

пресинаптических окончаниях в сумму импульсных реакций линейной системы с известной передаточной функцией (см. соотношение (2)).

В работе Шеннона [3] указано, что сумма импульсных реакций линейной системы может рассматриваться как динамическая память системы, так как факт самого возмущения системы или суммы реакций от квантованного по времени возмущения, начиная с некоторого момента времени, не важен. Интересна возможность оценки качества предсказания в синаптических образованиях при известном характере нелинейности системы, поскольку это очень важно для определения способов кодирования и принципов переработки информации хотя бы в уже изученных нервных элементах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дж. Экклз. Физиология синапсов. Изд-во «Мир», М., 1966.
2. Ю. П. Бугай, В. Г. Червов. Модель подпороговых явлений в возбудимых элементах. Сб. «Проблемы бионики», вып. 1. Изд-во ХГУ, Харьков, 1968.
3. К. Шеннон. Упрощенный вывод линейной теории сглаживания и предсказания по методу наименьших квадратов. Сб. «Работы по теории информации и кибернетике». Изд-во иностр. лит., 1963.

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ДЕТЕКТОРОВ СЕТЧАТКИ ГЛАЗА ЛЯГУШКИ

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

Изучение пространственных связей в нейронных сетях — одна из актуальных задач биологических и бионических исследований. Решение ее явится еще одним шагом на пути к раскрытию методов передачи и переработки информации в биологических анализаторах и в конечном итоге приведет к построению функционально гибких, надежных и экономически эффективных технических аналогов биологических систем.

Электрофизиологические исследования последних лет [1, 2] показали, что в нервной системе наряду с известными структурными единицами — нейронами — широко распространены особые функциональные образования, включающие целые группы клеток, так называемые рецептивные поля. Рецептивные поля различной конфигурации и сложности найдены на всех уровнях анализаторов нервной системы, включая периферические и корковые отделы. Эти структуры составляют основу разнообразных биологических детекторов, реагирующих на некоторые полезные для организма свойства предъявляемых стимулов. Обнаружение рецептивных полей и выяснение функционального назначения некоторых из них раскрывает действительно существующие способы взаимосвязи нервных единиц в системах из большого числа нервных элементов.

В ряде работ [3—5] сделаны попытки промоделировать операции, которые производят рецептивные поля над поступающими сигналами. Однако в этих исследованиях осуществлен полный анализ лишь одномерных линейных моделей рецептивных полей, что не позволило подробно изучить функциональные особенности этих структур. Из-за ограниченности одномерных моделей многие детекторы из числа найденных в биологических анализаторах не были изучены с единой точки зрения. Некоторые из детекторов вообще еще не получили своей формализации.

Цель данной работы — построение и анализ статической модели детектора длительно сохраняющегося контраста (детектора контура)

некоторых других тесно с ним связанных структур. При этом значительное внимание уделяется наиболее общему с математической точки зрения описанию рассматриваемых структур с использованием аппарата теории обобщенных функций [6, 7].

Построение и анализ модели

Большая плотность связей в нейронной сети и значительное перекрытие рецептивных полей позволяют отвлечься от дискретного характера сети и рассматривать ее как некоторую непрерывную нейронную среду, где каждый элемент оказывает непрерывное влияние на некоторую область окружающих элементов среды с положительным и отрицательным весом, а также имеет определенный порог срабатывания.

Реакцию такой однородной среды с линейными безынерционными связями между элементами на возмущение $I(x_0, y_0)$ можно найти в следующем виде:

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

где

$$P(x, y) = \iint_{R^2} G(x - x_0, y - y_0) I(x_0, y_0) dx_0 dy_0 - \quad (2)$$

реакция линейной части системы;

$G(x - x_0, y - y_0)$ — функция влияния линейной части среды;

c — порог срабатывания элемента среды;

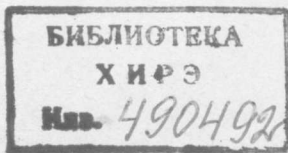
$$1(u) = \begin{cases} 1, & \text{если } u \geq 0; \\ 0, & \text{если } u < 0. \end{cases}$$

Свойства подобных сред полностью определяются видом функции $G(x - x_0, y - y_0)$ и величиной порога срабатывания c . Рассматриваемые функции влияния являются непрерывными аналогами дискретных распределений весов отдельных связей рецептивных полей в пространстве. Качественно эти распределения могут быть найдены в электрофизиологическом эксперименте.

Первоначально в сетчатке глаза лягушки был обнаружен детектор длительно сохраняющегося контраста. В [1] содержится следующее определение этого детектора: «Безмякотные аксоны нейронов этой группы не реагируют на включение или выключение общего освещения. Если край объекта, более светлого или более темного, чем фон, движется в рецептивном поле и останавливается в нем, сразу же начинается генерация импульсов. Этот разряд продолжается независимо от того, каково соотношение размеров объекта и рецептивного поля... Ответная реакция на распределение света, дающего резкий контраст в пределах рецептивного поля, точно совпадает с данными, полученными Гартлайном о нервных волокнах «включено».

Из этого определения следует, что функция влияния модели такого детектора должна иметь скомпенсированные области положительных и отрицательных значений, т. е. двойной интеграл от этой функции по всей плоскости будет равен нулю. Кроме того, она должна обладать свойствами, характерными для волокон типа «включено»: круговой симметрией относительно точки приложения, положительным максимумом в этой точке и отрицательным минимумом на периферии.

Нетрудно доказать, что подобными свойствами обладают любые функции, аппроксимирующие обобщенную функцию с точечным носителем



$-n \left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) \delta(x, y)$. В предельном случае реакция линейной части детектора может быть найдена из выражения

$$P(x, y) = -n \iint_{R^2} \left(\frac{\partial^2}{\partial x_0^2} + \frac{\partial^2}{\partial y_0^2} \right) \delta(x - x_0, y - y_0) I(x_0, y_0) dx_0 dy_0 =$$

$$= -n \left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) I(x, y), \quad (3)$$

т. е. любая реальная система, выделяющая контур возмущения, приближенно считает лапласиан с обратным знаком от этого возмущения [8]

Физиологически обоснованной аппроксимацией лапласиана от двумерной δ -функции следует считать функцию, представляющую собой разность двух непрерывных, симметричных относительно начала координат функций, соответствующих возбуждающему и тормозящему влияниям нейрона на окружающую его группу нейронов.

Примерами таких функций могут быть

$$1) G_1(x, y) = A_1 \exp(-\alpha_1 \sqrt{x^2 + y^2}) - A_2 \exp(-\alpha_2 \sqrt{x^2 + y^2}) \quad (4)$$

при

$$\frac{A_1}{\alpha_1^2} = \frac{A_2}{\alpha_2^2} = N; \quad (5)$$

$$2) G_2(x, y) = B_1 \exp[-\beta_1^2(x^2 + y^2)] - B_2 \exp[-\beta_2^2(x^2 + y^2)] \quad (6)$$

при

$$\frac{B_1}{\beta_1^2} = \frac{B_2}{\beta_2^2} = M; \quad (7)$$

где $\frac{1}{\alpha_1}, \frac{1}{\beta_1}$ — постоянные затухания иррадиации;

$\frac{1}{\alpha_2}, \frac{1}{\beta_2}$ — постоянные затухания нервной индукции.

Соотношения (5) и (7) являются условиями отсутствия реакции системы на однородное возмущение, или условиями полной компенсации. Они могут быть легко найдены из выражения

$$\iint_{R^2} G(x - x_0, y - y_0) dx_0 dy_0 = 0.$$

В зависимости от величин амплитуд тормозной и возбуждающей составляющих функции влияния, можно получить или детектор типа «включено» ($A_1 > A_2, B_1 > B_2$), или детектор типа «выключено» ($A_1 < A_2, B_1 < B_2$), или детектор типа «включено — выключено» ($A_1 = A_2, B_1 = B_2$). Свойства детектора последнего типа определяются, в основном, его временными характеристиками, поэтому в данной работе он не рассматривается.

В дальнейшем анализ модели будет проведен на примере функции влияния вида (6), график которой изображен на рис. 1, однако результаты могут быть легко распространены и на другие функции влияния, аппроксимирующие $-n \left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) \delta(x, y)$.

Свойства детектора длительно сохраняющегося контраста определяются его реакцией на постоянное в полуплоскости возмущение

$$I(x_0, y_0) = m1(x_0).$$

Реакцию линейной части модели на это возмущение запишем в виде

$$P(x, y) = m \int_0^\infty dx_0 \int_{-\infty}^\infty \left\{ B_1 e^{-\beta_1^2 [(x-x_0)^2 + (y-y_0)^2]} - B_2 e^{-\beta_2^2 [(x-x_0)^2 + (y-y_0)^2]} \right\} dy_0. \quad (8)$$

Выполнив математические преобразования, получим

$$P(x, y) = P(x) = \frac{\pi}{2} m \left[\frac{B_1}{\beta_1^2} \operatorname{erf}(\beta_1 x) - \frac{B_2}{\beta_2^2} \operatorname{erf}(\beta_2 x) \right]. \quad (11)$$

Далее, воспользовавшись условием полной компенсации возбуждения торможением (7), перепишем (11) в виде

$$P(x) = \frac{\pi}{2} mM [\operatorname{erf}(\beta_1 x) - \operatorname{erf}(\beta_2 x)]. \quad (12)$$

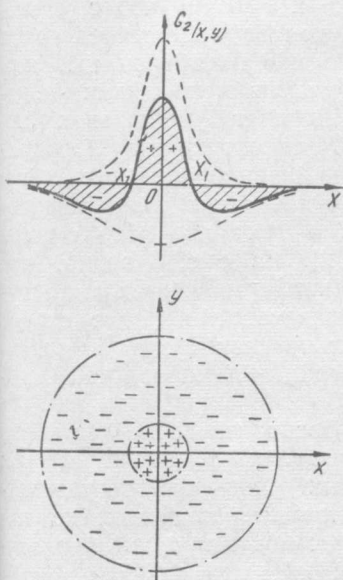


Рис. 1.

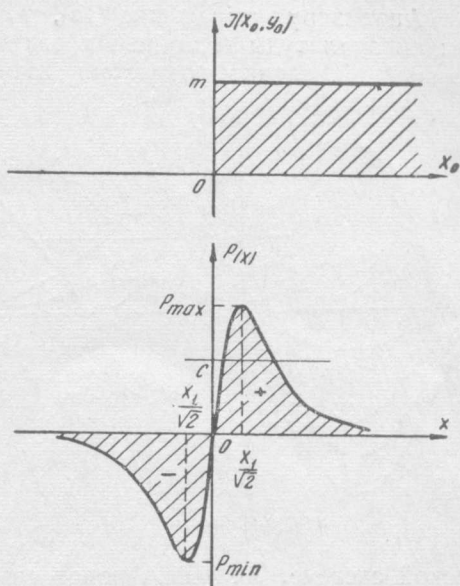


Рис. 2.

Экстремальные точки реакции $P(x)$ (рис. 2) определяются соотношениями

$$\begin{aligned} P(x) &= P_{\max} \text{ при } x = \frac{x_1}{\sqrt{2}}, \\ P(x) &= P_{\min} \text{ при } x = -\frac{x_1}{\sqrt{2}}, \end{aligned} \quad (13)$$

где x_1 — радиус положительной зоны функции влияния.

Таким образом, реакция имеет место по обе стороны границы возмущения. При этом слева от границы имеет место минимум, а справа — максимум реакции. На достаточном удалении от экстремальных точек возмущение почти полностью уравнивается системой, т. е. система чувствительна только к границе (контур) однородного возмущения.

Из выражения (12) видно, что амплитуда реакции прямо пропорциональна амплитуде возмущения (модель линейная), в то время как физиологические исследования [1] свидетельствуют о слабой чувствительности детектора длительно сохраняющегося контраста и детектора выпуклых краев к амплитуде раздражения. Этот эффект можно учесть введением нелинейных зависимостей

$$\begin{aligned} \beta_1 &= \gamma_1 \sqrt{I(x_0, y_0) + a}, \\ \beta_2 &= \gamma_2 \sqrt{I(x_0, y_0) + a}. \end{aligned} \quad (14)$$

значения максимума реакции. Непосредственно из соотношения (19) видно, что реакция на «прямой угол» представляет собой суперпозицию реакций на «стороны угла» (12) и имеет добавку (слагаемое в первых квадратных скобках в соотношении (19)). При $x = y = \frac{x_1}{\sqrt{2}} P(x, y)$

имеет максимум, равный $\approx \frac{3}{2} P_{\max}$, т.е. амплитуда реакции модели на угол примерно в 1,5 раза больше амплитуды ее реакции на прямолинейный край однородного возмущения. Если же модели предъявляется сигнал в виде квадрата с диагональю, равной диаметру положительной зоны функции влияния, то амплитуда реакции может достигать $\approx 3P_{\max}$. Дальнейшее уменьшение размеров возмущения приводит к уменьшению амплитуды реакции, что вполне согласуется с электрофизиологическими данными. Минимальные размеры сигнала, на который еще сохраняется реакция, определяются, в основном, порогом срабатывания детектора.

Таким образом, при $c > P_{\max}$ из детектора контура возмущения можно получить детектор выпуклых краев, детально описанный как самостоятельная функциональная единица сетчатки глаза лягушки в [1].

Однако авторы этой работы сами указывают на близость данных групп детекторов: «Группы не являются совершенно обособленными. В некоторых случаях наблюдается смещение их функций. С одной стороны, некоторые детекторы выпуклости хорошо реагируют на незначительную выпуклость краевых линий... С другой стороны, некоторые датчики из той же группы с трудом настраиваются на неопределенно длительную реакцию и обнаруживают лишь немного большую импульсацию, функционировав, таким образом, скорее как детекторы краев, однако они никогда не реагируют на прямые края».

Наиболее существенное функциональное различие между этими группами состоит в том, что детекторы краев являются рецептивными полями типа «включено», а детекторы выпуклости — полями типа «выключено» и поэтому они реагируют только на темные выпуклые объекты. Предметы более светлые, чем фон, не вызывают реакции, если они не имеют такой рельефности, при которой бы улавливалась легкая тень.

При пороге срабатывания элементов нейронной среды $c < P_{\max}$ модель реагирует и на вогнутый край более светлых, чем фон, однородных возмущений. Подобным же свойством обладает и детектор длительно сохраняющегося контраста сетчатки глаза лягушки.

Нейрофизиологами было замечено [1], что у некоторых детекторов краевого контраста при определенной величине «угла между границей контраста и осью тела лягушки» ответной реакции не наблюдается. Для моделирования подобного эффекта на рассмотренной ранее модели достаточно в одном из направлений иметь близкие значения постоянных затухания иррадиации и нервной индукции (рис. 4). В общем случае функцией влияния такой структуры может быть любая функция, аппроксимирующая обобщенную функцию с точечным носителем $(r \frac{\partial}{\partial x} + s \frac{\partial}{\partial y})^2 \delta(x, y)$,

т.е. подобные детекторы приближенно считают вторую производную от

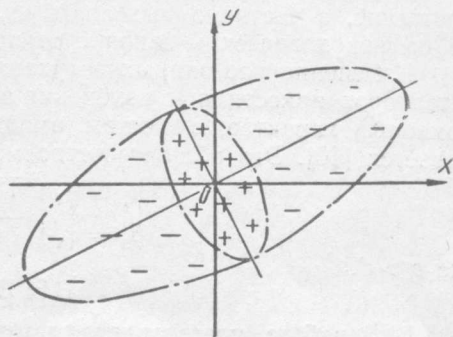


Рис. 4.

возмущения в одном из направлений. Граница, ориентированная в данном направлении, естественно, выделена не будет.

Кроме уже рассмотренных детекторов, в сетчатке глаза лягушки найдены детекторы яркости, реагирующие на абсолютную яркость раздражителя [1, 2]. Модель этих детекторов отличается от основной модели лишь невыполнением условия полной компенсации возбуждения торможением (8). В предельном случае функция влияния подобной структуры может быть записана в виде

$$G(x, y) = \left[p - q \left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) \right] \delta(x, y). \quad (20)$$

Иными словами, такие рецептивные поля частично повторяют раздражение, а частично выделяют из него контур. Для них справедлив нейрофизиологический закон суммации раздражения [9].

Изменение постоянных затухания иррадиации и нервной индукции детекторов яркости при изменении амплитуды раздражителя носит неравномерный характер, с ростом амплитуды возмущения торможение усиливается [10]. Это обстоятельство можно учесть введением зависимостей

$$\begin{aligned} \beta_1 &= \gamma_1 \sqrt{I(x_0, y_0) + d}, \\ \beta_2 &= \gamma_2 \sqrt{I(x_0, y_0) + e}, \end{aligned} \quad (21)$$

где $e > d$.

ВЫВОДЫ

1. В работе представлена двумерная модель детектора длительно сохраняющегося контраста (детектора контура), построенная на основе анализа данных электрофизиологических исследований сетчатки глаза лягушки. Значительное внимание уделено обобщенному описанию данной модели.

2. Показана роль порога срабатывания нейрона на функции детектора. Доказано структурное единство детектора длительно сохраняющегося контраста и детектора выпуклых краев.

3. Рассмотрены некоторые видоизменения детектора длительно сохраняющегося контраста и детектора кривизны, указано влияние этих видоизменений на функциональные особенности детекторов.

4. Структурное единство детекторов сетчатки глаза лягушки подтверждает морфологическую однородность сетчатки глаза лягушки, а также указывает на роль разброса параметров сетчатки в формировании различных по функциональным особенностям детекторов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дж. Летвин, Г. Матурана, У. Мак-Каллок, У. Питтс. Чт. сообщает глаз лягушки мозгу лягушки. Сб. «Электроника и кибернетика в биологии и медицине». Изд-во иностр. лит-ры, 1963.
2. В. Д. Глезер. Механизмы опознания зрительных образов. Изд-во «Наука» 1966.
3. Г. Ферстер. Биологика. Сб. «Проблемы бионики». Изд-во «Мир», 1965.
4. Ф. Розенблатт. Принципы нейродинамики. Изд-во «Мир», 1965.
5. И. А. Любинский, В. П. Яхно. Преобразование области возбуждения нейронным слоем с латеральными связями. Сб. «Теория и средства автоматизации». Изд-во «Наука», 1968.
6. Я. Микусинский, Р. Сикорский. Элементарная теория обобщенных функций. Изд-во иностр. лит-ры, 1963.
7. И. М. Гельфанд, Г. Е. Шилев. Обобщенные функции. Вып. 1. Обобщенные функции и действия над ними. Физматгиз, 1958.
8. Д. С. Лебедев, И. И. Цуккерман. Телевидение и теория информации. Изд-во «Энергия», 1965.
9. Ю. П. Бугай. Исследование нейроподобных элементов и систем как устройств первичной переработки информации. Автореф. канд. дисс., Харьков, 1968.
10. Н. Б. Костелянец. О торможении в рецептивном *off*-поле сетчатки лягушки. Сб. «Проблемы физиологической оптики», т. 14. Изд-во «Наука», 1967.