

С. Ф. КАЦАЛАП

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СВОЙСТВ
НЕЙРОННЫХ СТРУКТУР, ЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ К ДВИЖЕНИЮ**

Изучение зрительного анализатора показывает, что в его различных отделах имеются нейронные структуры, избирательно реагирующие на те или иные пространственно-временные сигналы. Среди этих структур важное место занимают нейроны, чувствительные преимущественно к движущимся стимулам, — так называемые детекторы движения [1—4]. В процессе исследований рецептивных полей детекторов движения установлено, что реакция одних детекторов не зависит или слабо зависит от направления движения стимула в рецептивном поле, в то время как в других детекторах наблюдается максимальная реакция при движении стимула через рецептивное поле только в определенном (предпочтительном) направлении. Движение стимула в противоположном (нулевом) направлении вызывает отрицательную реакцию либо не вызывает ее вообще. Отклонение от предпочтительного направления приводит к уменьшению реакции, а при движении стимула через рецептивное поле в направлении, перпендикулярном к предпочтительному направлению, возникает минимальная реакция.

В настоящее время разработан ряд математических моделей [5, 6] и технических систем, эмулирующих поведение детекторов движения и детекторов направленного движения [7—9]. Однако в существующих математических моделях рассматривается в основном поведение отдельных нейронных структур, поэтому такие модели описывают только частные механизмы пространственно-временной фильтрации сигналов.

В данной работе предлагаются модели детекторов движения детекторов направленного движения. При этом задача о пространственно-временной фильтрации рассматривается в более общем плане, что позволяет подойти к разработке конкретных алгоритмов этой задачи и сопоставить математические модели нейронных структур с предложенными функциональными.

Теоретическое исследование детектора движения целесообразно начать с описания одномерной модели.

Пусть имеется неподвижный стимул, который соответствует одному сигналу $I(x)$, заданному на интервале $[a, b]$. При движении стимула соответствующий входной сигнал $I[x + s(t)]$ будет задан на интервале $[a + s(t), b + s(t)]$, где $s(t)$ — закон движения стимула.

Дифференцирование входного сигнала во времени позволяет записать соотношение

$$\frac{\partial I}{\partial t} = \frac{\partial I}{\partial x} \frac{\partial s}{\partial t}. \quad (1)$$

(1) можно определить скорость движения стимула

$$\frac{\partial s}{\partial t} = \frac{\frac{\partial I}{\partial t}}{\frac{\partial I}{\partial x}}. \quad (2)$$

Анализ (2) показывает, что в результате движения стимула в направлении уменьшения значения координаты x величина $\frac{\partial s}{\partial t}$ принимает положительное значение, а при движении в противоположном направлении — отрицательное. Если стимул неподвижен, $\frac{\partial s}{\partial t}$ является равным нулю. Чтобы реакция модели не зависела от направления, достаточно в (2) использовать модульное преобразование

$$R(t) = \left| \frac{\frac{\partial I}{\partial t}}{\frac{\partial I}{\partial x}} \right|. \quad (3)$$

Преобразования (2) и (3) целесообразно использовать в модели и необходимости измерить скорость движущегося стимула. Однако для ряда задач достаточно лишь выделить движущиеся стимулы на фоне неподвижных. В этом случае реакцию модели следует выделять из выражений

$$R_1(t) = k \frac{\partial I}{\partial t}; \quad (4)$$

$$R_2(t) = k \left| \frac{\partial I}{\partial t} \right|, \quad (5)$$

где k — коэффициент пропорциональности.

В дальнейшем будет показано, что уравнения (4), (5) справедливы также для двумерной и трехмерной моделей. Выражение соответствует реакции элемента on-типа, а (5) — реакции элемента on-off-типа. Соотношения (4), (5) могут быть представлены в интегральном виде

$$R_1(t) = k \int_{-\infty}^t I(t_0) \delta'(t - t_0) dt_0;$$

$$R_2(t) = k \left| \int_{-\infty}^t I(t_0) \delta'(t - t_0) dt_0 \right|,$$

где $\delta'(t - t_0)$ — первая производная от δ -функции Дирака.

Из равенства (6) или (7) вытекает, что функция $g(t - t_0)$, аппроксимирующая $\delta'(t - t_0)$, должна удовлетворять условию

$$\int_{-\infty}^t g(t - t_0) dt_0 = 0 \text{ при } t \rightarrow \infty,$$

которое обеспечивает выделение движущихся объектов на фоне неподвижных. Степень приближения аппроксимирующей функции будет влиять на длительность переходного процесса: чем точнее аппроксимация, тем короче переходный процесс.

Рассмотрим двумерную модель детектора движения.

Пусть имеется неподвижный стимул, который соответствует в двумерном сигналу $I(x, y)$, заданному на области $\Phi(x, y)$. При движении стимула соответствующий сигнал $I[x + s_1(t), y + s_2(t)]$ будет задан на области $\Phi[x + s_1(t), y + s_2(t)]$, где $s_1(t)$, $s_2(t)$ — закон движения стимула по направлению осей x и y соответственно.

Дифференцирование входного сигнала во времени приводит к соотношению

$$\frac{\partial I}{\partial t} = \frac{\partial I}{\partial x} \frac{\partial s_1}{\partial t} + \frac{\partial I}{\partial y} \frac{\partial s_2}{\partial t}.$$

После дифференцирования (9) по переменной x получим

$$\frac{\partial^2 I}{\partial t \partial x} = \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial s_1}{\partial t} + \frac{\partial^2 I}{\partial y \partial x} \frac{\partial s_2}{\partial t}.$$

Решая совместно (9), (10), можно определить составляющие скорости, направленные по осям x и y :

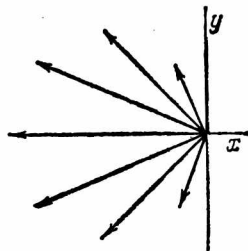
$$\frac{\partial s_1}{\partial t} = \frac{\frac{\partial I}{\partial t} \frac{\partial^2 I}{\partial y \partial x} - \frac{\partial^2 I}{\partial t \partial x} \frac{\partial I}{\partial y}}{\frac{\partial x}{\partial x} \frac{\partial^2 I}{\partial y \partial x} - \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial I}{\partial y}};$$

$$\frac{\partial s_2}{\partial t} = \frac{\frac{\partial I}{\partial x} \frac{\partial^2 I}{\partial t \partial x} - \frac{\partial I}{\partial t} \frac{\partial^2 I}{\partial x^2}}{\frac{\partial I}{\partial x} \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} - \frac{\partial I}{\partial y} \frac{\partial^2 I}{\partial x^2}}.$$

С учетом (11), (12) найдем скорость движения стимула

$$v = \left| \sqrt{\left(\frac{\partial s_1}{\partial t}\right)^2 + \left(\frac{\partial s_2}{\partial t}\right)^2} \right| = \left| \frac{\sqrt{\left(\frac{\partial I}{\partial t} \frac{\partial^2 I}{\partial y \partial x} - \frac{\partial^2 I}{\partial t \partial x} \frac{\partial I}{\partial y}\right)^2 + \left(\frac{\partial I}{\partial x} \frac{\partial^2 I}{\partial t \partial x} - \frac{\partial I}{\partial t} \frac{\partial^2 I}{\partial x^2}\right)^2}}{\frac{\partial I}{\partial x} \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} - \frac{\partial I}{\partial y} \frac{\partial^2 I}{\partial x^2}} \right|. \quad (13)$$

Таким образом, если реакция нейронной структуры пропорциональна скорости движущегося в рецептивном поле стимула, то ее можно описать с помощью выражения (13). Такая нейронная структура позволяет измерять скорость движения стимула. Если необходимо лишь выделить движущиеся объекты на фоне неподвижных, то на основании анализа уравнения (13) реакция соответствующей структуры определяется, как и для одномерной модели, формулами (4), (5). Поэтому дальнейшее исследование двумерной модели изотропного детектора движения сводится к одномерной.



Свойства детектора направленного движения становятся очевидными в результате анализа выражения (11), которое определяет составляющую скорости, направленную по оси x . Следовательно, если стимул движется в направлении, перпендикулярном к оси x , т.е. параллельно оси y , то выражение (11) принимает нулевое значение. Изменение направления движения стимула на противоположное приводит к изменению знака в уравнении (11). Движение стимула, параллельное оси x , вызывает в направлении уменьшения значения координаты максимальное, а в противоположном — минимальное значение (11). Величина $\frac{\partial s_1}{\partial t}$ в зависимости от направления движения стимула определяется соотношением

$$\frac{\partial s_1}{\partial t} = v \cos \alpha = \frac{\frac{\partial I}{\partial t} \frac{\partial^2 I}{\partial y \partial x} - \frac{\partial^2 I}{\partial t \partial x} \frac{\partial I}{\partial y}}{\frac{\partial I}{\partial x} \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} - \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial I}{\partial y}}, \quad (14)$$

где v — скорость движения стимула, определяемая из формулы (13) — угол между осью x и направлением движения стимула.

Зависимость реакции от направления движения стимула показана на рисунке. Применение модульной операции позволяет сделать оператор (11) нечувствительным к изменению на противоположное направление движения стимула:

$$R(t) = \left| \frac{\frac{\partial I}{\partial t} \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} - \frac{\partial^2 I}{\partial t \partial x} \frac{\partial I}{\partial y}}{\frac{\partial I}{\partial x} \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} - \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial I}{\partial y}} \right|. \quad (15)$$

Если ставится задача о выделении стимулов, движущихся в определенном направлении, то при этом не следует измерять скорости их движения. Для решения этой задачи достаточно воспользоваться оператором

$$R(t) = \frac{\partial I}{\partial t} \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} - \frac{\partial^2 I}{\partial t \partial x} \frac{\partial I}{\partial y}.$$

Выражение (16) можно представить в интегральном виде

$$R(t) = \int_{-\infty}^t \delta'_t(t-t_0) I(t_0) dt_0 \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} \delta''_{xy}(x-x_0, y-y_0) \sqrt{I(x_0, y_0)} dx_0 dy_0 - \int_{-\infty}^t \int_{-\infty}^{\infty} \delta'_{ix}(t-t_0, x-x_0) I(t_0, x_0) dt_0 dx_0 \int_{-\infty}^{\infty} \delta'_{iy}(y-y_0) I(y_0) dy_0,$$

где δ'_t , δ''_{xy} , δ'_{ix} , δ'_{iy} — аппроксимации соответствующих производных δ -функции.

Для усиления дирекционной чувствительности к оператору (11), (16), (17) можно использовать преобразования, возведенные в степень. В случае четной степени реакция оператора будет омаковой при движении стимула в прямом и противоположном направлениях. При нечетной степени изменение направления движения стимула на противоположное приводит к перемене знака реакции.

Существуют нейронные структуры, которые реагируют инерционно на изменение скорости стимула, движущегося в рецептивном поле, и слабо — при прямолинейном движении в рецептивном поле стимула с постоянной скоростью. К таким структурам относятся «нейроны тождества», обнаруженные в зрительной системе лягушки [4]. Для функционального моделирования этих структур можно воспользоваться соотношением

$$R(t) = \sqrt{\left(\frac{\partial^2 s_1}{\partial t^2}\right)^2 + \left(\frac{\partial^2 s_2}{\partial t^2}\right)^2},$$

где $\frac{\partial^2 s_1}{\partial t^2}$, $\frac{\partial^2 s_2}{\partial t^2}$ получаются путем дифференцирования во времени ражений (9), (10) соответственно.

При прямолинейном равномерном движении стимула $\frac{\partial s_1}{\partial t}$ и $\frac{\partial s_2}{\partial t}$ не зависят от времени. Поэтому $\frac{\partial^2 s_1}{\partial t^2} = 0$, $\frac{\partial^2 s_2}{\partial t^2} = 0$ и, следовательно, $R(t) = 0$.

Рассмотрим трехмерную модель детектора движения.

Пусть подвижный стимул $I[x + s_1(t), y + s_2(t), z + s_3(t)]$ находится на области $\Phi[x + s_1(t), y + s_2(t), z + s_3(t)]$, где $s_1(t)$, $s_2(t)$, $s_3(t)$ — законы движения стимула по направлению осей x , y , z .

Продифференцируем входной сигнал во времени:

$$\frac{\partial I}{\partial t} = \frac{\partial I}{\partial x} \frac{\partial s_1}{\partial t} + \frac{\partial I}{\partial y} \frac{\partial s_2}{\partial t} + \frac{\partial I}{\partial z} \frac{\partial s_3}{\partial t}. \quad (19)$$

После дифференцирования (19) по переменным x , y получим выражения

$$\frac{\partial^2 I}{\partial t \partial x} = \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial s_1}{\partial t} + \frac{\partial^2 I}{\partial y \partial x} \frac{\partial s_2}{\partial t} + \frac{\partial^2 I}{\partial z \partial x} \frac{\partial s_3}{\partial t}; \quad (20)$$

$$\frac{\partial^2 I}{\partial t \partial y} = \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} \frac{\partial s_1}{\partial t} + \frac{\partial^2 I}{\partial y^2} \frac{\partial s_2}{\partial t} + \frac{\partial^2 I}{\partial z \partial y} \frac{\partial s_3}{\partial t}. \quad (21)$$

Из (19) — (21) можно получить оператор, который не реагирует на движение стимула по направлению одной из трех координат:

$$R(t) = \frac{\partial^2 I}{\partial z \partial x} \frac{\partial I}{\partial t} - \frac{\partial^2 I}{\partial t \partial x} \frac{\partial I}{\partial z}. \quad (22)$$

Оператор (22) нечувствителен к движению стимула по направлению оси z , а своего максимального значения он достигает при движении стимула в плоскости xoy . Решая совместно уравнения (19) — (21), можно получить оператор, который дает максимальную реакцию при движении стимула по направлению одной координаты и не реагирует на движение стимула в плоскости двух остальных координат:

$$\frac{\partial s_3}{\partial t} = \frac{\frac{\partial^2 I}{\partial x \partial t} \left(\frac{\partial^2 I}{\partial y^2} \frac{\partial I}{\partial x} - \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} \frac{\partial I}{\partial y} \right) + \frac{\partial^2 I}{\partial y \partial t} \left(\frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial I}{\partial y} - \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} \frac{\partial I}{\partial x} \right) + \frac{\partial I}{\partial t} \left[\left(\frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} \right)^2 - \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial^2 I}{\partial y^2} \right]}{\frac{\partial^2 I}{\partial x \partial z} \left(\frac{\partial^2 I}{\partial y^2} \frac{\partial I}{\partial x} - \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} \frac{\partial I}{\partial y} \right) + \frac{\partial^2 I}{\partial y \partial z} \left(\frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial I}{\partial y} - \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} \frac{\partial I}{\partial x} \right) + \frac{\partial I}{\partial z} \left[\left(\frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} \right)^2 - \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial^2 I}{\partial y^2} \right]}. \quad (23)$$

Оператор (23) принимает максимальное по модулю значение при движении стимула по направлению оси z и не реагирует на движение стимула в плоскости xoy . Если принять, что эта плоскость соответствует «полю зрения» животного, то такой оператор при соответствующем выборе направлений осей координат будет принимать максимальное положительное значение при приближении стимула к животному, максимальное отрицательное значение — при удалении стимула от него и нулевое значение — при движении стимула в плоскости, параллельной «полю зрения» животного.

Если не ставится задача об измерении составляющей скорости движения стимула, направленной по оси z , а лишь о выделении движения стимула, направленного по этой оси, то оператор (23) можно несколько упростить:

$$R(t) = \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial t} \left(\frac{\partial^2 I}{\partial y^2} \frac{\partial I}{\partial x} - \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} \frac{\partial I}{\partial y} \right) + \frac{\partial^2 I}{\partial y \partial t} \left(\frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial I}{\partial y} - \frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} \frac{\partial I}{\partial x} \right) + \frac{\partial I}{\partial t} \left[\left(\frac{\partial^2 I}{\partial x \partial y} \right)^2 - \frac{\partial^2 I}{\partial x^2} \frac{\partial^2 I}{\partial y^2} \right]. \quad (24)$$

Этот оператор подобно (16) можно также представить в интегральном виде. Аналогично двумерной модели повышается дирекционная чувствительность трехмерной модели. Определив все эти составляющие скорости движения стимула $\frac{\partial s_1}{\partial t}$, $\frac{\partial s_2}{\partial t}$ и $\frac{\partial s_3}{\partial t}$ из (19) — (21) можно получить уравнение, равное скорости и не зависящее от направления движения стимула:

$$\frac{\partial s}{\partial t} = \sqrt{\left(\frac{\partial s_1}{\partial t}\right)^2 + \left(\frac{\partial s_2}{\partial t}\right)^2 + \left(\frac{\partial s_3}{\partial t}\right)^2}.$$

Анализ выражения (25) показывает, что для выделения движущихся стимулов на фоне неподвижных достаточно воспользоваться операторами (4), (5), которые получены для одномерной модели.

Таким образом, приведенные в данной работе операторы позволяют в некотором приближении описать основные функциональные свойства детекторов движения и детекторов направленного движения зрительного анализатора.

ЛИТЕРАТУРА

1. Grüsser O. J., Finkelstein D., Grüsser—Cornelius H. The Effect of Stimulus Velocity on the Response of Movement Sensitive Neurons of the Frog's Retina. — «Pflügers Archiv ges. Physiol.», 1968, Bd 372, H2, S. 49—66.
2. Mimura K. Movement Discrimination by the Visual System of Flies. — «Z. für vergl. Physiol.», 1971, Bd 73, H2, S. 105—138.
3. Oyster C. W., Barlow H. B. Direction-selective Units in Rabbit Retina: Distribution of Preferred Directions. — «Science», 1967, vol. 156, N 3764, p. 841—842.
4. Леттвин Дж., Маттурана Г., Питтс У., Мак-Каллоу К. Два замечания по поводу зрительной системы лягушки. — В кн.: Теория связи в сенсорных системах. М., 1964, с. 416—432.
5. Морено-Диас Р. Математическая модель аппарата обнаружения движения в ганглиозной клетке сетчатки лягушки. — В кн.: Кибернетические проблемы бионики. М., 1971, с. 201—228.
6. Зозуля Ю. И., Нефедов Ю. И., Червов В. Г., Бугай Ю. Детектирование движения в сетчатке лягушки. — В сб: Проблемы бионики. Вып. 5. Харьков, 1971, с. 30—37.
7. Кацалап С. Ф. Телевизионная модель детектора движения. — В сб: Проблемы бионики. Вып. 12. Харьков, 1974, с.
8. Сутро Л. Л. Электронные модели глаза лягушки. — В кн.: Кибернетические проблемы бионики. М., 1972, с. 291—299.
9. Катыс Г. П. Оптико-электронная обработка информации. М., «Машинное строение», 1973. 448с.