

从大脑突触到学习和记忆系统：物体识别、空间导航、定时调节和运动控制

From brain synapses to systems for learning and memory: Object recognition, spatial navigation, timed conditioning, and movement control

Stephen Grossberg

*Center for Adaptive Systems, Graduate Program in Cognitive and Neural Systems,
Center for Computational Neuroscience and Neural Technology, Department of
Mathematics, Boston University, Boston, MA 02215, United States*

Accepted: 6 November 2014 by Brain research

(translated by zang jie)

摘要：本文概述了突触学习和记忆的神经模型，其在适应性行为中的表达严重依赖于嵌入突触的电路和系统。它回顾了自适应共振理论或 ART，这些模型使用兴奋性匹配和基于匹配的学习来实现快速类别学习，其学习记忆通过自上而下的期望、注意力集中和记忆搜索动态稳定。ART 阐明了意识、学习、期望、注意力、共鸣和同步之间的机械关系。ART 模型嵌入在 ARTSCAN 架构中，这些架构统一了不变对象类别学习、识别、空间和对象注意、预测性重新映射和眼动搜索的过程，并阐明了有意识的对象视觉和识别在知觉拥挤和顶叶忽视期间如何失败。学习类别的普遍性取决于乙酰胆碱通过基底核调节的警觉过程。警惕性可能会停留在过高或过低的值上，从而导致自闭症和内侧颞叶遗忘症的学习问题。类似的突触学习规律支持性质不同的行为：下颞叶皮层中的不变对象类别学习；在空间导航过程中学习内嗅和海马皮质中的网格细胞和位置细胞；以及在适应性定时条件反射期间学习内嗅 - 海马系统中的时间细胞，包括跟踪条件反射。通过内侧和外侧内嗅 - 海马系统的空间和时间过程似乎是通过同源回路设计进行的。共享层流新皮层电路设计的变体模拟了 3D 视觉、语音感知、认知工作记忆和学习。一种互补的抑制匹配和错配学习控制运动。

1、将大脑机制与行为功能联系起来：统一与互补

爱因斯坦有句名言：“科学理论应该尽可能简单，但不能更简单”。在大脑如何学习和记忆的情况下，“搜索英格”一词（Lashley, 1950, 1960; Thompson, 1976）所引用的简单性可能太简单了，无法满足对高级大脑的适应性要求受不断变化且通常不可预测的环境影响。在可以确信地断言适当的简单程度之前，需要在学习和记忆的大脑机制与其实现的行为功能之间建立联系。

Lashley (1950, 1960) 已经意识到学习和记忆的基础分布在大脑的许多部分。然而，分布式并不一定意味着在机制上是相似的。目前的文章回顾了从学习和记忆的神经模型得出的结论，至少当将大脑机制与行为功能联系起来时，似乎没有单一的印迹。

原因之一是不同的行为功能有时需要计算互补的大脑机制（Grossberg, 2000）。例如，下面将讨论，用于学习对象识别和空间导航类别的 What cortical stream 中的大脑机制与 Where cortical stream 中控制到达和操纵这些对象所需的运动的运动机制是互补的。

尽管需要互补性，但大脑机制中似乎存在一些显着的统一性，它们构成了非常不同的功能。这些包括用于表示下颞叶和前额叶皮层中物体的机制（Cao 等, 2011; Carpenter 和 Grossberg, 1987, 1993; Chang 等, 2014; Grossberg, 1980; Fazl 等, 2009 年; Foley 等人, 2012 年）以及内嗅 - 海马系统中的空间和时间表示（Grossberg 和 Merrill, 1992 年, 1996 年; Grossberg 和 Schmajuk, 1989 年; Grossberg 和 Pilly, 2012 年; Pilly 和 Grossre M. , 2012）。空间和时间表示之间的计算同源性启发了术语神经相对论（Gorchetchnikov 和 Grossberg, 2007; Grossberg 和 Pilly, 2012）。

2、通过补充皮层流进行学习和记忆以进行识别和行动

感知/认知和空间/运动过程都经历学习和记忆。这些过程的神经模型已经提出并且许多实验都支持这样的假设，即感知/认知和空间/运动过程通常使用不同的学习和记忆规律来执行其不同的行为功能。

2.1. 兴奋性匹配学习与抑制性错配学习

如图 1 所示，腹侧皮层处理流中的感知/认知过程通常使用兴奋性匹配和基于匹配的学习来创建世界上对象和事件的预测表示。这种学习使人类和其他足够先进的动物能够迅速学习新的事实，而不必被迫同样迅速地忘记他们已经知道的知识。在我们祖先进化的危险世界中，这种能力是无价的。它在我们今天的先进

社会中也很有用，因为它使我们能够自信地走向世界，而不必担心在学习识别新信息（例如一张脸）时，我们会突然忘记其他有用的信息，例如我们的家人和朋友。这有时被称为灾难性遗忘问题。

Grossberg (1980) 提出了一个问题，即大脑能够快速而稳定地学习，而不会灾难性地忘记其过去的知识，即稳定性-可塑性难题。在感知和认知发展和学习过程中解决这个问题是发现自适应共振理论或 ART 背后的主要动机之一。每个大脑系统都必须解决稳定性-可塑性困境，这些系统需要对大量信号 (James (1890) 的“盛开的嗡嗡声”) 做出快速和适应性的反应，即使是最普通的体验也是如此。如果大脑的设计是简约的，那么类似的设计原则应该在所有可以快速学习但稳定记住积累的知识库的大脑系统中运作，以应对一生中不断变化的条件。这些原则的发现应该阐明大脑如何将不同的信息来源统一为意识体验的连贯时刻。ART 描述了这些原理中的几种以及实现这些原理的神经机制。

基于匹配的学习解决了稳定性-可塑性的困境，是 ART 中使用的学习类型。基于匹配的学习与兴奋性匹配共存。当学习的自上而下的期望与自下而上的输入模式充分匹配时，就会发生兴奋性匹配的例子。这样的匹配可以支持共振状态，其中匹配模式的增益放大，被放大活动的同步以及注意力集中发生。此外，ART 还预测，快速学习只能在这种共振状态下发生——因此称为自适应共振——并且“所有有意识的状态都是共振状态”。ART 在此预测了意识、学习、期望、注意、共振和同步过程之间的联系，即所谓的 CLEARs 过程。目前所有的实验证据似乎都与这一系列的预测相符。参见 Grossberg (2007, 2012) 的评论。

虽然预测到“所有的意识状态都是共振状态”，但并没有预测到“所有的共振状态都是有意识的状态”。事实上，一些共振状态，例如在排练发生之前在工作记忆中存储一系列事件 (参见 Grossberg 和 Pearson, 2008 年的综述)，或内嗅 - 海马共振，可以动态地稳定内嗅网格细胞的学习和海马位置细胞 (见第 8 节) 无法进入意识。

2.2. 学习在不断变化的身体中成为专家

匹配学习，通过扩展 ART，并没有描述大脑完成对不断变化的世界的自主适应所需的唯一一种学习。如果仅仅因为这个原因，ART 并不是关于“一切”的理论。背侧皮层处理流中存在同样重要但互补的空间/运动过程，这些过程通常使用抑制匹配和基于错配的学习 (图 1) 来随着我们的身体参数的变化不断更新空间图和感觉运动增益时间 (Bullock 和 Grossberg, 1988; Bullock 等, 1998; Gaudio 和 Grossberg, 1991; Georgopoulos 等, 1982, 1986)。的确，我们不希望记住控制婴儿身体的学习到的空间表示形式和运动收益，并将其用于控制

成年人的身体。从这个意义上说，灾难性遗忘是空间和运动学习过程中的一个很好的特性。

抑制匹配通过我们如何进行手臂运动来说明。为了进行这样的运动，从我们希望手臂运动的位置（其目标位置矢量）的表示中减去现在手臂的位置（其当前位置矢量）的表示，从而计算出表示方向和方向的差矢量。达到目标所需的移动距离。移动到目标后，目标和当前位置一致，所以差分向量为零。因此，这种匹配是抑制性的（Bullock 和 Grossberg, 1988）。

两种类型的匹配和学习都不足以设计自适应自主代理，但每一种都是必要的。通过将这两种类型的过程结合在一起，我们的大脑可以逐步学习并稳定地记住不断变化的世界的感知和认知表征，从而形成一个自我稳定的前端，解决稳定性-可塑性的困境，使我们成为理解方面的专家。世界和预测世界的结果。同时，我们的大脑可以利用因发展，运动，疾病和衰老而随着时间不断变化的物体来适应性地更新物体的位置以及如何对物体进行作用的表示。

2.3. 为什么程序性记忆不是有意识的

使用抑制匹配和错配学习的大脑系统不能产生兴奋性共振。因此，如果“所有有意识状态都是共振状态”，那么空间和运动表征就不是有意识的。这种思维方式提供了一个机械原因，为什么陈述性记忆（或“学习那个”）是通过 ART 学习的那种记忆，可能是有意识的，而程序性记忆（或“学习如何”）是那种记忆控制空间定向和行动的人是没有意识的（Cohen and Squire 1980）。

2.4. 空间不变识别与空间局部动作

这些互补的 What 和 Where 流程需要协同工作还有另一个基本原因。What 流尝试学习空间不变的对象类别，因此不会发生组合爆炸，其中每个位置和距离的每个对象的每个视图都需要由不同的类别表示。

事实上，在什么皮层流中学习会导致识别类别在更高的皮层水平上越来越独立于对象的大小和位置。前颞下皮层表现出这种不变性（Bar 等, 2001; Sigala 和 Logothetis, 2002; Tanaka 等, 1991）。尽管这是如何发生的需要仔细讨论（例如, Zoccolan 等人, 2007），但这种对象不变性防止了对象表示的记忆组合爆炸，否则需要在每个感知的大小和位置学习。曹等人。(2011) 和 Grossberg 等人。(2011) 使用 ART 来模拟最近关于下颞叶皮层不变类别学习和识别特性的神经生理学数据。

在变得空间不变时，识别类别会丢失有关如何将动作指向可能找到所需对象的空间位置的信息。相比之下，Where 流学习空间地图，使我们能够定位这些所需的对象，以及使我们能够准确地对它们采取行动的增益。另一方面，

Where 流空间处理放弃了有关哪些对象位于这些空间位置的信息。What 和 Where 流之间的交互（“What-Where 融合”）克服了这些互补的缺陷，使学习到的空间不变的对象表示能够控制朝着空间中所需目标的行动（例如，Brown 等人，2004 年；Fazl 等人，2009 年；Grossberg, 2009 年），包括通过观察从不同角度体验世界的老师，通过在社会认知过程中分享共同关注而学到的行动（Grossberg and Vladusich, 2010）。

总之，由于感知和认知学习的匹配和学习类型不同，它们提供了一个自我稳定的前端来控制更不稳定的空间和运动学习，从而使变化的物体能够有效地作用于世界上公认的对象。

WHAT	WHERE
Spatially-invariant object learning and recognition	Spatially-variant reaching and movement
Fast learning without catastrophic forgetting	Continually update sensory-motor maps and gains
IT	PPC

Image of Fig. 1

	WHAT	WHERE
MATCHING	EXCITATORY	INHIBITORY
LEARNING	MATCH	MISMATCH

图 1 - 互补的 What 和 Where 皮质处理流分别用于空间不变的对象识别和空间变化的空间表示和动作。感知和识别学习使用自上而下的兴奋性匹配和基于匹配的学习，可实现快速学习而不会出现灾难性遗忘。空间和运动学习使用抑制匹配和基于错配的学习，可以快速适应不断变化的身体参数。IT=颞下皮层，PPC=后顶叶皮层。详情见正文。[经格斯伯格 (2009) 许可转载。]

2.5.支持互补计算的突触学习定律

对象、空间和时间表示都使用一系列学习法则，其变化称为门控最速下降法、归一化门控最速下降法、instar、outstar、模糊 ART 和自适应阈值学习法。ART 学习法则的这些变化都支持基于匹配的学习和兴奋性匹配。事实上，当这些突触学习法则被嵌入到 ART 网络中时，它们的学习会在共振发生时开启，并在预测状态（例如，学习的自上而下的期望）和实际数据之间发生足够大的失配时关闭（例如，自下而上的输入模式）。

运动表征使用向量关联图（VAM）的变化，支持基于错配的学习和抑制匹配的学习法则（Gaudiano and Grossberg, 1991, 1992）。在 VAM 学习定律中，控制动作的差分向量也作为驱动学习过程的误差信号。就像 ART 学习法则是由上下文相关状态（即共振）触发的一样，VAM 学习法则是由系统是否处于姿势或运动状态来调节的。在固定姿势期间学习可以自适应地改变运动增益以帮助实现所需的目标位置。在运动过程中关闭学习可防止学习破坏正确校准的增益。所有这些运动系统都具有 GO 和 STOP，或突发和暂停信号，可用于控制控制门学习关闭和打开的调制信号。

3、短期记忆、中期记忆和长期记忆的方程式

尽管需要专门化以适应诸如互补计算之类的要求，但作者使用的所有神经学习定律都可以用一个小的特征来表征，这些神经学定律是作者为建模各种行为功能而引入的，并且被许多其他建模者使用的。短期记忆方程组，或 STM；中期记忆，或 MTM；和长期记忆，或 LTM）。这些定律嵌入在数量稍多的模块或微电路中（例如，分流中心外环绕网络、门控偶极子对手处理网络、关联学习网络、频谱间隔和定时网络、差分矢量网络等），后者又专门化并组装成模态架构，其中“模态”一词代表模态（例如，视觉，听觉，认知，认知-情感交互，感觉-运动控制等的建筑学）。

对于通用计算，模态架构不如图灵或冯诺依曼架构通用，但比传统 AI 算法通用得多。它们被设计为能够对特定形式的生物智能进行通用的自组织处理。几千年来，他们在进化压力下选择了他们对基本方程和模块的特殊专业化。ART 网络构成此类模态架构的一部分。

反过来，模态架构体现了大脑计算的新范式，包括互补计算 (Grossberg, 2000) 和层流计算 (Grossberg, 1999)。如上所述，互补计算描述了如何将全球大脑组织成互补的并行处理流，其相互作用产生生物智能行为。层流计算描述了大脑皮层如何以及为什么被组织成分层电路，其专业化可以支持所有形式的高阶生物智能。ART 网络包含在层状皮层电路中，用于视觉和视觉对象识别；试听、演讲和语言；认知信息处理；和认知情绪动力学。

Grossberg (1968c, 1969a, 1969b) 介绍了在许多当代神经模型（包括 ART 架构）中使用的 STM、MTM 和 LTM 定律，这些定律具有适当的变化和专业化。它们的一种变体是：

3.1. STM：快速细胞激活和抑制的短期记忆动力学

$$\frac{dx_i}{dt} = -Ax_i + (B - Cx_i) \times \left[I_i + \sum_{k=1}^n f_k(x_k)y_k D_{ki} Z_{ki} \right] - (E + Fx_i) \left[J_i + \sum_{k=1}^n g_k(x_k)Y_k G_{ki} Z_{ki} \right]. \quad (1)$$

该方程描述了 n 个相互作用的神经网络中第 i 个细胞（群体）的活动或电位 x_i 。它包括在 Grossberg (1968c, 1969a) 中引入的 Additive 和 Shunting 模型。在分流模型中，参数 $Ca \neq 0$ 和 $F \neq 0$ 。等式 (1) 假定“快速抑制”；也就是说，抑制性中间神经元对它们的输入立即做出反应。具有抑制作用的中间神经元计算出的活性 X_i 的较慢的有限速率抑制，使用类似于 (1) 的方程式来描述抑制活性的时间演变。这些抑制性中间神经元的输出信号为兴奋性活动提供抑制性反馈信号。对于缓慢抑制，抑制反馈信号将是 $g_k(X_k)$ 。

3.2. MTM: 习惯性发射门和抑制突触

$$\frac{dy_i}{dt} = H(K - y_i) - Lf_k(x_k)y_k. \quad (2)$$

等式 (2) 描述了在 (2) 的兴奋性反馈项中习惯性递质门或抑制性突触 (Abbott 等, 1997) 或动态突触 (Tsodyks、Pawelzik 和 Markram, 1998) 的强度 y_i 如何累积以固定速率 H 达到其最大值 K 并通过反馈信号 $f_k(X_k)$ 和门浓度 y_k 之间的质量作用相互作用被灭活、习惯化或抑制：质量作用项可能比这在某些情况下；例如，Gaudiano 和 Grossberg (1991, 1992)。 (1) 的抑制反馈项中的习惯性发射门 Y_k 服从类似等式。需要注意的是，并非所有信号都是习惯性的。

3.3. LTM: 门控最速下降学习结合了 Hebbian 和 anti-Hebbian 属性

$$\frac{dz_{ij}}{dt} = Mf_i(x_i)[h_j(x_j) - z_{ij}] \quad (3)$$

and

$$\frac{dz_{ij}}{dt} = Mf_j(x_j)[h_i(x_i) - z_{ij}]. \quad (4)$$

这是在 Grossberg (1976a, 1978) 的竞争性学习和自组织地图模型中使用的学习方程，后来由 Kohonen (1984) 应用。竞争性学习和自组织映射的灾难性不稳定记忆响应密集的非平稳输入模式系列导致引入 ART 作为动态稳定学习记忆的一种方式，通过自上而下的期望对底部进行匹配和注意力集中输入模式

这些门控最速下降方程有许多变体，用于支持不同行为功能的网络；例如，归一化门控最速下降、双门控学习、尖峰时间相关学习等。还应注意，并非所有

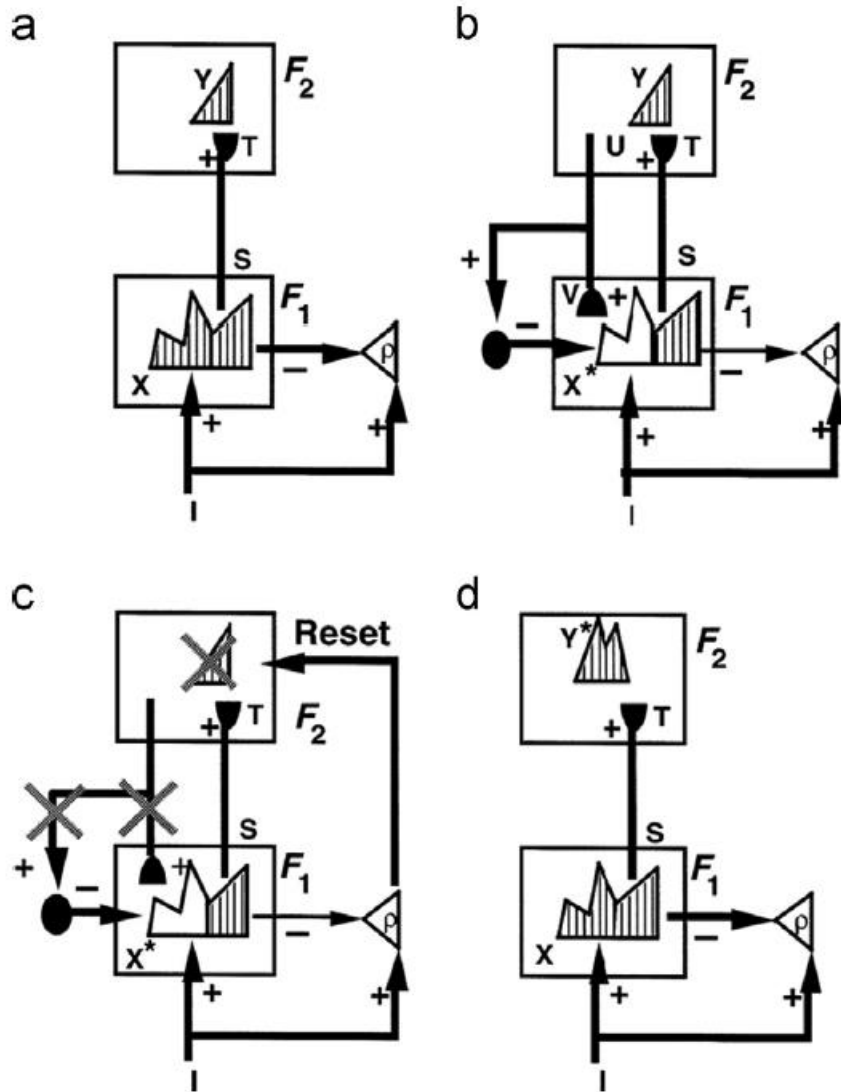


图 2 - 在 ART 学习电路中搜索识别代码：(a) 输入模式 I 在 F1 层的特征检测器中被设置为活动模式 X，同时它以增益 ρ 非特定地激活定向系统 A，这称为警戒参数。来自活动模式 X 的输出信号抑制 A 并生成输出模式 S。S 乘以学习的自适应权重以形成输入模式 T。T 激活级别 F2 的类别单元 Y。(b) Y 生成自上而下的信号 U，该信号乘以自适应权重并在 F1 单元格处相加以形成原型 V，该原型 V 对活动 F2 类别的学习期望进行编码。如果 V 在 F1 处与 I 不匹配，则在 F1 处选择新的 STM 活动模式 X* (阴影模式)。X* 在 V 确认的 I 特征处处于活动状态。不匹配的特征 (白色区域) 被抑制。当 X 变为 X* 时，总抑制作用从 F1 降低到 A。(c) 如果抑制作用降低到足以使 X* 引起的总抑制作用小于 I 引起的总激发作用乘以警戒参数 ρ ，则 A 是激活并释放一个非特定的爆发到 F2；也就是说，“新事件正在引起人们的注意”。唤醒通过抑制 Y 来重置 F2。(d) 在 Y 被抑制后，X 被恢复并且 Y 保持被抑制，因为 X 激活了不同的活动模式 Y*。继续搜索更好的 F2 类别，直到选择了更好的匹配或新颖类别。当搜索结束时，细心的共振会触发对参与数据的学习。 [经过 Carpenter 和 Grossberg (1993) 的许可改编。]

连接都是自适应的。以下归一化龄期学习法则的变体已被用于学习皮层区域 V1 中的方向图和眼球优势图 (Grossberg 和 Seitz, 2003 年; Grossberg 和 Williamson, 2001 年)、内嗅皮层和海马皮层中的网格细胞和位置细胞, 分别 (Grossberg 和 Pilly, 2012, 2014; Mhatre et al., 2012), 以及下颞叶皮层的识别类别 (Carpenter and Grossberg, 1987, 1993):

$$\frac{dz_{ij}}{dt} = Mf_j(x_j) \left[h_i(x_i)(A - z_{ij}) - z_{ij} \sum_{k \neq i} h(x_k) \right]. \quad (5)$$

在 (5) 中, 该术语描述了汇聚在第 j 个细胞上的其他信号对突触活动的竞争。将 (5) 改写为

$$\frac{dz_{ij}}{dt} = Mf_j(x_j) \left[Ah_i(x_i) - z_{ij} \sum_k h(x_k) \right], \quad (6)$$

and then as

$$\frac{dz_{ij}}{dt} = Mf_j(x_j) \sum_k h(x_k) \left[\frac{Ah_i(x_i)}{\sum_k h(x_k)} - z_{ij} \right]. \quad (7)$$

$$\frac{dz_i}{dt} = Mf_j(x_j) \sum_k h(x_k) [A - z_i]. \quad (8)$$

等式 (8) 表明总突触权重 z_i 收敛到 A , 因此被归一化为与邻接第 j 个细胞的连接总数无关的值。这种特性通常称为总突触重量守恒。

这种学习规律得到了实验数据的支持, 这些轴突邻接目标神经元以获得有限的目标源性神经营养因子以求生存 (Cabelli 等人, 1995 年, 1997 年; Purves, 1988 年), 以及关于通过平衡突触抑制和增强来保护总突触重量 (Royer 和 Pare, 2003)。

4、当学习不是 Hebbian: 结合 LTP 和 LTD

4.1. 门控最速下降学习

如上所述, 门控最速下降学习权重可以在学习过程中增加 (长期增强, 或 LTP) 或减少 (长期抑制, 或 LTD)。这种假设的一个原因是, 这些权重学习了网络中输入的分布模式, 正如 Grossberg (1968a, 1968b) 首次通过数学证明的那样, 而不仅仅是通过成对单元之间的单个连接获得的单个输入, 如假设的那样赫布 (1949)。

如果通过门控最速下降学习的权重的初始值小于它正在学习的模式中的活动, 那么在学习 (LTP) 期间权重将增加。但是, 如果初始权重值大于正在学习

的模式中的活动，则权重将在学习过程中减小（LTD）。同样，如果在学习期间按时间顺序对两个或多个模式进行采样，一个具有较大的活动，另一个具有较小的活动，则相应的自适应权重可能会先增加然后减小以跟踪它采样的活动的平均值通过时间。

Hebb (1949) 反映了这种假设的学习功能单元的差异，他断言自适应权重只能在学习期间增加，只要有时间上连续的突触前和突触后配对输入。由于这个特性，假设所有生物计算，包括自适应权重的计算，都有有限的最大值，随着学习试验的继续，权重可能会饱和在最大值。然后，它们可能无法处理环境突发事件的变化，例如可能需要稍后减轻重量的变化。例如，在强化学习期间，当先前强化的认知 - 情感关联（例如条件强化物或激励动机适应性权重）随后消失以支持不同的强化偶然性时（Dranias 等人，2008 年）；格罗斯伯格，1972 年，1975 年；卡明，1969 年；巴甫洛夫，1927 年）。

尽管赫布学习存在这个基本问题，但对于许多实验神经科学家来说，将联想学习的结果反射性地标记为赫布学习的例子已经变得司空见惯。这种归属没有充分考虑到 Hebb 实际写的内容。

Outstars 和 instars 是第一个数学定义的神学习定律，结合了 Hebbian（重量增加，LTP）和反 Hebbian（重量减少，LTD）特性，因此它们可以及时跟踪与它们相关联的模式。这些跟踪特性在 1960 年代和 1970 年代初期的一系列文章中得到了数学证明，适用于日益复杂的学习情况；例如，对于 outstars 和循环网络中的空间模式学习 (Grossberg, 1968b, 1969a)、串行列表学习 (Grossberg, 1969c; Grossberg and Pepe, 1971)、任意复杂时空模式的学习 (Grossberg, 1969d)，如的例子 (Hahnloser 等，2002)，以及竞争学习和自组织地图模型中的类别学习 (Grossberg, 1976a)。

在 Grossberg (1976a) 的循环竞争网络中加入了 Instars 和 outstars，以展示如何学习从 m 维到 n 维向量的任意映射。在这个通用的重新编码模型中，instars 使用他们的自适应过滤器使 m 维输入向量能够选择性地激活类别单元作为竞争学习或自组织映射模型的一部分，然后类别单元读取 n 维他们使用 out-star 学习学习的输出向量。Hecht-Nielsen (1987) 将这种类型的 instar-outstar 映射学习方案称为逆传播。此外，ART 还展示了如何通过使用从与 m 维输入模式匹配的类别单元中学习到的自上而下的期望来学习自适应权重动态自稳定的地图。自上而下的期望也经常使用 outstar learning；例如，Carpenter 和 Grossberg (1987)。

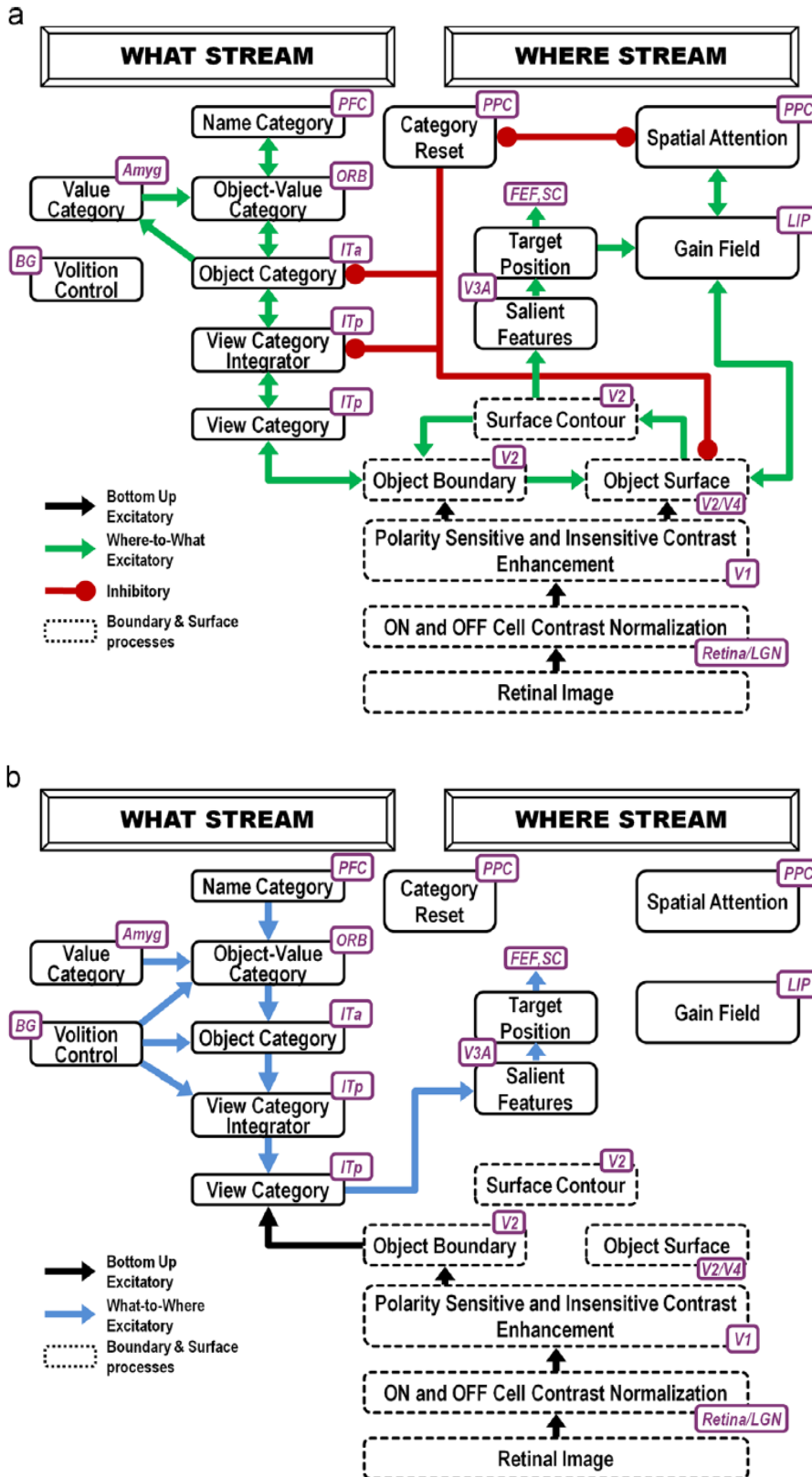


图 3 - ARTSCAN 搜索图。虚线框表示边界和表面过程。(a) 分类学习。箭头表示从哪里皮质流到什么皮质流的兴奋性皮质过程，其中发生不变的类别学习和识别以及强化学习。以圆盘结尾的连接表示抑制连接。(b) 一种控制自上而下启动搜索有价值对象的途径，从什么到哪里皮质流。绿色箭头代表自下而上的图像驱动过程，蓝色箭头代表自上而下的过程，

从 What cortical stream 到 Where cortical stream。ITa: 颞下皮层前部, ITp: 颞下皮层后部, PPC: 后顶叶皮层, LIP: 外侧顶内皮层, LGN: 外侧膝状核, ORB: 眶额皮层, Amyg: 杏仁核, BG: 基底神经节, PFC: 前额叶皮层, SC: 上丘, V1 和 V2: 主要和次要视觉区域, V3 和 V4: 视觉区域 3 和 4 (2014)。]

4.2、匹配调制类别学习期间的单调权重

如上所述,如果在时间上连续的突触前和突触后输入配对时,自适应权重只能随时间变大或变小,那么它们可能会“卡在”最大值或最小值,而这些值可能无法适应环境突发事件的变化。然而,一些类别学习模型确实提出了只能随时间单调变化的自适应权重,例如模糊 ART 和模糊 ARTMAP (Carpenter et al., 1991, 1992)。由于这些权重随时间的单调变化,它们保证收敛到一个极限。问题是确保限制值能够实现有用的类别识别行为。与 Hebb 规则不同的是,这是通过防止学习的控制过程来确保的,除非当前活动的自上而下的学习期望和自下而上的输入模式之间存在足够好的匹配。输入的时间上连续的突触前和突触后配对是不够的。有关此类匹配如何发生的讨论,请参见第 6 节。

5、LTP 和 LTD 的神经生理学数据

Bliss 和 Lomo (1973) 使用麻醉兔制剂, Bliss 和 Gardner-Medwin (1973) 使用未麻醉兔,首次证明了传入纤维强直刺激后突触功效的长期增强 (LTP)在海马中齿状回突触的穿孔路径中。在海马中,包括 CA1 锥体细胞区域,也有可能以较高的刺激率诱导 LTP 的途径也报道了长期抑郁症 (LTD) (例如, Dudek 和 Bear, 1992; Levy 等, 1983; Long 等, 1983)。Levy 和 Desmond, 1985 年; Levy 和 Steward, 1983 年; Mulkey 和 Kalenka, 1992 年)。这种 LTP 和 LTD 效应在大脑皮层中也有报道,包括猫和大鼠的视觉皮层 (例如, Artola 和 Singer, 1987 年, 1993 年; Fregnac 等人, 1994 年; Kirkwood 等人, 1995 年; Komatsu 等人 al., 1981; Singer, 1983), 以及目前庞大的文献中的其他结构。

然而,这些结果并没有揭示共享的突触特性如何控制大脑不同部分的不同行为功能,或者特定的大脑区域如何以及为什么控制特定的功能组合。例如,类似的学习规律如何有助于学习下颞叶和前额叶皮层的视觉对象识别类别,以及通过内嗅 - 海马系统的空间导航? 为什么空间导航 (空间!) 和自适应定时条件反射 (时间!) 分别代表内嗅-海马系统的内侧和外侧流? 本文回顾了一些被提议用于产生此类行为属性的网络和系统级交互。

6、自适应共振理论：没有灾难性遗忘的快速类别学习

6.1.解决稳定性-塑性困境

一个新兴的神经模型家族控制着视觉皮层如何学习、识别和记住不变的视觉对象识别类别，以及这个过程如何与视觉皮层中的对象和空间注意力、预测性重映射、意识和对象搜索相关联。所有这些模型都建立在自适应共振理论或 ART 模型的类别学习和记忆能力之上 (Carpenter, 1997, 2003; Carpenter and Grossberg, 1987, 1993; Carpenter et al.,1991、1992; grossberg, 1976a、1976b、1978、1980)。

自从 ART 在 Grossberg (1976a, 1976b) 中引入以来，所有主要的 ART 预测都得到了越来越多的心理和神经生物学数据的支持，而 ART 是目前识别学习和记忆的认知和神经理论，具有最广泛的解释和预测范围。ART 的连续发展已经解释和预测了越来越大的行为和神经生物学数据库，从人类和动物感知和认知的正常和异常方面，到以多种方式分层组织的层状丘脑皮质网络的尖峰和振荡动力学。事实上，一些 ART 模型可以解释和预测行为、解剖、神经生理、生物物理甚至生化数据。从这个意义上说，它们提供了越来越多的示例，能够部分解决经典的身心问题。有关这些发展的回顾，请参见 Grossberg (2012)。

6.2、自上而下的匹配、共鸣、注意力和快速学习

ART 通过提出自上而下的期望如何将对象注意力集中在视觉特征的显著组合上来解决稳定性 - 可塑性困境，并描述注意力如何通过一种自我规范化的“有偏见的竞争”形式运作 (Desimone, 1998)。关于如何在数学上实例化 ART 注意力电路的模型存在收敛性，这些模型源于最初在 Grossberg (1973) 中证明的分流中心外环绕网络的特性的结果。例如，“注意力的归一化模型” (Reynolds 和 Heeger, 2009 年) 使用与分布式 ARTEXture (dARTEX) 模型 (Bhatt 等人, 2007 年, 方程: (A5)) 用于模拟有关基于方向的纹理分割的人类心理数据 (OBTS, Ben-Shahar 和 Zucker, 2004 年)。

当自上而下的学习期望 (由当前活动的识别类别读出) 与自下而上的输入模式之间发生足够好的匹配时，就会出现体现注意力集中的同步共振状态。这种共振能够在注意力集中推动自下而上的识别类别和自上而下的期望的快速学习，可以提炼先前的知识；因此命名为自适应共振。数学上已经证明，ART 模型中的匹配学习会导致对以任何顺序呈现的任意事件的稳定记忆 (例如, Carpenter 和 Grossberg, 1987 年, 1991 年)。简单的学习规律，例如 instar 和 outstar 学习的变体，当它们被这种注意力匹配的结果调制时，可以解决稳定性-可塑性困境。特别是，有助于学习识别类别的自下而上的路径中的自适应权重通常是归一化的

龄期或模糊 ART 定律（等式（5）），而自上而下的路径中有助于学习期望的权重通常是 outstar 定律（等式（3））。

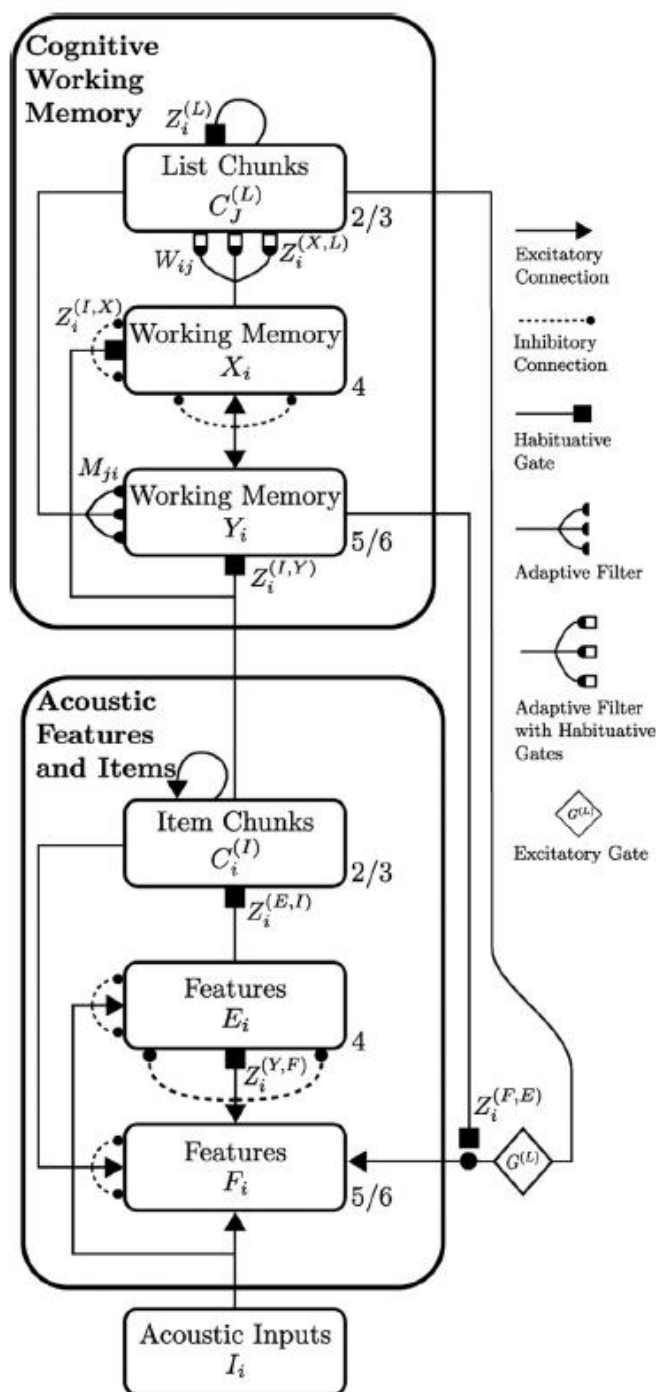


图 5 - cARTWORD 模型描述了负责语音和语言感知过程的层次结构。每个级别都被组织成层状皮层电路，其中深层（6 和 4）负责处理和存储输入，并且提出了表层（2/3）将这些更深层的分布式模式分组为学习的单元化表示。最低层负责处理声学特征（细胞活动 F_i 和 E_i ）和项目（细胞活动 $C_i^{(I)}$ ），而较高层负责在工作记忆中存储声学项目序列（活动 Y_i 和 X_i ），并表示这些通过列表块（活动 $C_j^{(L)}$ ）将这些项目的序列存储为统一的上下文相关表示，称为掩码字段，该网络能够有选择地表示可变长度的列表。[经 Grossberg 和 Kazerounian (2011) 许可转载。]

6.3、匹配和同步振荡

共振过程预计发生在 What 皮层流中，特别是在感觉、时间和前额叶皮层中，自上而下的期望与自下而上的输入相匹配。当自上而下的期望与自下而上的数据达到足够好的匹配时，新兴的注意力集中通常通过同步共振神经元的激发特性的振荡动力学来实现。

Grossberg (1976b) 预测这些持续匹配的振荡发生，在那里它们被称为保序极限循环，以指定振荡活动不会随着时间的推移逆转它们的相对大小，这与共振特征保持其相对大小的想法一致。共振事件中的重要性。这种振荡目前称为同步振荡（例如，Eckhorn 等人，1988 年；Engel 等人，2001 年；Gray 和 Singer，1989 年）。随后的几项建模研究模拟了这些振荡如何解释诸如通过感知分组和注意力匹配期间的协作特征链接快速同步等多种特性的数据（Grossberg 和 Somers, 1991）、感知框架、时间顺序判断和随机共振。Grossberg 和 Grunewald, 1997 年），以及视觉皮层层流电路对感知分组快速同步的模拟敏感性

（Yazdanbakhsh 和 Grossberg, 2004 年）。特别令人感兴趣的是在自上而下的注意力匹配期间更快的伽马振荡和在足够大的失配期间更慢的 β 振荡的现实尖峰层流皮层电路中的模拟，失配在皮层的更深层内开始（Grossberg 和 Versace, 2008）。这种 γ/β 预测得到了大脑不同部位的几个实验室的神经生理学支持（例如，Berke 等人，2008 年；Buffalo 等人，2011 年；Buschman 和 Miller, 2009 年）。该预测与其他神经机制也可能导致这种振荡频率的可能性一致。

6.4、共振与复位的循环

匹配学习有一个严重的潜在弱点：如果大脑只能在自下而上的数据和学习的自上而下的期望之间有足够好的匹配时才能学习，那么它怎么能学到任何真正新颖的东西？当学习第一次开始，并且不存在学习的识别类别时，一个新的输入模式可以激活一个潜在的未来类别，通过自下而上的路径中小的随机初始权重与其最佳匹配。然后通过竞争学习规则和自组织映射（Grossberg, 1976a; Kohonen, 1984; von der Malsburg, 1973）增强对比度可以增强这些自下而上的权重，以确保在未来与输入模式更好地匹配。然而，只有在第一次学习试验中，激活的类别可以读出自上而下的信号，这些信号与新的输入模式足够匹配以允许学习继续时，才会发生这种情况。为了使自上而下的期望与激活任何新识别类别的特征相匹配，其所有自上而下的自适应权重最初都具有较大的值，通过学习特定期望以匹配激活识别类别的特征模式来修剪这些权重。类别。在学习第一类之后，它的大学习权重可以与自底向上过滤器中的小随机权重竞争，以干扰对新对象和事件

的学习。在学习无人监督且没有外部老师强迫选择正确答案的情况下，如何解决此问题？

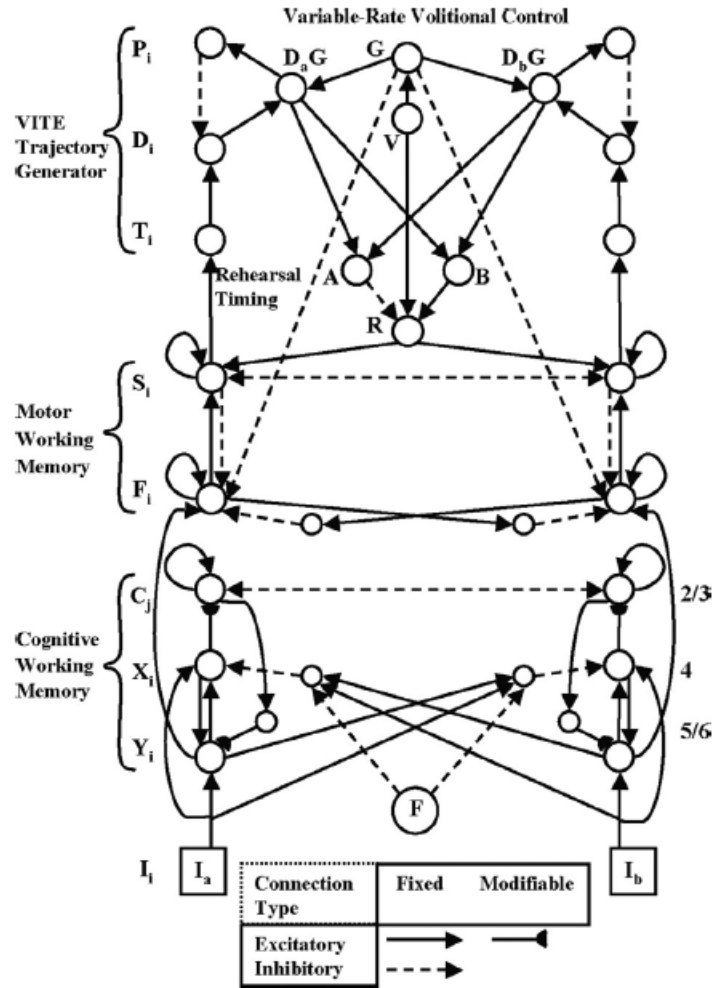


图 6 - LIST PARSE 模型的电路图。项目和顺序工作记忆是通过认知工作记忆第 4 层和第 6 层的循环分流中心外环绕网络实现的，假设发生在腹外侧前额叶皮层。列表块在第 2/3 层学习。从认知工作记忆到运动工作记忆的输出与由基底神经节调制的矢量积分到终点 (VITE) 轨迹生成器 (Bullock 和 Grossberg, 1988; 请参阅第 9 节) 交互作用，以可变速度执行可变长度的序列。实线箭头表示固定的兴奋性连接。半磁盘的实线表示学习到的连接。虚线箭头表示固定的抑制连接。仅显示了一个认知工作记忆通道中的 1 个项目块 (C) 及其反馈连接，而模型使用了第 2/3 层中各种大小的块以及从第 2/3 层到第 5/6 层的反馈工作记忆分布广泛。此外，仅显示了从认知工作记忆到运动计划字段 $\delta Y-FP$ 的兴奋性投影。 [经 Grossberg 和 Pearson (2008) 许可转载。]

ART 提出这个问题是通过共振和重置的互补过程之间的相互作用来解决的，这些过程被预测分别控制注意力和记忆搜索的特性。这些过程帮助我们的大脑在处理熟悉和陌生、预期和意外的互补需求之间取得平衡。在注意力系统中计算出的足够大的错配被提议激活互补定向系统，该系统由意外和不熟悉的事件激活 (图 2b 和 c)，其中包括非特异性丘脑和海马系统。有关一致数据，请参见 Carpenter 和 Grossberg (1993) 以及 Grossberg 和 Versace (2008)。来自定向系统

的输出信号迅速重置识别类别，该类别一直在读出不匹配的自上而下的期望。从而消除了不匹配的原因，从而释放系统以激活不同的识别类别（图 2d）。通过这种方式，重置事件会触发记忆搜索或假设检验，这会自动导致选择能够更好地匹配输入的识别类别。

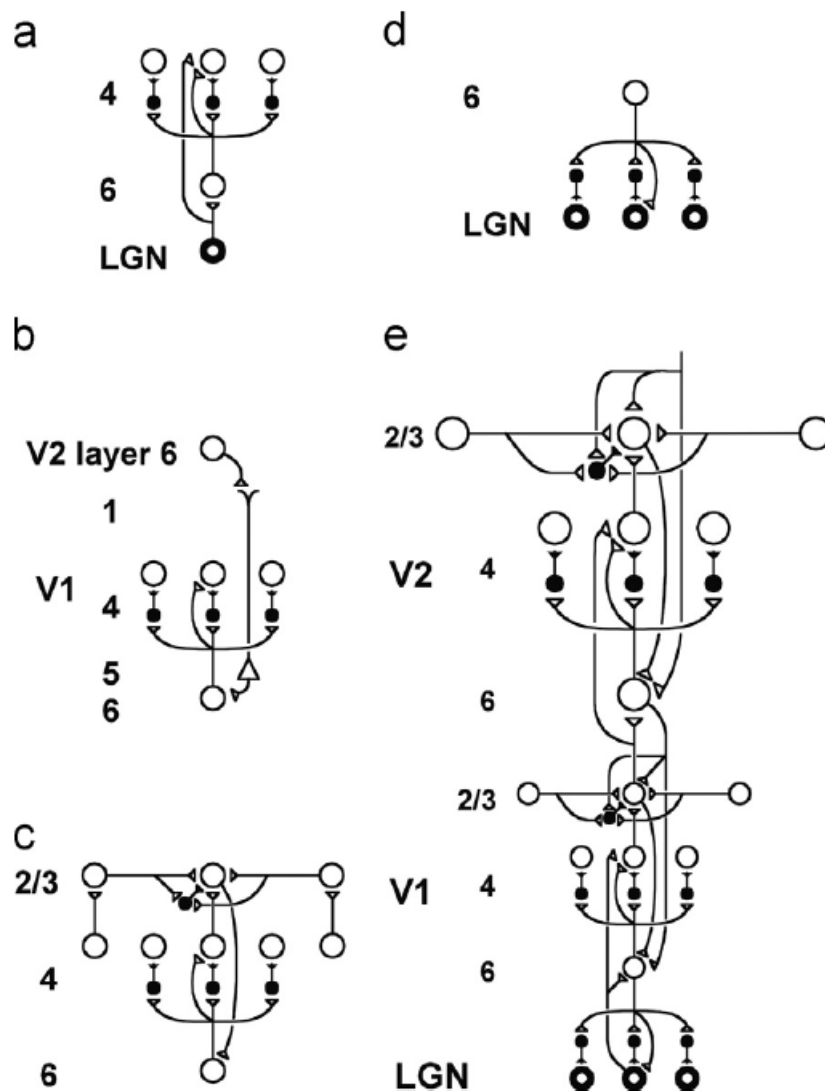


图 7 - LAMINART 模型阐明了 V1 和 V2 间斑和淡条纹区域内和跨皮质层的自下而上、水平和自上而下的交互如何分别执行自下而上的自适应过滤、水平分组和顶部 - 下来注意。类似的相互作用似乎发生在所有六层皮质中。详情见正文。[经 Raizada 和 Grossberg (2001) 许可转载。]

6.5. 内存整合和直接访问全局最佳匹配

随着输入序列在学习试验中得到练习，搜索过程最终会收敛于稳定的类别。数学上已经证明（例如，Carpenter 和 Grossberg, 1987）熟悉的输入直接访问其原型提供全局最佳匹配类别，而无需进行任何搜索，而不熟悉的输入继续激活定向子系统以触发内存搜索新的或更合适的类别，直到他们熟悉为止。换句话说，

ART 提供了局部最小问题的解决方案，并阐明了即使在学习记忆的总数急剧增加的情况下，如何快速识别熟悉的对象。搜索和类别学习的过程一直持续到可以任意选择大的存储容量被充分利用为止。

6.6. 警惕，乙酰胆碱和基底核

警戒参数控制驱动内存搜索需要多大的失配。低警惕性允许学习一般和抽象类别，因为它可以容忍当前活动的自上而下的期望与与之匹配的自下而上的输入示例之间的大不匹配。高警惕迫使学习更具体和具体的类别，个体输入样本学习在非常高的警惕范围内激活自己的类别。

Vigilance 是在 ART 模型的定向系统内计算的（图 2b-d），其中输入模式 I 中所有活动特征的总自下而上激发被它激活的所有特征检测器的总抑制减少（参见图 2 中的 F1）。如果 F1 中活动特征的总活动（即“匹配的”特征）与 I 中所有特征引起的总活动之比小于警戒参数 ρ （图 2b），则非特异性重置或唤醒波被激活（图 2c），这可以驱动搜索另一个类别来对样本进行分类。这可以通过让 ρ 乘以自下而上的输入 I 到定向系统来实现；也就是说， ρ 是定向系统的自下而上输入的增益。

6.7. 警惕疾病：自闭症和健忘症

各种精神障碍似乎都包括警惕性控制问题，因此假设将警惕性功能障碍引起的症状分类为“警惕性疾病”的例证可能是有用的。自闭症和内侧颞部遗忘症似乎是此类疾病的例子。然而，应该清楚的是，警惕性问题并不是患有这些精神障碍的个体可能存在的唯一问题。

已经预测持续的高度警惕会导致一些自闭症个体出现超特定类别学习和注意力缺陷的症状（Grossberg 和 Seidman, 2006）。这一预测已经通过对高功能自闭症个体进行的心理物理实验进行了测试（Church 等人, 2010 年；Vladusich 等人, 2010 年）。这也与自闭症个体顶叶和额叶皮质异常胆碱能活动的报告一致，这与基底核异常有关（Perry 等, 2001；Rubenstein 和 Merzenich, 2003）。

已经预测持续的低警惕性会导致内侧颞部健忘症的一些症状（Carpenter 和 Grossberg, 1993）。海马体的损伤从皮质-海马体相互作用中去除了定向系统（图 2）。记忆搜索因此被阻止，并且学习新类别的能力被削弱。海马病变具有引起警惕等于零的作用。在没有失配介导的重置和记忆搜索的情况下发生的学习只能形成一般类别。

Knowlton 和 Squire (1993) 报告了来自健忘症个体的相关数据，他们表明健忘症受试者和正常受试者在简单的分类任务上表现同样出色，但健忘症受试者在要求更高的任务上表现差得多。为了解释这些数据，Knowlton 和 Squire (1993)

提出了两个独立的记忆系统。然而，扎基等人。(2003) 将这些数据与一个基于样本的模型进行定量拟合，该模型的敏感性参数对于健忘症患者的选择低于正常受试者。该示例模型通常用形式代数方程表示。当正式的示例模型被解释为仅进行局部定义交互的实时动态过程时，其操作包括类似于 ART 中的自上而下的注意匹配过程。该示例模型中的低灵敏度参数 c (参见他们的方程 (4)) 然后扮演的角色类似于 ART 模型中的低警戒参数 ρ 所扮演的角色 (Amis 等人, 2014)。

7、不变对象类别学习、注意、预测重映射和搜索

为了在移动生物体中实现自主学习和记忆，ART 模型被嵌入到更大的架构中，可以解决搜索场景时出现的几个基本问题。这种类型的第一个架构称为 ARTSCAN 模型 (Fazl 等人, 2009 年; Grossberg, 2009 年)。ARTSCAN 预测观察者如何在从多个角度观察时学习识别物体，从而在用眼球运动扫描 2D 场景时学习视图不变的物体类别。当眼睛扫描一个场景时，两个连续的眼球运动可能会聚焦在同一物体的不同部分或不同的物体上。在无监督学习条件下，大脑如何避免错误地将不同物体的视图分类在一起，甚至在大脑知道物体是什么之前？ARTSCAN 提出了大脑如何控制眼球运动，使其能够学习给定对象的多个特定于视图的类别，并将它们与该对象的视图不变类别表示相关联，并且仅与该对象相关联。有关更全面的 ARTSCAN 搜索模型的宏电路，请参见图 3。

7.1、注意罩和不变类别学习的哪里到什么调制

为了在 2D 场景的自由扫描期间完成视图不变的对象类别学习，ARTSCAN 模型预测来自 Where 皮质流的空间注意信号在调节 What cortical 流中的不变类别学习中的关键作用。几项研究报告说，空间注意力的分布可以自我配置以适应物体的形式。形式拟合空间注意力有时被称为注意力罩 (Tyler 和 Kontsevich, 1995)。ARTSCAN 解释了对象在细纹皮层区 V4 中预先精心形成的表面表示如何在顶叶皮层中引起这种形式的注意力覆盖。特别是，表面表示和护罩之间的反馈预计会形成表面 - 护罩共振，将空间注意力锁定在物体表面上。我已经预测到这样的

表面罩共振支持对物体可见表面感受性的有意识感知。在这种共振将注意力锁定在一个表面之后，它还可以自上而下传播到较低的皮质区域，例如 V1 和 V2，并自下而上传播到较高的皮质区域，例如前额叶皮层，使它们同步以支持有意识的感知，正如在下一节中更完整地讨论的那样。

尽管这种表面遮罩共振仍然有效，但它还具有其他重要功能：首先，它可以确保眼睛的运动倾向于在物体表面的某些位置结束，从而可以像 Theeuwes 所确认的那样，顺次探索同一物体的不同视点。等。(2010)。其次，它使新兴的视图

不变对象类别保持活动状态，而对象的不同视图由特定视图类别学习并与之相关联。

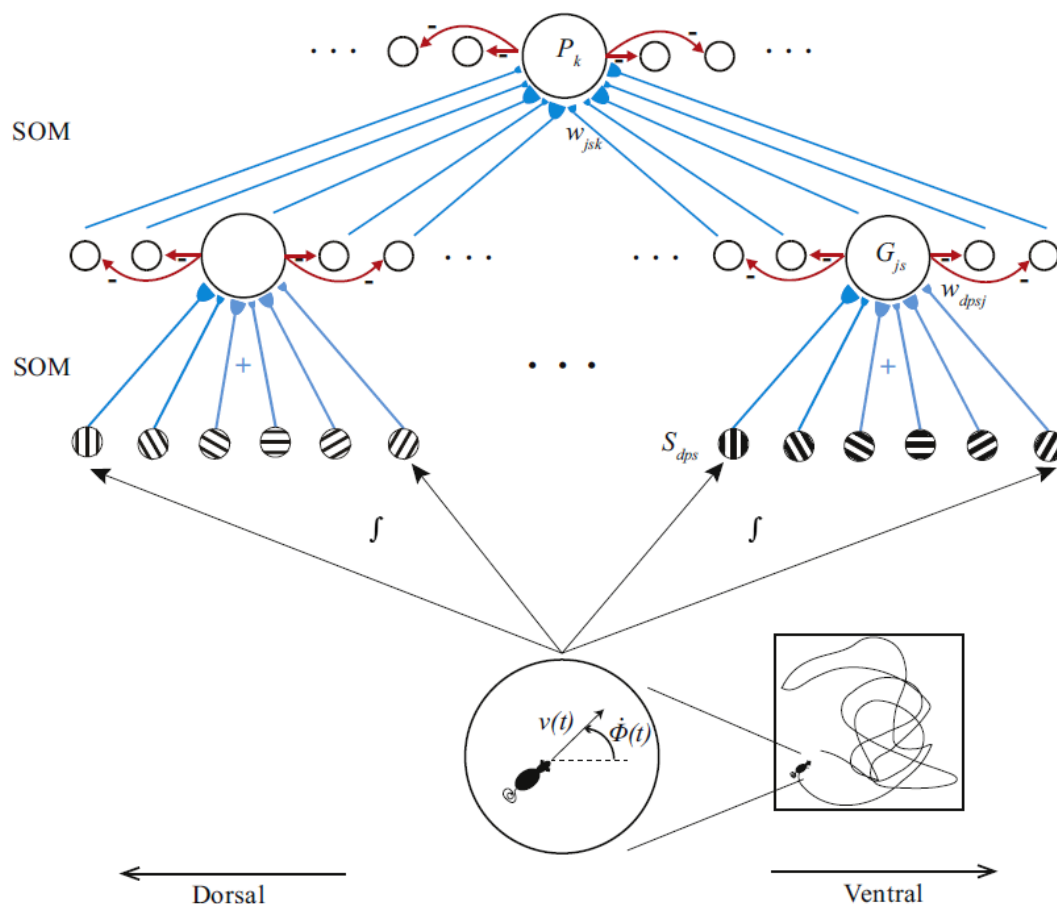


图 8 - GridPlaceMap 网络和位置细胞激活和学习的自组织图层次结构：下颌旁 (PaS) 或内侧内嗅皮层 (MEC) 的更深层中的条纹细胞, 第二层中的自组织网格细胞 MEC 和海马区 CA3 中的自组织位置细胞根据导航期间与平移和旋转运动相对应的内部生成信号, 学会在越来越大的空间中表示位置。[经 Pilly 和 Grossberg 许可 (2012 年) 转载。]

后一个函数的工作原理如下：由于每个特定于视图的类别是通过 What 流学习的，比如在后颞下皮层 (ITp)，它通过学习到的自上而下的期望将对象注意力集中在视觉皮层的关键特征上（例如，在前纹状体皮质区域 V4），这将用于识别该视图及其在未来的变化。这种特定于视图的类别及其学习的自上而下的期望是由 ART 建模的。当第一个这样的特定视图类别被学习时，它也会在更高的皮层水平激活细胞群，比如前颞下皮层 (ITa)，它将成为视图不变的对象类别（图 3a）。

假设眼睛或物体充分移动以露出一个新视图，该视图的关键特征与用于识别第一个视图的关键特征明显不同。然后重置或禁止第一个视图类别。发生这种情况是由于其学习的自上而下的期望或参与的关键特征的原型与新传入的视图信息不匹配。这个自上而下的原型将对象注意力集中在传入的视觉信息上。通过确

定当前活动的特定于视图的类别何时应该被重置，以及应该何时激活一个新的特定于视图的类别，对象注意力由此有助于控制学习哪些特定于视图的类别。这种复位由任何 ART 模型中谐振和复位之间的通常平衡控制（第 6.4 节）。

但是，视图不变的对象类别不应在每次重置特定视图的类别时都重新设置，否则它永远不会成为视图不变的。这就是关注的目标所完成的工作：它抑制了一个音调有效的重置信号，否则该信号将在重置每个视图特定类别时关闭视图不变类别（图 3a）。随着这个过程的迭代，眼睛随着时间的推移在单个物体表面上注视一系列视图，它们触发对一系列特定视图类别的学习，并且每个类别都通过学习与仍然活跃的对象相关联。视图不变类别。

当眼睛从一个物体上移开时，它的注意力罩在 Where 流中坍塌，从而暂时解除了关闭 What 流中视图不变类别的顶叶重置机制。Where 和 What 皮层流之间的这种 shroud 介导的重置机制不同于 What 流中自上而下的不匹配介导的重置，后者重置单个视图特定类别。

当眼睛看着不同的对象时，它的覆盖物可以在 Where 流中形成，并且可以学习一个新的特定于视图的类别，进而可以激活将成为 What 流中新的视图不变类别的单元格。

是否有数据支持这些模型预测并且可用于进一步测试和开发模型？Chiu 和 Yantis (2009) 描述了人类的快速事件相关 fMRI 实验，表明空间注意力转移会导致与分类规则的变化相关的与领域无关的瞬时顶叶爆发。这种瞬态顶叶信号是一个标记，模型机制的进一步实验测试可以以此为基础。它支持预测的 V4 顶叶表面覆膜塌陷（空间注意力转移）、瞬时顶叶爆发（重置信号）和皮质区域 ITa 中当前活动的不变对象类别的塌陷（分类规则的转移）的预测序列。瞬态顶叶爆发是域无关的，因为任何物体的表面罩共振都可以抑制它，而爆发本身可以抑制任何视角不变的物体类别。这些和相关结果（例如，Cabeza 等人，2008 年；Corbetta 等人，2000 年；Yantis 等人，2002 年）与顶叶皮层的不同区域如何保持对当前的持续关注模型预测一致。照看对象（例如，裹尸布）并控制瞬态注意切换（例如，重置突发）到不同的对象。

7.2、有意识的视觉感受：拥挤和顶叶忽视

ARTSCAN 模型可以为以下基本问题提供答案：什么大脑事件有助于有意识的视觉感受？导致该提议的背景统一了两个神经建模流。ART 预测“所有有意识的状态都是共振状态”，而 3D 视觉和图形感知的 FACADE 理论（例如，Grossberg, 1994）预测“所有有意识的可见感知都是表面感知”。结合这两个预测提出了一个问题：什么样的共振支持有意识的可见表面感知？

我曾预测表面罩共振支持对物体可见表面感受性的有意识感知。在这种共振将注意力锁定在一个表面上之后，它还可以自上而下传播到较低的视觉区域，在那里表现更精细的视觉特征，如 V1 和 V2，自下而上传播到前额叶皮层的区域，并可以同步它们所有这些都是为了支持有意识的感知。这一预测自然可以解释范围广泛的数据，例如关于拥挤的数据（Green 和 Bavelier, 2007 年；He 等人, 1996 年；Intriligator 和 Cavanagh, 2001 年；Levi, 2008 年）和关于顶叶忽视的数据（Driver 和 Mattingley, 1998；Mesulam, 1999）。拥挤通过展示在某些条件下如何看和识别单个物体会失败来探索看和识别（以及学习和记忆）之间的关系。ARTSCAN 提供了一个看似简单的拥挤解释（Foley 等, 2012）。它预测，只有当物体的表面特征包含在表面罩共振中时，我们才会有意识地看到物体。然而，当发生拥挤时，这种共振可能不会隔离单个物体。例如，如果皮质放大因子和其他因素导致多个从周边观察的物体表面都共享单个表面罩共振，就会发生这种情况。由于表面遮罩共振在意识感知和我们用来识别物体的类别之间建立了联系，因此无法单独识别共享单个表面遮罩共振的物体。

顶叶忽视描述了顶叶病变如何导致患者有意识地忽略相应的空间区域。ART 认为可能会发生忽视，因为尽管病变可能使视觉皮层完好无损，但相应的表面罩共振无法形成以支持对相应物体表面的有意识感知。

7.3、通过两种注意力和共鸣来了解和了解

像 ARTSCAN 这样的模型说明了两种不同类型的共振是如何发生的，支持看到和知道之间的差异。表面罩共振分别协调表面和空间注意力的 What 和 Where 流表示。它支持有意识地看到物体表面感受质。在这种共振期间发生的注意力是空间注意力。特征类别共振坐标对象特征及其识别类别的流表示，由 ART 建模。它支持知道对象是什么。在这种共振期间发生的注意力是对象注意力。在有意识地意识到物体的过程中，两种共振可能是活跃的，甚至是同步的，以支持看到物体并知道它是什么。

7.4、不变的对象学习，识别，预测性重映射和搜索

pARTSCAN（位置 ARTSCAN）模型（Cao 等人, 2011）以 ARTSCAN 为基础，提出了一个观察者如何在 2D 场景中学习视点，大小和位置不变的对象类别的方法。pARTSCAN 表明在这个过程中持续发射的细胞在颞下皮层中发挥作用（Brunel, 2003；Fuster 和 Jervey, 1981；Miyashita 和 Chang, 1988；Tomita 等, 1999）。这种持久性代表了一种特殊的短期记忆，当空间注意力从一个物体转移到另一个物体时，这种记忆就会重置。

3D ARTSCAN 模型 (Grossberg 等人, 出版中) 扩展了 ARTSCAN 以提出大脑如何在眼睛固定场景中的不同物体时保持 3D 场景的双眼融合表示的稳定性。每次眼球运动都需要对物体的特征进行新的双目匹配, 但仍保持感知稳定性。这种能力要求发生预测性重映射 (Duhamel 等人, 1992 年; Gottlieb 等人, 2005 年; Mathot 和 Theeuwes, 2010 年; Melcher, 2007 年; Melcher, 2008-2009 年; Saygin 和 Sereno, 2008 年; Sommer 和 W 2006; Tolia 等人, 2001 年; Umeno 和 Goldberg, 1997 年) 通过增益场 (Andersen 等人, 1985 年; Andersen 和 Mountcastle, 1983 年; Deneve 和 Pouget, 2003 年; Gancarz 和 Grossberg, 1999 年; Kuperstein 和 Pouget 等人, 2003 年) 确保了预测性的眼睛位置信息能够使注意力覆盖物和双眼匹配在以眼睛为中心的稳定的头部中心坐标中进行计算。

dARTSCAN (分布式 ARTSCAN) 模型 (Foley 等人, 2012 年) 阐明了为什么当空间注意力通过表面罩共振聚焦在特定对象上时, 视觉背景不会变暗, 流运动激活的瞬态注意组件如何与流持续注意组件相互作用 (Corbetta 等人, 2008 年; Corbetta 和舒尔曼, 2002 年; Dosenbach 等人, 2007 年, 2008 年; Egeth 和 Yantis, 1997 年), 以及前额叶启动如何与顶叶注意机制相互作用以影响搜索效率。

ARTSCAN 搜索模型 (图 3; Chang 等人, 2014 年) 建立在 pARTSCAN 视图、大小和位置不变的对象类别学习和识别基础上, 通过 Where-to-What 流交互。它还可以在认知 - 情感互动期间使用条件强化学习和激励动机学习的组合来学习将动机注意力集中在这样的对象上 (Grossberg, 1975; Grossberg 和 Seidman, 2006)。最后, 它可以使用 What-to-Where 流自上而下的 ART 期望和基底神经节意志 (图 3b) 在 2D 场景中搜索有价值的目标对象, 从而提出了一个基于神经生物学的 Waldo 问题的解决方案。

在 3D ARTS-CAN 搜索模型中结合所有这些发展, 可以学习 3D 场景中对象的视图、大小和位置不变的对象类别, 并搜索此类场景以检测、注意、识别和查看在其中一个有价值的目标对象, 而不会破坏搜索过程中的感知稳定性。

8、视觉、语言和认知的层流皮质动力学

类似的学习机制如何管理不同的职能在多个组织层面得到了例证。例如, 尽管所有新皮层似乎都有许多基本的解剖学特征, 特别是其特征性组织成六个水平层和亚层, 但它们在不同皮层区域的专长可能支持视觉、语言或认知。无花果。4-6 总结了 LAMINART 系列层状皮质结构的三个例子: 3D 视觉和图形分离的 3D LAMINART 模型 (Cao 和 Grossberg, 2005 年, 2012 年; Grossberg 和 Yazdanbakhsh, 2005 年), 语音学习的 cARTWORD 模型和感知 (Grossberg 和 Kazerounian, 2011), 以及认知工作记忆和学习列表单元化或组块的 LIST PARSE

模型（Grossberg 和 Pearson, 2008）。这些模型说明了即使在突触学习规律和整体解剖结构共享许多特征时，功能多样性也是如何产生的。

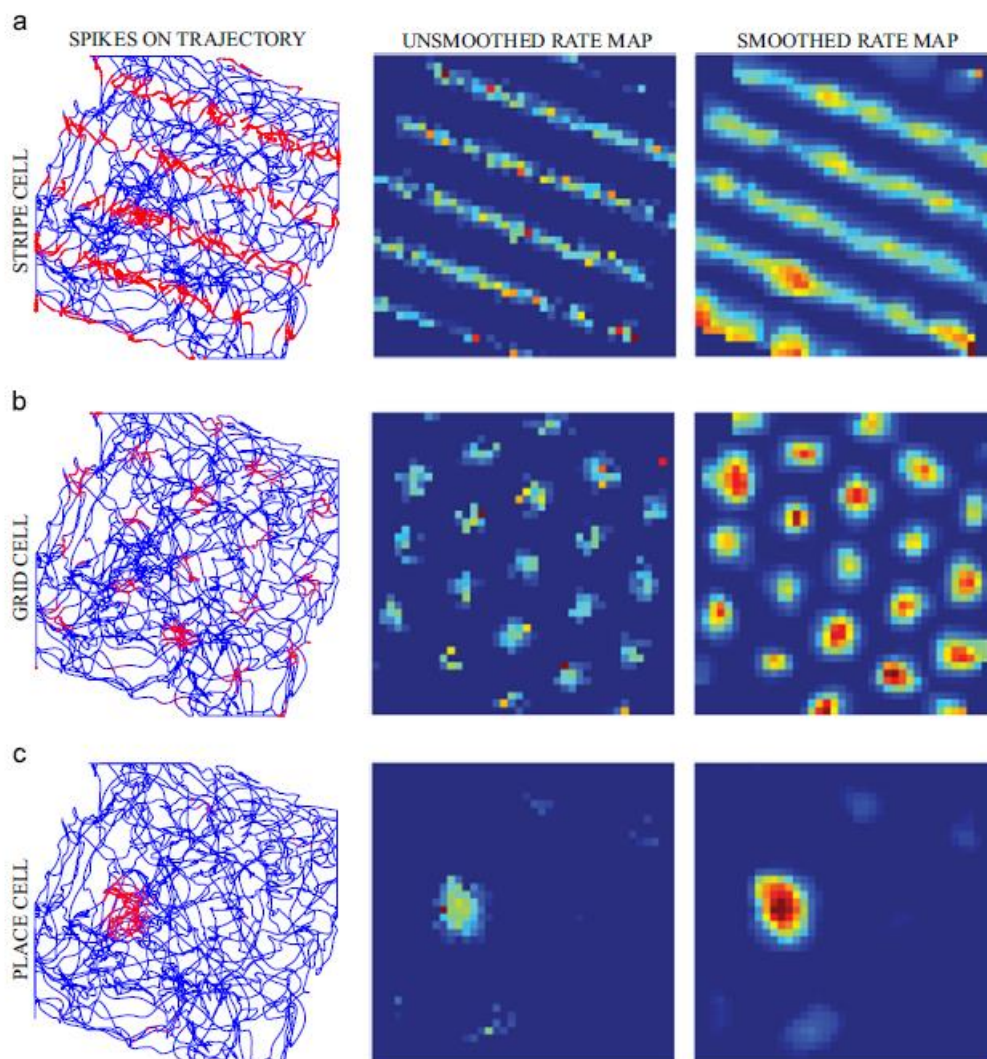


图 9 - 代表性 (a) 条纹单元格、(b) 网格单元格和 (c) 位置单元格的空 间响应。第一列显示了在试验期间叠加在导航模型动物或 animat 轨迹上的细胞的尖峰位置（红点）。第二列和第三列分别显示了单元的未平滑和平滑的空间速率图。请参阅 Pilly 和 Grossberg (2013) 了解尖峰记录如何转换为速率图。[经皮利和格罗斯伯格 (2013) 许可转载。]

8.1、层流计算：一种革命性的智能计算新范式

这些 LAMINART 模型说明了层流计算 (Grossberg, 2007, 2012) 的计算范式，其目标是阐明大脑皮层中自下而上、自上而下和水平交互的特征如何体现不同类型的生物智能。层流计算提出了这是如何发生的，同时解释了新皮层的层流设计如何使其能够支持 (1) 解决稳定性-可塑性困境的自我稳定发展、学习和记忆，(2) 协调需求的概率决策自动数据驱动的自底向上处理和任务选择性细心自顶向下处理，以及 (3) 模拟一致性，或统一模拟计算的敏感性和数字计算的稳

定性的能力。LAMI-NART 在此体现了前馈和反馈处理、数字和模拟处理以及自下而上的数据驱动处理和自上而下的注意假设驱动处理的最佳特性。

8.2、无歧义数据与歧义数据的快速前馈与较慢的反馈处理

当处理明确的信息时，例如熟悉且渲染良好的场景，LAMINART 架构（图 7）可以快速地将场景分组为激活的快速前馈扫描，直接通过第 4 层到 2/3，然后到后续皮质区域的第 4 至 2/3 层（图 7c 和 e）。这个特性阐明了如何在响应明确的场景时识别速度如此之快；例如，Thorpe 等人。(1996)。

另一方面，如果一个场景中有多组可能的分组，比如说响应一个复杂的纹理场景，那么由于第 4 层和第 2/3 层（图 3 中的黑色细胞和突触）中的抑制性相互作用，这些可能性之间的竞争。7) 可以导致所有细胞活动变小，因为模型竞争回路中的活动是自我规范化的，或者倾向于保存回路的总活动。该属性来自于体系结构的绕过中心的非环绕网络，这也使输入对比度可以在较大的动态范围内进行处理而不会出现饱和(Douglas 等, 1995; Grossberg, 1973, 1980; Heeger, 1992)。

8.3、确定性与速度的交易：尽可能快地运行的实时概率

换句话说，这些自归一化电路执行一种实时概率理论，其中细胞活动的幅度随网络对分组的选择或决定的确定性而变化。振幅随处理速度而变化，并且由于这些电路内的反馈相互作用，细胞激活的连贯性和同步性会发生变化。低活动会减慢电路中的前馈处理速度，因为单元活动超过输出阈值并激活高于阈值的后续单元需要更长的时间。网络不确定性通过反馈解决（图 7c 和 e）：活跃的 2/3 层分组细胞将信号反馈到 6-then-4-then-2/3 层以关闭皮质反馈回路，该回路增强和放大对比度获胜分组的程度和比率反映了该分组的统计证据数量。随着获胜分组的出现，较弱的分组被抑制，获胜细胞的活动变得更加活跃和同步，从而可以继续将这个皮层决定传递给后续的处理阶段。

总之，LAMINART 电路“尽可能快地运行”以响应可用证据，在确定性与速度之间进行权衡：当不确定性很小时，它以快速前馈模式运行，当存在不确定性时，它会自动进入较慢的反馈模式。反馈选择使电路再次加速的获胜决策，因为激活幅度、同步和处理速度都肯定会增加。这种决策特性超越了当今如此流行的生物智能的贝叶斯统计方法。

8.4、结合数字的稳定性和模拟计算的灵敏度

LAMINART 模型还体现了一种新型的混合计算，它同时实现了数字计算的稳定性和模拟计算的敏感性。这是真的，因为层 2/3-6-4-2/3 之间的反馈循环选

择或确认获胜分组（图 7c 和 e）具有模拟相干性（Grossberg, 1999; Grossberg 等人, 1997; Grossberg 和 Raizada, 2000; Yazdanbakhsh 和 Grossberg, 2004）；即，该反馈回路可以同步选择和存储获胜分组，同时抑制丢失分组，而不会失去对输入模式中幅度差异的模拟灵敏度。反馈回路中的这种同步存储提供了数字计算的稳定性——例如，反馈回路表现出滞后作用，可以保护存储的模式免受外部扰动的影响——同时保持模拟计算的灵敏度——因此它可以权衡证据分组并将证据转化为获胜分组的分级活动。

9、空间导航：内嗅网格细胞和海马位置细胞学习

9.1、放置单元格和空间导航

第 7 节指出了 ART 类别学习电路如何嵌入到更大的架构中，这些架构可以在眼睛搜索场景时自主执行不变的对象类别学习。是否使用类似的学习和记忆定律来完成行为能力，这些行为能力在偶然的观察者看来似乎是完全不相关的？一个肯定的例子涉及如何控制空间导航。该示例与有关 LTP 和 LTD 的经典数据特别相关，因为这些数据记录在海马体中，海马体和内侧内嗅皮层（MEC）在控制空间学习，记忆和导航中起着重要的作用（Davis 等人., 1992; Morris 等人, 1982; Parron 和 Save, 2004）。

每当大鼠处于环境中的特定局部区域或“位置”时，将细胞置于海马体火中（O'Keefe 和 Dostrovsky, 1971）。当动物在大空间中导航时，它们也可以表现出多个射击场（Fenton 等人, 2008 年; Henriksen 等人, 2010 年; Park 等人, 2011 年）。所有位置细胞的集合使动物能够在环境中定位自己。对位置细胞的研究已经阐明，它们接收两种输入：一种传递有关从给定位置体验到的感官（尤其是视觉）上下文的信息，另一种来自跟踪相对位置的导航或路径集成系统。通过分别对瞬时旋转和平移的角速度和线速度自运动估计进行整合，世界。一个重要的开放性问题是解释如何结合感官上下文和路径整合信息来控制导航；例如，陈等人。（2013）。

9.2、网格单元和路径集成

放置单元格的路径积分输入的来源是什么？更一般地说，位置细胞是如何学习的？内侧内嗅皮层（MEC）浅层中的网格细胞为海马体细胞提供输入，其放电的主要决定因素是路径整合输入（McNaughton 等, 2006）。之所以称其为网格单元，是因为每个网格单元都不同于放置单元，它们会在多个空间位置开火，这些空间位置在旷场导航期间会形成规则的六边形网格（Hafting 等, 2005）。网格细胞还表现出沿 MEC 背腹轴的空间尺度梯度，朝向腹端具有更大的感受

野，解剖学上相邻的细胞共享相似的网格间距和方向，但具有不同的空间相位，没有地形组织。

9.3、网格和位置单元都是从遵循相同规律的自组织地图中学习的

尽管它们的外观截然不同，但网格单元和位置单元的感受野可以在自组织地图的层次结构中的连续处理阶段中学习，其中每个处理阶段都遵循相同的定律，包括方程 3 的归一化星龄定律。(5).这个 Grid-PlaceMap 模型是用基于速率的神经元和尖峰神经元开发的 (Pilly 和 Grossberg, 2012 年, 2013 年); 参见图 8。细胞感受野的外观差异源于其输入模式的不同统计特性 (图 9)。GridPlaceMap 模型学习的接受场拟合了幼鼠大鼠中关于网格和放置细胞及其发育的神经生理学数据 (Langston 等, 2010; Wills 等, 2010)。

由于它们从正在发育的网格单元的多个尺度接收输入，学习到的海马位置场可以表示比网格单元大得多的空间，实际上空间尺度可能是网格单元尺度中最不常见的倍数 (Gorchetnikov 和 格罗斯伯格, 2007 年)。这些最不常见的多个尺度足够大，可以让位置单元支持导航行为。除了从相同的自组织映射方程中出现的网格单元和位置单元属性之外，尽管处于不同的处理级别，在这两个处理级别上，自组织映射都会放大并学习对最有活力和最频繁的协同工作进行分类。激活他们的输入。

9.4、自上而下的注意力稳定网格和位置细胞记忆

在 GridPlaceMap 模型中，位置单元是空间类别单元，由自组织地图中的内嗅网格单元的多个尺度激活。然而，当 Grossberg (1976a, 1978) 引入竞争学习和自组织地图的现代定律时，他证明了它们可以很好地响应稀疏输入环境，确实具有贝叶斯特性，但是它们表现出灾难性的遗忘以响应密集的非平稳环境。Grossberg (1976b) 将 ART 作为一种增强模型引入，能够动态稳定其类别学习以响应任意环境。

事实上，如果网格和位置单元学习发生在自组织地图中，那么，就像在所有自组织地图模型中一样，人们期望网格单元和位置单元学习通过 ART 自上而下的注意力匹配机制动态稳定 (第 6 节)。来自多个实验室的解剖学和神经生理学数据支持这一假设。

海马系统的解剖结构支持这种注意力反馈存在的可能性，因为从海马 CA1 区域到内嗅皮层存在反馈通路。神经生理学数据也支持注意力在海马学习中的预测作用。例如，肯特罗斯等人。(2004) 表明，“最大限度地提高场地稳定性的条件大大增加了对新线索的定位。这表明位置细胞的存储和检索是由类似于注意力的自上而下的认知过程调节的，并且位置细胞是空间记忆的神经关联物” (第

283 页)。类似地,位置细胞感受野的学习反映了“参与体验的自动记录”(Morris 和 Frey, 1997, p1489)。这些实验表明,注意力的认知过程就像在学习对象类别中一样,在海马学习和记忆稳定性中也起着作用,并与 NMDA 受体相互作用以介导新环境中的长期海马体记忆(Kentros 等人, 1998 年)。因此,学习内侧内嗅皮层和海马中的网格细胞和位置细胞可以被视为专门的 ART 系统的一部分,用于在动物或人类导航其环境时学习空间表征,就像学习不变的对象类别一样下颞叶皮层中的 ART 系统可以被视为专门的 ART 系统的一部分,用于在动物或人类扫描其环境时学习对象表示。

9.5、统一角加速度和线性加速度, 栅格和位置以及空间和时间

除了展示如何使用相同的方程(包括学习定律)在模型层次结构的不同级别上学习网格单元和位置单元之外, GridPlaceMap 模型还说明了另外两组简约而优雅的属性, 这些属性预计来自同源电路的专业化。

第一个同源性涉及这样一个事实,即模型的路径积分输入对运动过程中的角速度和线速度都很敏感。角速度由众所周知的单元类型处理,即头部方向单元(Ranck, 1984; Taube 等, 1990)。GridPlaceMap 模型及其前身(Mhatre 等人, 2012 年)预测了对线速度敏感的细胞的存在。它被称为条纹单元。预计头部方向细胞和条纹细胞都存在于相似类型的环形吸引子电路中(例如, Song 和 Wang, 2005), 在那里它们接收角和线速度信号并将它们处理成输入以模拟条纹细胞的形式。有关条纹细胞响应的模拟,请参见图 9。最近的实验报告了与条纹细胞预测的细胞特性一致的细胞特性(Krupic 等, 2012; Sargolini 等, 2006)。

9.6.神经相关性: 海马中的光谱时间和光谱间距

第二个同源性涉及内嗅 - 海马系统处理有关空间和时间的信息这一事实: 除了支持网格和位置细胞的空间导航外, 它还可以支持自适应定时调节(Smith, 1968; Thompson 等, 1987)。为什么,从机械的角度来看,空间和时间的表示是在大脑的同一部分处理的? 这种趋同的事实与海马体在情景学习和记忆中的可能作用的数据和假设一致,因为情景记忆通常结合了关于特定自传事件的空间和时间信息。例如, Eichenbaum 和 Lipton (2008)。

如第 9.3 节所述,多个尺度的内嗅网格细胞可以在自组织地图中协作以形成位置细胞感受野。这些多个网格细胞尺度沿着内嗅皮层的背腹空间梯度形成,使得网格细胞在腹侧方向具有越来越大的空间尺度(即六边形网格中激活之间的更大空间间隔)。沿着背腹梯度具有几个不同空间尺度的网格单元可以合作学习位置单元,这些单元可以表示比单个网格单元表示的空间大得多的空(Grossberg 和 Pilly, 2012)。事实上,从这些网格单元中学习到的位置单元能够表示激活

它们的网格单元尺度的最小公倍数(Gorchetnikov 和 Grossberg, 2007; Pilly 和 Grossberg, 2012)。这些位置单元空间尺度足够大, 可用于空间导航。通过这种方式, 可以将小网格单元空间尺度的“频谱”组合到位置单元中, 以表示更大且与行为相关的空间。这种同源性导致了网格单元产生位置单元的机制的名称光谱间距。

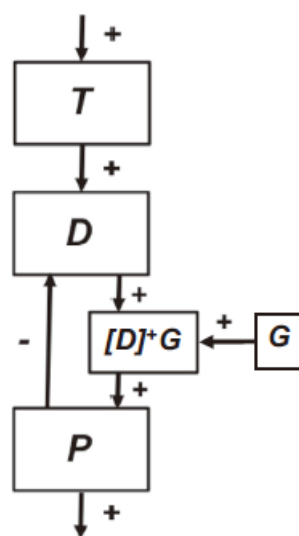


图 10 - 矢量积分到端点电路 (Bullock 和 Grossberg, 1988 年), 用于控制运动轨迹。T 是目标位置向量, P 是流出当前位置向量, D 是差值向量, G 是相乘的意志 GO 信号或门, D。有关详细信息, 请参阅文本。

在这种背景下, 我们可以开始看到内嗅 - 海马系统如何处理空间和时间的相似性。在空间表示的情况下, 问题是如何在行为相关的尺度上生成空间表示。多个但较小规模的内嗅网格细胞共同协作以学习海马位置细胞可以实现此目的。在时间表示的情况下, 可以组合一系列小时间尺度来表示更长的和行为相关的细胞激活持续时间, 例如在跟踪调节过程中发生的 (Moyer 等人, 1990 年; Solomon 等人, 1986 年)。实现这一点的模型称为频谱时序模型 (Grossberg 和 Merrill, 1992 年, 1996 年; Grossberg 和 Schmajuk, 1989 年)。

频谱时序模型显示了一系列细胞或细胞位点可以桥接多大的时间间隔, 具有不同的反应速率可以学习匹配强化中预期延迟的统计分布。尽管这些细胞或细胞位点中的每一个在不同的时间做出相对短暂的反应, 但它们的总体反应作为一个整体可以跨越更长的时间间隔, 范围从数百毫秒到几秒, 可以通过学习匹配时间实验突发事件来调整。

光谱定时学习具有韦伯定律特性, 使得无条件和条件刺激之间较大的刺激间隔导致学习响应曲线具有更广泛的方差, 这种特性也称为“标量定时” (Gibbon, 1991; Roberts, 1981; Roberts et al., 1989 年; 史密斯, 1968 年)。海马“时间单元”具有实现光谱计时所需的所有特性, 包括韦伯定律, 已被报道 (MacDonald

等, 2011); 特别是, “……每个时间单元的平均峰值触发率发生在连续的时刻, 即使是这些小的时间单元集合的触发周期之间的重叠也弥补了整个延迟。值得注意的是, 每个神经元的激发周期的扩展随着激发峰值时间的增加而增加……”

正如 Spectral Timing 模型所预测的那样, 时间单元的频谱是否来自单个速率参数的梯度还有待证明。已根据小脑内代谢型谷氨酸受体 (mGluR) 系统中的钙动力学对光谱定时如何使用这种梯度弥合长时间间隔进行建模 (Fiala 等人, 1996 年)。最简洁的预测是, 类似的机制适用于整个大脑的所有光谱时序, 包括小脑、海马和基底神经节 (Brown 等, 1999; Fiala 等, 1996; Grossberg 和 Merrill, 1992, 1996; Grossberg 和 Schmajuk, 1989)。

9.7. 时间的横向流和空间的中间流

频谱时序模型反映了内嗅 - 海马动力学的一部分, 专门用于表示对象和事件, 特别是这些事件的自适应定时持续时间, 并包括外侧内嗅皮层。光谱间距模型反映了内嗅-海马动力学的一个补充部分, 专门用于表示空间表征, 并包括内侧内嗅皮层。这两个处理流都在海马中加入, 以支持空间导航以及情景学习和记忆 (Eichenbaum 和 Lipton, 2008)。

这些并行流中空间和时间表示之间的这种启发式同源性得到了严格的数学建模和数据模拟的支持。Grossberg 和 Pilly (2012) 开发了光谱间距模型, 以表明能够学习网格单元空间尺度的背腹梯度的神经机制与能在频谱时序模型中形成时间尺度梯度的机制在形式上是相同的。这一说法得到了关于沿着背腹梯度的网格细胞参数神经生理学特性的挑战性数据的定量模拟的支持, 如果没有这个假设就无法解释。因此, 空间和时间可能都在海马中, 因为它们利用了共享的计算机制。引入了“神经相对论”一词来概括内嗅-海马系统的这种预测特性。

鉴于 mGluR 参与光谱时序的预测和模拟, 很自然地会问, mGluR 是否也在控制光谱间距中的背腹梯度方面发挥核心作用。

10、运动控制：抑制匹配和错配学习

10.1 物体识别和运动控制的互补计算

What 流中基于 ART 的对象表示学习使用兴奋性匹配和基于匹配的学习。相比之下, 用于控制运动的流学习通常使用抑制匹配和基于错配的学习的计算互补过程 (图 1)。相应地, What 流学习力求成为位置不变的对象表示, 而 Where 流表示使识别的对象能够被操纵的位置和动作。

兴奋匹配和基于匹配的学习可以解决稳定性-可塑性困境。相比之下, 抑制匹配和基于错配的学习可以不断更新空间图和感觉运动增益, 这些信息用于随着

我们的身体参数随时间变化而移动 (Bullock 和 Grossberg, 1988; Bullock 等人, 1998; Gaudiano 和 Grossberg, 1991 年; Georgopoulos 等人, 1982 年、1986 年)。事实上, 解决稳定性-可塑性困境的空间和运动学习过程会对我们不利, 因为我们不希望在我们长大和使用时记住适合控制婴儿身体的空间表征和运动增益控制我们成年人的身体。从这个意义上说, 灾难性遗忘是空间和运动学习过程中的一个很好的特性。

10.2. 目标位置、当前位置和差分向量

作为抑制匹配的一个例子, 考虑我们如何进行手臂运动。为了进行这样的运动, 从我们希望手臂移动位置的表示 (其目标位置向量) 中减去手臂现在所在位置的表示 (其当前位置向量), 从而计算出表示方向和达到目标所需的运动距离。移至目标后, 目标位置与当前位置一致, 因此差矢量为零。换句话说, 这种匹配是抑制性的 (Bullock 和 Grossberg, 1988)。差异矢量由一个基底神经节 GO 信号自动选通或乘以, 该信号决定运动何时以及以多快的速度发生 (Bullock 和 Grossberg, 1988; Bullock 等, 1998)。

例如, 这种自愿门控差分向量计算用于向量积分到端点或 VITE 模型及其变体, 用于计算手臂运动轨迹 (Bullock 等人, 1998 年, 1993 年; Bullock 和 Grossberg, 1988 年)。设 T 表示目标位置向量, P 表示当前位置向量, D 表示差值向量, G 表示意志 GO 信号 (图 10)。然后:

$$\frac{dD}{dt} = a(-D + T - P) \quad (9)$$

and

$$\frac{dP}{dt} = G[D]^+, \quad (10)$$

等式 (9) 表示 D 计算目标位置向量和当前位置向量之间的差异 ($T-P$) 的时间平均值, 并且 (10) 表示当前位置向量 P 以与 GO 成正比的速率对差异向量 D 进行积分 信号 G 直到 P 等于 T , 因此运动停止。

10.3. 差分向量作为学习的误差信号

在运动学习期间, 当相同的目标位置和当前位置被编码但未正确校准时, 差异向量也会产生误差信号。这些错误信号激活了一种失配学习的形式, 通过重新校准系统图和增益来保持一致, 从而消除了时间上的失配。下面的一对方程说明了如何通过替换方程(9)来实现这一点:

$$\frac{dD}{dt} = a(-D + TZ - P) \quad (11)$$

and

$$\frac{dZ}{dt} = bf(T)(-cZ - dD). \quad (12)$$

在这个学习过程中，方程中的自适应权重 Z 。 (12) 在目标位置 T 和当前位置 P 表示相同位置但未正确校准时响应非零差矢量 D 的变化。如果 D 为负，则权重 Z 增加，如果 D 为正，则权重 Z 减小。学习一直持续到方程中的自适应权重 Z 。 (12)，作为自适应增益，乘以等式中的目标位置 T 。 (11)，导致 D 在适当的时间接近零。神经模型解释和预测有关失配学习如何调节基底神经节、小脑、运动皮层、顶叶皮层和前额叶皮层的空间表征和适应性运动增益的数据 (Brown 等人, 1999 年, 2004 年; Fiala 等人) ., 1996; Grossberg and Paine, 2000; Guenther, 1995; Guenther et al., 1994)。通过差分向量执行计算和学习的模型通常称为端点自适应向量集成 (aVITE) 或向量关联映射 (VAM) 模型 (Gaudiano 和 Grossberg, 1991, 1992)。

10.4、加入 ART 和 VAM：在不断变化的身体中自我稳定的专业知识

总之，感知/认知过程通常使用类似 ART 的兴奋性匹配和基于匹配的学习来创建对象和事件的自稳定表示，使我们能够在了解世界时获得越来越多的专业知识。互补的空间/运动过程通常使用类似 VAM 的抑制匹配和基于错配的学习来不断更新空间图和感觉运动增益，以补偿整个生命中的身体变化。这些互补的预测和学习机制一起 (图 1) 创建了一个自我稳定的感知/认知前端，用于智能地操纵更不稳定的空间/运动过程，从而使我们不断变化的身体能够有效地对动态世界做出反应。

Vector Integration To Endpoint (aVITE) or Vector Associative Map (VAM) models (Gaudiano and Grossberg, 1991, 1992).

10.4. Joining ART and VAM: Self-stabilizing expertise in evolving bodies

In summary, perceptual/cognitive processes often use ART-like excitatory matching and match-based learning to create self-stabilizing representations of objects and events that enable us to gain increasing expertise as we learn about the world. Complementary spatial/motor processes often use VAM-like inhibitory matching and mismatch-based learning to continually update spatial maps and sensory-motor gains to compensate for bodily changes throughout life. Together (Fig. 1) these complementary predictive and learning mechanisms create a self-stabilizing perceptual/cognitive front end for intelligently manipulating the more labile spatial/motor processes which enable our changing bodies to act effectively upon a dynamic world.

REFERENCES

- Abbott, L.F., Varela, K., Sen, K., Nelson, S.B., 1997. Synaptic depression and cortical gain control. *Science* 275, 220–223.
- Amis, G., Carpenter, G.A., Ersoy, B., Grossberg, S., 2014. Cortical Learning of Recognition Categories: Towards Resolving the Exemplar vs. Prototype Debate. Submitted for publication.
- Andersen, R.A., Essick, G.K., Siegel, R.M., 1985. Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science* 230, 456–458.
- Andersen, R.A., Mountcastle, V.B., 1983. The influence of the angle of gaze upon the excitability of the light-sensitive neurons of the posterior parietal cortex. *J. Neurosci.* 3, 532–548.
- Artola, A., Singer, W., 1987. Long-term potentiation and NMDA receptors in rat visual cortex. *Nature* 330, 649–652.
- Artola, A., Singer, W., 1993. Long-term depression of excitatory synaptic transmission and its relationship to long-term potentiation. *Trends Neurosci.* 16, 480–487.
- Bar, M., Tootell, R.B.H., Schacter, D.L., Greve, D.N., Fischl, B., Mendola, J.D., Rosen, B.R., Dale, A.M., 2001. Cortical mechanisms specific to explicit object recognition. *Neuron* 29, 529–535.
- Ben-Shahar, O., Zucker, S., 2004. Sensitivity to curvatures in orientation-based texture segmentation. *Vis. Res.* 44, 257–277.
- Berke, J.D., Hetrick, V., Breck, J., Green, R.W., 2008. Transient 23- to 30-Hz oscillations in mouse hippocampus during exploration of novel environments. *Hippocampus* 18, 519–529.
- Bhatt, R., Carpenter, G., Grossberg, S., 2007. Texture segregation by visual cortex: perceptual grouping, attention, and learning. *Vis. Res.* 47, 3173–3211.
- Bliss, T.V.P., Lomo, T., 1973. Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path. *J. Physiol. (London)* 232, 331–356.
- Bliss, T.V.P., Gardner-Medwin, A.R., 1973. Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the unanaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path. *J. Physiol. (London)* 232, 357–374.
- Brown, J., Bullock, D., Grossberg, S., 1999. How the basal ganglia use parallel excitatory and inhibitory learning pathways to selectively respond to unexpected rewarding cues. *J. Neurosci.* 19, 10502–10511.
- Brown, J.W., Bullock, D., Grossberg, S., 2004. How laminar frontal cortex and basal ganglia circuits interact to control planned and reactive saccades. *Neural Networks* 17, 471–510.
- Brunel, N., 2003. Dynamics and plasticity of stimulus selective persistent activity in cortical network models. *Cerebral Cortex* 13, 1151–1161.
- Buffalo, E.A., Fries, P., Landman, R., Buschman, T.J., Desimone, R., 2011. Laminar differences in gamma and alpha coherence in the ventral stream. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108, 11262–11267.
- Bullock, D., Cisek, P., Grossberg, S., 1998. Cortical networks for control of voluntary arm movements under variable force conditions. *Cerebral Cortex* 8, 48–62.
- Bullock, D., Grossberg, S., 1988. Neural dynamics of planned arm movements: emergent invariants and speed-accuracy properties during trajectory formation. *Psychol. Rev.* 95, 49–90.
- Bullock, D., Grossberg, S., Guenther, F.H., 1993. A self-organizing neural model of motor equivalent reaching and tool use by a multijoint arm. *J. Cogn. Neurosci.* 5, 408–435.
- Buschman, T.J., Miller, E.K., 2009. Serial, covert shifts of attention during visual search are reflected by the frontal eye fields and correlated with population oscillations. *Neuron* 63, 386–396.
- Cabelli, R.J., Hohn, A., Shatz, C.J., 1995. Inhibition of ocular dominance column formation by infusion of NT-4/5 or BDNF. *Science* 267, 1662–1666.
- Cabelli, R.J., Shelton, D.L., Segal, R.A., Shatz, C.J., 1997. Blockade of endogenous ligands of trkB inhibits formation of ocular dominance columns. *Neuron* 19, 63–76.
- Cabeza, R., Ciaramelli, E., Olson, I.R., Moscovitch, M., 2008. The parietal cortex and episodic memory: an attentional account. *Nat. Rev. Neurosci.* 9, 613–625.
- Cao, Y., Grossberg, S., 2005. A laminar cortical model of stereopsis and 3D surface perception: closure and da Vinci stereopsis. *Spat. Vis.* 18, 515–578.
- Cao, Y., 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 Networks* 26, 75–98.
- Cao, Y., Grossberg, S., Markowitz, J., 2011. How does the brain rapidly learn and reorganize view- and positionally-invariant object representations in inferior temporal cortex?. *Neural Networks* 24, 1050–1061.
- Carpenter, G.A., 1997. Distributed learning, recognition, and prediction by ART and ARTMAP neural networks. *Neural Networks* 10, 1473–1494.
- Carpenter, G.A., 2003. Default ARTMAP. In: Proceedings of the International Joint Conference on Neural Networks (IJCNN'03), pp. 1396–1401.
- Carpenter, G.A., Grossberg, S., 1987. A massively parallel architecture for a self-organizing neural pattern recognition machine. *Comput. Vis. Graphics Image Process.* 37, 54–115.
- Carpenter, G.A., Grossberg, S., 1991. *Pattern Recognition by Self-Organizing Neural Networks*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Carpenter, G.A., Grossberg, S., 1993. Normal and amnesic learning, recognition, and memory by a neural model of cortico-hippocampal interactions. *Trends Neurosci.* 16, 131–137.
- Carpenter, G.A., Grossberg, S., Markuzon, N., Reynolds, J.H., Rosen, D.B., 1992. Fuzzy ARTMAP: a neural network architecture for incremental supervised learning of analog multidimensional maps. *IEEE Trans. Neural Networks* 3, 698–713.
- Carpenter, G.A., Grossberg, S., Reynolds, J.H., 1991. ARTMAP: supervised real-time learning and classification of nonstationary data by a self-organizing neural network. *Neural Networks* 4, 565–588.
- Carpenter, G.A., Grossberg, S., Rosen, D.B., 1991. Fuzzy ART: fast stable learning and categorization of analog patterns by an adaptive resonance system. *Neural Networks* 4, 759–771.
- Chang, H.-C., Grossberg, S., Cao, Y., 2014. Where's Waldo? How perceptual cognitive, and emotional brain processes

- cooperate during learning to categorize and find desired objects in a cluttered scene. *Front. Integr. Neurosci.* <http://dx.doi.org/10.3389/fnint.2014.0043> (<http://journal.frontiersin.org/Journal/10.3389/fnint.2014.00043/full>).
- Chen, C., King, J.A., Burgess, N., O'Keefe, J., 2013. How vision and movement combine in the hippocampal place code. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110, 378–383.
- Chiu, Y.C., Yantis, S., 2009. A domain-independent source of cognitive control for task sets: shifting spatial attention and switching categorization rules. *J. Neurosci.* 29, 3930–3938.
- Church, B.A., Krauss, M.S., Lopata, C., Toomey, J.A., Thomeer, M.L., Coutinho, M.V., Volker, M.A., Mercado, E. (2010). Atypical categorization in children with high-functioning autism spectrum disorder. *Psychon. Bull. Rev.* 17, 862–868.
- Cohen, N.J., Squire, L.R., 1980. Preserved learning and retention of a pattern-analyzing skill in amnesia: dissociation of knowing how and knowing that. *Science* 210, 207–210.
- Corbetta, M., Kincade, J.M., Ollinger, J.M., McAvoy, M.P., Shulman, G.L., 2000. Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nat. Neurosci.* 3, 292–297.
- Corbetta, M., Patel, G., Shulman, G.G., 2008. The reorienting system of the human brain: from environment to theory of mind. *Neuron* 58, 306–324.
- Corbetta, M., Shulman, G.L., 2002. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat. Rev. Neurosci.* 3, 201–215.
- Davis, S., Butcher, S.P., Morris, R.G., 1992. The NMDA receptor antagonist D-2-amino-5-phosphonopentanoate (D-AP5) impairs spatial learning and LTP in vivo at intracerebral concentrations comparable to those that block LTP in vivo. *J. Neurosci.* 12, 21–34.
- Deneve, S., Pouget, A., 2003. Basis functions for object-centered representations. *Neuron* 37, 347–359.
- Desimone, R., 1998. Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B* 353, 1245–1255.
- Dosenbach, N.U., Fair, D.A., Cohen, A.L., Schlaggar, B.L., Petersen, S.E., 2008. A dual-networks architecture of top-down control. *Trends Cogn. Sci.* 12, 99–105.
- Dosenbach, N.U.F., Fair, D.A., Miezin, F.M., Cohen, A.L., Wenger, K.K., Dosenbach, R.A.T., Fox, M.D., Snyder, A.Z., Vincent, J.L., Raichle, M.E., Schlagger, B.L., Petersen, S.E., 2007. Distinct brain networks for adaptive and stable task control in humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 11073–11078.
- Douglas, R.J., Koch, C., Mahowald, M., Martin, K.A.C., Suarez, H.H., 1995. Recurrent excitation in neocortical circuits. *Science* 269, 981–985.
- Dranias, M., Grossberg, S., Bullock, D., 2008. Dopaminergic and non-dopaminergic value systems in conditioning and outcome-specific reevaluation. *Brain Res.* 1238, 239–287.
- Driver, J., Mattingley, J.B., 1998. Parietal neglect and visual awareness. *Nat. Neurosci.* 1, 17–22.
- Dudek, S.M., Bear, M.F., 1992. Homosynaptic long-term depression in area VA1 of hippocampus and effects of N-methyl-D-aspartate receptor blockade. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 89, 4363–4367.
- Duhamel, J.R., Colby, C.L., Goldberg, M.E., 1992. The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science* 255, 90–92.
- Eckhorn, R., Bauer, R., Jordan, W., Brosch, M., Kruse, W., Munk, M., Reitbock, H.J., 1988. Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? *Biol. Cybern.* 60, 121–130.
- Eichenbaum, H., Lipton, P.A., 2008. Towards a functional organization of the medial temporal lobe memory system: role of the parahippocampal and medial entorhinal cortical areas. *Hippocampus* 18, 1314–1324.
- Egeth, H.E., Yantis, S., 1997. Visual attention: control, representation, and time course. *Annu. Rev. Psychol.* 48, 269–297.
- Engel, A.K., Fries, P., Singer, W., 2001. Dynamics predictions: oscillations and synchrony in top-down processing. *Nat. Rev. Neurosci.* 2, 704–716.
- Fazl, A., Grossberg, S., 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.
- Fenton, A.A., Kao, H.-Y., Neymotin, S.A., Olypher, A., Vayntrub, Y., Lyton, W.W., Ludvig, N., 2008. Unmasking the CA1 ensemble place code by exposures to small and large environments: more place cells and multiple, irregularly arranged, and expanded place fields in the larger space. *J. Neurosci.* 28, 11250–11262.
- Fiala, J.C., Grossberg, S., Bullock, D., 1996. Metabotropic glutamate receptor activation in cerebellar Purkinje cells as substrate for adaptive timing of the classically conditioned eye blink response. *J. Neurosci.* 16, 3760–3774.
- Foley, N.C., Grossberg, S., Mingolla, E., 2012. Neural dynamics of object-based multifocal visual spatial attention and priming: object cueing, useful-field-of-view, and crowding. *Cogn. Psychol.* 65, 77–117.
- Fregnac, Y., Burke, J.P., Smith, D., Friedlander, M.J., 1994. Temporal covariance of pre- and postsynaptic activity regulates functional connectivity in the visual cortex. *J. Neurophysiol.* 71, 1403–1421.
- Fuster, J.M., Jervey, J.P., 1981. Inferotemporal neurons distinguish and retain behaviorally relevant features of visual stimuli. *Science* 212, 952–955.
- Gancarz, G., Grossberg, S., 1999. A neural model of saccadic eye movement control explains task-specific adaptation. *Vis. Res.* 39, 3123–3143.
- Gaudiano, P., Grossberg, S., 1991. Vector associative maps: unsupervised real-time error-based learning and control of movement trajectories. *Neural Networks* 4, 147–183.
- Gaudiano, P., Grossberg, S., 1992. Adaptive vector integration to endpoint: self-organizing neural circuits for control of planned movement trajectories. *Hum. Mov. Sci.* 11, 141–155.
- Georgopoulos, A.P., Kalaska, J.F., Caminiti, R., Massey, J.T., 1982. On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *J. Neurosci.* 2, 1527–1537.
- Georgopoulos, A.P., Schwartz, A.B., Kettner, R.E., 1986. Neuronal population coding of movement direction. *Science* 233, 1416–1419.
- Gibbon, J., 1991. The origins of scalar timing. *Learn. Motiv.* 22, 3–38.
- Gorchetnikov, A., Grossberg, S., 2007. Space, time and learning in the hippocampus: how fine spatial and temporal scales are expanded into population codes for behavioral control. *Neural Networks* 20, 182–193.
- Gottlieb, J., Kusunoki, M., Goldberg, M.E., 2005. Simultaneous representation of saccade targets and visual onsets in monkey lateral intraparietal area. *Cerebral Cortex* 15, 1198–1206.
- Gray, C.M., Singer, W., 1989. Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 86, 1698–1702.
- Green, C.S., Bavelier, D., 2007. Action-video-game experience alters the spatial resolution of vision. *Psychol. Sci.* 18, 88–94.
- Grossberg, S., 1968a. Global ratio limit theorems for some nonlinear functional differential equations, II. *Bull. Am. Math. Soc.* 74, 101–105.
- Grossberg, S., 1968b. Some nonlinear networks capable of learning a spatial pattern of arbitrary complexity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 59, 368–372.

- Grossberg, S., 1968c. Some physiological and biochemical consequences of psychological postulates. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 60, 758–765.
- Grossberg, S., 1969a. On learning and energy-entropy dependence in recurrent and nonrecurrent signed networks. *J. Stat. Phys.* 1, 319–350.
- Grossberg, S., 1969b. On the production and release of chemical transmitters and related topics in cellular control. *J. Theor. Biol.* 22, 325–364.
- Grossberg, S., 1969c. On the serial learning of lists. *Math. Biosci.* 4, 201–253.
- Grossberg, S., 1969d. Some networks that can learn, remember, and reproduce any number of complicated space-time patterns. *I. J. Math. Mech.* 19, 53–91.
- Grossberg, S., 1972. A neural theory of punishment and avoidance, II: Quantitative theory. *Math. Biosci.* 15, 253–285.
- Grossberg, S., 1973. Contour enhancement, short-term memory, and constancies in reverberating neural networks. *Stud. Appl. Math.* 52, 213–257.
- Grossberg, S., 1975. A neural model of attention, reinforcement, and discrimination learning. *Int. Rev. Neurobiol.* 18, 263–327.
- 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: Rosen, R., Snell, F. (Eds.), *Progress in Theoretical Biology*, vol. 5. Academic Press, New York, NY, pp. 233–374.
- Grossberg, S., 1980. How does a brain build a cognitive code?. *Psychol. Rev.* 87, 1–51.
- Grossberg, S., 1994. 3D vision and figure-ground separation by visual cortex. *Percept. Psychophys.* 55, 48–120.
- Grossberg, S., 1999. How does the cerebral cortex work? Learning, attention and grouping by the laminar circuits of visual cortex. *Spat. Vis.* 12, 163–186.
- Grossberg, S., 2000. The complementary brain: unifying brain dynamics and modularity. *Trends Cogn. Sci.* 4, 233–246.
- Grossberg, S., 2007. Consciousness CLEARs the mind. *Neural Networks* 20, 1040–1053.
- Grossberg, S., 2009. Cortical and subcortical predictive dynamics and learning during perception, cognition, emotion and action. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B* 364, 1223–1234.
- Grossberg, S., 2012. Adaptive Resonance Theory: how a brain learns to consciously attend, learn, and recognize a changing world. *Neural Networks* 37, 1–47.
- Grossberg, S., Grunewald, A., 1997. Cortical synchronization and perceptual framing. *J. Cogn. Neurosci.* 9, 117–132.
- Grossberg, S., 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.
- Grossberg, S., Kuperstein, M., 1986. *Neural Dynamics of Adaptive Sensory-motor Control: Ballistic Eye Movements*. Amsterdam, New York North-Holland.
- Grossberg, S., Markowitz, J., Cao, Y., 2011. On the road to invariant recognition: explaining tradeoff and morph properties of cells in inferotemporal cortex using multiple-scale task-sensitive attentive learning. *Neural Networks* 24, 1036–1049.
- Grossberg, S., Merrill, J.W.L., 1992. A neural network model of adaptively timed reinforcement learning and hippocampal dynamics. *Cogn. Brain Res.* 1, 3–38.
- Grossberg, S., Merrill, J.W.L., 1996. The hippocampus and cerebellum in adaptively timed learning, recognition, and movement. *J. Cogn. Neurosci.* 8, 257–277.
- Grossberg, S., Mingolla, E., Ross, W.D., 1997. Visual brain and visual perception: how does the cortex do perceptual grouping? *Trends Neurosci* 20, 106–111.
- Grossberg, S., Paine, R.W., 2000. A neural model of corticocerebellar interactions during attentive imitation and predictive learning of sequential handwriting movements. *Neural Networks* 13, 999–1046.
- Grossberg, S., Pearson, L., 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.
- Grossberg, S., Pepe, J., 1971. Spiking threshold and overarousal effects in serial learning. *J. Stat. Phys.* 3, 95–125.
- Grossberg, S., Pilly, P.K., 2012. How entorhinal grid cells may learn multiple spatial scales from a dorsoventral gradient of cell response rates in a self-organizing map. *PLoS Comput. Biol.* 8 (10), 31002648, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002648>.
- Grossberg, S., Pilly, P.K., 2014. Coordinated learning of grid cell and place cell spatial and temporal properties: multiple scales, attention, and oscillations. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B* 369, 20120524.
- Grossberg, S., Raizada, R., 2000. Contrast-sensitive perceptual grouping and object-based attention in the laminar circuits of primary visual cortex. *Vis. Res.* 40, 1413–1432.
- Grossberg, S., Schmajuk, N.A., 1989. Neural dynamics of adaptive timing and temporal discrimination during associative learning. *Neural Networks* 2, 79–102.
- Grossberg, S., Seidman, D., 2006. Neural dynamics of autistic behaviors: cognitive, emotional, and timing substrates. *Psychol. Rev.* 113, 483–525.
- Grossberg, S., Seitz, A., 2003. Laminar development of receptive fields, maps, and columns in visual cortex: the coordinating role of the subplate. *Cerebral Cortex* 13, 852–863.
- Grossberg, S., Somers, D., 1991. Synchronized oscillations during cooperative feature linking in a cortical model of visual perception. *Neural Networks* 4, 453–466.
- Grossberg, S., Versace, M., 2008. Spikes, synchrony, and attentive learning by laminar thalamocortical circuits. *Brain Res.* 1218, 278–312.
- Grossberg, S., Vladusich, T., 2010. How do children learn to follow gaze, share joint attention, imitate their teachers, and use tools during social interactions? *Neural Networks* 23, 940–965.
- Grossberg, S., Williamson, J.R., 2001. A neural model of how horizontal and interlaminar connections of visual cortex develop into adult circuits that carry out perceptual groupings and learning. *Cerebral Cortex* 11, 37–58.
- Grossberg, S., Yazdanbakhsh, A., 2005. Laminar cortical dynamics of 3D surface perception: stratification, transparency, and neon color spreading. *Vis. Res.* 45, 1725–1743.
- Grossberg, S., Srinivasan, K., Yazdanbakhsh, A. Binocular fusion and invariant category learning due to predictive remapping during scanning of a depthful scene with eye movements. *Frontiers in Psychology: Percept. Sci.*, in press.
- Guenther, F.H., 1995. Speech sound acquisition, coarticulation, and rate effects in a neural network model of speech production. *Psychol. Rev.* 102, 594–621.
- Guenther, F.H., Bullock, D., Greve, D., Grossberg, S., 1994. Neural representations for sensory-motor control, III: Learning a body-centered representation of 3-D target position. *J. Cogn. Neurosci.* 6, 341–358.
- Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M.B., Moser, E.I., 2005. Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature* 436, 801–806.
- Hahnloser, R.H.R., Kozhevnikov, A.A., Fee, M.S., 2002. An ultra-sparse code underlies the generation of neural sequences in a songbird. *Nature* 419, 65–70.
- He, S., Cavanagh, P., Intriligator, J., 1996. Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature* 383, 334–337.

- Hebb, D.O., 1949. *The Organization of Behavior*. Wiley, New York, NY.
- Hecht-Nielsen, R., 1987. Counterpropagation networks. *Appl. Opt.* 26, 4979–4983.
- Heeger, D.J., 1992. Normalization of cell responses in cat striate cortex. *Visual Neurosci.* 9, 181–197.
- Henriksen, E.J., Colgin, L.L., Barnes, C.A., Witter, M.P., Moser, M.B., Moser, E.L., 2010. Spatial representation along the proximodistal axis of CA1. *Neuron* 68, 127–137.
- Intriligator, J., Cavanagh, P., 2001. The spatial resolution of visual attention. *Cogn. Psychol.* 43, 171–216.
- James, W., 1890. *The Principles of Psychology*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Kamin, L.J., 1969. Predictability, surprise, attention and conditioning. In: Campbell, B.A., Church, R.M. (Eds.), *Punishment and Aversive Behavior*. Appleton-Century-Crofts, New York, NY.
- Kentros, C.G., Agnietri, N.T., Streater, S., Hawkins, R.D., Kandel, E. R., 2004. Increased attention to spatial context increases both place field stability and spatial memory. *Neuron* 42, 283–295.
- Kentros, C., Hargreaves, E., Hawkins, R.D., Kandel, E.R., Shapiro, M., Muller, R.V., 1998. Abolition of long-term stability of new hippocampal place cell maps by NMDA receptor blockade. *Science* 280, 2121–2126.
- Kirkwood, A., Lee, H.-K., Bear, M.F., 1995. Co-regulation of long-term potentiation and experience-dependent synaptic plasticity in visual cortex by age and experience. *Nature* 375, 328–331.
- Knowlton, B.J., Squire, L.R., 1993. The learning of categories: parallel brain systems for item memory and category knowledge. *Science* 262, 1747–1749.
- Kohonen, T., 1984. *Self-organization and Associative Memory*. Springer-Verlag, New York, NY.
- Komatsu, Y., Toyama, K., Maeda, J., Sakaguchi, H., 1981. Long-term potentiation investigated in a slice preparation of striate cortex of young kittens. *Neurosci. Lett.* 26, 269–274.
- Kraus, N., McGee, T., Littman, T., Nicol, T., King, C., 1994. Nonprimary auditory thalamic representation of acoustic change. *J. Neurophysiol.* 72, 1270–1277.
- Krupic, J., Burgess, N., O'Keefe, J., 2012. Neural representations of location composed of spatially periodic bands. *Science* 337, 853–857.
- Langston, R.F., Ainge, J.A., Couey, J.J., Canto, C.B., Bjerknes, T.L., Witter, M.P., Moser, E.I., Moser, M.B., 2010. Development of the spatial representation system in the rat. *Science* 328, 1576–1580.
- Lashley, K.S., 1950. In search of the engram. In: *Society for Experimental Biology, Symposium 4. Physiological Mechanisms in Animal Behavior*. Cambridge University Press, Cambridge, England 2–31.
- Lashley, K.S., 1960. In search of the engram. In: F.A., Beach, Hebb, D.O. (Eds.), *The Neuropsychology of Lashley*. McGraw-Hill, New York, NY, pp. 345–360.
- Levi, D.M., 2008. Crowding—an essential bottleneck for object recognition: a mini-review. *Vis. Res.* 48, 635–654.
- Levy, W.B., Brassel, S.E., Moore, S.D., 1983. Partial quantification of the associative synaptic learning rule of the dentate gyrus. *Neuroscience* 8, 799–808.
- Levy, W.B., Desmond, N.L., 1985. The rules of elemental synaptic plasticity. In: Levy, W.B., Anderson, J., Lehmkuhle, S. (Eds.), *Synaptic Modification, Neuron Selectivity and Nervous System Organization*. Erlbaum, Hillsdale, NJ, pp. 105–121. In: Levy, W.B., Anderson, J., Lehmkuhle, S. (Eds.), *Synaptic Modification, Neuron Selectivity and Nervous System Organization*. Erlbaum, Hillsdale, NJ, pp. 105–121.
- Levy, W.B., Steward, O., 1983. Temporal contiguity requirements for long-term associative potentiation/depression in the hippocampus. *Neuroscience* 8, 791–797.
- MacDonald, C.J., Lepage, K.Q., Eden, U.T., Eichenbaum, H., 2011. Hippocampal “time cells” bridge the gap in memory for discontinuous events. *Neuron* 71, 737–749.
- Mathot, S., Theeuwes, J., 2010. Evidence for the predictive remapping of visual attention. *Exp. Brain Res.* 200, 117–122.
- McNaughton, B.L., Battaglia, F.P., Jensen, O., Moser, E.I., Moser, M.B., 2006. Path integration and the neural basis of the ‘cognitive map’. *Nat. Rev. Neurosci.* 7, 663–678.
- Melcher, D., 2007. Predictive remapping of visual features precedes saccadic eye movements. *Nat. Neurosci.* 10, 903–907.
- Melcher, D., 2008. Dynamic, object-based remapping of visual features in trans-saccadic perception. *J. Vis.* 8, 1–17.
- Melcher, D., 2009. Selective attention and the active remapping of object features in trans-saccadic perception. *Vis. Res.* 49, 1249–1255.
- Mesulam, M.-M., 1999. Spatial attention and neglect: parietal, frontal and cingulate contributions to the mental representation and attentional targeting of salient extrapersonal events. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B* 354, 1325–1346.
- Mhatre, H., Gorchetchnikov, A., Grossberg, S., 2012. Grid cell hexagonal patterns formed by fast self-organized learning within entorhinal cortex. *Hippocampus* 22, 320–334.
- Miyashita, Y., Chang, H.S., 1988. Neuronal correlate of pictorial short-term memory in the primate temporal cortex. *Nature* 331, 68–70.
- Morris, R.G.M., Frey, U., 1997. Hippocampal synaptic plasticity: role in spatial learning or the automatic recording of attended experience? *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B* 360, 1469–1503.
- Morris, R.G.M., Garrud, P., Rawlins, J.N.P., O'Keefe, J., 1982. Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature* 297, 681–683.
- Moyer, J.R., Deyo, R.A., Disterhoft, J.F., 1990. Hippocampectomy disrupts trace eye-blink conditioning in rabbits. *Behav. Neurosci.* 104, 243–252.
- Mulkey, R.M., Malenda, R.C., 1992. Mechanisms underlying induction of homosynaptic long-term depression in area CA1 of the hippocampus. *Neuron* 9, 967–975.
- O'Keefe, J., Dostrovsky, J., 1971. The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Res.* 34, 171–175.
- Palma, J., Grossberg, S., Versace, M., 2012. 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., Grossberg, S., 2012. After-hyperpolarization currents and acetylcholine control sigmoid transfer functions in a spiking cortical model. *J. Comput. Neurosci.* 32, 253–280.
- Park, E.H., Dvorak, D., Fenton, A.A., 2011. Ensemble place codes in hippocampus: CA1, CA3, and dentate gyrus place cells have multiple place fields in large environments. *PLoS One* 6, e22349.
- Parron, C., Save, E., 2004. Evidence for entorhinal and parietal cortices involvement in path integration in the rat. *Exp. Brain Res.* 159, 349–359.
- Pavlov, I.P., 1927. *Conditioned Reflexes*. Oxford University Press.
- Perry, E.K., Lee, M.L.W., Martin-Ruiz, C.M., Court, J.A., Volsen, S.G., Merrit, J., Folly, E., Iversen, P.E., Bauman, M.L., Perry, R.H., Wenk, G.L., 2001. Cholinergic activity in autism: abnormalities in the cerebral cortex and basal forebrain. *Am. J. Psychiatry* 158, 1058–1066.
- Pilly, P.K., Grossberg, S., 2012. How do spatial learning and memory occur in the brain? Coordinated learning of entorhinal grid cells and hippocampal place cells. *J. Cogn. Neurosci.* 24, 1031–1054.

- Pilly, P.K., Grossberg, S., 2013. Spiking neurons in a hierarchical self-organizing map model can learn to develop spatial and temporal properties of entorhinal grid cells and hippocampal place cells. *PLoS One*, <http://dxdoi.org/10.1371/journal.pone.0060599>.
- Pouget, A., Dayan, P., Zemel, R.S., 2003. Inference and computation with population codes. *Annu. Rev. Neurosci.* 26, 381–410.
- Purves, D., 1988. *Body and Brain: A Trophic Theory of Neural Connections*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Raizada, R., Grossberg, S., 2001. Context-sensitive bindings by the laminar circuits of V1 and V2: a unified model of perceptual grouping, attention, and orientation contrast. *Visual Cognit.* 8, 431–466.
- Ranck Jr, J.B., 1984. Head-direction cells in the deep cell layers of dorsal presubiculum in freely moving rats. In: *Proceedings of the Annual Conference of the Society for Neuroscience*. Anaheim, CA. vol. 10, p. 599.
- Reynolds, J.H., Heeger, D.J., 2009. The normalization model of attention. *Neuron* 61, 168–185.
- Roberts, S., 1981. Isolation of an internal clock. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Processes* 7, 242–268.
- Roberts, W.A., Cheng, K., Cohen, J.S., 1989. Timing light and tone signals in pigeons. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Processes* 15, 23–25.
- Royer, S., Pare, D., 2003. Conservation of total synaptic weight through balanced synaptic depression and potentiation. *Nature* 422, 518–522.
- Rubenstein, J.L.R., Merzenich, M.M., 2003. Model of autism: increased ratio of excitation/inhibition in key neural systems. *Genes Brain Behav.* 2, 255–267.
- Sargolini, F., Fyhn, M., Hafting, T., McNaughton, B.L., Witter, M.P., Moser, M.-B., Moser, E.L., 2006. Conjunctive representation of position, direction, and velocity in entorhinal cortex. *Science* 312, 758–762.
- Saygin, A.P., Sereno, M.I., 2008. Retinotopy and attention in human occipital, temporal, parietal, and frontal cortex. *Cerebral Cortex* 18, 2158–2168.
- Sigala, N., Logothetis, N.K., 2002. Visual categorization shapes feature selectivity in the primate temporal cortex. *Nature* 415, 318–320.
- Singer, W., 1983. Neuronal activity as a shaping factor in the self-organization of neuron assemblies. In: Basar, E., Flohr, H., Haken, H., Mandell, A.J. (Eds.), *Synergetics of the Brain*. Springer-Verlag, New York, NY, pp. 89–101 (1983).
- Smith, M.C., 1968. CS–US interval and US intensity in classical conditioning of the rabbit's nictitating membrane response. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 3, 679–687.
- Solomon, P.R., Vander Schaaf, E.R., Thompson, R.F., 1986. Hippocampus and trace conditioning of the rabbit's classically conditioned nictitating membrane response. *Behav. Neurosci.* 100, 729–744.
- Sommer, M.A., Wurtz, R.H., 2006. Influence of the thalamus on spatial vision processing in frontal cortex. *Nature* 444, 374–377.
- Song, P., Wang, X.J., 2005. Angular path integration by moving “hill of activity”: a spiking neuron model without recurrent excitation of the head-direction system. *J. Neurosci.* 25, 1002–1014.
- Tanaka, K., Saito, H., Fukada, Y., Moriya, M., 1991. Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *J. Neurophysiol.* 66, 170–189.
- Taube, J.S., Muller, R.U., Ranck Jr, J.B., 1990. Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *J. Neurosci.* 10, 420–435.
- Theeuwes, J., Mathot, S., Kingstone, A., 2010. Object-based eye movements: the eyes prefer to stay within the same object. *Atten. Percept. Psychophys.* 72, 597–601.
- Thompson, R.F., 1976. The search for the engram. *Am. Psychol.* 31, 209–227.
- Thompson, R.F., Clark, G.A., Donegan, N.H., Lavond, G.A., Lincoln, D.G., Maddon, J., Mamounas, L.A., Mauk, M.D., McCormick, D.A., 1987. Neuronal substrates of discrete, defensive conditioned reflexes, conditioned fear states, and their interactions in the rabbit. In: Gormenzano, I., Prokasy, W.F., Thompson, R.F. (Eds.), *Classical Conditioning third ed* Erlbaum Associates, Hillsdale, NJ, pp. 371–399.
- Thorpe, S., Fize, D., Marlot, C., 1996. Speed of processing in the human visual system. *Nature* 381, 520–522.
- Tolias, A.S., Moore, T., Smirnakis, S.M., Tehovnik, E.J., Siapas, A.G., Schiller, P.H., 2001. Eye movements modulate visual receptive fields of V4 neurons. *Neuron* 29, 757–767.
- Tomita, H., Ohbayashi, M., Nakahara, K., Hasegawa, I., Miyashita, Y., 1999. Top-down signal from prefrontal cortex in executive control of memory retrieval. *Nature* 401, 699–703.
- Tsodyks, M., Pawelzik, K., Markram, H., 1998. Neural networks with dynamic synapses. *Neural Comput.* 10, 821–835.
- Tyler, C.W., Kontsevich, L.L., 1995. Mechanisms of stereoscopic processing: stereoattention and surface perception in depth reconstruction. *Perception* 24, 127–153.
- Umeno, M.M., Goldberg, M.E., 1997. Spatial processing in the monkey frontal eye fields, I: Predictive visual responses. *J. Neurophysiol.* 78, 1373–1383.
- van Der Werf, Y.D., Witter, M.P., 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.* 39, 107–140.
- Vladusich, T., Lafe, F., Kim, D.-S., Tager-Flusberg, H., Grossberg, S., 2010. Prototypical category learning in high-functioning autism. *Autism Res.* 3, 226–236.
- Von der Malsburg, C., 1973. Self-organization of orientation sensitive cells in the striate cortex. *Biol. Cybern.* 14, 85–100.
- Wills, T.J., Cacucci, F., Burgess, N., O'Keefe, J., 2010. Development of the hippocampal cognitive map in preweanling rats. *Science* 328, 1573–1576.
- Yantis, S., Schwarzbach, J., Serences, J.T., Carlson, R.L., Steinmetz, M.A., Pekar, J.J., Courtney, S.M., 2002. Transient neural activity in human parietal cortex during spatial attention shifts. *Nat. Neurosci.* 5, 995–1002.
- Yazdanbakhsh, A., Grossberg, S., 2004. Fast synchronization of perceptual grouping in laminar visual cortical circuits. *Neural Networks* 17, 707–718.
- Zaki, S.R., Nosofsky, R.M., Jessup, N.M., Unversagt, F.W., 2003. Categorization and recognition performance of a memory impaired group: evidence for single-system models. *J. Int. Neuropsychol. Soc.* 9, 394–406.
- Zoccolan, D., Kouh, M., Poggio, T., DiCarlo, J.J., 2007. Trade-off between object selectivity and tolerance in monkey inferotemporal cortex. *J. Neurosci.* 27, 12292–12307.