

トポグラフィック・マッピング形成の数理

大阪大学基礎工学部

倉田 耕治 山田 徹

KOJI KURATA TORU YAMDA

§ 1 はじめに

われわれの網膜上に与えられた視覚情報は外側膝状体の細胞を経由して大脳皮質後部の視覚領の第17野に送られる。外側膝状体も大脳皮質も層状構造をなしており、何枚かの2次元の神経場と考えてよい。網膜の出力細胞は外側膝状体の比較的狭い範囲の細胞に結合している（投射するという）が、網膜上で隣合う細胞が投射する領域は、外側膝状体上でもやはり隣合っている。すなわち、網膜から外側膝状体への投射はトポロジカルなマッピングになっている。外側膝状体から第17野への投射も同様である。したがって、網膜と第17野の細胞の対応関係もやはりトポロジカルである。ただし、視野の中心付近の網膜では周りと較べて視細胞のサイズが小さく、単位面積あたりの細胞数が多くなっている。この部分は、第17野では広い面積を占めている。

このように、二つの神経場の間のトポロジカルな投射のことをトポグラフィック・マッピングとよび、視覚系に見られる、網膜と関係したトポグラフィック・マッピングを、特にレティノトピーと呼んでいる。レティノトピーは、外側膝状体と第17野だけでなく、視覚領のさらに高次の部分でもある程度保存されている。脳のなかには、レティノトピーに限らず、さまざまなトポグラフィック・マッピングの存在が知られている。第17野のレティノトピーについては、以下に述べるように、さらに細かい構造が知られている。第17野には、網膜上の特定の位置（受容野）に特定の傾きの線分あるいは明暗のエッジが現れたときに反応する性質（方向選択性）をもつ単純型細胞と、網膜上のある領域内に特定の傾きの線分あるいは明暗のエッジが現れたときに反応する複雑型細胞があるが、これらの細胞は、同じような方向の線分やエッジに反応するものが皮質上でも隣合うように並んでいる。また、視覚領の細胞には主に右目から入力を受けているものと左目から入力を受けているものがある（眼優位性）がこれらもそれぞれがかたまって分布している。したがって、第17野の表面に一本の直線を引いて、それに沿って細胞の反応を見て行くと、細胞の受容野の位置、方向選択性、眼優位性の三つが変化していく。しかし受容野の位置の変化は、方向選択性や眼優位性に較べて、遙かにゆっくりしたものになっている。すなわち皮質のごく小さな領域に着目すれば付近の細胞は色々な方向選択性と眼優位性を持っているが、網膜のほぼ共通した領域から入力を受けているのである。このような領域は視野内の一点に関する全ての情報を受け持っている一揃いの細胞群であり視覚情報処理上の一つの機能単位をなしていると考えられる。これをハイパー・コラムとよぶ。この構造は、皮質上にとった座標が局所的には線分の方角と優位眼球、大域的には視野内の位置というふうに二重の意味を持っていると解釈できる。受容野の位置にかかわらず、ある方向の線分また

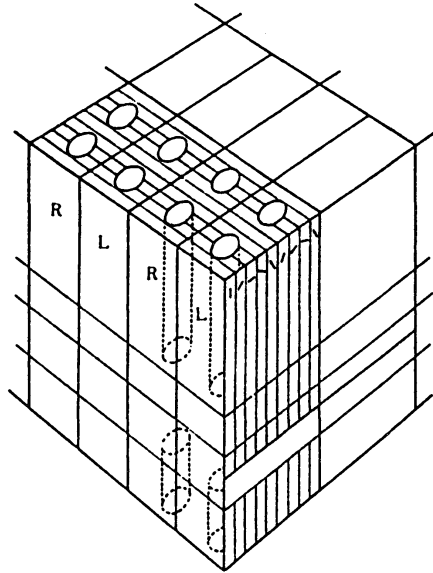


図1 視覚領のコラム構造とハイパー・コラム構造の模式図 コラムの特性には選択方向の他に上図左側面に示された眼優位性がある。そして、幾つかのコラムにまたがって、色選択性を持つプロップと呼ばれる領域がある（図中の円柱）。

はエッジに反応するすべての細胞の分布を調べると、ちょうど指紋のようなパターンになっている。

さらに細かく見ると、細胞の反応する線分またはエッジの方向が不連続に変化する点ないし線がある。受容野の網膜上の位置の変化の速度も一定ではなく、速いところと遅いところがある。

それでは、このような複雑な構造は、何によって作られるのか。遺伝子によってあらかじめ決まっているとする説と、生後与えられる視覚情報に応じて自己組織によってつくられるとする説とがあって、未だに完全な決着をみてはいない。しかし、脳のどの部分のどの種類の細胞がどの部分のどの種類の細胞に投射するかなどの大まかなところは遺伝子によって決定され、神経回路の細部は自己組織によってつくられるとみるのが妥当であろう。

WillshawとMalsburg[12]は、レティノトピーの形成のモデルを発表した。彼らのモデルの神経場は、入力層、出力層ともに直線上に並んだ神経細胞群である。入力層の細胞は外部から与えられた入力によってのみ発火し、入力層の細胞間の結合や出力層からのフィード・バック結合はない。入力層に隣合ったひとかたまりの細胞が同時に発火するようなパターンが与えられる。出力層では近くの細胞同士は互いに興奮性の結合で結ばれ、少し離れた細胞同士は逆に抑制性の結合で結ばれているため、一つの細胞が発火すると、その周囲のある範囲の細胞がまとまって発火する。そして、入力層と出力層の間の結合はHebb則に

よって形成される。ランダムな結合から出発したシミュレーションの結果、入力層から出力層への連続的な結合が形成されることが示された。

これに先立って、Malsburg[9]は、単純型細胞に相当する方位選択細胞の場の形成モデルも発表している。このモデルの神経場は入力層、出力層ともに平面状に並んだ神経細胞群である。入力層に与えられる入力は9種類の方向の異なった直線パターンで、方向の似通ったパターンは、共通に発火する細胞の数が多くなっている。したがって、これらのパターンの集合はT（円環）の構造を持っている。その他はレティノトピーのモデルとほぼ同じである。やはりランダムな結合から出発したシミュレーションの結果、出力層において近くにある細胞同士は似たような方向の入力に強く反応するようになった。

Amariら[5,1f]は、WillshawとMalsburgのレティノトピーの形成のモデルとはほぼ同様のモデルを解析し、1次元の入力層の一定の長さの区間に含まれる細胞を同時に発火させて学習を進めたとき、入力層の神経場と、1次元の出力層の神経場との間の、連続なマッピングが安定に保持される条件や、出力層における分解能などを理論的に求めた。また、連続なマッピングが不安定になる場合には、離散的な微細構造が形成されることをシミュレーションによって示した。Kohonenも同様のモデルに関して様々なシミュレーションをおこなっている[8]。Kohonenのモデルについては、§2で詳しく述べる。これらのモデルは、脳内に普遍的にみられるトポグラフィの形成原理に関する仮説となっている。

これらのモデルの共通の特徴を、次の三つにまとめることができるだろう。

- 1) 入力層に与えられるパターンの集合（信号空間）はパターン間の内積の大きさによって定義されるトポロジーを持っている。
- 2) 出力層では近くの細胞同士は互いに興奮性の結合で結ばれ、少し離れた細胞同士は逆に抑制性の結合で結ばれている。このため一つの細胞が発火すると、その周囲のある範囲の細胞がまとまって発火する。出力層はこの発火パターンによって定義されるトポロジーを持っている。
- 3) 入力層と出力層の間の結合はHebb則によって形成される。

MalsburgやAmariは、信号空間の次元が神経場の次元以下である場合を研究しているが、例えば網膜のあちこちに様々な方位の線分が写るような状況を考えてみると、入力信号は、 $D^2 \times T$ （円板×円環）すなわち3次元の構造を持っており、これに対して脳内の神経場は2次元である。このように、入力信号の信号空間のほうが出力層より次元が高い場合には、入力信号空間から出力層への1:1の双方向に連続なマッピングは存在し得ない。大脳視覚領に見られるハイパー・コラムのような複雑な構造は、この不可能を克服するために自然が「苦し紛れ」に作り出したものなのではないだろうか。それならば、Willshaw, MalsburgやAmariのモデルはこの困難を同様の方法で回避するのだろうか。

ここで、この種のモデルの解の振舞いについて、直観的な分析を加えておこう。もしも出力層に興奮性の相互結合がなく、相互抑制だけが働いていたとす

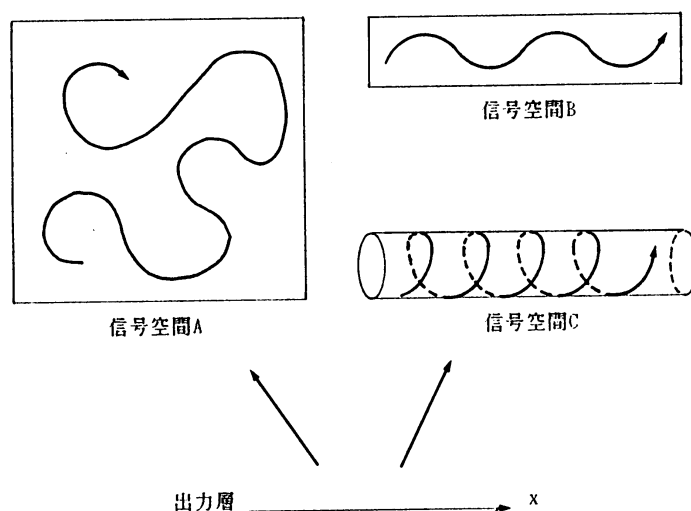


図2 信号空間の次元が出力層の次元より高い場合に予想されるマッピング 出力層の細胞にそれを最もよく興奮させる信号を対応させる，出力層から，信号空間への写像を考え，出力層が1次元で信号空間が2次元の場合に予想されるマッピングをこの写像の像によって示した．Aは信号空間が広い平面の場合，Bは細長い帯状領域の場合，Cは細長い円柱の側面である場合である．A，Bでは縦方向の変化と横方向の変化の二つのうち，一方が大きいところでは他方が小さくなっている．

ると，各細胞は同時に発火しにくいので，異なった入力に対して学習を起こす．その結果，荷重ベクトルは，反発し合いながら信号空間のなかの出現確率のピークに向かって引き寄せられ，その結果いわゆる椅子取りゲームのような事がおこる．しかし，これらのモデルでは，興奮性の相互結合のために，出力層で隣合った素子は，同じ入力に対して同時に発火しやすく，隣合った素子の荷重ベクトルの間には，逆に引き合う力がはたらく．隣合った素子の荷重ベクトルの間にはたらく引力と少し離れた素子の荷重ベクトルの間にはたらく反発力，この二つの力のために，荷重ベクトルは，ばらばらになることもなく，一点に集中することもなく，網が広がるように信号空間の中に拡がっていくのである．したがって，もし信号空間の次元が出力層の次元よりも高い場合は，信号空間内の荷重ベクトル群のつくる曲面は余分の次元を埋めるためにひだを作ってうねることが予想される．信号空間の余った次元の方向の幅が厚いときは様々な不規則なうねりかたが可能だが，その方向の幅が薄いときは，うねりかたが，比較的規則的なものに限られるのではないだろうか（図2）．Kohonenは，このような「うねり」が実際に起こることをシミュレーションによって示した．

この「うねり」に関して興味深い観察がある．BlasdelとSalama[6]によれば，サル視覚領においては，眼優位性コラムの境目では方向選択性の変化が小さく，逆に眼優位性コラムの中央部では方向選択性の変化が大きい．これは信号

空間の中でうねりながら，一定の速さで変化している荷重ベクトルのマップを二つの方向に射影したときに観察されることである．この現象はモデルにおけるシミュレーションでも確認されている[7]．

本論文では，Kohonenのモデルに現れる単純連続解の安定性を調べることにより，入力信号の信号空間のほうが，出力層より次元が高い場合にハイパー・コラム状の構造ができるための条件を求める．また，離散微細構造の形成されるための条件を解析して，Kohonenのモデルは，離散構造形成のモデルとしては不適切であることを示す．

§ 2 Kohonenのモデル

トポグラフィックマッピングの形成モデルには，Malsburg[9,12]，Amari[5,11]，Kohonen[8]などがあるが，ここで取り扱うモデルは最も簡単なKohonenのモデルに少し変更を加えて数学的取扱を容易にしたものである．このモデルに関して，RitterとSchulten[10]は，Fokker-Planck方程式を計算してハイパー・コラム構造形成の可能性を調べているが，ここでは平均学習方程式(1)を使った解析をおこなう．

まず，境界条件を考えないですむように無限に長い1次元の出力神経場 $X = \mathbb{R}$ を考える．各細胞は荷重ベクトルを持っている．場所 $x \in X$ にある細胞の荷重ベクトルを $w(x)$ とする． $w(x)$ は信号空間 Y に値を持っている． Y は一般には $\mathbb{R}^L$ 内の部分多様体である．場所 x に対して近傍 $N_D(x) = [x-D, x+D]$ ， $D > 0$ ，が定義されている．神経場 X に信号 $y \in Y$ が提示されると， y に一番近い荷重ベクトルを持った細胞とその細胞の近傍に含まれる全ての細胞が同時に発火し，これらの細胞の荷重ベクトルが y に近づくように学習が起こる．すなわち，

$$w(x) := \begin{cases} w(x) + \varepsilon (y - w(x)), & x \in N_D(x^*), \\ w(x), & \text{otherwise,} \end{cases} \quad (1)$$

$$x^* = x^*(y; w) = \operatorname{argmin}_x \|y - w(x)\|.$$

§ 3 帯状2次元領域の信号空間から1次元の神経場へのトポグラフィックマッピング

信号空間を $Y = \mathbb{R} \times [-a, +a]$ ， $a > 0$ ，とし，入力 y は， Y から，一様な確率で選ばれ，入力層に与えられるとする．信号空間の次元の方が入力層の次元より高い場合を考えるわけである（図2）． Y に属する信号を $y = (y_1, y_2)^T$ （ T は転置を表す．）， $y_1 \in \mathbb{R}$ ， $y_2 \in [-a, +a]$ ， $a > 0$ ，で表す．

Kohonenのモデルにおけるトポグラフィックマッピングは， w によって決まる，信号空間 Y から神経場 X への写像 $y \rightarrow x = x^*(y; w)$ と見ることができるが， Y の次元の方が X の次元よりも高い場合には，通常この写像は無限個の y を1個の x に対応させてしまうので，逆に X から Y への写像 $x \rightarrow w(x) = (w_1(x), w_2(x))^T \in Y$ を主

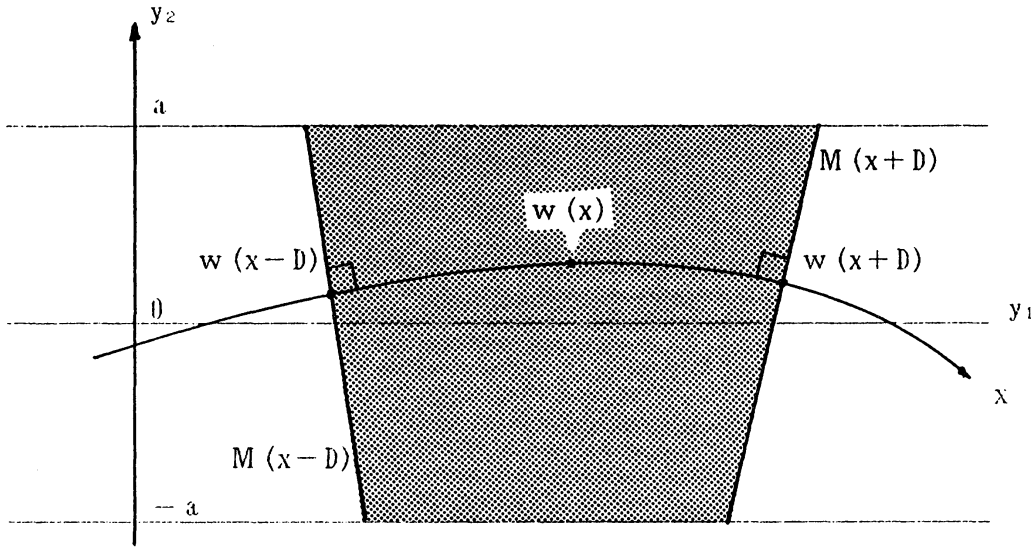


図3 帯状2次元領域から1次元の神経場へのマッピング

に取り扱う。

場所 x の細胞に最大の入力を与えるような信号の集合を $M(x; w) = \{y \mid x = x^*(y; w)\}$ と書く。場所 x の細胞は、近傍 $N_D(x)$ に属する細胞に最大の入力を与えるような入力に対して発火する。そのような入力のなす集合を $R(x; w) = \{y \mid x^*(y; w) \in N_D(x)\}$ と書く。これを細胞 x の受容野という。

曲線 $w(x)$ がなめらかで、そのうねりが十分小さい場合、すなわち $w_2(x)$ と $w_2'(x)$ ($'$ は微分を表す) が十分 0 に近い場合、 $M(x; w)$ は点 $w(x)$ における曲線 $\{w(x) \mid x \in X\}$ の法線と Y との共通部分となり、 $R(x; w)$ は帯状領域 Y のなかで、 $M(x+D; w)$ と $M(x-D; w)$ に挟まれた部分になる (図3)。

入力信号が Y から一様分布に従って選ばれるとすると、モデル(1)の平均学習方程式は、つぎのようになる。

$$\begin{aligned} w_t(x, t) &= \int_{R(x; w)} (y - w(x, t)) dy / (2a) \\ &= |R(x; w)| \{g(x; w) - w(x)\} / (2a). \end{aligned} \quad (2)$$

ここに t は t による偏微分、 $|R(x; w)|$ と $g(x; w)$ は、 $R(x; w)$ の面積と重心である。式(2)はつぎの自明な定常解を持つ。

$$w(x, t) = (x, 0)^T, \quad (3)$$

これを単純連続解と呼ぶことにする。以後、この解の安定性を議論する。平均学習方程式(2)から、 w と単純連続解との微小なずれ $\delta w = (\delta w_1, \delta w_2)^T$ を支配す

る変分方程式を求めると,

$$\delta w_t(x, t) = \left(\begin{array}{c} D(\delta w_1(x+D) + \delta w_1(x-D) - 2\delta w_1(x)) \\ -2a^2(\delta w_2'(x+D) - \delta w_2'(x-D)) / 3 - 2D\delta w_2'(x) \end{array} \right),$$

となる. これに,

$$\delta w(x, t) = \exp\{\lambda t + i\omega x\} w_0, \quad w_0 = (w_{01}, w_{02})^T, \quad (4)$$

を代入すると, つぎの自明な固有値問題を得る.

$$\lambda w_0 = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} w_0,$$

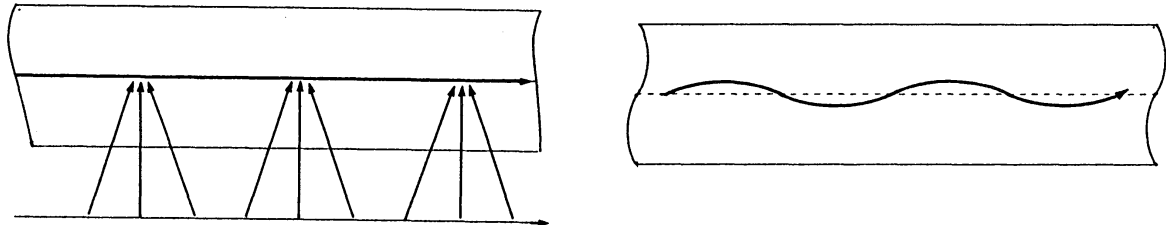
$$\lambda_1(\omega, D) = 2D(\cos \omega D - 1), \quad \lambda_2(\omega, a, D) = (4\omega a^2 / 3) \sin \omega D - 2D. \quad (5)$$

この二つの固有値の少なくとも一方が, ある ω に対して正になると, 単純連続解は不安定となる.

ただし, (2)は一様構造である, すなわち y_1 方向の平行移動に関して不変であることから, $\lambda_1(0, D) = 0$ となる. これは $\lambda_1(0, D)$ に対応する固有関数の表す外乱が解を y_1 方向に平行移動させることを意味しているからである. (7)のすべての平衡解は, y_1 方向に平行移動に対して"無抵抗"であり, このような系における解の安定性は, 位置を変化させながらもその波形のみ保持しようとする性質と考えなければならない. このような安定性を波形安定と呼ぶ. 波形安定ならば, λ_1 は $\omega = 0$ のときを除いて他はいつも負, また λ_2 は任意の ω に対して負である.

逆に, λ_1, λ_2 に関してこれらの条件が成立するとき, その解を線形安定と呼ぶ. 正確には, 線形安定性は波形安定性の必要条件であり, 従って線形不安定性は波形不安定性の十分条件である. 本論文では, 専ら不安定性の方に焦点を当てて考察を進めるので, 以後簡単のため, 線形安定を単に"安定"と呼ぶことにする.

λ_2 による不安定すなわち w_2 に関する不安定性は, 曲線 $w(x)$ が, y_2 方向にうねることを意味している. その場合は x が, 局所的には y_2 方向の座標, 大域的には y_1 方向の座標になり, 結果としてハイパー・コラム状の構造が形成される. これをハイパー・コラム化不安定と呼ぶことにする. 一方, λ_1 による不安定すなわち w_1 に関する不安定性は曲線 $w(x)$ の形を変えることはないが, 曲線上に等間隔に並んだ点に向かって付近の荷重ベクトルが集中することを意味する. この結果, 離散的構造が形成される. これを離散化不安定とよぶことにする (図4).



a w_1 に関する不安定
(離散化不安定)

b w_2 に関する不安定
(ハイパー・コラム化不安定)

図4 2種類の不安定性

λ_1 , λ_2 は両方共 ω の偶関数なので, $\omega \geq 0$ のときだけ考えればよい. まず, λ_1 の方は, すべての ω に対して0以下であるが, $\omega = 2n\pi/D$ で0になり, これらの周波数の外乱に対しては不安定ぎりぎりであることがわかる. λ_2 の方からは, どんなパラメタ $a > 0$, $D > 0$ に対しても必ず不安定になることがわかる. ただしこれは神経場を連続近似した場合の話である. 実際の神経場では, 細胞の並ぶ間隔より短い周期の外乱を考えることはできない. 従ってこの結果は細胞の密度をどんどん上げていくと単純連続解(3)はいつか必ずハイパー・コラム化不安定になると解釈すべきである.

§4 アナログ細胞の神経場の場合

今まで扱ったKohonenのモデルでは, 神経場の各細胞に対してそれぞれの近傍が定義されており, ある細胞が最大の入力を受け取ると, その細胞の近傍内の細胞が等しい強さで発火し, 等しい強さで学習がおこなわれる. しかし, モデルをより現実に近付けるためには, 神経場の細胞の発火レベルはアナログ値をとると考えた方がよい. ここでは簡単のため, 細胞の発火レベルは, 最大の入力を受け取った細胞の位置 x^* で最大, その周囲の細胞では, x^* からの距離に応じて減衰する関数 $r(x)$ で与えられるとする. 関数 $r(x)$ は, $r(x) = r(-x)$, $r(x) \rightarrow 0 (x \rightarrow \infty)$ を満たす関数である.

この発火レベルに比例してHebb学習が起こると仮定すると, (2)の代わりに,

$$w(x) := w(x) + \varepsilon r(x - x^*)(y - w(x)), \quad (6)$$

となる. このモデルも(1)同様に一様構造なので, その平均学習方程式は単純連続解(3)を持つ.

$$r(x) = r_D(x) = \begin{cases} 1, & |x| \leq D, \\ 0, & |x| > D, \end{cases}$$

とすれば(6)は(2)に一致する。また $r(x)$ をいろいろな D の $r_D(x)$ の重ね合わせと考えれば、(6)の右辺は、いろいろな $D > 0$ に関して(2)の右辺を重み $-r'(D)$ をつけて積分したものであることがわかる。学習方程式から平均学習方程式を求め、その変分方程式に(4)の形の固有関数を代入して2次元の固有値問題に帰着するオペレーションは線形である。また、すべての D に関して、この2次元の固有値問題の固有関数は共通なので、固有値も各々の場合の重ね合わせである。よって、このモデルの単純連続解の安定性を支配する固有値は、(5)の固有値を重み $-r'(D)$ をつけて D で積分することによって得られる。

$$\lambda_i(\omega, r(x)) = - \int_{x>0} \lambda_i(\omega, a, x) r'(x) dx, \quad i = 1, 2. \quad (7)$$

この式から、 $x = 2n\pi$ 以外のときに $r'(x) < 0$ である場合は、すべての ω に対して $\lambda_i < 0$ となり、(5)の λ_i のように $\omega = 2n\pi$ に対して不安定ぎりぎりではなくなることが直ちにわかる。

以後は離散化不安定の方に焦点を絞って、代表的な例に関する固有値の計算とシミュレーションを示す。

例
$$r(x) = \exp\{-x^2\} - (c/\sigma) \exp\{-x^2/\sigma^2\} \quad (8)$$

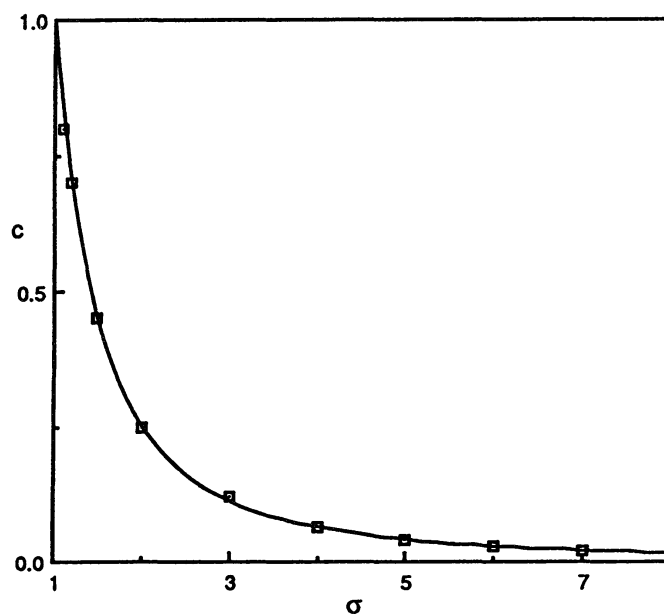


図5 離散化不安定の起きるパラメタ領域 曲線より上が不安定領域。抑制が広いほど、また強いほど不安定になり易い。

の場合を考える。ここで $0 < c < \sigma$, $1 < \sigma$ である。これは、メキシカン・ハット型と呼ばれている形である。この場合に(7)を具体的に計算すると、

$$\lambda_1(\omega; c, \sigma) = \sqrt{\pi} \left[(1 - \omega^2/2) \exp\{-\omega^2/4\} - 1 - c(1 - \sigma^2 \omega^2/2) \exp\{-\sigma^2 \omega^2/4\} + c \right]$$

となる。ある ω に対して $\lambda_1(\omega; c, \sigma) > 0$ となり、離散化不安定の起きるパラメタ領域を図5に示す。

§5 コンピュータによるシミュレーション

シミュレーション1

発火レベルが $r_D(x)$ で与えられる「箱型」の発火パターンの場合のシミュレーションを行った。単純連続解を初期値として、式(6)によって学習を行った。神経場は一行に並んだ300個の細胞、入力 $[0, 300]$ の範囲の一様乱数であり、各回ごとに独立に発生させる。これらの条件は以下の全てのシミュレーションに共通である。また、 $D=50$ とした。つまり入力に最も近い荷重ベクトルを持った細胞と共に、左右50個ずつ、計101個の細胞が同時に等しいレベルで発火する。理論上は安定と不安定の境目にあるモデルだが、シミュレーションの結果、離散構造が形成されることがわかった。構造の周期は固有値計算から予想されたとおり D である。図6.aに平衡状態に達した $w(x)$ を示す。

シミュレーション2

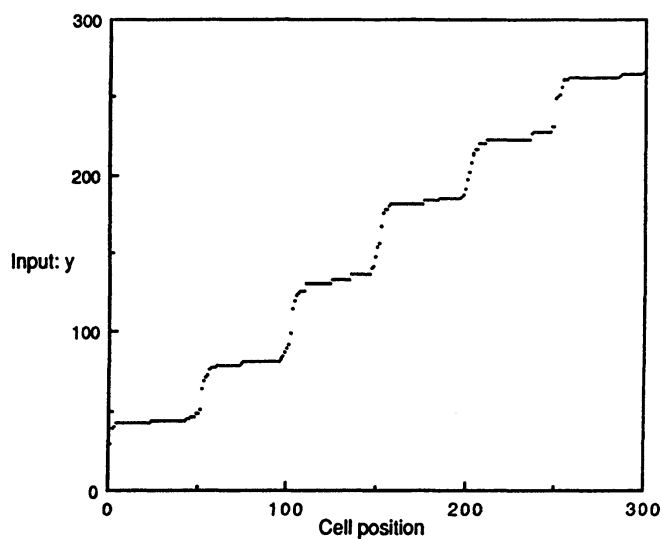
発火パターンが滑らかな「なで肩」の関数で与えられる場合、(8)式で $\sigma = 2.5$, $c=0$ とした。抑制領域はなく、 $r(x)$ は、 $x > 0$ の範囲では単調に減少して、0に収束する。このパラメタは図5の安定領域に含まれている。シミュレーションの結果も、それを確認するものである。(図6.b)

シミュレーション3

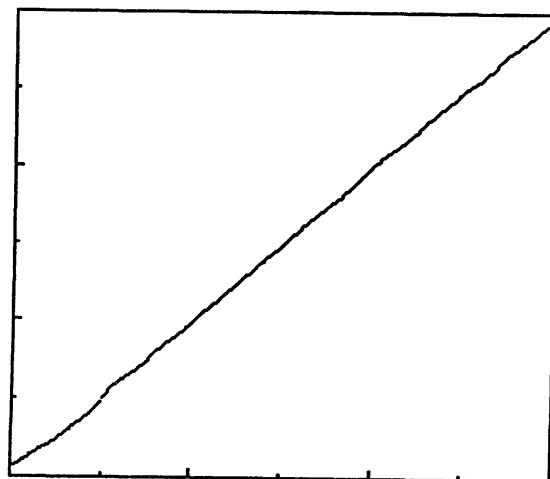
興奮領域の周りに抑制領域を持つ発火パターンの場合、(8)式で $\sigma = 2.5$, $c=0.5$ とした。このパラメタは不安定領域に入っている。シミュレーションの結果、解のうねりは学習回数と共に限りなく大きくなり、大域的な連続性が壊れてしまうことがわかった。この場合はシミュレーション1の場合の様な安定な構造は形成されない。(図6.c, d)

§6 まとめ

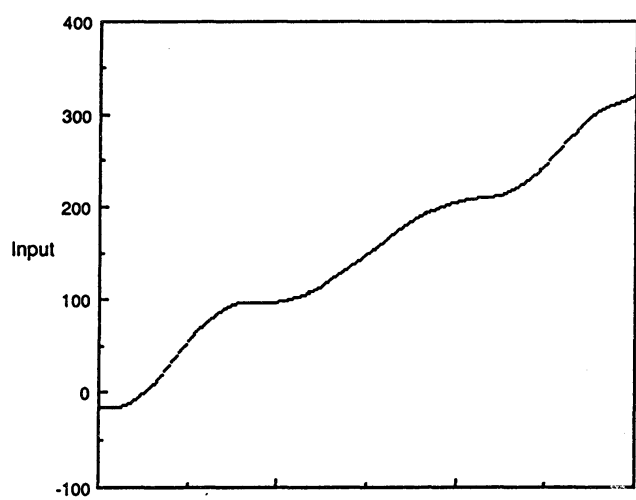
本論文では、トポグラフィ形成のモデルとして最も単純なKohonenのモデルを用いて、ハイパー・コラム構造と離散構造の形成に焦点をあて、単純連続解の不安定性としてそれらの構造が発生する条件を求めた。その結果、離散構造は発火パターンが箱型である構造不安定な場合に限り形成され、通常のKohonenのモデルではできないこと、また発火パターンの両側に抑制部分を設けると離散化不安定となる場合があるが、シミュレーションによって、この場合は大域的構造がこわれてしまうことを示した。今後に残された課題は、離散構造を形成す



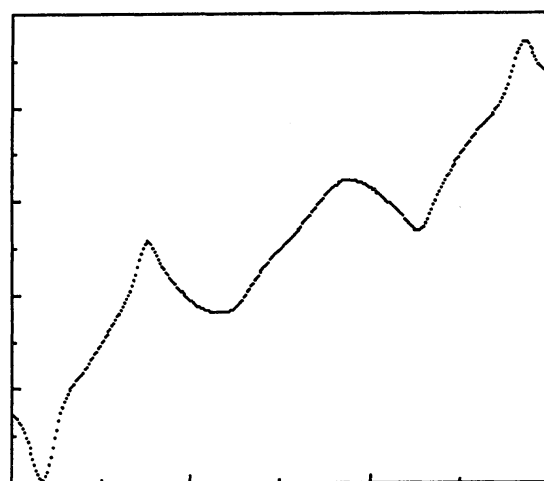
a



b



c 学習回数1900



d 学習回数3000

図7 シミュレーションの結果 a, bはそれぞれシミュレーション1, 2の結果, c, dはシミュレーション3の結果である.

る構造安定なモデルをつくり、それに関してここで行ったのと同様の解析をしていくことである。

謝辞 有益な助言をいただいた甘利俊一教授に感謝します。また本研究は稲盛財団の援助を得ておこなわれました。ここに感謝します。

文献

1. 甘利俊一, 神経回路網の数理. 産業図書, 1978.
2. 倉田耕治, ボルツマン・マシンを応用したトポグラフィック・マッピングの形成モデル. 信学技報 **MBE87-154**, 1988.
3. 倉田耕治, 神経回路モデルのダイナミクス. *Computer Today*, **27**, pp.23-28, 1988.
4. 倉田耕治, トポグラフィック・マッピング自己組織モデルにおけるコラムおよびハイパーコラムの形成. 信学技報 **NC89-72**, 1989.
5. Amari, S., Topographic organization of nerve fields. *Bull. Math. Biol.*, **42**, pp.339-364, 1980.
6. Blasdel, G.G., Salama, G. Voltage-sensitive dyes reveal a modular organization in monkey striate cortex. *Nature*, **321**, pp.579-585, 1986.
7. Durbin, R., Mitchison, G. A dimension reduction framework for understanding cortical maps. *Nature*, **343**, pp.644-647, 1990
8. Kohonen, T. Self-organized formation of topologically correct feature maps. *Biol. Cybern.*, **43**, pp.59-69, 1982.
9. Malsburg, C. von der. Self-organization of orientation sensitive cells in the striate cortex. *Kybernetik*, **14**, pp.85-100, 1973.
10. Ritter, H., Schulten, K., Convergence properties of Kohonen's topology conserving maps: Fluctuations, stability, and dimension selection. *Biol. Cybern.*, **60**, pp.59-71, 1988.
11. Takeuchi, A., Amari, S., Formation of topographic maps and columnar microstructure. *Biol. Cybern.*, **35**, pp.63-72, 1981.
12. Willshaw, D. J., Malsburg, C. von der. How patterned neural connections can be set up by self-organization. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, **194**[1117] pp.431-445, 1976.