

УДК 62.506.2

В. А. БАХТИГОЗИН, В. Г. ЧЕРВОВ, канд. биол. наук

ОБРАБОТКА ПРОСТРАНСТВЕННЫХ СИГНАЛОВ В ЗРИТЕЛЬНОМ АНАЛИЗАТОРЕ ЛЯГУШКИ

Зрительный анализатор животных представляет собой систему оптимальной фильтрации пространственных сигналов, поступающих на ее вход. Функцию оптимального фильтра в этом анализаторе выполняют рецептивные поля высших уровней анализатора определяющие поведение животного.

Электрофизиологические исследования сетчатки позволяют изучить структуру и некоторые характеристики рецептивных полей, из которых формируются рецептивные поля высших отделов зрительного анализатора. Психофизические опыты выявляют связь частоты появления определенной поведенческой реакции с величиной и формой предъявляемых стимулов, их контрастом по отношению к фону, скоростью перемещения стимула в поле зрения. Частоту появления определенной поведенческой реакции можно принять пропорциональной отношению сигнал/шум на выходе оптимального фильтра, который состоит из рецептивных полей

высших отделов зрительного анализатора, определяющих поведенческую реакцию животного. Если известны функции влияния рецептивных полей сетчатки, то для них можно получить зависимость отношения сигнал/шум на выходе поля от размеров стимула. Сравнение этих зависимостей для рецептивных полей сетчатки и сложных рецептивных полей высших отделов зрительного анализатора позволяет представить схему соединения слоев нейронов сетчатки посредством промежуточных слоев нейронов в единое рецептивное поле.

При исследовании структуры сложного рецептивного поля необходимо учитывать соотношение размеров исходных рецептивных полей сетчатки и размеров сложного рецептивного поля. Дифференциальные свойства функции влияния сложного рецептивного поля в основном определяются свойствами рецептивных полей сетчатки, где имеется достаточное количество тормозных нейронов (горизонтальные и амакриновые клетки). Кроме того, исходя из условий оптимизации процессов фильтрации сигналов в многослойных нейронных сетях, следует учитывать, что число последовательно соединенных слоев нейронов в сложном рецептивном поле должно быть минимальным для выполнения данной функции, так как при увеличении числа слоев возрастает количество источников внутренних шумов нейронной сети и ухудшается качество фильтрации шумов, поступающих на вход системы с полезным сигналом.

Определив по морфологическим данным общую схему соединения рецепторов и нейронных слоев в сложный фильтр, с учетом всех ограничений, указанных в [1], составим систему уравнений, описывающих оптимальную фильтрацию входного изображения в зрительном тракте. Решая такую систему уравнений для известных корреляционных функций шумов и известного оптимального входного сигнала, находим функции влияния связей между нейронными слоями зрительного тракта [1].

Квазистатические свойства рецептивных полей зрительного анализатора лягушки

Как показывают морфологические исследования [2, 3], зрительный анализатор лягушки по сравнению со зрительными анализаторами других животных значительно менее дифференцирован. В нем различают всего два уровня обработки зрительной информации: сетчатка глаза и *Tectum opticum*. Сетчатка состоит из трех слоев клеток: рецепторных, биполярных и ганглиозных. Горизонтальные и амакриновые клетки осуществляют горизонтальные тормозные связи между слоями. По данным Грюссера [2], в сетчатке глаза лягушки можно выделить четыре класса рецептивных полей. Рецептивные поля сетчатки, как правило, состоят из центральной возбуждающей зоны (ЦВЗ) и периферической тормозной зоны (ПТЗ). Классы рецептивных полей сетчатки отличаются разме-

Классы	I	II	III	IV
Диаметр ЦВЗ	2—3°	2,5—4°	4—6°	Около 10
Диаметр ПТЗ	5—6°	6—10°	10—12°	Около 15
Оптимальная величина стимула	2—3°	3—5°	6—8°	Около 10

рами зон возбуждения и торможения и соответственно размерами стимула, вызывающего максимум реакции (табл. 1).

Обработка зрительной информации, начатая в нейронных слоях сетчатки глаза лягушки, заканчивается в *Tectum opticum*. Здесь обнаружены нейроны с рецептивными полями, имеющими значительно большие размеры по сравнению с рецептивными полями сетчатки. У одной группы нейронов отмечается максимум реакции на движущиеся белые или темные стимулы с угловыми размерами 10—15°. Другая группа лучше всего реагирует на стимулы с угловыми размерами 50° и более.

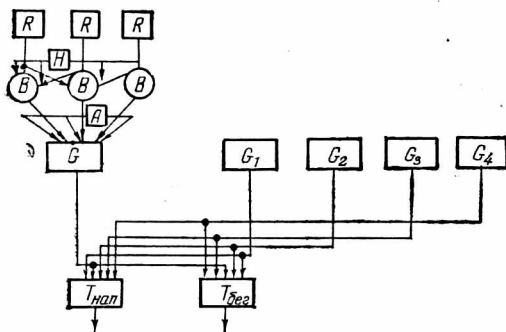


Рис. 1.

ных движущихся объектов, угловые размеры которых превышают 15—20°. Естественно предполагать, что поведенческую реакцию «нападение на добычу» определяют нейроны первой группы, а нейроны второй группы связаны с поведенческой реакцией «бегство от врага».

Предполагаемая схема соединения рецептивных полей нейронов сетчатки типа G_1, G_2, G_3, G_4 в более сложные поля нейронов *Tectum opticum* ($T_{нап}, T_{бег}$) лягушки изображена на рис. 1. На рисунке показаны также связи рецепторов (R), биполярных (B), горизонтальных (H) и амакриновых (A) клеток в рецептивном поле ганглиозной клетки (G) сетчатки [2].

Математическое описание процессов фильтрации оптических сигналов в зрительном анализаторе лягушки

Подпороговая реакция $P(x, y)$ рецептивного поля любой сложности на входной сигнал $I(x, y)$ описывается известным уравнением [1]

$$P_i(x, y) = \iint_{R^2} I(x', y') G_i(x - x', y - y') dx' dy', \quad (1)$$

где $G_i(x - x', y - y')$ — функция влияния рецептивного поля.

Для рецептивного поля сетчатки как для оптимального согласованного фильтра можно записать соотношение, связывающее корреляционную функцию шума $\text{сог } \eta(x, y)$, функцию влияния фильтра $G(x, y)$ и полезный сигнал $S(x, y)$ [4]:

$$\begin{aligned} \iint_{R^2} G(x' - x'', y' - y'') \text{сог } \eta(x - x'', y - y'') dx'' dy'' = \\ = S(x - x', y - y'). \end{aligned} \quad (2)$$

В частотной области этому соотношению соответствует выражение

$$g(\omega_x, \omega_y) \text{сог } \eta(\omega_x, \omega_y) = s(\omega_x, \omega_y). \quad (3)$$

Реальные оптические сигналы, функции влияния конкретных рецептивных полей и корреляционные функции реальных шумов имеют ограниченные размеры и конечную полосу частот собственного спектра. В математической модели это условие описывается умножением некоторой основной функции A_S, A_G, A_K на ограничивающую обобщенную функцию медленного роста $\tilde{A}_S, \tilde{A}_G, \tilde{A}_K$ и сверткой этого произведения со второй обобщенной функцией медленного роста $\tilde{\tilde{A}}_S, \tilde{\tilde{A}}_G, \tilde{\tilde{A}}_K$:

$$\begin{aligned} S(x, y) &= [A_S(x, y) \tilde{A}_S(x, y)] * \tilde{\tilde{A}}_S(x, y); \\ G_i(x, y) &= [A_G(x, y) \tilde{A}_G(x, y)] * \tilde{\tilde{A}}_G(x, y); \\ K(x, y) &= \text{сог } \eta(x, y) = [A_K(x, y) \tilde{A}_K(x, y)] * \tilde{\tilde{A}}_K(x, y). \end{aligned} \quad (4)$$

Возьмем в качестве ограничивающих функций $\tilde{A}_S, \tilde{A}_G, \tilde{A}_K$ спадающие экспоненты со своими множителями:

$$\begin{aligned} S(x, y) &= [A_S(x, y) \tilde{A}_S(x, y)] * \frac{\alpha_S}{\pi} e^{-\alpha_S(x^2+y^2)}; \\ G(x, y) &= [A_G(x, y) \tilde{A}_G(x, y)] * \frac{\alpha_G}{\pi} e^{-\alpha_G(x^2+y^2)}; \\ K(x, y) &= [A_K(x, y) \tilde{A}_K(x, y)] * \frac{\alpha_K}{\pi} e^{-\alpha_K(x^2+y^2)}. \end{aligned} \quad (5)$$

В спектральной области этим выражениям соответствуют уравнения

$$\begin{aligned} s(\omega_x, \omega_y) &= [a_s(\omega_x, \omega_y) * \bar{a}_s(\omega_x, \omega_y)] e^{-\frac{\omega_x^2 + \omega_y^2}{4\alpha_s}}; \\ g(\omega_x, \omega_y) &= [a_g(\omega_x, \omega_y) * \bar{a}_g(\omega_x, \omega_y)] e^{-\frac{\omega_x^2 + \omega_y^2}{4\alpha_g}}; \\ k(\omega_x, \omega_y) &= [a_k(\omega_x, \omega_y) * \bar{a}_k(\omega_x, \omega_y)] e^{-\frac{\omega_x^2 + \omega_y^2}{4\alpha_k}}. \end{aligned} \quad (6)$$

Если уравнения системы (6) подставим в соотношение (3), то получим два важных равенства

$$\frac{1}{\alpha_s} = \frac{1}{\alpha_g} + \frac{1}{\alpha_k}; \quad (7)$$

$$\begin{aligned} [a_s(\omega_x, \omega_y) * \bar{a}_s(\omega_x, \omega_y)] &= [a_g(\omega_x, \omega_y) * \bar{a}_g(\omega_x, \omega_y)] \otimes \\ &\times [a_k(\omega_x, \omega_y) * \bar{a}_k(\omega_x, \omega_y)]. \end{aligned} \quad (8)$$

Из (7) следует, что оптимальный стимул для данного рецептивного поля по своим размерам превышает носитель функции влияния рецептивного поля и корреляционной функции шума.

В работе [5] предложены математические модели, описывающие функции влияния рецептивных полей сетчатки глаза лягушки. Любая из них представляет собой разность двух экспонент, соответствующих возбуждающему и тормозящему влияниям нейрона на окружающую его группу нейронов, и аппроксимирует лапласиан от двумерной δ -функции, например:

$$G(x, y) = B_1 \exp[-\beta_1^2(x^2 + y^2)] - B_2 \exp[-\beta_2^2(x^2 + y^2)]. \quad (9)$$

Такой функции влияния соответствует частотная характеристика фильтра, имеющая вид

$$g(\omega_x, \omega_y) = B_1 \frac{\pi}{\beta_1^2} \exp\left[-\frac{\omega_x^2 + \omega_y^2}{4\beta_1^2}\right] - B_2 \frac{\pi}{\beta_2^2} \exp\left[-\frac{\omega_x^2 + \omega_y^2}{4\beta_2^2}\right]. \quad (10)$$

Эту частотную характеристику можно представить также в виде произведения двух сомножителей:

$$g(\omega_x, \omega_y) = \left\{ B_1 \frac{\pi}{\beta_1^2} - B_2 \frac{\pi}{\beta_2^2} \left[\frac{(\beta_1^2 - \beta_2^2)(\omega_x^2 + \omega_y^2)}{4\beta_1^2\beta_2^2} \right] \right\} \exp\left[-\frac{\omega_x^2 + \omega_y^2}{4\beta_1^2}\right]. \quad (11)$$

Из сравнения последнего выражения с выражением для частотной характеристики фильтра (6) следует

$$\alpha_g = \beta_1^2; \quad (12)$$

$$a_g(\omega_x, \omega_y) * \bar{a}_g(\omega_x, \omega_y) = B_1 \frac{\pi}{\beta_1^2} - B_2 \frac{\pi}{\beta_2^2} \left[\frac{(\beta_1^2 - \beta_2^2)(\omega_x^2 + \omega_y^2)}{4\beta_1^2\beta_2^2} \right]. \quad (13)$$

Подставим (13) в (8):

$$a_s(\omega_x, \omega_y) * \tilde{a}_s(\omega_x, \omega_y) = \left\{ B_1 \frac{\pi}{\beta_1^2} - B_2 \frac{\pi}{\beta_2^2} \left[\frac{(\beta_1^2 - \beta_2^2)(\omega_x^2 + \omega_y^2)}{4\beta_1^2\beta_2^2} \right] \right\} \times \\ \times [a_k(\omega_x, \omega_y) * \tilde{a}_k(\omega_x, \omega_y)]. \quad (14)$$

Из уравнений (14) и (6) для заданных параметров полезного сигнала получим описание шума, на подавление которого настроен фильтр:

$$a_k(\omega_x, \omega_y) * \tilde{a}_k(\omega_x, \omega_y) = \frac{a_s(\omega_x, \omega_y) * \tilde{a}_s(\omega_x, \omega_y)}{B_1 \frac{\pi}{\beta_1^2} - B_2 \frac{\pi}{\beta_2^2} \left[\frac{(\beta_1^2 - \beta_2^2)(\omega_x^2 + \omega_y^2)}{4\beta_1^2\beta_2^2} \right]}; \quad (15)$$

$$k(\omega_x, \omega_y) = \frac{a_s(\omega_x, \omega_y) * \tilde{a}_s(\omega_x, \omega_y) e^{-\frac{\omega_x^2 + \omega_y^2}{4\alpha_k}}}{B_1 \frac{\pi}{\beta_1^2} - B_2 \frac{\pi}{\beta_2^2} \left[\frac{(\beta_1^2 - \beta_2^2)(\omega_x^2 + \omega_y^2)}{4\beta_1^2\beta_2^2} \right]}. \quad (16)$$

Полезный сигнал для рецептивных полей сетчатки зрительного анализатора лягушки может быть представлен в виде точки в пространстве, размытой в пятно, и описан неоднородным преобразованием пространственной δ -функции:

$$S(x, y) = \frac{1}{\alpha_s} \delta(x, y) * \frac{\alpha_s}{\pi} e^{-\alpha_s(x^2 + y^2)}. \quad (17)$$

Спектр такого полезного сигнала имеет вид

$$s(\omega_x, \omega_y) = \frac{1}{\alpha_s} e^{-\frac{\omega_x^2 + \omega_y^2}{4\alpha_s}}, \quad (18)$$

откуда следует

$$\alpha_s(\omega_x, \omega_y) * \tilde{a}_s(\omega_x, \omega_y) = \frac{1}{\alpha_s}. \quad (19)$$

Подставляя (19) в (16), получаем

$$k(\omega_x, \omega_y) = \frac{\frac{1}{\alpha_s} e^{-\frac{\omega_x^2 + \omega_y^2}{4\alpha_k}}}{B_1 \frac{\pi}{\beta_1^2} - B_2 \frac{\pi}{\beta_2^2} \left[\frac{(\beta_1^2 - \beta_2^2)(\omega_x^2 + \omega_y^2)}{4\beta_1^2\beta_2^2} \right]}. \quad (20)$$

Обратное преобразование Фурье с учетом ряда некоторых допущений даст выражение для корреляционной функции шума в полярных координатах:

$$K(\rho) = \frac{1}{\alpha_s} e^{-\alpha_k \rho^2} \left[\frac{\alpha_k \beta_1^2}{\pi^2 B_1} + \frac{\beta_1^2 \sqrt{\psi}}{2B_1 \lambda \sqrt{\pi}} e^{\frac{k^2}{8\psi}} K_0 \left(\frac{k^2}{8\psi} \right) \right], \quad (21)$$

где

$$\lambda = \frac{\beta_1^2 - \beta_2^2}{4\beta_1^2\beta_2^2};$$

$$k^2 = \frac{B_1\beta_2^2 - B_2\beta_1^2}{B_2\beta_1^2\lambda};$$

$$\psi = \frac{1}{4\alpha + \frac{1}{\alpha_k}};$$

$K_0(k\rho)$ — функция Кельвина.

Корреляционная функция шума представляет собой экспоненту с амплитудой, равной сумме двух слагаемых.

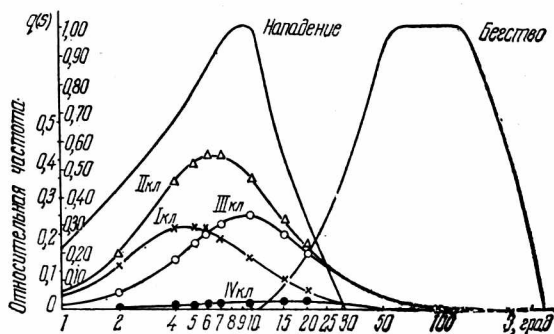


Рис. 2.

Радиус корреляции оптимального шума для рецептивных полей различного класса определяем на уровне $K(\rho) = 0,1 K(\rho)_{\max}$:

$$e^{-\alpha_k \rho_k^2} = 0,1,$$

откуда

$$\rho_{\text{кор}} = \sqrt{\frac{-\ln 0,1}{\alpha_k}}.$$

По табл. 1 для каждого из четырех классов рецептивных полей сетчатки находим коэффициенты спада экспонент β_1^2 и β_2^2 . Из рис. 2 следует, что максимум реакции «нападение на жертву» имеет место для стимулов с угловыми размерами 10° , а максимум реакции «бегство от опасности» приходится на стимулы, имеющие угловые размеры $50 - 100^\circ$. Этим размерам соответствуют коэффициенты спада $\alpha_s^{\text{нап}}$ и $\alpha_s^{\text{бег}}$ экспонент, аппроксимирующих стимул-жертву и стимул-опасность. Из уравнения (7) вытекает, что

$$\alpha_k = \frac{\alpha_s}{1 - \frac{\alpha_s}{\alpha_G}}.$$

Таблица 2

Коэффициент	Классы			
	I	II	III	IV
$\beta_1^a = \alpha_G$	0,625	0,53	0,177	0,041
β_2^a	0,256	0,092	0,064	0,0375
$\alpha_s^{\text{нап}}$	0,092			
$\alpha_s^{\text{бег}}$	0,0037—0,0009			
$\alpha_k^{\text{нап}}$	0,107	0,112	0,191	—
$\alpha_k^{\text{бег}}$	0,0037— 0,0009	0,0037— 0,0009	0,0038— 0,0009	0,0044— 0,0009
$\rho_{\text{кор}}^{\text{нап}}$	4,65	4,5	4,4	—
$\rho_{\text{кор}}^{\text{бег}}$	25—50	25—50	25—50	23,5—50

Полученные результаты представлены в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что как для агрессивного поведения, когда стимул соизмерим с размерами рецептивных полей сетчатки, так и для поведения бегства, когда стимул значительно больше рецептивных полей сетчатки, размер области корреляции помех $d_{\text{кор}} = \rho_{\text{кор}}$ вдвое меньше размеров оптимального стимула, вызывающего первую или вторую реакции поведения. В процессе экспериментов установлено [3], что лягушка выбирает охотнее в качестве жертвы объект, движущийся в окружении мелких, а не равных между собой по размерам объектов.

На рис. 1 представлена блок-схема соединения нейронных слоев сетчатки и *Tectum opticum* в зрительном анализаторе лягушки. Для уточнения структуры сложных рецептивных полей, выходные нейроны которых определяют поведение лягушки, найдем зависимости отношения сигнал/шум на выходе простейших фильтров — рецептивных полей сетчатки — от размеров стимула. Отношение сигнал/шум считаем по мощности:

$$q(\vec{x}) = \frac{W_s(\vec{x})}{W_N(\vec{x})} = \frac{[S(x, y) * G(x, y)]^2}{W_N(x, y)} =$$

$$= \frac{\left[\frac{1}{4\pi^2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} s(\omega_x, \omega_y) g(\omega_x, \omega_y) e^{i(x\omega_x + y\omega_y)} d\omega_x d\omega_y \right]^2}{\frac{1}{4\pi^2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} k(\omega_x, \omega_y) [g(\omega_x, \omega_y)]^2 d\omega_x d\omega_y} \quad (25)$$

Для осесимметрических сигналов и систем это отношение можно записать в полярных координатах:

$$q(\rho) = \frac{\left[\int_0^{\infty} s(\omega_\rho) g(\omega_\rho) J_0(\rho\omega_\rho) \omega_\rho d\omega_\rho \right]^2}{2\pi \int_0^{\infty} k(\omega_\rho) [g(\omega_\rho)]^2 \omega_\rho d\omega_\rho} \quad (26)$$

В уравнение (26) вместо $g(\omega_\rho)$, $s(\omega_\rho)$, $k(\omega_\rho)$ подставим их выражения (11), (17), (20) и после всех преобразований и упрощений получим выражение для отношения сигнал/шум в функции от размеров стимула S :

$$q(S) = B \left[\frac{1}{1 + \frac{9,2}{\beta_1^2 S^2}} - \frac{1}{1 + \frac{9,2}{\beta_2^2 S^2}} \right], \quad (27)$$

где $B = \text{const}$ не зависит от S .

На рис. 2 построены функции $q(S)$ для четырех классов рецептивных полей сетчатки. На том же рисунке для сравнения нанесена среднестатистическая зависимость частоты появления реакций «бегство» и «нападение» от величины стимула [2]. Как видно из рис. 2, величина стимула, вызывающего у лягушки максимум частоты появления реакции «нападение», соизмерима с величинами стимулов, дающих максимум реакций выходных нейронов рецептивных полей четырех классов сетчатки. Это позволяет представить отношение сигнал/шум на выходе сложных рецептивных полей первой группы нейронов *Tectum opticum*, управляющих поведением лягушки, в виде линейной комбинации реакций рецептивных полей сетчатки:

$$Q(S) = \sum_{i=1}^4 c_i q_i(S). \quad (28)$$

Для получения коэффициентов c_1 , c_2 , c_3 , c_4 составим четыре уравнения, соответствующие четырем размерам стимула, например $S = 7; 10; 15^\circ$:

$$\begin{aligned} 0,218c_1 + 0,392c_2 + 0,176c_3 + 0,009c_4 &= 0,77; \\ 0,187c_1 + 0,412c_2 + 0,225c_3 + 0,013c_4 &= 0,915; \\ 0,14c_1 + 0,35c_2 + 0,252c_3 + 0,017c_4 &= 1,0; \\ 0,08c_1 + 0,235c_2 + 0,2c_3 + 0,002c_4 &= 0,53. \end{aligned} \quad (29)$$

Решение системы дает $c_1 = 1,9278$, $c_2 = -1,9437$, $c_3 = 8,57$, $c_4 = -44,0724$, и уравнение (28) можно переписать в виде

$$Q(S) = 1,9278 q_1 - 1,9437 q_2 + 8,57 q_3 - 44,0724 q_4. \quad (30)$$

В соответствии с этими коэффициентами функцию влияния сложного рецептивного поля представим в виде линейной комбинации функций влияния рецептивных полей сетчатки:

$$\begin{aligned} G^{\text{нап}}(\rho) &= \sum_{i=1}^4 c_i G_i(\rho) = \sum_{i=1}^4 c_i (\beta_1^2 e^{-\beta_1^2 \rho^2} - \beta_2^2 e^{-\beta_2^2 \rho^2}) = \\ &= 1,2048 e^{-0,625 \rho^2} - 0,4935 e^{-0,256 \rho^2} - 1,03 e^{-0,53 \rho^2} + \\ &+ 0,1788 e^{-0,092 \rho^2} + 1,5168 e^{-0,177 \rho^2} - 0,5484 e^{-0,064 \rho^2} - \\ &- 1,807 e^{-0,041 \rho^2} + 1,6527 e^{-0,0375 \rho^2}. \end{aligned}$$

Рецептивные поля Tectum opticum, определяющие агрессивную реакцию лягушки на объект небольших размеров, по своим геометрическим параметрам близки к рецептивным полям сетчатки

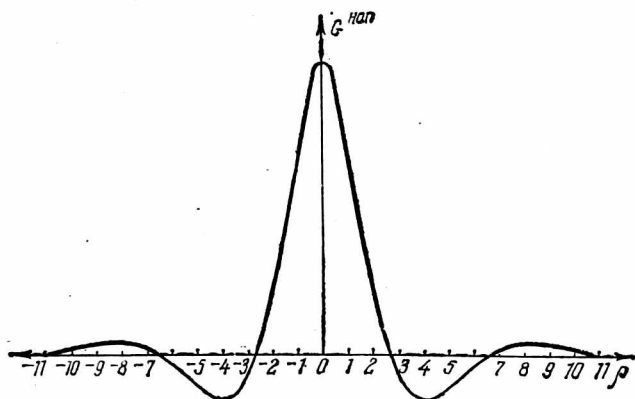


Рис. 3.

третьего класса, однако отличаются от них дополнительными зонами возбуждения и торможения (рис. 3).

Из рис. 2 следует также, что стимулы, вызывающие максимум частоты появления у лягушки реакции «бегство», по размерам намного превосходят стимулы, оптимальные для рецептивных полей сетчатки. В этом случае для построения сложного рецептивного поля недостаточно простого суммирования функций влияния рецептивных полей сетчатки. Определение структуры такого рецептивного поля и описание его математической модели представляют собой самостоятельную задачу и являются предметом отдельного рассмотрения.

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Бахтигозин В. А. Обработка зрительных сигналов в биологических и технических системах. — В сб.: Проблемы бионики. Вып. 12. Харьков, 1974, с. 64—74.
- 2 Grüsser O. J., Grüsser-Cornehlis U. Die Informationsverarbeitung im visuellen System des Frosches. — «Kybernetik», 1968, Bd VII, H3, S. 331—360.
3. Что сообщает глаз лягушки мозгу лягушки. — В кн.: Электроника и кибернетика в биологии и медицине. М., 1963, с. 211—239. Авт.: Дж. Лертвин, Г. Маттурана, У. Мак-Каллок, У. Питтс.
4. Измерение радиотепловых и плазменных излучений в СВЧ диапазоне. М., «Сов. радио», 1968. 390с. Авт.: А. Е. Башаринов, Л. Т. Тучков, В. М. Поляков, Н. И. Ананов.
5. Зозуля Ю. И., Червов В. Г., Бугай Ю. П. Математические модели детекторов сетчатки глаза лягушки. — В сб.: Проблемы бионики. Вып. 4. Харьков, 1970, с. 16—22.