50. doi:10.1016/0006-8993(80)91158-0

Sparks, D.L., and Mays, L. (1990). Signal transformations required for the generation of saccadic eye movements. *Annu. Rev. Neurosci.* 13, 309–336. doi:10.1146/annurev.ne.13.030190.001521

- Sparks, D.L., and Nelson, I.S. (1987). Sensory and motor maps in the mammalian superior colliculus. *Trends Neurosci.* 10, 312–317. doi: 10.1016/0166-2236(87)90085-3
- Sridharan, D., Boahen, K., and Knudsen, E.I. (2011). Space coding by gamma oscillations in the barn owl optic tectum. *J. Neurophysiol.* 105, 2005–2017. doi: 10.1152/jn.00965.2010
- Stanford, T.R., Freedman, E.G., and Sparks, D.L. (1996). Site and parameters of microstimulation: evidence for independent effects on the properties of saccades evoked from the primate superior colliculus. *J. Neurophysiol.* 76, 3360–3381.
- Stanford, T.R., and Sparks, D.L. (1994). Systematic errors for saccade to remembered targets: evidence for a dissociation between saccade metrics and activity in the superior colliculus. *Vision Res.* 34, 93–106.
- Stein, B.E. (1984). Development of the superior colliculus. *Annu. Rev. Neurosci.* 7, 95–125. doi: 10.1146/annurev.ne.07.030184.000523
- Stein, B.E., and Meredith, M.A. (1993). *The Merging Senses*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Storm, J.F. (1987). Action potential repolarization and a fast after-hyperpolarization in rat hippocampal pyramidal cells. *J. Physiol. (Lond)*. 385, 733–759. doi: 10.1113/jphysiol.1987.sp016517
- Stricanne, B., Andersen, R.A., and Mazzoni, P. (1996). Eye-centered, head-centered, and intermediate coding of remembered sound locations in area LIP. *J. Neurophysiol.* 76, 2071–2076.
- Tsodyks, M., and Markram, H. (1997). The neural code between neocortical pyramidal neurons depends on neurotransmitter release probability. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 94, 719–723. doi: 10.1073/pnas.94.2.719
- vander Werf, Y.D., Witter, M.P., and Groenewegen, H.J. (2002). The intralaminar and midline nuclei of the thalamus. Anatomical and functional evidence for participation in processes of arousal and awareness. *Brain Res. Rev.* 39, 107–140. doi: 10.1016/S0165-0173(02)00181-9
- Vladusich, T., Lafe, F., Kim, D.-S., Tager-Flusberg, H., and Grossberg, S. (2010). Prototypical category learning in high-functioning autism. *Autism Res.* 3, 226–236. doi: 10.1002/aur.148
- Vogalis, F., Storm, J.F., and Lancaster, B. (2003). SK channels and the varieties of slow after-hyperpolarizations in neurons. *Eur. J. Neurosci.* 18, 3155–3166. doi: 10.1111/j.1460-9568.2003.03040.x
- Waitzman, D., Ma, T., Optican, L., and Wurtz, R. (1991). Superior colliculus neurons mediate the dynamic characteristics of saccades. *J. Neurophysiol.* 66, 1716–1737.
- Wang, S.R. (2003). The nucleus isthmii and dual modulation of the receptive field of tectal neurons in non-mammals. *Brain Res. Rev.* 41, 13–25. doi: 10.1016/S0165-0173(02)00217-5
- Wang, Y., Major, D.E., and Karten, H.J. (2004). Morphology and connection of nucleus isthmii parvocellularis in chicks (*Gallus gallus*). *J. Comp. Neurol.* 469, 275–297. doi: 10.1002/cne.11007
- Watanabe, K., and Kawana, E. (1979). Efferent projections of the parabrachial nucleus in rats: a horseradish peroxidase (HRP) study. *Brain Res.* 168, 1–11. doi: 10.1016/0006-8993(79)90123-9

- White, J.M., Sparks, D.L., and Stanford, T.R. (1994). Saccades to remembered target locations: an analysis of systematic and variable errors. *Vision Res.* 34, 79–92. doi:10.1016/0042-6989(94)90259-3
- Wilson, F.A., Scalaidhe, S.P., and Goldman-Rakic, P.S. (1993). Dissociation of object and spatial processing domains in primate prefrontal cortex. *Science* 260, 1955–1958. doi:10.1126/science.8316836
- Wilson, H.R. (2007). Minimal physiological conditions for binocular rivalry and rivalry memory. *Vision Res.* 47, 2741–2750. doi:10.1016/j.visres.2007.07.007
- Winkowski, D.E., and Knudsen, E.I. (2008). Distinct mechanisms for top-down control of neural gain and sensitivity in the owl optic tectum. *Neuron* 60, 698–708. doi:10.1016/j.neuron.2008.09.013
- Zambarbieri, D., Beltrami, G., and Versino, M. (1995). Saccadic latency toward auditory targets depends on the relative position of the sound source with respect to the eyes. *Vision Res.* 35, 3305–3312. doi:10.1016/0042-6989(95)00065-M
- Zingale, C.M., and Kowler, E. (1987). Planning sequences of saccades. *Vision Res.* 27, 1327–1341. doi:10.1016/0042-6989(87)90210-0

**Conflict of Interest Statement:**

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Copyright © 2016 Grossberg, Palma and Versace. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) or licensor are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.