

视觉皮层发育与视觉感知的联系

LINKING VISUAL CORTICAL DEVELOPMENT TO VISUAL PERCEPTION

Stephen Grossberg¹

Department of Cognitive and Neural Systems And

Center for Adaptive Systems

² *Boston University Boston, MA 02215*

(translated by zang jie)

摘要：认知科学和神经科学中的一个核心问题涉及视觉皮层如何自主发育、稳定自身发育，然后在成人中产生视觉感知。许多证据表明，视觉皮层会生成感知边界和表面的表征。本文重点介绍视觉皮层如何开发产生感知边界的电路。边界形成也称为感知分组或绑定问题。开发皮层回路可以通过视觉体验来完善。该模型阐明了发育中的电路如何保护自己免受视觉输入波动的灾难性侵蚀。值得注意的是，稳定婴儿发育的过程会导致成人的感知分组、注意力和学习特性。因此，成人感知的规律似乎受到婴儿发展的稳定性约束的强烈约束。这种建模视角为统一三个领域开辟了道路：婴儿皮质发育、成人皮质神经生理和解剖学以及成人视觉心理物理学。该模型进一步阐明了为什么视觉皮层，实际上所有的新皮层，都被组织成分层电路。因此，它有助于理解新皮层的层状组织如何支持生物智能。

1、引言

认知科学和神经科学中的一个中心问题是视觉皮层如何自主发展，如何稳定自身的发展，然后在成年人中引起视觉感知。婴儿的发育过程与成人的知觉与学习过程之间有什么联系？在成年人中，哪些功能单元决定着知觉？发展过程如何导致这些单元的发展？

在过去的二十年中，大量的实验和理论证据为视觉皮层投入大量处理资源来生成感官边界和表面的三维表示（尤其是可以将人物与背景分开的表示）的想法提供了支持。并完成部分遮挡对象的表示。已经提出，这些边界和表面表示分别形成于在皮层区域 V1 至 V4 之间投射的斑点间和斑点流中（有关综述，请参见 Grossberg（1994））。然后，这些表示又投射到大脑的更高级别，尤其是颞下皮质，在此将它们分类或统一为对象表示。此外，所有这些皮质区域及其表示都通过反馈途径相互关联。

最早的建模研究可能是作者及其同事提出的，并提出了如何在这些皮层流中计算边界和表面的方法。例如，科恩（Cohen）和格罗斯伯格（Grossberg）（1984），格罗斯伯格（1984，1987a，1987b），格罗斯伯格和 Mingolla（1985a，1985b），格罗斯伯格和托多罗维奇（1988）。从那时起，许多实验都为该假设提供了支持（有关评论，请参见 Grossberg（1994，1997））。在进一步表征这些边界和表面过程方面，也取得了很大的理论进展。例如，道格拉斯（Douglas）等人。（1995），Finkel 和 Edelman（1989），Grossberg（1994、1997），Grossberg 和 Kelly（1999），Grossberg 和 McLoughlin（1997），Grossberg，Mingolla 和 Hwang（2001），Grossberg 和 Pessoa（1998），Heitger 等。（1998），Kelly 和 Grossberg（2000），Li（1998），McLoughlin 和 Grossberg（1998），Mumford（1992），Pessoa，Mingolla 和 Neumann（1998），Somers 等（1998）。（1998），Stemmler，Usher 和 Niebur（1995）和 Ullman（1995）。另一个并行处理流通过皮质区域 MT，有助于计算对象运动和对视觉导航有用的提示。在本文中将进一步讨论运动处理。Grossberg，Mingolla 和 Viswanathan（2001）以及 Grossberg，Mingolla 和 Pack（1999）发现了在理论上表征物体运动和导航过程的相关理论进展。

本文将重点介绍视觉皮层如何生成感知边界的各个方面。此过程也称为*感知分组或绑定问题*。本发明内容将不讨论三维边界形成或图形背景问题。相反，它将重点关注这些三维过程所基于的一些基本的感知分组机制。这些知觉的分组过程在婴儿对世界的感知中起着重要的作用。例如，新生儿似乎将部分被遮挡的物体感知为不相交的部分。通过感知分组将这些碎片作为相干对象进行处理的能力在生命的前两到四个月内迅速发展（Kellman 和 Spelke，1983；Johnson 和 Aslin，1996；Johnson，2001）。

本文回顾了神经模型，介绍了这种感知分组电路在视觉皮层中如何发展。在过去的三十年中，许多实验已经说明了视觉体验如何影响皮层回路的特性。每当显影电路可能受到环境输入的“教 aught”时，一个关键问题就是这些电路如何保护自己免受这些输入波动的冲刷。在成人学习期间也会出现同样的问题。这通常被称为“灾难性遗忘”问题。灾难性的遗忘不是指响应于环境波动而对电路进行的理想改进和调整。相反，它承认这种波动会导致在未完全实现的神经模型中有用的电路特性出现不希望的崩溃。大多数神经模型，例如流行的反向传播模型（请参阅 Grossberg（1988）进行回顾）的确会遭受灾难性的遗忘，因为它们的机制包括生物学上不切实际的元素。

本模型提出了神经机制，使神经回路能够利用其自组织回路相互作用的特性来稳定自身。值得注意的是，在相同的过程，帮助以稳定发展中的婴儿导致 *propertie* 在知觉组织，注意力和学习的成人秒。从这一观察中可以得出许多有用的含义。一是成人感知的规律受到婴儿发育稳定性的严格限制。由于婴儿发育与成人感知之间的这种联系，因此本文详细讨论了成人的感知特性，因为这些是婴儿发育所针对的目标。该模型的另一个含义是，视觉皮层不仅是自下而上的过滤设备，正如在 Hubel and Weisel（1977）的经典诺贝尔奖获奖作品中所暗示的那样。而是，即使视觉皮层处理的早期阶段也响应于不断变化的环境条件，主动地进行感知分组，注意力选择和电路的自适应重组。

该模型进一步阐明了为什么视觉皮层（实际上是所有新皮层）被组织成分层的回路。因此，它有助于理解新皮层的层状组织如何支持生物智能。该层状组织显示出至少实现了三个相互作用的过程：（1）发育和学习过程，在此过程中，皮质通过 *稳定的* 方式调整其电路以匹配环境约束；（2）绑定过程，在此过程中，皮质将分布的数据分组为连贯的对象表示形式，这些表示形式对环境的模拟属性仍然敏感；（3）大脑皮层选择性处理重要事件的注意力过程。如上所述，该模型建议实现属性（1）的机制暗示（2）和（3）的属性。该模型还会打开一个

理解这些过程的变异和专长如何在其他类型的新皮层中发挥作用的途径。这种建模观点为统一三个领域开辟了道路：婴儿皮质发育，成人皮质神经生理学和解剖学以及成人视觉心理物理学。

该模型称为 LAMINART 模型，因为它阐明了如何在已识别的层状皮层回路中实现自适应共振理论（ART）的机制。较早的 ART 模型致力于了解自下而上和自上而下的皮层相互作用如何共同作用，以控制皮层的发育，学习，感知和认知。尽管这些研究成功地解释并预测了各种行为和大脑数据，但它们并未显示在层状皮层回路中如何实现这些过程。Grossberg（1999b）回顾了一些抗逆转录病毒概念以及它们解释的一些数据。LAMINART 模型通过提出自下而上，自上而

下和水平的皮质回路在层状回路中如何协同工作，以及它们如何实现发展，学习，分组和关注的过程，扩展了这些结果。LAMINART 特此将有关 ART 学习和注意力的概念与有关感知分组的概念统一起来。这项创新是在 Grossberg, Mingolla 和 Ross (1997) 和 Grossberg (1999a) 中引入的。

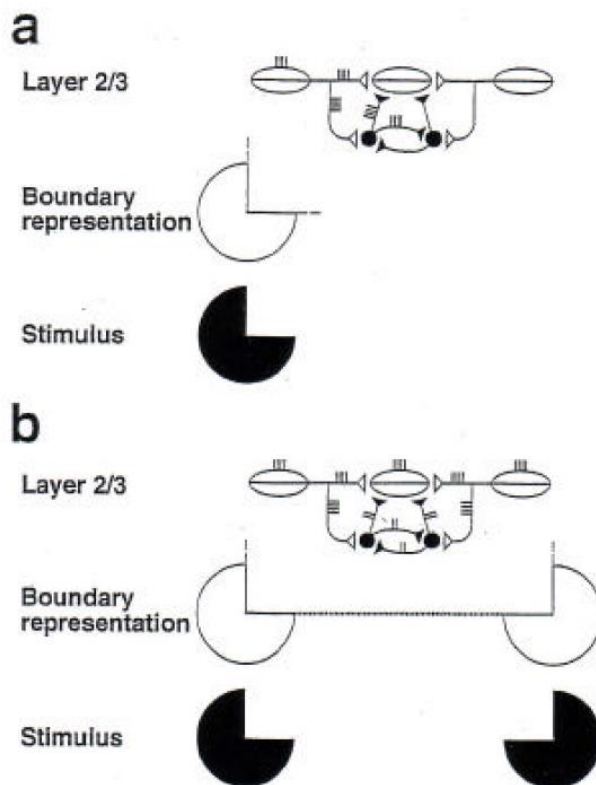


图 1. 第 2/3 层中的边界分组电路的示意图。锥体细胞共线，同轴感受域（显示为椭圆）激发彼此通过远距离水平轴突（Bosking, 等人 1997; 施密特, 等人。1997 年），这也给上升到短距离，经由 disynaptic 抑制中间神经元池，以黑色填充（McGuire 等, 1991）。激发和抑制之间的这种平衡有助于实现我们所谓的双极性质。（a）说明仅从一侧输入的水平输入是不够的，这会导致其接收场本身未接收到任何自下而上的输入的金字塔形单元（以下称为目标）中的阈值以上的激发。诱导刺激（例如，此处显示的 Kanizsa “pacman”）激发第 2/3 层细胞的定向感受野，将远距离水平激励发射到目标锥体上。然而，这种激发带来了相当数量的突触抑制。这会导致“一对一”的情况，并且目标金字塔不会在阈值之上被激发。单独的 pacman 感应器的边界表示仅产生弱的，低于阈值的共线扩展（细虚线）。（b）当存在两个共线对准的感应刺激时，在目标锥体的感受野的每一侧，可以形成边界分组。远程兴奋性输入从两侧落到电池上，并相加。然而，这些输入落在一个抑制性中间神经元的共享池中，除了抑制靶锥体外，它们还互相抑制（Tamas 等, 1998），因此归一化了中间神经元池产生的抑制总量，而没有任何单个中间神经元饱和。这种激发和归一化抑制的总和构成了“两对一”的情况，并且目标锥体在阈值以上被激发。该过程沿整个边界分组进行，从而由上阈值层 2/3 单元格的一条线（粗虚线）表示。边界强度以渐进的模拟方式随感应信号的强度而变化。[经 Grossberg 和 Raizada 许可转载 (2000)]。

LAMINART 模型的后续工作阐明了通过在多个皮层回路中保持激发与抑制之间的平衡，皮层中的兴奋性和抑制性连接如何稳定发展（Grossberg 和

Williamson, 2001)。例如，众所周知（见下文），视觉皮层区域 2/3 层中锥体细胞之间的远程兴奋性水平连接在感知分组中起着重要作用。该模型提出了开发如何使这些远程兴奋性水平连接的强度与输入相同靶锥体细胞的短距离突触抑制性中间神经元的强度（大约）相平衡。提出这些平衡的连接以实现成人的感知分组的属性。图 1 总结了这些平衡的连接方式如何使感知分组在图像中成对的或更多数量的诱导子之间形成（此处说明了 Kanizsa 正方形的情况），而不是从单个诱导子向外形成，这将使感知充满虚假边界。

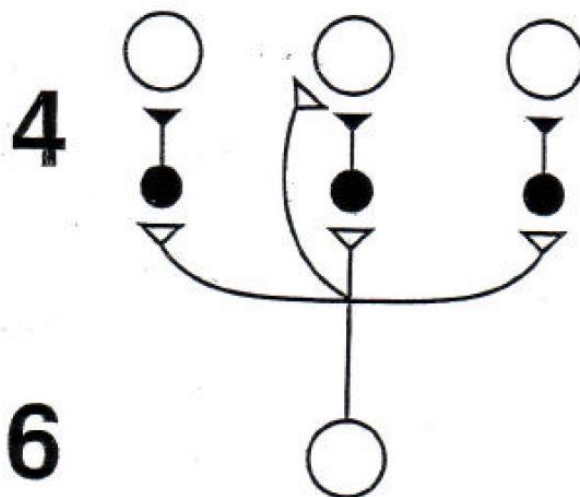


图 2. 调制层 6 的示意图 第 4 层位于中心的非环绕路径。锥体细胞在层 6 给出关于中心激发到层 4 多刺 stellates 在它们上面的柱，但也使中期到层 4 抑制性，距离连接所示 filled-在黑色（麦奎尔，等人 1984; 艾哈迈德，等 (1997)。这些中间神经元突触到多刺的星状星体上，形成 6? 4 个在周围，并且彼此靠近（未显示连接），从而有助于使抑制总量标准化（Ahmed 等，1997）。注意 6 吗? 4 OFF-环绕抑制在空间上重叠与兴奋性中心上，其结果是在 6? 4 激励被抑制成调制，即。启动或低于阈值 (Stratford 等，1996: Callaway, 1998b)。 [经 Grossberg 和 Raizada 许可转载 (2000)]。

该模型还提出，开发可以使从第 6 层到第 4 层的兴奋性连接的强度与抑制同一个第 4 层细胞的神经内连接的强度相平衡。参见图 2。由于这种平衡，第 6 层对第 4 层的净激励作用被认为是调制性的。在存在于这些（约）平衡的兴奋和抑制连接于中心的的上中心偏离环绕网络从层 6 至 4 中。即使处于中心的细胞只能对其靶细胞提供兴奋性调节，周围的细胞也可以强烈抑制其靶细胞。

该模型提出了这层 6 比 4 的电路功能为“选择电路”怎么，因为它可以帮助到选择的是进入有意识地注意分组。在第 2/3 层中对 单元进行分组可以通过从第 2/3 层到第 6 层的激励连接来激活第 6 到第 4 层选择电路；参见图 3a。当处理模棱两可的复杂场景时，可以使用第 2/3 层内的水平连接来开始形成许多可能的分

组。选择电路使最强的分组能够通过最强分组的 6 到 4 个非环绕来抑制较弱的分组。

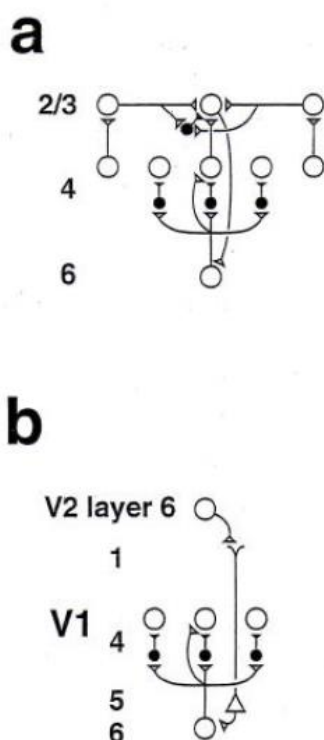


图 3 (a) 连接 6-4 上中心偏离环绕到层 2/3 分组电路：相同取向层 4 个简单细胞具有相反的极性相反产生竞争之前（未示出）的半波整流输出该会聚到层 2/3 复杂细胞中的他们上方的专栏。像来自较高皮质的注意信号一样，在第 2/3 层中形成的分组也将激活发送到 *折叠* 的反馈路径中，以通过 6 在其下方的第 4 层中增强其位置。4 居中，并抑制通过 6 输入其他分组 4 个非环绕声。是否存在直接层 2/3 猕猴 V1 中有 6 个连接，以及通过第 5 层的间接路由。（b）*折叠* 反馈将注意力信号从较高的皮质通过调制 6 传送到 V1 的第 4 层。4 路径。Corticocortical 反馈轴突往往优先于层 6 发起了较高的区域，并以终止在该下皮层的层 (Salin and Bullier, 1995, p. 110)，在那里他们可以激发第 5 层锥体细胞的顶端树突，其轴突将侧枝发送到第 6 层。还存在其他几种可以将反馈传递到 V1 层的途径。已经到达在层 6 中，反馈是然后“折叠”备份到前馈流通过穿过 6 4 中心偏离地面的路径 (Bullier 等, 1996)。[经 Grossberg 和 Raizada 许可转载 (2000)]。

该模型阐明了自上而下的注意力如何偏向该选择过程，从而影响哪些分组将进入有意识的感知。特别是，提出了来自较高皮质区域（例如 V2 区域）的高层关注信号也可以激活中心上的 6 到 4 层非环绕网络。参见图 3b。因为分组和注意力都共享相同的选择电路，所以这种解剖结构使注意力能够影响感知到的分组。因此，注意力可以调节或敏化注意力集中的中心中的细胞，而不完全激活它们，因为中心集中的兴奋性信号和抑制性信号是平衡的。注意还可以抑制周围环境中的细胞。通过这种方式，注意力可以改变确定哪些分组将进入意识状态的兴

奋性/抑制性平衡。当一个对象的某个等级上的注意力可以选择性地沿着定义整个对象的感知组流动时,就会发生这种影响的一个典型示例。Roelfsema 等。(1998年)发现他们的猕猴区 V1 的神经生理学记录期间,沿着感知集团这种注意力的流动。由于这种特性,婴儿和成人都可以选择性地将注意力集中在整个对象上,而不只是视觉特征的随机子集上。

支配分组和注意选择过程中的反馈回路的预测帮助稳定发展和发挥了关键作用成人学习内多个皮层区域,包括皮质区 V1 和 V2。在开发过程中,选择电路(其自身正在开发)有助于防止错误激活单元格组合,从而避免将它们组合在一起或连接在一起。

平衡的兴奋性和抑制性连接对皮层加工也有其他影响。平衡的连接有助于解释皮层神经元发出的尖峰的数量和时间分布的变化。建模研究表明,平衡的激发和抑制如何产生皮质数据中高度可变的尖峰间隔(Shadlen 和 Newsome, 1998; van Vreeswijk 和 Sompolinsky, 1998)。本模型表明,这种可变性可能反映了确保皮层回路稳定发育和学习所需的机制。鉴于“稳定性意味着可变性”,皮质面临着一个棘手的问题,即可变峰值在驱动皮质神经元的响应方面效率很低。另一方面,当分析这些平衡的兴奋性和抑制性连接实际上如何工作以生成感知分组时,很明显,分组电路自动具有优先响应同步输入的特性。图 1 示出为什么同步激活的细胞将有一个困难时间产生一个感知分组,而同步地激活细胞

将不会。根据图 1a,由于平衡的激发和抑制作用,来自单个 2/3 层细胞群体的水平信号的异步上升将使自身死亡。根据图 1b,来自成对适当定位的单元格的同步齐射将开始分组。更进一步的研究还表明,感知分组和注意力回路实际上如何能够主动重新同步已经部分失同步的信号(Grossberg 和 Somers, 1991; Grossberg 和 Grunewald, 1998)。该模型在此公开了稳定发育,成人学习,分组,注意力和同步皮层处理的属性之间以前没有想到的联系。

本文将主要关注上面提到的皮质层 2/3、4 和 6 中水平连接和层间连接的类型如何发展,主要在皮质区域 V1,但扩展到 V2 和更高的皮质区域。这些相互作用通常被认为是“非经典”接受场的基础,这些接受场对发现个体特征的环境非常敏感(von der Heydt, Peterhans 和 Baumgartner, 1984; Peterhans 和 von der Heydt, 1989; Born 和 Tootell, 1991; Knierim 和 van Essen, 1992; Sillito 等, 1995)。在这第一个模型的研究中,它被假定个人简单和在层 4 和 2/3,分别复杂细胞的感受域。已经有了实质性的发展。神经生理学家使用多种细胞反应特性对简单细胞和复杂细胞进行分类。最基本的特性之一是,简单的单元倾向于以指定的对比度极性(从暗到亮或从暗到暗)响应一组定向的图像特征(定向的边缘,阴影或纹理渐变)。不是都)。简单细胞是从外侧细齿状核或 LGN 向皮

质输入的自下而上处理的第一阶段。参见图 3a 和 4a。复杂的细胞倾向于响应于图像特征的取向集合，可以具有相反的极性（或者暗至亮或光到暗）。在经典的 Hubel 和 Wiesel（1977）模型的皮质组织中，假定这些特性是由于将来自两个或多个简单细胞的输入会聚而产生的，这些细胞对任一反差极性作出响应，并聚集到共享的复杂细胞群体中。此处理步骤发生在模型的第 4 层和第 2/3 层之间（图 3a 和 4a）。的胡贝尔和威塞尔画面不能然而，完全支持，因为存在已知的反馈相互作用，其链接细胞层 2/3，4，和 6 一起，如图所示的在图 3a 中。这些反馈信号使所涉及的小区共享其某些响应特性。

为了阐明简单和复杂的细胞接受域本身是如何发展的，将简要回顾另外两个模型。综上所述，这三个建模研究为正在进行的建模工作提供了基础，这些工作正在试图展示所有皮质层如何发展。例如，塞兹（Seitz）和格罗斯伯格（Grossberg）（2001）。第二个模型考虑了 V1 如何皮层区管理的基本问题，以在所有包装简单的细胞不同的眼睛或视网膜上不同位置不同方位响应。皮质区域 V1 中的细胞排列成垂直穿过皮质层的列。局部电路将不同皮质层中一列内的细胞链接在一起，如图 3a 和 4b 所示。每列中的单元格都具有类似的方向调整，并且对原始眼睛或眼睛优势具有敏感性。所述皮层包这些列一起在 *efficie* 通过 NT 方式使用的二维地图的方位和眼优势（胡贝尔和威塞尔，1962，1963，1968）。这种组织之所以被称为地图，是因为随着皮质在水平方向上的移动，细胞对定向和眼部优势的调整会以系统的方式发生变化。这样的地图显示出称为奇异性，裂缝和线性区域的属性（Blasdel, 1992a, 1992b; Obeymeyer 和 Blasdel, 1993）。该模型显示了皮质图谱的这些特征如何发展；参见下面的图 14。

由于简单细胞和皮质图谱对于理解皮质功能至关重要，因此许多模型研究了简单细胞如何在定向图谱和眼球优势图谱内发展其定向调谐的感受野（例如，von der Malsburg, 1973; Grossberg, 1976a; Willshaw 和 von der Malsburg, 1976; Swindale, 1980, 1982, 1992; Linsker, 1986a, 1986b; Rojer 和 Schwartz, 1989, 1990; Durbin 和 Mitchison, 1990; Obermayer 等, 1990, 1992; Miller, 1992, 1994; Grossberg 和 Olson, 1994; Sirosh 和 Miikkulainen, 1994; Olson 和 Grossberg, 1998）。另外，本文描述的模型将显示对相同方向但相反极性相反敏感的附近一对简单细胞如何发育（Liu 等人, 1992）。这样的模型称为 Triple-O 模型，因为它显示了方向，眼优势和相反的对比度极性如何共同发展（Olson 和 Grossberg, 1998 年）。较早的模型是 Single-O 或 Double-O 模型，许多模型不代表其连接正

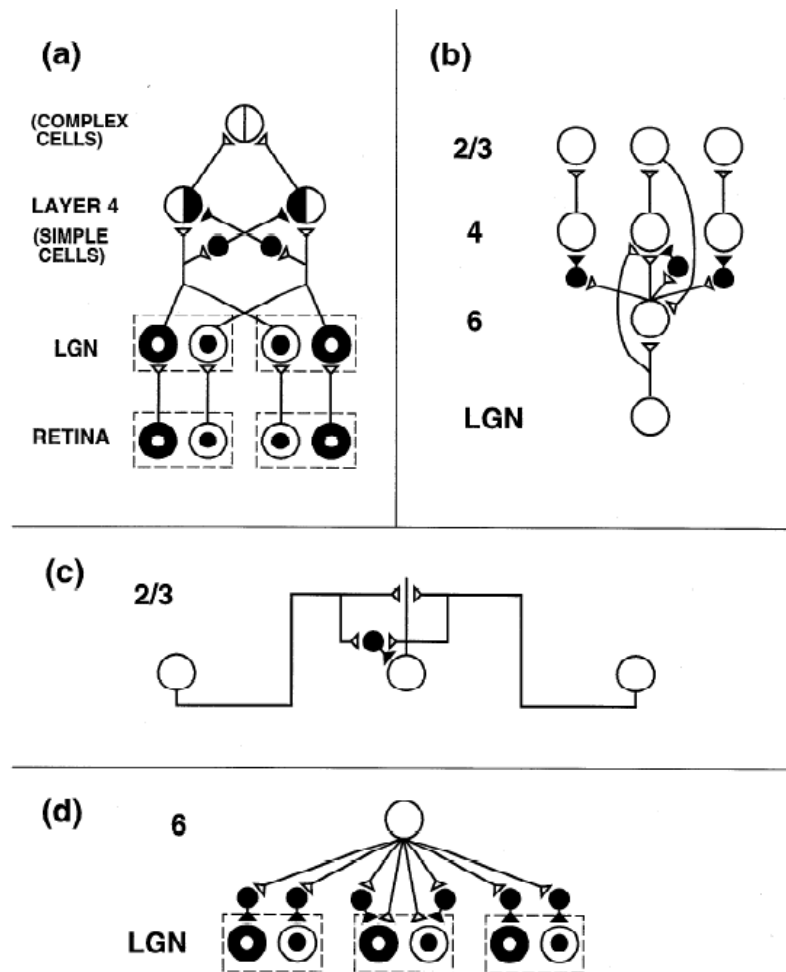


图 4.视网膜, V1, 和外侧膝状体核的成年网络 (LGN) 神经元到该发育模型收敛: (一) 从视网膜前馈电路, 以 LGN 到皮质层 4 视网膜: 视网膜 ON 细胞具有对中心-周围组织 (由黑色环面包围的白色磁盘)。视网膜 OFF 细胞有一个偏心的环绕组织 (黑盘被白色环包围)。LGN: 该 LGN ON 和 OFF 单元接收前馈 ON 和 OFF, 从单元格输入的视网膜。层 4: LGN ON 和 OFF 单元中的兴奋性输入到层 4 建立定向简单细胞感受域。具有相反对比度极性的类似取向的第 4 层简单单元在生成半波整流输出之前会进行竞争。合并的简单单元输出使复杂单元能够响应两种极性。他们据此对图像进行全波校正。见文本的详细信息。(b) 中的层 4, 2/3 之间皮质反馈回路, 和 6: LGN 激活层 6 作为以及作为层 4 层 6 个细胞激发中心狭窄的第 4 层细胞, 并使用跨越较宽的非周围区域的第 4 层抑制性中间神经元抑制它们。第 4 层单元激发第 2/3 层单元, 后者通过第 5 层 (未显示) 将兴奋性反馈信号发送回第 6 层单元。因此, 第 2/3 层可以激活前馈第 6 到第 4 层位于中心的非环绕网络。(c) 在水平相互作用在层 2/3 发起感知分组: 2/3 层复合锥体细胞单突触 EXCITE 另一个通过水平连接, 主要在它们的顶树突。它们还抑制一个另一个通过由模型介导的平滑星状细胞 disynaptic 抑制。这些相互作用共同可以实现“双极性”, 该性质使分组可以在两个或多个诱导剂之间的空间内向内形成, 但不能单个诱因奖励。(d) 来自第 6 层的自上而下的皮质生成反馈: LGN ON 和 OFF 细胞接收来自第 6 层的地形兴奋性反馈, 并通过由第 6 层信号激发的 LGN 抑制中间神经元获得更广泛分布的抑制反馈。该反馈信号输出汇集在所有皮质取向和被相等地传递到 ON 和 OFF 细胞。有关更多详细信息, 请参见文本。[经 Grossberg 和 Williamson (2001) 许可转载]。

在发展的细胞的动力学。Triple-O 模型阐明了对相反的相反极性敏感的附近简单细胞在原则上如何协同激活一个共享的复杂细胞。

所述第三模型表明附近对简单的细胞是敏感的对比度相反极性的实际上如何发展到共享复杂细胞（Grunewald 的和格罗斯伯格，1998）连接。除了调整位置，大小，方向和合并的对比极性外，模型和体内的复杂细胞还调整为双目视差，这是众所周知的物体深度提示（Julesz，1971）。这些复杂的细胞特性有助于解释如何深度敏感感知分组可以形成在被看到纹理背景前面的物体，并且还图地面属性如何出现；参见 Grossberg（1994）对这种情况的进一步讨论。用于本发明目的的关注的一个关键问题是如何相反极化的简单的细胞，其激活是抗-相关的时间（如果在给定位置处的对比度为暗到光，它不能同时是光-暗，相反），仍然可以建立与共享的复杂单元的连接，从而变得相互关联。

提出了几种可以共同实现这一目标的机制。一种机制导致拮抗剂反弹发生在对相反的对比如极性敏感但位置和方向相同的简单细胞之间。例如，当一个简单的细胞，其已经在用于一段时间中响应于暗 TO-光的对比度关断，对手简单小区，即敏感于光-暗的对比度，在简要地匪。提出这种反弹是由于在模型单元之间传送信号的化学发射器造成的。当这些发射器被其路径或轴突中的信号释放时，某些发射器被提议使其适应或失活。相同的习惯性发射器在简单细胞图发展模型中也发挥着作用。还建议从皮层区域 V1 到 LGN 的学习反馈如何进行匹配过程，以帮助稳定皮层复杂细胞中视差调节的发展，并进而扩展皮层图本身。参见图 4d。这种从 V1 到 LGN 的反馈与从皮质区域 V2 到 V1（图 3b）以及其他皮质区域发生的注意力反馈相似。这些各种相互作用阐明如何细胞复杂可以双眼匹配左和右眼用图像特征的不同对比度的极性，但也可以集中信号具有相反的极性相反，用约成人心理物理学和神经生物学数据一致 3-d 视觉；有关使用这些机制的此类数据的解释，请参见 Grossberg 和 McLoughlin（1998）和 McLoughlin 和 Grossberg（1997）。有了这份扩展的引言，现在将更详细地描述相关的建模概念。

2、皮质发育与感知的联系

感知分组是大脑将图像组织成反差的边界结构的过程，该边界结构根据场景和图像中的纹理，阴影和深度提示将对象及其背景分离（Julesz，1971；Ramachandran 和 Nelson，1976；Beck，Prazdny，（Rosenfeld，1983；Polat 和 Sagi，1994）。感知分组是解决“绑定问题”的基本步骤，由此空间分布的要素将绑定到世界上的对象和事件的表示中。虚假轮廓是感知分组的一种特别生动的形式，因为它们说明了如何在不包含对比性风景元素的图像位置上完成感知分组。因此，虚假轮廓是感知分组如何发生的流行且有用的探究。然而，虚幻的轮

廓不仅是感知上的好奇心，因为它们还有助于完成视网膜盲点和静脉，纹理图像中缺失像素等的边界表示。

第一个要审查的模型（Grossberg 和 Williamson, 2001）表明，皮质设计的许多方面已经发展到可以进行感知分组。特别地，该模型提出了视觉皮层的层状回路如何使其能够建立能够主动选择并完成最能代表视觉场景的感知分组，并抑制表现得较差的较弱分组的连接。获胜的分组具有连贯的特性，即其构成特征通过反馈交互被有效地绑定在一起，甚至甚至是同步地。以这种方式选择的获胜组也可以代表世界的模拟属性，例如场景中对象的相对对比度和空间位置。我称这种性质的组合为模拟相干性。模拟相干性不是容易以健壮的方式通过计算获得的属性的简单组合，因为导致相干绑定的主动选择过程可能太容易锐化特征值，以至于失去了它们的模拟属性。LAMINART 模型显示了新皮层的层状电路如何稳健地实现模拟相干性，从而解决了绑定问题。

模型如 LAMINART 哪个环节大脑行为需要以显示如何相互作用的许多细胞模型中产生一致的行为数据突现性质。该模型模拟了几种类型的紧急属性。如上所述，该模型假定简单和复杂细胞的经典接受域已经发展。这个假设与数据表明 LGN 到 V1 连接的定向模式在睁开眼睛和结构化视觉输入之前就已经形成了一致（例如 Chapman 等, 1991; Stryker 和 Harris, 1986; Antonini 和 Stryker, 1993a; Chapman 和 Stryker, 1993 年）。该模型着眼于在睁开眼睛之前和发生结构化视觉输入之后，皮质柱之间较远距离的非经典连接如何发展。它提出了控制这种皮层发育的规则。通过确保平衡的兴奋性和抑制性联系的发展，几个这样的规则共同作用以控制模型联系的稳定增长。该发育过程的新兴特征是模型发展成的成人解剖学和神经生理学回路。在模型开发稳定之后，视觉输入会激活发达的解剖结构内的细胞，从而导致第二种新兴属性，即与成人视觉感知数据匹配的细胞活动模式。这两种类型的突现特性显示了单个模型如何解释有关皮层发育，解剖结构，神经生理学和知觉的数据。

经典感受字段：该模型假定该三种类型的电路与（主要）经典感受字段属性发展，至少在一部分，电路，其对...有用之前非经典感受域。我们将已经开发的电路称为“预开发的”电路。在通过模型的动态发展被称为电路‘自我组织’电路。该模型分析皮层内和 *intercortical* 途径之一重要的组合。它并不试图对所有皮层连接，或者在物种间存在差异建模。它还车型预先开发的电路中最简单的方式，因为他们不是焦点的这项研究（但看到下面的模型的预先开发的电路本身如何发展），以及模拟的计算需求是巨大的，甚至但是，初步研究表明，可以对本文建模的计算原理进行详细说明并使其适应这些变化。

模型分析将仅限于皮层区域 V1，尤其是 V1 内的气泡间，建议在其中进行感知分组的早期阶段。越来越多的证据表明，区域 V2 复制了区域 V1 的结构，但在更大的空间范围内，尤其是较长的水平连接以进行分组（van Essen 和 Maunsell, 1983； von der Heydt, Peterhans 和 Baumgartner, 1984； Felleman and 范埃森 (1991)； 格罗索夫 (Grosopf)，沙普利 (Shapley) 和霍肯 (Hawken)，1993； 基斯瓦迪 (Kisvarday) 等人 (1995)。这些解剖上的相似性使我们有可能假设相似的发育过程可能在 V1 和 V2 中均有效。由于区域 V2 中的水平连接程度较大，因此，V2 而不是 V1 可能会执行跨盲点的较远距离的感知分组，形成虚幻的轮廓，并对离散的纹理元素进行分组。另外，V2 似乎专门用于某些启动图形与背景的深度分离的过程。参见 Grossberg (1994, 1997)，以进一步分析图形-地面分离。该模型的预开发和自组织属性在下面直观描述。有关数学描述，请参见 Grossberg 和 Williamson (2001)。图 4 示意了模型的连接。

将 LGN 输入直接输入到第 4 层：在大脑和模型中，视网膜都会激活外侧膝状核 (LGN)，后者又输入到皮质区域 V1。LGN 输入直接激发第 4 层 (Hubel 和 Wiesel, 1962； Chapman 等, 1991； Reid 和 Alonso, 1995)，如图 4a 和 4b 所示。在对这些数据进行建模时，为简单起见，使用了一个通用的第 4 层。请参见图 4a 中带有空心三角形的路径。这些输入在建立 V1 简单单元的方向调整中起关键作用。

模型简单单元格具有预先开发的连接，这些连接可响应给定的方向和对比度极性。也就是说，它们对具有指定方向的视觉输入响应最佳，并且该视觉输入在此方向上的亮度偏好是从暗到亮或从暗到亮，但不能同时出现。在图 4a 中，简单单元由带有半白色和半黑色半磁盘的圆形符号表示。这些特性由模型 LGN 输入和皮质内相互作用产生，如下所示：LGN ON 单元（通过输入起始点打开的单元；请参见图 4a 中带有白色圆盘和黑色环的符号）和 LGN OFF 单元（通过输入关闭的单元）起始；参见图 4a）中带有黑盘和白色环的符号，两者都输入到第 4 层。它们组织成空间偏移的阵列，ON 单元输入相对于 OFF 单元输入在空间上偏移，如图 4a 所示。由于此输入阵列，第 4 层简单单元可以响应定向的输入，该输入的发光区域激发 ON 单元，而暗区域激发 OFF 单元。

对相同方向敏感但相反极性相反的细胞之间的相互抑制性相互作用提高了简单细胞对定向对比的选择性 (Palmer 和 Davis, 1981; Pollen 和 Ronner, 1981; Ferster, 1988; Liu 等, 1992)； Gove, Grossberg 和 Mingolla, 1995 年)；请参见图 4a 中带有黑色三角形的路径。然后，当通过相同的输入相等地激活编码相反对比度极性的单元时，它们会通过相互抑制而相互关闭。另一方面，当定向输入是

如图所示，最能匹配其位置，方向和对比度极性的简单单元将被激活。我在下面回顾了如何发展出对相同方向和相反极性相反敏感的相互抑制的简单细胞，同时又发展了一个皮质图，其方向和眼优势列显示了 Blasdel 报告的骨折，奇异点和线性区域（1992a, 1992b）和 Obermayer 和 Blasdel（1993）。

平衡的 LGN 输入通过第 6 层到达第 4 层：在大脑和模型中，LGN 输入也直接激发第 6 层（Ferster 和 Lindström, 1985 年），然后通过中心上的非环绕细胞网络间接影响第 4 层（Grieve（Sillito, 1991a, 1991b, 1995； Ahmed 等, 1994, 1997）。在细胞上中心接收来自层 6 兴奋性输入，而那些在空间上更广泛的离环绕（其包括关于中心小区）接收从层 6 通过抑制中间层中抑制性输入 4。在图 4b 中，空心三角形指定兴奋性连接和黑色三角形表示抑制性连接。

该模型解释了为什么第 4 层既接收直接 LGN 输入又通过第 6 层接收间接输入。从第 6 层到第 4 层的间接输入不能激活第 4 层单元。因为中心层第 6 层的激发与抑制之间的（大约）平衡最多只能弱化激活或调节第 4 层中的细胞。这种调节特性有助于确保模型中稳定的皮质发育和成人学习。在许多新皮层区域都发现了这种对第 4 层的双重输入（van Essen 和 Maunsell, 1983； Felleman 和 van Essen, 1991）。该模型表明，从 LGN 到第 4 层的直接和间接输入的组合有助于在所有这些领域中保持稳定的发展和学习，同时还允许自下而上的输入激活它们。特别是，该模型预测，从第 6 层到第 4 层的中心输入和非环绕输入之间的平衡具有以下后果：第 6 层的直接激活可以调制，引发或初步激活第 4 层中的单元，但不能大力开除他们。尽管该预测尚未得到直接检验，但 Callaway（1998b）已报告了兼容的数据，Hupé等。（1997），以及 Wittmer, Dalva 和 Katz（1997）。维持这种平衡的需求还可以预测，为什么在许多皮质区域中，除了通过第 6 层的间接中心输入之外，还需要直接输入第 4 层。由于间接 LGN 到 6 到 4 输入不能激活第 4 层细胞而不破坏皮质发育和学习的稳定性，因此需要直接 LGN 到 4 的输入来启动皮质发射。模型仿真支持以下预测：如果来自第 6 层的兴奋性中心输入相对于来自第 6 层至第 4 层的非环绕输入太强，则开发将无法自稳定。取而代之的是，模型的非经典接受域无法控制地扩散。另一方面，如果抑制作用变得太强，则它可能会抑制太多输入到达第 4 层，从而根本无法激活模型皮质。当然，可能会争辩说，在任何情况下，直接 LGN 到第 4 层连接的发展都较早，但是这种解释并不能解释为什么该连接没有将中心上的非环绕网络也发展为单个输入路径。

假设确实存在从 LGN 到第 4 层的强大直接输入，则从 LGN 到第 4 层的直接和间接路径的综合作用就是形成一个中心上的非环绕网络。当这种网络中的细胞服从神经生理学的膜方程时，它们就可以维持其对输入强度的敏感度，而输入强度在很大的动态范围内可能会发生变化（Grossberg, 1973, 1980b； Heeger,

1993; Douglas 等, 1995)。这意味着可以在较宽的动态范围内通过第 4 层中的目标单元检测到相对输入大小, 而不会出现饱和。这是因为控制细胞激活的神经生理学膜方程包含“分流”或自动增益控制项, 它们对中心的适当平衡做出响应

通过在不破坏靶细胞对输入相对大小的敏感性的情况下使靶细胞的活动正常化来实现非周围输入; 有关此属性的评论, 请参见 Grossberg (1988)。在当前情况下, 这样的网络可保持第 4 层中的信元对来自先前处理级别的输入的敏感性, 无论是 V1 中的信元响应 LGN 输入, V2 中的信元响应来自 V1 的输入, 还是输入的任何其他组合。

总之, LAMINART 模型预测, 由此兴奋和抑制之间的平衡被保持在层 6 到 4 的机构电路是很大的重要性对于实现稳定的皮质发育和更高的视觉感知。几乎没有实验性地探讨过这个问题。该预测暗示了一个关键的皮质设计问题如下: 随着越来越多的非周围细胞被越来越密集的输入模式激活, 是什么阻止了聚合在第 4 层细胞上的总抑制线性增长? 如果刚好够抑制平衡激励时, 短短的投入表现活跃, 那么为什么就不能抑制变得过于强大的时候, 许多输入活跃, 从而切断网络? 另一方面, 如果在许多输入处于活动状态时抑制得到了很好的平衡, 那么为什么在只有少数输入处于活动状态时不发生失控励磁呢?

第 4 层中自归一化抑制性神经元的发展: 该模型通过假设第 4 层中的抑制性神经元以及第 4 层中的靶细胞相互抑制, 从而解决了这些问题。见艾哈迈德等。

(1994, 1997) 以获得一致的数据。特别地, 该模型建议了第 4 层抑制性中间神经元如何学习与第 4 层棘状星状兴奋性细胞以及其他附近的第 4 层抑制性中间神经元的联系。这些连接从零大小的突触权重开始, 对其进行更新以了解其目标细胞的活动模式。在抑制性中间神经元之间发展的递归抑制将抑制性中间神经元的网络转化为循环反馈网络。因为该网络的细胞服从膜方程, 所以该循环抑制性中间神经网络趋于使整个中间神经元群体的总活性归一化 (Grossberg, 1973, 1980b)。因此, 随着输入总数的变化, 趋于在第 4 层简单单元上收敛的总抑制趋于守恒, 从而保持激励和抑制之间的平衡, 并避免了上述问题。

如果通过实验证实抑制性神经元间群体内的这种自归一化特性, 那么它将是一个有趣的例子, 说明一个生物组织水平上的较少顺序如何在较高水平上产生更多的顺序。特别地, 关键的自我归一化特性可以简单地通过使抑制性中间神经元随机发育以抑制其范围内的所有细胞而实现, 而不是限制发育中的抑制途径仅到达兴奋性靶细胞来实现。由于抑制性连接的这种有序生长, 促进了整个网络的稳定性。

保持层内兴奋和抑制之间的平衡 6 至 4 上中心并没有暗示抑制是弱。实际上, 层 4 接收单元只摘环绕输入可以强烈抑制。该模型表明, 从第 6 层到第 4

层的中心外环绕网络可以作为一个选择网络，选择性地将第 2/3 层的最强感知分组通过 2/3-to-6-to-4 反馈环路到 6/4 放大，同时通过 6 到 4 的非环绕声主动抑制 LGN 输入到第 4 层，该 LGN 输入对应于较弱的组；参见图 1a。一直支持较弱分组的输入在此抑制，并因此该分组本身。这被提出来发生的如下。

通过折叠反馈进行柱状组织：假设活动模型的第 4 层单元格通过预先开发的路径生成输入到第 2/3 层的金字塔形单元格。这些层 2/3 细胞通过在模型开发过程中自组织的水平连接来启动感知分组的形成；请参见图 1a 和 4。下面介绍这些水平连接的发展方式。在描述这一点之前，我们首先要注意激活第 2/3 层单元时会发生什么。在整个开发过程中，第 2/3 层中激活的所有细胞，无论是通过自下而上还是水平输入，都会通过第 5 层将兴奋性反馈信号发送至第 6 层（Gilbert 和 Wiesel, 1979； Ferster 和 Lindström, 1985）。在图 1b 中。第 6 层又再次激活了第 6 层到第 4 层的中心偏心环绕网络。此过程称为折叠式反馈（Grossberg, 1999a），因为来自第 2/3 层的反馈信号以前馈方式返回反馈由此被“折回”到层状皮层回路内自下而上的信息的前馈流中。

折叠反馈被认为是一种将 2/3、4、5 和 6 层中的细胞结合到功能栏中的机制（Mountcastle, 1957； Hubel 和 Wiesel, 1962, 1977）。从第 6 层到第 4 层的中心外环绕网络通过帮助控制在开发过程中哪些单元组合同时保持活动状态以及哪些单元将连接在一起来响应其第 2/3 层输入，因为“一起”。

特别是，在 2/3 层模型水平连接的开发初期，这些连接对于共线位置和方向相对而言是非选择性的，如 Galuske 和 Singer（1996）以及 Ruthazer 和 Stryker（1996）的数据。如果在可能的连接方式中没有进一步选择，皮质相互作用可能会在空间和方向上保持分散。这是校正在模型经由 皮质内折叠反馈回路。在特别是，假设的组合自下而上输入和水平连接激活层的一个子集 2/3 细胞中比细胞的子集附近多一点。然后，在其他条件相同，偏爱的层 2/3 细胞更大力激活他们的层三分之二至 5 至 6 途径，然后其上中心 OFF-环绕层 6 到 4 电路。结果，其活性形成最强的 2/3 层分组的单元格将通过非周围的 6 至 4 层抑制其他单元格的活动。然后，获胜的细胞通过发育连接在一起，导致这些细胞的投射范围和方向选择性逐渐增加。请参见下面的模拟。投射范围和定向选择性的这种增加可以解释为什么新生儿似乎将部分被遮挡的物体感知为不相交的部分，但是可以在生命的头两到四个月内将这些碎片处理为连贯的物体（Kellman 和 Spelke, 1983； Johnson）和 Aslin, 1996 年； Johnson, 2001 年）。

这种改进过程利用了以下事实：定向调整的简单单元格可以使发展偏向于偏向于与水平排列的简单单元格的首选方向共线的远程水平连接（Fitzpatrick, 1996； Schmidt 等人, 1997a）。下面示出了这种定向的和共线的水平连接如何

从根本没有水平连接的初始状态发展而来。还显示出，在发育自我稳定之后，相同的属性在产生表现成年神经生理学和心理生理学数据特性的知觉分组中起关键作用。最近的建模工作模拟了底板在第四层连接到第 2/3 层之前，如何帮助跨层建立一致的初始方向偏差（Seitz 和 Grossberg, 2001）。

水平连接和感知分组：如何防止这些正在发展的水平连接产生失控的激励和不可控制的生长，是模型的关键特性之一。线索可能来自成人水平连接的属性。在成年人的 V1 和 V2 区域，2/3 层锥体细胞通过单突触远程水平连接相互激发。它们还使用由兴奋性水平连接激活的短距离突触抑制连接来相互抑制

（Hirsch 和 Gilbert, 1991； McGuire 等, 1991）。参见图 1a 和 4c。因此，兴奋性连接通过抑制性连接得到平衡。下面我们展示了两种类型的连接如何发展成在两个或多个在空间上共线排列的图像对比度之间“向内”生成感知分组

（Grosz, Shapley 和 Hawken, 1993； Peterhans 和 von der Heydt, 1989； Redies, Crook , 以及 Creutzfeldt, 1986； von der Heydt, Peterhans 和 Baumgartner, 1984），但不是从单一图像对比中“向外”（Cannon 和 Fullenkamp, 1993； Hirsch 和 Gilbert, 1991； Knierim 和 van Essen, 1992； Somers, Nelson 和 Sur, 1995 年； Stemler, Usher 和 Niebur, 1995 年。这称为双极性质（Grossberg 和 Mingolla, 1985a, 1985b），如图 1 所示。虚幻的轮廓为双极性质提供了一个很好的例子：如果单个图像对比度可以产生向外的分组，那么我们的感知就会变得拥挤。虚幻的轮廓网从场景中的每个特征散布开来。另一方面，就像在著名的卡尼萨广场（Kanizsa square）（Kanizsa, 1979, 1985）中一样，在两个或多个共线诱导子之间的虚幻轮廓感知是司空见惯的。

该模型提出了 2/3 层激发与抑制之间如何形成平衡，从而有助于稳定皮层发育并导致成年人的双极性。为了确定起见，请调用第 2/3 层金字塔单元，这些单元从第 4 层“受支持”单元接收自底向上的输入，而不接收那些不“不受支持”单元的输入。在模型中，如果无支撑的单元接收到足够数量的水平激励，则它将被驱动到其发射阈值以上。然后，电池将向其自身以及其他金字塔形电池输出水平激励。关闭第 4 层的输入支持会使所有第 2/3 层活动衰减为零。因此，如果间隙足够小，并且间隙的每个末端上来自受支持单元的分组信号足够强，从而可以将位于它们之间的不受支持单元的阈值驱动到高于阈值，则边界可以跨一个间隙进行分组。

来自单个支持细胞的水平激发不会引起失控激发和不受支持细胞之间的向外分组，因为它激活了来自平滑星状细胞的平衡的突触抑制。在这种情况下，因为锥体细胞和平滑星状细胞都接收相同的水平输入信号，所以突触抑制与水平激励成正比。从平滑星状细胞到锥体细胞的抑制可以锥体细胞之间的直接激励落后

由于花费的平滑星状的时间单元来集成他们的输入。因此，第 2/3 层的同步输入有助于分组，因为它们允许水平信号在抑制局部平滑星状细胞生效之前在目标锥体细胞处求和。这种性质与 Usher and Donnelly (1998) 的发现是一致的，当诱导剂同步出现时，视觉分组会得到促进。

如在的情况下的所述层 4 截止环绕，该模型 disynaptic 抑制的中间神经元被预测为相互抑制以及锥体细胞。该模型假说与解剖学数据一致，解剖学数据表明抑制性神经元在锥体细胞和其他神经元上突触 (McGuire et al, 1991; Kisvarday et al., 1993)。因此，预计在这种抑制性中间神经元群体内的总活化将被归一化。作为一个结果，它比激活求和少快速增长的的锥体细胞。该模型在此预测，复发性抑制可以用来控制兴奋抑制平衡在两个 2/3 层和层 4 综上所述，靶锥体细胞的净活化是可能的，并且分组可以发生向内但不向外，从而认识到双极性质 (Grossberg 和 Mingolla, 1985b)，该性质已用于解释和预测许多感知分组数据 (例如 Born 和 Tootell, 1991; Shipley 和 Kellman, 1992; Watanabe 和 Cavanagh, 1992; Daniel 等人, 1992, Grossberg, 1994 年, 1997 年; Polat 和 Sagi, 1994 年; Gove, Grossberg 和 Mingolla, 1995 年; Dresch 和 Grossberg, 1997 年; Grossberg 和 Pessoa, 1998 年)。

比起 V1，皮层区 V2 的双极性质有更多的神经生理学证据 (例如，von der Heydt, Peterhans 和 Baumgartner, 1984; von der Heydt 和 Peterhans, 1989)。在 V1 中，到目前为止，仅发现了一些不受支持的细胞，它们显示了成对的支持细胞完全激活了不受支持的细胞。越来越多的 V1 细胞表现来自邻近锥体细胞的调节作用 (例如 Redies, Crook 和 Creutzfeldt, 1986; von der Heydt 和 Peterhans, 1989; Grosz, Shapley 和 Hawken, 1993; Kapadia, Ito, Gilbert 和 Westheimer, 1995)。)。由于 V1 中的水平连接较短，并且存在来自 V2 的反馈 (水平连接较长)，因此在 V1 中进行这些实验具有挑战性。不支持的 V2 细胞可以被落在 V1 受体视野之外的刺激完全激活，并且可以通过自上而下的反馈来调节 V1 细胞。为简单起见，本模型假定 V1 和 V2 都具有双极属性。

发展规则：通过将两个众所周知的发展规则专门化，可以在模型中产生成人分组的这些属性。第一条规则是当源细胞和靶细胞都活跃时，轴突被细胞靶所吸引 (Gundersen 和 Barrett, 1979, 1980; Letourneau, 1978; Purves 和 Lichtman, 1980; Lichtman 和 Purves, 1981)。第二条规则是轴突在细胞内竞争生长资源 (Purves 和 Lichtman, 1980; Lichtman 和 Purves, 1981)。在本实例中，第一规则允许水平连接，以形成如在源锥体细胞和靶锥体细胞激活被充分相关 在具体地，如果目标小区满足双极属性 并且如果它们不被除去 (卡拉威和 Katz, 1990, 1991; Löwel 和 Singer, 1992; Dalva 和 Katz, 1994)。该规则通过与活

动有关的形态发生梯度来实现，该梯度的强度随与发出它的靶细胞的距离而降低。梯度仅影响活动源单元中的水平生长。发育中的细胞感觉到定义形态发生梯度的化学物质与靶细胞中依赖于活性的化学物质之间的相关性。当实现两个细胞之间的接触时，突触学习法则通过继续感知突触前和突触后活动之间的相关性来增强突触接触。

第二条规则通过从接收比其他目标小区更差的相关信号的目标小区中撤出连接来防止水平连接不受控制地扩散。这两个规则共同作用，以从可能被弱相关的图像特征或统计上无关紧要的噪声激活的单元中撤出连接。

综上所述，这些轴突生长和突触调节的模型机制可以动态地稳定皮质的发育，因为发育中的皮质结构与其环境输入的统计数据相匹配。如果这种比赛在以后的生活中被打乱，那么相同的机制就会触发新的发展和/或学习。由于这种特性，该模型可用于阐明有关新生儿发育和成人学习的共享分子底物的数据

(Bailey 等, 1992; Kandel 和 O'Dell, 1992; Mayford 等, 1992)，成人的可塑性皮层后的皮层表现 (Merzenich 等, 1988; Chino 等, 1992; Gilbert 和 Wiesel, 1992; Darian-Smith 和 Gilbert, 1994; Kapadia 等, 1994; Das 和 Gilbert, 1995; Schmidt 等, (1996 年)，视觉皮层中远程连接的动态重组 (Gilbert 和 Wiesel, 1992 年; Zohary 等人, 1994 年) 以及成人的知觉学习 (Karni 和 Sagi, 1991 年; Poggio, Fahle 和 Edelman, 1992)。实际上，已经根据活动方程式控制突触强度的模型方程式来解释成人学习的特性 (例如, Grossberg, 1980a; Carpenter 和 Grossberg, 1991)。

从 V1 到 LGN 的自上而下的反馈：模型区域 V1 的第 6 层通过中心上的非环绕网络向 LGN 发送自上而下的反馈，这也发生在体内 (Murphy 和 Sillito, 1987; Weber, Kalil 和 Behan, 1989; Murphy 和 Sillito, 1996)。参见图 4d。中心反馈增强了成功激活 V1 细胞的 LGN 细胞的活动，特别是激活代表最强感知组的 V1 细胞。周围的反馈抑制了其他 LGN 小区的活动。正如在所述脑，这种模式反馈电路增加了由 LGN 通过增强 LGN 响应之间上下文显著差异发送到皮质有用的视觉信息 (MCCLURKIN 等人, 1994)，并且也影响 LGN 细胞的长度调整 (墨菲和 Sillito, 1987 年)。从 LGN 到 V1 的电路也被称为调制电路 (Sillito et al., 1994)。

此前建模工作预测，这种反馈途径在稳定发展的作用自下而上了从连接 LGN 到 V1，作为以及作为互惠自上而下从 V1 到 LGN (格罗斯伯格, 1976b, 1980a) 连接。的 Grunewald 和格罗斯伯格 (1998) 如何建模的正常发育自下而上了视差调整可以在 V1 复杂细胞时，例如自顶向下的反馈可操作发生，并已显示出这种发展如何可以分解时它是不。进一步的实验螺柱 Y 的这个问题是必要

的。为简单起见，在水平和层间皮质回路如何发展的模型中，假定这些自上而下的 V1-LGN 连接已预先开发，可用于促进简单和复杂细胞正确组合的激活。

3、开发数据和模拟

本节说明了 Grossberg 和 Williamson (2001) 的模型如何模拟有关区域 V1 中远程水平连接发展的数据。发育自我稳定后，所得网络无需进一步更改即可模拟有关知觉分组的成人神经生理学和心理生理学数据。在模拟了开发数据之后，下面将显示一种这样的模拟。

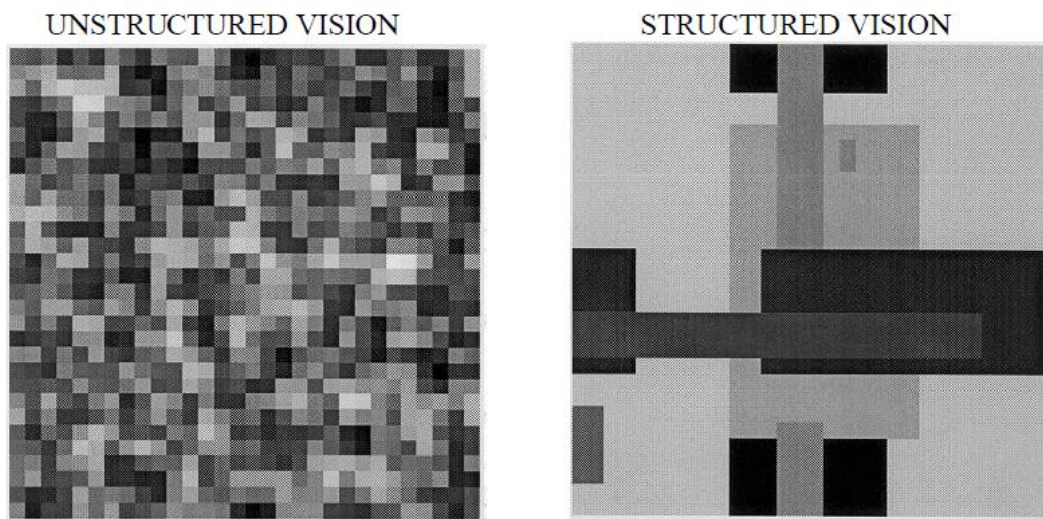


图 5. LEFT：实施例训练图像，其中包括的高斯滤波随机噪声中，用于前眼开口建模非结构化视力。右图：示例训练图像，由 7 个随机配置的矩形组成，输入值随机分布在 0 和 2 之间，用于对睁开眼睛后的结构化视觉进行建模。[经 Grossberg 和 Williamson (2001) 许可转载]。

就像在大脑中一样，该模型经历了两个发展阶段（图 5）。一种发生在睁眼之前，即内源性随机膝状肌和皮层活动决定了水平连接的初始特异性（Ruthazer and Stryker, 1996）。另一个发生在睁开眼睛之后，当有图案的视觉输入可以加强和完善这些联系时（Galuske 和 Singer, 1996）。

几项解剖学研究已经调查了水平投影如何在视觉皮层的表层发展为连接相似取向偏好的圆柱的成人连接（Callaway 和 Katz, 1990； Durack 和 Katz, 1996； Galuske 和 Singer, 1996）。Callaway 和 Katz (1990) 使用神经元示踪和细胞内染色研究了猫纹状皮质或 17 区（猴 V1 区的类似物）中成簇的水平连接的发展。他们发现了一个连，非集群分布，将其从注射 2 毫米在现场的第一产后一周，然后通过增加在范围和聚类的的第二产后一周推算，当眼睛被打开，最后长，由于消除了一些联系，导致预测的缓慢细化，直到产后第六周达到成年集群水平为止。

投影范围的增加：在 Galuske 和歌手 (1996 年) 的调查长范围预测在猫 17 区在出生后发育的不同阶段得到了类似的结论。Galuske 和 Singer (1996) 还报

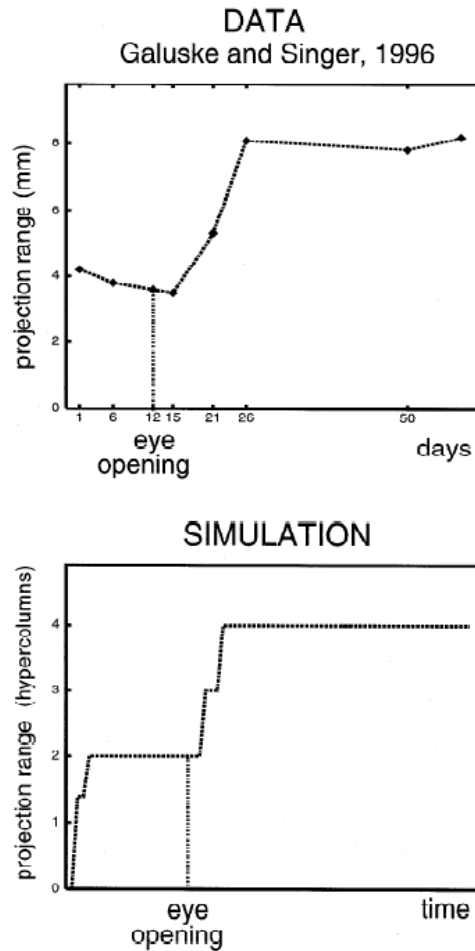


图 6. TOP：猫视皮层中锥体细胞的投射范围与年龄的关系。睁开眼睛后，投影范围翻倍[改编自 Galuske 和 Singer (1996)]。底部：在开发过程中模型锥体细胞的投影范围。“睁开眼睛”后，模型投影范围也会加倍。[经 Grossberg 和 Williamson (2001) 许可转载]。

告了有关锥体细胞投射范围的定量数据（图 6，顶部）。睁开眼睛后不久，投射范围在 12 天之内翻了一番（从 P15-P26 起）。据推测，投影范围的增加是由于在自然的，结构化的图像中发生的较大空间距离上的活动具有更大的相关性。图 6（底部）显示了模型中的模拟投影范围。在睁开眼睛之前，非结构化输入的短距离空间相关性反映在水平投影的相对短距离范围内。睁开眼睛后不久，结构化视觉输入中的远程空间相关性导致投影范围翻倍，就像 Galuske 和 Singer (1996) 的数据一样。这些结果通过在可视图像的统计数据提供更多的远程相关性时引起更大的投影范围来利用上述开发规则。在人类婴儿相似的效应，虽然相对于延迟时间尺度的猫，可以解释如何感知分组之间需要保持 2 至 4 个月内的年龄。

定向选择性的提高：在雪貂中也发现了类似的旺盛生长模式，然后缓慢细化了投影。由于雪貂比猫早三周出生，因此在此期间它比猫具有更稳定的定向选择性皮质细胞反应 (Durack 和 Katz, 1996; Ruthazer 和 Stryker, 1996)。Ruthazer 和 Stryker (1996) 使用称为聚类指数 (CI) 的统计数据报告了有关水平聚类随

时间增长的定向选择性的定量数据。的 CI 测量日志之间的平均最近相邻距离的水平投影的测量窗口内，随机选择的通过之间的平均距离除以点在所述窗口和所述最接近的水平投影。因此，一个统一的水平投影的分布将导致 CI 的 $\log(1) = 0$ 。随着聚类变得越来越精细，CI 也会增加。图 7（顶部）显示了 Ruthazer 和 Stryker（1996）从出生后 21 天到成年年龄所获得的 CI。在睁开眼睛之前（大约出生后 31 天），CI 呈阳性，表明存在聚集性偏见，大概有利于同向连接。睁开眼睛后，CI 迅速增加以反映强烈的成人偏见，支持等向连接。

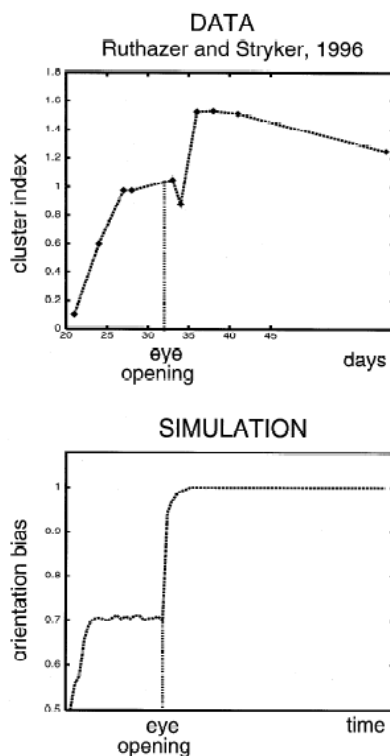


图 7. TOP：雪貂区域 17 中的平均簇指数 (CI) 与年龄的关系。来自 Ruthazer 和 Stryker (1996)：“在 P27 时，水平连接明显聚集，但是单个单元的记录显示出较差的方向选择性 (25% 的细胞具有方向选择性响应)，并且光学成像尚未显示方向图。在 P32 和 P36 之间，随着单单元定向选择性的成熟以及最早的光学定向图的出现，对水平连接进行了二次改进。”睁眼发生在大约 P31。[改编自 Ruthazer 和 Stryker (1996)。]底部：开发过程中模型的聚类偏差。将等取向柱的水平连接强度除以水平连接的净强度后，将其绘制为年龄的函数。

像 Ruthazer 和 Stryker 的数据一样，开眼后聚类偏差会增加。[经 Grossberg 和 Williamson (2001) 许可转载]。

该模型不代表单独的水平投影，而是代表从定向列到其他定向列的水平投影的平均强度。因此，该模型的格式不适合计算 CI 索引。通过将列的水平连接与附近具有相同方向优先选择的列的水平连接的强度除以所有列的水平连接的强度，可以计算出取向优先的类似度量。此统计数据如图 7 所示（底部）。像 CI 指数一样，它显示出初始的中等偏向度，有利于等向性连接，这种连接在睁眼后会急剧增加。为了使计算机仿真更容易处理，该模型目前仅表示两个方向（垂直

和水平），因此图 7 显示了偏向于一个方向而不是垂直方向的偏差。如果模型也表示中间方向，则相对等方向偏差会较小，因为存在中间取向的减少将减小等取向和非等取向柱之间的平均取向距离。

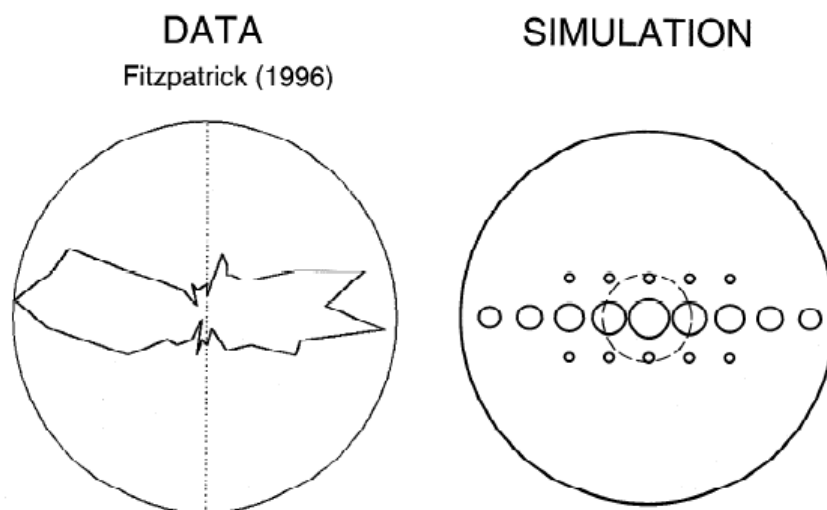


图 8：左图：从树的第 2/3 层条纹状皮层中某个位置投射的投影场的极坐标图。投影场的方向与其源神经元的方向偏好一致。[改编自 Fitzpatrick 的图 11, 1996 年。]右图：学习后，该模型第 2/3 层中水平调谐柱的投影场已达到平衡。每个圆圈的大小代表与每个等取向柱的连接强度。的虚线圆的中间示出了 2/3 层细胞的经典感受域，它是空间范围内，其一个点输入导致的细胞到“火”（即，去上述其输出阈值）。[经 Grossberg 和 Williamson (2001) 许可转载]。

开发后，水平投影优先将具有相似方向偏好且与它们的方向偏好共线对齐的列连接起来（Fitzpatrick, 1996; Schmidt 等人, 1997a）。图 8（左）显示从帕特里克（1996）的极坐标图的树鬃纹状皮层的层 2/3 投影字段从一个站点。每个点到投影场中心的距离代表该角度处标记的端子数量（以 10 为增量）。投影场的方向与其源神经元的方向偏好对齐。图 8（右）显示了平衡了开发后，模型 2/3 层中水平调谐列的类似投影场。每个圆圈的大小代表与每个等取向柱的连接强度。该模型的投影场的各向异性与 Fitzpatrick 的数据在质量上是一致的。这些结果源于以下事实：视觉提示在整个空间中很有可能是局部线性的，因此，最大的相关性将由方向与输入匹配且在整个空间中共线对齐的单元格生成。开发规则使网络能够感知这些相关性，并有选择地放大与它们最匹配的那些连接的增长。

投影场与接受场：神经生理学记录证实，在模型中发育的解剖结构具有与成年动物相似的细胞特性。这种非凡的特性为双极子特性提供了额外的支持。特别地，细胞的总解剖学投影场的范围远大于其神经生理学记录的感受野的范围（Fitzpatrick, 1996）。

菲茨帕特里克（Fitzpatrick）发现树突的投影场延伸超过 2 毫米。距注射部位的距离对应于 15 度偏心距，而在该偏心距处的神经生理学特征性接受区域的尺寸小于 5 度。Das 和 Gilbert（1995）还显示了比投影场更小的经典接收场，他们比较了通过光学记录测量的皮质点扩展（PS）分布，该分布反映了尖峰和亚阈值活动，而尖峰分布则用细胞外电极测量。一个小的定向视觉刺激产生的 PS 分布是峰值分布的 20 倍。此外，PS 分布与方向偏好与视觉刺激的方向一致的列的紧密匹配表明，该分布源自等向的远程水平投影。

类似的属性保存在发展达到平衡后的模型：图 8（右）示出了 2/3 层细胞经典感受域（虚线圆）的相对于所述尺寸其投影在模型字段。投射场和感受野之间的这种差异可以追溯到模型的双极性质：经典的感受野主要反映了模型中皮层网络的自下而上的性质，而亚阈值激活反映了这样的事实，即激发细胞的双极需求通过远程水平连接不满意。所开发的模型还显示出通过光学记录的信号发现的皮层点扩散函数的类型，据信这是由于表层的亚阈值树突状活动引起的（Grinvald 等，1994）。有关更多详细信息，请参见 Grossberg 和 Williamson（2001）。

4、心理物理数据与模拟

视觉皮层发育模型的关键测试涉及在发育结束后，所发展的模型是否在感知上表现得像成年皮质。这种类型的测试提供了强有力的间接证据的类型的因素如何影响婴儿组图像部分处于不同的发展阶段，实际上是由模型所捕获。如果没有定量检测的这样一个链接的假设，这是很难以感到任何的信心在假设什么脑机制负责在不同年龄段婴幼儿感知观察到的变化。在本模型中，一个关键的感知问题涉及该模型是否可以重现有关感知分组的数据。特别是，开发的模型是否可以像人类观察者一样生成对轮廓感应器的强度和位置变化敏感的虚幻轮廓？这是知觉组织的至少有两个原因，一个关键的考验：首先，错觉轮廓需要分组来发生在不接收位置自下而上了投入，因此该模型的边界完成产权以这种方式进行测试。其次，在紧急的分组作为输入强度和位置的函数的模拟的变化-这是我称为所述的属性模拟相干-是层状皮质电路已预测以生成密钥属性之一。这些属性的两个测试总结如下。

轮廓敏感性支持比：图 9 示出的错觉轮廓如何形成由模型，无论是共线的边缘或垂直于线端部，在强度变化作为所述引发特征参数不改变。这些模拟表明，已开发的第 2/3 层连接确实表现出模拟相干性。图 9（上图）绘制了 Shipley 和 Kellman（1992）的数据，这些数据显示出增加轮廓感应器的长度，同时减小它们之间的间隙，并保持感应器加间隙的总长度不变的效果。然后，虚幻的轮廓清晰度大致呈线性增加。换句话说，“轮廓清晰度随着支持率的增加而增加”。图 9（顶部）显示，随着支撑率的增加，模型的虚构轮廓的清晰度也呈线性增加。

该结果是由于以下事实：随着使两个感应器之间的间隙变小，归因于第 2/3 层分组内核朝向其中心的单调增加的幅度，分组信号变得更强（请参见图 8）。

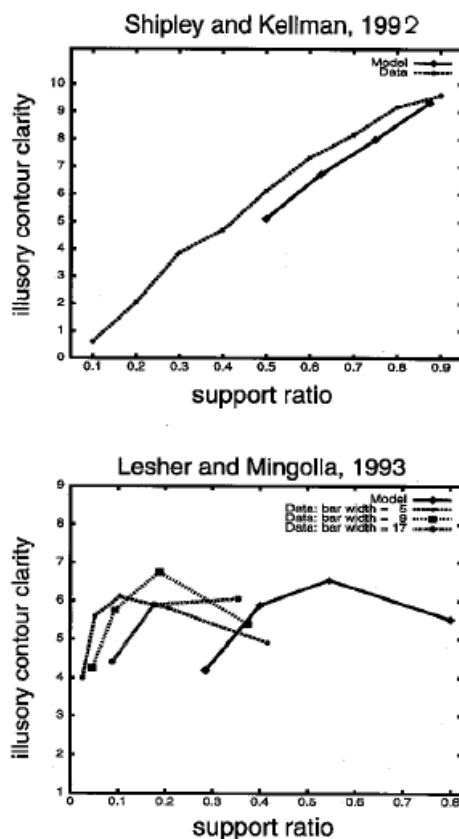


图 9.上图：Shipley 和 Kellman (1992) 获得了虚幻轮廓的清晰度评级，这些清晰度是其支持率的函数。刺激为 4 厘米。虚幻的卡尼萨广场，由四个吃豆人雕像引起。随着支撑比的增加（即，胎面的尺寸增加而间隙的尺寸减小），虚幻的轮廓清晰度大致呈线性增加。[改编自 Shipley 和 Kellman (1992) 的图 5。]通过测量两个对齐的矩形（3 像素宽）之间的垂直分组强度来获得模型结果。矩形的长度加上间隙为 8 个像素。随着通过增加矩形的长度将间隙的大小从 4 个像素减小到 1 个像素，间隙中的平均分组强度会增加。参见文本，了解如何将分组强度映射到感知的幻觉轮廓清晰度度量中。底部：Leshner 和 Mingolla (1993) 还获得了虚幻轮廓的清晰度等级作为支撑率的函数。但是，它们通过增加以下类型的 Kanizsa 方形显示器中诱导物的数量和密度来增加支撑率：pacmen 由黑色轮廓的同心环组成，其轮廓和密度在整个显示器中都增加了。作为诱导轮廓的数量，并且因此所述支撑比率，增加，虚幻轮廓清晰度增加然后减少。[改编自 Leshner 和 Mingolla (1993) 的图 8a 和 10c。]模型的虚幻轮廓强度是沿 4 个像素的间隙测量的。感应器为 2 像素宽的条，条之间的间距变化以在间隙的每一侧产生 1、2、3 和 4 条，条间间距分别为 3、2、1 和 0 像素。[经 Grossberg 和 Williamson (2001) 许可转载]。

该模型与心理物理数据非常吻合，但需要注意的是，当支持率低于 0.5 时，该模型无法形成虚幻的轮廓。这是由于简化了计算的可简化性模型。这些简化限制了它可以进行分组的程度。特别是，选择模型参数时应使其展开的水平投影距离中心仅延伸四个超柱。（A hypercolumn 是包含完整的组代表一个给定的位置

上取向调谐和眼优势细胞的皮质地图的单元。)的另一限制是其在模型仅模拟分组在 V1 和不利用的较大规模的处理在 V2 中。最后,该模型并没有包括视网膜到皮质皮质倍率的(van Essen 的等人,1984),由此刻度发生膨胀作为刺激移入的周边。

图 9(底部)总结示出了由莱舍和 Mingolla(1993)获得的心理物理学数据,如果支持比被以不同的方式增加,然后倒 U 在虚幻轮廓清晰度强度被获得。在本研究中,平行杆与对齐两端分别为用来形成四个吃豆人形象,用它们来诱发虚幻的卡尼萨(Kanizsa)平方感知。的平方通过它们的对准的端部形成垂直于所述杆。当条形的数量变化,从而支撑率发生变化时,测量出虚幻的正方形的轮廓清晰度。所述诱导 pacmen 具有 128 个像素的圆形半径,并且吃豆对之间的间隙中形成的 Kanizsa 正方形知觉是 128 个像素。支撑比率计算为巴诱导剂(1, 2, 4, 8, 16%吃豆)倍条宽,通过的长度划分的数量的平方(384 个像素)的一侧。由于条诱导的宽度增加时,可能诱导剂的数量变得有限,这就是为什么有只导致高达 16 诱导的 9-像素-宽度的情况下,和最多 8 个诱导在 17 像素-宽度的情况。

图 9(底部)显示该模型模拟了轮廓强度的倒 U 形,它是钢筋密度的函数。倒 U 形的结果是由于第 2/3 层中的远程兴奋性水平连接与第 6 层至第 4 层的中程抑制性连接之间的相互作用。Shipley 和 Kellman(1992)的数据以及我们的模拟结果表明,由于第 2/3 层水平协作,减小诱导器之间的距离(直到一定点)会增加分组强度。但是,随着感应器之间的距离越来越近,第 6 层至第 4 层抑制越来越多地抑制了每个 LGN 输入在第 4 层引起的净激励。因此,尽管更多的输入激活了协作的第 2/3 层锥体细胞,但是随着诱导剂变得更密集,每个输入在第 2/3 层上的净效应变得更小。此模拟表明,自组织连接在第 6、4 和 2/3 层之间保持了良好的平衡。就像图 9 中的心理物理学数据一样,模型的虚构轮廓强度受支撑比变化的影响比受棒密度的影响更大。

由于上述模型的实施限制,网络使用相对于间隙长度相对较宽的条(2 像素宽的条,4 像素长的间隙)模拟了这些数据。图 9(底部)显示了由模型获得的结果,条间间隙的大小从 3 减小到 0,诱导子和间隙的总长度大致保持恒定。模型的倒 U 曲线移到数据曲线的右侧,反映出以下事实:模型使用的诱导子相对于间隙大小而言更宽。注意,在数据中,随着感应器宽度的增加,曲线向右移动。

5、分组,注意力和识别的相互作用

至此,本文总结了一个 LAMINART 模型,该模型说明了皮质区域 V1(以及扩展为区域 V2)中的水平和层间皮质连接如何以稳定的方式发展。稳定的发育受第 2/3 层内以及第 6 层和第 4 层之间平衡的兴奋性和抑制性连接的增长控制。模型增长的连接可模拟有关此过程的发育解剖学数据和成人神经生理学数据的

关键属性，并定量地开发网络模拟有关成人感知分组的关键数据，尤其是依赖于非经典感受野属性的数据，从而测试大脑机制与知觉之间的联系假设。关于成人知觉组织和注意力调制了许多额外的心理数据使用的是模拟模型中格罗斯伯格和 Raizada（2000 年），格罗斯伯格和威廉姆森（2001），和 Raizada 和格罗斯伯格（2000 年）。同时注意连接，该模型可以总结为图 10。

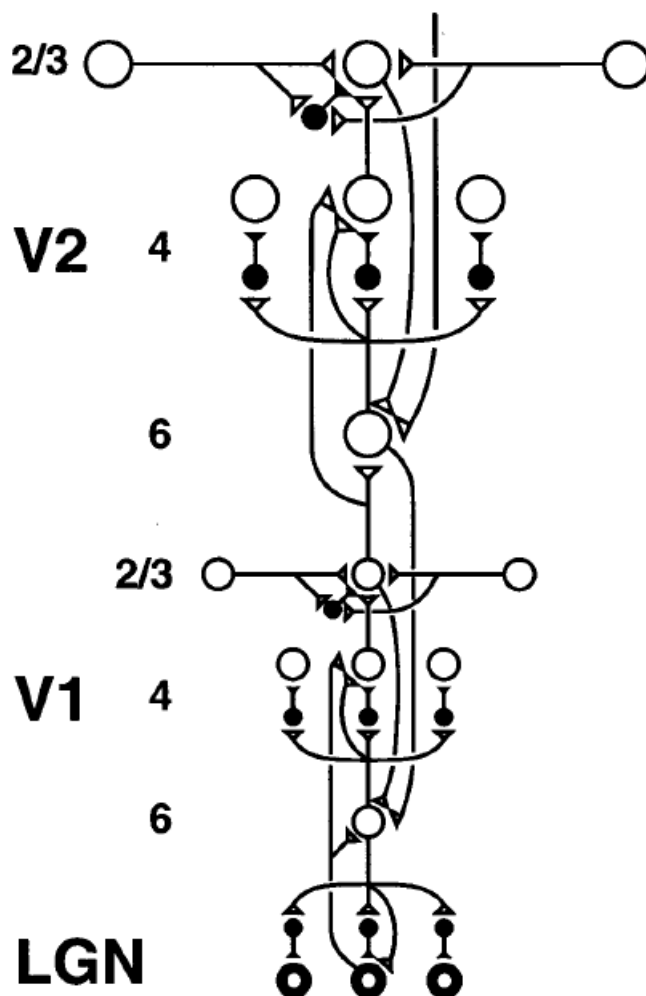


图 10 LAMINART V1 /V2 电路：V2 重复了 V1 电路的层状图案，但是空间更大。特别地，该水平层 2/3 的连接具有更长的范围在 V2，使上述阈值的更多之间感知分组广泛间隔诱导刺激到形式（阿米尔等人，1993）。V1 层 2/3 最多投射到 V2 层 6 和 4，就像 LGN 投射到 V1 的 6 和 4 层一样。更高的皮质区域将反馈发送到 V2，该反馈最终到达第 6 层，就像 V2 反馈作用在 V1 的第 6 层上一样（Sandell 和 Schiller，1982）。从较高皮质区域直接进入 V1（未显示）的反馈路径可以补充和增强从 V2 进入 V1 的反馈。[经 Grossberg 和 Raizada 许可转载（2000）]。

如上所述，在大脑和模型中，第 2/3 层边界信号都通过连接通过第 5 层反馈到第 6 层（Gilbert 和 Wiesel，1979； Ferster 和 Lindström1985）。层 6，反过来，激活上中心 OFF-从层环绕网络 6 到 4 经由折叠反馈（格罗斯伯格，1999 年）。

反馈信号从层 2/3 到层 6 特此被在发送的前馈方式回至层 4 和在其上以 2/3 层。折叠的反馈将第 2/3、6、5 和 4 层中的单元链接到功能列中 (Mountcastle, 1957 年; Hubel 和 Wiesel, 1962 年, 1977 年)。在这样做时, 它使得能够在层 2/3 最强分组信号使用上中心 OFF-环绕从层网络 6 到 4 以加强最强分组和抑制较弱的分组, 都早期发育和成年分组期间和学习。如上所述, 该反馈回路有助于通过关闭应该细胞稳定模式发展没有成为连接用于分组的目的。完整的 LAMINART 模型还具有以下非凡的特性, 这些特性说明了确保稳定的皮质发育的机制也如何导致成人分组, 注意力和识别的有用特性:

快速前馈分组和识别: 尽管需要从第 6 层到第 4 层的竞争性选择电路来选择正确的分组, 以响应具有许多几乎相同强度的分组的复杂场景, 但系统仍可以使用一个通前馈波激活的穿过层 4 到三分之二在一个区域中, 然后从层 2/3 至层 4 中的下一个区域, 并因此上; 参见图 10。这种快速前馈识别已被实验所示, 以成为可能在人类和猴子 (Thorpe et al., 1996)。但是, 如果场景复杂且模棱两可, 则各层 (例如, 从第 6 层到第 4 层以及第 2/3 层之内) 的竞争组之间的抑制性交互作用会削弱第 2/3 层的皮质输出, 从而在做出明确选择之前, 应防止产生大量输出到更高的皮质区域。随着较弱的分组受到抑制, 最强的分组将赢得比赛并变得更加活跃。然后, 获胜的分组可以更快地达到其输出阈值。这种自调节设计可在数据明确时实现快速前馈处理, 并在功能确定的延迟时实现通过反馈选择正确分组的功能。因此, 之后的选择电路允许而定向选择性感受野和水平连接的发展, 它仍然起着每当歧义的视觉场景中存在一个重要的角色, 因为它则有助于选择最强的团体, 同时也抑制细胞活化, 可能伪相关否则会降低以前学习的连接。

选择性对象注意: 如上所述, 帮助选择感知分组的关键选择电路之一是通过第 6 层到第 3 层的中心非中心环绕网络实现的。该选择电路由活化的帧内皮质从反馈, 所述水平分组开始到形成在层 2/3 (图 4b)。的相同的选择电路被启动 以自顶向下的 注意通过帧间皮质反馈从更高皮层区域层 6 (图 10)。由于这种特性, 如自适应共振理论所预测的 (Grossberg, 1980b, 1999b), 不同皮质区域之间的发育和学习也可以得到稳定。的模拟的 LAMINART 模型 (格罗斯伯格和 Raizada, 2000) 表明关注如何能够选择性地增强整个对象, 抑制干扰项附近时。Roelfsema 等人在醒着的猴子的神经生理学记录中证明了这一非凡的特性。

(1998)。对象的关注模型中通过共享由两个关注实现和的分组的相同的选择电路, 由此正确分组可以从复杂场景的许多可能的分组中选择。由于注意力和分组都激活相同的选择电路, 因此注意力可以在整个对象的分组通过 6 至 4 至 2/3 路径到达第 2/3 层后沿整个对象的分组传播。

具有不完整边界的对象注意：在人类中，当对象由具有许多缺失像素的图像定义时，注意力可以选择性地增强整个对象，例如在高噪声（Moore, Yantis 和 Vaughan, 1998）或不完善的情况下可能会发生，例如，在视网膜处理中的一个刻痕。Raizada 和 Grossberg（2000）的模型仿真表明，分组如何通过虚幻的轮廓线预先完成缺失像素上的对象边界；那么注意力可以有选择地增强完成的对象分组。

重要数据的注意选择：使用自上而下的 6 至 6 层注意路线，注意力可以在多个皮质区域之间跳跃。这样，来自较高皮质区域的图形背景和认知限制可以帮助选择分组，从而在场景中搜索所需的对象。注意也可以调谐自下而上向上在自适应滤波器的每个区域的层 4 通过使用层 6 至 6-至 4 折叠反馈通路（图是对重要信息特别敏感 10）。

为什么自上而下的 6 到 6 路线不会像自下而上的输入那样打开整个皮质？如果发生这种情况，将会模糊意图与现实之间的区别。幻觉是司空见惯的。这不会发生，因为如 ART 预测的那样，第 6 至 4 层的中心处具有平衡的激发和抑制。它可以调制，敏化或灌注第 4 层，以更强烈地响应所需的输入，但是它本身无法打开第 4 层。该假设与 Hupé 等人的神经生理学数据一致。（1997）谁拥有显示“来自区域 V2 的反馈连接可调节，但不会在 V1 神经元中产生中心-周围的相互作用”，而来自雪貂视觉皮层的数据表明 6 至 4 层电路功能较弱（Wittmer, Dalva 和 Katz, 1997 年）。从 V2 到 V1 的这种皮质间反馈连接可以调制 V1 的电路，使其具有“高阶”边界完成和 V2 区域的图形地面感知特性（Grossberg, 1994, 1997; Lamme, 1995; Zipser, Lamme 和 Schiller, 1996）和/或其他皮质区域（例如 Hupé 等, 1998; Watanabe 等, 1998）。

为什么有两个自下而上的第 4 层路径？第 6 层到第 4 层电路的预测调制特性有助于解释从 LGN（图 4b）到 V1 的第 4 层和第 2 层的直接输入的否则神秘的存在。V2 的第 2/3 层中的 V2 的 4 个（图 10）。如果没有到层 4 的直接路由，皮质不可能在所有打开的，因为间接 6 至 4 的路线，这也可以通过激活自下而上向上输入，是仅仅调节。为什么，在反过来，是在间接的 6 到 4 路仅仅是调节？鉴于在所有感觉和认知新皮层中似乎都存在类似的安排，为什么这不是对电线的巨大浪费？我提出的答案是：ART 在数学上证明了需要调制反馈选择电路，以便皮层可以在婴儿中稳定发展其连接，并在成年人中稳定学习（Carpenter 和 Grossberg, 1991; Grossberg, 1976b, 1980b, 1999a, 1999b）。因此，可以预测稳定发展的规则将定义我们对成年人的关注以及成年人的分组和学习的含义。

6、皮质图的开发

Triple-O 映射特性: 在视觉体验之前, 主要视觉皮层的发育会产生定向调谐的皮层神经元, 可根据 Hubel 和 Wiesel (1962) 的标准将其分类为简单或复杂。在几周的视觉体验后, 这些皮层细胞会发展成成人的反应能力 (DeAngelis 等, 1993; Ghose 等, 1994; Hubel 和 Wiesel, 1974)。产前将成皮细胞进入眼优势列的分离也与视觉体验无关 (Horton and Hocking, 1996)。在视觉体验的最初几周中, 单眼而不是双眼的剥夺会导致眼优势膜片排列的急剧变化 (Hubel 等人, 1977), 但是这些变化可能被神经活动的消除所阻止 (Stryker 和哈里斯 (Harris, 1986) 的研究表明, 依赖于活动的过程是导致眼球优势的原因。

成年皮层细胞被排列成具有相似取向调整和眼部优势的垂直列, 这些列被排列成平滑变化的二维定向和眼部优势图 (Hubel and Wiesel, 1962, 1963, 1968)。眼优势的取向调谐和属性构成两个的所述 O 公司中的三重-O 地图。皮质的定向图在猫 (Bonhoeffer 和 Grinvald, 1991; Grinvald 等, 1994) 和猴子 (Blasdel, 1992b; Blasdel 和 Salama, 1986) 的定向中心周围以漩涡状排列。显性猫 (安德森等人, 1988; LeVay 等人, 1978; Löwel 和 Singer, 1987; Löwel 等人, 1988) 从有所不同条纹-像图案在猴 (Blasdel, 1992 年 a, 1992 年 b; 胡贝尔等人, 1977 年, 1978 年; LeVay 等。人, 1975, 1985; Obermayer 和 Blasdel, 1993)。在两个物种中, 这些模式在约 1 mm 的空间尺度上都很明显。

Triple-O 概念中的第三个 O 涉及在较小的空间尺度上存在对手简单单元的情况。就是说, 附近有皮质单细胞表现出相反的空间相位 (Pollen and Ronner, 1981), 并且这些细胞可以通过功能性连接, 抑制性连接 (DeAngelis 等, 1991; Liu 等, 1992; Palmer 和 Davis, 1981)。将具有互补的 ON 和 OFF 区的简单细胞排列成相互抑制对有助于解释局部皮层内抑制的来源, 这在简单细胞接受场中在 ON 和 OFF 区之间提供了功能拮抗作用 (Hubel and Wiesel, 1962)。这种互补的表示还有助于解释通过 APB 的应用阻断 ON 视网膜神经节细胞后定向调节的强大表达 (Schiller, 1982)。这些事实是通过在其中开和关膝状传入突触到对相互抑制简单的细胞模型总结并 (例如, Shulz 。等人, 1993; 戈夫等人, 1995)。

复杂的细胞也对定向的刺激作出反应, 但是没有很好地隔离开和关的感受野子区域。在 V1 的几乎每一层中都可以找到复杂的细胞 (Gilbert, 1977), 这与存在于皮质的反馈环 (例如第 4、2/3 和 6 层之间) 一致。已经描述了在没有分离的 ON 和 OFF 区域的情况下进行调节的方法, 该方法在单个复杂细胞中合并具有不同空间相位的简单细胞反应 (Emerson 等, 1992; Gove 等, 1995; Grossberg 和 Mingolla, 1985a, 1985b; Spitzer 和 Hochstein, 1985; Jacobson 等, 1993)。

皮质图开发模型的共享属性: 许多模型证明了单个简单的细胞反应特征和全局图如何通过局部过程同时自组织。最早的模型之一表明, 当具有定向输入时,

具有被关联学习规则修改的权重的神经网络如何产生定向调整（von der Malsburg, 1973; Grossberg, 1976b）。Linsker（1986a, 1986b, 1986c）随后证明了没有定向输入的定向调谐的自组织。其他建模工作表明，不相关的输入会如何产生眼球优势图（Swindale, 1980; Kohonen, 1982, 1989; Miller 等人, 1989; Rojer 和 Schwartz, 1989, 1990），方向图如何形成（Swindale, 1989）。1982 年），方向图和眼部优势图如何同时发展（Durbin 和 Mitchison, 1990 年; Obermayer 等人, 1990 年; Obermayer 等人, 1992 年; Sirosh 和 Miikkulainen, 1994 年; Swindale, 1992 年），以及如何发展定向调谐的简单细胞及其在皮层图中的排列可能会同步进行（Miller, 1992, 1994）。这些模型中的每一个都使用稍微不同的方程式来计算其映射。例如，某些模型专注于在不对细胞自身动力学建模的情况下改变神经联系的学习。例如 Miller（1992, 1994）。一个-所有这些模型的实现三种计算原则（格罗斯伯格和奥尔森, 1994）的事实源的噪声，一个带通滤波器，以及标准化所有特征尺寸-澄清什么所有这些不同型号的共同点从计算的角度来看。格罗斯伯格和奥尔森（1994）表明，这三个因素是足以产生其表现出的奇点，骨折，和皮质地图线性该区域被发现在体内（Blasdel, 1992 年 a, 1992 年 b）。

本文简要回顾了皮层图发展的神经模型（Olson 和 Grossberg, 1998），建立在这些较早的发展模型的基础上。该模型展示了眼部优势和方向的皮层图的自组织，同时发展了对相反的相反极性敏感，并显示出偶数对称或奇数对称的接收场的相邻的定向调谐简单细胞。这些成对的单细胞为诸如 APB 的皮层下应用如何影响皮层定向调节以及皮层复合细胞如何聚集来自正在发展的皮层图中的相反极化的单细胞的信号等事实提供了自然的解释。

对手简单单元格和惯性回弹：为了获得这些结果，皮质细胞及其细胞间相互作用的动力学需要明确建模。特别地，该模型从成对相互作用的空间连续皮质细胞阵列开始。（也可以使用组织更松散的细胞分组，但是最简单的情况是细胞对。）在发育发生之前，这些细胞没有明显的方向性偏好。它们是由自下而上的输入激活的，其输入强度是随机选择的。然而，这些细胞对确实具有这样的性质，即一对中一个细胞中活性的偏移可以导致该对对手细胞中活性的瞬时拮抗性反弹。每对中的单元称为 ON 单元和 OFF 单元，因为输入到 ON 单元的偏移会触发相应 OFF 单元中的瞬态激活。这种反弹通过的相互作用引起的三个因素：一些所述的细胞通过对手竞争相互作用；在某些网络路径中的化学递质以活动依赖的方式适应；并且一些细胞接受内部的补品激活来源。当这三个因素适当地布置在电路中时（例如，图 11），那么，当一个 ON 单元被一个自下而上的输入激活时，由该输入释放的发射器将激活该单元，但是它也会使或压低，以依赖活动的

方式 (Abbott 等, 1997; Grossberg, 1972, 1976b)。当 ON 单元的输入关闭时, 发射器的适应性会持续一会儿。发射器被 OFF 单元不习惯于以相同的程度, 因为在此期间在 OFF 单元中没有活性的时间。

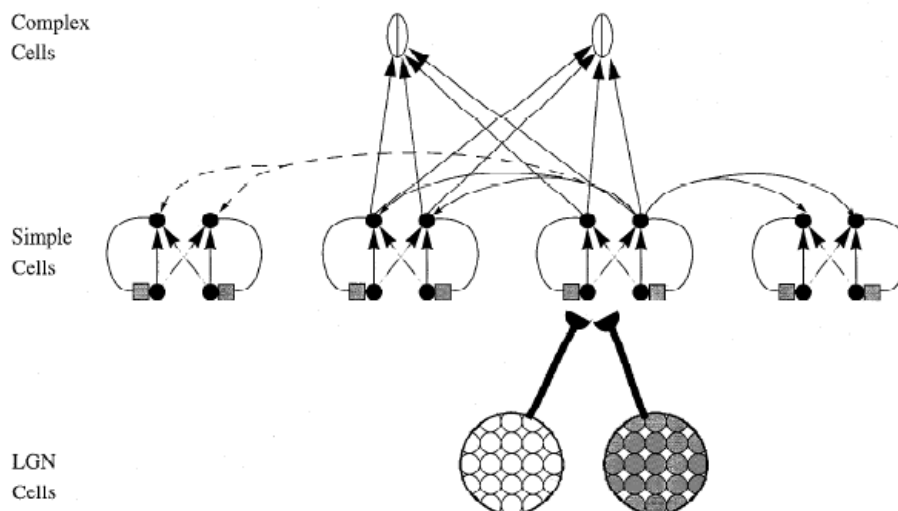


图 11。成对的未定向细胞 (将变成简单细胞) 通过对手竞争 (简单细胞之间的虚线) 和习惯性发射器 (方形突触) 相互作用。另外, 更长的范围上, 中心激发复发 (简单的细胞之间的水平实线) 和仍然较长程离环绕复发性抑制 (简单的细胞之间的水平虚线) 存在。从外侧膝状核 (LGN) ON 细胞 (空心圆) 和 OFF 细胞 (灰色圆盘) 接收的输入。在成皮细胞途径 (半盘突触) 中学习过程中的适应权重。在相同的皮质位置, 复杂细胞对简单细胞响应的加权总和作出反应。仅针对一个单元格显示所有交互。[转载自奥尔森和格罗斯伯格 (1998) 的许可]。

自下而上的输入不是唯一可以激活这些变送器的输入。还存在一个对 ON 和 OFF 单元均进行音频激活的输入, 并均等地激活 ON 和 OFF 单元。也就是说, 它是一个非特定的输入。当 ON 单元的输入关闭时, 由于 ON 单元的发射器更习惯于使用音频输入, 所以与 ON 单元相比, 音调输入可以更多地激活 OFF 单元, 在细胞之间发生对手竞争之后, 存在净 OFF 激活, 从而导致活性的拮抗反弹。反弹是瞬态的-即仅持续很短的时间-因为对 ON 和 OFF 单元相等的补品输入逐渐使两个单元的发射器也逐渐适应。然后, 单元之间的对手竞争将它们都关闭了。

这种拮抗性反弹在其他地方已被用来解释有关视觉后效应的心理物理学数据 (Francis 和 Grossberg, 1996; Grunewald 和 Lankheet, 1996), 持久性 (Francis 等, 1994) 和双眼竞争 (Grossberg, 1987)。Ringach 等。(1996) 报道了使用反向相关技术分析皮层区 V1 神经元定向调整的反弹现象的直接神经生理学证据。

经常在正中离环绕网络动态: 当嵌入在一个模型, 其机制实现上面列出的三种计算性能-即, 噪声, 带通滤波器, 以及标准化所有特征尺寸的来源-这些对手

细胞发育成简单具有相似方向调整但对相反的对比极性敏感的液晶盒。这些额外的机制包括中程复发性刺激和远程复发抑制，它们与短程对手机制相互作用（图 11）。这些较长距离的相互作用倾向于使整个简单细胞的总活性正常化。它们还对比增强了从外侧膝状核（LGN）ON 细胞（空心圆）和 OFF 细胞（黑色圆盘）接收的输入。当一个随机输入第一激活的 LGN，它是通过在之间的通路（当时）随机的，小的，自适应权重过滤 LGN 和简单的细胞。接收到最大输入的简单单元将赢得增强对比度的竞争，该竞争是通过周期性的中心在中心外交互作用实现的。这种相互作用选择了获胜的细胞并增强了它们的活性。

拮抗剂反弹如何影响这一学习过程？当关闭所选简单单元格的输入时，拮抗反弹将激活其对应的 OFF 单元格。同时，输入偏移还会在 LGN 中引起活动的拮抗反弹。反弹的 LGN 细胞和反弹的简单细胞之间的途径中的适应权重了解其激活之间的相关性。LGN 中的拮抗反弹代表与其 ON 响应相同的激活空间模式，但具有相反的对比度极性。其结果，虽然在 LGN 到 ON 单元的权重学会码的预定取向中，LGN-TO-OFF 单元的权重学习代码相同的取向，但具有相反的极性相反。此属性在图 12 中进行了图解说明。

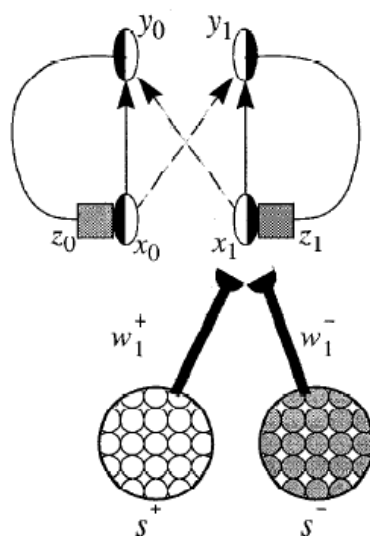


图 12. 相对的简单信元的本地连通性由一对输入信元 $x_i(j, k)$ ，反馈信元 $y_i(j, k)$ 和适应性发射机 $z_i(j, k)$ 组成，后者构成两个信道，分别对应于带有下标 0 的单元和带有下标 1 的单元。每个简单单元 $x_i(j, k)$ 沿加权路径接收 LGN ON (+) 和 OFF (-) 信号。通道内的垂直前馈激发（实线箭头）和通道之间的相互前馈抑制（虚线箭头）在简单细胞之间产生拮抗关系。位置索引 (j, k) 已删除。[转载自奥尔森和格罗斯伯格（1998）的许可]

对手学习比这里所述的要复杂得多，因为 OFF 单元学习还必须响应直接 LGN 输入到 OFF 单元的原因，这是由于外部输入的极性相反，而外部极性与激

活 ON 单元的极性相反。计算机模拟表明，反弹的活动足以使这种学习产生偏差，从而获得理想的结果。也就是说，网络可以发展成对附近的简单细胞，这些细胞对相反的相反极性但方向相同（图 13）。甲第二重要结果是其非重叠的，面向 ON 和 OFF 的子区域在模型 geniculocortical 小区的权重发展。该特性有助于解释初级视觉皮层中的简单细胞如何从 LGN 的不同区域直接接受兴奋性连接（Liu 等人，1992； Reid 和 Alonso，1995）。的本身不同 ON 和 OFF 的子区域，以简单的皮质细胞提供直接定向输入。

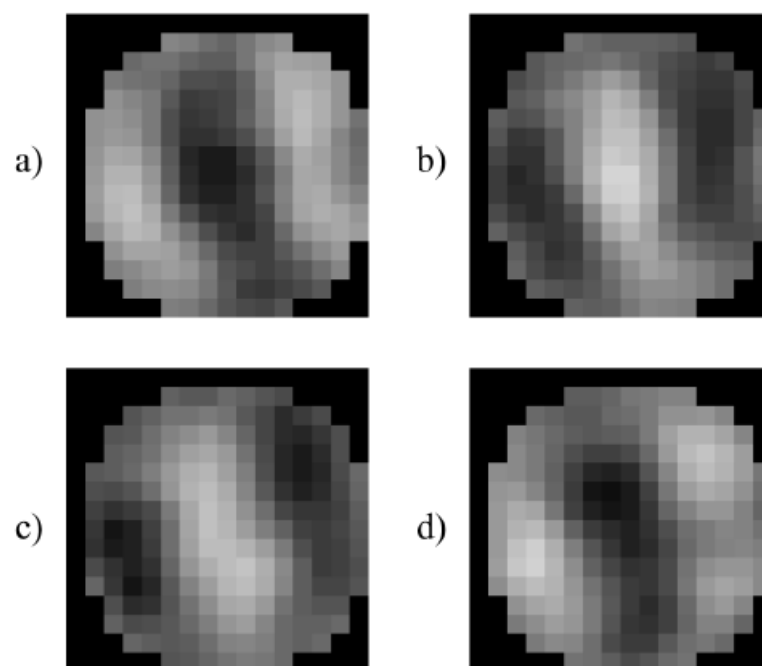


图 13.学习到的自适应权重的对立性：模型开发导致对手简单单元格中极性相反的 ON 和 OFF 自适应权重。（a）和（b）代表对应于给定简单单元格的 ON 和 OFF 权重；（c）和（d）代表对应于对手简单像元的 ON 和 OFF 权重。注意，在 ON 单元权重强的地方，OFF 单元权重弱，反之亦然。[转载自奥尔森和格斯伯格（1998）的许可]。

因此，Triple-O 模型表明，产前发育如何导致最初混合的皮质细胞的 ON 和 OFF 输入混合到定向的兴奋性子区域。

突触学习法：模型自适应权重是根据被称为关联学习规则修改龄学习规则或门控下降学习规则（格斯伯格，1976a，1976b；亦见基于 Kohonen，1989；Obermayer。等，1992；辛格（1983 年）。根据此学习规则，仅当突触后简单细胞活跃时才进行权重变化。然后权重缓慢变化以跟踪它们在路径中感测到的输入信号。当通过突触前和突触后神经场的活动在其中心外与周围的相互作用进行标准化时，初龄学习规则将权重归一化。归一化倾向于使撞击在每个皮层细胞上的权重之和大致恒定。

全局属性，奇点，线性区和转折点：当所有的模型机制互动起来，属性映射出现类似于那些实验报告。特别是，已开发的图展示了生物取向图的漩涡状，逐渐变化的特征以及这些图的关键特征：奇异性（低取向选择性的区域，所有其他取向都围绕着该区域分组），线性区域（取向所在的区域）随皮层距离相对线性变化）和骨折（方向在一个空间方向上迅速变化而在正交方向上缓慢变化或根本不变化的区域）。这些关键特征中的每一个都显示在图 14 所示的模拟方向图中。

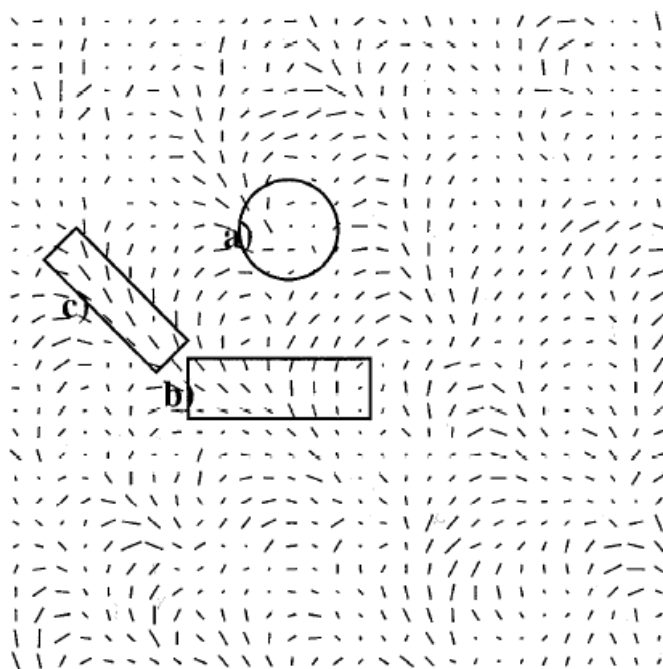


图 14.方向图：模拟的双目方向图的子集。生物学方向图的主要特征在这里出现：（a）奇点；（b）线性区；（c）转折点。[转载自奥尔森和格罗斯伯格（1998）的许可]。

在此外，眼优势地图，这反映皮层细胞的眼睛偏好，还开发了通过从对侧眼在每个皮层位置贡献的总重量中减去同侧眼贡献的总重量来计算眼的优势指数。图 15 显示了叠加在眼部优势图上的方向图。对侧眼占优势的区域呈白色，同侧眼占主导的区域呈灰色。作为与皮质地图，该模型图的眼优势是由隔行扫描的暗和对应于由每个眼睛为主区域的光的补丁组成。眼部优势度和取向偏好与皮质图中的相关性几乎相同：一只眼或另一只眼主导的区域倾向于与低取向选择性的区域对齐，而高取向选择性的区域则倾向于与皮质方向对齐。眼优势带的边界（Blasdel, 1992b）。早期建模的工作已经显示，使用的空间各向异性滤波器可以产生条纹眼优势的地图，甚至更密切类似的图案观察到实验在猴（Swindale, 1980; Rojer and Schwartz, 1989, 1990; Grossberg 和 Olson, 1994 年）。这可以在本建模框架内通过使用简单单元之间的横向连接的各向异性模式或通过基因纤维连接的各向异性模式来实现。例如，当将图 11 中的模型嵌入到图 4 的层状模型（包括其各向异性的水平连接）中时，是否自然会产生这种增强效果还有待

观察。Triple-O 模型的其他属性包括具有均匀分隔的 ON 和 OFF 子区域的偶数对称和奇数对称简单单元的开发。由于这些简单单元的空间排列，被小范围内的简单单元的加权平均值激活的复杂单元没有良好隔离的 ON 和 OFF 子区域，而且还合并了对相反对比度敏感的简单单元格的响应极性。

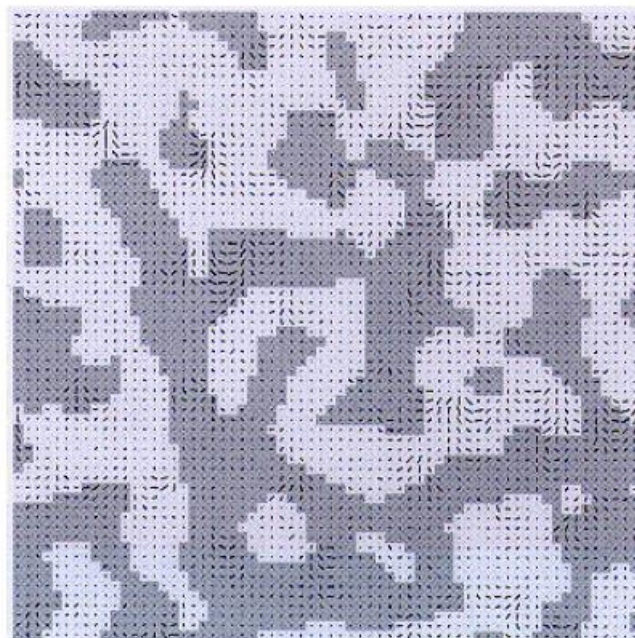


图 15 取向偏好和眼部优势图：每个位置的取向偏好由首选取向上的线段表示，其长度与取向选择性成比例。对侧眼占主导的区域为白色，同侧眼占主导的区域为灰色。[转载自奥尔森和格罗斯伯格（1998）的许可]。

该汇集过程在视觉知觉的皮层模型中起重要作用。因为复杂的细胞汇集半从对极性相反的，但类似地定向简单细胞的波整流输出信号，计算它们的取向，全波整流的所述图像。这样的操作已成为解释有关人类纹理隔离数据的模型的标准（Grossberg 和 Mingolla, 1985b; Grossberg 和 Pessoa, 1998; Chubb 和 Sperling, 1989; Sutter 等人, 1989）。由于复杂的单元池聚集了来自相反极性的信号，因此它们可以在带纹理的背景前面的对象周围生成对象边界。在特别地，一个躺在灰色对象在前面一个黑色和白色纹理背景的将生成的灰色到白色（光到暗）和灰至黑（暗到亮）沿其周边的对比度。因为复杂单元可以同时响应两种对比极性，所以它们可以帮助生成包围整个灰色对象的边界。参见图 4a。

7、视差敏感复杂细胞的快速发展

该三 O 模型没有显示出从简单的细胞复杂的细胞连接，如何发展。也没有表明由于这些连接，复杂的细胞如何迅速变得对双眼视差敏感。Grunewald 和 Grossberg（1998）的研究对这些事件如何发生进行了建模。该模型（图 16）表

明，视网膜，LGN 和皮质简单和复杂细胞之间的前馈和反馈相互作用都可以从婴儿的立体视的粗糙水平 (Birch) 中快速产生高度可调的视差选择性神经反应。 (Gwiazda 和 Held, 1983; Blakemore, Hawken 和 Mark, 1982; Blakemore 和 van Sluysters, 1974; Daw, 1994; Daw 和 Wyatt, 1976; Freeman 和 Ohzawa, 1992; Held, Birch 和 Gwiazda, 1980; Leventhal Hirsch, 1992; Movshon 和 Dusteler, 1977; Shimogo, Bauer, O'Connell 和 Held, 1986)。现在将回顾一些有助于解释这一发展过程的关键建模机制。特别令人感兴趣的是模型的自上而下的皮质-膝状连接，这有助于确保双眼视差调整可以快速发展而不会失去稳定性。也就是说，这些自上而下的联系使快速学习得以发生而不会造成灾难性的遗忘，从而说明了自适应共振理论的原理甚至可以在视觉处理的最早水平上发挥作用 (Grossberg, 1999b)。

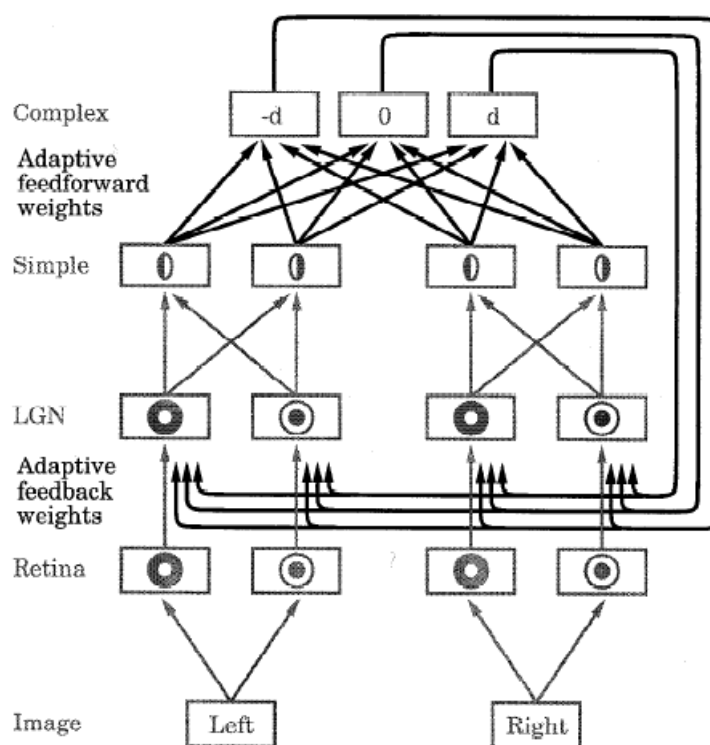


图 16 视差敏感复杂细胞可能如何发育的模型。黑线表示具有适应性并有助于这种发展的途径。符号 (-d, 0, d) 代表对不同差异变得敏感的复杂单元格。[经 Grunewald 和 Grossberg 许可转载 (1998)]。

竞争和 Habitative 反弹差距发展: 单眼激活从既简单细胞眼睛最初可以激活复杂细胞的宽阔，如描绘于图 16.对比-增强整个复合体的细胞竞争确定本地赢家，这往往是复杂最能匹配激活它的两只眼睛的简单细胞的双眼视差的细胞群体。然后，这些获胜的复杂细胞可以使用初次学习来学习活跃的简单细胞在通路内活跃的活动模式。像在 Triple-O 模型中一样，视差调整模型利用了由于惯性发

射机门的不平衡而导致的对手 ON 和 OFF 简单单元之间的动态反弹。当这些反弹发生在调整到相同方向的相反极化的简单细胞之间时，它们有助于解释成对的相反极化的简单细胞如何在发育过程中与共享的复杂细胞相关联，这些成对的相反极化的简单细胞会随着时间的流逝而发生反相关。主要思想是，在一个简单的 ON 单元激活特定的复杂单元后，该简单单元关闭后，该复杂单元的活动会持续一段时间。当在简单细胞关闭，带相反极化简单电池通过拮抗反弹激活。然后，该新激活的简单单元同时处于活动状态，而复杂单元仍处于活动状态。结果，可以在复杂单元处增强来自该简单单元的连接。这种短暂的学习情节足以指导从两个简单单元到共享的复杂单元的连接的发展。通过这种方式，会发展出可以合并相反极性图像对比度的复杂细胞。同时，简单到复杂的细胞连接学会了双眼仅融合两只眼睛处理相同对比度极性的刺激。图 17 说明了视差调整如何随时间演变的计算机模拟，包括以下事实：成对的对明暗（LD）极性和暗光（DL）极性简单单元会形成相同的视差调整。

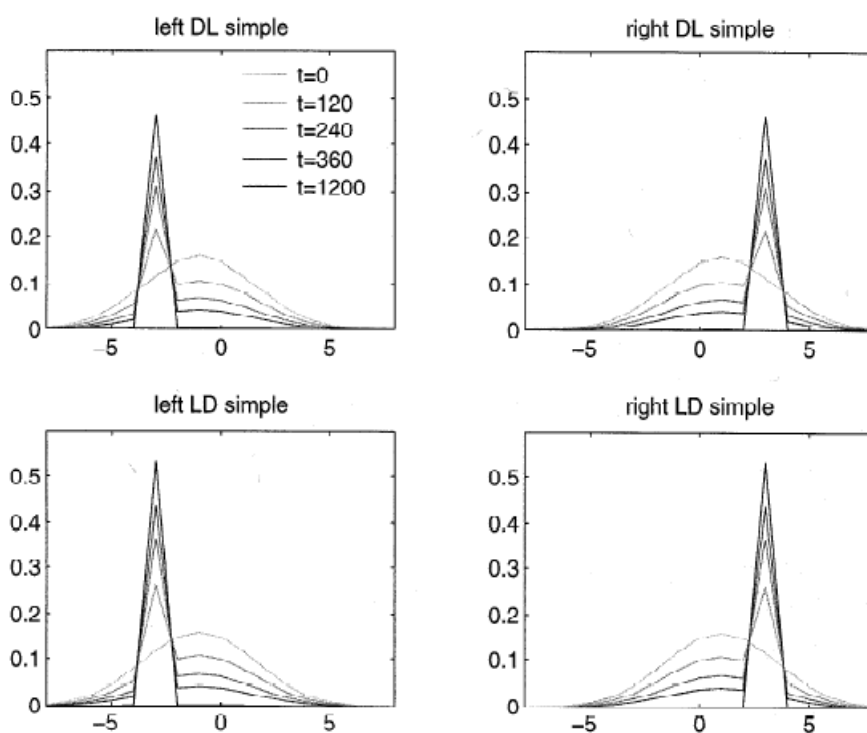


图 17。将各个自下而上的内核发展为视差优先或未交叉的复杂单元。顶部面板显示了 DL 简单单元和复杂单元之间的内核。在左侧示出了左 DL 简单细胞和之间的内核的复杂的细胞，并在右侧 DL 简单细胞和复杂细胞之间的权利。所述底部面板显示 LD 简单细胞和复杂的相同小区之间的内核。请注意，DL 和 LD 内核是无法区分的。随着时间的流逝，内核变得更窄，并且它们的偏好从中央的零视差位置移开。[经 Grunewald 和 Grossberg 许可转载 (1998)]。

稳定差异调节中的皮质-细小体匹配：在缺乏拮抗性反弹或皮质形成的反馈的情况下，复杂细胞受体场的发展及其在模型中的差异性调节受到损害。反弹响应可确保相反极性的简单细胞与相同的复杂细胞建立正确的连接。皮质生成的反馈阻止了多个视差峰的学习，并且阻止了这些峰随时间的推移。

如何在学习由 corticogeniculate 反馈响应不断变化的视觉环境稳定？如在 LAMINART 模型中一样，自上而下的 ART 匹配特性似乎在此成皮质途径中起着重要作用。特别是，每当一个复杂的小区成为赢家时，就会向 LGN 发送自上而下的匹配或确认信号（Sillito, Jones, Gerstein 和 West, 1994; Varela 和 Singer, 1987）。当确认信号与 LGN 活动模式匹配时，匹配的 LGN 活动将被放大并同步。确认信号模式和 LGN 输入模式之间的不匹配会导致 LGN 活动的减少。这种选择性的不匹配 LGN 细胞衰减有助于稳定学习过程和触发器选择一个的新的复杂细胞的赢家，如果该比赛是够糟糕的。Sillito 等人的数据。（1994 年）拥有在这种情况下 ART 匹配规则的所有预测属性。另外，Murphy, Duckett 和 Sillito（1999）表明，皮质-膝状体途径中的连接共享所涉及的皮质细胞的取向偏好。

当对 ART 模型被引入在格罗斯伯格（1976b），它被预测，corticogeniculate 反馈进行的匹配过程中，为了在 visua 升皮质期间稳定皮质双目调谐的发展，并且也使自上而下自适应权重的是控制匹配的过程也学到了。从 Sillito 实验室的结果是与这些预测相一致。这还有待测试是否自下而上建立连接趋向于获得 动态地自上而下 corticogeniculate 匹配过程稳定。戈夫，格罗斯伯格和 Mingolla（1995）预测，消除自上而下匹配的过程可能会导致虚幻的亮度被认为在埃伦施泰因错觉显得较暗，而不是明亮。Grossberg 和 Grunewald（1998）表明，该模型可用于解释有关双眼视差处理动力学的心理和神经生物学数据，包括对动态变化的刺激做出正确的视差配准，对弱刺激的双眼求和以及抗反融合。延迟时与刺激相关的刺激，而不是同时发生（Cogan, Lomakin 和 Rossi, 1993; Julesz, 1960）。不能融合同时相关的立体图，因为只有相似的对比度会融合。延迟的反相关立体图可以被融合，因为拮抗的反弹使对比度极性相反，因此可以将延迟的响应与后来的响应融合在一起。更一般而言，该模型的双目电路构成了较大的双目视觉理论的一部分，该理论已被用于解释有关 3-D 视觉和图形-地面分离的许多数据

（Grossberg, 1987; 1994 年, 1997 年; Grossberg 和 Kelly, 1999 年; Grossberg 和 McLoughlin, 1997 年; Grossberg 和 Pessoa, 1998 年; 凯利（Kelly）和格罗斯伯格（Grossberg），2000 年; McLoughlin 和 Grossberg, 1998 年）。

8、结论

本章回顾了最近的神经模型如何解释有关视觉皮层发育的关键解剖数据。从这些发育过程中出现的模型皮层网络还可以解释有关视觉神经科学和知觉的各

种数据，尤其是有关双眼视觉，知觉分组和注意力的数据。发育，解剖，神经生理学和知觉数据之间的这种联系表明，模型的发展假设足以生成可实现关键知觉能力的皮层结构。特别是，该模型在发育完成后模拟有关成人感知分组的数据的能力为以下假设提供了支持：V1 和 V2 等皮质区域水平连接的发展可能是人类婴儿能力之间快速变化的原因。在生命的第二个月和第四个月，将图像碎片分组为更完整的对象表示形式（Kellman 和 Spelke, 1983; Johnson 和 Aslin, 1996; Johnson, 2001）。

这里回顾了三种类型的模型：简单细胞皮层图的开发，这是皮层加工的第一阶段；复杂单元的发展，从简单单元接收输入；以及复杂单元之间的水平连接的发展，以及层间连接的发展，这些层间连接在处理进入简单单元的过程中处理输入。从第三个模型得出的感知分组和注意力的模拟假定简单单元格和复杂单元格已经形成。综上所述，这三个模型阐明了用于解释感知分组和注意力数据的简单细胞属性和复杂细胞自身是如何发展的。更一般地，这些组件模型为下一步的皮质发育建模提供了良好的基础，在皮质发育的所有这些过程中，所有这些过程都将被统一为一个综合的发育模型。朝向这种合成的步骤，以及对皮质亚板如何帮助协调整个皮质层发育的分析已经开始（Seitz 和 Grossberg, 2001）。

当前的发展研究都没有考虑到三维边界和表面表示如何发展（尽管对视差敏感的复杂细胞的发展是朝这个方向迈出的一步）。图形背景分离或运动感的特性如何发展；过程或形式与运动如何相互作用？边界和表面表示如何用于学习的视觉对象识别；或如何在视觉皮层的层状回路中实现这些过程。然而，已经描述了所有这些过程的神经模型，这些模型离这些目标仅一步之遥，并且利用了与此处所述相似的神经机制。例如 Baloch and Grossberg (1997), Bradski and Grossberg (1995), Grossberg (1994, 1997, 1999), Grossberg and McLoughlin (1997), Grossberg, Mingolla, and Viswanathan (2001), Grossberg and Pessoa (1998), Grossberg and Williamson (1999), Kelly and Grossberg (2000), and McLoughlin and Grossberg (1998)。因此，我们已经可以辨别一般视觉感知理论的概述，以及一些导致成人感知和认可的发展机制。

REFERENCES

- Abbott, L.F., Varela, J.A., Sen, K. and Nelson, S.B. (1997). Synaptic depression and cortical gain control. *Science*, **275**, 220–224.
- Ahmed, R., Anderson, J.C., Douglas, R.J., Martin, K.A.C. and Nelson, J.C. (1994). Polyneuronal innervation of spiny stellate neurons in cat visual cortex. *The Journal of Comparative Neurology*, **341**, 39–49.
- Ahmed, R., Anderson, J.C., Martin, K.A.C. and Nelson, J.C. (1997). Map of the synapses onto layer 4 basket cells of the primary visual cortex of the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, **380**, 230–242.
- Amir, Y., Harel, M. and Malach, R. (1993). Cortical hierarchy reflected in the organization of intrinsic connections in macaque monkey visual cortex. *Journal of Comparative Neurology*, **334**, 19–46.
- Anderson, P., Olavarria, J. and Sluyters, R. (1988). The overall pattern of ocular dominance bands in cat visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **8**, 2183–2200.
- Antonini, A. and Stryker, M.P. (1993a). Functional mapping of horizontal connections in developing ferret visual cortex: Experiments and modeling. *Journal of Neuroscience*, **14**, 7291–7305.
- Antonini, A. and Stryker, M.P. (1993b). Rapid remodeling of axonal arbors in the visual cortex. *Science*, **260**, 1819–1821.
- Bailey, C.H., Chen, M., Keller, F. and Kandel, E.R. (1992). Serotonin-mediated endocytosis of a pCAM: An early step of learning-related synaptic growth in aplysia. *Science*, **256**, 645–649.
- Baloch, A. and Grossberg, S. (1997). A neural model of high-level motion processing: Line motion and formotion dynamics. *Vision Research*, **37**, 3037–3059.
- Beck, J., Prazdny, K. and Rosenfeld, A. (1983). A theory of textural segmentation. In J. Beck, B. Hope and A. Rosenfeld, (Eds.), **Human and Machine Vision**, (pp. 1–38), Academic Press: New York.
- Birch, E.E., Gwiazda, J. and Held, R. (1983). The development of vergence does not account for the onset of stereopsis. *Perception*, **12**, 331–336.
- Blakemore, C. Hawken, M.F. and Mark, R.F. (1982). Brief monocular deprivation leaves subthreshold synaptic input on neurons of the cat's visual cortex. *Journal of Physiology (London)*, **327**, 489–505.
- Blakemore, C. and van Sluyters, R.C. (1974) Reversal of the physiological effects of monocular deprivation in kittens: Further evidence for a sensitive period. *Journal of Physiology (London)*, **265**, 195–216.
- Blasdel, G.G. (1992a). Differential imaging of ocular dominance and orientation selectivity in monkey striate cortex. *Journal of Neuroscience*, **12(8)**, 3115–3138.
- Blasdel, G.G. (1992b). Orientation selectivity, preference, and continuity in monkey striate cortex. *Journal of Neuroscience*, **12(8)**, 3139–3161.
- Blasdel, G. and Salama, G. (1986). Voltage sensitive dyes reveal a modular organization in monkey striate cortex. *Nature*, **321**, 579–585.
- Bonhoeffer, T. and Grinvald, A. (1991). Iso-orientation domains in cat visual cortex are arranged in pinwheel-like patterns. *Nature*, **353**, 429–431.

- Born R.T. and Tootell, R.B. (1991). Single-unit and 2-deoxyglucose studies of side inhibition in macaque striate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **88**, 7071–7075.
- Bosking, W., Zhang, Y., Schofield, B. and Fitzpatrick, D. (1997). Orientation selectivity and the arrangement of horizontal connections in tree shrew striate cortex. *Journal of Neuroscience*, **17(6)**, 2112–2127.
- Bradski, G. and Grossberg, S. (1995). Fast learning VIEWNET architectures for recognizing 3-D objects from multiple 2-D views. *Neural Networks*, **8**, 1053–1080.
- Bullier, J., Hupé, J.M., James, A. and Girard, P. (1996). Functional interactions between areas V1 and V2 in the monkey. *Journal of Physiology (Paris)*, **90**, 217–220.
- Callaway, E.M. (1998a). Prenatal development of layer-specific local circuits in primary visual cortex of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **18**, 1505–1527.
- Callaway, E.M. (1998b). Local circuits in primary visual cortex of the macaque monkey. *Annual Review of Neuroscience*, **21**, 47–74.
- Callaway, E.M. and Katz, L.C. (1990). Emergence and refinement of clustered horizontal connections in cat striate cortex. *Journal of Neuroscience*, **10**, 1134–1153.
- Cannon, M.W. and Fullenkamp, S.C. (1993). Spatial interactions in apparent contrast: Individual differences in enhancement and suppression effects. *Vision Research*, **33**, 1685–1695.
- Carpenter, G. and Grossberg, S. (1991). **Pattern Recognition by Self-Organizing Neural Networks**, M.I.T. Press: Cambridge.
- Chapman, B. and Stryker, M.P. (1993). Development of orientation selectivity in ferret visual cortex and effects of deprivation. *Journal of Neuroscience*, **13**, 5251–5262.
- Chapman, B., Zahs, K.R. and Stryker, M.P. (1991). Relation of cortical cell orientation selectivity to alignment of receptive fields of the geniculocortical afferents that arborize within a single orientation column in ferret visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **11**, 1347–1358.
- Chino, Y.M., Kaas, J.H., Smith III, E.L., Langston, A.L. and Cheng, H. (1992). Rapid reorganization of cortical maps in adult cats following restricted deafferentation in retina. *Vision Research*, **32**, 789–796.
- Chubb, C. and Sperling, G. (1989). Two motion perception mechanisms revealed through distance-driven reversal of apparent motion. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **86**, 2985–2989.
- Cogan, A.I., Lomakin, A.J. and Rossi, A.F. (1993). Depth in anticorrelated stereograms: effects of spatial density and interocular delay. *Vision Research*, **33(14)**, 1959–1975.
- Cohen, M.A. and Grossberg, S. (1984). Neural dynamics of brightness perception: Features, boundaries, diffusion, and resonance, *Perception and Psychophysics*, **36**, 428–456.
- Dalva, M.B. and Katz, L.C. (1994). Rearrangements of synaptic connections in visual cortex revealed by laser photostimulation. *Science*, **265**, 255–258.
- Darian-Smith, C. and Gilbert, C.D. (1994). Axonal sprouting accompanies functional reorganization in adult cat striate cortex. *Nature*, **368**, 737–740.
- Das, A., and Gilbert, C.D. (1995). Long-range horizontal connections and their role in cortical reorganization revealed by optical recording of cat primary visual cortex. *Nature*, **375**, 780–784.
- Daw, N.W. (1994). Mechanisms of plasticity in the visual cortex. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, **35**, 4168–4179.

- Daw, N.W. and Wyatt, H.J. (1976). Kittens reared in a unidirectional environment: Evidence for a critical period. *Journal of Physiology (London)*, **257**, 155–170.
- DeAngelis, G.C., Ohzawa, I. and Freeman, R.D. (1991). Depth is encoded in the visual cortex by a specialized receptive field structure. *Nature*, **352**, 156–159.
- DeAngelis, G.C., Ohzawa, I. and Freeman, R.D. (1993). Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development. *Journal of Neurophysiology*, **69(4)**, 1091–1117.
- Douglas, R.J., Koch, C., Mahowald, M., Martin, K.A.C. and Suarez, H.H. (1995). Recurrent excitation in neocortical circuits. *Science*, **269**, 981–985.
- Dresp, B. and Grossberg, S. (1997). Contour integration across polarities and spatial gaps: From local contrast filtering to global grouping. *Vision Research*, **37**, 913–924.
- Durack, J.C. and Katz, L.C. (1996). Development of horizontal projections in layer 2/3 of ferret visual cortex. *Cerebral Cortex*, **6**, 178–183.
- Durbin, R. and Mitchison, G. (1990). A dimension reduction framework for understanding cortical maps. *Nature*, **343**, 644–647.
- Emerson, R.C., Korenberg, M.J. and Citron, M.C. (1992). Identification of complex-cell intensive nonlinearities in a cascade model of cat visual cortex. *Biological Cybernetics*, **66**, 291–300.
- Felleman, D.J. and van Essen, D.C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, **60**, 121–130.
- Ferster, D. (1988). Spatially opponent excitation and inhibition in simple cells of the cat visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **8**, 1172–1180.
- Ferster, D. and Lindström, S. (1985) Synaptic excitation of neurons in area 17 of the cat by intracortical axon collaterals of cortico-geniculate cells. *Journal of Physiology*, **367**, 233–252.
- Ferster, D., Chung, S. and Wheat, H. (1996). Orientation selectivity of thalamic input to simple cells of cat visual cortex. *Nature*, **380**, 249–252.
- Field, D.J., Hayes, A. and Hess, R.F. (1993). Contour integration by the human visual system: Evidence for a local "Association Field". *Vision Research*, **33**, 173–193.
- Finkel, L.H. and Edelman, G.M. (1989). Integration of distributed cortical systems by reentry: A computer simulation of interactive functionally segregated visual areas. *Journal of Neuroscience*, **9**, 3188–3208.
- Fitzpatrick, D. (1996). The functional organization of local circuits in visual cortex: Insights from the study of tree shrew striate cortex. *Cerebral Cortex*, **6**, 329–341.
- Francis, G. and Grossberg, S. (1996). Cortical dynamics of form and motion integration: Persistence, apparent motion and illusory contours. *Vision Research*, **35(25)**, 149–173.
- Francis, G., Grossberg, S., and Mingolla, E. (1994). Cortical dynamics of feature binding and reset: control of visual persistence. *Vision Research*, **34**, 1089–1104.
- Freeman, R.D. and Ohzawa, I. (1992). Development of binocular vision in the kitten's striate cortex. *Journal of Neuroscience*, **12**, 4721–4736.
- Galuske, R.A.W. and Singer, W. (1996). The origin and topography of long-range intrinsic projections in cat visual cortex: A developmental study. *Cerebral Cortex*, **6**, 417–430.
- Ghose, G.M., Freeman, R.D. and Ohzawa, I. (1994). Local intracortical connections in the cat's visual cortex: Postnatal development and plasticity. *Journal of Neurophysiology*, **72(3)**, 1290–1303.

- Gilbert, C.D. (1977). Laminar differences in receptive field properties of cells in cat primary visual cortex. *Journal of Physiology*, **268**, 391–421.
- Gilbert, C.D. and Wiesel, T.N. (1979). Morphology and intracortical projections of functionally characterized neurons in the cat visual cortex. *Nature*, **280**, 120–125.
- Gilbert, C.D. and Wiesel, T.N. (1992). Receptive field dynamics in adult primary visual cortex. *Nature*, **356**, 150–152.
- Gove, A., Grossberg, S. and Mingolla, E. (1995). Brightness perception, illusory contours, and corticogeniculate feedback. *Visual Neuroscience*, **12**, 1027–1052.
- Grieve, K.L. and Sillito, A.M. (1991a). The length summation properties of layer VI cells in the visual cortex and hypercomplex cell end zone inhibition. *Experimental Brain Research*, **84**, 319–325.
- Grieve, K.L. and Sillito, A.M. (1991b). A re-appraisal of the role of layer VI of the visual cortex in the generation of cortical end inhibition. *Experimental Brain Research*, **87**, 521–529.
- Grieve, K.L. and Sillito, A.M. (1995). Non-length-tuned cells in layers II/III and IV of the visual cortex: The effect of blockade of layer VI on responses to stimuli of different lengths. *Experimental Brain Research*, **104**, 12–20.
- Grinvald, A., Lieke, E.E., Frostig, R.D. and Hildesheim, R. (1994). Cortical point-spread function and long-range lateral interactions revealed by real-time optical imaging of macaque monkey primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **14**, 2545–2568.
- Grosovsky, D.H., Shapley, R.M. and Hawken, M.J. (1993). Macaque V1 neurons can signal "illusory" contours. *Nature*, **365**, 550–552.
- Grossberg, S. (1972). A neural theory of punishment and avoidance. II. Quantitative theory. *Mathematical Biosciences*, **15**, 39–67.
- Grossberg, S. (1973). Contour enhancement, short-term memory, and constancies in reverberating neural networks. *Studies in Applied Mathematics*, **52**, 217–257. Reprinted in **Studies of Mind and Brain**, S. Grossberg (1982). D. Reidel Publishing: Dordrecht, The Netherlands.
- Grossberg, S. (1976a). Adaptive pattern classification and universal recoding. I: Parallel development and coding of neural feature detectors. *Biological Cybernetics*, **23**, 121–134.
- Grossberg, S. (1976b). Adaptive pattern classification and universal recoding. II: Feedback, expectation, olfaction, and illusions. *Biological Cybernetics*, **23**, 187–202.
- Grossberg, S. (1980a). Biological competition: Decision rules, pattern formation, and oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **77**, 2338–2342.
- Grossberg, S. (1980b). How does a brain build a cognitive code? *Psychological Review*, **87**, 1–51.
- Grossberg, S. (1984). Outline of a theory of brightness, color, and form perception. In E. Degroot and J. van Buggenhout (Eds.); **Trends in Mathematical Psychology**, (pp. 5559–5586); Elsevier Science: Amsterdam.
- Grossberg, S. (1987a). Cortical dynamics of three-dimensional form, color and brightness perception, I: Monocular theory. *Perception and Psychophysics*, **41**, 87–116.
- Grossberg, S. (1987b). Cortical dynamics of three-dimensional form, color and brightness perception, II: Binocular theory. *Perception and Psychophysics*, **41**, 117–158.
- Grossberg, S. (1988). Nonlinear neural networks: Principles, mechanisms, and architectures. *Neural Networks*, **1**, 17–61.
- Grossberg, S. (1994). 3-D vision and figure-ground separation by visual cortex. *Perception and Psychophysics*, **55**, 48–120.

- Grossberg, S. (1997). Cortical dynamics of 3-D figure-ground perception of 2-D pictures. *Psychological Review*, **104**, 618–658.
- Grossberg, S. (1999a). How does the cerebral cortex work? Learning, attention, and grouping by the laminar circuits of visual cortex. *Spatial Vision*, **12**, 163–186.
- Grossberg, S. (1999b). The link between brain learning, attention, and consciousness. *Consciousness and Cognition*, **8**, 1–44.
- Grossberg, S. and Kelly, F. (1999). Neural dynamics of binocular brightness perception. *Vision Research*, **39**, 3796–3816.
- Grossberg, S. and McLoughlin, N. (1997). Cortical dynamics of three-dimensional surface perception: Binocular and half-occluded scenic images. *Neural Networks*, **10**, 1583–1605.
- Grossberg, S. and Mingolla, E. (1985a). Neural dynamics of form perception: Boundary completion, illusory figures, and neon color spreading. *Psychological Review*, **92**, 173–211.
- Grossberg, S. and Mingolla, E. (1985b). Neural dynamics of perceptual grouping: Textures, boundaries, and emergent segmentations. *Perception and Psychophysics*, **38**, 141–171.
- Grossberg, S., Hwang, S. and Mingolla, E. (2001). Thalamocortical dynamics of the McCollough effect: Boundary-surface alignment through perceptual learning. Technical Report TR-01-004, Boston University.
- Grossberg, S., Mingolla, E. and Pack, C. (1999). A neural model of motion processing and visual navigation by cortical area MST. *Cerebral Cortex*, **9**, 878–895.
- Grossberg, S., Mingolla, E., and Ross, W.D. (1997). Visual brain and visual perception: How does the cortex do perceptual grouping? *Trends in Neurosciences*, **20**, 106–111.
- Grossberg, S., Mingolla, E. and Viswanathan, L. (2001). Neural dynamics of motion integration and segmentation within and across apertures. *Vision Research*, in press.
- Grossberg, S. and Olson, S. (1994). Rules for the cortical map of ocular dominance and orientation columns. *Neural Networks*, **7**, 883–894.
- Grossberg, S. and Pessoa, L. (1998). Texture segregation, surface representation, and figure-ground separation. *Vision Research*, **38**, 137–161.
- Grossberg, S. and Raizada, R.D.S. (2000). Contrast-sensitive perceptual grouping and object-based attention in the laminar circuits of primary visual cortex. *Vision Research*, **40**, 1413–1432.
- Grossberg, S. and Todorovic (1988). Neural dynamics of 1-D and 2-D brightness perception: A unified model of classical and recent phenomena. *Perception and Psychophysics*, **43**, 241–277.
- Grossberg, S. and Williamson, J. (1999). A self-organizing neural system for learning to recognize textured scenes. *Vision Research*, **39**, 1385–1406.
- Grossberg, S. and Williamson, J. (2000). A neural model of how horizontal and interlaminar connections of visual cortex develop into adult circuits that carry out perceptual grouping and learning. *Cerebral Cortex*,
- Grunewald, A. and Grossberg, S. (1998). Self-organization of binocular disparity tuning by reciprocal corticogeniculate interactions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **10**, 199–215.
- Grunewald, A. and Lankheet, M.J.M. (1996). Orthogonal motion after-effect illusion predicted by a model of cortical motion processing. *Nature*, **384**, 358–360.

- Gundersen, R.W. and Barrett, J.N. (1979). Neuronal chemotaxis: Chick dorsal-root axons turn toward high concentrations of nerve growth factor. *Science*, **206**, 1079–1080.
- Gundersen, R.W. and Barrett, J.N. (1980). Characterization of the turning response of dorsal root neurites toward nerve growth factor. *Journal of Cell Biology*, **87**, 546–554.
- Hawken, M.J. and Parker, A.J. (1984). Contrast sensitivity and orientation selectivity in lamina IV of the striate cortex of old world monkeys. *Experimental Brain Research*, **54**, 367–372.
- Heeger, D.J. (1992). Normalization of cell responses in cat striate cortex. *Visual Neuroscience*, **9**(2), 181–197.
- Heeger, D.J. (1993). Modeling simple-cell direction selectivity with normalized, half-squared, linear operators. *Journal of Neurophysiology*, **70** 1885–1898.
- Heitger, F., von der Heydt, R., Peterhans, E., Rosenthaler, L. and Kubler, O. (1998). Simulation of neural contour mechanisms: Representing anomalous contours. *Image and Visual Computation*, **16**, 407–421.
- Held, R., Birch, E.E. and Gwiazda, J. (1980). Stereoacuity of human infants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **77**, 5572–5574.
- Hirsch, J.A. and Gilbert, C.D. (1991). Synaptic physiology of horizontal connections in the cat's visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **11**, 1800–1809.
- Horton, J.C. and Hocking, D.R. (1996). An adult-like pattern of ocular dominance columns in striate cortex of newborn monkeys prior to visual experience. *Journal of Neuroscience*, **16**(5), 1791–1807.
- Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology*, **160**, 106–154.
- Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1963). Shape and arrangement of columns in cat's striate cortex. *Journal of Physiology*, **195**, 215–243.
- Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology (London)*, **195**, 215–243.
- Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1974). Sequence regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate cortex. *Journal of Comparative Neurology*, **158**, 267–293.
- Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1977). Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, **198**, 1–59.
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N. and Stryker, M. (1978). Anatomical demonstration of orientation columns in macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, **177**, 361–380.
- Hupé, J.M., James, A.C., Girard, DC. and Bullier, J. (1997). Feedback connections from V2 modulate intrinsic connectivity within V1. *Society for Neuroscience Abstracts*, **406.15**, 1031.
- Hupé, J.M., James, A.C., Payne, B.R., Lomber, S.G. and Bullier, J. (1998). Cortical feedback improves discrimination between figure and background by V1, V2 and V3 neurons. *Nature*, **394**, 784–787.
- Jacobson, L. D., Gaska, J. P., Chen, H., and Pollen, D. A. (1993). Structural testing of multi-input linear-nonlinear cascade models for cells in macaque striate cortex. *Vision Research*, **33**(5-6), 609–626.
- Johnson, S.P. (2001). Visual development in human infants: Binding features, surfaces, and objects. *Visual Cognition*, **8**, 565–578.
- Johnson, S.P. and Aslin, R.N. (1996). Perception of object unity in young infants: The roles of motion, depth, and orientation. *Cognitive Development*, **11**, 161–180.

- Julesz, B. (1971). **Foundations of Cyclopean Perception**. University of Chicago Press: Chicago.
- Julesz, B. (1960). Binocular depth perception of computer-generated patterns. *Bell System Technical Journal*, **38**, 1001–1020.
- Kandel, E.R. and O'Dell, T.J. (1992). Are adult learning mechanisms also used for development?. *Science*, **258**, 243–246.
- Kanizsa, G. (1979). **Organization in Vision**. Praeger Publishing: New York.
- Kanizsa, G. (1985). Seeing and thinking. *Revista di Psicologia*, **49**, 7–30.
- Kapadia, M.K., Gilbert, C.D. and Westheimer, G. (1994). A quantitative measure for short-term cortical plasticity in human vision. *Journal of Neuroscience*, **14**, 451–457.
- Kapadia, M.K., Ito, M., Gilbert, C.D. and Westheimer, G. (1995). Improvement in visual sensitivity by changes in local context: Parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron*, **15**, 843–856.
- Karni, A. and Sagi, D. (1991). Where practice makes perfect in textural discrimination: Evidence for primary visual cortex plasticity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **88**, 4966–4970.
- Kellman, P.J. and Spelke, E.S. (1983). Perception of partially occluded objects in infancy. *Cognitive Psychology*, **15**, 483–524.
- Kelly, F. and Grossberg, S. (2000). Neural dynamics of 3-D surface perception: Figure-ground separation and lightness perception. *Perception and Psychophysics*, **62(8)**, 1596–1618.
- Kisvarday, Z.F., Beaulieu, C. and Eysel, U.T. (1993). Network of GABAergic large basket cells in cat visual cortex (area 18): Implication for lateral disinhibition. *Journal of Comparative Neurology*, **327**, 398–415.
- Kisvarday, Z.F., Toth, E., Rausch, M. and Eysel, U.T. (1995). Comparison of lateral excitatory and inhibitory connections in cortical orientation maps of the cat. *Society of Neuroscience Abstracts*, **21** Part 2, 907.
- Knierim, J.J. and van Essen, D.C. (1992). Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, **67**, 961–980.
- Kohonen, T. (1982). Self-organized formation of topologically correct feature maps. *Biological Cybernetics*, **43**, 59–69.
- Kohonen, T. (1989). **Self-Organization and Associative Memory (3rd Edition)**. Springer-Verlag: New York.
- Lamme, V.A.F. (1995). The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **15**, 1605–1615.
- Leshner, G.W. and Mingolla, E. (1993). The role of edges and line-ends in illusory contour formation. *Vision Research*, **33**, 2253–2270.
- Letourneau, P.C. (1978). Chemotactic response of nerve fiber elongation to nerve growth factor. *Developmental Biology*, **66**, 183–196.
- LeVay, S., Hubel, D. and Wiesel, T. (1975). The pattern of ocular dominance columns in macaque visual cortex revealed by a reduced silver stain. *Journal of Comparative Neurology*, **159**, 559–576.
- LeVay, S., Stryker, M. and Shatz, C. (1978). Ocular dominance columns and their development in layer IV of the cat's visual cortex: a quantitative study. *Journal of Comparative Neurology*, **179**, 223–244.

- LeVay, S., Connolly, M., Houde, J. and Van Essen, D. (1985). The complete pattern of ocular dominance stripes in the striate cortex and visual field of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **5**, 486–501.
- Leventhal, A.G. and Hirsch, H.V.B. (1980). Receptive field properties of different classes of neurons in visual cortex of normal and dark-reared cats. *Journal of Neurophysiology*, **43**, 1111–1132.
- Li, Z. (1998). A neural model of contour integration in the primary visual cortex. *Neural Computation*, **10**, 903–940.
- Lichtman, J.W. and Purves, D. (1981). Regulation of the number of axons that innervate target cells. In D.R. Garrod and J.D. Feldman (Eds.), **Development in the Nervous System** (pp. 233–243), Cambridge University Press: Cambridge.
- Linsker, R. (1986a). From basic network principles to neural architecture. Emergence of spatial-opponent cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **83**, 7508–7512.
- Linsker, R. (1986b). From basic network principles to neural architecture. Emergence of spatial-opponent cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **83**, 8390–8394.
- Linsker, R. (1986c). From basic network principles to neural architecture: Emergence of orientation columns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **83**, 8779–8783.
- Liu, Z., Gaska, J.P., Jacobson, L.D. and Pollen, D.A. (1992). Interneuronal interaction between members of quadrature phase and anti-phase pairs in the cat's visual cortex. *Vision Research*, **32**, 1193–1198.
- Löwel, S., Bischof, H., Leutenecker, B. and Singer, W. (1988). Topographic relations between ocular dominance and orientation columns in the cat striate cortex. *Experimental Brain Research*, **71**, 33–46.
- Löwel, S. and Singer, W. (1987). The pattern of ocular dominance columns in flat mounts of the cat visual cortex. *Experimental Brain Research*, **68**, 661–666.
- Löwel, S. and Singer, W. (1992). Selection of intrinsic horizontal connections in the visual cortex by correlated neuronal activity. *Science*, **255**, 209–212.
- Mayford, M., Barzilai, A., Keller, F., Schacher, S. and Kandel, E.R. (1992). Modulation of an NCAM-related adhesion molecule with long-term synaptic plasticity in *Aplysia*. *Science*, **256**, 638–644.
- McClurkin, J.W., Optican, L.M. and Richmond, B.J. (1994). Cortical feedback increases visual information transmitted by monkey parvocellular lateral geniculate nucleus neurons. *Visual Neuroscience*, **11**, 601–617.
- McGuire, B.A., Gilbert, C.D., Rivlin, P.K. and Wiesel, T.N. (1991). Targets of horizontal connections in macaque primary visual cortex. *Journal of Comparative Neurology*, **305(3)**, 370–392.
- McGuire, B.A.; Hornung, J.P., Gilbert, C.D. and Wiesel, T.N. (1984). Patterns of synaptic input to layer 4 of cat striate cortex. *Journal of Neuroscience*, **4(12)**, 3021–3033.
- McLoughlin, N. and Grossberg, S. (1998). Cortical computation of stereo disparity. *Vision Research*, **38**, 91–99.
- Merzenich, M.M., Recanzone, E.G., Jenkins, W.M., Allard, T.T. and Nudo, R.J. (1988). In P. Rakic and W. Singer (Eds.), **Neurobiology of Neocortex**. (pp. 41–67), Wiley: New York.
- Miller, K.D. (1992). Development of orientation columns via competition between on- and off-center inputs. *NeuroReport*, **3**, 73–76.

- Miller, K.D. (1994). A model for the development of simple cell receptive fields and the ordered arrangement of orientation columns through activity-dependent competition between ON- and OFF-center inputs. *Journal of Neuroscience*, **14**, 409–441.
- Miller, K.D., Keller, J.B., and Stryker, M. P. (1989). Ocular dominance column development: Analysis and simulation. *Science*, **245**, 605–615.
- Moore, C.M., Yantis, S. and Vaughan, B. (1998). Object-based visual selection: Evidence from perceptual completion. *Psychological Science*, **9**, 104–110.
- Mountcastle, V.B. (1957). Modality and topographic properties of single neurons of cats somatic sensory cortex. *Journal of Neurophysiology*, **20**, 408–434.
- Movshon, J.A. and Düsteler, M.R. (1977). Effects of brief periods of unilateral eye closure on the kitten's visual system. *Journal of Neurophysiology*, **40**, 1255–1265.
- Mumford, D. (1992). On the computational architecture of the neocortex, II. The role of cortico-cortical loops. *Biological Cybernetics*, 241–251.
- Murphy, P.C. and Sillito, A.M. (1987). Corticofugal feedback influences the generation of length tuning in the visual pathway. *Nature*, **329**, 727–729.
- Murphy, P.C. and Sillito, A.M. (1996). Functional morphology of the feedback pathway from area 17 of the cat visual cortex to the lateral geniculate nucleus. *Journal Neuroscience*, **16**, 1180–1192.
- Murphy, P.C., Duickett, S.G. and Sillito, A.M. (1999). Feedback connections to the lateral geniculate nucleus and cortical response properties. *Science*, **286**, 1552–1554.
- Obermayer, K. and Blasdel, G.G. (1993). Geometry of orientation and ocular dominance columns in monkey striate cortex. *Journal of Neuroscience*, **13**, 4114–4129.
- Obermayer, K., Blasdel, G.G. and Schulten, K. (1992). Statistical-mechanical analysis of self-organization and pattern formation during the development of visual maps. *Physical Review A*, **45**, 7568–7589.
- Obermayer, K., Ritter, H. and Schulten, K. (1990). A principle for the formation of the spatial structure of retinotopic maps, orientation and ocular dominance columns. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **87**, 8345–8349.
- Olson, S.J. 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 Networks*, **11**, 189–208.
- Palmer, L.A. and Davis, T.L. (1981). Receptive field structure in cat striate cortex. *Journal of Neurophysiology*, **46**, 260–276.
- Pessoa, L., Mingolla, E. and Neumann, H. (1995) A contrast and luminance-driven multiscale network model of brightness perception. *Vision Research*, **35**, 2201–2223.
- Peterhans, E. and von der Heydt, R. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II. Contours bridging gaps. *Journal of Neuroscience*, **9**, 1749–1763.
- Poggio, T., Fahle, M. and Edelman, S. (1992). Fast perceptual learning in visual hyperacuity. *Science*, **256**, 1018–1021.
- Polat, U. and Sagi, D. (1994). The architecture of perceptual spatial interactions. *Vision Research*, **34**, 73–78.
- Pollen, D.A. and Ronner, S.F. (1981). Phase relationships between adjacent simple cells in the visual cortex. *Science*, **212**, 1409–1411.
- Purves, D. and Lichtman, J.W. (1980). Elimination of synapses in the developing nervous system. *Science*, **210**, 153–157.

- Ramachandran, V.S. and Nelson, J.I. (1976). Global grouping overrides point-to-point disparities. *Perception*, **5**, 125–128.
- Redies, C., Crook, J.M. and Creutzfeldt, O.D. (1986). Neural responses to borders with and without luminance gradients in cat visual cortex and dLGN. *Experimental Brain Research*, **61**, 469–481.
- Reid, R.C. and Alonso, J-M. (1995). Specificity of monosynaptic connections from thalamus to visual cortex. *Nature*, **378**, 281–284.
- Ringach, D., Carandini, M., Sapiro, G. and Shapley, R. (1996). Cortical circuitry revealed by reverse correlation in the orientation domain. *Perception*, **25**, Supplement 31.
- Roelfsema, P.R., Lamme, V.A.F. and Spekreijse, H. (1998). Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nature*, **395**, 376–381.
- Roger, A.S. and Schwartz, E.L. (1989). A parametric model of synthesis of cortical column patterns. *International Joint Conference on Neural Networks*, **2**, 603.
- Roger, A.S. and Schwartz, E. (1990). Cat and monkey cortical columnar patterns modeled by band-pass-filtered 2d white noise. *Biological Cybernetics*, **62**, 381–391.
- Ruthazer, E.S. and Stryker, M.P. (1996). The role of activity in the development of long-range horizontal connections in area 17 of the ferret. *Journal of Neuroscience*, **15**, 7253–7269.
- Salin, P. and Bullier, J. (1995). Corticocortical connections in the visual system: Structure and function. *Physiological Reviews*, **75**(1), 107–154.
- Sandell, J.H. and Schiller, P.H. (1982). Effect of cooling area 18 on striate cortex cells in the squirrel monkey. *Journal of Neurophysiology*, **48**, 38–48.
- Schiller, P. H. (1982). Central connections on the retinal ON- and OFF- pathways. *Nature*, **297**, 580–583.
- Schiller, P. (1992). The on and off channels of the visual system. *Trends in Neuroscience*, **15**, 86–92.
- Schmidt, L.M., Rosa, M.G.P., Calford, M.B. and Ambler, J.S. (1996). Visuotopic reorganization in the primary visual cortex of adult cats following monocular and binocular retinal lesions. *Cerebral Cortex*, **6**, 388–405.
- Schmidt, K.E., Goebel, R., Löwel, S. and Singer, W. (1997a). The perceptual grouping criterion of colinearity is reflected by anisotropies of connections in the primary visual cortex. *European Journal of Neuroscience*, **9**, 1083–1089.
- Schmidt, K.E., Schlote, W., Bratzke, H., Rauen, T., Singer, W. and Galuske, R.A.W. (1997b). Patterns of long range intrinsic connectivity in auditory and language areas of the human temporal cortex. *Society for Neuroscience Abstracts*, **415.13**, 1058.
- Seitz, A. and Grossberg, S. (2001). Coordination of laminar development in V1 by the cortical subplate. *Society for Neuroscience Abstracts*, **619.12**.
- Shadlen, M.N. and Newsome, W.T. (1998). The variable discharge of cortical neurons: Implications for connectivity, computation, and information coding. *Journal of Neurosciencs*, **18**, 3870–3896.
- Shimojo, S., Bauer, J., O'Connell, K.M. and Held, R. (1986). Prestereoptic binocular vision in infants. *Vision Research*, **26**, 501–510.
- Shipley, T.F. and Kellman, P.J. (1992). Strength of visual interpolation depends on the ratio of physically specified to total edge length. *Perception and Psychophysics*, **52**, 97–106.
- Shulz, D., Debanne, D. and Fregnac, Y. (1993). Cortical convergence of on- and off- pathways and functional adaptation of receptive field organization in cat area 17. *Progress in Brain Research*, **95**, 191–205.

- Sillito, A.M., Jones, H.E., Gerstein, G.L. and West, D.C. (1994). Feature-linked synchronization of thalamic relay cell firing induced by feedback from the visual cortex. *Nature*, **369**, 479–482.
- Sillito, A.M., Grieve, K.L., Jones, H.E., Cudeiro, J. and Davis, J. (1995). Visual cortical mechanisms detecting focal orientation discontinuities. *Nature*, **378**, 492–496.
- Singer, W. (1983). Neuronal activity as a shaping factor in the self-organization of neuron assemblies. In Basar, E., Flohr, H., Haken, H., and Mandell, A. J. (Eds.), **Synergetics of the Brain**. (pp. 89–101), Springer-Verlag: New York.
- Sirosh, J. and Miikkulainen, R. (1994). Cooperative self-organization of afferent and lateral connections in cortical maps. *Biological Cybernetics*, **71**, 66–78.
- Somers, D.C., Nelson, S.B. and Sur, M. (1995). An emergent model of orientation selectivity in cat visual cortical simple cells. *Journal of Neuroscience*, **15**, 5448–5465.
- Spitzer, H. and Hochstein, S. (1985). A complex-cell receptive-field model. *Journal of Neurophysiology*, **53**(5), 1266–1286.
- Stemmler, M., Usher, M. and Niebur, E. (1995). Lateral interactions in primary visual cortex: A model bridging physiology and psychophysics. *Science*, **269**, 1877–1880.
- Stratford, K.J., Tarczy-Hornoch, K., Martin, K.A.C., Bannister, N.J. and Jack, J.J.B. (1996). Excitatory synaptic inputs of spiny stellate cells in cat visual cortex. *Nature*, **382**, 258–261.
- Stryker, M.P. and Harris, W.A. (1986). Binocular impulse blockade prevents the formation of ocular dominance columns in cat visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **6**, 2117–2133.
- Sutter, A., Beck, J., and Graham, N. (1989). Contrast and spatial variables in texture segregation: Testing a simple spatial-frequency channels model. *Perception and Psychophysics*, **46**, 312–332.
- Swindale, N. (1980). A model for the formation of ocular dominance column stripes. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **208**, 243–264.
- Swindale, N. (1982). A model for the formation of orientation columns. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **215**, 211–230.
- Swindale, N. (1992). A model for the coordinated development of columnar systems in primate striate cortex. *Biological Cybernetics*, **66**, 217–230.
- Thorpe, S., Fize, D. and Marlot, C. (1996). Speed of processing in the human visual system. *Science*, **381**, 520–522.
- Tamas, G., Somogyi, P. and Buhl, E.H. (1998). Differentially interconnected networks of GABAergic interneurons in the visual cortex of the cat. *Journal of Neuroscience*, **18**(11), 4255–4270.
- Ullman, S. (1995). Sequence seeking and counter streams: A computational model for bi-directional information flow in the visual cortex. *Cerebral Cortex*, **5**, 1–11.
- Usher, M. and Donnelly, N. (1998). Visual synchrony affects binding and segmentation in perception. *Nature*, **394**, 179–182.
- van Essen, D.C. and Maunsell, J.H.R. (1983). Hierarchical organization and functional streams in the visual cortex. *Trends in Neurosciences*, **6**, 370–375.
- van Essen, D.C., Newsome, W.T. and Maunsell, J.H.R. (1984). The visual representation in striate cortex of macaque monkey: Asymmetries, anisotropies and individual variability. *Vision Research*, **24**, 429–448.
- van Vreeswijk, C. and Sompolinsky, H. (1998). Chaotic balanced state in a model of cortical circuits. *Neural Computation*, **10**, 1321–1371.

- Varela, F.J. and Singer, W. (1987). Neuronal dynamics in the visual coricothalamic pathway revealed through binocular rivalry. *Experimental Brain Research*, **66**, 10–20.
- von der Heydt, R., Peterhans, E. and Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, **224**, 1260–1262.
- von der Heydt, R. and Peterhans, E. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *Journal of Neuroscience*, **9**, 1731–1748.
- von der Malsburg, C. (1973). Self-organization of orientation sensitive cells in the striate cortex. *Kybernetik*, **14**, 85–100.
- Watanabe, T. and Cavanagh, P. (1992). Depth capture and transparency of regions bounded by illusory and chromatic contours. *Vision Research*, **32**, 527–532.
- Watanabe, T., Sasaki, Y., Miyauchi, S., Putz, B., Fujimake, N., Nielsen, M. Takino, R. and Miyakawa, S. (1998). Attention-regulated activity in human primary visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, **79**, 2218–2221.
- Weber, J., Kalil, R.E. and Behan, M. (1989). Synaptic connections between corticogeniculate axons and interneurons in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *Journal of Comparative Neurology*, **289**, 156–164.
- Willshaw, D. and von der Malsburg, C. (1976). How patterned neural connections can be set up by self-organization. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **194**, 431–445.
- Wittmer, L.L., Dalva, M.B. and Katz, L.C. (1997). Reciprocal interactions between layer 4 and layer 6 cells in ferret visual cortex. *Society for Neuroscience Abstracts*, **651.5**, 1668.
- Zipser, K., Lamme, V.A.F. and Schiller, P.H. (1996). Contextual modulation in primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **16**, 7376–7389.
- Zohary, E., Cerebrini, S., Britten, K.H. and Newsome, W.T. (1994). Neuronal plasticity that underlies improvement in perceptual performance. *Science*, **263**, 1289–1292.