

视觉颜色感受野的自组织生成*

孙 昊^{①②} 郭爱克^①

(① 中国科学院生物物理研究所视觉信息加工开放研究实验室, 北京 100101; ② 模式识别国家重点实验室, 北京 100080)

摘要 在 Linsker 网络的基础上, 结合色觉通路的神经生理学依据, 构造了具有色觉特点的神经网络模型, 并对模型进行了计算机仿真. 仿真结果表明, 此模型的第二层可以生成具有颜色拮抗感受野的特征分析细胞; 第三层及以后各层可以生成具有单拮抗感受野和双拮抗感受野的特征分析细胞.

关键词 色觉 感受野 自组织 Linsker 网络

神经生理学对视觉系统中各层次上的有序结构及特征分析细胞已有很多的研究和报道, 但这些有序结构及特征分析细胞感受野的形成机制目前尚不清楚. 自 Linsker 提出层状前馈自适应网络解释特征分析细胞感受野的形成之后, 多数这方面的工作集中于朝向选择细胞的感受野和功能柱的形成, 对颜色感受野形成的研究未见报道.

对哺乳动物视觉系统的神经生理学研究表明: 视觉信息的加工是一个多层次多通路并行处理的过程. 视网膜将光信号转化为电信号并以神经节细胞动作电位的形式向外膝体传递时, 已经对视觉信息进行了初步的加工. 在视觉通路中向中枢神经系统传递的各个中继站上——外膝体、初级视皮层、中级视皮层以及更高级的皮层区, 对视学信息的加工越来越复杂, 越来越高级. 从视网膜开始, 就存在并行的大细胞通路和小细胞通路, 它们同时处理视觉信息中的不同特征. 到初级视皮层时, 通路数目更多, 每个通路处理的信息也更加专一. 在视觉通路的各个中继站上, 已发现一系列特征分析细胞^[1~3], 如中心周边拮抗细胞、朝向选择细胞、边缘检测细胞等, 还发现某些灵长类动物的视觉系统在出生时就已经具备了这些特征. 在不指明所要分析的特征是什么, 以及识别是否正确情况下, 感知系统是怎样在个体出生前就发育出对其环境中特定特征进行识别的功能的呢? Linsker 提出了一个简化的层状前馈自适应网络以回答这个问题^[4, 5]. Linsker 模型只在相邻两层之间有扇状前馈投射, 按照 Hebb 学习律调整联结权重. 这个简化模型在输入层神经元只有随机自发电活动, 没有其它环境输入的条件下, 能够自组织地生成中心周边拮抗型和朝向选择性特征分析细胞.

在 Linsker 模型提出之后, 人们又构造了其它一些神经网络模型来研究特征分析细胞的形成. Kammen 和 Yuille^[6] 构造的 Hebb 型的多层前馈网络模型在只有不相关随机噪声输入, 没有其它外界刺激的情况下也能够自组织地生成朝向选择性细胞. 他们从能量函数角度对朝

向选择细胞感受野的形成进行了理论分析,认为细胞的成熟过程是一个自发的能量函数对称破缺的过程,而且对于每个细胞来说,对称破缺是独立发生的,与细胞之间的整体组织效果没有关系;对称破缺的关键在于虽然能量函数极小值的分布是对称的,但系统最终只能走向一个极小值. 特定的选择(取决于随机噪声波动)打破了对称性. Yuille, Kammen 和 Cohen^[7]构造的另一个层状前馈网络应用不同类型的 Hebb 学习律,网络系统在发育过程中通过扩大相关函数的微小的不对称性(这种微小的不对称性可能来自于树突几何形状的不对称)生成成熟的朝向选择性细胞. 模型中细胞间的抑制性联结导致正交细胞对的生成,而适合描述这种细胞对的 Garbor 函数在一定数学意义上是最优的信息传递函数. Stetter, Lang 和 Müller^[8]提出了能生成朝向选择细胞的确定性神经网络和随机神经网络模型,网络的输入神经元是视网膜神经节细胞,这些细胞已经具有成熟的墨西哥草帽状的感受野. 确定性神经网络的输入层是完全相同的神经节细胞,而随机神经网络的输入层的神经元各不相同,并且随机分布. 两种模型都能够生成朝向选择性细胞,但用随机模型产生的细胞感受野结构、分布更接近真实的生物系统. 潘泓、冯建峰和郭爱克对 Linsker 网络的动态行为进行了严格的理论分析,确定了形成各种感受野的参数集合,并证明了 Linsker 网络所采用的权重调整具有最小均方意义上的最优^[9]. 上述工作从不同角度研究了特征分析细胞的形成,但它们都没有涉及视觉多通路中的一个重要方面——颜色通路.

色觉是视觉系统非常重要的一种功能,颜色感知大大丰富了人们的视觉经验. 除了美学上的价值,色觉对于提高视觉系统的辨识能力也至关重要. 视觉系统对颜色信息的加工是沿独立的颜色通路进行的. 各种神经生物学实验表明,对不同颜色的感知起源于视网膜的各种视锥细胞. 人类视觉系统具有 3 种视锥细胞——红视锥、绿视锥、蓝视锥,它们分别对长波段、中波段、短波段的光敏感(3 种视锥细胞的最大吸收峰分别在 558 nm, 531 nm, 420 nm). 视锥细胞汇集于高一级的神经元细胞,形成颜色拮抗型感受野,如红绿拮抗、绿蓝拮抗;颜色拮抗细胞再向高级汇集,出现具有单拮抗感受野的单拮抗细胞和具有双拮抗感受野的双拮抗细胞.

我们在 Linsker 网络的基础上,结合色觉通路的神经生理学研究结果,构造了具有色觉特点的神经网络模型,通过对网络模型的计算机仿真,研究了色觉通路中各种特征分析的细胞的形成. 结果表明,此网络可以生成具有颜色拮抗感受野、单拮抗感受野和双拮抗感受野的特征分析细胞.

1 网络构造

Linsker 网络是一个层状前馈网络(见图 1),神经元之间的联结只限于相邻两层,由前一层向后一层呈扇状投射;同一层内神经元之间无侧联结;神经元之间联结权重的变化在一定的上、下限内符合 Hebb 学习律;整个网络的输入为随机自发电活动,无其它环境输入.

设 Linsker 网络由 $A, B, C, \dots$ 等数层神经元组成, M 层($M=B, C, \dots$)的第 i 个神经元只接受来自前一层—— L 层($L=A, B, \dots$)的临近的 N^M 个神经元的输入. M 层神经元 i 的 N^M 个突触联结随机分布,其分布的概率密度 $r^M(i, l)$ 符合 Gauss 函数. $F_n^M(i)$ 表示时刻 n 时 M 层神经元 i 的活动状态, $W_n^M(i, j)$ 表示时刻 n 时 M 层神经元 i 和 L 层神经元 j 之间的联结权重. M 层神经元的活动符合线性求和函数

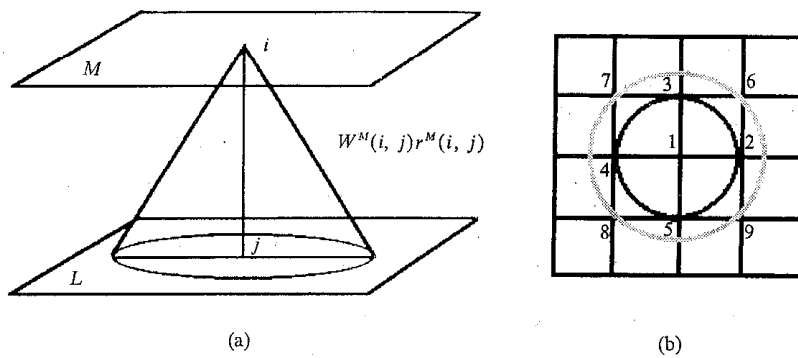


图 1 Linsker 网络示意图

(a) 相邻两层之间的权重联结, (b) Linsker 网络的一层, 所有神经元都位于网络的结点, 其序号如图

$$F_n^M(i) = \sum_{j=1}^{N^M} F_n^L(j) W_n^M(i, j) r^M(i, j) + a_1, \quad (1)$$

按照 Hebb 学习律,

$$W_{n+1}^M(i, j) = W_n^M(i, j) + a_2 + a_3 [F_n^M(i) - a_4] [F_n^L(j) - a_5], \quad (2)$$

其中 $a_3 > 0$, a_1, a_2, a_4, a_5 是常数.

假设 $\langle F_n^L(j) \rangle$ 是一个不依赖于 j, n 的量, 用 $\langle \cdot \rangle$ 表示对输入模式集合 $F_n^L(j)$ 的平均. 将 (1) 式代入 (2) 式, 再对两边求平均, 得

$$\langle W_{n+1}^M(i, j) \rangle = \langle W_n^M(i, j) \rangle + k_1 + \sum_{l=1}^{N^M} [q^L(i, j, l) + k_2] r^M(i, l) \langle W_n^M(i, l) \rangle, \quad (3)$$

其中

$$\begin{aligned} k_1 &= a_2 + a_3(a_1 - a_4)[\langle F_n^L(j) \rangle - a_5], \\ k_2 &= a_3[\langle F_n^L(j) \rangle - a_5] \langle F_n^L(l) \rangle, \\ q^L(i, j, l) &= a_3[\langle F_n^L(j) \rangle - \langle F_n^L(j) \rangle][\langle F_n^L(l) \rangle - \langle F_n^L(l) \rangle]. \end{aligned} \quad (4)$$

突触分布的概率密度函数为

$$r^M(i, l) = e^{-\frac{d(i, l)^2}{(a^M)^2}},$$

$$r^M(i, l) \text{ 满足 } \sum_{l=1}^{N^M} r^M(i, l) = 1,$$

其中 $d(i, l)$ 表示 M 层中神经元 i 到 L 层中神经元 l 的距离, a^M 为给定的参数.

考虑到 $W_n^M(i, j)$ 的上、下界, 引入 $g(\cdot)$ 函数, 将 (3) 式改写成

$$\langle W_{n+1}^M(i, j) \rangle = g(\langle W_n^M(i, j) \rangle + k_1 + \sum_{l=1}^{N^M} [q^L(i, j, l) + k_2] r^M(i, l) \langle W_n^M(i, l) \rangle), \quad (5)$$

其中 $g(\cdot)$ 是一个非线性函数

$$g(x) = \begin{cases} x & (|x| \leq ne), \\ ne & (x > ne), \\ -ne & (x < -ne). \end{cases}$$

从生理学的意义上讲, Linsker 网络的 A 层相当于视网膜的光感受器层. 用一维变量表示的光感受器, 只能区分其对光亮度反应的兴奋性大小, 不能区分对不同波段光反应的不同兴

奋性,而后者对色觉通路来说是至关重要的. 正是因为红、绿、蓝 3 种视锥对长、中、短波段的光反应特性不同,才使脑能从对红、绿、蓝 3 种视锥的反应强度的比较中提取颜色信息,从而完成颜色的感知. 如果只有一种视锥细胞,虽然它对不同波段光反应的敏感性不同,但这种敏感性可以通过光强进行补偿. 也就是说,一个对长波段光敏感而对短波段光不敏感的红视锥,它对弱红光的反应大小与对强蓝光的反应大小可以是相同的. 因此至少需要两种具有不同的波长敏感性的视锥细胞才能对完成对颜色的感知和识别,而 3 种不同的视锥细胞则大大提高了视觉系统对颜色的辨识能力. 光感受器以后的各层神经元细胞,通过不同形式的拮抗型感受野,对从红、绿、蓝视锥获得的颜色信息进行各种运算处理,从而完成最后对颜色的感知. 所以,表示出 3 种视锥细胞是构造颜色感知神经网络的关键.

设想将光感受器层分成许多小面积,假设每个小面积中的视锥细胞满足以下条件:

(1) 任意一个小面积 i 中,同种视锥的随机发放完全相同,分别用 $f_r(i)$, $f_g(i)$, $f_b(i)$ 表示红、绿、蓝 3 种视锥的活动. 每种视锥的随机发放的均值为零,不同种视锥的活动不相关,即

$$\langle f_r(i) \rangle = \langle f_g(i) \rangle = \langle f_b(i) \rangle = 0.$$

$$\langle f_r(i) \cdot f_g(i) \rangle = \langle f_r(i) \cdot f_b(i) \rangle = \langle f_g(i) \cdot f_b(i) \rangle = 0.$$

(2) 不同小面积中视锥的活动不相关.

(3) 对每个小面积,红、绿、蓝视锥所占的比例是相同的,分别用 rt_r , rt_g , rt_b 表示.

A 层每个神经元代表一个面积. 三维变量 $F_n^A(j) = [f_r(j) \ f_g(j) \ f_b(j)]^T$ 表示 A 层神经元 j 在时刻 n 的活动,一维变量 $F_n^B(i)$ 表示 B 层神经元 i 在时刻 n 的活动,三维变量 $W_n^B(i, j) = [w_r(i, j) \ w_g(i, j) \ w_b(i, j)]^T$ 表示时刻 n 时 A 层神经元 j 到 B 层神经元 i 的权重联结,其中 $w_r(i, j)$, $w_g(i, j)$, $w_b(i, j)$ 分别表示神经元 j 的红、绿、蓝 3 种视锥同 B 层神经元 i 的联结强度.

对于 A - B 层,公式(1)变为

$$F_n^B(i) = \sum_{j=1}^N [R^B(i, j) W_n^B(i, j)]^T F_n^A(j) + b_i. \quad (6)$$

按照 Hebb 学习律

$$W_{n+1}^B(i, j) = W_n^B(i, j) + b_2 + b_3(F_n^B(i) - b_4)(F_n^A(j) - b_5), \quad (7)$$

其中 b_1 , b_3 , b_4 是常数, $b_3 > 0$, b_2 , b_5 是常量, b_2 , $b_5 \in R^3$.

(7) 式两边对输入模式集合 $F_n^A(j)$ 求平均,得

$$\langle W_{n+1}^B(i, j) \rangle = \langle W_n^B(i, j) \rangle + v_1 + \sum_{l=1}^N [q^A(i, j, l) + v_2] R^B(i, l) \langle F_n^B(i, l) \rangle, \quad (8)$$

其中

$$v_1 = [v_{1r} \ v_{1g} \ v_{1b}]^T = b_2 + b_3(b_1 - b_4)[\langle F_n^A(j) \rangle - b_5],$$

$$v_2 = \begin{bmatrix} v_{2r} & 0 & 0 \\ 0 & v_{2g} & 0 \\ 0 & 0 & v_{2b} \end{bmatrix} = b_3[\langle F_n^A(j) \rangle - b_5] \langle F_n^A(l) \rangle^T,$$

$$q^A(i, j, l) = b_3[\langle F_n^A(j) \rangle - \langle F_n^A(j) \rangle][F_n^A(l) - \langle F_n^A(l) \rangle]^T. \quad (9)$$

突触分布的概率密度矩阵为

$$R^B(i, l) = \begin{bmatrix} r_r^B(i, l) & 0 & 0 \\ 0 & r_g^B(i, l) & 0 \\ 0 & 0 & r_b^B(i, l) \end{bmatrix},$$

$$r_r^B(i, l) = e^{-\frac{d(i, l)^2}{(a_r^B)^2}} \cdot rt_r, \quad r_g^B(i, l) = e^{-\frac{d(i, l)^2}{(a_g^B)^2}} \cdot rt_g,$$

$$r_b^B(i, l) = e^{-\frac{d(i, l)^2}{(a_b^B)^2}} \cdot rt_b,$$

$$r_r^B(i, l), r_g^B(i, l) \text{ 和 } r_b^B(i, l) \text{ 满足 } \sum_{l=1}^N r_r^B(i, l) + \sum_{l=1}^N r_g^B(i, l) + \sum_{l=1}^N r_b^B(i, l) = 1,$$

其中 $d(i, l)$ 表示 B 层中神经元 i 到 A 层中神经元 l 的距离, a_r^B, a_g^B, a_b^B 为给定的参数.

考虑到权重的上、下界, 引入 $G[\quad]$, (8) 式变为

$$\langle W_{n+1}^B(i, l) \rangle = G \left[\langle W_n^B(i, j) \rangle + v_1 + \sum_{l=1}^N [q^A(i, j, l) + v_2] R^B(i, l) \langle W_n^B(i, l) \rangle \right], \quad (10)$$

其中

$$G \begin{bmatrix} w_r \\ w_g \\ w_b \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} g(w_r) \\ g(w_g) \\ g(w_b) \end{bmatrix}.$$

2 网络仿真

2.1 A-B 层的计算机仿真

取 $N^B = 253$, 权重 $w_r^B, w_g^B, w_b^B \in [-1, 1]$, 神经元动作电位 $f_r^A, f_g^A, f_b^A \in [-1, 1]$, $rt_r = 0.6$, $rt_g = 0.3$, $rt_b = 0.1$. 给定不同的 a_r^B, a_g^B, a_b^B, v_1 和 v_2 和一组随机的初始权重, 根据 (9), (10) 式计算 B 层细胞的权重感受野.

仿真结果表示与红视锥联结的权重感受野只取决于 v_{1r}, v_{2r} , 与绿视锥联结的权重感受野只取决于 v_{1g}, v_{2g} , 与蓝视锥联结的权重感受野只取决于 v_{1b}, v_{2b} , 各种权重感受野的形态随 v_2 各元素变化很小, 主要取决于 v_1 的各元素. v_1 的某元素 > 0 时, 此元素对应的权重感受野为全兴奋, v_1 的某元素 < 0 时, 其对应的权重感受野为全抑制. $|v_{1r}|, |v_{1g}|, |v_{1b}| \ll 1.0$ 时, 其对应的权重感受野为环状, 感受野中心部分的权重接近 0, 但生成的权重感受野不稳定. 适当地选取 v_1, v_2 , 可以得到各种颜色拮抗型感受野. 例如, 取 $a_r^B = a_g^B = a_b^B = 1.0$, $\beta_1 = [1 \ -1 \ 0.001]^T$, $v_2 = \text{diag}(-3 \ -3 \ -3)$, 生成红绿拮抗感受野; a_r^B, a_g^B 和 a_b^B 不变, $v_1 = [1 \ -1 \ -1]^T$, $v_2 = \text{diag}(-3 \ -3 \ -3)$, 生成黄蓝拮抗感受野. 当 v_1 的各元素符号相同时, 生成的感受野不具有颜色拮抗性.

2.2 B-C 层的计算机仿真

取 $N^B = N^C = 253$, $F^C, W^C \in [-1, 1]$, 给定不同的 a_r^B, a_g^B, a_b^B, a^C , 在 $k_2 \in [-10, 10]$, $k_1/k_2 \in [-1, 1]$ 范围内, 根据 (3) 式和 (4) 式计算 C 层神经元的感受野.

仿真结果与 Linsker 网络类似, 除了全兴奋、全抑制的权重感受野外, 出现了中心周边拮抗型权重感受野 (见图 2). 当 $k_2 > 0$ 时, 权重感受野只有全兴奋、全抑制两种. 即 $k_1 > 0$, 生成全兴奋型权重感受野; $k_1 < 0$, 生成全抑制型权重感受野. 只有当 $k_2 < 0$ 时, 才能生成中心周边

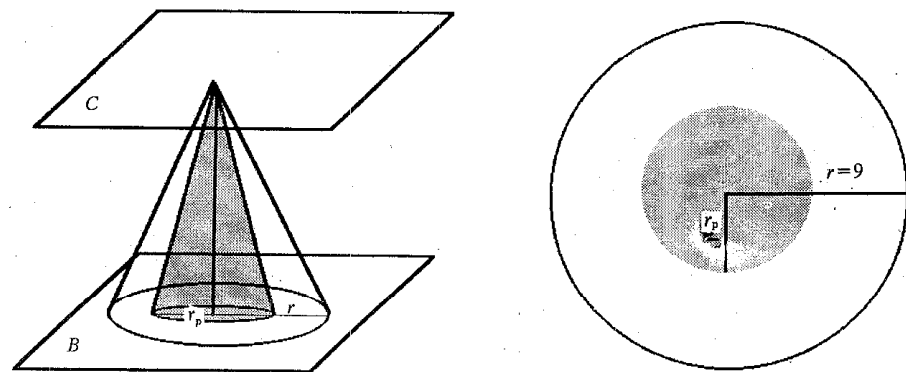
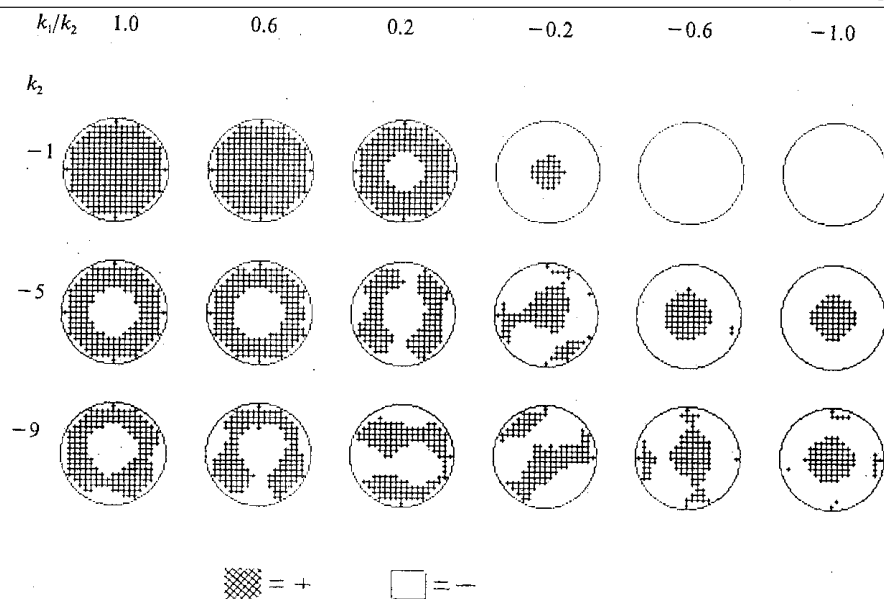


图 2 B-C 层的 ON 中心权重感受野

半径 r_p 之内的权重联结是兴奋性的, 半径 r_p 之外的权重联结是抑制性的

拮抗型权重感受野. 例如, 取 $a_r^B = a_g^B = a_b^B = 1.0$, $a^C = 2.0$, $k_1 = 0.3$, $k_2 = -3.0$, 生成 ON 中心 OFF 周边权重感受野; 取 $a_r^B = a_g^B = a_b^B = 1.0$, $a^C = 2.0$, $k_1 = -0.3$, $k_2 = -3.0$, 生成 OFF 中心 ON 周边权重感受野. 随着 k_1/k_2 从 -1 变化到 $+1$, 权重感受野由全抑制、ON 中心 OFF 周边变化到 OFF 中心 ON 周边, 到全兴奋. 由 ON 中心拮抗型权重感受野到 OFF 中心拮抗型权重感受野的变化发生在 $|k_1/k_2| \ll 1.0$ 时, 变化过程中出现朝向选择型权重感受野, 但这种权重感受野很不稳定, 受权重初始状态的影响大. 当 $|k_2|$ 增大时, 随着 k_1/k_2 由 -1 变化到 $+1$, 权重感受野形态变化的速度减慢 (见图 3). 例如, 取 $a_r^B = a_g^B = a_b^B = 3.0$, $a^C = 10.0$, $k_2 = -1.0$, k_1/k_2 由 -1 到 $+1$, 权重感受野变化经历 4 个状态: 全抑制、ON 中心 OFF 周边、OFF 中心 ON 周边、全兴奋. 当 $k_2 = -3.0$ 时, k_1/k_2 由 -1 到 $+1$, 权重感受野变化只经历两个状态: ON 中心 OFF 周边、OFF 中心 ON 周边. a_r^B , a_g^B , a_b^B 增大, 权重感受野随 k_1/k_2 变化速度加快.

结合 A-B 层, C 层能出现各种单拮抗和双拮抗的感受野. 当与 C 层一个细胞相联的那些 B 层细胞具有完全相同的感受野, 如都是红绿拮抗, 而且 B-C 层的权重感受野为同心拮

图 3 B-C 层权重感受野随 k_1 , k_2 的变化

$$a^C = 10.0, a_r^B = a_g^B = a_b^B = 3.0$$

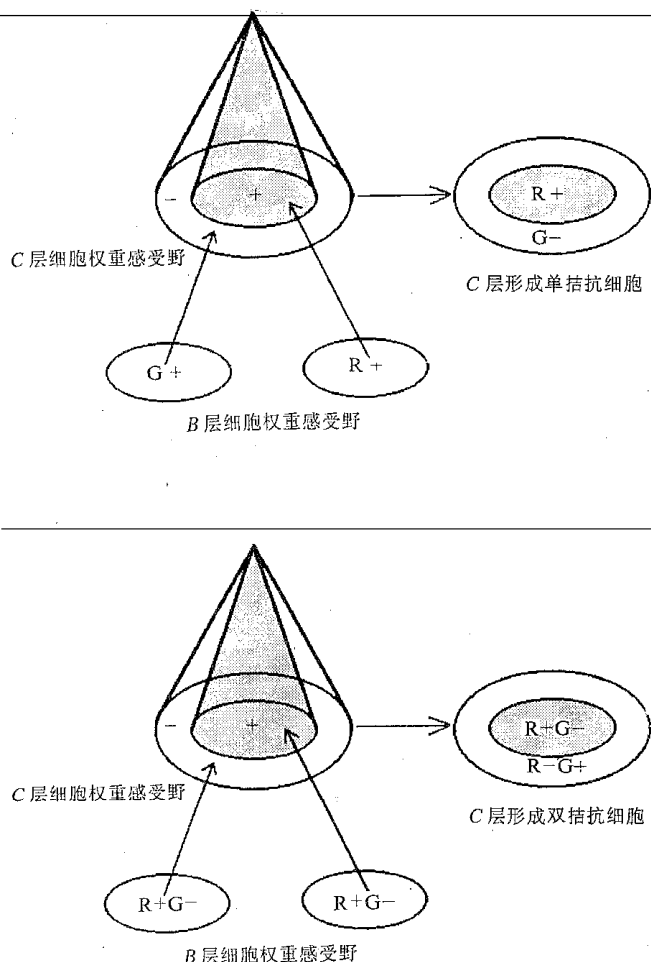


图 4 单拮抗细胞和双拮抗细胞形成的示意图

“G”, “R”分别表示绿色和红色, “+”, “-”分别表示兴奋和抑制

进化过程中的外界环境等因素共同选择了网络参数的取值范围,也就决定了常见颜色感受野的种类。

3 讨论

视觉系统中各种颜色感受野的形成机制是什么? 本文试图回答这个问题。文中构造的层状前馈网络模型具有视觉系统的一些基本特点: 模型由若干层神经元组成, 输入层有 3 种不同的光感受器, 联结权重调整依据 Hebb 律。在这些基本的约束下, 模型第二层生成了具有颜色拮抗感受野的特征分析细胞, 第三层及以后的各层生成了具有单拮抗感受野和双拮抗感受野的特征分析细胞。这与神经生物学的研究结果是一致的, 即光感受器会聚于高一级的神经元细胞产生颜色拮抗感受野, 颜色拮抗细胞向更高层的细胞会聚, 产生具有单拮抗感受野的单拮抗细胞和具有双拮抗感受野的双拮抗细胞。

近来的研究表明, 外膝体、初级视皮层的发育似乎确实是由某种自组织机制决定的。Kalil^[10, 11] 和 Stryker, Harris^[12] 等人的工作表明, 若用河豚毒素阻断发育中猫的神经节细胞的随机发放, 则外膝体中神经元的拮抗型感受野、各层细胞的有序结构及初级视皮层的眼优势柱都不能形成。因此神经节细胞的电活动对外膝体的有序结构、初级视皮层眼优势柱的形成

抗, 则 C 层细胞能够生成双拮抗感受野。当与 C 层一个细胞相联的那些 B 层细胞具有不同的感受野, 如位于中心的 B 层细胞对红光反应最强, 位于边缘的 B 层细胞对绿光反应最强, 而且 B-C 层权重感受野为同心拮抗时, 则 C 层细胞生成的感受野一定是单拮抗的 (见图 4)。

2.3 C 层以后的计算机仿真

C 层以后的各层得到的结果与 C 层类似, 可以生成全兴奋、全抑制、中心周边拮抗等权重感受野。只是随着层数的加深, 相关函数 $q(i, j)$ 越来越接近墨西哥草帽的形状。当 $|k_1/k_2|$ 变化时, 权重感受野由 ON 中心感受野向 OFF 中心感受野变化过程中出现的朝向选择型权重感受野更趋稳定。C 层以后各层神经元能够生成双拮抗感受野和朝向选择型的颜色拮抗感受野。

通过各种参数的不同组合, B 层、C 层能够生成许多种颜色拮抗型感受野。实际生理学实验发现常见的颜色感受野只有几种。可能是遗传基因及

起决定性的作用。

与实际的视觉系统相比,我们采用的 Linsker 网络是一个简化的模型。虽然视觉系统是由视网膜、外膝体、视皮层等这样一个层状通路组成,视网膜又可分为光感受器、水平细胞、双极细胞、神经节细胞等若干层细胞,但各层细胞间的联结复杂而规律,决不是简单的扇状前馈投射。仅以双极细胞为例,它不仅与水平细胞相联,还与光感受器直接相联。而且实际视觉系统中,同一类细胞特性也不完全相同。如双极细胞又分为扁平、侏儒等亚型。不同亚型的细胞其突触组构、突触性质及分布都不相同。由于生物神经系统的高度复杂性,简化脑模型的建立,必须而且只能把握那些最基本的特征。一种含有无数参数的仿真模型其本身将同大脑一样难以理解。更进一步说,如果建模这一手段的产生正是因为大脑的复杂性是理解脑功能原理的障碍,那么坚持完全的生物学似真就是自相矛盾的。运用生物学中最基本的结构和最基本的规则探讨大脑的一些问题可能更具有指导性。

参 考 文 献

- 1 Kandel E R, Schwartz J H, Jessel T M. The Principles of Neural Science. 3rd ed. New York: Elsevier Science, 1991. 420~480
- 2 约翰·道林著. 视网膜. 吴森鑫, 杨雄里译. 上海: 上海医科大学出版社, 1989. 47~72
- 3 阮迪云, 寿天德. 神经生理学. 合肥: 中国科技大学出版社, 1992. 204~238.
- 4 Linsker R. From basic network principles to neural architecture: Emergence of spatial-opponent cells. Proc Natl Acad Sci USA, 1986, 83(19): 7508~7512
- 5 Linsker R. From basic network principles to neural architecture: Emergence of orientation selective cells. Proc Natl Acad Sci USA, 1986, 83(21): 8390~8394
- 6 Kammen D M, Yuille A L. Spontaneous symmetry-breaking energy functions and the emergence of orientation selective cortical cells. Biological Cybernetics, 1988, 59(1): 23~31
- 7 Yuille A L, Kammen D M, Cohen D S. Quadrature and the development of orientation selective cortical cells by Hebb rules. Biological Cybernetics, 1989, 61(3): 183~194
- 8 Stetter M, Lang E W, Muller A. Emergence of orientation selective simple cells simulated in deterministic and stochastic neural networks. Biological Cybernetics, 1993, 68(5): 465~476
- 9 Pan H, Feng J F, Guo A K. Layered Self-adaptive Neural Network Approach to Early Vision Information Processing. In: Kohonen T, Makisara K, Simula O *et al.* eds. Artificial Neural Networks Espoo Finland, June 1991. North-Holland: Elsevier Science Publishers B V, 1991. 1389~1392
- 10 Kalil R E, Dubin M W, Scott G *et al.* Elimination of action potentials blocks the structural development of retinogeniculate synapses. Nature, 1986, 323(6084): 156~158
- 11 Kalil R E. Synapse formation in the developing brain. Scientific American, 1989, 261(6): 76~83.
- 12 Stryker M P, Harris W A. Binocular impulse blockade prevents the formation of ocular dominance columns in cat visual cortex. J Neurosci, 1986, 6(8): 2117~2133