

рого остаются постоянными независимо от яркостных преобразований исходного изображения.

Описанные устройства упрощают сравнение картин с эталонами и могут использоваться для распознавания образов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Путятин Е. П., Шульгин И. В., Юрченко В. П., Абрамов О. М. К вопросу о моделировании механизмов нормализации зрительных образов. Сб. «Проблемы бионики», вып. 5. Изд-во Харьковск. ун-та, 1971, с. 102—106.

2. Путятин Е. П., Шульгин И. В., Юрченко В. П. Построение инвариантов смещения и поворота зрительных картин. Сб. «Биологическая, медицинская кибернетика и бионика», вып. 3. Ин-т кибернетики АН УССР, Киев, 1970, с. 51—64.

3. Путятин Е. П., Левиков В. Б. Нормализация изображений при аффинных преобразованиях. Сб. «Проблемы бионики», вып. 8. Изд-во Харьковск. ун-та, 1972, с. 44—52.

4. Ковалевский В. А. Корреляционный метод распознавания изображений. Ж. выч. матем. и матем. физ., 1962, т. 2, № 4, с. 120—126.

### МОДЕЛИ ЦВЕТОВЫХ РЕЦЕПТИВНЫХ ПОЛЕЙ СЕТЧАТКИ СУСЛИКА

*Ю. А. Куманин, Ю. И. Зозуля, В. Г. Червов*

Изучение цветового зрения — одно из направлений в исследованиях зрительного восприятия. Установлено, что сетчатка глаза выделяет спектральные характеристики света и генерирует определенный вид сигналов, несущих закодированную информацию о цвете. Эти сигналы преобразуются подкорковыми нервными центрами, в частности наружным коленчатым телом, и поступают в цветоощущающие центры коры головного мозга. В коре сигналы, определенным образом взаимодействуя между собой, вызывают такие изменения метаболических процессов в клетках цветоощущающих центров, которые соответствуют ощущению определенного цвета. Это ощущение качественно характеризует воспринимаемые глазом физические параметры световых сигналов. Таким образом, цвет как реальная объективная характеристика окружающего мира воспринимается субъективно. Поэтому один и тот же световой стимул может восприниматься по-разному в зависимости от окружающих условий, эмоционального состояния и других факторов, влияющих на цветоощущение. Это значит, что цветовое зрение нельзя представлять только в виде простого процесса обработки световых сигналов.

## Представления об обработке цвета в сетчатке глаза

В сетчатке глаза роль аппарата, который производит спектральный анализ света, падающего на рецепторы, выполняет совокупность приемников. Каждому приемнику соответствует отдельный фотопигмент.

Зрительные пигменты представляют собой сложные окрашенные белки — хромопротеиды, состоящие из белковой части, или опсина, и связанного с ним ретиналя, или альдегида витамина А. Поскольку существует по два вида ретиналя и опсинов (один — палочковый, другой — колбочковый), спектральная характеристика зрительных пигментов определяется как хромофором и опсином, так и, возможно, характером связей между ними.

Попадая в сетчатку, лучи света возбуждают фоторецепторы, которые генерируют рецепторный потенциал. Природа самого рецепторного потенциала и сложных процессов, происходящих в фоторецепторе, пока не ясна [1].

Горизонтальные клетки непосредственно связаны с фоторецепторами, имеющими разную спектральную чувствительность, но их роль в обработке и кодировании сигналов о цвете пока не выяснена. Биполярные клетки связывают фоторецепторы с ганглиозными клетками и определяют их рецептивные поля. О функциональных свойствах акмариновых клеток известно немного. Их связи с биполярными и ганглиозными клетками, а также с корой головного мозга позволяют предположить, что они активно участвуют в обработке информации о цвете.

Математические описания процессов восприятия цвета различны [2—4]. В последнее время получила распространение нелинейная теория, предполагающая нелинейное взаимоотношение между стимулом и реакцией на всех уровнях нервных взаимодействий [5, 6].

На основании результатов этих работ лишь в первом приближении можно описать реакции различных слоев сетчатки на цветовую составляющую света.

Входными сигналами зрительного анализатора являются спектральная плотность освещенности сетчатки глаза  $F_e(x, t, \lambda)$  или спектральная плотность мощности электромагнитной энергии света  $W_e(x, t, \lambda)$ , падающего на рецепторы глаза животного:

$$F_e = \frac{\partial^3 W_e(x, t, \lambda)}{\partial s \partial t \partial \lambda}, \quad (1)$$

где  $x = x_1, x_2, x_3$  — координаты слоя наружных сегментов рецепторов;

$\partial s$  — площадь элементарного участка сетчатки;

$\lambda$  — длина волны падающего света.

Процессы в отдельном рецепторе чрезвычайно сложны. В первом приближении наружный сегмент, соединенный с сомой рецептора узким каналом, может быть представлен эквивалентным не-синаптическим источником. В непрерывной модели этот источник имеет вид функции

$$I_i(\vec{x}, t) = \ln \left[ 1 + \int_0^{\infty} f_i(\lambda) F_e(\vec{x}, t, \lambda) d\lambda \right], \quad (2)$$

где  $f_i(\lambda)$  — спектральная чувствительность  $i$ -го приемника;  
 $i$  — индекс приемника с максимумом чувствительности при  $\lambda = \lambda_i$ ;  $i = 1, 2, \dots, n$ .

Высокая плотность связей между отдельными нейронами, а также значительное перекрытие рецептивных полей позволяют представить дискретные нейронные сети как непрерывные нейронные среды. Подпороговую реакцию  $j$ -го слоя нейронной среды на входное возмущение  $I_i(\vec{x}, t)$  можно найти в виде интегрального преобразования [7, 8]

$$P_j(\vec{x}, t) = \sum_{i=1}^n \iiint_{R^3} \int_{-\infty}^t G_{ji}(\vec{x}, \vec{x}', t, t') I_i(\vec{x}, t) dt' d\vec{x}', \quad (3)$$

где  $G_{ji}(\vec{x}, \vec{x}', t, t')$  — функция влияния  $i$ -го приемника на  $j$ -й слой нейронной сети, характеризующая связи между рецепторами и нейронами  $j$ -го слоя сети.

После подстановки (2) в (3) получаем

$$P_{ji}(\vec{x}, t) = \sum_{i=1}^n \iiint_{R^3} \int_{-\infty}^t G_{ji}(\vec{x}, \vec{x}', t, t') \ln \left[ 1 + \int_0^{\infty} f_i(\lambda) F_e(\vec{x}', t', \lambda) d\lambda \right] dt' d\vec{x}'. \quad (4)$$

На начальном участке логарифмической характеристики имеем

$$P_{ji}(\vec{x}, t) = \sum_{i=1}^n \int_0^{\infty} \iiint_{R^3} \int_{-\infty}^t G_{ji}(\vec{x}, \vec{x}', t, t') f_i(\lambda) F_e(\vec{x}', t', \lambda) dt' d\vec{x}' d\lambda = \\ = \int_0^{\infty} \iiint_{R^3} \int_{-\infty}^t G_j(\vec{x}, \vec{x}', t, t', \lambda) F_e(\lambda, t', \vec{x}') dt' d\vec{x}' d\lambda, \quad (5)$$

где

$$G_j(\vec{x}, \vec{x}', t, t', \lambda) = \sum_{i=1}^n G_{ji}(\vec{x}, \vec{x}', t, t') f_i(\lambda) \quad (6)$$

— функция влияния  $j$ -го слоя нейронной сети на начальном участке статической характеристики рецептора. Уравнения (4), (5) могут использоваться для изучения передачи цветовой информации по нейронной сети.

При исследовании квазистатических свойств рецептивных полей зрительного анализатора [8, 9] для однородного плоского участка нейронной сети уравнение (5) переписывается в более простом виде [7]:

$$P_j(x_1, x_2) = \int_0^{\infty} \iint_{R^2} G_j(x_1 - x'_1, x_2 - x'_2, \lambda) F_e(x'_1, x'_2, \lambda) dx'_1 dx'_2 d\lambda. \quad (7)$$

При  $P_j > 0$  нервная клетка дает оп-реакцию, а при  $P_j < 0$  — off-реакцию.

Для упрощения аналитических операций вместо (7) можно использовать выражение

$$P_j(x_1, x_2) = \iiint_{R^3} G_j(x_1 - x'_1, x_2 - x'_2, \lambda) F_e(x'_1, x'_2, \lambda) dx'_1 dx'_2 d\lambda, \quad (8)$$

хотя физический смысл в отрицательных длинах волн отсутствует.

### Классификация рецептивных полей сетчатки суслика

Фоторецепторный слой сетчатки суслика [10—13] состоит исключительно из колбочек. Из 410 изученных волокон зрительного нерва 99 (т. е. 24%) несут противоположную по цвету информацию.

Одна группа волокон (49%) возбуждается длиной волны, соответствующей зеленому цвету с  $\lambda_{\max} = 525$  нм, а более короткие волны, соответствующие синему цвету с  $\lambda_{\max} = 460$  нм, оказывают сильное тормозное влияние.

Другая группа волокон (51%) возбуждается синим цветом и тормозится зеленым. Наличие красно-зеленых, противоположных по цвету волокон не доказано.

По своему строению и функциональному назначению противоположные по цвету волокна разделены на три класса.

Рецептивные поля класса I состоят из круговых областей диаметром 2—3° (1° зрительного угла соответствует 115 мк на сетчатке суслика); оп- или off-ответы вызываются в любом участке этой области.

Антагонистического окружения нет. Около половины данных элементов имеют зеленые оп- или синие off-волокна, а другие — зеленые off- и синие оп-волокна.

Рецептивные поля элементов класса II включают в себя центр и окружение противоположного оп- или off-типа. Центры полей имеют 1—4,5° в диаметре, а полный размер рецептивных полей равен 5—15°.

Чувствительные к зеленому свету колбочки локализованы только в центре рецептивного поля, в то время как чувствительные к синему свету распределены по всему полю. Внутри центра рецептивного поля всех волокон класса II зеленая компонента реакции всегда намного чувствительнее синей.

Рецептивные поля класса III отличаются от элементов класса II тем, что в центре поля наблюдается чувствительность только к зеленому свету. Таким образом, перекрытие пространственных распределений оп- и off-областей рецептивного поля отсутствует.

Кроме противоположных по цвету элементов, в сетчатке суслика имеются чувствительные к контрасту элементы, составляющие класс IV рецептивных полей. Кривые спектральной чувствительности для центра и периферии параллельны и имеют одну и ту же величину  $\lambda_{\max} = 525 \text{ нм}$ .

Следовательно, и центр, и периферия получают информацию только от чувствительных к зеленому цвету колбочек.

Волокна класса V выделяют направление движения пятен различного спектрального состава. Они представляют собой высокоспециализированные клетки.

В данной работе рассматриваются только элементы классов I—IV.

### Математическое описание рецептивных полей

Для построения математической модели рецептивных полей сетчатки глаза суслика на основании экспериментальных данных необходимо описать функции влияния каждого класса рецептивных полей (табл. 1) в виде

$$G_j(x_1 - x'_1, x_2 - x'_2, \lambda) = f_1(\lambda) G_{j1}(x_1 - x'_1, x_2 - x'_2, \lambda) + f_2(\lambda) G_{j2}(x_1 - x'_1, x_2 - x'_2, \lambda), \quad (9)$$

где  $f_1(\lambda)$ ,  $f_2(\lambda)$  — функции спектральной чувствительности колбочек с  $\lambda_{1\max} = 460 \text{ нм}$  и  $\lambda_{2\max} = 525 \text{ нм}$  соответственно;  $G_{j1}$ ,  $G_{j2}$  — функции, характеризующие пространственное распределение между двумя видами колбочек и  $j$ -м классом ганглиозных клеток сетчатки (заштрихованная область в табл. 1 представляет собой синюю компоненту).

При  $G(a, b) > 0$  между рецептором, имеющим координаты  $x_1, x_2$ , и ганглиозной клеткой с координатами  $x_1 = x'_1 + a$  и  $x_2 = x'_2 + a$  существует такая связь, что при освещении рецептора вызывается оп-реакция ганглиозной клетки. При  $G(a, b) < 0$  возникает off-реакция.

Функции спектральной чувствительности и пространственные переходные функции рецептивных полей [10, 12] в результате анализа их графиков аппроксимируются следующим образом:

$$f_1(\lambda) = \frac{\alpha_1}{V\pi} e^{-\alpha_1^2(\lambda - \lambda_{1\max})^2}; \quad f_2(\lambda) = \frac{\alpha_2}{V\pi} e^{-\alpha_2^2(\lambda - \lambda_{2\max})^2};$$

$$G_{j1}(x_1, x_2) = A\gamma_{j1} e^{-\beta_{j1}^2(x_1^2 + x_2^2)} \quad (10)$$

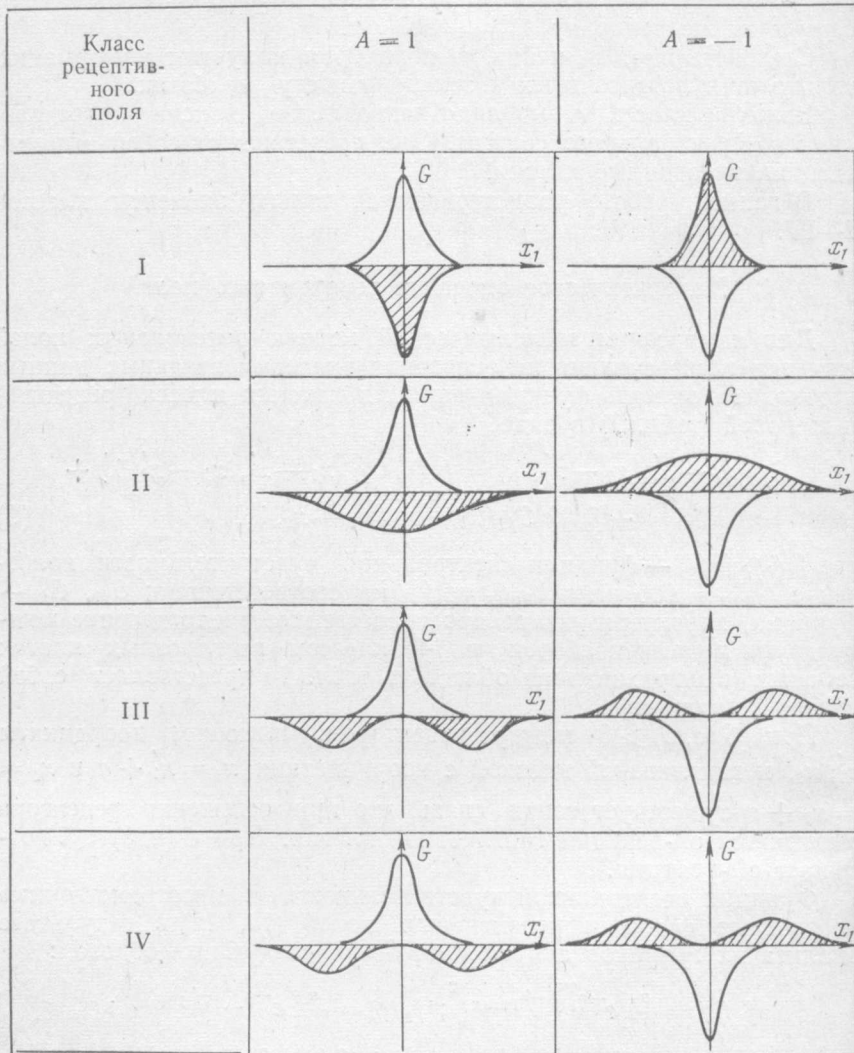
$$G_{j2}(x_1, x_2) = -A\gamma_{j2} \left[ e^{-\beta_{j2}^2(x_1^2 + x_2^2)} - a_j e^{-\beta_{j1}^2(x_1^2 + x_2^2)} \right],$$

где  $\alpha_1, \alpha_2$  — константы, определяющие скорость спада кривых спектральной чувствительности соответственно к синему и зеленому свету;

$\beta_{j1}, \beta_{j2}$  — константы, определяющие размеры центра ( $\beta_{j1}$ ) и периферии ( $\beta_{j2}$ ) рецептивного поля;

$\gamma_{j1}, \gamma_{j2}$  — величины, характеризующие соотношение между ам-

Таблица 1



плитудами on- и off-реакций в центре ( $\gamma_{j1}$ ) и на периферии ( $\gamma_{j2}$ ) рецептивного поля.

При  $A = 1$  рецептивное поле имеет он-центр и off-периферию, а при  $A = -1$  — наоборот;  $a_j < 1$  указывает на малую величину синей компоненты центральной реакции по сравнению с зеленой для рецептивных полей класса II. Для остальных классов рецептивных полей  $a_j = 1$ .

Таблица 2

Класс рецептивного поля	$m_1 = m_2$	$m_1 > m_2$
		$1 - \lambda_1 = \lambda_{1m}, \lambda_2 = \lambda_{cp}$ $2 - \lambda_1 = \lambda_{cp}, \lambda_2 = \lambda_{2m}$ $3 - \lambda_1 = \lambda_{1m}, \lambda_2 = \lambda_{2m}$ $4 - \lambda_1 = \lambda_2 = \lambda_{cp}$
I		
II		
III		
IV		

Определим реакцию системы на границу между цветовыми монохроматическими полями с интенсивностью  $m_1$  и  $m_2$  и длин волн  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$ :

$$I(x_1, x_2, \lambda) = m_1 1(x_1) \delta(\lambda - \lambda_1) + m_2 1(-x_1) \delta(\lambda - \lambda_2). \quad (11)$$

Подставляя в (8) значения (9)—(11), после ряда промежуточных преобразований получаем реакцию системы рецептивных полей сетчатки суслика:

$$\begin{aligned} P_j(x_1, x_2) = & Am_1 \frac{\sqrt{\pi}}{2} \left\{ [\operatorname{erf}(\beta_{j1} x_1) + 1] \frac{\alpha_1 \gamma_{j1}}{\beta_{j1}^2} e^{-\alpha_1^2 (\lambda_1 - \lambda_{1\max})^2} - \right. \\ & - [\operatorname{erf}(\beta_{j2} x_1) + 1] \frac{\alpha_2 \gamma_{j2}}{\beta_{j2}^2} e^{-\alpha_2^2 (\lambda_1 - \lambda_{2\max})^2} + \operatorname{erf}(\beta_{j1} x_1) + \\ & \left. + 1 \right\} \frac{\alpha_2 \gamma_{j2}}{\beta_{j1}^2} a_j e^{-\alpha_2^2 (\lambda_1 - \lambda_{2\max})^2} + Am_2 \frac{\sqrt{\pi}}{2} \left\{ [1 - \operatorname{erf}(\beta_{j1} x_1)] \times \right. \\ & \times \frac{\alpha_1 \gamma_{j1}}{\beta_{j1}^2} e^{-\alpha_1^2 (\lambda_2 - \lambda_{1\max})^2} - \frac{\alpha_2 \gamma_{j2}}{\beta_{j2}^2} [1 - \operatorname{erf}(\beta_{j2} x_1)] e^{-\alpha_2^2 (\lambda_2 - \lambda_{2\max})^2} + \\ & \left. + \frac{\alpha_2 \gamma_{j2}}{\beta_{j1}^2} a_j [1 - \operatorname{erf}(\beta_{j1} x_1)] e^{-\alpha_2^2 (\lambda_2 - \lambda_{2\max})^2} \right\}. \quad (12) \end{aligned}$$

Исходя из общего вида реакции и параметров, характеризующих каждый класс рецептивных полей, для каждого класса полей находим реакции на входной стимул при различных значениях его параметров (табл. 2).

## ВЫВОДЫ

1. Рецептивные поля класса I реагируют на цветовую составляющую света и лишь незначительно подчеркивают разность освещенности.

2. Поля класса III отвечают на цветовой контраст. Реакция на цветовую составляющую у этих элементов слабее, чем в классе I.

3. Рецептивные поля класса II по своей структуре занимают промежуточное положение между полями классов I и III. Они реагируют на цветовую составляющую света и подчеркивают контраст в освещенности, т. е. сочетают свойства элементов классов I и III.

4. Элементы класса IV реагируют лишь на общий контраст в освещенности с максимумом реакции при освещении рецептивного поля зеленым светом.

5. Синечувствительные рецепторы расположены на большей площади, чем зеленые, что согласуется с выводами относительно размеров цветовых полей [6].

6. Можно предположить, что для суслика важное значение имеет зеленый свет, а синий играет лишь вспомогательную роль, служит фоном.

Сетчатка суслика по своему строению подобна сетчатке, у которой отсутствуют красочувствительные колбочки, однако цветоощущение человека нельзя сравнивать с восприятием цвета сусликом, так как функции высших нервных центров суслика еще неизвестны.

7. Противоположные цвета передаются в виде оп- или off-реакций. У одних элементов ( $A = -1$ ) синий цвет передается при включении светового стимула, а зеленый — при его выключении. У других элементов ( $A = 1$ ) наблюдается обратное. Можно предположить, что эти две группы противоположных цветовых рецептивных полей так же специфически взаимодействуют в высших центрах зрительного анализатора, как и аналогичные поля в зрительном анализаторе обезьяны.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Tomita T. Electrical activity of vertebrate photoreceptors. «Quarterly reviews of Biophysics», 3, 2 (1970), p. 941—961.
2. Jameson D., Hurvich L. Some quantitative aspects of an opponent color theory, I. Chromatic responses and spectral saturation. JOSA, p 45(1955).
3. Шабанов-Кушнаренко Ю. П. Математическое моделирование некоторых функций человеческого зрения. Автореф. докт. дисс., Харьков, 1968. 37 с.
4. Шабанов-Кушнаренко Ю. П., Путятин Е. П. Математическая модель цветового зрения человека. Материалы XXI Всесоюзной научной сессии, посвященной 70-летию изобретения радио (секция бионики). М., изд. науч.-техн. О-ва радио и электроники, 1965, с. 31—33.
5. Meessen A. A simple non-linear theory of color perception and contrast effects. «Kybernetik», 1967, Bd. 4, n. 2, z. 48—54.
6. Meessen A. Structural model of the retina relating the observed trichromatic and opponent-color responses. JOSA, 58, 1968, Bd. 4, n. 3, p. 209—223.
7. Зозуля Ю. И., Червов В. Г., Бугай Ю. П. Непрерывная математическая модель нейронной сети. Сб. «Проблемы бионики» вып. 8. Изд-во Харьковск. ун-та, 1970, с. 93—102.
8. Wiesel T., Hubel D. Spatial and chromatic interaction in the lateral geniculate Body of the rhesus monkey. «J. Neurophysiol.», 24, 1966, p. 1115—1156.
9. Зозуля Ю. И., Червов В. Г., Бугай Ю. П. Математические модели простых рецептивных полей зрительной коры. Сб. «Проблемы бионики», вып. 7. Изд-во Харьковск. ун-та, 1971, с. 48—53.
10. Michael C. Receptive fields of single optic nerve fibers in a mammal with an all-cone retina, I. Contrast-sensitive units. «J. Neurophysiol.», 31 (1968).
11. Michael C. Receptive fields of single optic nerve fibers in mammal with an all-cone retina, II. Directionally selective units. «J. Neurophysiol.», 31, 1968, p. 243—256.
12. Michael C. Receptive fields of single optic nerve fibers in a mammal with an all-cone retina, III. Opponent color units. «J. Neurophysiol.», 31, 1968, 256—268.
13. Jacobs G., Yolton R. Visual sensitivity and color vision in ground squirrels. «Vission Res.», vol. 11, № 6, p. 511—537.