

# 系列探索と逆行流: 視覚野における双方向情報フローの計算モデル

Simon Ullman (1995)



## The Sequence Seeking and Counter Streams:

### A Computational Model for Bidirectional Information Flow in the Visual Cortex

視覚野における情報の流れの一般的な側面について、計算モデルを提案する。「系列探索」と呼ばれる基本処理過程は、ソースパターンとターゲットパターンをつなぐ写像(変換)系列を探索するものである。この処理過程には2つの主な特徴がある。それは、トップダウンと同様にボトムアップの双方向性であることと、多数の代替系列を並行して探索することである。この操作は「逆行流 counter streams」構造で実行され、この構造では、複数の配列が2つの相補的な経路(上昇経路と下降経路)に沿って探索される。このモデルは、大脳皮質の相互接続の既知の側面を説明し、新たな予測を導くのに役立つ。

本稿では、視覚野における情報の流れの一般的な側面に関する計算モデルについて述べる。このモデルは、計算論的および心理物理学的な考察と、視覚野の結合パターンに関するデータを組み合わせたものである。

このモデルの焦点は視覚(主に視覚認識課題)と視覚野にある。しかしながら、提案された計算には有用な汎用的側面もあり、他の領域への応用の可能性についても簡単に考察する。本報告の前半では、「系列探索 sequence seeking」と呼ばれる提案された計算について概説し、後半では、「逆行流 counter streams」構造における生物学的な具体化について概説する。このモデルを用いて、皮質回路の既知の特徴を説明し、多くの新しい予測を導出した。

## 系列探索 sequence seeking と逆行流 counter streams

脳が頻繁に直面する一般的な課題は、2つの異なる表象間のリンクを確立することである。例えば、視覚認識では、入力されたパターンと視覚記憶に保存された物体表象との間のつながりを確立する課題がある。両者は、大きさ、位置、見る方向などの変化によって、しばしば正確に一致しない。したがって、この問題は単なる直接的なパターンマッチングの問題ではなく、与えられた画像と以前に記憶されたパターンとの間に起こりうる差異を克服するために、かなりの処理を行う必要がある。したがって、一般的な見方としては、照合の前に、例えば、エッジ検出、さまざまな複雑さの特徴の抽出、大きさ、位置、方向の正規化などを含む一連の段階を経て入力処理される。以下のモデルは、計算と心理学的な考察によってサポートされる2つの一般的な戦略の使用に基づいて、この見解を修正し拡張したものである。第一は、双方向探索を採用することである。そこでは、パターン照合は、ある「最上位」レベルではなく、中間レベルで起こりうる。第二に、単一経路をたどるのではなく、複数の処理選択枝を並行して探索する。次の2節では、これらの一般的な戦略について説明し、続いて双方向処理と複数の選択枝の双並列探索を組み合わせたモデルを提案する。

## 双方向処理

視覚認識の実行において、入力パターン  $P$  は、記憶されたモデル  $M_i$  のセットから、適切な記憶された表現と照合される。 $P$  と適切な記憶されたモデルとの一致を得るために必要な処理段階は、例えば、スケール、位置、視線方向、照度条件など、両者の間に起こりうる差異を補正する一連の処理、すなわち変換を適用するという観点から記述することができる(Ullman1993)。これらの処理段階は、入力  $P$ 、モデル  $M$ 、またはその両方に適用することができる。いくつかの処理は、より自然に輸入パターンに適用される。例えば、全体的なシフトやスケールリングのような単純な変換は、入力パターンに適用するのが最適である。しかし、他の変換は、例えば、与えられた3Dオブジェクトが異なる視線方向からどのように見えるか、または顔が顔の表情によってどのように変形するかなど、保存されたモデルに固有のものである。このような物体特有の変換は、入力パターンの処理だけでは補正が難しいが、過去の経験を通じて蓄積された、例えば物体の3D形状やそれが受ける可能性のある歪みに関するモデル特有の情報を利用する処理によって、効果的に処理することができる(Lowe1985, Ullman1989, Grimson1990, Yuille&Hallinan1992)。したがって、魅力的な全体戦略は、双方向処理を適用することであり、そこでは、入力と保存されたパターンの両方に同時に処理を適用することができる。さらなる利点は、シミュレーション結果について後述するように、双方向の計算は、計算中に探索されるパターンのダイ数 *die number* という点で、一方向の処理よりもかなり経済的であるということである。

視覚認識は実に一方向的な処理ではなく、入力画像と記憶された物体モデルの両方に適用される処理の協力が必要であるという見解を支持する、かなりの計算論的および心理物理学的証拠がある。その証拠に、ボトムアップ処理とトップダウン処理の組み合わせが指摘されており、「ボトムアップ」処理は入力画像の金型分析に関与し、「トップダウン」処理は記憶されたモデルとそれに関連する情報に由来する。コンピュータビジョンでは、ボトムアップ処理とトップダウン処理の統合が重要な課題となっている。1970年代には、トップダウン処理に重点が置かれた。コンピュータビジョンシステムを構築する上での根本的な困難から、処理は主に物体やシーンの記憶されたモデルに関連する知識によって導かれなければならないという考え方が生まれ、1970年代の系はこのアプローチで構築された(Freuder1974, Tenenbaum&Barrow1976)。Marr1982の研究の一端を受け、ボトムアップ処理に重点が移ったが、ボトムアップ処理とトップダウン処理の統合が重要な課題であることも明らかになり(Marr1982, Grimson1990)、現在の認識系では両方の処理が用いられている(例えばLowe1985,

Ullman1989, Grimson1990, Yuille&Hallinan1992)。心理学的研究もこの考え方を支持しており、次節以降で詳細を説明する、物体認識、セグメンテーション、情景知覚において、両方の過程が重要であることを示している (Palmer1975, Potter1975, Biederman+1982)。

以下に示す系列探索スキームでは、ボトムアップとトップダウンの処理が等しく重要である。このスキームでは、入力から始まる上昇過程と、記憶されたモデルから始まる下降過程の2つの過程を用いる。これらの統合は、2つの相補的な処理の流れの相互作用によって達成される。生物学的な観点からは、これらは皮質領域間の「前方」と「後方」の接続に相当する。対流スキームの重要な構成要素は、大まかに言って、上昇経路は主にボトムアップ処理に、下降経路は主にトップダウン処理に従属し、流路間のある種の相互作用が、2種類の処理を統合する機構を提供するという示唆である。

## 複数選択肢の探索

第二の一般的な戦略は、ソースとターゲットの表現間でリンクが成功裏に確立される前に、多数の代替ルートを探査しなければならない可能性に直面するために設計されている。効率的な計算を行うためには、複数の代替案を同時に探索する必要がある。例えば、サイズの変化に対応するために、入力は複数のスケールで並列に処理される。同様に、認識の場合、入力画像と保存されたモデルのマッチングは、異なる方向、位置、3Dビュー方向で系によって試みられる。視覚処理の多くのモデルでは、入力パターンは1つの一連の処理段階を経る。対照的に、系列探索方式では、入力パターンは、並行して探索される複数の変換と写像の系列を生じさせる。系によって探索されるさまざまな変換や写像は、ここでは広義にとらえるべきである。サイズ、位置、向きの変化などの幾何学的変換を扱うだけでなく、処理には色、動き、テクスチャ、3次元形状などのさまざまな特性の回復が含まれる場合があり、また、例えば、部分や抽象的な形状の特性などの観点から、パターンを表現する別の方法を探索する場合もある (Ullman1989)。

単純化した例で処理を説明することができる。以前見たことのある顔を、大きさや3次元的な視線方向といった新しい視線条件で認識しようとするとする。このような視聴条件の変化は、双方向探索と複数の選択肢の探索を組み合わせることで処理できる。トップダウン処理では、異なる3D視線方向に対応する複数の表現を内部的に生成し、ボトムアップ処理では、入力を複数のスケールで並行して分析する。系は、入力と保存されたモデルの変換されたバージョン間の可能な一致のために異なる選択肢を探査し、このようにして、それらの間の最初の不一致にもかかわらず、適切な一致を得ることができる。

複数の競合する選択肢を評価する必要性は、セグメンテーションや認識などの課題を実行するコンピュータビジョン系で頻繁に生じる。例えば、最高性能の視覚認識系 (Lowe1985, Grimson1990) のいくつかは、内部モデルの可能性のある複数 (例えば数百) の3Dポーズを探査し、比較することによって、入力形状と候補内部モデルとの最適な一致を探査する。現在のコンピュータ系では、複数の比較は順次実行される。速度は遅いが本質的に並列である生物学的系においては、可能な限り多くの選択肢を同時に探索することがより良いアプローチである。

腕の制御 (Jordan&Jacobs1993) や手書き文字認識 (Matan+1992) などの分野における最近のいくつかのニューラルネットモデルでは、複数の選択肢を明示的に探索すること (例えば、別々の「エキスパート部分ネットワーク」によって) が、より標準的なモデルでは効果的に処理できない複雑な問題に対処するのに有用であることが証明されたことは興味深い。例えば、AT&Tで開発された手書きの数字を読み取るためのネットワーク (Matan+1992) では、文字識別の前に、文字列を個々の文字に分割する処理が行われる。これは難しいタスクであることが判明し、セグメンテーションは信頼できないことが多かった。採用されたアプローチは、いくつかの異なるセグメンテーション候補を明示的に実行し、後で異なる選択肢の中から最良の解を選択するというものである。このネットワークはまた、複数のスケール分析を使用する。つまり、文字の異なる尺度に調整された別々の機構を通して同じ入力を処理し、最後に再び最良の選択肢を選択する。この設計は、スケール不変になるように訓練された単一のネットワークよりも優れた性能を発揮することが証明された。

もう一つの例は、最近開発された、単純化された腕の3次元動作を制御するためのネットワークである (Jordan&Jacobs1993)。この研究では、標準的なニューラルネットワークを訓練しても、制御問題に対する満足な解に収束することはできなかった。成功したアプローチは、制限された条件下で良好な解を与えることができる、それぞれ異なる部分ネットワークを多数訓練することであった。異なるネットワークに個別に問題を処理させ、その後にゲーティングと選択段階を経ることで、複合問題を処理する。

## 上昇流と下降流をつなぐ逆行流構造

双方向処理とマルチパス処理を組み合わせるために提案されたスキームを図14に模式的に示す。このスキームの基本的な操作は、ある皮質領域の活動パターン (図1AのS) と、別の皮質領域の記憶表象 ( $M_1, M_2$  など) を結びつける一連の処理ステップを求めることである。パターンSは、例えば見慣れた顔のような物体の画像から生じ、パターン  $M_i$  は、おそらく視覚野ITに保存された物体モデルを表す。視認された物体の認識には、複数の処理段階が含まれ、一部は入力パターンに、一部は記憶されたモデルに適用され、入力パターンと記憶されたモデルとの間の一致を確立しようとする。例えば、ボトムアップ流には、サイズや位置のばらつきを補正する処理が含まれ、トップダウン流には、照明条件や見る方向を補正する処理が含まれる。ネット内の中間的なパターンは、例えば異なる3次元方向やスケールでの、対象物の異なる表現に対応する。生物学的には、この模式図のノードは活動のパターンを表し、例えば、ある程度の同期性を持って、一緒に行動するニューロンの下位集団を表す (Abeles1991, Engel+1992)。異なるパターンがニューロンを共有する可能性があるため、実装上の制約により、パターンの共活性化にはいくつかの制限が設けられる。例えば、パターン ( $B_2, B_3, B_4$ ) が共活性化であることが禁止されるかもしれない。M1から下の系列を拡張する際、これらのパターンの部分集合のみが最初は活性化され、後に減衰して他のパターンに置き換わる。

探索は双方向であり、2つの活性化の流れが、この相互接続されたパターンの大きなネットワークのどこかで出会うとき、リンク配列は成功裏に確立される。この系において、どのようにしてパターンをうまくつなげることができるのだろうか？提案スキーム (図1B) には2つの主要な構成要素がある。第一に、上昇流と下降流は別々の相補的な経路を進む。第二に、ある軌道が一方の流れで横断されるとき、その軌道は次のような痕跡を残すと仮定する。以下にさらに説明するように、相補的な流れにブライムされた痕跡を残し、その流れをより興奮し

やすくする。図 1B に模式的に示したスキームは、各ノードが2つの相補的なノード(ニューロン集団)に分割されていることを除けば、図 1A と同様である。例えば、図 1A の B2 は現在、上昇経路上の B2 と下降経路上のその相補パターン  $\bar{B}2$  に分割されている。

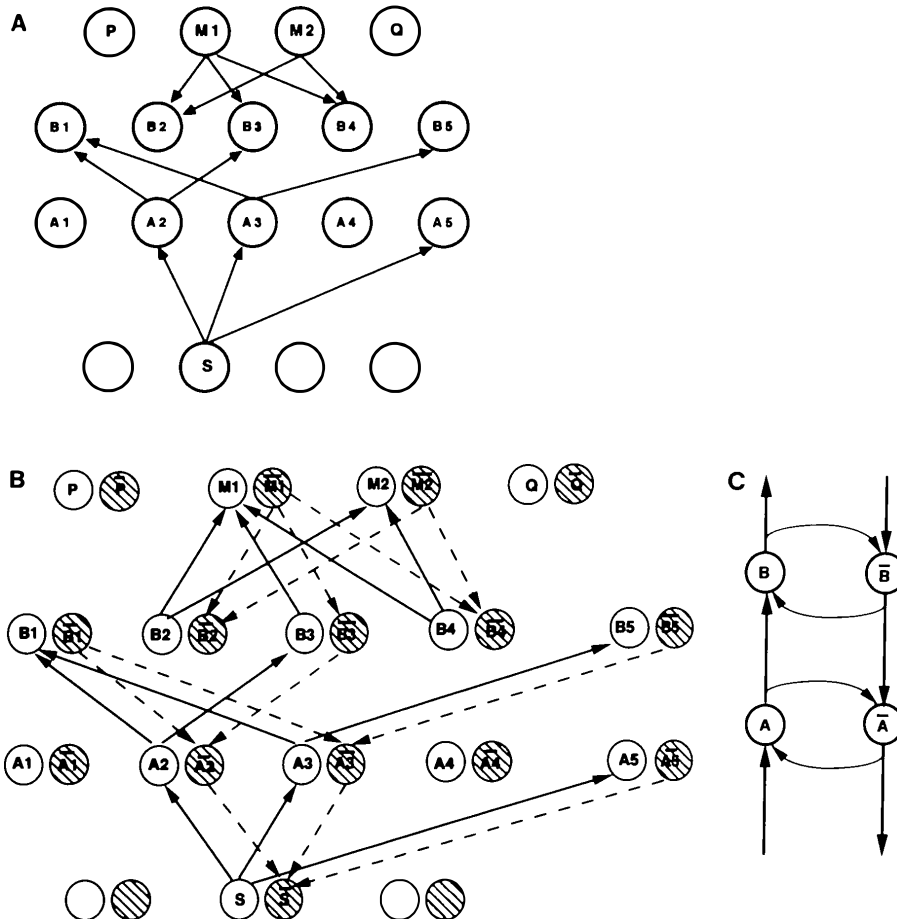


図 1.

- A: 系列探索の計算は、ある領域のソースパターン (S) と別の領域の記憶された表現 (M1, M2) を結びつける写像の系列を探索する。矢印は、パターンが後続のパターンをどのように活性化するかを示す。拡大系列では、最初はパターンの部分セットのみが活性化され、後に減衰して他のパターンに置き換わる。処理は双方向的であり、2つの探索が相互接続されたパターンの大きなネットワークのどこかで出会うとき、連結系列が成功裏に確立される。
- B: 各ノードが2つの相補的なものに分割される以外はAと同様。上昇流と下降流は相補的な経路を進む。トラックが一方の流路を通過するとき、相補的な流路にプライミングされたトレースが残る。
- C: 対向流構造の基本単位：パターン A6 が上行路、パターン A8 が下行路。細い矢印はプライミング型のつながりを示す。この繰り返し単位は豊富な相互接続パターンのネットワークに組み込まれている。

完全な双方向探索は次のように進む。S を起点とする多数の系列が、上昇する経路に沿って活性化し始める。同時に、 $M_1$  と  $M_2$  を起点とする配列が下降経路に沿って下方に展開し始める。(M1, M2 のようないくつかのモデルが、記憶されたパターンのより大きな集団からどのように選択されるかは後述する)。どちらかの流れでトラック(部分配列)がトラバースされるときはいつでも、相補的なトラックはプライム状態のままであり、活性化される準備ができています。すべての可能な配列が同時に展開されるわけではなく、すでにプライムされたパターンが優先的に活性化される。その結果、ネットワーク内のリンク系列を探索する機構が出来上がる。S が上昇流に沿って A2 を活性化した時点で、下降流では  $\bar{M}_1 \rightarrow \bar{B}_3 \rightarrow \bar{A}_2$  というトラックがすでに通過していたとする。これは2つの流れ間でリンクが起こっている例である。つまり、上昇流のノード(ニューロン群)(例では A2)と下降流の対応するノード( $\bar{A}_2$ )が、限られた時間間隔(典型的な認識の場合、最大数百ミリ秒)内に両方とも活性化されたのである。

例えば  $A_2$  は、プライミングされていない代替ノードではなく、プライミングされている次の  $B_3$  を活性化する。その結果、 $S \rightarrow M_1, \bar{M}_1 \rightarrow \bar{S}$  の完全な系列が即座に活性化され、ソースとターゲットのパターン間の完全なリンクが確立される。これにより、入力画像 S に対応する記憶されたパターンとして  $M_1$  が選択され、 $S_1$  が  $M_1$  の実体化として認識される。このように、プライミングの結果、トップダウン処理はボトムアップ処理を導き、「道を開く」。感覚入力を適切な記憶表現に関連付ける作業は、ボトムアップ処理とトップダウン処理の協力によって、またそれぞれの方向で複数の選択肢を探索することによって達成される。

上記のリンク処理過程は、いくつかの目標を達成する。第一に、上昇流と下降流の間のリンクは、どの中間レベルでも可能である。これには、全体の課題をボトムアップ処理とトップダウン処理の間で柔軟に分割できるという利点がある。第二に、リンクを確立するために、上昇パターンと下降パターンが同時に所定のノードに到着する必要はない。活性化パターンと、しばらく前に活性化して減衰したが、相補流



にプライミングされた痕跡を残したパターンとの間の会合も可能である。第三に、流れ間の分離を提案することで、入力によってサポートされるデータと、系内部で探索される状態との混在を避けることができる。この区別は、トップダウン処理とボトムアップ処理の両方を使用する系において極めて重要である。例えば、トップダウン処理によって内部モデル (図 1B の M など) の活性化が始まることがあるが、このイベントは、感覚入力に由来する系列によって、上行流上の内部モデル (図 1B の M) の活性化と系内で区別される。

接続性に関しては、パターン間の興奮性接続は主に相互的で、以下の一般的な規則に従う (図 1C: A が B に接続されるときは常に、 $\bar{B}$  から  $\bar{A}$  への逆接続があり、A と  $\bar{A}$ , B と  $\bar{B}$  の間には交差接続がある。(抑制性接続も役割を果たすが、ここでは説明しない)。交差結合はプライミング効果を持つと仮定される。例えば B が活性化されると、B への入力も提供され、下行流に沿った後続の入力によって B がより興奮しやすくなる。結合の相互性はこのモデルに固有の側面であり、皮質の結合の特徴でもある (ただし、例外もいくつか指摘されている, Distler+1991, Rockland+1992 参照)。また、対流構造は「前方」と「後方」の接続を用いるが、必ずしも階層構造を意味するわけではなく、上記の接続則に従う限り、より一般的な構造を取り入れることができることに注意すべきである。

要約すると、上記の系列探索処理過程には 2 つの主な特徴がある：それは、双方向性であることと、複数選択肢の同時探索である。このモデルの基本構造は比較的単純で、2 つの相補的なネットワークが逆行方向に進み、その間の相互作用は、主に 2 つの流れを横断するパターンの強化という形で行われる (それだけではない)。

このモデルでは、下行性経路がトップダウン処理の解剖学的基盤として用いられている。この役割は、下行突起が選択的注意の制御 (Fukushima1986, Koch1987)、群化と図と地の分離 (Okajima1991, Sporns+1991)、学習過程 (Zipser&Rumelhart1990)、他の視覚中枢への皮質出力の調節 (Sandell&Schiller1982)、あるいは相互に関連する神経細胞群の活動の相関と同期 (Edelman1978, Tononi+1992) など、さまざまな目的に使われる他のモデルと対照的である。

他のモデル (Geman&Geman1984, Poggio+1985, Mumford1992 など) と比較すると、この方式は、緩和や反復計算よりも、複数の選択肢の並列探索と選択に重点を置いている。視覚認識などの課題では、タイミングを考慮することにより (Maunsell&Gibson1992, Rolls+1991, Thorpe+1991)、複数反復の弛緩過程の使用にはかなり厳しい制限があるようである。視覚皮質領域は平均約 10-15 ミリ秒の遅延をもたらす可能性があり、V1 から IT 前部までの階層にわたって数個 (約 6 個) のステーションがある。このことは、視覚処理には通常、限られた回数の掃引が必要であることを示唆している。したがって、特に本質的に並列的な系では、複数の選択肢を同時に探索することが望ましい。

上記の双方向処理は、計算の骨格を提供するものであり、基本的な処理の多くの精巧さと特性については後述する。

## 急行線 express line

この双方向処理は、トップダウン処理のための蓄積モデルの活性化に関する重要な問題を提起している。適切なトップダウン処理を開始するためには、記憶されたモデルに関連するサブセットを最初に選択し、その後洗練させる必要がある。次の 2 節では、この課題のための 2 つの機構を提案する。

下降流の競合系列の数を減らすには、より有望と思われる優先順位の高い代替案で拡張することが有効であろう。例えば、ある物体を認識しようとするとき、部分的な分析に基づいて、あるモデル (例えば顔) は他のモデルよりも可能性が高くなるかもしれないが、個々の顔を識別することはまだできないかもしれない。このような状況では、他のモデルを犠牲にしても、顔に関連する系列を優先的に拡大することが有利である。このような効果は、「エクスプレスライン」(低レベルの上昇パターンによる下降流の高レベルパターンの活性化 (または抑制)) を使用することによって得ることができる。このようなエクスプレスラインは、例えば、画像内の顔の部分的な証拠に基づく「顔」モデルを活性化し、それによって、選択されたパターンからのシーケンスの拡張を開始することができる。このような高次のパターンの選択は、データによって示唆された、しかしまだ確認されていない仮説を呼び起こすとみなすことができる。仮説を確認するためには、上昇流へのリンクが必要である。経路間のプライミング相互作用とは異なり、エクスプレスラインの場合は、上昇流が下降流を活性化できることに注意。もし、上行流で部分的に拡張された配列が、より上位のノードの可能性を低くするのであれば、抑制的な「エクスプレス・ライン」を使って、下行流での拡張を抑制することができる。

このようなモデルの部分集合を素早く初期選択するという考え方は、視覚の分類と認識に関する心理物理学的証拠のかなりの部分と一致する。視覚認識における最初の段階は、物体を一般的なクラスか、顔や車など少数のクラスに大まかに分類することであるようだ (Rosch+1976)。識別はその次の段階で行われ、この段階で物体のクラスに関連する情報が使用されるという証拠 (例えば、実際の物体の輪郭と、投影され付着した影の輪郭を分離するため、ボトムアップ方式では実行できない区別) がある (Cavanagh1991)。

エクスプレスラインは、メモリに保存された多数のモデルに 索引付け indexing するための 1 つの機構を提供する。索引付けとは、入力画像に対応しそうなモデルの一般的なクラス (またはクラス) を最初に選択することで、計算ビジョンで使われる用語である。このような段階は、現在少数の物体モデルに制限されている人工認識システムが、大規模な物体ライブラリを扱えるようにするために必要であるようだ (Grimson1990)。エクスプレスラインは、部分的な情報に基づいて、下降流上の可能性の高いモデルを高速に選択することにより、この処理で役割を果たしている。この最初の選択は、単一の 最上位 レベルのモデルの活性化に限定されるものではない。例えば、完全な顔モデルの選択に加えて、顔パーツの中間モデルも活性化することができる。解剖学的に、このような表出線は、低次視覚野から高次視覚野への直接的な接続に対応する可能性がある (V4 野から ATT への接続, V3 および VP から TF 野への接続など, Felleman&VanEssen1991)。

モデル選択の第二の機構は、期待値と文脈の効果によってもたらされる。本質的な考え方は、時間的・空間的相関が、異なるモデルの尤度に影響を与えるということである。それによって、現在の状況に関する知識は、モデルのサブセットの活性化やプライミングに影響を与えるために使用される。活性なモデルのセットは、後述するように、系列処理全体を通じて修正・改良される。

# 文脈の効果

文脈は視覚情報の処理に強力な影響を与えることがある（他の知覚・認知領域でも同様）。画像中の一对の似たような細長い塊は曖昧かもしれないが、適切な文脈、例えばベッドの下であれば、すぐに一对のスリッパとして認識されるかもしれない。

見慣れた物体であれば、文脈がなくても認識できることが多いが、あまり見慣れない物体や複雑な情景を扱ったり、視認条件が悪化したりすると、文脈の役割の重要性が増し、不可欠になることがある。文脈が厳密に必要とされない場合でも、文脈は認識過程を促進し、より迅速で信頼性の高いものにする (Palmer1975; Potter1975; Biederman+1982) 観察者があるクラスの物体を予期するのに役立つ文脈情報は、認識を著しく容易にし、物体が通常とは異なる文脈に置かれると、認識は妨げられる。自然条件下では、有用な文脈情報はほとんど常に存在し、これが複雑な情景に効果的に対処する能力の一因となっている。

文脈効果は、ノード(ニューロン集団)の一部が事前にプライミングされることで、系列探索スキームの枠組みで働くことができる。この効果は、上昇流と下降流の相互プライミングと似ているが、より長い時間スケールで起こる。(流れ間のプライミングは数十ミリ秒から数百ミリ秒続くかもしれない。) プライミングされたパターンを通過する系列は、その後促進される。上の例では、塊の位置がベッドの下であるため、その場所によくある物体を表すパターンがプライミングされ、スリッパが解釈される可能性が高くなる。

内部表象をプライミングするという一般的な概念はよくあるものだが、系列探索スキームの枠組みにおけるその効果は特に幅広い。特定のパターンが活性化されると、例えば、画像内のベッドに気づき、それを識別することで、それ自身の系列が開始され、パターン全体がプライミングされた状態になる。その後、プライミングされたトレースを通過する他の系列は、プライミングされていない系列に比べて促進される。その結果、ある文脈パターン A が B の活性化を引き起こすのに役立つのは、あらかじめ配線された直接的な関連付けの結果ではなく、A から B につながる中間的な後続系列が以前に促進されていたためである。したがって、文脈効果は間接的かつ広範に影響を及ぼすことになる。

文脈効果の広がりや、人間における文脈効果の基本的な側面のいくつかを捉えているかもしれない。人間の知覚と認知には、関連する文脈情報を広範かつ柔軟に取り込むという、(人工的な系では再現が極めて困難な) ほとんど不思議な能力があるようだ。広範で間接的な文脈効果は、配列探索計算によって再現できると思われる。

## 系列学習

単純で局所的な学習則で十分であり、逆行流構造では、成功した系列を選択的に強化することができる。その理由は、成功した系列に沿ったすべてのパターンが、相補的なトラックからの直接活性化信号とプライミング信号の両方を受け取るからである。したがって、2つの信号が時間的にほぼ一致することで、成功した系列を優先的に強化することができる。この役割は、1つのパターンの活性化に依存するため、局所的である。しかし、ソースパターンとターゲットパターンの間の途切れることのないリンクを形成する、成功した系列を優先的に強化するには十分である。実践に従えば、膨大な数の可能な配列のうち、過去に有用であった配列が、今後のネットワークの使用において、より高い優先順位で探索されることになる。

成功した系列が強化される過程で、学習による変化は系全体に分布し、学習に特化した高次中枢に限定されない (Sejnowski1986)。ある知覚スキルの学習に関する最近の研究から、低レベルの視覚野が学習過程で起こる変化に実際に関与していることが示唆されている (Kami&Sagi1991)。上記のような完全な系列の学習に加えて、系は個々の段階、すなわち処理系列を構成するさまざまなステップの学習にも関与している可能性がある (Poggio1990)。しかし、学習のこの側面は、個々の処理の詳細ではなく、その全体的な共通構造に焦点が当てられているため、今回の議論の範囲外である。複数の選択枝の並列探索と、過去の経験による系の調整により、単純な認識課題では探索はほとんど、あるいは全く必要ない。探索が必要になった場合、次に述べるシミュレーションによれば、系は効率的に最適解を見つけることができる。

## 展開の洗練

パターン間のマッチングは、オール・オア・ナッシングではなく、段階的なものである。ある系列は、他の系列よりも良好なマッチングをもたらし、さらに別の系列配列を探索するための出発点として機能し、その系列は、さらに良好なマッチングをもたらす。この処理は、「遺伝的アルゴリズム」(Holland1975) として知られる最適化・探索手法の一群と共通する特徴があり、ベイズ最適化の手法とも関連している (Mockus1989)。最近の評価では、このような手法が非常に効率的に動作することが示されている (Brady1985, Peterson1990)。パターンマッチングの文脈におけるわれわれのシミュレーションでも、配列探索に基づく計算が、勾配降下やシミュレーテッドアニーリングなどの代替手法と比較して良好であることが示されている。

図2は単純化された配列探索過程のシミュレーションであり、生物学的モデルとしてではなく、単純な例で過程を説明することを意図している。課題は、入力形状(図2aの例)を、ノイズに埋もれた記憶形状と比較することで認識することである。入力形状は、記憶されたパターンに対してx,y方向に変位する。最小化すべき目的関数(変位の関数としての一致度)は複雑であり、複数の極小値(図2bに示すレベル輪郭線 contours)を含む。典型的な探索空間は約100万の可能な位置で構成されていた。

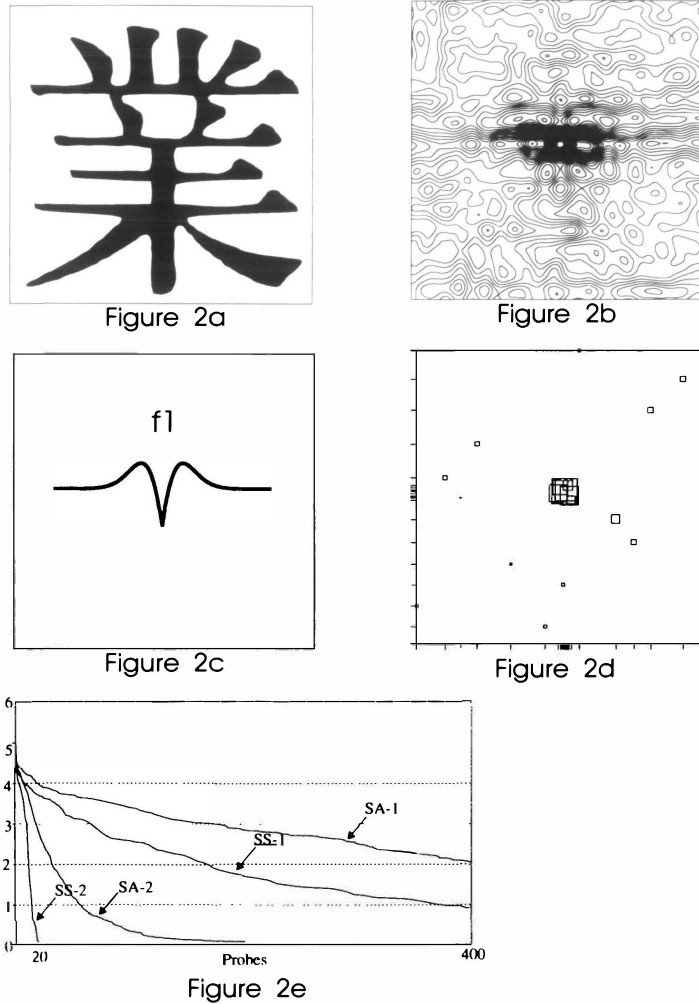


図 2.

- 入力形状 (a の例) を、ノイズに埋もれて保存された形状と比較することによってマッチングさせるために使用される、簡略化された系列探索過程のシミュレーション。入力形状は、記憶されたパターンに対して  $x, y$  方向にずれている。
- 最小化される目的関数は複雑であり、複数の極小値 (b の水平輪郭) を含む。双方向探索では、モデル  $M$  を  $x$  方向にずらして多数のコピー  $M_i$  を生成し、入力画像を  $y$  方向にずらしてコピー  $I_k$  を生成する。 $M_i, I_k$  の組がうまく一致すると、対応する変位  $x_i, y_k$  の周りに新しいコピーが生成される。一方向バージョンでは、 $M$  は固定されたままであり、 $I$  は  $x$  方向と  $y$  方向の両方にずらすことによって生成される。新しいサンプルが生成される可能性は、過去の良いサンプルの近くでは高くなり、過去のサンプルの密度が高くなると低くなる。
- 良好な標本点への偏りは  $f_i$  (c の  $f_1$ ) によって決定され、過去の標本点の近傍で新しい標本点を生成する尤度を示す。ある点における最終的な尤度は、近傍の標本点 ( $k = 10$ ) によって誘導された  $f_i$  の平均を距離で重み付けし、密度のペナルティである  $f_2$  で割った  $f_2 = \exp 1/k \sum_{i=1}^k (|x - x_i| + 0.25)^{-2}$  によって決定された。 $f_i$  の数学的導出、アルゴリズム、計算結果の詳細については、別の場所で説明する。
- d:  $x$  と  $y$  の 20 の変位に続く探索の表現。目盛りは選択された変位を示し、四角はいくつかの  $x, y$  の変位で得られたマッチングの度合いをサイズ別に示している。(各  $x$  について、最もよく一致する  $y$  が示され、 $y_j$  についても同様である)。この探索は、ドメインの探索と、良いマッチングの周辺への集中を組み合わせたものである。
- e: 系列探索の 1 方向 (SS-1) バージョンと 2 方向 (SS-2) バージョンについて、シミュレーテッドアニーリングの 1 方向 (SA-1) バージョンと 2 方向 (SA-2) バージョンと比較した探索パターン数の関数としてのマッチング品質。(スコアの単位は a, ダイスの地形の標準偏差は b)。

入力形状と記憶されたパターンとの最適な適合を決定するため、1つの可能性は、入力形状を  $x$  と  $y$  で異なる量だけずらし、最適な適合が得られるまで、ずらした各バージョンをモデルと比較することである。その代わりに、シミュレーションでは双方向の探索を行った。モデル  $M$  を  $A_i$  方向にずらして多数のコピー  $M_i$  を生成し、入力画像を  $y$  方向にずらしてコピー  $I_k$  を生成した。検索は、入力パターンと保存されたパターンのずらされたバージョンを比較することによって進められる。 $M_i, I_k$  の組がよく一致すると、対応する変位  $x_i, y_k$  を中心に新しいコピーが生成される。 $M$  は固定されたままで、 $I_{jk}$  は  $x$  方向と  $y$  方向の両方に  $I$  をシフトして生成される。



新しいサンプルを生成する可能性は、(図 2c の励起関数  $f_1$  によって決定されるように) 良好な過去のサンプルの近くでは増加し、過去のサンプルの密度が高くなるにつれて減少する。この関数は過去のサンプルの近傍で計算される。例えば、水平方向に  $\bar{x}$  単位だけ変位させた入力と、垂直方向に  $\bar{y}$  単位だけ変位させた記憶パターンとの間で良好なマッチングが得られた場合、成功した値  $x, y$  を中心に新しい変位が生成される。しかし、マッチングが悪かったり、似たような変位を持つ多くのパターンがすでに比較されていたりすると、 $x, y$  の近傍でさらなる解を試みる可能性は減少する。このようにして、過去のサンプルは探索空間上で尤度関数を誘導し、次のサンプルはこの関数の最大値で発生する。この処理は単純で、多くの選択肢を試し、成功した解を選択し改良することで行く。

双方向探索のシミュレーションは、この処理が多くの有利な一般的特性を持つことを示している。第一に、この探索は効率的に最適なマッチを見つける (図 2e)。パターンマッチングの課題では、シミュレーテッドアニーリング (図 2e の SA) や複数の始点を用いた勾配降下法などの一般的に用いられる手法よりも効率的であることが証明された。第二に、これらの例における双方向スキームは、探索されるパターンの数という点で、一方向処理よりもかなり効率的である (図 2e の SS-1 対 SS-2)。この利点は、探索すべき蓄積パターン数が大きすぎない限り維持される。第三に、探索の指針として過去の結果を用いることで、SA や勾配降下と比較して、より有望な領域に集中するようにプロセスがバイアスがかかる。最後に、大域解に到達する際に、局所極小を脱出する能力に優れている。この例では単純化された課題を用いたが、探索空間はかなりの大きさで、複数の局所極小値を含んでいた。より複雑なパターン変換 (回転、スケーリング、シアーなど) を用いた初期実験でも、同様の一般的特性が示され、現在、追加のシミュレーションと数学的解析が進行中である。

## 系列探索の一般的側面

系列探索過程の議論では、視覚認識の領域を例に挙げた。しかし、ソース表現とターゲット表現を結びつける変換、写像、または状態の系列を確立する処理は、知覚の様々な側面だけでなく、知覚以外の機能にも有用な一般的機構を提供する可能性がある。例えば、運動動作の計画は、あるレベルでは、初期構成と所望の最終状態を結びつける可能な動きの系列を求めるという観点から考えることができる。動きの軌跡は、初歩的な動きのレパートリーに基づく系列探索スキームとすることができ、これらの基本的な動きは、変形 (拡大縮小、伸張、回転など) され、より複雑な動きを生成するために連結される。視覚における系列探索に類似して、運動計画もまた、変換の適用と複合系列の生成を利用することができる。同様に、より一般的なプランニングや問題解決も、ソースとターゲットの表現を結びつける変換、写像、または中間状態の系列を確立するという観点から定式化されることが多く (例えば、Newell&Simon (1972) の GPS モデル、Quillian (1968) の意味ネット理論)。このような一般的な問題についてはこれ以上論じないが、順序探索過程の一般的な側面が、適切な修正を加えることで、さまざまな認知課題に適用できる有用な計算スキームを提供する可能性を提起するにとどめる。この可能性は、多くの神経科学者 (Barlow1985, Creutzfeldt1978, Crick&Asanuma1986, Martin1988a など) によって提起された、適切な局所的修正を加えることで、広範な異なる課題に適用できる一般的な皮質機構が存在する可能性があるという仮説と一致する。

## 生物学の実施形態

本節では、モデルの生物学的側面について述べる。主に、上昇流と下降流、層状分布、皮質領域間および皮質領域内の接続の一般的なパターンなど、モデルの一般的な特徴に焦点を当てて議論する。また、より具体的な性質のいくつかの側面についても考察し、可能性のある予測やさらなる研究のための疑問点を説明する。

系列探索モデルでは、2つの経路が適切な交差接続を伴って逆行方向に進むことが必要である。図 3a に、対向流構造を皮質接続にどのように埋め込むかを提案する模式図を示す。提案された実施形態は、いくつかの中心的な側面に焦点を当てながら、モデルの詳細や可能な変種については触れずに、概略のみを示している。

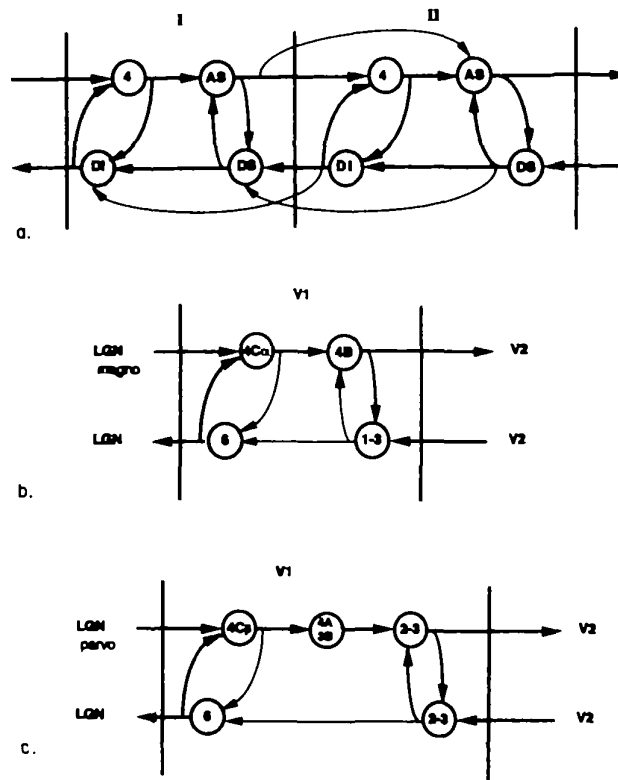


図3. A, 基本的な逆行流構造が、皮質の結合性においてどのように具現化されるか。この構造には、上行と下行の2つの相互接続された流が含まれる。上行する経路は、第4層と上行表層集団 (4S) を通って次の領域に向かう。下行する経路は、下行表層 (DS) 集団から DI (descending infra) へと進み、最初のエリアに戻る。細矢印は、流れの段差を「飛び越える」経路を示す。抑制性および長距離の領域内結合は示していない。詳細は本文を参照。b, LGN から V1 を経由して V2 に至る大細胞流路に沿った、モデルによる主要な接続の概略図。(V1 は他の視覚野にもつながっているが、図には示していない)。接続はモデルと a によって示唆される方法で描かれている。太矢印は確立された接続、細矢印はモデルによって予測された接続。c, LGN から V1 を経由して V2 に至る小細胞流路に沿ったモデルによる主な接続。太矢印は確立された結合、細矢印はモデルによって予測された結合。

上昇流は第4層を通り、図では AS (ascending superficial) と表記される表在層の部分集団に至り、次の皮質領域 (図3のII) の第4層に投射する。下行流は、表在層の別の部分集団 (DS: descending superficial) を通って、顆粒下層の部分集団である DI (descending infra 多くの場合第6層) に至り、そこから前の領域の DS に至る。例えば、上昇流では AS から直接 AS へ、下降流では DS から DS, 6層から6層へ、というように (図3aの細線)、接続は流れの一段階 (場合によってはそれ以上) を飛び越えることもある。

第5層が図から省かれているのは、このモデルによれば、第5層 (またはその一部) は主に主要な流れではなく、皮質下構造と協力してその制御に関与しているからである。第5層 (またはその一部、例えばマカクの V1 の第5b層) が制御機能に関与していると仮定する理由は少なくとも2つある。第一に、皮質下構造 (例えば、視覚野から視床枕や上連合野へ、注意や眼球運動の制御に関与する構造 Desimone+1990) への整然とした接続があり、これらの構造は複数の視覚野に位相幾何学的に順次相互接続している。第二に、この層の錐体細胞集団の発火パターンで、「同期したリズムを開始し、それを全層のニューロンに投射することができる」(Silva+1991, p 434)。

すなわち、制御機能を果たす層が1つか2つ、上昇流に対応する層が2つ (入力層と出力層)、下降流に対応する層が2つである。各層の役割分担は、実際にはそれほど明確ではないだろうし、変種や特殊な部分層も知られている。しかし、この図の主な目的は、起こりうる変種を説明することよりも、モデルに従って考えられる共通の基礎構造を強調することである。

興味深いことに、発生学的見地から見ると、皮質の層構造は2つの段階を経て発達し、おそらく異なる起源を持つようである (Marin-Padilla 1978, Deacon 1990)。最表層と最深層が最初に発達し、その間に他のすべての層が続いて発達する。これら2つの構造は、それぞれ下行流と上行流の前駆体であると考えられる (Deacon 1990, Mumford 1994)。この発達観は、逆行流構造の2つの異なる、相互に結びついた流れの概念と適合する。

## V1 の結合: データと予測

より具体的な例を挙げると、図3のbとcは、この図を拡大したもので、皮質第V1野 (これはやや特殊だが、他の視覚野よりも包括的なデータが得られている) と、そのLGNおよび皮質第V2野への接続を示している (第V1野は他の視覚野にも接続されているが、図には示されていない)。図3のbとcは、それぞれマカクサルにおける大細胞流と小細胞流の結合を示している (Rockland & Lund 1983, Lund 1988a, b, Martin 1988a)。この図は主要な接続を示しており、二次的な接続については考慮しない。接続はモデルによって提案された方法で描かれてお



り、既知の接続(太矢印)と、提案されたスキームによって予測されるが、経験的証拠が部分的であったり不足していたりする接続(細矢印)の両方が含まれている。

2つの流路の接続パターンは、逆行流構造と図3aに概ね一致しているように見える。このモデルは、大脳皮質固有の並列性を利用し、上昇と下降の情報流を組み合わせるための大規模ネットワーク内の反復回路として、局所的な修正を加えながら、同様の構造を利用できることを示唆している。

もし逆行流構造に関する一般的な仮説が大まかに正しければ、領域内および領域間の主な結合パターンに関して、多くの予測を立てることができる。一般的な予測のひとつは、ASとDSの下位集団が区別される可能性である。この分離は、スキームの最も単純な実装を反映している。しかし、モデルの制約に違反することなく、いくつかの代替案が存在しうる。

上行性集団と下行性集団の分離は、第4層に関与する接続において明らかである：上行性の流れは第4層で終わり、下行性の流れは常に第4層を避ける。表層では、この状況を評価するのはより困難であり、利用可能な証拠は現在のところ限られている。VIからV2への大細胞投射では、前方投射は主に4B層から起こり、後方投射は主に他の層に起こる(図3b)。さらに、表層が別の領域への接続のソースとターゲットの両方を提供する場合でも、実際にはしばしばAS/DS亜集団に分離することが予想される。これらの集団が存在する場合、それらは相互的に接続されるはずである。すなわち、興奮性シナプス入力、それ自体では標的細胞を駆動するのにあまり効果的ではないが、これらの細胞への後続入力の効果を促進する。

このモデルは、4B層(モデルではASの役割を果たす)と、V2層(モデルではDS)からの下降投射の受け手である1-3層との間の相互接続を示唆し、4B層に接続された同じ表在性細胞もV2からの下降投射の受け手となる。また、4B錐体細胞は表在層に頂端樹状突起を送り、そこで接続が行われることも知られている(Lund1988a)。

このモデルには、第4層と第6層のLGN投射細胞との間の相互接続も含まれている。第6層から第4層への投射はネコ(McGuire+1984)とサル(Lund1988a)の両方で確立されており、逆の接続も支持されている(Lund&Boothe1975)。この点で、LGNに投射している第6層細胞の集団が、軸索コラテラルと樹状突起アーバーによって第4層Cにもつながっているのと同じ細胞であることが(ネコで)発見されたことも興味深い(Katz+1984)。

第4層と第6層の間の接続は、プライミング効果(必ずしも唯一の効果ではない(Bolz&Gilbert1986, Martin1988b 参照))を持つことがモデルで期待されており、この考え方は生理学的な裏付けを持っている。第6層の細胞を電気的に活性化すると、第4層の発火確率が増加し、ほとんどのセルは各刺激に反応して複数のスパイクを発火させることがわかった(Ferster&Lindstrom1985)。反対に、第6層を不活性化すると、観察された主な効果は第4層細胞の興奮性の低下であった(Grieve+1991)。

解剖学的見地から、EM再構成(McGuire+1984)により、第6層軸索が平滑細胞やまばらに棘のある細胞上に終端していることが示されている。このモデルは、第4層有棘細胞への投射も示唆している。Ahmed+1994による最近のデータはこの提案を支持し、第4層への第6層錐体性出力の主要な標的は、実際には有棘星状細胞であることを示している。

第6層は、下行性経路のモデルにも関与している(ただし、前述のように、第5層と第6層はさらに別個の下位層に分割されることが多く、モデルにおける第6層とDI集団の同定は必ずしも単純ではない)。V1, V2, V3, V4, TEO, MT, MST, VIP, PO, LIPなど、さまざまな視覚野で、下行性投射の起点または標的として、下行性経路に第6層に関与していることが示されている(Lund+1981, Maunsell&Van\_Essen1983, Felleman&Van\_Essen1984, Rockland&Virga1989, Andersen+1990, Rockland+1992)。

## 領域間の側方結合

皮質野(視覚だけでなく、体性感覚野や運動野も含む)間の結合は、その発生源と到達先の層別分布に基づいて、「前方」結合、「後方」結合、「側方」結合に分類することができる(Rockland&Pandya1979, Friedman1983, Maunsell&VanEssen1983, VanEssen1985, Zeki&Shipp1988, Andersen+1990, Boussaud+1990, Felleman&VanEssen1991)。側方結合はすべての層で終端しており、その起点は上層と下層の二層性である。側方パターンは比較的複雑であるため、その主要な特徴のいくつかは、モデルからほぼ直接導き出せることは興味深い。逆行流構造は、明確な第3の型の接続を持たない。しかし、前方と後方の両方向の接続を同時に可能にし、横方向の接続は、上向きの接続と下向きの接続の合体であると仮定することによって、横方向の接続を含むことができる。この考え方が正しいとすれば、横方向の接続に関与する主な接続は、基本スキーム(図3)から推測することができる。このモデルによれば、AS->4, DI->DSという直接接続のほか、AS->AS, DS->DS, DI, DI->DIという図中の1段を飛び越える接続が含まれる。

このモデルに従えば、投射の起点は二層性になり、終端はすべての層にまたがることになり、観察されたパターンと一致する。このことは、例えば、終端の一部が標的領域の第4層に限定される一方で、他の終端が柱状を示す場合に起こる不規則な終端の問題(Felleman&Van\_Essen1991)など、いくつかの困難も説明することができる。これはF/C(すなわち4層と柱状の混合)逆説的終末と呼ばれ、第4層での終末は上行性接続のサインである一方、柱状終末は側方接続を意味する。逆行流構造で注目すべき点は、領域Aの表層からターゲット領域Bへの横方向の接続が、2つの下位突起から構成されていることである：AS->4(上昇)とDS->DS, DI(下行性)である。したがって、A野の上層の前向きラベリングは、F/Cの逆説的終端と一致するように、4層単独や柱状終端など、終端の混合パターンを示すことができる。また、(DSのみを標識することにより)二層性の結合パターンを示すこともある。

これらのつながりの詳細な性質については、まだ完全には結論が出ていない。しかし、提案されている説明は、2つの点を説明するのに役立つ。第一に、明らかに複雑な構造のいくつかは、逆行流構造の中で自然に説明できるかもしれないということ、第二に、もしこの説明が一般的に正しければ、モデルにおけるASとDSの部分集団の存在を裏付けることになる。

# プライミングの機序

このモデルにおけるシナプス相互作用には、相補的な流間のプライミング型効果も含まれる。これは直接研究されていないが、既知の、あるいは生理学的にもっともらしい機構が、このようなプライミング相互作用に関与している可能性がある。

プライミングは、例えば、長時間持続する脱分極と、直線的または非直線的に加えられる後続の入力とによって得られる。長時間の脱分極は、遅い時間経過を持つイオンチャネル (McCormick1990, Hirsch&Gilbert1991, Amitai+1993), NMDA 受容体 (Miller+1989), 樹状突起木の遠位部分の活性化 (Stratford+1989) など、多くの可能な機構によって引き起こされる。この脱分極は、総和によって (Miller+1989), あるいは非線形相互作用によって (Koch1987, Esguerra+1989, Sherman+1990), その後の入力を促進する。詳細は不明だが、プライミング接続のシナプス機構は生理学的にもっともらしく、経験的に検証してみることは興味深い。

## フィードバック投射の効果

系列探索スキームによると、下降投射の生理学的効果は2つの異なる形態をとることができる。

どちらの効果も生理学的研究で観察されており、調節効果 (Sandell&Schiller1982, Nault+1990) と直接的興奮効果 (Caulier&Kullics1991, Mignard&Malpeli1991) がある。調節効果に関するモデルのさらなる予測としては、(1) 同様の調節効果が、下行信号に対する上行信号によっても誘発される可能性が高いこと、(2) 2つの効果は2つの異なる下位集団に分離される可能性があること、などがある：図1cでは、 $\bar{B}$ は下行流に沿って直接駆動されうが、上行流上のBのようなパターンは調節効果を示すと予想される。

まとめると、系列探索モデルが提案する計算は、トップダウンとボトムアップの処理の流れが会うことを求める双方向処理である。ボトムアップの処理は上向きの経路によって支援され、トップダウンの処理は下向きの経路によって支援される。それぞれの方向で、異なる選択肢が並行して探索される。このスキームには、コンピュータビジョンや知覚心理学から得た基本的な教訓が数多く取り入れられている。このスキームの本質的な特性には、複数の選択肢を同時に探索すること、比較的単純で均一かつ拡張可能な構造であること、どのレベルでも出会うことができる「ボトムアップ」と「トップダウン」の順序を柔軟に使い分けること、文脈と高速分類の役割、単純な局所強化規則による完全な順序の学習などがある。

このモデルは、提案された計算と、皮質回路の既知および予測される多くの側面を組み合わせたものである。皮質構造と皮質構造が実行する計算に関する知識はまだ限られているため、このモデルは主に計算の一般的な側面を扱っている。提案されている計算と構造の組み合わせは、皮質回路のいくつかの基本的な特徴、例えば、皮質領域間の相互結合の優位性、前方、後方、側方結合の型、領域間結合の分布パターンの規則性、5層または6層での組織化、逆投影の効果、さらに多くの具体的な詳細について、計算による説明を提供する枠組みを示唆するものである。また、構造レベルだけでなく計算レベルでもさらなる研究が必要な問題を提起している。

## Notes

This work was supported in part by NSF Grant IRI-8900267 and in part by the Israel Science Foundation administered by the Israel Academy of Sciences and Humanities. I thank C. Gilbert, E. Grimson, E. Hildreth, C. Koch, J. MaunseU, D. Mumford, T. Poggio, and W. Richards for helpful comments.

Correspondence should be addressed to Shimon Uman, Department of Applied Mathematics and Computer Science, The Weizmann Institute of Science, R.O. Box 266, Rehovot 76100, Israel.

## References

- Abeles M (1991) Corticonics. Cambridge: Cambridge UP
- Ahmed B, Andersen JC, Douglas RJ, Martin KAC, Nelson JC (1994) Polyneuronal innervation of spiny stellate neurons in cat visual cortex. J Comp Neural 339:1-11.
- Amitai Y, Friedman A, Connors BW, Gutnick MJ (1993) Regenerative activity in apical dendrites of pyramidal cells in neocortex. Cereb Cortex 3:26-38.
- Andersen RA, Asanuma C, Essick G, Siegel RM (1990) Cortico-cortical connections of anatomically and physiologically denned subdivisions within the inferior parietal lobule. J Comp Neural 296:651-13.
- Barlow HB (1985) Cerebral cortex as model builder. In: Models of the visual cortex (Rose D, Dobson VG, eds), pp 37-46 New York: Wiley.
- Biederman I, Mazzanotte RJ, Rabinowitz JC (1982) Scene perception: detecting and judging objects undergoing relational violations. Cognit Psychol 14:143-147.
- Bolz J, Gilbert CD (1986) Generation of end-inhibition in the visual cortex via interlaminar connections. Nature 320:362-365.
- Boussaoud D, Ungerleider LC, Desimone R (1990) Pathways for motion analysis: cortical connections of the medial superior temporal and fundus of the superior temporal visual areas in the macaque. J Comp Neural 296:462-495.
- Brady RM (1985) Optimization processes gleaned from biological evolution. Nature 317:804-806.
- Caulier IJ, Kullics AT (1991) The neural basis of the behaviorally relevant NI component of the somatosensory-evoked potential in SI cortex of the awake monkey: evidence that backward cortical projections signal conscious touch sensation. Exp Brain Res 84. 607-619
- Cavanagh P (1991) What's up in top-down processing? In: Representations of vision (Goreau A, ed), pp 295-304. Cambridge: Cambridge UP.
- Creutzfeldt OD (1978) The neocortical link: thoughts on the generality of structure and function of the neocortex. In: Architectonics of the cerebral cortex (Brazier MAB, Petsche M, eds), pp 357-380. New York: Raven

- Crick F, Asanuma C (1986) Certain aspect of the anatomy and physiology of the cerebral cortex. In: Parallel distributed processing, Vol 2 (McClelland JL, Rumelhart DE, eds), pp 333-371. Cambridge, MA: MIT Press.
- Deacon Tw (1990) Rethinking mammalian brain evolution. *Am Zool* 30:629-706.
- Desimone R, Wessinger M, Thomas L, Schneider W (1990) Attentional control of visual processing: cortical and subcortical mechanisms. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol* 55:963-971.
- Distler C, Ungherleider LG, Boussaud D, Desimone R (1991) Cortical connections of temporal-lobe area TEO in macaque. *Eur J Neurosci [Suppl]* 4:56
- Edelman GM (1978) Group selection and phasic re-entrant signal-ing: a theory of higher brain functions. In: The mindful brain (Edelman GM, Mountcastle VB, eds), pp 51-100. Cambridge, MA: MIT Press.
- Engel AK, Konig P, Kreiter AK, Schillen TB, Singer W (1992) Temporal coding in the visual cortex: new vistas on integration in the nervous system. *Trends Neurosci* 15:218-226.
- Esguerra M, Kwon YH, Sur M (1989) NMDA and non-NMDA receptors mediate retinogeniculate transmission in cat and ferret LGN in vitro. *Soc Neurosci Abstr* 15:175
- Felleman DJ, Van Essen DC (1984) Cortical connections of area V3 in macaque extrastriate cortex. *Soc Neurosci Abstr* 10:933 Felleman DJ, Van Essen DC (1991) Distributed hierarchical processing in primate visual cortex. *Cereb Cortex* 1:1-47.
- Ferster D, Lindstrom S (1985) Synaptic excitation of neurones in area 17 of the cat by intracortical axon collaterals of cortico-geniculate cells. *J Physiol (Lond)* 367:233-252.
- Freuder EC (1974) AI technical report 345, A computer vision system for visual recognition using active knowledge. Cambridge, MA: MIT
- Friedman DP (1983) Laminar patterns of termination of corticocortical afferents in the somatosensory system. *Brain Res* 273:147-151.
- Fukushima K (1986) A neural network model for selective attention in visual pattern recognition. *Biol Cyber* 55:5-15.
- Geman S, Geman D (1984) Stochastic relaxation, Gibbs distributions, and the Bayesian restoration of images. *IEEE Transact Pattern Anal Machine Intell* 6:721-741.
- Grieve KL, Murphy PC, Sillito AM (1991) Inhibitory and excitatory components to the subcortical and cortical influence of layer VI cells in the cat visual cortex. *Soc Neurosci Abstr* 17:629.
- Grimson WEL (1990) Object recognition by computer. Cambridge, MA: MIT Press.
- Hirsch JA, Gilbert CD (1991) Synaptic physiology of horizontal connections in the cat's visual cortex. *J Neurosci* 11:1800-1809. Holland JH (1975) Adaptation in natural and artificial systems. Ann Arbor University of Michigan.
- Jordan M, Jacobs RA (1993) MIT computational cognitive science technical report 9301, Hierarchical mixtures of experts and the EM algorithm. Cambridge, MA: MIT.
- Kami A, Sagi D (1991) Where practice makes perfect in texture discrimination: evidence for primary visual cortex plasticity. *Proc Natl Acad Sci USA* 88:4966-4970.
- Katz LC, Burkhalter A, Dreyer WJ (1984) Fluorescent latex microspheres as a retrograde neuronal marker for in vivo and in vitro studies of visual cortex. *Nature* 310:498-500.
- Koch C (1987) The action of the corticofugal pathway on sensory thalamic nuclei: a hypothesis. *Neuroscience* 23:399-406. Lowe DG (1985) Perceptual organization and visual recognition. Boston: Kluwer.
- Lund JS, Hendrickson AE, Orger MP, Tobin EA (1981) Anatomical organization of primate visual cortex VII. *J Comp Neurol* 202:1945.
- Lund JS (1988a) Excitatory and inhibitory circuitry and laminar mapping strategies in primary visual cortex of the monkey. In: Signal and sense: local and global order in perceptual maps (Edelman GM, Gall WE, Cowan WM, eds), pp 51-66. New York: Wiley.
- Lund JS (1988b) Anatomical organization of macaque monkey striate visual cortex. *Annu Rev Neurosci* 11:253-288. Lund JS, Boothe RG (1975) Interlaminar connections and pyramidal neuron organization in the visual cortex, area 17, of the macaque monkey *Macaca mulatta*. *J Comp Neurol* 159:305-334.
- Marin-Padilla M (1978) Dual origin of the mammalian neocortex and evolution of the cortical plate. *Anat Embryol (Berl)* 152:109-126.
- Marr D (1982) Vision. San Francisco: Freeman. Martin KAC (1988a) From single cells to simple circuits in the cerebral cortex. *Q J Exp Physiol* 73:637-702.
- Martin KAC (1988b) The lateral geniculate nucleus strikes back. *Trends Neurosci* 11:192-194.
- Matan O, Burges CJC, Le Cun Y, Denker JS (1992) Multi-digit recognition using a space displacement neural network. In: Neural Information Processing Systems, 4 (Moody J, Hanson S, Uppmann R, eds), pp 488-495. San Mateo, CA: Kaufmann
- Maunsell JHR, Gibson JR (1992) Visual response latencies in striate cortex of the macaque monkey. *J Neurophysiol* 68:1332-1344.
- Maunsell JHR, Van Essen DC (1983) The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *J Neurosci* 3:2563-2586.
- McGuire BA, Hornung J-P, Gilbert CD (1984) Patterns of synaptic input to layer 4 of cat striate cortex *J Neurosci* 4:3021-3033 Mignard M, Malpeli JG (1991) Paths of information flow through visual cortex. *Science* 251:1249-1251.
- Miller KD, Chapman B, Stryker MP (1989) Visual responses in adult cat visual cortex depend on W-methyl-D-aspartate receptors. *Proc Natl Acad Sci USA* 86:5183-5187.
- Mockus J (1989) Bayesian approach to global optimization. Boston: Kluwer.
- Mumford D (1992) On the computational architecture of the neocortex n. The role of cortico-cortical loops. *Biol Cybern* 66:241-251.
- Mumford D (1994) Neural architectures for pattern-theoretic problems. In: Large-scale neuronal theories of the brain (Koch C, Davis JL, eds), in press. Cambridge, MA: MIT Press.
- Nault B, Michaud Y, Morin C, Casanova C, Molotchnikoff S (1990) Responsiveness of cells in area 17 after local interception of the descending path from area 18. *Soc Neurosci Abstr* 16:1219.
- Newell A, Simon HA (1972) Human problem solving. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.



- Okajima K (1991) A recurrent system incorporating characteristics of the visual system: a model for the function of backward neural connections in the visual system. *Biol Cybern* 65:235-241.
- Palmer SE (1975) The effects of contextual scenes on the identification of objects. *Mem Cognit* 3:519-526.
- Peterson C (1990) Parallel distributed approaches to combinatorial optimization: benchmark studies on traveling salesman problem. *Neural Comput* 2:261-269.
- Poggio T (1990) A theory of how the brain might work. In: *The Brain: CSH Symposia on Quantitative Biology*, pp 899-910. New York: CSH Laboratory.
- Poggio T, Torre V, Koch C (1985) Computational vision and regularization theory. *Nature* 317:314-319. Potter MC (1975) Meaning in visual search. *Science* 187:565-566.
- Quillian MR (1968) Semantic memory. In: *Semantic information processing* (Minsky M, ed), pp 227-270. Cambridge, MA: MIT Press. Rockel AJ, Hiorns RW,
- Powell TPS (1980) The basic uniformity in structure of the neocortex. *Brain* 103:221-244.
- Rockland KS, Lund JS (1983) Intrinsic laminar lattice connections in primate visual cortex. *J Comp Neurol* 216:303-318.
- Rockland KS, Pandya DN (1979) Laminar origins and terminations of cortical connections of the occipital lobe in the rhesus monkey. *Brain Res* 179:3-20.
- Rockland KS, Virga A (1989) Terminal arbors of individual "feedback" axons projecting from area V2 to VI in the macaque monkey: a study using immunohistochemistry of anterogradely transported Phaseolus vulgaris-leucoagglutinin. *J Comp Neurol* 285: 54-72.
- Rockland KS, Saleem K, Tanaka K (1992) Widespread feedback connections from areas v4 and TEO. *Soc Neurosci Abstr* 18:390.
- Rolls ET, Tovee MJ, Lee B (1991) Temporal response properties of neurons in the macaque inferior temporal cortex. *Eur J Neurosci [Suppl]* 4:84.
- Rosch E, Mervis CB, Gray WD, Johnson DM, Boyes-Braem P (1976) Basic objects in natural categories. *Cognit Psychol* 8:382-439. Sandell JH, Schiller PH (1982) Effect of cooling area 18 on striate cortex cells in the squirrel monkey. *J Neurophysiol* 48:38-48. Sejnowski TJ (1986) Open questions about computation in cerebral cortex. In: *Parallel distributed processing, Vol 2* (McClelland JL, \* Rumelhart DE, eds), pp 372-389. Cambridge, MA: MIT Press.
- Sherman SM, Scharfman HE, Lu SM, Guide W, Adams PR (1990)  $\text{Af-methyglutamate}$  (NMDA) and non-NMDA receptors participate in EPSPs of cat lateral geniculate neurons recorded in thalamic slices. *Soc Neurosci Abstr* 16:159.
- Suvá LR, Amitai Y, Connors BW (1991) Intrinsic oscillations of neocortex generated by layer 5 pyramidal neurons. *Science* 251:432-435.
- Sporns O, Tononi G, Edelman GM (1991) Modeling perceptual grouping and figure-ground segregation by means of active recurrent connections. *Proc Natl Acad Sci USA* 88:129-133.
- Stratford K, Mason A, Larkman A, Major G, Jack J (1989) The modeling of pyramidal neurones in the visual cortex. In: *The computing neuron* (Durbin R, Miall C, Mitchison G, eds). Reading, MA: Addison-Wesley.
- Tenenbaum JM, Barrow HG (1976) Technical report 123, Experiments in interpretation-guided segmentation. Stanford, CA: Stanford Research Institute.
- Thorpe SJ, Celebrián S, Trotter Y, Imbert M (1991) Dynamics of stereo processing in area VI of the awake primate. *Eur J Neurosci [Suppl]* 4:83.
- Tononi G, Sporns O, Edelman GM (1992) Reentry and the problem of integrating multiple cortical areas: simulation of dynamic integration in the visual system. *Cereb Cortex* 2:310-335.
- Ullman S (1989) Aligning pictorial descriptions: an approach to object recognition. *Cognition* 32:193-254.
- Ullman S (1991) MIT AI memo 1331, Sequence seeking and counter streams: a model for information processing in the cortex. Cambridge, MA: MIT.
- Ullman (1993) The visual recognition of three-dimensional objects. In: *Attention and performance XTV* (Meyer DE, Kornblum S, eds), pp 79-98. Cambridge, MA: MIT Press.
- Van Essen DC (1985) Functional organization of primate visual cortex. In: *Cerebral cortex, Vol 3* (Peters A, Jones EGJ, eds), pp 259-329. New York: Plenum.
- White EL (1989) *Cortical circuits*. Boston: Birkhäuser. Winston PH (1992) *Artificial Intelligence*, 3d ed. Reading, MA: Addison Wesley.
- Yuille A, HuUman P (1992) Deformable templates. In: *Active vision* (Blake A, Yuille A, eds), pp 21-38. Cambridge, MA: MIT Press. Zeki S, Shipp S (1988) The functional logic of cortical connections. *Nature* 335:311-317.
- Zipser D, Rumelhart DE (1990) The neurobiological significance of the new learning models. In *Computational neuroscience* (Schwartz EL, ed), pp 192-200. Cambridge, MA: MIT Press.