

Линии одинаковой видимой скорости наглядно можно представить

## ДЕТЕКТИРОВАНИЕ ДВИЖЕНИЯ В СЕТЧАТКЕ ГЛАЗА ЛЯГУШКИ

*Ю. И. Зозуля, Ю. И. Нефедов, В. Г. Червов, Ю. П. Бугай*

В современных нейрофизиологических и бионических исследованиях анализаторов животных большое место занимает изучение отдельных нервных элементов и их групп, выделяющих (детектирующих) различные признаки входных сигналов.

Для большинства организмов очень важна информация о параметрах движения объектов окружающего мира: направлении, скорости, ускорении. В связи с этим особый интерес вызывают обнаруженные в зрительных анализаторах различных животных рецептивные поля, детектирующие движение. Исследования операций, выполняемых такими детекторами над входными возмущениями, сейчас весьма актуальны. Известные модели детекторов движения [1, 2, 3, 9] недостаточно исследованы с математической точки зрения и в большинстве случаев отражают функциональные, а не структурные особенности рецептивных полей зрительного анализатора, детектирующих движение.

В данной работе изложены математические модели детекторов движения и детекторов направления движения, обнаруженных у ряда живот-

ных на различных уровнях организации зрительных анализаторов. Модели детекторов движения, рассматриваемые ниже, построены, главным образом, на основе анализа данных о чувствительности к движению в элементах сетчатки глаза лягушки [2, 4, 5, 6]. Однако многие из полученных результатов могут быть легко распространены на аналогичные детекторы в анализаторах других животных.

### Общие черты рецептивных полей, детектирующих движение

Как показали электрофизиологические исследования рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки глаза лягушки [2, 4], реакция всех классов детекторов значительно усиливается при движении стимулов. Выясним, каковы общие черты рецептивных полей, детектирующих движение, что общего у различных классов детекторов.

Анализ ответов ганглиозных клеток на движение световых пятен, полос, перепадов яркости приводит к выводу о том, что в переходных процессах, связанных с изменением освещенности отдельных фоторецепторов, возбуждение растет значительно быстрее торможения, вызывая обострение реакций детекторов. Различие инерционности процессов возбуждения и торможения в рецептивных полях можно объяснить либо разной инерционностью этих процессов в элементах сетчатки, либо различием инерционности возбуждающих и тормозящих связей рецептивных полей. Эти оба эффекта найдены в сетчатке глаза лягушки. Первый из них проявляется в адаптации быстрых и медленных биполяров к постоянному раздражителю [5], второй находит свое выражение во временной задержке латерального торможения по отношению к иррадирующему возбуждению [6].

Различие в инерционности возбуждения и торможения независимо от того, какие механизмы сетчатки глаза его вызывают, можно легко промоделировать, используя математический аппарат для описания непрерывных сред [7, 8, 10]. Как известно, такая среда полностью характеризуется функцией влияния линейной части среды и величиной порога срабатывания элементов. Функция влияния искомой модели может быть представлена в виде соотношения

$$G(x - x_0, y - y_0, t - t_0) = G_1(x - x_0, y - y_0) \gamma_1 e^{-\gamma_1(t-t_0)} - G_2(x - x_0, y - y_0) \gamma_2 e^{-\gamma_2(t-t_0)}, \quad (1)$$

в котором  $G_1(x - x_0, y - y_0)$  и  $G_2(x - x_0, y - y_0)$  — пространственные весовые характеристики инерционных возбуждающих и тормозящих связей каждого элемента среды, обладающих постоянными затухания инерции  $\frac{1}{\gamma_1}$  и  $\frac{1}{\gamma_2}$  соответственно.

Как и для любых непрерывных сред, реакция линейной части инерционной нейронной среды может быть найдена в виде интеграла свертки функции влияния и входного возмущения  $I(x_0, Y_0, t_0)$

$$P(x, y, t) = \int_{-\infty}^t \iint_{R^2} G(x - x_0, y - y_0, t - t_0) \times I(x_0, y_0, t_0) dx_0 dy_0 dt_0. \quad (2)$$

Влияние порога срабатывания  $c$  элементов среды на реакцию системы  $Q(x, y, t)$  учитывается с помощью выражения

$$Q(x, y, t) = P(x, y, t) 1[P(x, y, t) - c]. \quad (3)$$

Опираясь на исследования статических (квазистатических) свойств рецептивных полей [7, 8], покажем, что нейронные среды с функцией

влияния вида (1) описывают многие свойства рецептивных полей сетчатки глаза лягушки, детектирующих параметры движения раздражителей.

### Анализ свойств детекторов на математических моделях

Из детекторов сетчатки лягушки особо выделяются своими специфическими реакциями на движение стимулов детекторы движущихся краев. В [4] дается описание функции этих детекторов: «Они являются теми самыми элементами, которые названы Гартлайном и Барлоу «включено — выключено»... Детекторы реагируют на край объекта только при условии, что он движется... Реакция на движущиеся предметы значительно сильнее, чем на изменение общей освещенности, и лишь незначительно варьирует при изменении общей освещенности в отношении 1:300. Частота импульсации нарастает с увеличением скорости движения предмета в определенных пределах».

Эффект «включено — выключено» в модели можно учесть введением нелинейных зависимостей постоянных затухания инерции от скорости изменения входного воздействия  $\frac{\partial I}{\partial t}$ . Исследование таких зависимостей является темой отдельной работы, поэтому эффект «включено — выключено» здесь не рассматривается.

Свойство детекторов движущихся краев не реагировать на неподвижные раздражители можно объяснить лишь тем, что во всех точках рецептивных полей этих детекторов в статических условиях торможение либо уравновешивает возбуждение, либо преобладает над ним, т. е. выполняется соотношение

$$G_1(x - x_0, y - y_0) \leq G_2(x - x_0, y - y_0). \quad (4)$$

Рассмотрим подробнее простейший частный случай, когда пространственные весовые характеристики возбуждающих и тормозящих связей рецептивного поля одинаковы, а форма рецептивного поля имеет вид квадрата со стороной  $2a$ :

$$G_1(x - x_0, y - y_0) = G_2(x - x_0, y - y_0) = 1(a - |x - x_0|) \times \\ \times 1(a - |y - y_0|). \quad (5)$$

Реакцию линейной части модели на движущийся вдоль оси  $x$  с постоянной скоростью  $v$  перепад амплитуды возмущения

$$I(x_0, y_0, t_0) = m 1(vt_0 - x_0) \quad (6)$$

можно найти из выражения

$$P(x, y, t) = m \int_{-\infty}^t \int_{y-a}^{y+a} \int_{x-a}^{x+a} 1(vt_0 - x_0) [\gamma_1 e^{-\gamma_1(t-t_0)} - \gamma_2 e^{-\gamma_2(t-t_0)}] dx_0 dy_0 dt_0. \quad (7)$$

Проинтегрировав, окончательно получим

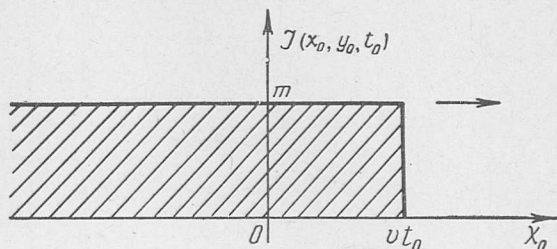
$$P(x, y, t) = \begin{cases} 0, & x > vt + a; \\ 2avm \left\{ \frac{1 - \exp\left[-\frac{\gamma_2}{v}(vt - x + a)\right]}{\gamma_2} - \frac{1 - \exp\left[-\frac{\gamma_1}{v}(vt - x + a)\right]}{\gamma_1} \right\}, & vt - a < x < vt + a; \\ 4avm \left\{ \frac{\text{sh} \frac{\gamma_2 a}{v}}{\gamma_2} \exp\left[-\frac{\gamma_2}{v}(vt - x)\right] - \frac{\text{sh} \frac{\gamma_1 a}{v}}{\gamma_1} \exp\left[-\frac{\gamma_1}{v}(vt - x)\right] \right\}, & x < vt - a. \end{cases} \quad (8)$$

График (8) изображен на рис. 1. Анализ этой функции показывает, что реакция сосредоточена вблизи границы возмущения, т. е. выделяется край движущегося стимула. При условии

$$x = vt - \frac{v}{\gamma_1 - \gamma_2} \ln \frac{\operatorname{sh} \frac{\gamma_2 a}{v}}{\operatorname{sh} \frac{\gamma_1 a}{v}} \quad (9)$$

функция (8) имеет максимум

$$P_{\max} = \frac{4 mav (\gamma_1 - \gamma_2)}{\gamma_1 \gamma_2} \times \frac{\left( \operatorname{sh} \frac{\gamma_2 a}{v} \right)^{\frac{\gamma_1}{\gamma_1 - \gamma_2}}}{\left( \operatorname{sh} \frac{\gamma_1 a}{v} \right)^{\frac{\gamma_2}{\gamma_1 - \gamma_2}}} \quad (10)$$



Зависимость величины  $P_{\max}$  от скорости движения возмущения (рис. 2, а) для малых значений  $v$  имеет линейный характер. При увеличении скорости реакция растягивается вдоль направления движения, а значение максимума реакции стремится к постоянной величине. Аналогичное поведение детектора движущегося края при возрастании скорости движения раздражителя было обнаружено в сетчатке глаза лягушки [2, 4].

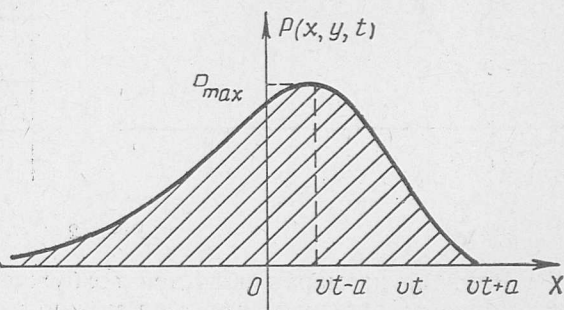


Рис. 1.

Как известно, движение характеризуется не только скоростью, но и ускорением. Для изучения особенностей реакций модели на ускоренное движение можно рассмотреть случай, когда перепад амплитуды раздражителя входит в рецептивное поле со скоростью  $v_0$  и движется с ускорением  $g$ . В результате вычислений был получен график зависимости максимума реакции линейной части модели от ускорения при постоянных начальных скоростях (рис. 2, б). При условии  $v_0 = 0$  максимум пропорционален  $\sqrt{g}$  для малых значений ускорения. В общем же случае величина  $P_{\max}$  зависит от ускорения и начальной скорости. Когда выполняется условие  $g > \frac{v_0^2}{4a}$ , преобладает зависимость величины

$P_{\max}$  от ускорения, а когда  $g < \frac{v_0^2}{4a}$ , реакция сильнее зависит от начальной скорости.

Характерное свойство детекторов движущихся краев — их слабая реакция на изменение общей освещенности. Изменение общей освещенности на величину  $\Delta J = m$ , в свою очередь, соответствует предъявлению детектору перепада амплитуды возмущения (6), движущегося со скоростью  $v = \infty$  (в обоих случаях происходит одновременное включение всех элементов среды). Поэтому зависимость величины  $P_{\max}$  от скорости движения возмущения должна иметь спад при условии  $v \rightarrow \infty$  (спад показан пунктиром на рис. 2, а). Такой спад реакции ранее был описан,

но не объяснен [2]. Появление рассматриваемого эффекта может быть связано с наличием периферического торможения у элементов «включено — выключено» [4, 5]. Если инерционность этого торможения меньше инерционности процессов возбуждения и торможения в центре рецептивного поля [9], то при увеличении скорости движения скачкообразного возмущения влияние периферического торможения на ответ детектора усиливается. Следствием этого является спад величины  $P_{max}$  при больших скоростях движения стимула.

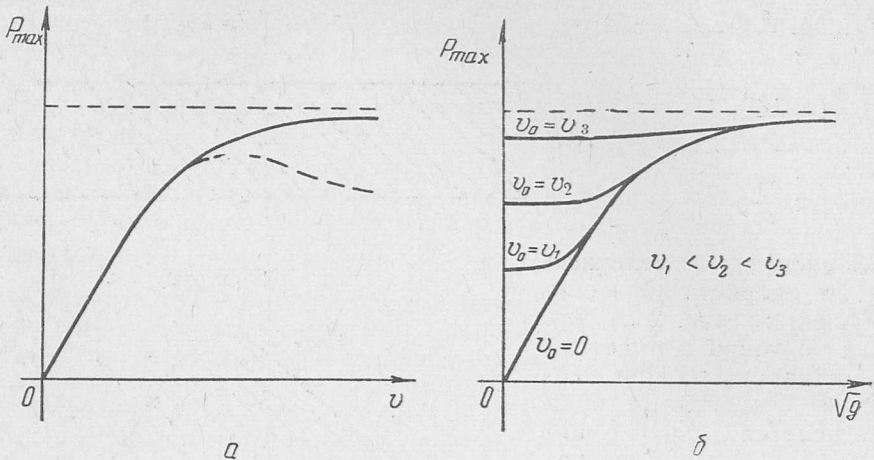


Рис. 2.

Влияние размеров областей возбуждения и торможения рецептивного поля на реакцию детектора можно исследовать на модели с функцией влияния

$$G(x - x_0, y - y_0, t - t_0) = 1 [a - \sqrt{(x - x_0)^2 + (y - y_0)^2}] \gamma_1 e^{-\gamma_1(t-t_0)} - 1 [b - \sqrt{(x - x_0)^2 + (y - y_0)^2}] \gamma_2 e^{-\gamma_2(t-t_0)} \quad (11)$$

(рис. 3). Если такой модели предъявить движущееся вдоль оси  $x$  с постоянной скоростью  $\delta$ -видное «микропятно», которое можно представить в виде соотношения

$$I(x_0, y_0, t_0) = \delta(vt_0 - x_0) \delta(y_0), \quad (12)$$

то реакция элементов модели, расположенных на оси  $x$ , может быть найдена с помощью выражения

$$P(x, 0, t) = \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} 1 [a - \sqrt{(x - x_0)^2 + y_0^2}] \gamma_1 e^{-\gamma_1(t-t_0)} \delta(vt_0 - x_0) \times \\ \times \delta(y_0) dx_0 dy_0 dt_0 - \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} 1 [b - \sqrt{(x - x_0)^2 + y_0^2}] \gamma_2 e^{-\gamma_2(t-t_0)} \delta(vt_0 - \\ - x_0) \delta(y_0) dx_0 dy_0 dt_0 = P_1(x, t) - P_2(x, t), \quad (13)$$

в котором

$$P_1(x, t) = \begin{cases} 0, & x > vt + a, \\ 1 - \exp\left[-\frac{\gamma_1}{v}(vt - x + a)\right], & vt - a < x < vt + a, \\ 2 \operatorname{sh} \frac{\gamma_1 a}{v} \exp\left[-\frac{\gamma_1}{v}(vt - x)\right], & x < vt - a; \end{cases} \quad (14)$$

$$P_2(x, t) = \begin{cases} 0, & x > vt + b, \\ 1 - \exp\left[\frac{\gamma_2}{v}(vt - x + b)\right], & vt - b < x < vt + b, \\ 2 \operatorname{sh} \frac{\gamma_2 b}{v} \exp\left[-\frac{\gamma_2}{v}(vt - x)\right], & x < vt - b; \end{cases} \quad (15)$$

а постоянные  $a$  и  $b$  определяют соответственно протяженность областей возбуждения и торможения. Графики функций  $P(x, 0, t)$ ;  $P_1(x, t)$ ;  $P_2(x, t)$  представлены на рис. 4. Анализ уравнения (13) показывает, что с увеличением размеров области торможения ответная реакция модели уменьшается и даже может стать отрицательной. Условие существования реакции модели на движущееся «микротяжно» при нулевом пороге срабатывания элементов среды ( $c = 0$ ) сводится к неравенству

$$P(x, 0, t)_{\max} > 0. \quad (16)$$

В результате решения этого неравенства может быть получено соотношение между допустимыми размерами области возбуждения и области торможения

$$\frac{b}{a} < 2 \frac{\gamma_1}{\gamma_2} - 1. \quad (17)$$

Как видно из неравенства (17), пропорции между размерами областей определяются отношением постоянных затухания инерции

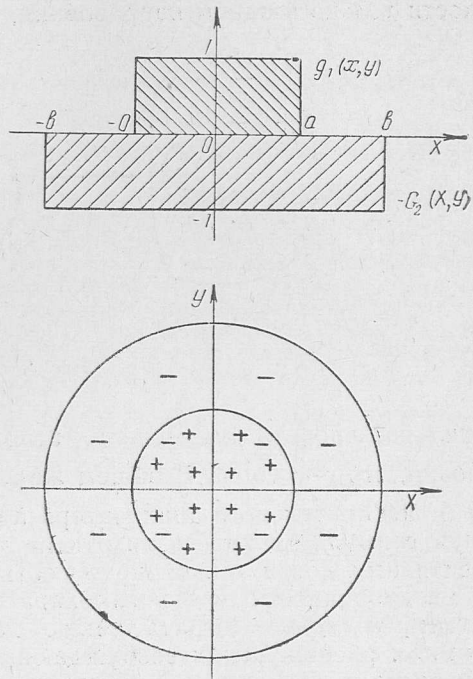


Рис. 3.

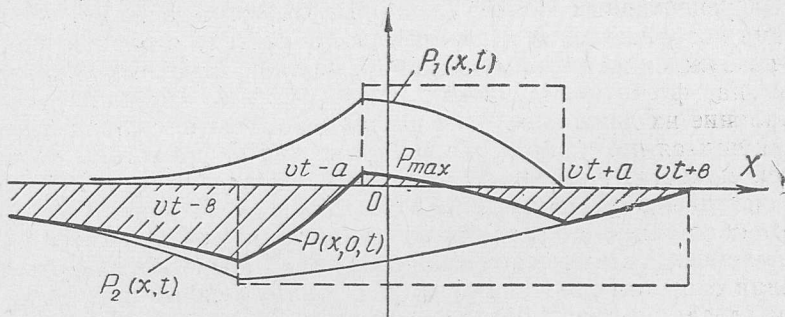


Рис. 4.

этих процессов ( $\frac{1}{\gamma_1}$  и  $\frac{1}{\gamma_2}$ ) и не зависят от скорости движения возмущения. Условие (17) справедливо также для локальных радиусов областей возбуждения и торможения рецептивных полей сложной конфигурации. В таких полях неравенство (17) может выполняться только для отдельных направлений движения стимула, что эквивалентно детектированию

движения исключительно в этих направлениях. Элементы сетчатки глаза лягушки, выделяющие одно предпочтительное направление движения раздражителя, были названы в физиологии детекторами направления движения [5]. В направлениях, отличных от предпочтительного, реакция таких детекторов либо совсем отсутствует, либо незначительна. На рис. 5, а показаны конфигурации рецептивных полей, позволяющих выделять движения пятен, на рис. 5, б — полосок и перепадов яркости только в одном направлении, отмеченном стрелкой. Такие поля

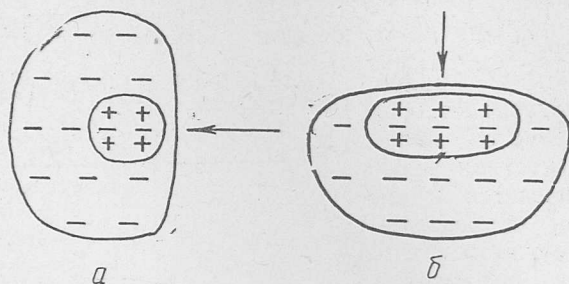


Рис. 5.

можно исследовать на модели, используя выражения (13), (17) при условии, что  $\frac{\gamma_1}{\gamma_2} = \text{const}$ . В общем же случае чувствительность рецептивных полей зрительного анализатора к определенному направлению движения стимула может возникать не только за счет асимметрии форм рецептивных полей. Анализируя соотношение (17), нетрудно заметить, что неоднородность временных характеристик полей в отдельных направлениях может играть такую же роль, как и асимметрия во взаимном расположении возбуждающей и тормозящей областей рецептивного поля. В каждом конкретном случае доминирует один из этих факторов, поэтому детекторы направления движения отличаются различными пространственными и временными характеристиками и часто не похожи друг на друга.

Следует отметить, что сочетание различных пространственных особенностей рецептивных полей (размеры, форма и асимметрия в расположении возбуждающей и тормозящей областей) с разной инерционностью возбуждения и торможения позволяет выделять движущиеся стимулы на фоне неподвижных и определять скорость, ускорение и направление их движения. Этот вывод относится не только к детекторам движущихся краев, но и распространяется на детекторы контраста, кривизны, яркости, найденные в сетчатке глаза лягушки. Различная инерционность возбуждения и торможения в этих рецептивных полях вызывает обострение их реакции на движущиеся раздражители, сохраняя неизменными статические свойства полей [4]. Усиление ответа при увеличении скорости движения стимула обнаружено во всех детекторах сетчатки глаза лягушки [2], а некоторые из них имеют предпочтительные направления движения раздражителей [4].

Изложенные выше модели могут быть использованы для дальнейших более детальных исследований функциональных и структурных особенностей рецептивных полей, детектирующих движение в зрительных анализаторах различных животных. Результаты, описанные в данной работе, могут найти применение и для построения нейроподобных технических систем, выделяющих движущиеся объекты на фоне непо-

движных и измеряющих параметры их движения — скорость, ускорение и направление. Некоторые из рассмотренных моделей уже реализованы нами на телевизионных системах.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ф. Розенблатт. Принципы нейродинамики. Изд-во «Мир», 1965.
2. O. J. Grüsser, D. Finkelstein, U. Grüsser-Gorner. The Effekt of Stimulus Yelocity on the Response of Movement Sensitive Neurons of the Frog's Retina. «Pflügers Arch. ges. Physiol.», 1968, № 300.
3. А. Коут. Машинная интерпретация изображений на экране радиолокатора. Сб. «Проблемы бионики». Изд-во «Мир», 1965.
4. Дж. Леттвин, Г. Матурана, У. Мак-Каллок, У. Питтс. Что сообщает глаз лягушки мозгу лягушки. Сб. «Электроника и кибернетика в биологии и медицине» Изд-во иностр. лит., 1963.
5. А. Л. Бызов. Электрофизиологические исследования сетчатки. Изд-во «Наука», 1966.
6. Г. М. Зенкин, В. В. Максимов. Исследование горизонтального взаимодействия на уровне медленных биполяров сетчатки лягушки, II. Количественные характеристики взаимодействия. «Биофизика», 1964, № 9.
7. Ю. П. Бугай. Исследование нейронподобных элементов и систем как устройств первичной переработки информации. Автореф. канд. дисс., Харьков, 1968.
8. Ю. И. Зозуля, В. Г. Червов, Ю. П. Бугай. Математические модели детекторов сетчатки глаза лягушки. Сб. «Проблемы бионики», вып. 4. Изд-во ХГУ, Харьков, 1970.
9. А. Бертулис, В. Д. Глезер, Н. Б. Костелянец, Н. Ф. Подвигин, И. Н. Шеталов. Новые данные о функциональной организации рецептивного *оп*-поля сетчатки и его модели. Сб. «Вопросы бионики». Изд-во «Наука», 1967.

### ОБ ОДНОМ ПРИМЕНЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИНЦИПОВ ДЛЯ АВТОМАТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА СЛОЖНЫХ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ИЗОБРАЖЕНИЙ

*С. Ф. Марченко, В. Г. Червов*

При анализе изображений геометрических фигур и, в частности, письменных знаков в задачах автоматического распознавания возникает необходимость выделения признаков, накладывающих незначительные ограничения на инвариантность их описаний к переносам, поворотам и другим изменениям в реальных шрифтах и рукописных знаках. В [2] рассматриваются биологические принципы выделения информативных признаков изображений геометрических фигур и составляются описания по характеристикам изломов внешней контурной линии машинописных знаков. Эти характеристики — количество линий, принадлежащих точке излома, — при описании соотносятся с начальной точкой отсчета, что позволяет получить однозначные описания анализируемых знаков. Начальная точка отсчета (НТО) определяется здесь, согласно психофизическим данным восприятия зрительной информации, как верхняя крайняя точка изображения.

В настоящей работе описывается способ определения НТО, позволяющий путем соотнесения с ней структурных признаков получать описания изображений письменных знаков, инвариантные масштабным преобразованиям, анизотропным, непропорциональным изменениям, переносу в поле зрения и поворотам в таких пределах, которые допускаются при узнавании человеком этих знаков без привлечения содержания читаемого текста. Этот способ позволяет автоматизировать операции определения НТО и составления описаний изображений письменных знаков средствами электроники и автоматики. Приведем