

На правах рукописи

**МАКСИМОВ
ПАВЕЛ ВАДИМОВИЧ**

**НЕЙРОСЕТЕВЫЕ МОДЕЛИ ДОЛГОВРЕМЕННЫХ ЭФФЕКТОВ
ЦВЕТОВОГО ПОСЛЕДЕЙСТВИЯ В ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЕ**

03.00.28 – «Биоинформатика»

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 2008

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Институте проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН,
в Лаборатории обработки сенсорной информации

Научный руководитель:

доктор технических наук, профессор Лебедев Дмитрий Савельевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, Фролов Александр Алексеевич
кандидат физ.-мат. наук, профессор
(Учреждение Российской академии наук
Институт высшей нервной деятельности
и нейрофизиологии РАН, Москва)

доктор биологических наук, Бибиков Николай Григорьевич
кандидат физ.-мат. наук
(ФГУП ГНЦ Акустический институт
им. акад. Н.Н. Андреева, Москва)

Ведущая организация:

Учреждение Российской академии наук Научно-исследовательский
институт системных исследований РАН, Москва

Защита состоится “ **11** ” **декабря** 2008 года в **14** часов
на заседании диссертационного совета Д.002.077.02
при Учреждении Российской академии наук Институте проблем
передачи информации им. А.А. Харкевича РАН по адресу:
127994, г. Москва, ГСП-4, Большой Каретный пер., д. 19

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИППИ РАН

Автореферат диссертации разослан “ ____ ” _____ 2008 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета Д.002.077.02,
доктор биологических наук, профессор

Г.И.Рожкова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы.

Большая часть того, что известно об устройстве мозга, получено при исследовании зрительной системы. Для понимания принципов обработки зрительной информации наряду с морфологическими, электрофизиологическими и поведенческими экспериментами, проводимыми на животных, а также психофизическими исследованиями, проводимыми на человеке, в последние годы все шире используется компьютерное моделирование. С помощью моделирования часто удаётся согласовать противоречивые результаты, полученные посредством различных экспериментальных методик, и наметить пути дальнейшего развития исследований зрительной системы.

Особенно информативными объектами для компьютерного моделирования работы зрительной системы служат зрительные иллюзии, являющиеся следствиями функционирования некоторых специфических механизмов переработки зрительной информации, эффективных и полезных в естественных условиях, но дающих в искусственных экспериментальных условиях стимуляции «неверные» зрительные ощущения (не соответствующие физическим параметрам зрительных стимулов). Очевидно, что эти устойчивые и не поддающиеся сознательному исправлению «искажения» действительности связаны с деятельностью базовых механизмов зрения, которые ещё до конца не изучены. Исследование зрительных иллюзий на моделях позволит понять устройство и исходные функции этих механизмов.

Моделирование зрительных иллюзий имеет и важное практическое значение. Как показывают эксперименты последнего времени, зрительная система человека уже на уровне сетчатки обладает определенной пластичностью, т.е. ее структура может трансформироваться под действием входного сенсорного потока. Естественно, что перестройки в сетчатке и в высших зрительных центрах сказываются на зрительном восприятии в целом. Эту особенность зрительной системы необходимо учитывать там, где требуется точность зрительного восприятия. Исследование моделей механизмов зрения позволяет предсказать возможные ошибки зрительной системы и свести вероятность этих ошибок к минимуму.

Одной из самых сильных, длительных и интригующих иллюзий, не находившей удовлетворительного объяснения в течение долгого времени, является эффект ориентационно-обусловленного цветового последействия, открытый С. Мак-Коллафом (McCollough, 1965) и носящий её имя: McCollough-effect (ME). Эффект состоит в том, что после «адаптации» в течение нескольких минут к цветным решеткам на черном фоне (например, предъявляемым попеременно красным полосам, ориентированным вертикально, и зеленым полосам, ориентированным горизонтально) при тестировании испытуемый видит соответствующие черно-белые решетки окрашенными в дополнительные цвета в течение нескольких дней и даже недель. Существенной особенностью ME является отсутствие интерокулярного переноса (после адаптации одного глаза последствие не наблюдается при предъявлении тестовых решеток другому глазу), что считается свидетельством его периферического происхождения.

Первоначально ME пытались объяснить «утомлением» детекторов ориентированных границ, открытых к тому времени в первичных отделах зрительной коры млекопитающих. Однако такое объяснение эффекта входит в противоречие с рядом его свойств. Кроме того, позднее оказалось, что сходные эффекты цветового последействия могут быть получены и со стимулами другой конфигурации: при адаптации к цветным периодическим решеткам одинаковой ориентации, но разных пространственных частот, к криволинейным решеткам, отличающимся знаком кривизны, и т.п. Объяснение всех этих феноменов в рамках «гипотезы нервного утомления» требовало привлечения новых типов встроенных детекторов. Поэтому возникла задача построения модели ME, не входящей в противоречие с известными его свойствами, но дающей достаточно долговременный эффект после кратковременной адаптации и не требующей наличия в зрительной системе большого числа встроенных специфических детекторов. По сравнению с другими долговременными эффектами (например, сравнительно недавно открытыми долговременными изменениями цветового восприятия в результате ношения цветных очков) ME как объект моделирования имеет то преимущество, что за 40 лет безуспешных попыток психофизиков найти ему объяснение накопился обширный экспериментальный материал относительно его проявлений.

Исследование ME имеет важное практическое значение, поскольку долговременные изменения цветового восприятия мелкоструктурных изображений

могут приводить к ошибкам операторов, принимающих решения, например, в полиграфическом производстве или в оснащенных мониторами сложных технических системах, таких, как электростанция или аэропорт. С другой стороны, естественно ожидать, что исследуемые механизмы обработки зрительной информации были выработаны в ходе эволюции не для того, чтобы испортить работу зрительной системы в искусственном мире мониторов, а для того, чтобы сделать ее работу в естественных условиях более эффективной. Поэтому существенна и бионическая сторона исследования – сведения об устройстве и функциях зрительной системы всегда служили источником новых идей для использования в технике. Это делает актуальным компьютерное моделирование долговременных эффектов цветового последействия в зрительной системе.

Цель исследования.

Разработка нейросетевых моделей долговременных эффектов цветового последействия; экспериментальная проверка работы моделей в различных условиях зрительной стимуляции.

Задачи исследования.

1. Построить функциональную компьютерную модель зрительной ассоциативной памяти, демонстрирующую эффект Мак-Коллафа.
2. В экспериментах с моделью исследовать способность фильтра новизны к устранению корреляции между сигналами отдельных элементов входных изображений.
3. Исследовать применимость разработанной схемы для организации цветоселективных контактов нейронов сетчатки под влиянием естественного сенсорного потока.

Научная новизна результатов исследования.

Предложено новое объяснение эффекта ориентационно-обусловленного цветового последействия в терминах ассоциативной памяти и адаптивного фильтра новизны.

Создана компьютерная модель нейронного механизма на основе фильтра новизны на модифицируемых синапсах, демонстрирующая этот эффект.

Показано, что такой фильтр новизны способен устранять взаимную корреляцию сигналов соседних элементов изображения. В частности, если эта корреляция обусловлена несовершенной оптикой, фильтр способен уменьшать оптические искажения.

Впервые высказана и проверена в компьютерных экспериментах гипотеза о функциональной основе МЕ – предполагается, что долговременные «адаптационные» перестройки на самых начальных этапах обработки зрительного сигнала предназначены для исправления а priori неизвестных оптических искажений, вносимых несовершенной оптикой глаза. Побочным продуктом работы соответствующего механизма в специальных экспериментальных условиях являются иллюзии, подобные эффекту ориентационно-обусловленного цветового последствия.

В рамках развиваемых представлений об ассоциативной памяти и адаптивном фильтре новизны созданы нейронные модели механизмов установления цветоселективных контактов между нейронами сетчатки в процессе индивидуального развития зрительной системы.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Предложенный фильтр новизны на модифицируемых синапсах объясняет основные свойства эффекта ориентационно-обусловленного цветового последствия и других подобных следовых эффектов.
2. После длительной адаптации к текущему сенсорному потоку фильтр новизны способен в определенной степени устранять искажения изображений, вносимые несовершенной оптикой глаза.
3. Предложенная модель синаптической пластичности позволяет объяснить механизм образования цветоселективных контактов между непомеченными нейронами сетчатки приматов под влиянием естественного сенсорного потока, приводящего к усилению проводимости у одних синапсов и ослаблению – у других.

Теоретическое и практическое значение работы.

Данная работа посвящена анализу информационных процессов в зрительной системе и носит характер фундаментального исследования. Разработанные модели – модель эффекта ориентационно-обусловленного цветового

последствия, в основе которой лежит адаптивный фильтр новизны, и модели установления цветоспецифических контактов в сетчатке приматов – могут использоваться в качестве теоретического инструмента для исследований различных эффектов цветового последствия и последствий длительной адаптации зрительной системы к искажённым изображениям.

Предложенные способы обработки зрительной информации могут быть использованы при создании адаптивных технических систем машинного зрения, способных к компенсации оптических искажений типа расфокусировки, астигматизма и пр., вносимых несовершенной оптикой.

Модели, описанные в диссертации, могут играть роль диагностического средства при анализе результатов психофизических экспериментов с целью выяснения сходства или различия механизмов исследуемых феноменов.

Апробация работы.

Основные результаты работы доложены и обсуждены на двух Европейских конференциях по зрительному восприятию (European Conference on Visual Perception – ECVP 1997, Финляндия, Хельсинки, 1997 г., ECVP 2006, Россия, Санкт-Петербург, 2006 г.), на Втором съезде физиологов Грузии с участием физиологов стран Черноморского бассейна (Грузия, Тбилиси, 2000 г.), на Международных чтениях, посвящённых 100-летию со дня рождения члена-корреспондента АН СССР, академика АН АрмССР Э.А. Асратяна «Фундаментальные и клинические аспекты интегративной деятельности мозга» (Москва, 2003 г.), на Международных научно-технических конференциях «Интеллектуальные системы (IEEE AIS'03, AIS'05)» и «Интеллектуальные САПР (CAD-2003)» (Геленджик – Дивноморское, 2003 г., 2005 г.), на двух Международных семинарах по оптоинформатике (Санкт-Петербург, 2004 г., 2006 г.), на двух Международных симпозиумах по зрению «Visionarium IV» и «Visionarium VI» (Финляндия, Твярминне, 2005 г., 2007 г.), на Международном биофизическом семинаре памяти Академика Р.К. Анджуса (Черногория, Св. Стефан, 2006 г.) и на 30-й конференции молодых учёных и специалистов ИППИ им. А.А. Харкевича РАН (Россия, Звенигород, 2007 г.). Результаты диссертации неоднократно докладывались на научных семинарах в ИППИ РАН.

Публикации.

По теме диссертации опубликовано 17 работ – одна статья на русском языке в журнале, одна статья на русском языке в электронном журнале, четыре доклада в сборниках трудов конференций на русском языке, два доклада в сборниках трудов конференций на английском языке, девять тезисов докладов (восемь – на международных конференциях, один – на российской).

Личный вклад автора.

Все результаты, включенные в диссертацию, получены лично автором или при его непосредственном участии.

Структура диссертации.

Диссертация состоит из введения, четырёх глав, обсуждения, выводов и списка литературы из 108 наименований. Объем диссертации составляет 99 страниц, включая 88 страниц машинописного текста, 11 страниц списка литературы, 29 рисунков и 1 таблицу.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обоснована актуальность темы диссертации, сформулированы цель работы, научная новизна и практическая значимость результатов исследований; перечислены основные положения, выносимые на защиту.

Первая глава диссертационной работы носит обзорный характер. В первой части главы изложены основные сведения о самом эффекте ориентационно-обусловленного цветового последействия и его психофизических особенностях. В общих чертах МЕ напоминает изменения цветовосприятия в результате избирательной цветовой адаптации, когда после фиксации взгляда в течение некоторого времени на ярком насыщенном цветном пятне (например, красном) и после последующего перевода взгляда на однородную ахроматическую поверхность испытуемый видит отрицательный последовательный образ в виде такого же пятна дополнительного (зеленого) цвета. В случае МЕ адаптирующими стимулами служат взаимно-перпендикулярные решетки красного и зеленого цветов, предъявляемые попеременно в условиях свободного разглядывания. После адаптации к таким решеткам в течение нескольких минут (до полутора часа), при переводе взгляда на однородную ахроматическую поверхность человек не видит никакого последовательного образа (поскольку адаптация прово-

дится к обоим цветам и в отсутствие фиксации взора). Однако при разглядывании решеток, составленных из ахроматических полос тех же ориентаций и с той же пространственной частотой, испытуемый видит их в дополнительном цвете.

Интенсивные исследования МЕ, последовавшие сразу же после его обнаружения, выявили характерные его особенности. Известно, что МЕ длится намного дольше, чем, например, последовательные образы после избирательной цветовой адаптации: последствие в МЕ легко видеть через неделю, а если вообще не производить тестирование в течение трех месяцев, то сила эффекта спадает за это время всего наполовину (MacKay, MacKay, 1974; Jones, Holding, 1975). В то же время эффект быстро снижается в процессе тестирования – "затирается" бесцветными полосками той же ориентации (Skovbo et al., 1974), и напротив, спад совершенно прекращается в отсутствие зрительной стимуляции – во время сна или когда в эксперименте один глаз надолго заклеен (MacKay, MacKay, 1977). Если адаптирующие стимулы предъявлять одному глазу, последствие не наблюдается при последующем предъявлении тестовых решеток другому глазу (McCollough, 1965). Считается, что подобное отсутствие интерокулярного переноса связано с периферическим происхождением МЕ (MacKay, MacKay, 1974). Оказалось, что в отличие от последовательных образов сила последствия в МЕ почти не зависит от интенсивности адаптирующего света (Shute, 1979; Skovbo et al, 1975). Были также открыты сходные эффекты цветового последствия, вызываемые стимулами других конфигураций: при адаптации к цветным периодическим решеткам одинаковой ориентации, но разных пространственных частот (Lovegrove, Over, 1972; Stromeyer, 1972), к криволинейным решеткам, отличающимся знаком кривизны (Riggs, 1973; MacKay, MacKay, 1974), к шахматным решеткам (May et al., 1978).

Во второй части главы рассмотрены и проанализированы предлагавшиеся ранее объяснения эффекта ориентационно-обусловленного цветового последствия. Первоначально МЕ пытались объяснить адаптацией (утомлением) открытых к тому времени в первичных отделах зрительной коры млекопитающих специфических детекторов ориентированных линий или границ. Предполагалось, в частности, что те из детекторов, рецептивные поля которых вытянуты вертикально и связаны с красночувствительными входами, под воздействием соответствующих адаптирующих стимулов теряют на время чувствительность.

Поэтому бесцветные вертикальные тестовые полосы воспринимаются в дополнительном, зеленом цвете. Основным недостатком гипотезы нервного утомления является невозможность объяснить его продолжительность.

Помимо разных вариантов гипотезы нервного утомления, опирающихся на те или иные факты относительно нейронной организации зрительной системы, обсуждался также ряд психофизических гипотез, нейрофизиологическая природа которых менее ясна. В частности, активно обсуждались представления о МЕ как обычном Павловском условном рефлекс, где в качестве безусловного стимула выступает цвет, а в качестве условного – ориентация решеток (Murch, 1976; McCarter, Silver, 1977; Bedford, 1997), и о связи МЕ с механизмами константности цветовосприятия (Кезели с соавт., 1991; Kezeli et al., 1991; Kezeli et al., 2000; Vladusich, Broerse, 2002; McLoughlin, 2005).

Третий, наиболее популярный и обсуждаемый класс моделей – модели ассоциативного обучения. В основе их лежит предположение о том, что в зрительной системе вместо нейронов, чувствительных одновременно к ориентации и цвету стимула – «double-duty neurons», имеются отдельные нейроны, чувствительные к ориентации (детекторы ориентации) и нейроны, чувствительные к цветовому контрасту. А процесс выработки МЕ состоит в установлении ассоциативных связей между этими нейронами (Barlow, Földiák, 1989; Vladusich, Broerse, 2002; Bednar, Miikkulainen, 2005; Bednar et al., 2006; Grossberg et al., 2002).

К сожалению, большинство предложенных объяснений МЕ ограничивалось чисто словесным описанием. Даже в тех случаях, когда оно доведено до действующих компьютерных моделей, ни в одной из моделей не проверялось, обеспечивает ли она необходимое последствие (необходимое соотношение скоростей адаптации и дезадаптации), поскольку соответствующие эксперименты не проводились. Серьезным общим недостатком моделей является то, что они используют встроенные детекторы ориентации. Для объяснения других сходных эффектов последствия (возникающих при адаптации к цветным периодическим решеткам одинаковой ориентации, но разных пространственных частот, к криволинейным решеткам, отличающимся знаком кривизны, к шахматным решеткам и т.п.) в модели потребуется ввести соответствующие специфические детекторы.

Таким образом, при попытках найти удовлетворительное единообразное объяснение эффекту ориентационно-обусловленного цветового последействия и другим подобным следовым эффектам основные трудности связаны с его длительностью (достаточно долговременный эффект после кратковременной адаптации) и с отсутствием в зрительной системе разнообразных встроенных специфических детекторов. В связи с этим представлялось целесообразным развить другой подход – в рамках представлений об ассоциативной памяти и адаптивном фильтре новизны.

В третьей части обзорной главы рассмотрены модели переработки зрительной информации в нейронных сетях с синаптической пластичностью. При реализации фильтра новизны в виде нейронной сети функцию памяти выполняют переменные веса связей между отдельными нейронами, которые постепенно изменяются небольшими шагами, чтобы в процессе показа ряда изображений обучающей последовательности система «запомнила» их в ассоциативной памяти.



Рис. 1. Схема фильтра новизны.

Во второй главе описано устройство предложенной модели МЕ на основе фильтра новизны на модифицируемых синапсах. Модель опирается на то свойство нашей зрительной системы, что она имеет обыкновение замечать на каждом новом изображении в первую очередь новое, отличное от уже увиденного и хранящегося в памяти (рис. 1).

В этих терминах при выработке МЕ в процессе “адаптации” в памяти формируются образы красных и зеленых полос разной ориентации. В процессе тестирования предъявляемые белые полосы определенной ориентации иници-

руют соответствующий ассоциативный образ окрашенных полос, который “вычитается” из текущего тестового бесцветного изображения. В результате остается только непредсказуемая его часть – полосы, окрашенные в дополнительный цвет.

Входные цветные изображения задаются на двух (для левого и для правого глаза) квадратных растрах $n \times n$, каждый пиксель которых характеризуется двумя параметрами: интенсивностями в красном и зеленом цветовых каналах. Нейронная модель фильтра новизны (рис. 2) состоит из трех изоморфных слоев, содержащих по $m = 2n \times 2n$ нейронов.

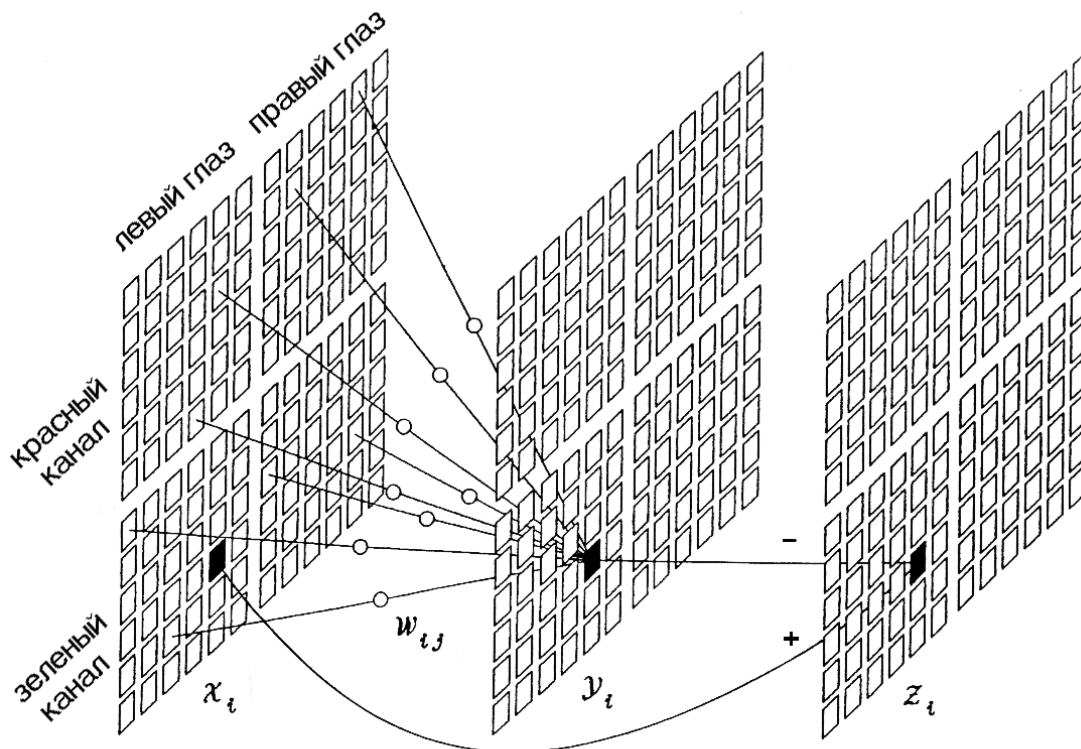


Рис. 2. Устройство нейронной модели фильтра новизны.

Входные изображения поступают на первый слой – на матрицу «рецепторов» модели. Будем считать, что возбуждение каждого i -го входного нейрона x_i , где $i=1,2,\dots,m$, определяется интенсивностью сигнала некоторого цветового канала в определенном пикселе входного изображения для того или иного глаза. Каждый нейрон второго (ассоциативного) слоя синаптически связан со всеми первичными нейронами, кроме нейрона с тем же номером, и суммирует возбуждения нейронов с весами w_{ij} , которые будем называть синаптическими проводимостями:

$$y_i = \sum_j w_{ij} \cdot x_j ,$$

причем отсутствие связи с i -ым рецептором означает, что $w_{ii} \equiv 0$. В третьем (выходном) слое вычисляется разность соответствующих элементов входного и ассоциативного изображений:

$$z_i = x_i - y_i .$$

Запоминание подаваемых в последовательные моменты времени t изображений состоит в изменении синаптических проводимостей w_{ij} , которое производится в соответствии со следующим правилом:

$$w_{ij}^{t+1} = w_{ij}^t + \varepsilon \cdot x_j^t \cdot z_i^t ,$$

где ε – некоторая константа, характеризующая синаптическую пластичность.

В процессе обучения (адаптации) на рецепторы многократно подавали изображения вертикальных красных и горизонтальных зеленых полос, что приводило к их запоминанию в распределении синаптических весов w_{ij} . Для имитации произвольной стимуляции глаза после адаптации, когда эффект должен был забываться (спадать), подавали случайные изображения, где величина возбуждения каждого рецептора в каждый момент времени принимала случайные значения.

Величину эффекта последействия в модели, или степень "позеленения" вертикальных белых полос на тестовых изображениях оценивали по тому, насколько в среднем по всем пикселям на белых полосах возбуждение зеленого цветового канала на выходе z превышало возбуждение красного. В том случае, когда белые вертикальные полосы "виделись" совершенно зелеными, величину эффекта принимали за единицу. Для оценки скоростей запоминания и забывания эффекта, полученные экспериментально кривые зависимости величины эффекта от времени аппроксимировали экспонентами. Рост величины эффекта во времени приближали формулой:

$$F = F_{1a} - F_{0a} \cdot e^{-v_a \cdot (t - t_{0a})} ,$$

а её спад – формулой:

$$F = F_{0d} \cdot e^{-v_d \cdot (t - t_{0d})} ,$$

где t – номер такта, t_{0a} и t_{0d} – номера тактов, в которых начиналась адаптация и дезадаптация, F_{1a} – предельное значение величины эффекта, F_{0a} и F_{0d} – амплитуда изменений эффекта в ходе адаптации и дезадаптации, а v_a и v_d – скорости роста и спада величины эффекта. Для нахождения неизвестных значений параметров F_{0a} , v_a , F_{0d} и v_d минимизировали сумму квадратов отклонений результатов эксперимента от расчетных значений этих функций в экспериментальных точках.

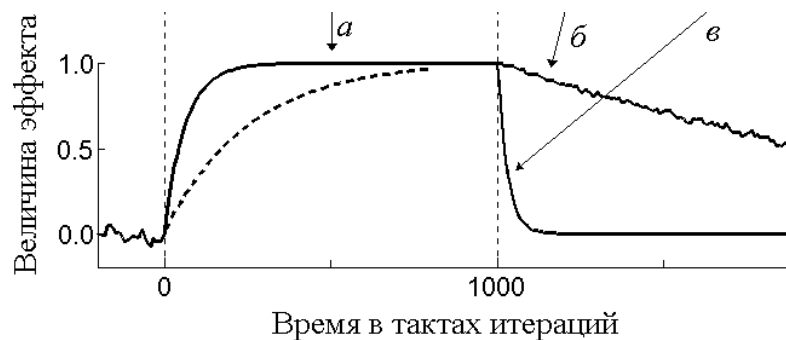


Рис. 3. Обычный эффект ориентационно-обусловленного цветового последействия в модели.

Временной ход величины эффекта в процессе адаптации и дезадаптации: *а* – адаптация в течение 1000 тактов к попеременно предъявляемым вертикальным красным и горизонтальным зеленым полосам; *б* – дезадаптация под влиянием меняющихся от такта к такту случайных стимулов; *в* – быстрое «затирание» эффекта под влиянием попеременно предъявляемых черно-белых вертикальных и горизонтальных полос; пунктирной кривой показан ход выработки эффекта стимулами вдвое меньшей интенсивности, чем в случае ветви *а*.

Проведенные эксперименты с моделью показали, что после достаточно большого числа тактов предъявления цветных решёток модель демонстрирует эффект, величина которого медленно убывает при последующих предъявлениях случайных стимулов – рис. 3. Отношение скоростей установления эффекта (ветвь *а*) и его спада (ветвь *б*) зависит от числа синаптических связей нейронов ассоциативного слоя с рецепторами, т.е. от размера матрицы рецепторов. На растре 6×6 пикселей это отношение равно 20, но при достаточно большой матрице рецепторов эффект сохранялся бы в тысячи раз дольше, чем длительность адаптации, что примерно соответствует наблюдаемому в психофизических экспериментах. В то же время эффект быстро разрушается при демонстрации чёрно-белых решёток – ветвь *в* на рис. 3. Как и следовало ожидать, сила эффекта в

модели совсем не изменяется при предъявлении черных стимулов, что соответствует прекращению спада настоящего МЕ на время сна. Скорость нарастания эффекта при прочих равных условиях сильно (квадратично) зависит от интенсивности адаптирующих решеток. Пунктирная кривая на рис. 3 показывает рост эффекта при адаптации к стимулам вдвое меньшей интенсивности, чем для сплошной кривой. Тем не менее, конечная сила эффекта от интенсивности не зависит, что можно видеть и на рис. 3.

Полученное в результате адаптации распределение синаптических проводимостей определяет структуру рецептивных полей ассоциативных нейронов. Оно в точности совпадало с тем, каким предполагалось устройство цвето-специфических детекторов ориентированных линий, утомлением которых объясняли МЕ ранее. Отличие в том, что там нейроны с такими рецептивными полями существовали исходно и только адаптировались и дезадаптировались в ходе опытов, а в нашем случае эти рецептивные поля возникали в процессе адаптации (запоминания) и разрушались в процессе дезадаптации (забывания).

Несмотря на то, что в модели с двумя глазами каждый ассоциативный нейрон ar_i связан с рецепторами обоих глаз (рис. 2), в определенных опытах глаза ведут себя совершенно независимо. В частности, такая модель не демонстрирует интерокулярного переноса. То есть, если закрыть один глаз (скажем, левый) на время адаптации (возбуждение всех его рецепторов приравнять нулю), а подавать цветные адаптирующие полосы только на другой (правый) глаз, то после адаптации модели тестирование ахроматическими полосами того же (адаптированного) глаза демонстрирует эффект цветового последействия, а тестирование другого глаза никакого эффекта не выявляет. При этом рецептивные поля правых ассоциативных нейронов в своих связях с рецепторами правого глаза демонстрируют полосатую структуру, в то время как связи их с рецепторами левого глаза, а также рецептивные поля всех ассоциативных нейронов левого глаза остаются случайными – не перестраиваются в процессе адаптации.

С помощью модели фильтра новизны могут быть объяснены и другие эффекты цветового последействия, обусловленные различными пространственными свойствами адаптирующих стимулов, например, эффект цветового последействия, обусловленный различной пространственной частотой стимулов. В реальном компьютерном эксперименте на поле 8×8 для этого в качестве

адаптирующих стимулов подавали только вертикальные решетки, различающиеся шириной полос: узкие красные, шириной в один пиксель, и вдвое более широкие зеленые. После адаптации тестовые белые полосы разной ширины «воспринимались» моделью в дополнительном цвете. Соответствующей получилась и структура рецептивных полей ассоциативных нейронов – в виде чередующихся возбуждательных и тормозных вертикальных полос разной ширины для синаптических связей с матрицами красночувствительных и зеленочувствительных рецепторов.

В третьей главе описаны обнаруженные у модели, но исходно не предусмотренные полезные свойства, которые могут раскрыть назначение существующего в зрительной системе нейронного механизма, ответственного за феномен ориентационно-обусловленного цветового последействия. В экспериментах с моделью выяснилось, что она обладает замечательной способностью исправления оптических искажений. Действительно, ассоциативная память способна не только к запоминанию часто встречающихся изображений для последующего «вычитания» их из текущего изображения, но является также эффективным средством устранения корреляции между сигналами отдельных элементов сетчатки (Barlow, Földiák, 1989), уменьшающим их избыточность. В том случае, когда причиной взаимной корреляции сигналов соседних рецепторов является несовершенство оптики (приводящее к расфокусировке изображения), устранение этой корреляции с помощью адаптивного фильтра новизны улучшает воспроизведение высоких пространственных частот. Как можно видеть на рис. 4, вначале выход модели воспроизводит ее вход (столбец 1), но после адаптации к случайному шуму выходное изображение (d) во всех случаях уже больше соответствует исходному, неискаженному изображению (a), чем тому размытому, которое подается на вход (e).

Другой источник корреляции сигналов соседних колбочек – значительное перекрытие их кривых спектральной чувствительности, вследствие чего даже монохроматические излучения произвольной длины волны возбуждают колбочки разных спектральных классов. Для того, чтобы исследовать, как в процессе адаптации к случайному сенсорному потоку устраняется корреляция между сигналами рецепторов с разной спектральной чувствительностью, были поставлены специальные модельные эксперименты. На вход модели подавались

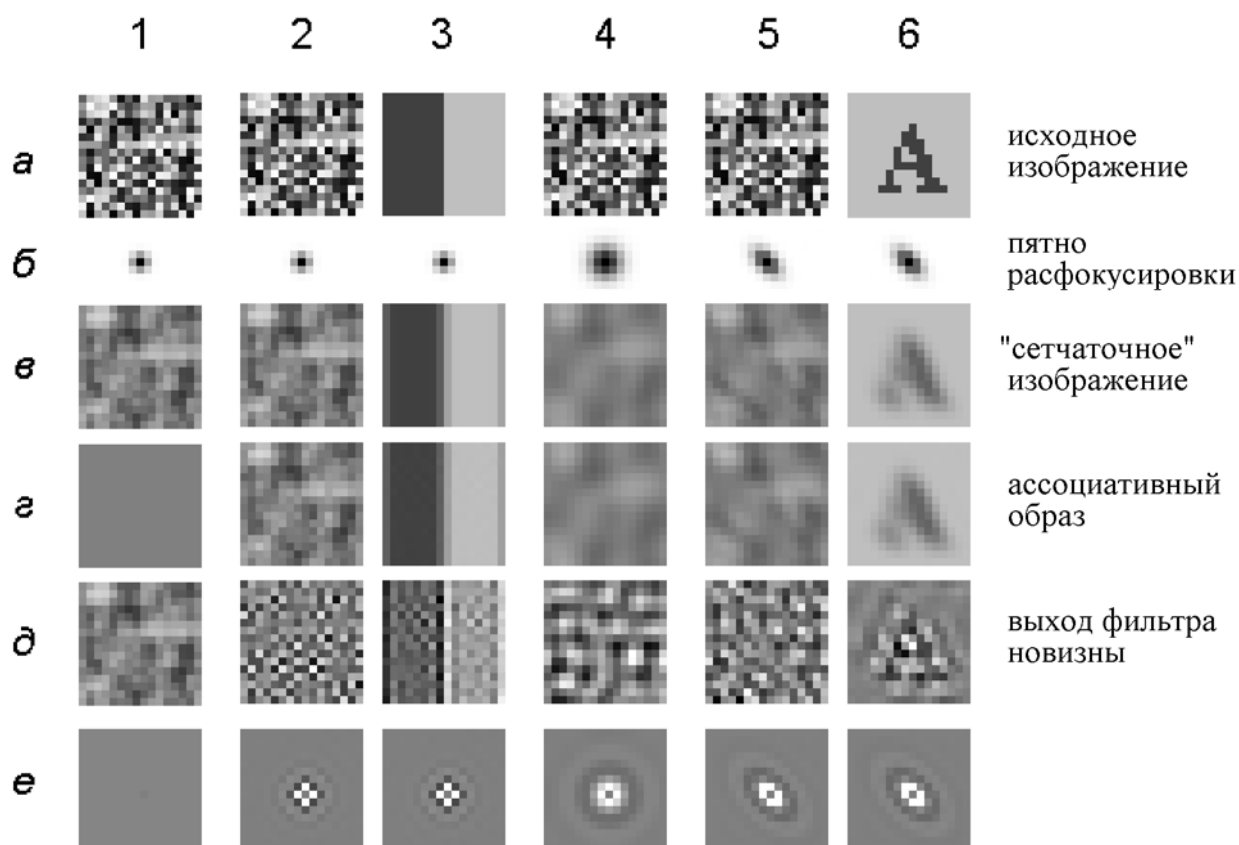


Рис. 4. Результаты экспериментов с моделью, где исходно четкие изображения подавались на «сетчатку» модели с разной степенью размытости.

По столбцам приведены результаты разных экспериментов: 1, 2, 3 – слабая расфокусировка (1 – ответ модели на случайный шум до адаптации, 2 и 3 – ответы на шум и на границу после продолжительной адаптации к случайным изображениям); 4 – сильная расфокусировка; 5, 6 – астигматизм. По строкам: *a* – исходное неискаженное изображение; *б* – характер оптического искажения (пятно расфокусировки); *в* – искаженное «сетчаточное» изображение, подаваемое на вход модели; *г* – вызываемый им из памяти «ассоциативный образ»; *д* – выход фильтра новизны; *е* – типичное распределение синаптических весов ассоциативных нейронов после адаптации к случайным изображениям (светлые цвета соответствует положительным значениям, темные – отрицательным).

цветные изображения, построенные из некоторых вспомогательных изображений с некоррелированными, случайными сигналами в каждом пикселе.

На изображении, подаваемом на вход модели, сигналы длинноволновых (L) и средневолновых (M) фоторецепторов строились в виде взвешенных сумм «красной» и «зелёной» составляющих данного пикселя вспомогательного изображения. В результате эти сигналы в каждой точке оказывались коррелиро-

ванными. Как видно на рис. 5, после длительной адаптации к таким сигналам фильтр новизны устраняет эту корреляцию и даже делает сигналы антикоррелированными. В электрофизиологии и психофизике цветового зрения такое преобразование входного сигнала хорошо известно и носит название цветовой оппонентности.

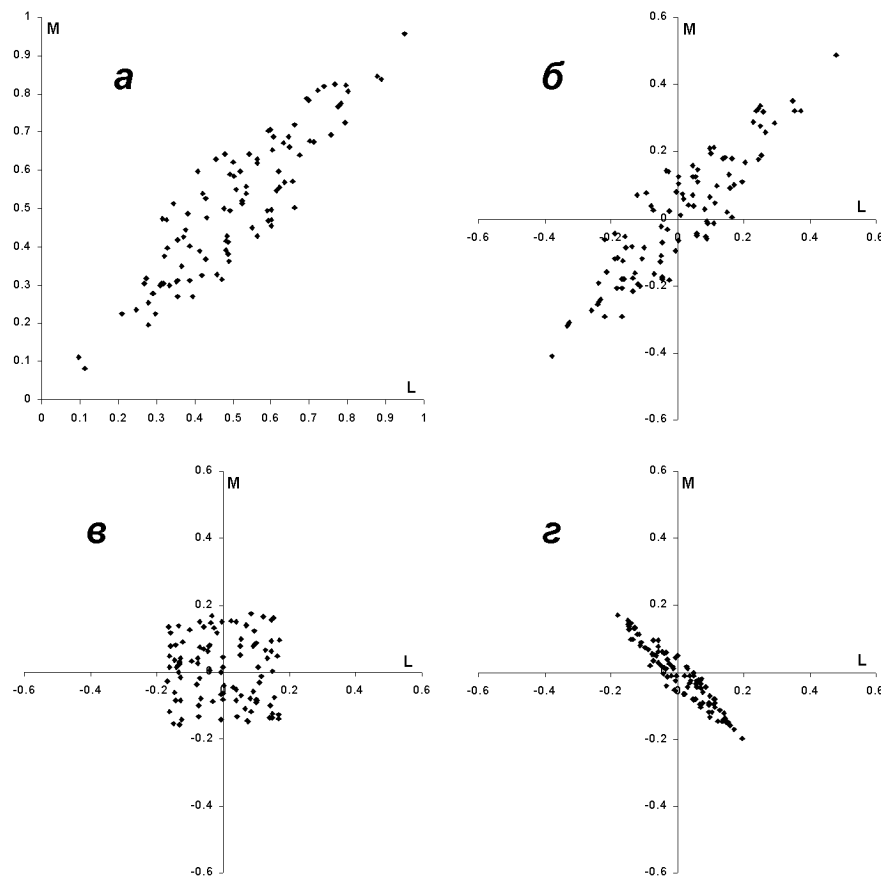


Рис. 5. Взаимная корреляция сигналов нейронов разных спектральных классов – длинноволновых (L) и средневолновых (M).

Точками на графиках нанесены цвета отдельных пикселей изображений в системе координат L,M. График *а* соответствует входному изображению, графики *б*, *в* и *г* – выходу фильтра новизны на разных стадиях обучения: *б* – до обучения, *в* – в середине обучения, *г* – в конце обучения (в установившемся режиме).

Таким образом, в экспериментах с моделью показано, что фильтр новизны на модифицируемых синапсах, демонстрирующий МЕ, способен устранять взаимную корреляцию сигналов соседних элементов изображения, тем самым снижая избыточность информации. Когда эта корреляция обусловлена несовершенной оптикой или неселективностью цветовых сигналов, устранение кор-

реляции в ходе адаптации к естественному сенсорному потоку приводит к повышению пространственного и цветового контрастов.

Четвёртая глава посвящена моделированию адаптационных процессов, происходящих в зрительной системе под влиянием естественного сенсорного потока. Причины взаимной корреляции сигналов соседних рецепторов могут быть не только внутренними, но и внешними – возникать вследствие специфических особенностей естественного зрительного окружения или создаваться целенаправленно в экспериментах по зрительной депривации. В частности, из-за того, что для предметов внешнего мира типичны протяженные участки поверхностей одинаковой окраски, велика вероятность того, что на близлежащие фоторецепторы сетчатки приходят излучения одинакового спектрального состава. В результате при естественной стимуляции сигналы двух близлежащих красных рецепторов будут существенно коррелированы между собой, и сигналы близлежащих зеленых рецепторов тоже будут коррелированы. В таких условиях наличие в зрительной системе синаптической пластичности должно приводить к перераспределению синаптических связей нейронов под влиянием текущего сенсорного потока.

Этот вопрос был исследован детально в связи с проблемой организации специфических цветовых каналов, передающих сигналы от красных и зеленых колбочек в зрительной системе приматов. Предположение о том, что соответствующие селективные синаптические контакты формируются в процессе развития зрительной системы с использованием специальных мембранных меток у одних нейронов и распознающих их рецепторов – у других, сталкивается с рядом теоретических трудностей (Mollon 1997), а специальные эксперименты с генетически модифицированными пигментами колбочек доказывают, что красные и зеленые колбочки действительно не обладают никакими молекулярными различиями, за исключением различий содержащихся в них зрительных пигментов (Wang et al., 1999). Это особенно важно для периферии сетчатки, где каждый карликовый биполяр получает сигналы от нескольких колбочек, а каждая карликовая ганглиозная клетка – от нескольких карликовых биполяров. Если у этих клеток отсутствует механизм узнавания друг друга и все контакты устанавливаются случайно, то на периферии сетчатки никакой цветоспецифичности быть не должно. Однако имеются ряд электрофизиологических и психофизических данных в пользу определенной селективности красного и зеленого

цветовых каналов на периферии сетчатки (Martin et al, 2001; Vakrou et al., 2005; Buzás et al., 2006).

Альтернативное объяснение – формирование цветоспецифических контактов в индивидуальном развитии, в ходе адаптации к специфическому сенсорному потоку. В первой части главы рассмотрены две такие модели организации специфических цветовых каналов на периферии сетчатки приматов. Одна из них использует фильтр новизны на модифицируемых синапсах, другая основана на классическом Хэббовском синапсе для не импульсных нейронов с несколько измененным обучающим правилом.

Ожидалось, что использование адаптивного нейронного фильтра новизны на модифицируемых синапсах в условиях, когда на вход системы подаются случайные изображения, составленные из однородных протяженных пятен разных цветов, обеспечит в ходе адаптации формирование специфических цветовых каналов, а именно – приведет к установлению синаптических контактов преимущественно с красными рецепторами у одних ассоциативных нейронов и преимущественно с зелеными рецепторами – у других. Это предположение было проверено экспериментально. Использовался несколько видоизмененный вариант вычислительной модели фильтра новизны. Основное отличие состояло в том, что теперь в каждом элементе квадратного раstra 15×15 помещался один нейрон. Распределение типов нейронов входного слоя (красных или зеленых) было выбрано заранее по жребию.

Последовательно предъявляемые для адаптации случайные цветные изображения были составлены из однородных цветных квадратов 5×5 и выглядели наподобие лоскутного одеяла. На каждом такте адаптации расположение лоскутов и цвет каждого из них задавались случайно. При такой стимуляции были коррелированными только сигналы близлежащих рецепторов одинакового типа. Соответственно этому в результате адаптации исходно однородный набор ассоциативных нейронов оказался разделенным на два типа: одни нейроны соединились главным образом с близлежащими красными входными нейронами, другие – с зелеными – рис. 6(a). Тем самым продемонстрирована возможность установления цветоспецифических связей в зрительной системе путем адаптивных перестроек исходно однородных синаптических связей ассоциативных нейронов под действием «естественной» зрительной стимуляции.

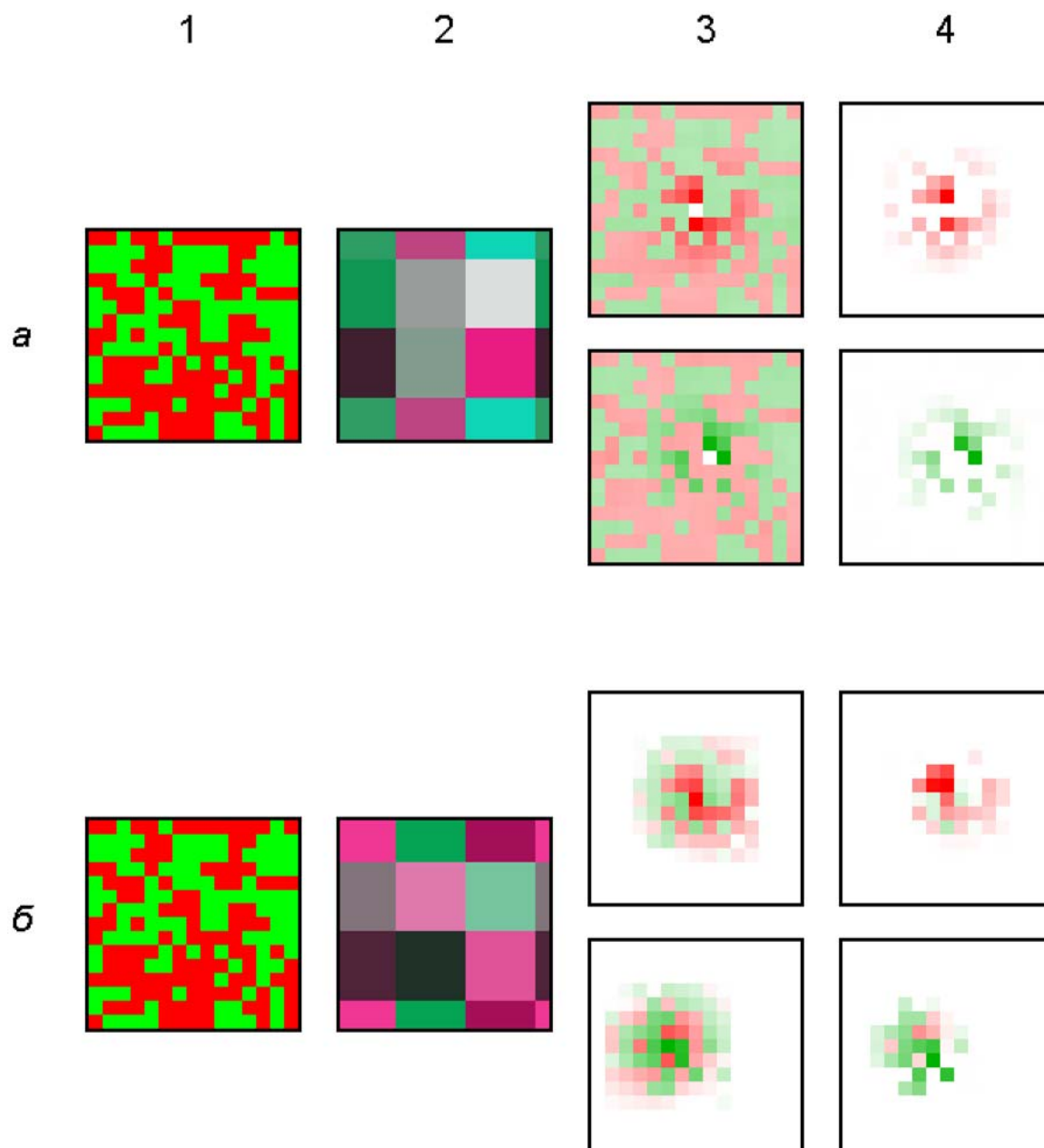


Рис. 6. Результаты экспериментов с моделями установления цветоспецифических контактов в сетчатке приматов: *а* – модель на основе фильтра новизны, *б* – модель на нейронной сети Хэббовского типа.

1 – распределение нейронов входного слоя L- и M-типов (обозначены соответственно красным и зелёным цветом); 2 – пример цветного стимула для адаптации; 3 и 4 - структура рецептивных полей двух соседних ассоциативных нейронов («красного» – верхний ряд, и «зеленого» – нижний ряд) с входными нейронами на ранних стадиях адаптации (колонка 3) и тех же нейронов – после продолжительного периода адаптации (колонка 4); чем темнее на рисунке квадрат сетчатки, тем сильнее связь соответствующего входного нейрона с рассматриваемым ассоциативным.

Вторая, физиологически более оправданная модель состояла из двух слоев нейронов и была собрана на синапсах с близким к Хэббовскому правилу модификации весов. Кроме того, в нее было введено ограничение на исходный размер рецептивных полей вторичных нейронов и были запрещены отрицательные значения синаптических весов (запрещены тормозящие связи). Изменение синаптических проводимостей w_{ij} происходило в соответствии со следующим правилом:

$$\Delta w_{ij} = \varepsilon \cdot (x_j - y_i) \cdot y_i,$$

где Δw_{ij} – приращение веса синапса, соединяющего i -й нейрон входного слоя с j -м вторичным нейроном, а x_i и y_j – значения возбуждений соответствующих нейронов. Такую схему можно применять для моделирования процесса формирования цветоспецифических контактов как в наружном синаптическом слое сетчатки (между рецепторами и биполярными клетками), так и во внутреннем синаптическом слое (между биполярными и ганглиозными клетками).

Показано, что эта модель также обладает способностью устанавливать цветоселективные контакты вторичных нейронов с первичными в процессе индивидуального развития. На рис. 6(б) показаны результаты эксперимента по обучению этой модели на той же последовательности стимулов, которая описана выше для фильтра новизны. Примеры связей двух вторичных нейронов со входными, образованных после кратковременного (3) и длительного (4) периодов адаптации, приведены в верхнем и нижнем рядах рисунка. Как и в случае фильтра новизны, длительная адаптация приводит к тому, что массив вторичных нейронов оказывается поделенным на два цветовых типа.

Таким образом, эксперименты с моделью показали, что вторичные нейроны могут устанавливать цветоспецифические связи с непомеченными нейронами входного слоя путём адаптивного перераспределения исходно однородных синаптических связей в ходе адаптации к зрительным стимулам, в которых цвета соседних пикселей коррелированы. Этот механизм предлагает альтернативное объяснение процесса формирования селективных красного и зеленого цветовых каналов на периферии сетчатки без использования специальных мембранных меток и распознающих их рецепторов

Во второй части четвёртой главы рассматривается модель формирования цветоселективных контактов карликовых биполярных клеток с одним из типов амакриновых клеток. Необходимость в построении соответствующей нейросетевой модели с использованием синаптической пластичности возникла в связи с механизмами красно-зеленой цветовой оппонентности карликовых ганглиозных клеток в центральной сетчатке приматов. Д.С. Лебедев и Д. Маршак предложили линейную компьютерную модель сетчатки (Lebedev, Marshak, 2006), ключевым свойством которой была слегка увеличенная чувствительность амакриновых клеток OFF-типа (в отличие от клеток ON-типа) к зелёному благодаря преобладанию синаптических связей с зелеными биполярами. Поскольку здесь также отсутствуют специальные метки, позволяющие клеткам узнавать друг друга и нужным образом соединять амакриновые клетки с биполярными, естественно предположить, что это преобладание синаптических связей может развиваться вследствие синаптической пластичности в ходе адаптации к текущему сенсорному потоку. В отличие от ON-канала, в OFF-канале амакриновые клетки связываются с биполярными клетками, управляемыми не только красными и зелеными колбочками, но также и синими (Klug et al., 2003). Это позволило Д. Маршаку предположить, что именно связи амакриновых клеток в OFF-канале с биполярными клетками, получающими сигнал от синих колбочек, приводят в ходе адаптации к различному распределению весов синапсов амакриновых клеток в ON и OFF-каналах.

Предложена двухслойная нейронная сеть с близким к хэббовскому правилом модификации синаптических весов и ограниченными рецептивными полями вторичных нейронов, которая обладает способностью устанавливать цветоселективные контакты вторичных нейронов (амакриновых клеток) с первичными (биполярными клетками) в процессе индивидуального развития. На основе этой сети предложен механизм формирования связей амакриновых клеток OFF-типа с карликовыми биполярами. Результаты моделирования показали, что преобладание связей амакриновых клеток с зелеными биполярами в OFF-канале может развиваться благодаря механизмам синаптической пластичности в процессе адаптации к специфическому сенсорному потоку, обеспечивающему взаимную корреляцию сигналов синих и зеленых колбочек.

Основные результаты диссертации и выводы

1. Разработаны нейросетевые модели долговременных эффектов цветового последствия и проведена экспериментальная проверка работы моделей в различных условиях зрительной стимуляции.
2. Созданная модель эффекта ориентационно-обусловленного цветового последствия на основе ассоциативной памяти на модифицируемых синапсах демонстрирует такие труднообъяснимые в рамках прежних представлений свойства, как длительное последствие в отсутствие стимуляции, отсутствие интерокулярного переноса и независимость конечной силы эффекта от интенсивности адаптирующих стимулов.
3. В той же модели воспроизводятся и другие известные эффекты цветового последствия после адаптации к стимулам с искусственно введенной корреляцией между цветом и текстурой.
4. Разработанная модель в определенной степени обладает способностью к исправлению оптических искажений. Это позволяет предположить, что в зрительной системе существует адаптивный механизм, по свойствам близкий к фильтру новизны на модифицируемых синапсах, локализованный на достаточно ранних уровнях переработки зрительной информации (возможно, даже в сетчатке) и предназначенный для уменьшения корреляции между сигналами отдельных элементов сетчатки.
5. Предлагаемые схемы взаимодействия нейронных элементов посредством модифицируемых синапсов способны к установлению цветоспецифических контактов нейронов сетчатки в результате адаптации к изображениям, где цвета близлежащих пикселей в значительной степени коррелированы. Это дает альтернативный механизм формирования селективных цветовых каналов в ходе развития сетчатки, не использующий специальных мембранных меток и распознающих эти метки рецепторов.

Список работ, опубликованных по материалам диссертации

1. Maximov V.V., Maximov P.V. Visual associative memory can account for orientation-contingent colour after-effect // Goettingen Neurobiology Report 1995 / Eds. N. Elsner, R. Menzel. Stuttgart: Georg Thieme Verlag. 1995. P. 899.
2. Maximov P.V., Maximov V.V. Visual associative memory simulates the McCollough effect // Perception. 1997. № 26. Suppl. P. 19.
3. Maximov P.V. A model of orientation-contingent color after-effect based on the visual associative memory // Proceedings of the 2nd Convention of Georgian Physiologists / Tbilisi, 2000. P. 115-117.
4. Максимов П.В. Зрительная ассоциативная память на модифицируемых синапсах как инструмент исправления оптических искажений // Фундаментальные и клинические аспекты интегративной деятельности мозга / М.: МАКС Пресс, 2003. С. 154-156.
5. Максимов П.В. Непредусмотренные полезные свойства, обнаруженные у модели зрительной ассоциативной памяти на модифицируемых синапсах, исходно предназначавшейся для объяснения эффекта ориентационно-обусловленного цветового последействия (I). // Труды Международных научно-технических конференций «Интеллектуальные системы» (IEEE AIS'03) и «Интеллектуальные САПР» (CAD-2003) / М.: Физматлит, 2003. Т. 1. С. 597-602.
6. Максимов П.В., Непредусмотренные полезные свойства, обнаруженные у модели зрительной ассоциативной памяти на модифицируемых синапсах, исходно предназначавшейся для объяснения эффекта ориентационно-обусловленного цветового последействия (II). // Труды Международных научно-технических конференций «Интеллектуальные системы» (IEEE AIS'03) и «Интеллектуальные САПР» (CAD-2003) / М.: Физматлит, 2003. Т. 2. С. 359-362.
7. Maximov P.V., Maximov V.V. Visual associative memory with omitted inhibitory synaptic connections: Is it still able to improve the quality of distorted images? // III International Optical Congress 'Optics – XXI Century', Topical Meeting on Optoinformatics – Book of Abstracts / СПб., 2004. С. 32-33.

8. Максимов В.В., Максимов П.В. Зрительная ассоциативная память и эффект ориентационно-обусловленного цветового последействия // Биофизика. 2004. Т. 49. № 5. С. 920-927.
9. Максимов П.В., Максимов В.В. Нейроны новизны на модифицируемых синапсах способны устанавливать селективные контакты с непомеченными красными и зелеными колбочками в сетчатке // Труды Международных научно-технических конференций «Интеллектуальные системы» (AIS'05) и «Интеллектуальные САПР» (CAD-2005). М.: Физматлит. 2005. Т. 2. С. 297-303.
10. Maximov P. The McCollough-effect: Mechanisms and functions // Abstracts of the «Visionarium IV». Tvärminne. 2005. P. 10-11.
11. Maximov P.V., Lebedev D.S., Marshak D.W. A Role for the Blue Pathway in the Development of Red-Green Opponency // Perception. 2006. V. 35. Suppl. P. 195-196.
12. Maximov P.V. Neurons with modifiable synapses are able to establish colour-specific connections in the retina. // Proceedings of the ICO Topical Meeting on Optoinformatics / Information Photonics'2006 / Eds. M.L. Calvo, A.V. Pavlov, J. Jahns. St Petersburg: ITMO. 2006. P. 252–254.
13. Maximov P. Models of activity-dependent plasticity in the primate retina // VIPSI-2006 International Biophysics Workshop – Book of Abstracts, Belgrade: Academic Mind. 2006. P. 10–11.
14. Максимов П.В. Модели установления цветоспецифических контактов в сетчатке с использованием механизма синаптической пластичности // Информационные процессы. 2007. Т. 7. № 1. С. 104-112.
15. Maximov P.V. Models establishing colour-specific connections in the peripheral primate retina // Vision Down Under 2007 – Book of Abstracts. Palm Cove. 2007. P. 100.
16. Максимов П.В. Использование адаптивного фильтра новизны для улучшения качества изображений // Информационные технологии и системы (ИТиС'07). М.: ИППИ РАН. 2007. С. 271-276.
17. Maximov P.V. Activity-dependent plasticity permits to establish colour-specific connections in the retina // Abstracts of the «Visionarium VI». Tvärminne. 2007. P. 14-15.

Максимов Павел Вадимович

НЕЙРОСЕТЕВЫЕ МОДЕЛИ ДОЛГОВРЕМЕННЫХ ЭФФЕКТОВ ЦВЕТОВОГО ПОСЛЕДЕЙСТВИЯ В ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЕ

Работа посвящена моделированию психофизического феномена, носящего название «эффект ориентационно-обусловленного цветового последствия» или «эффект Мак-Коллаф (МЕ)», и аналогичных долговременных следовых эффектов на базе нейронных сетей с синаптической пластичностью. Предложено новое объяснение эффекта ориентационно-обусловленного цветового последствия в терминах ассоциативной памяти и адаптивного фильтра новизны, и создана модель такого фильтра. Высказана и проверена в компьютерных экспериментах гипотеза о функциональной основе МЕ как побочного продукта механизма, предназначенного для исправления а priori неизвестных оптических искажений, вносимых оптикой глаза.

На основе модели МЕ созданы нейронные модели механизмов установления цветоселективных контактов между нейронами сетчатки в процессе индивидуального развития зрительной системы. Эксперименты с этими моделями показали, что вторичные нейроны могут устанавливать цветоспецифические связи с непомяченными входными нейронами путём адаптивного перераспределения исходно однородных синаптических связей в ходе адаптации к специфическому сенсорному потоку.

Maximov Pavel Vadimovich

NEURAL NETWORK MODELS OF LONG-TERM COLOUR AFTER-EFFECTS IN THE VISUAL SYSTEM

The work is dedicated to modeling of the psychophysical phenomenon called the orientation-contingent colour after-effect or the McCollough-effect (ME) and similar after-effects by means of neural networks with synaptic plasticity. New explanation of the orientation-contingent colour after-effect was proposed in terms of the associative memory and the adaptive novelty filter, and the model of such a filter was created. The hypothesis of the functional basis of the ME was suggested and checked in computer experiments. The ME was considered as a by-product of some mechanism, designed for correction of a priori unknown optical image distortions due to aberrations of the eye optics.

On the basis of the ME model, the neuronal models of the mechanisms for establishing colour-selective contacts in the retina during individual development of a visual system were created. The experiments with the models showed that secondary neurons can establish colour-specific connections with unlabelled input neurons by means of adaptive rearrangement of initially uniform synaptic connections in the course of adaptation to specific sensory flow.