

PRIBRAM, K.H. (1997) Non-locality and Localization: A Holographic Hypothesis About Brain Functioning in the Processes of Perception and Memory. In *Synergetics and Psychology: Issue 1: Methodological Issues*. Moscow: MGSU Union, pp. 156-183. (Russian translation of T-157)

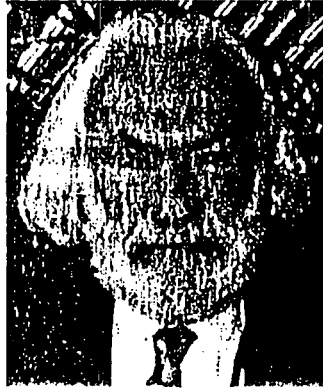
Карл Прибрам

**НЕЛОКАЛЬНОСТЬ И ЛОКАЛИЗАЦИЯ:
ГОЛОГРАФИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА
О ФУНКЦИОНИРОВАНИИ МОЗГА В ПРОЦЕССАХ
ВОСПРИЯТИЯ И ПАМЯТИ**

Введение

Голографическая гипотеза функционирования мозга (Pribram, 1966, 1969a, 1971; Pribram, Nuwer, и Varon, 1974) в процессах памяти и восприятия — это не теория или модель того, "как вообще работает мозг", а также не некая оппозиция представлению о локализации функций в мозговых системах. Эта гипотеза использует как раз взаимосвязь систем мозга, которые определяют то, как кодируются события. Наиболее сильные формулировки гипотезы основаны на переходах Фурье, но наиболее слабые — допускают каскадные вихри (см., например, Gabor, 1946), усреднения гаусского распределения по Лапласу и линейные трансформации подобия.

Основной идеей голографической гипотезы является нейрологическая модель того, что приводит к определенному распределению информации в хранилищах памяти; к быстрому доступу к информации в этом хранилище; к способности построения образов в человеческих сенсорных системах; к некоторым свойствам ассоциативного воспоминания. Ключевым моментом является то, что оптическая голограмма и компьютеризированная реконструкция образа (томография) дает искусственный ("in vitro") продукт, которым можно манипулировать независимо от мозга для доказательства в необходимых границах каких-то идей. Такие "in vitro" процедуры успешно применяются в других науках (например, в биохимии, где реакции, происходящие в лабораторных сосудах, могут изучаться отдельно от биологического контекста, в котором они наблюдаются).



Карл Прибрам — почетный профессор Стэнфордского университета, профессор университета П.Джеймса И. Анны Кинг в Вирджинии. После учебы в университете в Чикаго работал в университете Теннесси, затем во Флориде, практикуясь в нейрохирургии. Начал исследовательскую программу изучения мозга в лаборатории биологии приматов под руководством Роберта Перкса, а затем Карла Лэнгли. После получения сертификата Американского Совета по неврологической хирургии в 1948 году получил назначение

лектора на факультете физиологии в Йельском университете, где провел последующие 10 лет. В течение этого времени он также работал директором по исследовательским работам в Институте жизни при психиатрическом госпитале в Гартфорде (Коннектикут). В 1958 году получил грант фонда Филбрайт для работы в Кембриджском университете в Англии и еще один грант для работы в Центре Поведенческих Наук, где в соавторстве с Г.Миллером и Е.Галаттером написал свою известную книгу "Планы и структура поведения". Ему была предложена должность профессора факультета психологии и психиатрии Стэнфордского университета, где он провел последующие 30 лет. Широко известен своей работой в области нейрофизиологии, нейропсихологии и нейрофилософии. В числе присвоенных ему премий: приз за жизненно важный вклад в науку от Совета медицинских психотерапевтов; приз за оригинальный вклад в философию от Международного Философского общества и премия от Общества биологической психиатрии. Является автором книги "Язык мозга" (совместно с Мертоном Гилл) и недавней книги "Мозг и восприятие: голономия и структура в символической обработке (1991). В 1992 году получил звание профессора университета в Монреале, в 1994 году — профессора университета в Теннесси, в 1996 году — доктора философии в университете Бремен. Последние пять лет является главным редактором материалов ежегодной конференции по поведенческой нейронной динамике.

В этой статье мы рассмотрим данные исследований, которые были получены далеко не с целью доказательства этой модели, да и сама модель оригинальна не столько для изучения отношений мозга и поведения, сколько для проблем морфогенеза в эмбриологическом развитии: с начала этого столетия большое значение стали иметь структурные теории, основанные на принципах химических градиентов и резонансов, которые приводят к специальным размещениям в цитоплазме, выступающим индикаторами имеющихся оргanelл (см., например, Jacques Loeb, 1907; Paul Weiss, 1939). В 1906 году Голдштейн предположил, что структуры восприятия и памяти могут быть построены сходным образом через резонанс между волновыми фронтами, создаваемыми сенсорными поступлениями в мозг, особенно в кортикальные области. В 1942 году Лэнли применил эту идею в качестве альтернативы как холтеровской теории поля (сформированнейшей в окончательной форме в 1958 году), так и локализационистской теории зрения, в которой каждое отдельное восприятие или энтграмма, каждое свойство, освоенное в опыте, соотносится с определенным нейроном или ансамблем нейронов. Лэнли никогда не был доволен этим своим применением, поскольку не мог определить специфические механизмы, которые увеличивают резонанс (и интерференцию) волнового фронта в перекрестках мозга и, что было не менее важно и непонятно, как те, в свою очередь, могли быть ответственны за структуры, формирующие воспринимаемый образ и энтграмму. Тем не менее, он придерживался взгляда, что ни поле, ни локализация (как, например, в замысловатых разработках Хебба, 1949) не могут считаться основой сложных отношений между анатомией мозга и явлениями опыта или адекватно участвовать в кодировочных процессах памяти.

Голографическая гипотеза предлагает специальные механизмы, которые могут увеличивать резонансные (и интерферирующие) волны в мозговых сетях, а также показывает, как они, в свою очередь, могут быть резонансны

содержанию воспринимаемых образов и распределенных энграмм, которые заполняют хранилище памяти. Чтобы полностью показать полезность модели, мы сначала вкратце опишем ее, а затем сопоставим ее с двумя другими альтернативными классами моделей — теорией поля и теорией свойств.

Нейронная микроструктура

Основным фундаментальным фактом относительно структуры и функционирования нервной системы является то, что соотношения в расположении периферических рецепторов и эффекторов отражены в организации входов и выходов в мозговой коре. Периферические отношения могут искажаться через конвергенцию в проводящих путях, ведущих к синхроническим станциям, находящимся между периферией и корой, и через дивергенцию этих станций — но этих отношений построено достаточно много для того, чтобы распознать "карту" представительства периферии в коре. Для того, чтобы такое кортикальное отображение стало возможным, сигналы должны проволотиться от и к специальным пунктам на периферии через проводящие пути системы нервных аксонов, в которых генерируются и распространяются импульсы.

Вторым фундаментальным фактом, касающимся организации нервной системы, является то, что эти периферийно-кортикальные пути перешлепаются на каждой станции, т.е. на периферии (как, например, в сетчатке), в центральных ядрах (как, например, в латеральных колликулных ядрах) и в коре (как, например, в зрительной коре) с клетками, которые скорее всего имеют очень короткие аксоны или не имеют аксонов вовсе. Такие клетки, называемые местными контурными нейронами (Rakic, 1976), не способны к созданию и передаче действующих потенциалов, т.е. нервных импульсов, передающих сигналы на некоторые расстояния. Вместо этого, эти местные нейроны характеризуются изобильным разветвленным дендритом, которые пересекаются с дендритами соседних нейронов. Изме-

нение электрического потенциала в таких дендритных структурах растет чаще всего постепенно, а не скачкообразно, и когда импульсы генерируются, они малы по амплитуде, быстро распадаются и таким образом не преодолевают на любое желаемое расстояние. Таким образом, изменение потенциала в этих дендритных разветвлениях чаще всего гиперполяризовано и тем самым заторможено.

В нескольких сенсорных системах экстраклеточные следы, оставленные отдельными нейронами, которые составляют аксонные проводящие пути, осуществляют взаимодействие между вертикальными (т.е. от периферии к коре) аксонными проводящими путями и круговыми горизонтальными дендритными сетями. По сути дела, когда дискретные стимулы возбуждают нейрон, такое взаимодействие формирует центр-круговую организацию. Центр-круговая организация является одной из тех, в которых пространственный выход передаваемых сигналов записывается в следах сигналов противоположного знака. Эта центр-круговая организация часто показывает характеристики волновой формы, когда несколько возбуждающих и тормозных связей функционируют в окружении центра также, как ряби на поверхности пруда, появляющаяся от брошенного камушка.

Результаты различных авторов (Bekesy, 1959; Hartline, 1940; Rodieck & Stone, 1965; Rattliff, 1961; Shepherd, 1974; Freeman, 1975) показали общую картину: независимо от природы стимулов, воспринимаемых рецепторами, такая рецепция и последующие за ней процессы могут быть легко формализованы в вычислительных моделях, описывающих микроструктуру сети гипер- и деполяризаций. Эта формализация показывает, что к местным пространственным взаимоотношениям между возбуждением (деполяризациями) и торможением (гиперполяризациями) применим принцип суперпозиции. Суперпозиция означает, что система линейна по рангам контролируемых параметров, и что полезна волновая форма интерпретации данных. Это не обязательно значит, что дендритные

потенциалы ослабляют различия в волновых фронтах — но что это, как минимум, означает так это то, что данные, структурированные по принципу "центр-окружение", описывают функции перехода, которыми матрица дискретных поляризации связана с вводимым возбуждением, т.е. функции, которые могут легко обрабатываться линейными волновыми уравнениями.

Голография

Такая математическая обработка данных, полученных при анализе потенциалов одиночных нейронов в нервной системе, сродни той, что породила голографию. В 1948 году Деннис Габор разработал математический аппарат, показывающий, что реконструкция образа могла бы достигнуть большей разрешающей способности, если, вместо интенсивности, регистрировался бы образец волнового фронта, генерируемый на фотографической пленке возбужденным электроном или фотоном. Габор адресовал свою математику электронной микроскопии, но в начале 1960-х годов оптическая голография предложила способ обработки изображения, при котором стало легко демонстрировать свойства голограмм (Leith и Upatnieks, 1965). Наиболее существенными свойствами были следующие:

- 1) Голографическая память является распределенной;
- 2) Достаточно большие хранилища памяти могут быть сконцентрированы в маленьком голографическом пространстве;
- 3) Реконструкция изображения трехмерна, демонстрирует константность, параллакс, а также высокую различимость восприятия;
- 4) Изображения не появляются в том же пространстве, что и голографическое хранилище; они проецируются далеко от поверхности пленки;
- 5) Голограмма имеет ассоциативные свойства; когда она сделана через отраженный свет с двух сторон объекта, последующее освещение голограммы восстановит "призрачное"

изображение отсутствующего объекта по свету, отраженному только от одной из его сторон.

Эти свойства голограммы настолько похожи на иллюзию, что специалисты по нейронаукам и психологи (см. например, Boing, 1942) пустились в поиски объяснений отображения кодированного восприятия и энграмм в тканях мозга, при которых в качестве объяснительного механизма должен всерьез рассматриваться голографический процесс. В ходе этого должно, однако, учитываться предостережение о том, что речь идет о математике голографии и функции мозга, по которой она должна сравниваться и проверяться, а не об оптических голограммах или компьютерной реализации голографии.

Существо этой математики может лучше всего быть подытожено ссылкой на специфическую форму голографии - конструктивно голограммы Фурье. Фурье-теорема утверждает, что любой образ, не важно какой сложности, может анализироваться по набору компонентов полностью регулярной, синусоидальной волны. Фурье-трансформация изображения формируется при кодировании этих компонентов, имеющих волновую форму. Таким образом, в преобразованной записи каждая точка указывает скорее частную составляющую волновой формы, чем соответствующую локальную интенсивность, как в обычной записи. Возьмем для сравнения обычную фотографию и Фурье-преобразованную запись. Обычная фотография сделана как мозаика из точек разной интенсивности, при этом интенсивность каждой точки соответствует интенсивности света, отраженного от определенного места на сфотографированном объекте. В записи Фурье-преобразования, напротив, каждая точка представляет собой количество энергии определенного волнового компонента всего массива света, отраженного от объекта. Ширина полосы этого компонента может меняться; разрешающая мощность трансформации образа частично зависит от ширины этой полосы.

Чтобы сделать Фурье-голограмму, должны быть линейно представлены две записи таких Фурье-преобразований. Математически это выполняется через функцию преобразования, в которой одна запись связана с другой и сохраняет в результате их сложную сопряженность. В сущности, их связь содержит "сложение" вместе волновых форм. Теперь каждая точка в записи содержит эту "добавку", то есть результирующую суперпозицию, которую содержит энергия в двух волновых компонентах, полученных на всем массиве отраженного света. Голографическую запись при этом можно сделать, записывая суперпозицию Фурье-трансформации света, отраженного от двух (или больше) объектов, или используя трансформацию от не отраженной стороны объекта. Когда используются два или более объекта, свет, отражаясь от каждого из них, служит как бы "ссылкой" на другого. Это объясняет отмеченное выше свойство ассоциативного воспроизведения. Кроме того, так как источниками отражения служат и части объектов, и целые объекты, то они являются, таким образом, "ссылками", носителями информации о других частях, генерируя устойчивость изображения при его восстановлении. Устойчивость является, следовательно, результатом того факта, что преобразованный "вид" какой-то части объекта действует как отсылочная информация о любой другой его части.

Это — те свернутые свойства голограммы, которые делают ее настолько противоречивей интуиции. Внутри голографической области геометрия, как нам кажется, исчезает и заменяется порядком, в котором целое становится свернутым и распределенным в каждой части — таковы условия голограммы. Но из этой каждой части целое может быть составлено снова. Это вытекает из другого свойства Фурье-теоремы: применение идеального преобразования инвертирует область волновой формы обратно в изображение! Процесс (Фурье-функция преобразования), который преобразовывает изображения в волновые формы, может, следовательно, выполнять также инверсию и преобразование волновой формы в изображения.

Во введении было отмечено, что до сегодняшнего дня предложено только три класса нейронных механизмов для объяснения свойств восприятия. Для удобства мы можем обозначить эти три класса как теория поля, свойства соответствия, и голография. Ниже следует обзор доступных в настоящее время данных относительно каждого из этих классов:

Определение и доказательства: Теория Поля

Вольфганг Кохлер предположил, что области постоянного тока (D.C.-поля) образуются в коре мозга в результате сенсорного возбуждения, и что эти поля изоморфны воспринимаемому стимулу, то есть имеют ту же самую форму, что и он. Кохлер показал, что фактически сенсорное возбуждение приводит к D.C.-сдвигам (1955), а в нашей лаборатории мы показали, что такие сдвиги сопровождаются десинхронизацией электро-кортевограмм (Gibbit, 1960). Однако Хьюли, Сперри и Прибрам провели несколько экспериментов, которые заставили усомниться в связи между этими сдвигами и эффективностью восприятия. В этих экспериментах на поверхности коры полушарий животного помещалась золотая фольга (Lashley, Chow и Semmes, 1951); кора разбивалась на сектора и вводились изолированные слюдовое отведения (Sperry, Mintz и Myers, 1955); также в кору вводился ежeminутно гидроксид алюминия для предотвращения бокалей несорядоченности (Pribram, 1951; Kraft, Obrist и Pribram, 1960; Stamm и Pribram, 1960, 1961; Stamm и Knight, 1963).

В ни одном из этих экспериментов животные не показали какие-либо изменения в способности различать подосы — грубое чередование корковых D.C.-полей не сопровождалось каким-либо массовым изменением результатов восприятия. Эти данные имеют особенное значение ввиду того факта, что внутренне крема гидроксида алюминия приводило к пятикратному замедлению процесса обучения, и что проведение постоянного тока через кору может вредить (с случае катодного) или помогать (с случае анодного, проводимого с

В 1950-х и начале 1960-х годов Хьюбел и Вiesel (например, 1962) обнаружили, что центро-круговая организация дендритной микроструктуры клеток (их рецепторные поля) в периферийном устройстве визуальной системы стала удлиняться. Затем они представили косвенное доказательство того, что повышается это удлинение тогда, когда к клеткам коры сходятся волокна от определенных клеток с центро-круговыми рецептивными полями. Их демонстрация подчеркнула, что клетки визуальной коры лучше всего отвечают на полосы света, ориентированные специальным образом. Легко было обобщить эти результаты с помощью евклидовой геометрии функции

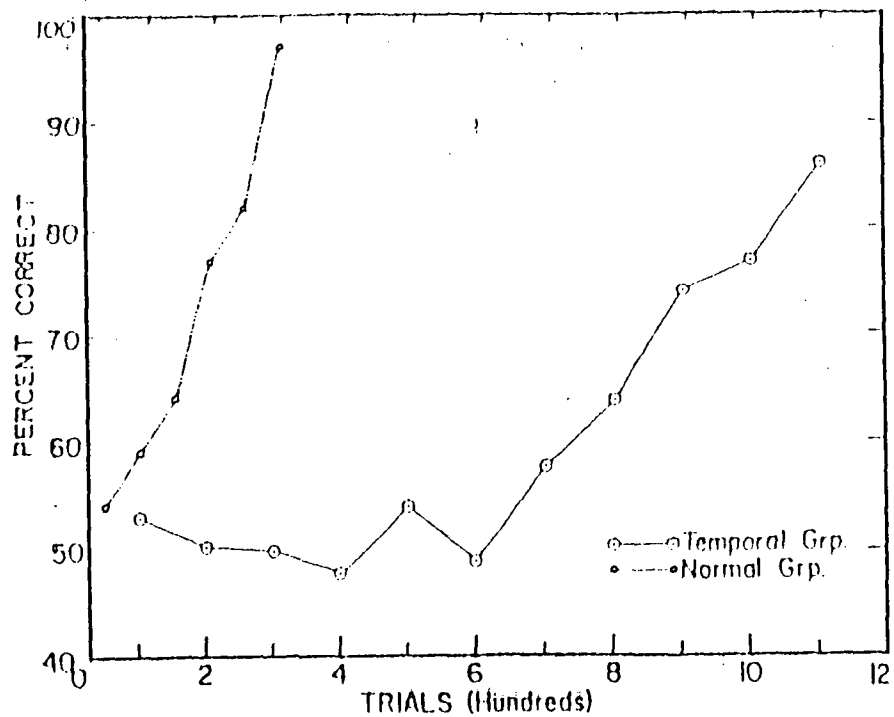


Рис. 2. Научение тому же зрительному различению при развитии паттерна после электрического удара. Заметим продолжение "стационарного периода" — плоскую часть кривой научения до фазы повышения кривой.

поверхности до глубины коры) научению в распознавании (Stamm и Rosen, 1972). Поля постоянного тока могут, таким образом, изменять степень обучаемости; в то же самое время такие поля, как нам кажется, не связаны со структурированием восприятия.

Определение и доказательство: Теория соответствия свойств

Теория поля и концепция соответствия свойств явно или неявно подразумевают изоморфизм "мозг — восприятие". Изоморфизм в случае концепции соответствия свойств устанавливается, когда считают, что особая клетка или ансамбль клеток однозначно соответствует какой-то особенности получаемого в эмпирическом опыте образа — т.е. обнаруживается свойство отображенного объекта. Затем принимается, что ответ организма на объект в целом составляется из набора ответов относительно свойств отдельных элементов единицей более высокого уровня нейронного восприятия — "спископальной" клеткой или ансамблем клеток, составленным из подобных элементов ("Кардинальских" клеток).

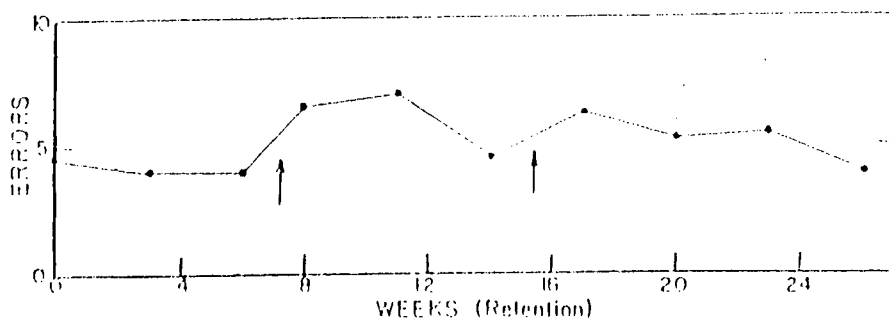


Рис.1. Сохранение эффективности зрительного различения (между фигурой X и квадратом) до и после имплантации крема гидроксида алюминия (1-я стрелка) и первичную зрительную кору и последующее развитие паттерна после электрического воздействия (2-я стрелка). Заметим, что дефицита восприимчивости не наблюдается. Тот же результат получается, когда имплантация сделана в межтеменной, задней и лобной коре.

мозга: указать клетки, реагирующие на ориентируемые линии, на кривые и плоскости, на сложные рисунки всех типов. Был начат поиск детекторов отдельных свойств объектов.

Результаты этого поиска ни в коем случае нельзя назвать случайными. Например, в коре обезьяны была найдена одна клетка, максимально отвечающая на образ руки обезьяны (Gross, Bender и Rocha Miranda, 1969); другая клетка отвечала лучше всего, когда стимул повторялся шесть раз (Groves и Thompson, 1970); все другие активировались, казалось, в значительной степени при стимулах, соответствующих их собственной разновидности (Maunsell и Ploog, 1971).

Такая специфическая селективность может ввести в заблуждение, однако, если ее интерпретировать как демонстрацию того, что рассматриваемой функцией клетки является детекция свойства. Чтобы служить детектором, выход клетки должен однозначно отражать особенность, имеющуюся на входе, а такое бывает только случайно. Более часто клетка отвечает на ряд "имевшихся на входе" свойств объекта. В визуальной системе, например, клетка, которая отвечает выборочно на линии с определенной ориентацией, изменяет свой ответ по мере изменения освещенности, направления движения этой линии и скорости этого движения (Spinelli, Pribram и Bridgeman, 1970; Pribram, Lassonde и Pfito). Кроме того, та же самая клетка может показывать разный ответ на разный цвет и даже настроенность на специфическую частоту предъявлений (Spinelli, Stair и Barrett, 1968). Наконец, на ответ клетки влияет также число линий, их ширина и интервалы между ними, что предполагает, что критическую размерность стимула, необходимую для селективности их ориентации, формируют скорее сами "полосы", чем "границы" между ними (DeValois, Albrecht и Thorell, 1978; Giezer, Ivanoff и Tscherbach, 1973; Movshon, Thompson & Tolhurst, 1978; Pollen и Taylor, 1974; Schiller, Finlay и Volman, 1976).

Результаты такого рода, а они одинаково верны для других систем (См. например Evans, 1966, для клеток в слуховой коре)

делают необоснованным представление о том, что эти корковые клетки являются простыми детекторами свойств. Тем не менее, каждая клетка выборочно чувствительна к ряду очень определенных размерностей стимула, так сказать "свойственно-специфична". Некоторые из этих размерностей, параметров отражаются при распознавании образов в смежных клетках, например, селективность ориентации была связана с колончатой структурой коры (Hubel и Wiesel, 1977), а селективность ориентации на ширину и интервал, как сообщалось, зависела от коркового уровня (Maffei и Fiorentini, 1973). Другие параметры стимула — такие, как настройка клеток в визуальной коре на частоту звука — распределены без какой-либо очевидной регулярности в гораздо более широких областях коры. Эти распределенные формы организации становятся особенно очевидными при записи активности групп нейронов в исследованиях процесса решения проблем (John, Bartlett, Shimokochi и Kleinman, 1973; Gross, Bender и Gerstein, 1979; Pribram, Spinelli и Kamback, 1967).

Представление, полученное в результате этих исследований говорит о том, что выбор некоторых типов отражаемых свойств производится скорее нейронными сетями, чем одиночными нейронами. Например, во свое время Хьюбел и Вiesel обнаружили селективность ориентации перцептивных полей в визуальной коре (1959); они описали также дополнительные свойства, которые позволили назвать разные группы нейронов простыми, сложными и гиперсложными, чем и различались перцептивные поля. (Простое свойство определяется удлиненной полосой возбуждения между одной или более тормозными полосами; сложное свойство имеет более гомогенную область возбуждения; в гиперсложном свойство полоса возбуждения останавливается значительной полосой торможения). Эти открытия привели к почти единодушному мнению, что нейроны визуальной коры можно классифицировать по перцептивным свойствам их полей. Более недавно, однако, Levitt (1975) показал, что признаки гиперсложного

свойства могут характеризовать и простые, и сложные рецепторные поля, а следовательно это не столько свойство нейрона, сколько свойство сети рецепторных полей. Priban, Lassonde и Pito приводят доказательство, расширяющее эту принцип классификации: то есть выбор отражаемой особенности является свойством нейронной сети, а не клеток, отвечающих как детекторы. Некоторые особенности, кажется, относятся к сетевой структуре ответа; те же самые особенности объекта, а также и другие могут, однако, в других условиях, проявить более широкий, рассеянный ответ. Кроме того, особенности объекта не всегда являются тем, чем они сначала кажутся, и пока еще недостаточно было сделано попыток для того, чтобы систематически классифицировать свойства объектов так, чтобы соотнести эмпирические характеристики с ответом нейрона. Подключение составной эксперименты ДеВалоис по восприятию цвета приматами, которые могут служить моделью анализа признаков нейронных сетей (DeValois, 1960).

Определение и доказательство: Голографическая Теория

Одна из возможностей для абстракции лежит в корреляционной мощи голографических преобразований. Идея голографических преобразований, выполняемых нейронной сетью на сенсорном входе, мы должны ясно отличать от теории поля, и теории соответствия свойствам. В голографическом преобразовании различные параметры стимула оказываются свернутыми в каждой части трансформирующейся области — набор нейронных сигналов преобразуется, и это преобразование описывается с помощью функций преобразования, часто в форме несложной математики волн. Однако, не менее полезными оказались статистические математические процедуры, и для увеличения их мощи была найдена комбинация волновых форм и статистических подходов (см. например Julesz, 1971, для визуальной системы и Flanagan, 1972, для слуховой система)

Преобразование набора сигналов в свернутую форму очень отличается от простого произведения Д.С.-поля в коре при поступлении нейронных сигналов. Голографическая теория, следовательно, — это не теория поля, хотя она и связана с теорией поля с речеванными волно-механическими описаниями и непочтующим скорее целостного, чем "от точки к точке" анализа образа.

Голографические преобразования в некоторой степени похожи также и на теорию соответствия свойств, хотя их можно и резко различить. Подобие исходит из факта что, как отмечалось выше, выполнение трансформации второй раз восстанавливает изображение (со всеми особенностями) преобразуемой области. Различие между голографическим преобразованием и соответствием свойствам заключается в том, что распознается вся трансформирующаяся область и в самой сильной форме теории распознается именно как область, в которой функционируют нейронные сети.

Обнаружение многократной селективности у большинства клеток мозга и ансамблей клеток совместимо с таким представлением. Как мы увидим, однако, даже самая сильная форма теории не объясняет всех доступных данных, и, таким образом, сама теория требует специальной модификации.

В голографической теории нет никакого изоморфизма "мозг-восприятие", как это представлено в теории полей и теории соответствия свойств. Феноменальный опыт генерируется скорее всего тогда, когда получаемые сенсорно или внутренние стимулы активизируют голографический процесс или память. Следовательно, нет особой необходимости отождествлять структуру мозга и феноменальный опыт, как это делается в оптической голограмме — ведь не существует тождества между структурой фотографической пленки и производимым при правильном освещении изображением.

Что тогда является функциями преобразования, которые описывают трансформации ощущений и в целом производят в мозгу голографический процесс? И каковы границы

объяснительной мощности таких функций преобразования относительно получаемых данных? Первое предположение, что процессы в мозгу могут быть описаны Фурье-анализом, было сделано Омом столетие назад для слуховой системы, тем самым Омом, который сформулировал закон электричества Ома. Это предположение было принято Германом Гермгольцем, который выполнил ряд экспериментов, положенных в основу теории слуха — в сущности представлению об улитке уха как о клавиатуре фортепьяно, чьи "клавиши", ударяемые акустическими волнами, специализируют нервные импульсы в мозгу, резонансно активизируя нейроны. Это представление изменил в этом столетии Георг Бексен (1959), чьи эксперименты показали, что нейросенсорный механизм действия улитки и периферийного устройства работает скорее как струнный прибор, чувствительный к суперпозиции акустических волновых форм. Накоплены хорошие доказательства тому, что основные эффекты начальной слуховой обработки могут быть описаны в терминах Фурье-преобразования акустических сигналов (Evans, 1974).

Макро- и микро-электродные исследования показали, что множественная вибраторная стимуляция кожи также вызывает единичные ответы в коре (Dewson, 1964; Lynch, 1971). Электрические вызванные потенциалы, следовательно, не могут отражать фактические физические параметры стимула. Вместо того, они отражают тот факт, что сенсорный процесс преобразует физический стимул согласно некоторым функциям преобразования. Бексен отметил, что сенсорное томожение, производимое со стороны латеральных дендритных нейронных сетей, могло бы быть ответственным за преобразования при обработке стимула.

Приводятся доказательства того, что стимулы, поступающие на ухо и кожу преобразуются в нейронные паттерны, которые могут быть описаны наборами изощренных интегралов типа тех, что предложил Габор (1969), и представлены в виде стадий голографического процесса,

разработанного в полной мере Фурье. Такие же преобразования были описаны в визуальной системе Родьком (1965) относительно сложных процессов при поступлении стимулов на рецептивную область сетчатки и элементов, сохраняющих форму стимулов в оптическом нерве.

Лучше всего пошаговый процесс преобразований наблюдать в визуальной системе. Второй шаг этого процесса происходит в ядре латерального колликулного тела, где каждая клетка действует как "глазок", через который "просматривается" мозаика сетчатки. Это ведет к тому, что на каждой таламической клетке сходятся приблизительно 10 000 оптических нервных волокон, идущих от ганглиозных клеток сетчатки. Перцептивное поле ганглиозного нейрона составлено из центра, окруженного концентрическими кольцами, где интенсивность и знак каждого последующего кольца резко уменьшается по сравнению с предыдущим (Hammond, 1972). Этот тип организации является характеристикой элементов, составляющих близлежащее поля голограммы Френселя (Pribram, Nuwer и Baron, 1974).

Фурье-преобразование заканчивается в коре. Начиная с работ Campbell и Robson (1968), Pollen, Lee и Taylor (1971), Maffei и Fiorentini (1973), и Giezer, Ivanoff и Tschetbach (1973), исследователи, использующие стимулы в виде перемежающихся полос (решетки) (например, Schiller, и др., 1976; Pribram, Lassonde и Pito) неоднократно подтверждали, что клетки визуальной коры выборочно настроены на ограниченную ширину полос с пространственной частотой приблизительно размером с октаву (от 1/2 до 1-1/2 октав). Пространственная частота решетки (или число волн) отражает ширину и интервалы полос, составляющих решетку. Когда такая ширина и интервалы узки, пространственная частота высока; когда ширина и интервалы широки, пространственная частота низка. Обычно термин частота подразумевает временный параметр, размерность — в случае, когда пространственная частота этой временной размерности может быть сформирована по мере

обычного просмотра чередующихся полос. Однако преобразование к такой временной размерности необязательно. Решетка — это фильтр, чьи характеристики могут быть выражены пространственным или временным способом или обоими сразу.

Для того, чтобы понять контраст между теорией соответствия свойств и подходом голографических преобразований недавно была организована тщательная проверка обеих гипотез. В зрительной коре нейтр-окружная организация зрительных рецептивных полей, имеющаяся в колленчатых ядрах, сменяется удлинненным рецептивным полем с полосами противоположного знака по бокам. Хьюбел и Визелл при первом открытии этой перемены (1959) подчеркнули, что определенным образом ориентированные линии являются наиболее эффективными стимулами для активизации элементов с такими рецептивными полями. Они также доказали, что в этих удлинненных полях могут сходитьсь пути от ганглиозных клеток, имеющих схожие концентрическими полями. Евклидианское представление об иерархии особенностей при соответствии воспринимающей системы свойствам стимулов развивалось, конечно же из этих ранних результатов и их интерпретации. Более недавно было показано, как уже отмечено выше, что эти клетки с ориентированностью отдельных удлинненных рецептивных полей меняют свою реакцию также по мере изменения освещенности, передвижения линий поперек рецептивного поля, направленности этого движения, скорости, числа и интервалов таких линий (чередования различных пространственных частот). Кроме того, было показано, что небольшой эффект имеется при изменении ширины отдельных линий (Henry и Bishop, 1971; DeValois, и др. 1978). В заключение, в прямой конфронтации с теорией соответствия свойствам ДеВалоис, Албрехт и Торелл (1979) показали, что сложный стимул типа рисунка с пледом или шахматной доски должен был вращаться таким образом, что к селективности ориентации клетки приводила бы Фурье-

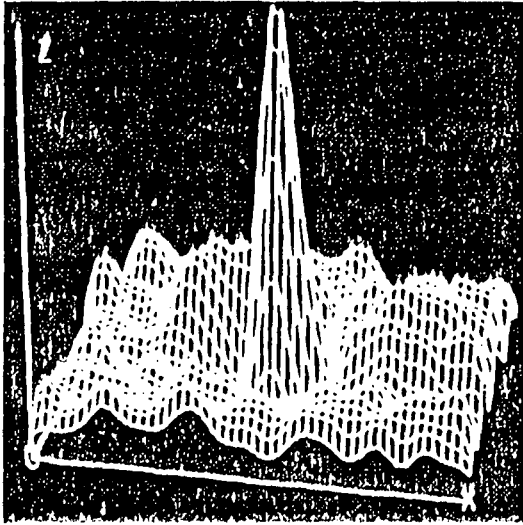


Рис. 3. Трехмерная компьютерная реконструкция рецептивной области нейрона в латеральных колеччатых ядрах. Заметим конфигурацию в виде "мексиканской шляпы", где высота "купола" (ось z) отражает число импульсов, генерируемых клеткой в ответ на движущийся в координатах плоскости x - y свет. При реконструкции активности клеток оптического нерва найдена похожая, хотя и не полностью регулярная конфигурация рецептивного поля.

менте Мовшон уточнил взаимосвязь между пространственным профилем рецептивных полей этих клеток и Фурье-трансформацией стимула, дающего повышение этому профилю (1978). То, что эти клетки в зрительной коре кодируют информацию не столько интенсивностью, сколько частотами Фурье-области, таким образом, установленным фактом.

Эти результаты, однако, не означают, что зрительная система выполняет глобальную Фурье-трансформацию на входе

трансформация скорее осей, чем краев каждого стимульного образа.

Каждая исследованная клетка давала максимальный ответ при повороте пледового или шахматного паттерна на градус и минуту от угла зрения, предсказываемого компьютером при Фурье-трансформации образа (и никакой другой), с использованием

Быстрой Фурье-Трансформации — FFT. Кортиковые клетки отвечают скорее целостно (то есть производят Фурье-трансформацию всего образа), чем анализируя объект особенность за особенностью. В другом независимом эксперименте

в сетчатку (см. также Julesz и Caselli, 1979). Перемещение сетчатки анализирует изображение производя хрусталиком глаза организацию рецептивного поля в виде "мексиканской шляпы", которая может быть описана как усложнение организации сетчатки с сенсорным входом (Rodieck, 1965). Но функция распространения (как было названо это усложнение) не охватывает всю сетчатку: оно ограничивается скорее рецептивным полем ганглиозной клетки сетчатки. Аналогично в коре, необходимый набор для Фурье-кодирования ограничен рецептивным полем коркового нейрона. Эта неоднородная организация области Фурье-трансформации (Robson, 1975) не вредит голографическим характеристикам. Методика внесения исправлений или совместной перестройки Фурье-преобразованных изображений использовалась в радиоастрономии Брасвеллом (1965) для охвата пространства, которое не может быть увидено с выдержкой любого одиночного телескопа. Далее эта методика была развита Росс (см. Leith, 1976) в виде мультиплексной голограммы для создания трех-мерных двигающихся изображений, в ходе чего производится инверсная трансформация. Движение появляется тогда, когда кодированные по Фурье полосы информации "захватывают" немного различающиеся изображения, как, например, происходит, когда в основе изображения для Фурье-трансформации используются смежные схемы изображения движения.

Локализация

Полную цельнейность система может демонстрировать в ходе принятия решений — решений, делаемых скорее при различении разных входных сигналов, чем какого-то действия. С другой стороны, решение может быть сделано на основе корреляции функций — необходимыми каскадами линейных фильтров. В любом случае операции решения, как было показано, оказались локальными функциями соответственных (и связанных) систем мозга (Pribram, 1954, 1958a, 1958b, 1972a,

1972b, 1974, 1977a, 1977b). Операторы решения могут вводиться в систему двумя способами: решения могут быть достигнуты последовательным иерархическим абстрагированием соответствующих переменных (см. например, Gross, 1973; Mishkin, 1973; Weiskrantz, 1974), либо могут накладываться сверху параллельным центробежным процессом из коры на сенсорно — моторные системы (Pribram, Spinelli, и Reitz, 1969; Ungerleider и Pribram, 1977; Christensen и Pribram, 1979; Pribram, 1971, 1974). Возможно также, конечно, что при научении функционирует иерархический последовательный процесс (как например предложено Хеббом, 1949), в то время как параллельные центробежные операторы, исходящие из коры, определяют мгновенное восприятие и исполнение. Эти операторы локализованы в той или иной системе мозга. В любом случае можно выделить два главных класса таких операторов принятия решения: 1) набор специфических сенсорных процессов, которые происходят в задних долях мозга (в нижней височной коре для системы технического зрения; в верхней височной для слуха; передней височной для вкуса; задней теменной для соматической чувствительности); 2) кроме того, были найдены исполнительные процессы более высокого порядка, то есть чувствительные к контексту — задействующие фронтально-лимбические части промежуточного мозга (см. например обзоры Pribram, 1954, 1969, 1973).

Когда эти процессы принятия решений функционируют в распределенных хранилищах памяти, они со-членяют входную информацию, которую уже имели в более ранних случаях в расплеченном виде. Специфические сенсорные операторы имеют дело с распознаванием и с обработкой значимой "отсылочной" информации. Операторы передних долей мозга имеют дело с воспоминаниями и с реалистичностью обрабатываемых образов, чувствительных к контексту и связанными с определенными эпизодами (для обзора см., например, Pribram, 1971; 1977).

Как специалисты по нейронаукам, так и когнитивные психологи в настоящее время описывают свои модели в понятиях обработки информации. Данные показывают, что операторы принятия решений влияют на свойства рецептивного поля (Spinelli и Tribam, 1966; Tribam, Lassonde и Pito), и, хотя они недостаточно полны, они совместимы с предположением Габора (1946), развитым Бридлуингом (1962) и МакКай (1969), что Фурье-область может быть сегментирована на информационные элементы, называемые "догонами", с помощью операции "окна", которая ограничивает ширину волны. Интересный аспект в предположении Габора заключается в том, что окно может быть так откорректировано, что в некоторых случаях обработка информации происходит прежде всего в голографической области (которые ведут к таким свойствам не-локальных операций, как стабильность при трансляции, постоянство объекта и размера, и т.д.), в то время как другие случаи обработки происходят в области пространства / времени (ведущие к размещению объектов во времени и пространстве). Такие модели, как модель "Оккам" Синнелли (1970), несоблюдяющая адресацию к содержанию информации и модель Зумар, предложенная Прибрамом (1971а), совместимы с подходом обработки информации с помощью "догонов", но нужны более точные данные, чтобы установить жизнеспособность этого формального подхода к обработке информации.

Постоянная проблема появления, локализации и распределения функций мозга, таким образом решена. Показано, что хранения памяти являются распределенными; операторы принятия решения, включенные в кодирование и поиск локализованы. Эти операторы могут быть задуманы как отдельный мозг системы, генетически свойственный их функциям, но могут также зависеть от сенсорного стимула среды для организации и формирования их развития (см. например Chomsky, 1980; Tribam, 1971b). Короче говоря, существуют "ящички в мозгу", каждый из которых соответствует

"психическим способностям". По эти "ящички" функционируют на распределенной матрице, которая является не-локальной и, следовательно, доступной любой информации.

ЛИТЕРАТУРА

- Arbib, M.A. *The Metaphorical Brain*. New York: Wiley-Interscience, 1972.
- Bach-Y-Rita, P. *Brain Mechanisms in Sensory Substitution*. New York: Academic Press, 1972.
- Bekesy, G.v. Synchronism of neural discharges and their demultiplication in pitch perception on the skin and in hearing. *Int. Acoustical Society of America*, 1959, 31, 338-349.
- Benevento, L.A., Creutzfeldt, O.D., & Kuhnt, U. Significance of intracortical inhibition in the visual cortex: Data and model. *Nature Biol.* 1972, 238, 124-126.
- Boring, E. *Sensation and Perception in the History of Experimental Psychology*. New York: Appleton-Century-Crofts, 1942.
- Borsellino, A. & Poggio, T. Convolution and correlation algebras. *Kybernetik*, 1973, 13, 113-122.
- Bracewell, R. *The Fourier Transform and its Applications*. New York: McGraw-Hill, 1965.
- Billouin, L. *Science and Information Theory*. New York: Academic Press, 1962.
- Campbell, F.W. & Robson, J.G. Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *J. Physiol.* 1968, 197, 551-566.
- Chomsky, N. Rules and representations. *The Behavioral and Brain Sciences*, (in press, 1980).
- Christensen, C.A. & Pribram, K.H. The effect of inferotemporal or foveal prestriate ablation on serial reversal learning in monkeys. *Neuropsychologia*, 1979, 17(1), 1-10.
- Cooper, L.N. A possible organization of animal memory and learning. In: E. Lindquist & S. Lindquist (Eds) *Proceedings of the Nobel Symposium on Collective Properties of Physical Systems*. New York: Academic Press, 1973, pp 252-264.
- DeValois, R.L. Color vision mechanisms in monkey. *Journal of General Physiology*, 1960, 43, 115-128.
- DeValois, R.L., Abrecht, D.G., & Thorell, L.G. Cortical cells? Line and edge detectors, or spatial frequency filters. In: S. Cool (Ed) *Frontiers of Visual Science*, New York: Springer-Verlag, 1979.
- Dewson, J.H., III. Cortical responses to patterns of two point cutaneous stimulation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1964, 58, 387-389.
- Edelman, G.M. Specificity and mechanism at the lymphoid cell surface. *The Neurosciences Third Study Program*, Cambridge, Mass.: The MIT Press, 1974, pp 783-794.
- Edelman, G.M. and Mountcastle, V.B. (Eds) *The Mindful Brain*. Cambridge, Mass.: The MIT Press, 1978.
- Evans, D.C. Computer logic and memory. *Scientific American*, 1966, 2/5, 74-85.

- Evans, E.F. Neural processes for the detection of acoustic patterns and for sound localization. In: P.O. Schmitt, E.G. Worden (Eds) *The Neurosciences Third Study Program*, Cambridge, Mass.: The MIT Press, 1974, 131-145.
- Finkelstein, D. Classical and quantum probability and set theory. In: Harper & Hooker (Eds) *Foundations of Probability Theory, Statistical Inference, and Statistical Theories of Science*. Vol. III, Dordrecht, Holland: D. Reidel, 1976, pp 111-119.
- Flanagan, J.L. *Speech Analysis Synthesis and Perception*. Berlin: Springer-Verlag, 1972.
- Freeman, W. *Mass Action in the Nervous System*. New York: Academic Press, 1975.
- Gabor, D. Theory of communication, *J. Inst. Elec. Engs.*, 1946, 93, III, 429.
- Gabor, D. Information processing with coherent light. *Optica. Ada*, 1969, 16, 519-533.
- Giezer, V.D., Ivanoff, V.A., & Tscherbach, T.A. Investigation of complex and hypercomplex receptive fields of visual cortex of the cat as spatial frequency filters. *Vision Res.*, 1973, 13, 1875-1904.
- Granit, R. *The Basis of Motor Control*. New York: Academic Press, 1970.
- Gross, C.G. Inferotemporal cortex and vision. In: E. Stellas & J.M. Sprague (Eds) *Progress in Physiological Psychology*. New York: Academic Press, 1973, pp 77-124.
- Gross, C.G., Bender, D.B., & Gerstein, G.L. Activity of inferior temporal neurons in behaving monkeys. *Neuropsychologia*, 1979, 17, 215-229.
- Gross, C.G., Bender, D.B., & Rocha-Miranda, C.E. Visual receptive fields of neurons in inferotemporal cortex of the monkey. *Science*, 1969, 166, 1303-1305.
- Groves, P.M. & Thompson, R.F. Habituation: A dual process theory. *Psych. Rev.* 1970, 77, 419-450.
- Gummit, R.J. DC potential changes from auditory cortex of cat. *J. Neurophysiol.*, 1969, 6, 667-675.
- Hammond, P. Spatial organization of receptive fields of LGN neurons. *J. Physiol.*, 1972, 227, 53-54.
- Hartline, H.K. The nerve messages in the fibres of the visual pathway. *J. Opt. Soc. Am.*, 1940, 30, 239-247.
- Hebb, D.O. *The Organization of Behavior, a Neuropsychological Theory*. New York: Wiley & Sons, 1949.
- Henry, G.H. Receptive field classes of cells in the striate cortex of the cat. *Brain Research*, 1977, 133, 1-25.
- Henry, G.H. & Bishop, P.O. Simple cells of the striate cortex. In: W.D. Neff (Ed) *Contributions to Sensor Physiology*. New York: Academic Press, 1971.
- Hoffman, W.C. Higher visual perception as prolongation of the basic Lie transformation group. *Mathematical Biosciences*, 1970, 6, 437-471.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex. *J. Physiol.*, 1959, 148, 574-591.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. Functional architecture of macaque monkey cortex. *Proc. Royal Society London*, 1977, B198, 1-59.
- John, E.R.J. Battlett, P., Shimokochi, M., & Kleinman, D. Neural readout from memory. *J. Neurophysiol.*, 1973, 36(5), 893-924.

- John, E.R. & Morigades, P.P. The pattern and anatomical distribution of evoked potentials and multiple unit activity elicited by conditioned stimuli in trained cats. *Communications in Behavioral Biology, Part A, Vol. 3, No. 4.* New York: Academic, 1969, pp 181-207.
- Julesz, B. *Foundations of Cyclopean Perception.* Chicago: University of Chicago Press, 1971.
- Julesz, B. & Caelli, T. On the limits of Fourier decompositions in visual texture perception. *Perception, 1979, 8, 69-73.*
- Kohler, W. The present situation in brain physiology. *Am. Psychologist, 1958, 13, 150.*
- Kohler, W. & Wegener, J. Currents of the human auditory complex. *Jul. Cellular Comp. Physiol. 1955, 45, 25-54.*
- Kraft, M.S., Obrist, W.D., & Pribram, K.H. The effect of irritative lesions of the striate cortex on learning of visual discriminations in monkeys. *J. Comp. Physiol. Psychol. 1960, 53, 17-22.*
- Lashley, K., Chow, K.L., & Semmes, J. An examination of the electrical field theory of cerebral integration. *Psych. Rev., 1951, 58, 123-136.*
- Leith, E.N. White-light holograms. *Scientific American, 1976, 235(4), 80.*
- Leith, E.N. & Upatnicks, J. Photography by laser. *Scientific American, 1965, 212(6), 24-35.*
- Loeb, J. *Comparative Physiology of the Brain and Comparative Psychology.* New York: G.P. Putnam, 1907.
- Lynch, J.C. A single unit analysis of contour enhancement in the somesthetic system of the cat. Ph.D. Dissertation, Stanford University, Neurological Sciences, May, 1971.
- Mackay, D. M. *Information Mechanism and Meaning.* Cambridge, MIT Press, 1969.
- Maffei, L., & Fiorentini, A. The visual cortex as a spatial frequency analyzer. *Vision Res., 1973, 13, 1255-1267.*
- Marr, D. Early processing of visual information. *Phil. Trans. Roy. Soc. B. 1976, 275, 483-524.* (a)
- Marr, D. Analyzing natural images: a computational theory of texture vision. *Cold Spring Harbor Symposium Quant. Biol., 1976, 40, 647-662.* (b)
- Marr, D. & Poggio, T. From understanding computation to understanding neural circuitry. *Neurosciences Research Program Bulletin, 1977, 15, 470-488.*
- Maurus, M. & Ploog, D. Social signals in squirrel monkeys: Analysis by cerebral radio stimulation. *Brain Res., 1971, 12, 171-183.*
- Miller, G.A., Galanter, E., & Pribram, K.H. *Plans and the Structure of Behavior.* New York: Henry Holt, 1960.
- Mishkin, M. Cortical visual areas and their interaction. In: A.G. Kazdmar & J.C. Eccles (Eds) *The Brain and Human Behavior.* Berlin: Springer-Verlag, 1973, pp 187-208.
- Morrell, F. Visual system's view of acoustic space. *Nature (London), 1972, 238: 44-46.*
- Movshon, J.A., Thompson, I.D., & Tothurst, D.J. Receptive field organization of complex cells in the cat's striate cortex. *J. of Physiol. 1978, 283, 79.*

- Poggio, T. & Tom, V. A new approach to synaptic interactions. In: H. Palm (Ed) *Approaches in Complex Systems*, Berlin: Springer-Verlag (in press).
- Pollen, D.A., Lee, J.R., & Taylor, J.H. How does the striate cortex begin the reconstruction of the visual world? *Science*, 1971, 1973, 74-77.
- Pollen, D.A. & Taylor, J.H. The striate cortex and the spatial analysis of visual space. In: F.O. Schmitt, & F.G. Worden (Eds) *The Neurosciences Third Study Program*, Cambridge, Mass.: The MIT Press, 1974, pp 239-247.
- Pribram, K.H. Some aspects of experimental psychosurgery: The effect of scarring frontal cortex on complex behavior. *Surgical Forum*, 1951, 36, 315-318.
- Pribram, K.H. Toward a science of neuropsychology: (Method and data). In: R.A. Patton (Ed) *Current Trends in Psychology and the Behavioral Sciences*. Pittsburgh: U. of Pittsburgh Press, 1954, pp 115-142.
- Pribram, K.H. Comparative neurology and the evolution of behavior. In A. Roe & G.G. Simpson (Eds) *Behavior and Evolution*. New Haven: Yale University Press, 1958. (a)
- Pribram, K.H. Neocortical function in behavior. In H.F. Harlow & C.N. Woolsey (Eds) *Biological and Biochemical Bases of Behavior*. Madison: University of Wisconsin Press, 1958. (b)
- Pribram, K.H. Some dimensions of remembering: steps toward a neuropsychological model of memory. In J. Gaito (Ed) *Macromolecules and Behavior*. New York: Academic Press, 1966, pp 165-187.
- Pribram, K.H. The newophysiology of remembering. *Scientific American*, 1969, 220, 73-86. (a)
- Pribram, K.H. The amnesic syndromes: Disturbances in coding? In: G.A. Talland & M. Waugh (Eds) *The Psychopathology of Memory*. New York: Academic Press, 1969, pp 127-157. (b)
- Pribram, K.H. *Languages of the Brain: Experimental Paradoxes and Principles in Neuropsychology*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall, 1971 (2nd ed. Monterey, CA.: Brooks/Cole, 1977). (a)
- Pribram, K. H. What makes man human. James Arthur Lecture, New York American Museum of Natural History Monograph, 1971. (b)
- Pribram, K.H. Neurological notes on knowing. In: J.R. Royce & W.W. Rozeboom, (Eds) *The Second Banff Conference on Theoretical Psychology*. New York: Gordon & Breach, 1972, pp 449-480. (a)
- Pribram, K.H. Association: Cortico-cortical and/or cortico-subcortical. In: T. Frigyesi, E. Rinvik & M.D. Yahr (Eds) *Corticothalamic Projections and Sensorimotor Activities*. New York: Raven Press, 1972, pp 525-549. (b)
- Pribram, K.H. The primate frontal cortex-executive of the brain. In: A.R. Luria & K.H. Pribram (Eds) *Psychophysiology of the Frontal Lobes*, New York: Academic Press, 1973, pp 293-314.
- Pribram, K.H. How is it that sensing so much we can do so little? In: P.O. Schmitt & F.G. Worden (Eds) *The Neurosciences Third Study Program*, Cambridge, Mass.: The MIT Press, 1974. pp 249-261.
- Pribram, K.H. Modes of central processing in human learning and remembering. In: T.J. Teyler (Ed) *Brain and Learning*. Stamford, Conn: Greylock Press, 1977.

- Piibram, K.H. New dimensions in the functions of the basal ganglia. In: C. Shagass, S. Geislon, & A.J. Friedhoff (Eds) *Psychopathology and Brain Dysfunction*. New York: Raven Press, 1977, pp 77-95.
- Piibram, K.H., Lassonde, M., & Pito, M. Classification of receptive field properties. (Submitted for publication, 1980)
- Piibram, K.H., Nuwer, M., & Baron, R. The holographic hypothesis of memory structure in brain function and perception. In: R.C. Atkinson, D.H. Krantz, R.C. Luce & P. Suppes (Eds) *Contemporary Developments in Mathematical Psychology*. San Francisco: W.H. Freeman & Co., 1974, pp 416-467.
- Piibram, K.H., Spinelli, D.N., & Kamback, M.C. Electrocortical correlates of stimulus response and reinforcement. *Science*, 1967, 157, 94-96.
- Piibram, K.H., Spinelli, D.N., & Reitz, S.L. Effects of radical disconnection of occipital and temporal cortex on visual behavior of monkeys. *Brain*, 1969, 92, 301-312.
- Rakic, P. *Local Circuit Neurons*. Cambridge, Mass.: The MIT Press, 1976.
- Rail, W. Dendritic neuron theory and dendro dendritic synapses in a simple cortical system. In: E.O. Schmitt (Ed) *The Neurosciences Second Study Program*. New York: Rockefeller, 1970, pp 552-565.
- Ratliff, F. Inhibitory interaction and the detection and enhancement of contours. In: W.A. Rosenblith (Ed) *Sensory Communication*. New York: Wiley, 1961, pp 183-204.
- Richards, W. Stereopsis with and without monocular cues. *Vis. Res.* 1977, 17, 967-969.
- Richards, W. & Polit, A. Texture matching. *Kybernetick*, 1974, 16, 158-162.
- Robson, J.G. Receptive fields. *Neural representation of the spatial and intensive attributes of the visual image*. In: E.C. Carterette (Ed) *Handbook of Perception*, Vol. V: Seeing. New York: Academic Press, 1975.
- Rodieck, R.W. Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli. *Vision Res.*, 1965, 5, 583-601.
- Rodieck, R.W. & Stone, J. Response of cat retinal ganglion cells to moving visual patterns. *J. Neurophysiol.*, 1965, 28, 833-850.
- Schiller, P.H., Finlay, B.L., & Volman, S.F. Quantitative studies of single-cell properties in monkey striate cortex. *J. Neurophysiol.* 1976, 39, 1288-1374.
- Schwartz, E.L. Spatial mapping in the primate sensory projection: Analytic structure and relevance to perception. *Biological Cybernetics*, 1977, 25, 181-194.
- Shepherd, G. *The Synaptic Organization of the Brain - An Introduction*. New York: Oxford U. Press, 1974.
- Sperry, R.W., Miner, N., & Meyers, R.E. Visual pattern perception following subpial slicing and tantalum wire implantations in the visual cortex. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1955, 48, 500-581.
- Spinelli, D.N. Occam, a content addressable memory model for the brain. In K.H. Piibram & D. Broadbent (Eds) *The Biology of Memory*. New York: Academic Press, 1970, pp 293-306.
- Spinelli, D.N. & Piibram, K.H. Changes in visual recovery functions produced by temporal lobe stimulation in monkeys. *Electroenceph & Clin. Neurophys.*, 1966, 20, 44-49.

- Spinelli, D.N., Pribram, K.H., & Bridgeman, B. Visual receptive field organization of single units in the visual cortex of monkey. *Intern. Jnl. Neuroscience*, 1970, 7, 67-74.
- Spinelli, D.N., Starr, A., & Barrett, T.W. Auditory specificity in unit recordings from cat's visual cortex. *Exp. Neurol.*, 1968, 22, 75-84.
- Stamm, J.S. & Knight, M. Learning of visual tasks by monkeys with epileptogenic implants in temporal cortex. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1963, 56, 254-260.
- Stamm, J.S. & Pribram, K.H. Effects of epileptogenic lesions in frontal cortex on learning and retention in monkeys. *J. Neurophysiol.*, 1960, 23, 552-563.
- Stamm, J.S. & Pribram, K.H. Effects of epileptogenic lesions in inferotemporal cortex on learning and retention in monkeys. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1961, 54, 614-618.
- Stamm, J.S. & Rosen, S.C. Cortical steady potential shifts and anodal polarization during delayed response performance. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 1972, 32(2), 193-209.
- Stuart, C.I., Takahashi, Y. & Umezawa, H. On the stability and nonlocal properties of memory. *J. Theor. Biol.* 1978, 71, 650-618.
- Sutter, E. A revised conception of visual receptive fields based on pseudorandom spatio-temporal pattern stimuli. In: P.Z. Marmarelis & G.D. McCann (Eds) *Proceedings 1st Symposium on Testing and Identification of Nonlinear Systems*, Pasadena, CA: Calif. Inst. Tech., 1976, pp 353-365.
- Ungerleider, L. & Pribram, K.H. Inferotemporal versus combined pulvinarprestriate lesions in the rhesus monkey: Effects on color, object and pattern discrimination. *Neuropsychologia*, 1977, 15, 481-498.
- Uttal, W.R. *The Psychobiology of Mind*, Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Assoc., 1978.
- Weiskrantz, L. The interaction between occipital and temporal cortex in vision: An overview. In: P.O. Schmitt & F.G. Worden (Eds) *The Neurosciences Third Study Program*, Cambridge, Mass: The MIT Press, 1974, pp 189-204.
- Weiss, P. *Principles of Development: A Text in Experimental Embryology*. New York: H. Holt, 1939.
- Willshaw, D.J., Buneman, O.P. & Longuet-Higgins, H.C. Phonohographic associative memory. *Nature*, 1969, 222, 960-962.