

Нейронная сеть, воспроизводящая выходной сигнал ганглиозной клетки

С.А.Гладилин, Д.Г.Лебедев

Институт проблем передачи информации, Российская академия наук, Москва, Россия

Поступила в редколлегию 18.08.2005

Аннотация—Предложена электротехническая модель нейронной сети, воспроизводящей выходной сигнал ганглиозной клетки для образования рецептивных полей с антагонистическими центром и периферией методом латерального торможения.

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Использование латерального торможения для образования рецептивных полей с антагонистическими центром и периферией известно давно [1]. Усовершенствование моделей производится с целью более полного согласования с данными электрофизиологических экспериментов. В настоящей работе предлагается электротехническая модель нейронной сети, воспроизводящая для заданного набора стимулов выходной сигнал Y ганглиозной клетки.

Исходным материалом для каждой модели являются данные, полученные из эксперимента. Однако в оригинале выходной сигнал ганглиозной клетки, представленный в виде осциллограммы, в большинстве случаев не является тем образцом, который должна воспроизводить модель. Даже при одной и той же стимуляции одной и той же ганглиозной клетки осциллограммы могут в чем-то отличаться друг от друга. Это в еще большей степени относится к осциллограммам от разных, хотя и однотипных, ганглиозных клеток. Другими словами, для получения исходного материала для моделирования необходим предварительный анализ достаточного количества осциллограмм, заключающийся в обнаружении общих закономерностей. Этот процесс носит сугубо субъективный характер. Дж. К. Максвелл по этому поводу заметил: “Неспециалистам наиболее часто бросается в глаза как раз не то обстоятельство, которое опытный ученый считает основным, между тем как успех всякого физического исследования зависит от правильного выбора того, что является наиболее важным и от *добровольного* игнорирования тех обстоятельств, для успешного исследования которых, как бы они не были интересны, наука еще развилась недостаточно” [2].

Выделенные закономерности (свойства моделируемого объекта) являются основой для построения модели. Список свойств может быть “материализован” в нашем случае в виде некоторой обобщенной осциллограммы. Это синтезированный продукт, в котором присутствует то, что нужно воспроизвести при моделировании и отсутствуют частности, не относящиеся к делу.

В настоящей работе для моделирования использовались обобщенные осциллограммы, приведенные в работе [3, стр. 49] Они иллюстрируют выходной сигнал ганглиозной клетки при предъявлении каждого из четырех стимулов, представленных на рисунке 1. Соответствующие ответы ганглиозных клеток представлены на рисунке 2. Нетрудно заметить, что реакции ганглиозной клетки с OFF-центром повторяют (в обобщенной осциллограмме – буквально) реакции клетки с ON-центром, если поменять стимулы В и Д местами. Поэтому для построения модели достаточно ориентироваться, например, на стимуляцию ганглиозной клетки с ON-центром (левая половина рис. 2)



Рис. 1. А – состояние покоя (стимула нет)
 В – световое пятно, покрывающее только центр рецептивного поля
 С – пятно, покрывающее центр и периферию рецептивного поля
 D – кольцо, покрывающее только периферию

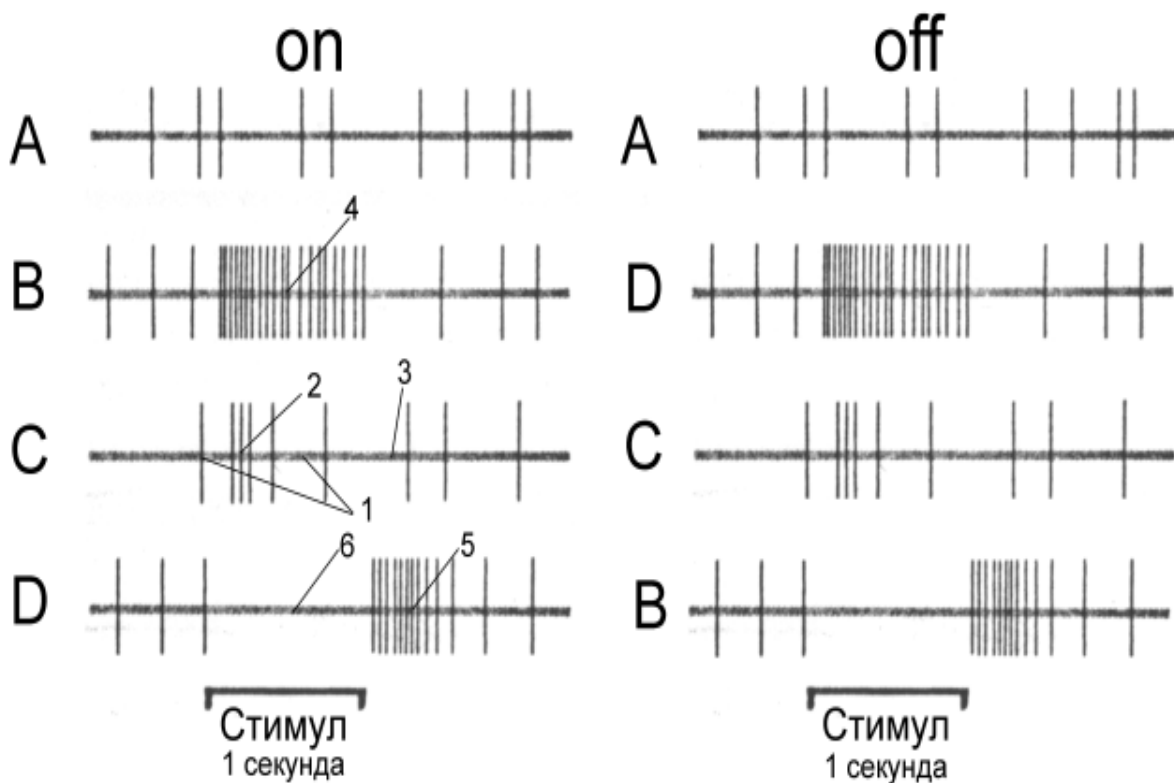


Рис. 2. Слева: четыре записи ответов типичной ганглиозной клетки с ON-центром
 Справа: реакция ганглиозной клетки с OFF-центром на такой же набор стимулов.
 Верхняя запись – состояние покоя (стимула нет). Импульсы (темновой активности) возникают редко и более или менее случайно. Топографическое совпадение ответов для ON- и OFF-клеток в этом случае указывает на искусственную природу записей ответов ганглиозных клеток.

2. ЭЛЕКТРОТЕХНИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Для проведения компьютерных экспериментов с обработкой изображений сетчаткой с ON- и OFF-центрами необходима математическая модель. Как правило, она последовательно описывает логические этапы обработки информации в зрительной системе, что до некоторой степени освобождает от соблюдения физического сходства с известными эквивалентными элек-

трическими схемами работы биполяров, ганглиозных клеток и пр. Сетчатка рассматривается в целом без указания на то, какой ее компонент ответственен за выполнение очередного этапа обработки. Таким образом, не меняя существа дела, удается упростить конструкцию сети и ее описание.

Для описания подобных функциональных моделей иногда используют схему из электротехнических линейных и нелинейных элементов. Математическое описание электротехнических элементов не вызывает затруднений, поэтому так называемые электротехнические модели получили распространение особенно для компьютерных экспериментов [4].

На рисунке 3 показана электрическая схема модели.

Употребление тех или иных элементов электрической схемы обосновывается анализом осциллограмм рис. 2. Поясним это последовательно для каждого участка схемы.

На уровень “а” (рисунок 3) поступает аналоговый сигнал с центра рецептивного поля. На уровень “b” поступает взвешенная сумма сигналов от периферии рецептивного поля.

Как видно из осциллограмм рис. 2, при одновременной засветке центра и периферии рецептивного поля, выходной сигнал в установившемся режиме отсутствует (участок 1 на осциллограмме). Имеются лишь импульсы темновой активности. Этим объясняется введение разностной схемы на рисунке 3.

Во время переходного процесса при равномерной засветке (стимул С) точное вычитание не выполняется, что приводит к появлению кратковременной импульсации на выходе ганглиозной клетки (участок 2 на осциллограмме рис. 2). Этот феномен моделируется в схеме на рисунке 3 наличием фильтра нижних частот, состоящего из резистора R_1 , емкости C_1 , образующих интегрирующую цепь с постоянным времени $\tau_1 = R_1 C_1$. Сравнение участков 2 и 3 осциллограмм на рисунке 2 показывает что цепь $R_1 C_1$ нарушает баланс сигналов на входе вычитающей схемы только при возрастании сигнала от периферии рецептивного поля. Спад этого сигнала происходит гораздо быстрее и баланс сигналов на входе вычитающей схемы не нарушается (точка 3 на рисунке 2). Разница в завале фронтов при возникновении возбуждения и его снятии известна из моделей, рассматривающих работу нейрона [5]. Для реализации этого феномена в интегрирующую цепь введен диод D_1 , шунтирующий резистор R_1 , и, таким образом, уменьшающий постоянную времени при разрядке емкости C_1 .

Участки осциллограммы на рисунке 2, отмеченные точками 4 и 5, указывают на то, что разностный сигнал проходит через фильтр верхних временных частот. На схеме этот фильтр реализован цепочкой последовательно включенных емкости C_2 и резистора R_2 .

Наличие импульсов темновой активности обеспечивается генератором импульсов (ГИ) и схемой суммации сигналов, введенных в схему на рисунке 3.

Поскольку речь идет об образовании рецептивного поля с ОН-центром, то в цепь сигнала включен диод D_2 , пропускающий сигналы только положительной полярности.

Далее в схеме предусмотрен блок “М”, осуществляющий частотно-импульсную модуляцию аналогового (всегда положительного) сигнала в точке “е” схемы.

Частота импульсов на выходе модулятора пропорциональна значению сигнала на его входе. Модулятор построен на RC элементах по стандартной схеме (на рисунке 3 не приводится).

Чтобы получить большее сходство выходного сигнала схемы с осциллограммами рис. 2 (например, на участках 4 и 5) потребовалось введение цепочки D_3, R_3 , где $R_3 < R_2$. При появлении в точке “d” схемы сигнала отрицательной полярности R_3 шунтирует резистор R_2 .

На участке 5 осциллограммы импульсация происходит сразу после снятия засветки с периферии рецептивного поля. Заметим, что скорость затухания выходного сигнала ганглиозной клетки в этом случае значительно выше, чем скорость затухания сигнала при засветке центра рецептивного поля (участок 4 на осциллограмме при использовании стимула В). Реализация

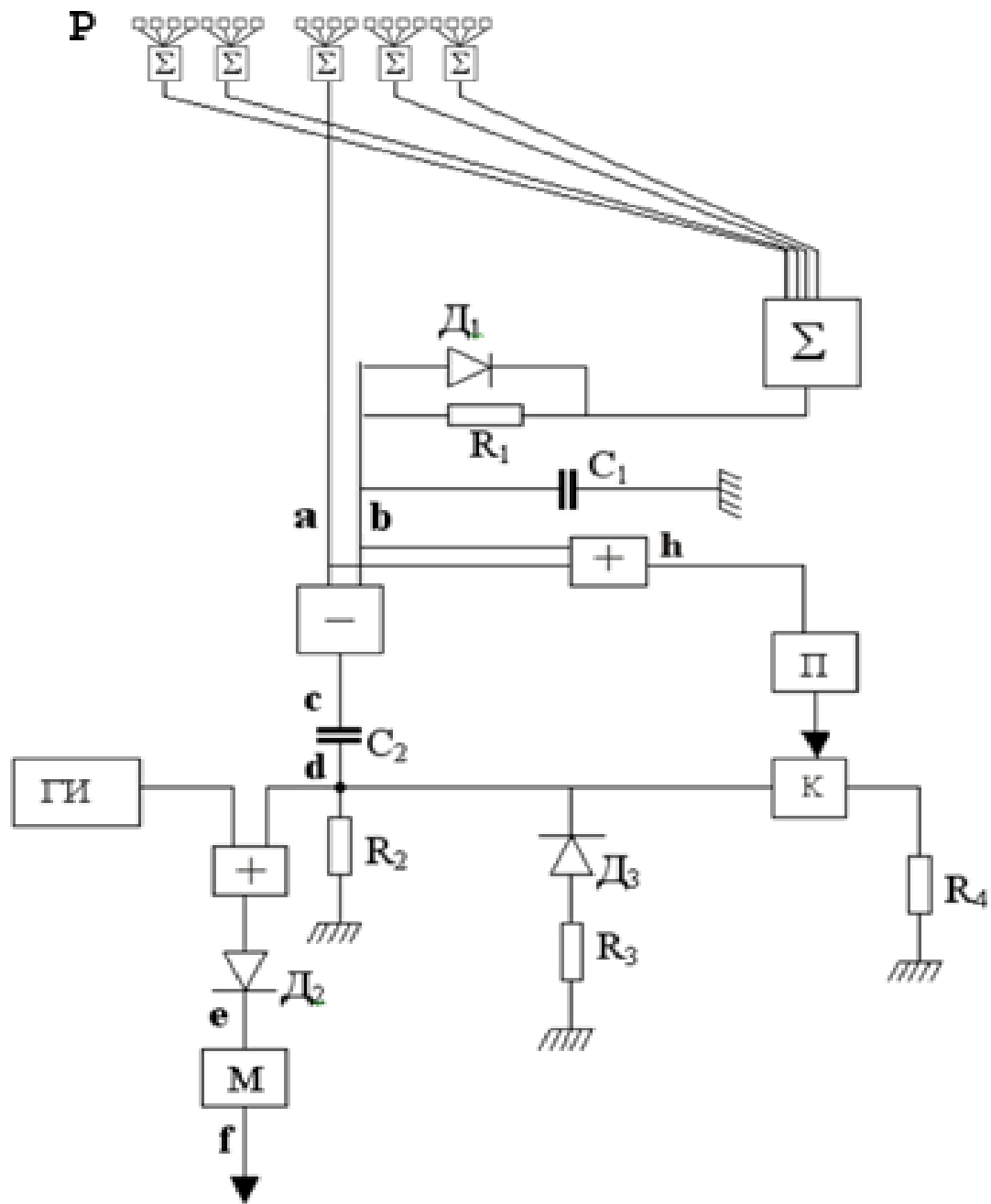


Рис. 3. Электрическая схема модели образования рецептивного поля с ON-центром

P – преобразователи свет/сигнал

Σ – усреднители сигнала

Π – пороговое устройство

К – ключ

ГИ – генератор импульсов темновой активности

М – частотно-импульсный модулятор

этого феномена в модели достигается введением в схему на рисунке 3 цепочки, состоящей из

сумматора сигналов на входе разностной схемы и порогового устройства “П”, управляющего состоянием ключевого элемента “К”.

При наличии в точке “h” схемы сигнала любой полярности, превышающего установленный порог, ключевой элемент “К” держит цепь разомкнутой. При отсутствии сигнала на выходе сумматора, превышающего порог, ключ замыкает цепь. При этом резистор R_4 шунтирует R_2 , уменьшая постоянную времени дифференцирующей цепи C_2R_2 . В этом случае скорость затухания сигнала на участке 5 (где засветка отсутствует) будет выше, чем на участке 4, где засветка была и шунтирование дифференцирующей цепи отсутствовало.

Модель, представленная схемой на рисунке 3, достаточно наглядна. Она состоит из элементов, математическое описание которых по отдельности известно. Для проверки ее работы и определения значений параметров было получено математическое описание сочетания элементов, представленного схемой на рисунке 3, и на его основе составлена компьютерная программа моделирования работы схемы. Наилучшее совпадение с осциллограммами рис. 2 для сетчатки с ON-центрами рецептивных полей было достигнуто при следующих значениях параметров:

для интегрирующей цепи $\tau_1 = R_1C_1 = 0,1$ с

для дифференцирующей цепи $\tau_2 = R_2C_2 = 1$ с

для дифференцирующей цепи шунтированной:

резистором R_3 : $\tau_3 = 0,4$ с

резистором R_4 : $\tau_4 = 0,37$ с

резисторами R_3 и R_4 одновременно: $\tau_5 = 0,1$ с

На рисунке 4 представлены результаты компьютерного моделирования работы электрической схемы. Под каждым стимулом, в его колонке, приведены “осциллограммы” на различных уровнях схемы, полученные компьютерной программой. Уровень “f” дает выходной сигнал схемы. Для удобства сравнения в строке “z” приведены осциллограммы выходного сигнала, обобщающие данные электрофизиологических экспериментов, т.е. скопированные с рис. 2.

Сравнение импульсных осциллограмм показывает, что предложенная модель нейронной сети, представленная электрической схемой на рисунке 3, достаточно точно воспроизводит работу сетчатки с ON-центром рецептивных полей. Что же касается моделирования сетчатки с OFF-центром, то проще всего поменять в схеме на рисунке 3 каналы в точках “a” и “b” местами. В остальном схема для OFF-каналов совпадает со схемой на рисунке 3.

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенная функциональная модель нейронной сети, описывающая работу сетчатки с ON- и OFF-центрами рецептивных полей, дает достаточно хорошее совпадение с результатами электрофизиологических экспериментов, проведенных для двух уровней освещенности (темнота, свет). Дальнейшее уточнение модели может быть произведено при наличии опытных данных о выходной сигнале ганглиозной клетки с аналогичными стимулами, но для нескольких промежуточных уровней освещенности рецептивного поля.

Наличие в зрительной системе рецептивных полей с антагонистическим центром и периферией приводит к необходимости обработки сигналов как положительной, так и отрицательной полярности. Это видно на осциллограммах рис. 3 (строка “c” для стимула D и строка “d” для стимулов B и D). Однако, частотно-импульсная модуляция ганглиозной клетки дает возможность отображать изменение какого-либо одного параметра сигнала. К этому можно добавить, что частотно-импульсная модуляция, реализованная на биологической структуре, вряд ли обладает высокой точностью и стабильностью. Поэтому представляется глубоко целесообразным существование двухканальной системы обработки информации. В этом случае частотно-

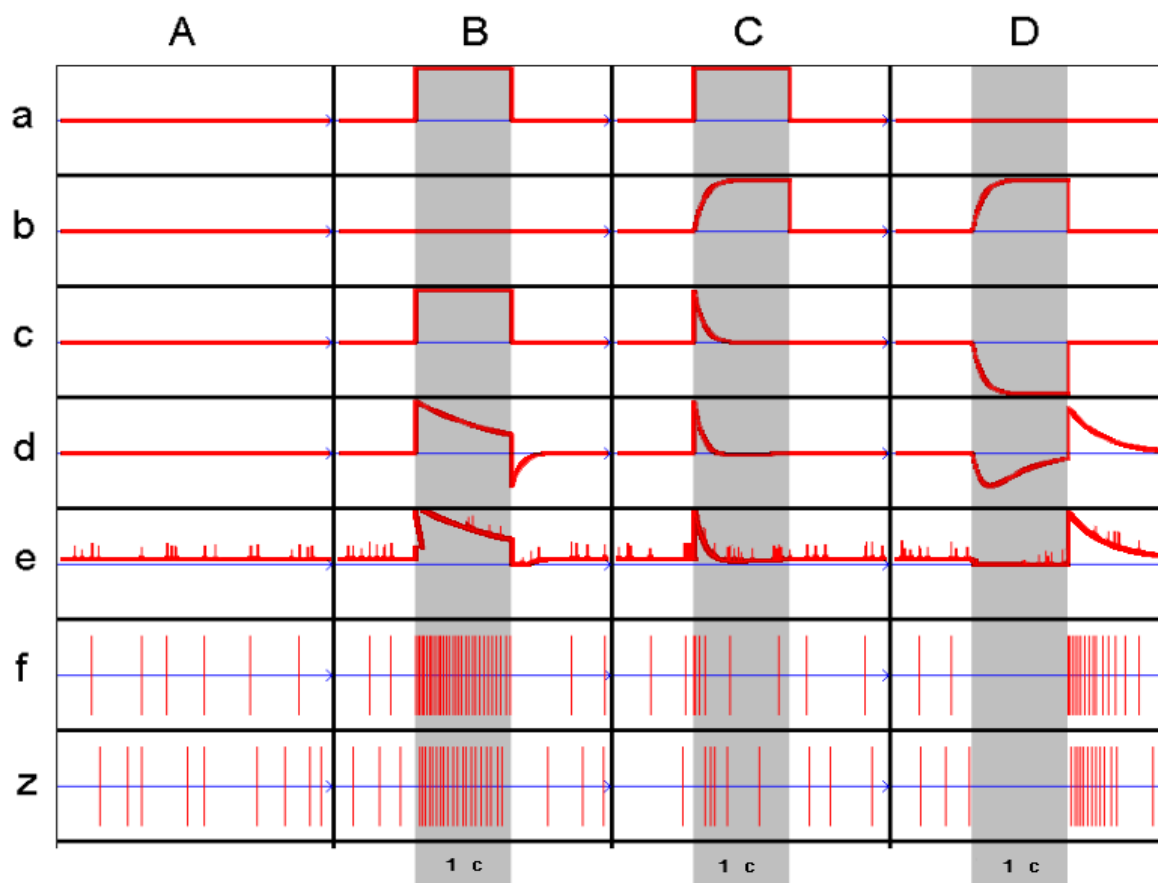


Рис. 4. Результаты компьютерного эксперимента с моделью сетчатки с ON-центрами рецептивных полей.

A, B, C, D – набор стимулов из рис. 1

a, b, c, d, e, f – точки схемы на рис. 3, в которых регистрировался сигнал

f – вид выходного сигнала модели, полученный в компьютерном эксперименте

z – вид выходного сигнала из [3, стр. 49], обобщающий результаты физиологических экспериментов

импульсная модуляция передает амплитуду сигнала (грубо), а знак полярности (второй параметр сигнала) определяется принадлежностью ганглиозной клетки к системе с ON- или OFF-центрами рецептивных полей (т.е. практически без ошибки). Таким образом зрительная система работает по принципу сохранения контуров на изображении [6]. Хьюбелл [3, стр. 61] указывает на энергетическую выгоду двухканальной системы по сравнению с одноканальной, у которой в ответ на оппонентные стимулы частота импульсов снижается или повышается относительно некоторой опорной (“нулевой”) частоты. Добавим к этому, что обнаружение контрастов в одноканальной системе сведется к сравнению импульсных последовательностей с нестабильной частотой, что вряд ли может составить конкуренцию двухканальной системе.

Предложенная модель указывает на принципиальную возможность построения системы каналов с ON- и OFF-центрами рецептивных полей, в которых ганглиозные клетки работают с выходными сигналами одной полярности (например, положительной). Другими словами, ганглиозные клетки ON-каналов и ганглиозные клетки OFF-каналов, выполняющие одну и ту же функцию, *могут быть устроены совершенно одинаково.*

Хотелось бы обратить внимание на реакцию сетчатки при воздействии стимулов D и C. И в том и в другом случае имеет место тормозящее действие освещенной периферии рецептивного поля. Однако выходные сигналы существенно различаются. При действии стимула D в выходном сигнале отсутствует импульсация (участок 6 рис. 2). Отсутствуют не только импульсы “полезного” сигнала, но и импульсы темновой активности. При действии стимула C тормозящее действие освещенной периферии не подавляет фоновой активности (участок 1 рис. 2). В предложенной модели это свойство сетчатки четко реализуется (соответственно в осциллограммах строки “f” для стимулов D и C рис. 4), хотя при проектировании схемы рис. 3 ориентировки на выполнение этого свойства сетчатки сделано не было.

Разработка модели, дающей формальное описание сетчатки с ON- и OFF-центрами рецептивных полей, позволяет производить компьютерные эксперименты с целью, например, выделения контрастов на изображениях, спроектированных на эту сетчатку. Из осциллограмм рис.2 (участки 4 и 5) видно, что при постоянном действии стимула импульсация ганглиозной клетки постепенно затухает. В модели это свойство реализуется (строка “f” для стимулов B и D на рис. 4) Поэтому при компьютерном эксперименте следует использовать записи движений глаз и выяснить роль микродвижений (дрейф, скачки) для устойчивого восприятия сцены.

4. БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность И. Н. Пигареву и особенно Д. С. Лебедеву за ценные замечания, которые способствовали появлению публикации в настоящем виде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kuffler S.W. Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J Neurophysiol*, 1953, 16, 37-68
2. Максвелл Дж.К. *Речи и статьи*. М.-Л.: Государственное издательство технико-теоретической литературы, 1940, стр. 11.
3. Хьюбелл Д. *Глаз. Мозг. Зрение*. М: Мир, 1990.
4. Лебедев Д.Г., Ловецкий А.К., Модель нейронной сети, использующей микродвижения глаз для выделения контрастов на изображении. *Биофизика*, 2004, том 49, вып. 4, стр.760-765
5. Позин Н.В. *Моделирование нейронных структур*. М: Наука, 1970.
6. Лебедев Д.Г., Лебедев Д.С. Дискретизация изображений посредством выделения и квантования контуров. *Известия Академии Наук СССР. Техническая кибернетика*. Москва, 1965.

Статью представил к публикации член редколлегии