

## LATERAL INHIBITION AND ITS ROLE IN PHYSIOLOGY OF SENSORY ORGANS

HUBKA P, KRÁL A

### LATERÁLNA INHIBÍCIA A JEJ ÚLOHA VO FYZIOLÓGII ZMYSLOVÝCH ORGÁNOV

#### Abstract

**Hubka P, Král A:**

**Lateral inhibition and its role in physiology of sensory organs**

**Bratisl Lek Listy 1999; 100 (10): 572–575**

Lateral inhibition represents the neural mechanism stabilizing the activity in neural networks. The present paper introduces the different types of lateral inhibition and presents the neurophysiological data demonstrating its existence in the nervous system. Lateral inhibition is mainly discussed in sensory organs. However, its manifestation in psychophysics are ambiguous. Some psychophysical phenomena do support the concept of lateral inhibition, other contradict. A possible explanation is a covering of the existent lateral inhibition network by excitatory synapses. Lateral inhibition therefore does not dominate the behavior of the whole system, even though it is important in stabilizing the excitatory activity in it. (*Ref. 71.*)

**Key words:** lateral inhibition, physiology of sensory organs.

Mechanizmus laterálnej inhibície je dobre známy vo fyziológii zmyslových orgánov. V skúmaní histórie tohto mechanizmu možno zísť až do polovice 19. storočia, keď sa objavili prvé tézy poukazujúce na tento mechanizmus, aj keď existenciu jednotlivých nervových buniek (na rozdiel od hypotézy syncítia) dokázal vo svojich revolučných prácach až Santiago Ramon y Cajal na prelome storočí.

Laterálna inhibícia sa zakladá na existencii topologickej organizácie neurónov v rámci funkčne definovanej neurónovej siete. V takejto sieti potom daný neurón inhibuje svojich susedov. Tento mechanizmus je veľmi jednoduchý, ale predstavuje kľúčový proces organizácie aktivity v neurónových sieťach (1). Teoretici rozoznávajú 4 možné typy laterálnej inhibície v nervovom systéme (2):

1. jednoduchá inhibícia (simple inhibition) — je najjednoduchšia, daný neurón jednoducho inhibuje svojich topologických susedov;

#### Abstrakt

Hubka P, Král A.:

Laterálna inhibícia a jej úloha vo fyziológii zmyslových orgánov  
Bratisl. lek. Listy, 100, 1999, č. 10, s. 572–575

Laterálna inhibícia predstavuje neurálny mechanizmus zabezpečujúci stabilitu aktivity v neurálnych sieťach. Predstavujeme prehľad základných typov laterálnej inhibície spolu s neurofyziologickými prácami dokazujúcimi existenciu laterálnej inhibície v nervovom systéme. Laterálna inhibícia je diskutovaným fenoménom predovšetkým vo fyziológii zmyslových orgánov. Jej prejavy v psychofyzike však nie sú jednoznačné. Niektoré psychofyzikálne javy podporujú koncepciu laterálnej inhibície, iné jej protirečia. Možným vysvetlením tejto skutočnosti je prekrytie existujúcej laterálnej inhibície excitačnými synapsami. Laterálna inhibícia predpodobne nedominuje v správaní systému, aj keď má dôležitú úlohu v stabilizovaní excitačnej aktivity v ňom. (*Lit. 71.*)

**Kľúčové slová:** laterálna inhibícia, fyziológia zmyslových orgánov.

2. dopredná inhibícia (feedforward inhibition) — v tomto prípade tvoria neurónovú sieť viaceré, hierarchicky organizované vrstvy, daný neurón jednej vrstvy potom inhibuje jeho topologických susedov v nasledujúcej vrstve siete;

3. spätná inhibícia (feedback inhibition) — v tomto prípade vo viacvrstvovej neurónovej sieti daný neurón inhibuje svojich susedov z predchádzajúcej vrstvy;

4. centrálna inhibícia — v tomto prípade dochádza k centrálna laterálnej inhibícii; spätná inhibícia je vlastne najjednoduchším prípadom takejto centrálnej inhibície.

Problematika existencie laterálnej inhibície je pomerne zložitá. Existuje niekoľko možných prístupov. Jednak ju možno hľadať v empirickom experimente. Vtedy je dôležité simultánne snímať z dvoch alebo viacerých neurónov a dokázať koreláciu ich aktivity a inhibičný efekt jednej bunky na druhú. Dôkaz topologickej

susednosti možno dosiahnuť funkčným charakterizovaním snímaných neurónov (poloha v retinotopickom, kochleotopickom atď. poli). Táto metodika je veľmi náročná. Podporou pre takéto experimenty samozrejme slúži histologická analýza sledovaných štruktúr. Je potrebné zdôrazniť, že existuje len málo štruktúr, ktoré boli doteraz takto charakterizované. Jednou z nich je napr. nucleus cochlearis dorsalis, kde sa našla dopredná laterálna inhibícia (3). Väčšinou máme k dispozícii len nepriame dôkazy. Takým dôkazom je napríklad efekt vyradenia inhibície (napr. GABA antagonistom bicuculinom) na funkčné vlastnosti snímaných neurónov. Podobne možno sledovať správanie jednotlivých neurónov pri danej stimulácii, keď ich funkčné vlastnosti zodpovedajú predpokladom laterálnej inhibície. V tomto prípade majú rozhodujúcu úlohu aj počítačové simulácie, ktoré dokážu predpovedať správanie takýchto neurónov (4–6). V neposlednom rade možno výsledky psychofyzikálnych experimentov interpretovať v zmysle ich neurálnych mechanizmov.

Existuje množstvo teoretických prác, ktoré sa zaoberajú mechanizmom laterálnej inhibície (7–10). Výsledky týchto prác možno zhrnúť do niekoľkých záverov. Laterálna inhibícia zvyčajne je kontrast excitačného vzoru v sieti, znižuje šum a znižuje informačnú entropiu aktivity. Laterálna inhibícia má aj rozhodujúcu funkciu vo funkčnej separácii jednotlivých vzručov. Zamedzuje strate anatomického kódovania vo viacvrstvových neurónových sieťach. Neurálna aktivita by sa v dôsledku konvergencie a divergencie bez takéhoto organizujúceho princípu rozptýlila v rozsiahlych častiach neurónovej siete a prípadne nedosiahla v centrálnych častiach prahovú intenzitu. Rozsiahla konvergencia a divergencia v sieti je nevyhnutná pre možnosť asociácie rôznych podnetov. Pre funkciu laterálnej inhibície je potrebná viacvrstvá alebo rekurzívna sieť. Laterálno-inhibičný princíp je aj podkladom základnej organizácie mozgovej kôry (11, 12). Posledné práce naznačujú aj možnosť riadenia permissívnych faktorov plasticity inhibíciou na kôre. Mnohí významní fyziológovia zaoberajúci sa zmyslovými orgánmi — od Macha cez Hartlinea, Ratliffa až po von Békésyho, si vysvetľovali niektoré psychofyzikálne fenomény laterálnou inhibíciou.

Niet pochybností o tom, že laterálne inhibičné siete v aferentných dráhach existujú. O existencii tohto princípu však treba diskutovať z funkčného hľadiska. Výsledky modelov poukazujú na veľmi krehkú rovnováhu medzi excitáciou a inhibíciou. Je takáto jemne nastavená rovnováha pravdepodobná? Alebo dochádza k jednoznačnej prevahe excitácie nad inhibíciou a laterálne inhibičná sieť slúži len drobnému ladeniu vzorca aktivity v sieti? Existujú dôkazy skutočného funkčného (netto) efektu laterálnej inhibície v jednotlivých zmyslových modalitách?

Hádam najlepšie preskúmaným zmyslovým analyzátorom je zrak. Učebnicovým príkladom fenoménu laterálnej inhibície pri zraku sú tzv. Machove pásy (13). Zrak prezentuje okolo prechodov rôznych svetelných intenzít ilúziu polotieňa. Už Mach predpokladal existenciu mechanizmu, ktorý by sa z jeho pohľadu dnes dal prirovnať k laterálnej inhibícii. Hartline a Ratliff snímali aktivitu neurónov v oku raka a skutočne našli ich vzájomnú závislosť aktivity, ktorá poukazovala na laterálnu inhibíciu (14–16). Za tieto práce dostali Hartline, Granit a Wäld Nobelovu cenu roku 1967.

Hlavným vysvetlením mechanizmu vzniku Machových pásov sa teda stala laterálna inhibícia (17). Laterálne inhibičné siete sa dokázali nielen v retine, ale aj v centrálnych častiach zrakového

analyzátoru (18–21). Nasledujúce práce podporili tento koncept aj kvalitatívne (22–24). Novšie psychofyzikálne práce však poukazujú na diskrepanciu pri pokusoch vysvetliť kvantitatívne tieto fenomény (25, 26). Rovnako ťažko vysvetliť slabú výbavnosť Machových pásov na prudkých „schodoch“ svetelnosti — tzv. „edge effect“ (27). Toto by naznačovalo participáciu ďalších centrálnych mechanizmov na Machových pásoch. Podobne nie je jednoducho vysvetliteľná ani Chevreulova ilúzia (28, 29). Aj keď sa participácia fenoménu laterálnej inhibície na Machových pásoch experimentálne potvrdila (30–32), dnes je jasné, že ide o fenomén, ktorý nevzniká v retine, ale až vo V1, a na ktorom participujú komplexné centrálné mechanizmy (33, 34). Existuje 7 známych teórií vysvetľujúcich Machove pásy, pričom laterálna inhibícia je len jednou ich súčasťou (25, 26, 35–39). Vzniká teda otázka, nakoľko je efekt laterálnej inhibície pozorovateľný v psychofyzike vizuálneho systému. Ak sa efekt laterálnej inhibície len sporne prejavuje v psychofyzike, je pravdepodobné, že tieto neurofyziologicky dokázané neurónové siete v rozhodujúcej miere nedeterminujú percepciu. Je možné, že v zrakovom analyzátoe nie je efekt týchto sietí dominujúci, pretože je prekrytý masívnou excitačnou konvergenciou z iných neuronových sietí.

Podobný je stav v sluchovom analyzátoe. Revolučné práce Georga von Békésyho (40) opisali kochleárnu mechaniku mŕtvej kochley. Postupujúca vlna však bola prihrubá na vysvetlenie jemnej diskriminačnej schopnosti sluchu pre frekvencie. Von Békésy predpokladal existenciu mechanizmu (funneling), ktorý mal zosťrovať excitačné vzory (nielen pri sluchu, ale aj pri hmate, ako ukázal v psychofyzikálnych experimentoch (2)). Teória tzv. druhého filtra (laterálnej inhibície) v ganglion spirale (41) pretrvala len krátko. Už o 2 roky neskôr boli publikované receptorové potenciály vnútorných vláskových buniek (42), ktoré vyvrátili teóriu druhého filtra a ukázali, že vláskové bunky sú rovnako ostro ladené ako vlákna sluchového nervu. Dnes navyše vieme, že v ganglion spirale sa nenachádza podstatná konektivita, ale že ho tvoria jednoduché bipolárne bunky.

Existenciu aktívneho, od metabolickej premeny závislého procesu vo frekvenčnej diskriminácii dokázali ako prví Evans a Klinke (43, 44). Khanna a Leonard (45) a Robles a spol. (46) dokázali merať modernými metódami výchylky BM in vivo. Ale až priamymi pozorovaniami aktívnej kontrakcie vonkajších vláskových buniek Brownella a spol. (47) a Zennera a spol. (48) sa podarilo presvedčiť širokú vedeckú verejnosť, že v kochlei nastávajú aktívne deje, ktoré sú zdrojom otoakustických emisií, príčinou vysokej frekvenčnej selektivity a zdrojom nelinearity u sluchu (49). To by zdanlivo vyvrátilo prítomnosť laterálnej inhibície v sluchovom analyzátoe. Neurofyziologické dáta dokazovali jej existenciu v centrálnych častiach analyzátoru (50, 51). Zostáva preto otázka, či možno laterálnu inhibíciu dokázať v psychoakustike. A tu sú opäť názory veľmi odlišné. Houtgastove práce týkajúce sa maskovania a tzv. „edge effect“ poukazovali na takýto centrálny mechanizmus (52, 53). Takisto frekvenčná diskriminácia sluchu pre krátke tóny sa dodnes nevysvetlila a poukazuje na centrálné mechanizmy podobné laterálnej inhibícii a časovej koincidencii (54–59). Na druhej strane by existencia laterálnej inhibície implikovala zlepšenie frekvenčnej diskriminácie v porovnaní so sluchovým nervom aj pri stacionárnych tónoch. Takéto zlepšenie sa však nepozorovalo v experimente (60). Podobne koncepcia kritických pásiem v psychoakustike protirečí laterálnej inhibícii (61, 62). Aj keď laterálna inhibícia môže mať

funkciu v generovaní tinitu (63, 64) a je efektívnym mechanizmom pri kochleárných implantátoch (65, 66), nie je názor na jej existenciu v psychoakustike jednotný (67).

Pri ostatných zmyslových orgánoch je stav podobný. Neurofyziologicky je dnes laterálna inhibícia dokázaná aj pri čuchu a hmate, nachádza sa aj napr. v hipokampe a neokortexe (68, 69–71). Jednoznačný dôkaz prejavu laterálnej inhibície v psychofyzike zmyslových orgánov sa hľadá. Toto by mohlo naznačovať, že laterálna inhibícia je viac organizujúci činiteľ, ktorý sa percepčne prejavuje skôr v patologických ako fyziologických podmienkach.

Záverom je potrebné uviesť jeden závažný metodický problém. Principiálne sú všetky uvedené psychofyzikálne experimenty vykonané u človeka. Z etických dôvodov nám však chýbajú neurofyziologické dáta, a preto porovnania psychofyziky a neurofyziológie sa odohráva medzi rôznymi živočíšnymi druhmi. Zostáva dokázať, či percepcie zvierat naozaj zodpovedajú percepcii ľudských probandov.\*

## Literatúra

- Kohonen T.:** Self-organized formation of topologically correct feature maps. *Biol. Cybern.*, 43, 1982, s. 59–69.
- von Békésy G.:** Sensory inhibition. Princeton, Univ. Press 1967.
- Reed M.C., Blum J.J.:** A computational model for signal processing by the dorsal cochlear nucleus. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 97, 1995, s. 425–438.
- Torrance S.:** The mind and the machine. Philosophical aspects of artificial intelligence. Ellis Horwood Ltd. 1984
- Bernadič M., Král A., Ostatníková D., Pogády J.:** Neurofyziológia: súčasný stav a perspektívy ďalšieho vývoja. *Psychiatria*, 3, 1996, s. 86–91.
- Kvasnička V., Beňušková L., Farkaš I., Pospíchal J., Tiňo P., Král A.:** Úvod do teórie neurónových sietí. Bratislava, IRIS 1997.
- Lippmann R.P.:** An introduction to computing with neural nets. *IEEE ASSP Mag.*, 1987, s. 4–22.
- Rozsypal A.:** Computer simulation of an ideal lateral inhibition function. *Biol. Cybern.*, 52, 1985, s. 15–22.
- Cottrell M.:** Mathematical analysis of a neural network with inhibitory coupling. *Stoch. Proc. Appl.*, 40, 1992, s. 103–126.
- Majerník M., Král A.:** Sharpening of excitation patterns in lateral inhibition. *Int. J. Neural Syst.*, 4, 1994, s. 65–80.
- Marin-Padilla M.:** Prenatal and early postnatal ontogenesis of the human motor cortex: A Golgi study. II The basket-pyramidal system. *Brain Res.*, 23, 1970, s. 185–192.
- Mountcastle V.B.:** The columnar organization of the neocortex. *Brain*, 120, 1997, s. 701–722.
- Mach E.:** Ueber die Wirkung der räumlichen Verteilung des Lichtreizes auf der Netzhaut I. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 52, 1865, s. 303–322.
- Hartline H.:** The receptive field of optic nerve fibers. *Amer. J. Physiol.*, 130, 1940, s. 690–699.
- Hartline H.:** Inhibition of activity of visual receptors by illumination nearby retinal elements in the Limulus eye. *Federation Proceedings*, 8, 1949, s. 69.
- Ratliff F., Hartline H.:** The responses of the Limulus optic nerve fibers to patterns of illumination on the receptor mosaic. *J. Gen. Physiol.*, 42, 1959, s. 1241–1255.
- Ratliff F.:** Mach bands: quantitative studies on neural networks in the retina. San Francisco, CA, Holden-Day 1965.
- Blakemore C., Tobin E.A.:** Lateral inhibition between orientation detectors in the cat's visual cortex. *Exp. Brain Res.*, 15, 1972, s. 439–440.
- De Angelis G.C., Ohzawa I., Freeman R.D.:** Length and width tuning of neurons in the cat's primary visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 71, 1994, s. 347–374.
- Sengpiel F., Sen A., Blakemore C.:** Characteristics of surround inhibition in cat area 17. *Exp. Brain Res.*, 116, 1997, s. 216–228.
- Crook J.M., Kisvárdy Z.F., Eysel U.T.:** Evidence for a contribution of lateral inhibition to orientation tuning and direction selectivity in cat visual cortex: reversible inactivation of functionally characterized sites combined with neuroanatomical tracing techniques. *Europ. J. Neurosci.*, 10, 1998, s. 2056–2075.
- Craik K.:** Visual adaptation. PhD Thesis. UK, Cambridge Univ. 1940.
- O'Brien V.:** Contour perception, illusion and reality. *J. Opt. Soc. Amer.*, 48, 1958, s. 112–119.
- Cornsweet T.:** Visual perception. New York, Academic Press 1970.
- Fiorentini A., Baumgartner G., Magnussen S., Schiller P., Thomas J.:** The perception of brightness and darkness: relations to neuronal receptive fields. S. 129–161. In: Spillmann L., Werner J. (Eds.): *Visual perceptions: the neurophysiological foundations*. San Diego, CA, Academic Press 1990.
- Pessoa L.:** Mach bands: how many models are possible? Recent experimental studies and modelling attempts. *Vision Res.*, 36, 1996, s. 3205–3227.
- Heinemann E.:** Simultaneous brightness induction. S. 146–169. In: Jameson D., Hurvich L. (Eds.): *Handbook of sensory physiology VII*. Berlin, Springer 1972.
- Chevreul M.E.:** The principles of harmony and contrast of colors and their application to the arts. New York, Van Nostrand Reinhold 1839/1967.
- von Békésy G.:** Brightness distribution across the Mach bands measured with flicker photometry, and the linearity of sensory nervous interactions. *J. Opt. Soc. Amer.*, 58, 1968, s. 1–8.
- Barlow H., Fitzhugh R., Kuffler S.:** Change in organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation. *J. Physiol.*, 137, 1957, s. 338–354.
- von Békésy G.:** Mach and Hering type lateral inhibition in vision. *Vision Res.*, 8, 1968, s. 1483–1499.
- Ross J., Holt J., Johnstone J.:** High frequency limitation on Mach bands. *Vision Res.*, 21, 1981, s. 1165–1167.
- Knill D., Kersten D.:** Apparent surface curvature affects lightness perception. *Nature*, 351, 1991, s. 228–229.
- Adelson E.:** Perceptual organization and the judgement of brightness. *Science*, 262, 1993, s. 2042–2044.

\* Práca bola riešená v rámci grantovej úlohy VGA č. 1/4114.

35. **Tolhurst D.:** On the possible existence of edge detector neurons in the human visual system. *Vision Res.*, 12, 1972, s. 797—804.
36. **Watt R., Morgan M.:** A theory of the primitive spatial code in human vision. *Vision Res.*, 25, 1985, s. 1661—1674.
37. **Marrone M., Burr D.:** Feature detection in human vision: A phase-dependent energy model. *Proc. Royal Soc. London B*, 235, 1988, s. 221—245.
38. **Kingdom F., Moulden B.:** Border effects on brightness: a review of findings, models and issues. *Spatial Vision*, 3, 1989, s. 225—262.
39. **du Buf H., Fischer S.:** Modelling brightness perception and syntactical image coding. *Optical Engineering*, 34, 1995, s. 1900—1911.
40. **von Békésy G.:** Experiments in hearing. New York, McGraw-Hill 1960.
41. **Evans E.F., Wilson J.P.:** Cochlear tuning properties: concurrent basilar membrane and single nerve fiber measurements. *Science*, 190, 1975, s. 1218—1221.
42. **Russel L.J., Sellick P.M.:** Tuning properties of cochlear hair cells. *Nature*, 267, 1977, s. 858—860.
43. **Evans E.F., Klinke R.:** The effects of intracochlear cyanide and tetrodotoxine on the properties of single cochlear nerve fibers in the cat. *J. Physiol. (London)*, 331, 1982, s. 385—408.
44. **Evans E.F., Klinke R.:** The effects of intracochlear and systemic furosemide on the properties of single cochlear nerve fibers in the cat. *J. Physiol. (London)*, 331, 1982, s. 409—427.
45. **Khanna S.M., Leonard D.G.B.:** Basilar membrane tuning in the cat cochlea. *Science*, 215, 1982, s. 305—306.
46. **Robles L., Ruggero M.A., Rich N.C.:** Basilar membrane mechanics at the base of the chinchilla cochlea I. Input-output functions, tuning curves and response phases. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 80, 1986, s. 1364—1374.
47. **Brownell W.E., Bader C.R., Bertrand D., de Ribaupierre Y.:** Evoked mechanical responses of isolated outer hair cells. *Science*, 227, 1985, s. 194—196.
48. **Zenner H.P., Zimmermann U., Schmidt U.:** Reversible contraction of isolated mammalian cochlear hair cells. *Hear Res.*, 18, 1985, s. 127—133.
49. **Kráľ A.:** Patofyziológia zmyslových orgánov. S. 1003—1932. In: *Hulín I. (Ed.): Patofyziológia*. Bratislava, SAP 1998.
50. **Katsuki Y.:** Neural mechanisms of hearing in cats and monkeys. *Prog. Brain Res.*, 21, 1966, s. 71—97.
51. **Suga N.:** Sharpening of frequency tuning by lateral inhibition in the central auditory system. *Neurosci. Res.*, 21, 1995, s. 287—299.
52. **Houtgast T.:** Psychophysical evidence of lateral inhibition in hearing. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 51, 1972, s. 1885—1894.
53. **Kemp D.T., Chum R.A.:** Properties of the generator of stimulated acoustic emissions. *Hear Res.*, 2, 1980, s. 213—232.
54. **Majerník V.:** Die Unschärferralation fuer das Gehoer. *Fyz. cas. SAV*, 2, 1967, s. 65—73.
55. **Siebert W.M.:** Frequency discrimination in the auditory system: place or periodicity mechanisms. *Proc. IEEE*, 58, 1970, s. 723—730.
56. **Moore B.C.J.:** Some experiments relating to the perception of pure tones: possible clinical applications. *Sound*, 6, 1972, s. 73—79.
57. **Majerník V., Kalužný J.:** On the auditory uncertainty relations. *Acustica*, 43, 1979, s. 132—146.
58. **Moore B.C.J.:** Frequency analysis and pitch perception. In: *Popper A.N., Fay R.R. (Eds.): Human psychophysics*. Berlin—Heidelberg—New York, Springer 1993.
59. **Kráľ A., Majerník V.:** Neural networks simulating the frequency discrimination of hearing for non-stationary short tone stimuli. *Biol. Cybern.*, 74, 1996, s. 359—366.
60. **Evans E.F., Pratt S.R., Spenner H., Cooper N.P.:** Comparisons of physiological and behavioral properties: auditory frequency selectivity. *Adv. Biosci.*, 83, 1992, s. 159—169.
61. **Ehret G., Merzenich M.M.:** Auditory midbrain responses parallel spectral integration phenomena. *Science*, 227, 1985, s. 1245—1247.
62. **King A.:** A neural substrate for frequency selectivity? *Curr. Biology*, 8, 1998, s. R25—R27.
63. **Salvi R.J., Ahroon W.A.:** Tinnitus and neural activity. *J. Speech Hear Res.*, 26, 1983, s. 629—632.
64. **Kráľ A., Majerník V.:** On lateral inhibition in the auditory system. *Gen. Physiol. Biophys.*, 15, 1996, s. 109—127.
65. **Ifukube T., White R.L.:** A speech processor with lateral inhibition for an eight channel cochlear implant and its evaluation. *IEEE Trans. Biomed. Eng.*, 34, 1987, s. 876—882.
66. **Kráľ A., Hartmann R., Mortazavi D., Klinke R.:** Spatial resolution in cochlear implants: The electrical field and the excitation of primary afferents. *Hear Res.*, 121, 1998, s. 11—28.
67. **Hartmann W.M.:** A search for central lateral inhibition. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 75, 1984, s. 528—535.
68. **Kandel E.R., Jassell T.M.:** Principles of Neural Science. Norwalk, Appleton and Lange 1991.
69. **Thomson A.M., Deuchars J.:** Temporal and spatial properties of local circuits in neocortex. *Trends Neurosci.*, 17, 1994, s. 119—126.
70. **Sloviter R.S., Brisman J.L.:** Lateral inhibition and granule cell synchrony in the rat hippocampal dentate gyrus. *J. Neurophysiol.*, 44, 1995, s. 76—96.
71. **Buck L.B.:** Information coding in the vertebrate olfactory system. *Ann. Rev. Neurosci.*, 19, 1996, s. 517—544.

Received July 12, 1999.

Accepted September 10, 1999.