

Это обстоятельство создает совершенно новую ситуацию для колонии в целом. Для отдельной системы (клетки) автоколебания — свидетельство крайне неблагоприятных условий, а для колонии в целом они могут быть организующим фактором. В частности, ближайшие соседи, с их ничтожно малым запасом устойчивости, будут втянуты в автоколебания. В таких условиях возможны резонансные образования [6] надклеточного уровня.

Очень соблазнительно сопоставление возникающей автоколебательности со спонтанной электрической активностью нервных клеток. Разумеется, сравнение должно быть эволюционно грамотным. Можно сравнивать либо с объектами, стоящими на грани клетки и многоклеточного организма, либо с этапом эмбриогенеза, на котором происходит закладка нервных клеток. Сравнение с эволюционно зрелыми нервными клетками, где первоначальная «бедственность» морфологически закреплена и получила смысл сигнала, вряд ли будет продуктивным.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бенсон С., Основы химической кинетики, «Мир», 1964.
2. Тихонов А. Н., Матем. сб., 22, 193, 1948.
3. Понтрягин Л. С., Изв. АН СССР. Сер. матем., 22, 193, 1957.
4. Жаботинский А. М., в сб.: Колебательные процессы в биологических и химических системах, «Наука», М., 1967, стр. 149.
5. Петлин М. Л., Докл. АН СССР, 149, 284, 1963.
6. Молчанов А. М., в сб.: Колебательные процессы в биологических и химических системах, «Наука», М., 1967, стр. 274.

Поступила в редакцию
13.XI.1969

RELAXATION MODEL OF ADAPTATION

A. M. MOLCHANOV

Institute of Biological Physics, Acad. Sci. USSR, Pushchino (Moscow region)
Institute of Applied Mathematics, Acad. Sci. USSR, Moscow

General properties of adaptation process are considered assuming that this phenomenon has a biochemical basis. A hypothesis is advanced concerning the difference between the course of adaptation in an isolated system and in a complex of systems, where the oscillation kinetics can be of advantage.

О ТИПАХ ГОРИЗОНТАЛЬНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИХ НОРМАЛЬНОЕ ВИДЕНИЕ ПЕРЕМещаЮЩИХСЯ ПО СЕТЧАТКЕ ИЗОБРАЖЕНИЙ (МОДЕЛИРОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ФУНКЦИЙ ЗРЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА)

М. М. БОНГАРД, К. В. ГОЛУБЦОВ

Институт проблем передачи информации АН СССР, Москва

В работе описывается модель, обладающая одновременно и нормальным «восприятием» подвижных объектов и полным отсутствием «восприятия» неподвижных изображений. Для совмещения этих свойств пришлось применить новый тип горизонтального взаимодействия между каналами. Оно осуществлялось с помощью направленно распространяющегося сигнала, который вырабатывался путем нелинейного преобразования градиента яркости. Модель автоматически воспроизвела целый ряд свойств человеческого зрения. Например, падение остроты зрения при малых яркостях, эффект Маха, многие особенности восприятия неподвижных изображений.

1. Постановка задачи

Повседневный опыт создает впечатление, что наши зрительные ощущения весьма точно соответствуют световым стимулам. Нам кажется, что в каждом направлении в пространстве мы видим исходящий оттуда в данный момент свет.

В курсах физиологической оптики обычно оговариваются некоторые отклонения от такого принципа поточечного мгновенного отображения стимулов в ощущения (инерция зрения, иррадиация, цветовой контраст, зрительные иллюзии и т. п.). Однако эти отклонения вносят лишь небольшие поправки в изначальную интуитивную картину, не изменяя ее сколько-нибудь существенно. Необходимость радикально отойти от взгляда на зрительную систему человека как на «телевизор» появилась в связи с исследованиями, стимулированными открытием Дитчборном и Гинзборгом [1] того факта, что человек плохо видит неподвижные относительно сетчатки изображения*. Наиболее подробно восприятие изображений, движущихся относительно сетчатки с заданной (в том числе и с нулевой) скоростью, исследовано Ярбусом [2—5]. Перечислим основные результаты Ярбуса, поскольку именно их совокупность показала разительное несоответствие между некоторыми свойствами человеческого зрения и свойствами примитивной «телевизионной» модели.

а) Если изображение какого-либо предмета остается неподвижным относительно сетчатки и не изменяется по цвету и яркости, то через 1—3 сек человек перестает видеть различия между частями поля зрения (разрешающая сила падает практически до нуля). Одновременно наблюдатель перестает видеть цвет предмета. Образуется «пустое поле». До-

* Второй причиной пересмотра «телевизионной» схемы зрительной системы был анализ задач, для решения которых эта система предназначена — задач узнавания и, в частности, узнавания цвета поверхностей. Об этом будет итти речь в конце статьи.

статочное сильное изменение освещенности предмета восстанавливает на 1—3 сек видение различий в деталях.

б) Предмет, совершающий небольшие движения относительно сетчатки, виден «как в жизни». В том числе правильно виден цвет больших однородно окрашенных поверхностей с размерами, намного превышающими амплитуду движений, и осуществляется высокая острота зрения.

в) Попытка заменить движения периодическим изменением освещения не приводит к успеху. Если мелькания редкие, то разрешающая сила восстанавливается на короткое время после изменения освещенности, но в интервале между изменениями ощущение успевает исчезнуть. Если увеличивать частоту мельканий, то быстро падает разрешающая сила, доходя практически до нуля при частоте много меньшей, чем частота слияния мельканий*.

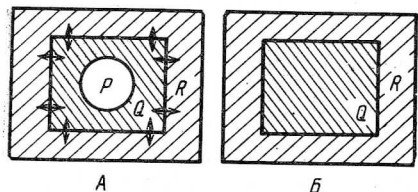


Рис. 1. Схема опыта Ярбуса по заполнению «пустого поля» цветом окружения

А — стимул; граница P и Q неподвижна относительно сетчатки; граница Q и R совершает колебания. Б — ощущение наблюдателя

г) Пусть на сетчатку проектируются три поля разного цвета, изображенные на рис. 1, А, причем граница между полями P и Q остается неподвижной относительно сетчатки, а граница между полями Q и R совершает небольшие движения (условно обозначено стрелками). Тогда наблюдатель спустя несколько секунд будет видеть картину, изображенную на рис. 1, Б. Поле P как

бы заполнится цветом поля Q и перестанет от него отличаться.

На первый взгляд кажется, что перечисленные выше явления плохо согласуются между собой. Например, пункт г требует «расползания» сигнала в зрительной системе на многие угловые градусы, а высокая разрешающая сила глаза (во вспышке или для двигающихся относительно сетчатки изображений) требует отсутствия каких-либо «расползаний» даже на угловые минуты.

Поэтому было интересно построить модель, обладающую одновременно этими, как будто бы противоречивыми свойствами.

В качестве моделируемых явлений в данной работе были выбраны свойства зрения человека, описанные выше в пунктах а, б и в. Пункт а привлек внимание потому, что именно он коренным образом расходится с нашей непосредственной оценкой законов зрительного восприятия. Пункт б — потому, что он требует сходства модели со зрительной системой в «обычных условиях». Без него модель была бы моделью не зрительной системы человека, а чего-то совсем на нее не похожего.

Отметим, что свойства а и б независимы. Это значит, что можно сделать как систему, обладающую свойством а и не обладающую свойством б (примеры таких систем будут разобраны в статье), так и систему, обладающую свойством б и не обладающую свойством а (например, телевизор).

Пункт в показался нам интересным, так как указывает на различие в реакциях каких-то элементов в ответ на однократное включение света и на многократное мелькание того же света (нечто вроде утомления). Очевидно, свойство в независимо от свойств а и б.

Явление же г оказалось зависимым. Как выяснилось в ходе данной работы, можно не требовать, чтобы модель обладала этим свойством. Если она обладает свойствами а и б, то она автоматически будет воспроизводить и явление г.

* При увеличении частоты мельканий разрешающая сила падает не монотонно, однако эта деталь не будет нас интересовать в данной работе.

2. Конструирование модели

Данную модель можно было бы осуществить в виде некоторого набора формул, описывающих законы преобразования сигнала при передаче его по каждому каналу от «колбочки» к «ощущению» и законы взаимодействия соседних каналов. Однако при таком воплощении модели было бы трудно исследовать реакцию системы на разные сочетания изменяющихся во времени стимулов.

Поэтому было решено делать модель в виде аналоговой электронной схемы, имеющей на входе в качестве «колбочек» фотоэлементы, а на выходе прямо экран осциллографа. Этим достигается максимальное удобство постановки экспериментов с моделью (даже большее, чем если бы модель была реализована в виде программы для вычислительной машины).

Модель содержит 20 «колбочек» и соответственно 20 каналов передачи сигналов. «Колбочки» расположены в одну линию (модель одномерная). Схема воспроизводит черно-белое зрение (зрение монохромата).

Поскольку модель в целом является электротехническим устройством, нам будет удобно и все промежуточные рассуждения о тех или иных законах взаимодействия каналов вести в терминах токов, потенциалов, сопротивлений и т. п., хотя, разумеется, реализация моделируемых явлений в зрительной системе человека может обеспечиваться совсем другими физическими процессами.

Чрезвычайно просто сделать схему, обладающую свойством а. Для этого достаточно включить в каждый канал после фотоэлемента — конденсатор (рис. 2, А). Положительному потенциалу на выходе каждого канала соответствует «ощущение» света, отрицательному — темноты. Нулевой потенциал — «пустое поле» по Ярбусу. Такая схема обладает высокой пространственной разрешающей силой и перестает видеть неподвижные изображения через время порядка RC . Однако эта схема не обладает свойством б. Например, если большой темный объект на светлом фоне совершает небольшие колебания, то схема будет видеть только переходные процессы на краях объекта. Будут появляться темные и светлые (в зависимости от направления движения в данный момент) каемки, а середина объекта будет не светлее и не темнее фона. Очевидно, что как бы мы не изменяли схему каналов, пока эти каналы не взаимодействуют невозможно совместить свойства а и б.

Для выполнения пункта б процессы, возникающие на краях объекта, должны как-то «заползть» в середину, причем заползть на большие расстояния. Попробуем добиться нужного эффекта, соединив выходы каналов цепочкой сопротивлений (рис. 2, Б). Если $r < R$, то сигнал из каждого канала будет расползаться на значительное расстояние. Однако это расползание куплено слишком дорогой ценой — схема 2, Б (при $r < R$) обладает очень низкой разрешающей силой. Кроме того, расползание в этой схеме еще не обеспечивает выполнение свойства б. В самом деле, любой сигнал, возникший вблизи края при колебании темного объекта, будет одинаково расползаться и в направлении темной середины объекта и в направлении светлого фона. Нам же необходимо не диффузное, а направленное расползание. Нужно, чтобы в одну сторону от границы объекта распространялся сигнал «темно», а в другую сторону — сигнал «светло».

Посмотрим, что получится, если мы включим в цепочку сопротивлений э. д. с. не так, как это сделано в схеме 2, Б, а так, как включена батарея на схеме 2, В. Теперь все выходы схемы, расположенные левее батареи, будут иметь положительный потенциал, а правее — отрицательный (относительно «земли»).

Итак, нам хочется иметь схему, в которой в нужные моменты появлялись бы э. д. с., включенные *последовательно* в цепочку сопротивлений. Ясно также, где должны возникать эти э. д. с. Они должны появляться на границах объектов, другими словами — в местах больших градиентов яркости, и быть соответствующим образом ориентированными. Мы, естественно, хотим, чтобы схема «видела» не только различия яркости между частями поля зрения, но и изменения яркости всего поля зрения в целом. Этому требованию будет удовлетворять схема, в которой сигнал подается и как на рис. 2, В, и как на рис. 2, Б.

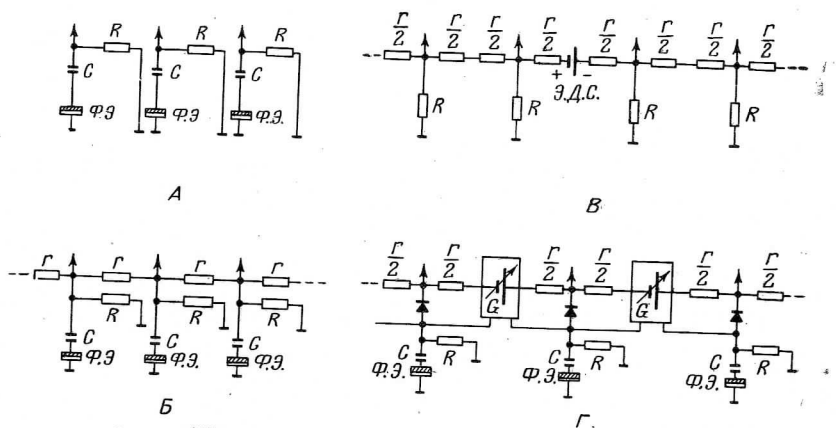


Рис. 2.

Теперь уже можно составить грубую общую схему модели (рис. 2, Г). Сигнал от каждого фотозлемента после конденсатора используется двумя способами. Во-первых, он подается непосредственно на цепочку сопротивлений (и тем самым на выход модели). Во-вторых, сигналы от каждых двух соседних каналов подаются на вход блока *G*. Этот блок вырабатывает э. д. с., величина и знак которой зависят от *разности* этих двух сигналов. Выработанная блоком *G* э. д. с. оказывается включенной последовательно в цепочку сопротивлений, по которой расплывается выходной сигнал. Выходной сигнал уже не попадает обратно на вход блока *G*. Это условно изображено на рис. 2, Г диодами, вставленными в каждый канал.

Возникает вопрос, как должна зависеть э. д. с., вырабатываемая блоком *G*, от разности сигналов в соседних каналах. Что если сделать эту зависимость линейной? Можно доказать, что в этом случае модель не будет обладать свойством *б*. Дело в том, что при каждом изменении освещенности «колбочки» ток через конденсатор сначала нарастает, а затем падает. Движение края объекта создает пространственную развертку этого временного процесса. При линейной характеристике блока *G* сумма э. д. с. участка нарастания тока будет равна по абсолютной величине сумме э. д. с. участка спада. Знак же этих сумм будет разный. Другими словами, все скомпенсируется и середину больших объектов модель «не увидит». Итак, блок *G* должен иметь нелинейную характеристику. Для выбора типа этой нелинейности нужно знать соотношение времени нарастания и спада тока через конденсатор.

Сразу заметим, что эти времена не могут быть одинаковыми (в этом случае не помогли бы никакие нелинейности в блоке *G*). Для эффективного использования нелинейности один фронт должен быть намного короче другого. Сумма продолжительностей обоих фронтов известна — это время образования пустого поля — примерно 2—3 сек. Исходя из этого, можно показать, что приемлем только один вариант: передний фронт крутой (короткий), а задний — пологий (продолжительный). Дело в том,

что при обратном соотношении система обладала бы характеристиками, явно не свойственными человеческому зрению (малой разрешающей силой при обычном зрении, чрезвычайно малым контрастом при показе объектов в короткой вспышке по сравнению с контрастом при обычном зрении и т. п.).

Эти соображения однозначно определяют характер нелинейности — э. д. с., генерируемая блоком *G*, должна расти быстрее, чем линейная функция от разности напряжений на входе этого блока.

При соблюдении этого условия можно ожидать, что схема 2, Г будет обладать свойствами *а* и *б*.

Перейдем к свойству *в*. Оно заключается в том, что повторные изменения освещения (мелькания), если они происходят через небольшие

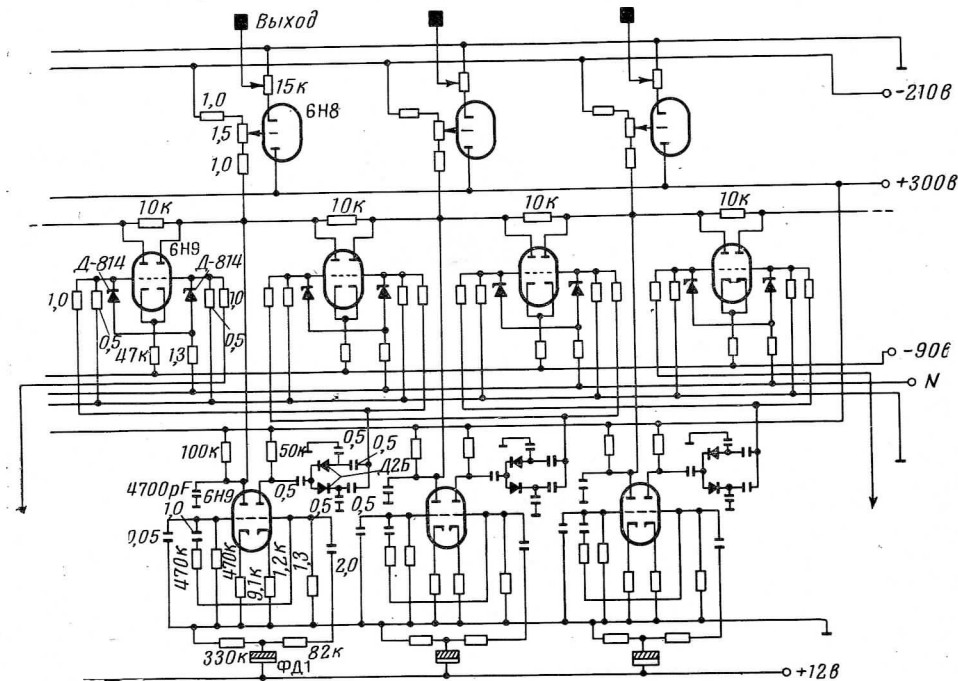


Рис. 3. Принципиальная схема модели

промежутки времени, оказывают не такое воздействие, как первое изменение. Другими словами, какие-то элементы схемы должны быть сделаны «утомляемыми».

Заметим, что человек в опытах Ярбуса не перестает видеть мелькания света при частоте, например, 8 пер/сек. Он видит *мелькания*, но не видит *границ полей*. Мелькающие источники *расплываются*. Это сразу наводит на мысль, что «утомляться» в модели должен блок *G* — ведь именно он мешает диффузному расплыванию сигнала и создает резкие границы. Так и было сделано в модели.

Столь подробное описание процесса конструирования модели приведено здесь для того, чтобы читатель имел возможность сам увидеть — как мало свободы было при выборе схемы*. Пожалуй, единственный, кажущийся относительно произвольным шаг — это переход от схемы 2, А к 2, Б. У авторов сохранилось ощущение некоторого произвола в этом

* Речь идет, разумеется, о законах работы каждого элемента схемы, а не о способах реализации этих законов. Например, в схеме 2, А конденсатор *C* можно заменить блоком с отрицательной обратной связью по низким частотам, но такой вариант мы считаем эквивалентным схеме 2, А.

месте, однако и тут они не могут предложить *второго* варианта пути к согласованию свойств *a* и *b* человеческого зрения.

Полная принципиальная схема модели приведена на рис. 3*. Выходы всех 20 каналов через механический коммутатор, вращаемый электромотором, последовательно подключаются ко входу осциллографа С1-29. Один из контактов коммутатора используется для запуска ждущей развертки. Благодаря этому каждому каналу модели соответствует строго определенное смещение луча осциллографа по горизонтали, а состояние канала характеризуется смещением луча по вертикали. Просмотр всех каналов повторяется ~50 раз в 1 сек, поэтому на экране все время видно распределение «возбуждений» на выходе всех 20 каналов. Для фотографирования производился однократный пробег луча осциллографа. Момент этого просмотра выбирался в соответствии с задачей.

3. Свойства модели

На рис. 4 показаны реакции модели на включения и выключения света на части «сетчатки». Над осциллограммами изображены начальная и конечная освещенности «сетчатки». Фотографии сделаны приблизительно

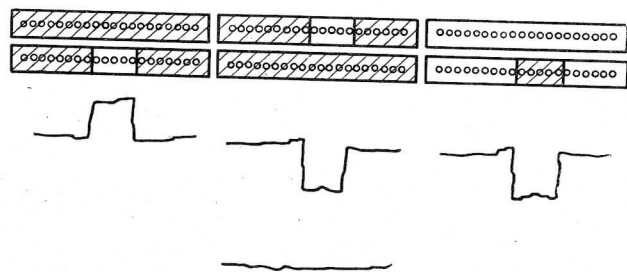


Рис. 4. Реакции модели на увеличение и уменьшение света. Над осциллограммами схемы «сетчатки» (кружки — «колбочки»). Штриховкой обозначена темнота. Верхние схемы — начальные, а нижние — конечные освещенности «сетчатки». Нижняя осциллограмма — состояние модели через 3 сек после стабилизации любого стимула.

но через 0,2 сек. после изменения света. Снизу приведено состояние модели через 3 сек после любого из воздействий. Рис. 4 демонстрирует наличие у модели свойства *a*. В частности, видно, что если на какой-то части сетчатки произошло изменение света, то реакция системы не зависит от освещенности остальной сетчатки (где свет не изменялся).

Проверка свойства *b* представлена на рис. 5, А. В этом опыте темный объект совершал колебательные движения на светлом фоне. Во время этих движений середина поля зрения никогда не освещалась, а края — никогда не затемнялись (схема над осциллограммой). Фотографирование состояния модели произведено через 15 сек после начала колебательных движений, т. е. через время, во много раз большее, чем время исчезновения восприятия неподвижных объектов. Для сравнения на этом же снимке приведена «линия равновесия», к которой приходит модель через 3 сек после стабилизации стимула. Видно, что середина темного объекта воспринимается моделью как темная (ниже линии равновесия), а края поля зрения — как светлые, хотя освещенность этих мест сетчатки не изменялась уже 15 сек. Модель обладает свойством *b* — она «правильно» воспринимает большие объекты. На рис. 5, Б показаны

* В данной модели используются разности сигналов только в каналах, являющихся непосредственными соседями, и отсутствует влияние выходных сигналов на работу блоков Г. Обе особенности не принципиальны для систем рассматриваемого типа.

стадии возникновения этого «правильного видения» моделью. Верхняя осциллограмма — объект, бывший до этого неподвижным, начал двигаться влево. Видны только колбочки у переднего и заднего края (*on*- и *off*-процессы). Следующие осциллограммы иллюстрируют, как расплывание сигналов постепенно приводит к «правильному видению».

Реакция модели на объект, освещенный мелькающим светом, представлена на рис. 5, В. Наверху — реакции на одиночные включения и

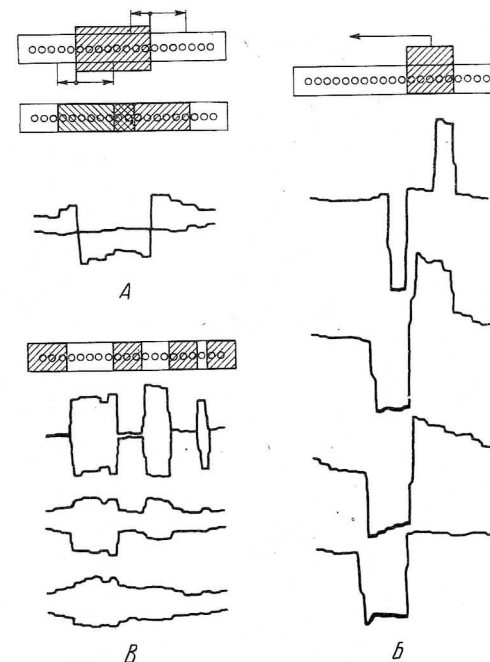


Рис. 5. А — реакция на большой объект, совершающий колебания относительно сетчатки.

Горизонтальная линия на осциллограмме — нулевой уровень. Верхняя схема — амплитуда колебаний темного объекта. На нижней схеме видны колбочки всегда освещенные (по краям), всегда затемненные (посередине) и освещенные лишь часть времени.

Б — стадии возникновения реакции на движущийся объект.

В — реакция на мелькающий стимул. Вверху — одиночное включение и выключение света. Посередине — 2 мелькания в 1 сек. Внизу — 4 мелькания в 1 сек.

выключения освещения, посередине — *on*- и *off*-реакции при двух мельканиях в 1 сек, внизу — четыре мелькания в 1 сек.

Видна резкая потеря разрешающей силы модели при мелькающем свете (воспроизвелось свойство *b* зрительной системы человека). Заметим, что автоматически воспроизвелись и такие детали явления, которые не учитывались при построении схемы. В опытах Ярбуса [4] выяснилось, что при увеличении частоты мельканий сначала «исчезают» мелкие объекты и лишь затем большие. Сравнивая осциллограммы рис. 5, В, легко увидеть, что модель обладает тем же свойством, хотя мы это и не требовали специально (и не вносили в схему никаких добавлений для моделирования этого явления).

Итак, модель обладает всеми тремя запланированными свойствами человеческого зрения. Несмотря на кажущуюся противоречивость свойств *a* и *b*, их удалось совместить в относительно несложной схеме. Естественно, хотелось посмотреть, как ведет себя модель в новых (не предусмотренных при конструировании) условиях. Другими словами: какие свойства зрения являются *следствием* свойств *a*, *b* и *v*.

На одно из таких явлений мы уже натолкнулись — это *постепенная* потеря разрешающей силы при увеличении частоты мельканий. Теперь рассмотрим еще ряд явлений, возникающих как следствие свойств *a* и *b*.

Оказалось, что разрешающая сила модели заметно падает при уменьшении яркости. На рис. 6, А сверху показаны *on*- и *off*-реакции при большой яркости (стимул показан над осциллограммами). Видно, что разрешающая сила равна одной «колбочке» и даже заметен одновременный контраст. Внизу на рис. 6, А — реакция на стимул той же формы,

но при яркости в 20 раз меньшей (усиление осциллографа увеличено). Все расплылось, и провал между стимулами едва заметен. На 6, *Б* показаны реакции на движущиеся стимулы тех же двух яркостей. Видно, что и движение не восстанавливает «остроты зрения» при малых яркостях. Является ли падение остроты зрения неизбежным следствием свойств *а* и *б* или оно вызвано какими-то побочными причинами, например характеристиками использованных фотоэлементов? Оказывается, дело не в

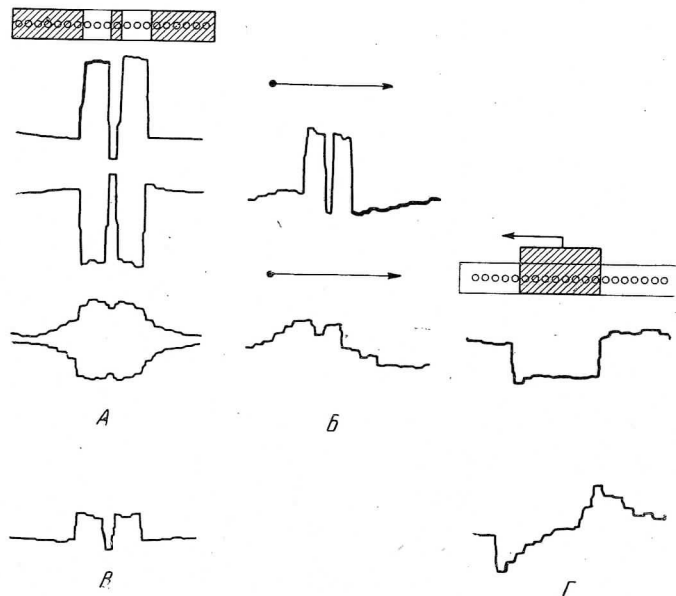


Рис. 6. *А* — разрешающая сила модели. Вверху — *on*- и *off*-реакции на большую яркость, внизу — на яркость в 20 раз меньшую. *Б* — реакции на движущиеся объекты тех же яркостей. *В* — разрешающая сила при малой яркости после «линеаризации» блока *Г*. *Г* — реакции на движущийся объект у нормальной (сверху) и линеаризованной (снизу) модели

побочных обстоятельствах. При тех же фотоэлементах, лампах, конденсаторах и т. д. модель может иметь высокую разрешающую силу при малых яркостях. Для этого достаточно изменить потенциал точки *Н* (схема рис. 3), регулирующий степень нелинейности характеристики блока *Г*. На рис. 6, *В* показана реакция модели с линейной характеристикой *Г* на малую яркость (ту же, что меньшая яркость на 6, *А* и 6, *Б*). Разрешающая сила полностью восстановилась. Но какой ценой! На рис. 6, *Г* представлены реакции на большой движущийся объект. Навверху — «нормальная» модель. Внизу — модель с линейной характеристикой блока *Г*. Вместо правильного видения — только *on*- и *off*-процессы.

Легко сообразить, что падение разрешающей силы при малых яркостях — неизбежное следствие нелинейности блока *Г*, а она в свою очередь с необходимостью нужна для выполнения свойства *б* (при наличии *а*). Падение разрешающей силы — это расплата за правильное видение больших предметов в естественных условиях.

Напомним, что причина уменьшения остроты зрения человека при уменьшении яркости освещения до сих пор не нашла удовлетворительного объяснения. Дело в том, что острота зрения начинает уже заметно падать при столь больших яркостях ($\sim 10^3$ *асб*), что не может быть и речи о выключении колбочкового аппарата или о перестройках рецеп-

тивных полей, целесообразных с точки зрения компенсации квантовых флюктуаций света. Предлагаемое объяснение заполняет этот пробел.

Мы уже упоминали обнаруженное Ярбусом явление *г* — заполнение неподвижных объектов цветом окружения, если внешняя граница этого окружения движется относительно сетчатки (рис. 1). Модель обладает тем же свойством (рис. 7, *А*, верхняя кривая).

Если после того как поле *Р* слилось с *Q* (рис. 1) резко изменить цвет поля *Q*, то наблюдатель видит, что поле *Р* «по инерции» еще некоторое

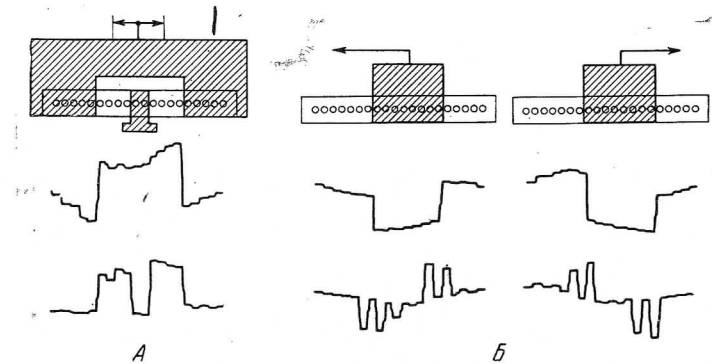


Рис. 7. *А* — сверху — заполнение пустого поля цветом окружения. На схеме нижняя заслонка неподвижная, верхняя совершает колебания обозначенной амплитуды. На нижней осциллограмме для сравнения, *on*-реакция на тот же стимул. *Б* — реакции на движущийся объект нормальной модели (сверху) и модели с затемненными (через одну) колбочками (снизу)

время имеет старый цвет. Лишь спустя 1—3 *сек* оно приобретает новый цвет и опять сливается с полем *Q*. Модель автоматически воспроизвела и это явление.

Исследуя восприятие неподвижных объектов в условиях, когда освещенность изменялась плавно (например, по синусоиде), Ярбус обнаружил, что объекты «появляются» для наблюдателя сразу с резкими границами, а исчезают постепенно от края к середине [5]. Так же ведет себя в аналогичных условиях и модель.

Психофизиологам давно известно так называемое явление Маха. Оно заключается в том, что с помощью достаточно плавных переходов (малых градиентов яркости) можно сделать так, что объективно более яркое поле будет казаться наблюдателю менее ярким, и наоборот. Модель страдает той же иллюзией.

Все упомянутые до сих пор «предсказания» моделью свойств зрения несколько запоздали. Предсказанные явления, хотя и не учитывались при конструировании, были известны до создания модели. Однако есть и предсказания в обычном смысле этого слова. В модели процесс заполнения поля *Р* цветом поля *Q* (рис. 1) облегчается (ускоряется, происходит при менее точной стабилизации границы между полями и т. п.) в случае малых яркостей полей или в случае размытой границы между полями (влияние все той же нелинейности характеристики блока *Г*). Поставленные Ярбусом уже после постройки модели опыты обнаружили эти явления и в зрении человека.

На рис. 7, *Б* сверху — реакции на объект, движущийся перед «нормальной» сетчаткой модели, внизу — реакции на движение того же объекта, с той же скоростью, но на сетчатке половина «колбочек» (через одну) была прикрыта непрозрачными заслонками. В этом случае (из-за нарушения нормального взаимодействия между каналами) не возникает «заполнения» середины объекта, а видны лишь каемки у переднего и заднего фронтов. Такие опыты на человеке еще не ставились.

Еще одно, пока что не проверенное, предсказание модели относится к опытам Ярбуса по наблюдению пространственной развертки процесса образования «пустого поля» [3]. Ярбус прикреплял к присоске, надеваемой на глаз наблюдателя, капиллярную трубочку с непрозрачной жидкостью. Граница этой жидкости с воздухом (мениск) могла перемещаться в любую сторону (жидкость могла и «наступать» и «отступать»). Благодаря этому вдоль узкой полоски сетчатки наблюдателя происходило последовательное замещение света темнотой или наоборот (в зависимости от направления движения мениска). При «отступании» темноты наблюдатель видел движение светлой «кометы» на относительно более темном фоне. При «наступании» темноты движущаяся «комета» была темнее фона.

Если сделать двумерную модель, построенную по тем же принципам, что описываемая одномерная, то она тоже будет при аналогичных условиях «видеть кометы». При этом длина таких «комет» будет зависеть от ширины движущейся границы. Чем граница шире — тем длиннее будет «комета» (при тех же яркостях, скоростях движения и т. д.). Если же считать, как это делалось до сих пор, что «комета» есть просто пространственная развертка некоторого процесса, протекающего в каждой точке независимо от соседних, то длина «кометы» не должна зависеть от ширины движущейся границы. Увеличивается или нет для человека длина «кометы» при изменении ее ширины пока что неизвестно.

Нам кажется, что опыты по проверке двух последних предсказаний модели (отсутствие заполнения при смотрени через мелкую решетку, неподвижную относительно сетчатки, и вопрос о длине «комет») представили бы большой интерес, так как в довольно прямой форме проверили бы законы горизонтального взаимодействия в рассматриваемом круге явлений.

4. Обсуждение

Итак, удалось построить схему, которая воспроизвела намеченные заранее эффекты и вывела в качестве их следствия еще ряд свойств человеческого зрения (падение остроты зрения при малых яркостях, заполнение пустого поля цветом окружения, явление Маха и т. д.). Возникают вопросы: 1) пришлось ли нам при построении модели использовать приемы обработки сигналов, не изученные пока что в физиологии, или хватило «классических» методов; 2) зачем, казалось бы, столь простая функция, как «видеть все правильно», столь сложно организуется в природе. Рассмотрим их по очереди.

1. В модели применены некоторые алгоритмы, давно известные в физиологии. Например, схема 2, А воспроизводит работу так называемых быстро адаптирующихся элементов, которые возбуждаются только в ответ на *изменения* стимула. Точно также совсем не новой является мысль о полезности горизонтального взаимодействия. Уже Хартляйн (см., например, [6]) указывал на повышение краевого контраста при наличии бокового торможения. Нельзя ли работу всех блоков модели свести к уже исследованному физиологическим «блокам» (типа суммации, бокового торможения хартляйновского типа и т. п.)?

Нам кажется, что при построении модели пришлось применить два принципа, не сводящихся к известным в физиологии алгоритмам. Первый иллюстрируется схемой 2, В. Это — *растекание*, односторонне распространяющееся на *практически неограниченное* расстояние (в одномерном случае). Остановить растекание сигнала может только активный процесс (появление где-то э. д. с. противоположного знака). Некоторые проявления такого алгоритма внешне похожи на проявление хартляйновского торможения* (например, возникновение краевого контраста), од-

* Торможение, зависящее от возбуждения, распространяющееся во все стороны и убывающее с расстоянием.

нако существуют опыты четко разделяющие эти два типа взаимодействия. Например, эффект Маха не может быть объяснен боковым торможением и легко объясняется предложенной моделью.

Второй принцип касается способа управления упомянутым активным процессом. Новым является то, что управляющим сигналом является *градиент* возбуждения, а не само возбуждение, как при боковом торможении. Разница в этих двух способах управления проявляется особенно сильно при нелинейной характеристике управляющего блока.

Для двумерной модели э. д. с., возникающие вдоль границы полей, будут образовывать так называемый двойной слой. В двумерном случае потенциал, возникший в некоторой точке в результате «расплывания сигнала», будет зависеть не только от величины э. д. с. на двойном слое, но и от *угла*, под которым из этой точки виден двойной слой. В частности, если двойной слой является замкнутой линией, с постоянной э. д. с. вдоль нее, то все точки внутренней области будут иметь один и тот же потенциал (из всех таких точек контур виден под одним и тем же углом — 360°).

Свойства двойного слоя хорошо согласуются с законами заполнения цветов при самых разнообразных геометрических соотношениях полей [5]. Про опыты, в которых возникали взаимодействия по закону, совпадающему со свойствами двойного слоя, еще будет идти речь в связи со вторым вопросом — «а зачем такая сложность?», — к обсуждению которого мы переходим.

2. Рассмотрим сначала, какую пользу животному или человеку может принести свойство *a* (работа зрительной системы преимущественно на изменении света). Без подробных пояснений понятно, почему полезна высокая контрастная чувствительность зрения. Человек видит различия в яркости ~ 1—2%. Однако кроме высокой контрастной чувствительности наша зрительная система обладает способностью работать в чрезвычайно широком диапазоне яркостей (~ 1 : 10⁶). Если попытаться «в лоб» (без использования упрощающих задачу обстоятельств) совместить эти требования, то потребуются система, способная иметь на выходе очень много различных состояний. Это чрезвычайно сложно, но, по счастью, не необходимо. Дело в том, что при данном *освещении* количество света, отраженного разными поверхностями, отличается всего в 20—30 раз. Поэтому при каждом освещении можно выдавать гораздо меньше различных сигналов, если система будет как-то перестраиваться при переходе к другому освещению. Ясно, что после перестройки к новому освещению *тем же* набором выходных состояний будет кодироваться *другой* набор яркостей. Это значит, что в такой системе реакция на выходе будет функцией не только конечной, но и начальной яркости. Другими словами, уменьшить число выходных состояний можно, создав систему, реагирующую не на яркость, а на *изменение яркости*.

Итак, работа зрительной системы (во всяком случае какой-то ее части) только на изменении яркости — это способ примирить широкий диапазон рабочих яркостей, высокую контрастную чувствительность и относительно небольшое число выходных состояний.

На это обстоятельство обратил внимание Бызов [7]. Исследуя контрастную чувствительность горизонтальных клеток черепахи, реакция которых имеет как компоненту, зависящую от абсолютной яркости («стол»), так и компоненту, зависящую от изменения яркости («пик»), Бызов обнаружил, что контрастная чувствительность по «пикам» выше, чем по «столам» [8].

Однако работа на смену (свойство *a*) мешает видеть неподвижные предметы. Движения глаз помогают преодолеть этот недостаток, но не вполне. И для того, чтобы «правильно видеть» большие относительно однородно окрашенные предметы, как мы уже убедились, нужна схема типа 2, Г.

Значит «сложная» зрительная система возникла для совмещения высокой контрастной чувствительности, широкого диапазона рабочих яркостей и узнавания цвета больших поверхностей.

Заметим, что для животных с другим образом жизни различные свойства зрения могут иметь другую ценность. Например, предки человека пожертвовали остротой зрения в сумерках ради узнавания больших предметов (нелинейность блока G). Не исключено, что есть животные, охотящиеся на мелкую добычу в темноте, для которых важнее острота зрения при низких освещенностях. Они могут иметь линейную характеристику блока G или вообще другую схему обработки сигнала.

Всюду в статье слова *правильно видеть* мы брали в кавычки. Ведь что есть правильно, а что — неправильно зависит от решаемой задачи. В самом начале было написано, что к отказу от воззрения на зрительную систему как на телевизор привели не только опыты с неподвижным изображением, но и анализ задач зрения. В широком смысле слова — такой задачей является узнавание предметов при меняющихся условиях наблюдения. Нас сейчас будет интересовать только часть этой задачи — узнавание окраски несамосветящихся поверхностей. Для этой задачи «правильное видение» еще не достигается описанной выше моделью. Она ведь не в состоянии «понять», почему на данную колбочку попало мало света — то ли она видит черную поверхность ярко освещенную, то ли слабо освещенную белую поверхность. Мы еще очень далеки от построения модели, которая могла бы в полной мере решать этот круг задач. Однако для некоторых простейших ситуаций удастся составить удовлетворительную схему. Любопытно, что эта схема включает в себя сигнал, управляемый градиентом и распространяющийся по закону потенциала двойного слоя. Про этот сигнал можно даже сказать, в какую сторону он должен распространяться и чем он должен управлять. Он должен распространяться от границы в сторону *более темного* поля и *открывать прохождение* сигнала в той части поля зрения, куда он пришел. Не прибавляться к имеющимся там сигналам, а именно открывать «вентиль».

В работе Щадрина и др. [9] удалось обнаружить такой «вентильный» тип взаимодействия в зрительной системе человека. Оказалось, что «разрешающий» сигнал возникает на границе полей, разной яркости и распространяется в сторону меньшей яркости по закону совпадающему (в пределах, точности наблюдений) с потенциалом двойного слоя. Поэтому есть основания полагать, что описанный в данной работе тип горизонтального взаимодействия является «блоком», который используется в нервной системе при решении целого ряда задач.

Авторы приносят искреннюю благодарность Л. Дунаевскому за помощь в разработке блока G и В. Дроздову за изготовление коммутатора каналов модели.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ditchburn R. W., Ginsborg B. L., Nature, 170, No. 4314, 36, 1952.
2. Ярбус А. Л., Биофизика, 1, 435, 1956.
3. Ярбус А. Л., Биофизика, 4, 320, 1959.
4. Ярбус А. Л., Биофизика, 7, 615, 1962.
5. Ярбус А. Л., Роль движений глаз в процессе зрения, «Наука», М., 1965.
6. Hartline N. K., Ratliff F., Miller W. N., In: Nervous inhibition. Oxford — London — New York — Paris, 1961.
7. Бызов А. Л., Кузнецова Л. П., Нейрофизиология, 1, 81, 1969.
8. Бызов А. Л., Нейрофизиология, 1, 210, 1969.
9. Щадрин В. Е., Бонгард М. М., Смирнов М. С., Биофизика, 11, 871, 1966.

Поступила в редакцию
8.XII.1969.

ON SOME TYPES OF HORIZONTAL INTERACTIONS PROVIDING NORMAL VISION OF IMAGES MOVING ALONG THE RETINA (MODELLING OF SOME HUMAN VISUAL FUNCTIONS)

M. M. BONGARD, K. V. GOLUBTSOV

Institute of the Problems of Information Transmission,
Acad. Sci. USSR, Moscow

A model is described which at the same time has normal «perception» of moving objects and complete absence of the «perception» of stationary images. A new type of horizontal interaction between the channels had to be used to combine these properties. It was performed by one-sided propagating signal, which was worked out by non-linear transformation of brightness gradient. The model automatically reproduced some properties of human vision, such as, for instance, the fall of vision keenness at low brightness, Mach effect, many peculiarities of the perception of stationary images.