

# Нейрогеометрия. Математические модели зрительной системы

Дмитрий Алексеевский

14 марта 2015 г.

## Предпосылки к созданию нейрогеометрии

Термин "нейрогеометрия" был предложен J. Petitit в 1990 для раздела нейронауки, которая строит и изучает модели структур мозга в рамках непрерывных моделей сплошной среды с внутренней структурой с использованной ДГ и ДУ.

Основой для развития такого подхода явились работы S.W.Kuffler'a, впервые детектировавшего и описавшего ответ глиальных нейронов сетчатки на свет и работы D. Hubel-T. Weisel (Нобелевская премия 1981), которые открыли существование поля пинвиллов в первичной зрительной коре VI, предложили классификацию зрительных клеток на простые и сложные и высказали идею о наличии гиперколонок.

# I. Общие принципы

## 1. Цель зрения

Получить информацию о (Евклидовой ) геометрии внешнего мира , анализируя информацию о свете, падающего на сетчатку  $R$  и преобразовать ее в конечный набор "инвариантов"(образов (gestalt), слов, эмоций и т.п.) В первом приближении, игнорируя длину волны (цвет)и поляризацию в рамках геометрической оптики можно считать что исходная информация описывается **функцией освещенности**  $I : R \rightarrow \mathbb{R} \subset S^2$  сетчатки (INPUT function), плотностью энергии света, падающей на сетчатку, и детектируемой рецепторами (палочками и колбочками). Извлекаемая информация должна быть объективна, т.е. не зависеть от наблюдателя, его настроения, положения глаз и головы, движения, освещенности и т.п.

2. Функция  $I$  определяется линиями уровня  $I = c$  и значением  $c$ . Значение  $c$  несущественно, т.к. при изменении условий освещенности (включении света) меняется во много раз. Поэтому в качестве INPUT функции более разумно было бы рассматривать 1-форму  $dI$  или поле направлений  $\ker(dI)$  (В. Лычагин).
3. Основной задачей раннего зрения является детектирование **контуров** т.е. линий уровня функции  $I$  с большим градиентом. (Hubel-Wiesel).
4. Информация об INPUT функции передается и обрабатывается в зрительной системе, которая имеет **иерархическую модульную структуру** с сильной обратной связью (начиная с сетчатки):  
глаз-сетчатка-НКТ- первичная зрительная кора V1  
-V2-V3-V4-V5.

5. В сетчатке происходит **регуляризация и контуризация** функции  $I$ .

5. **Ретинотопное отображение** конформно отображает INPUT функцию в НКТ и затем в первичную зрительную кору VI, где начинается ее дешифровка.

6. Основа дифференциально-геометрического подхода - **локальность** восприятия и переработки зрительной информации в раннем зрении.

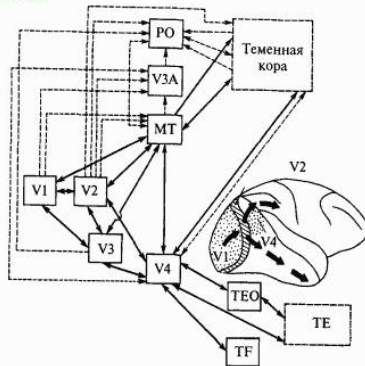
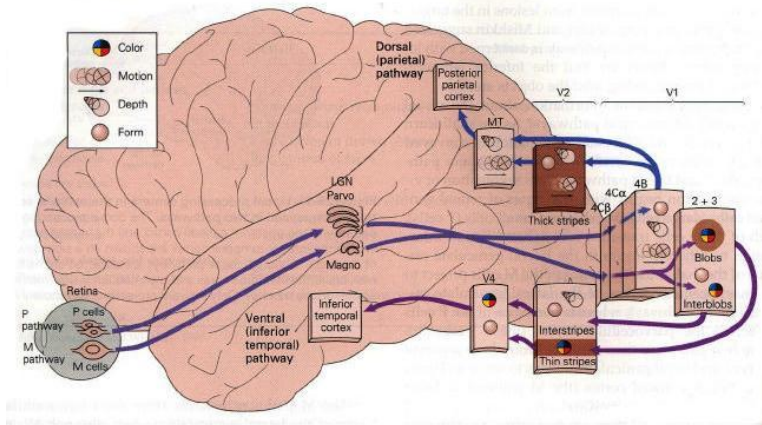


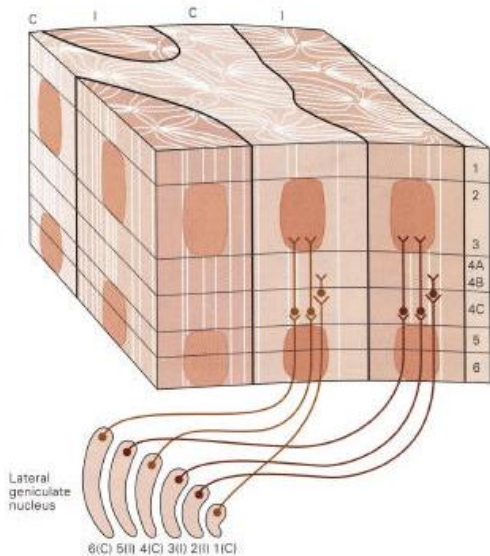
Рис. 6.13. Обработка зрительных сигналов в ассоциативных полях коры.

Непрерывные линии — проекции всех частей зрительного поля, пунктирные линии — проекции периферических частей поля зрения; V1, V2, V3, V4 — зрительные корковые поля, теменно-затылочная кора; MT (V5) — верхневисочная кора; TEO, TF, TE — височные области коры.



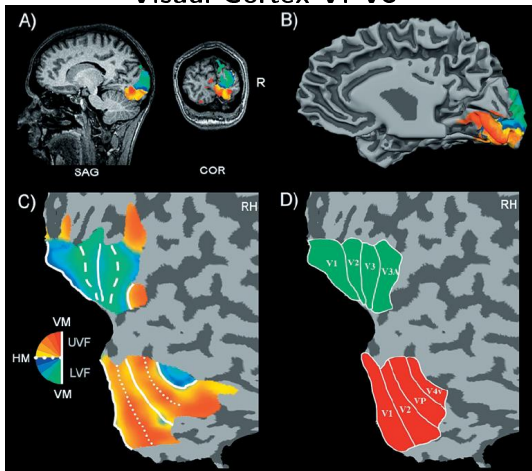
## Visual Systems

# Retinotopic Map to VI





# Visual Cortex VI-V5



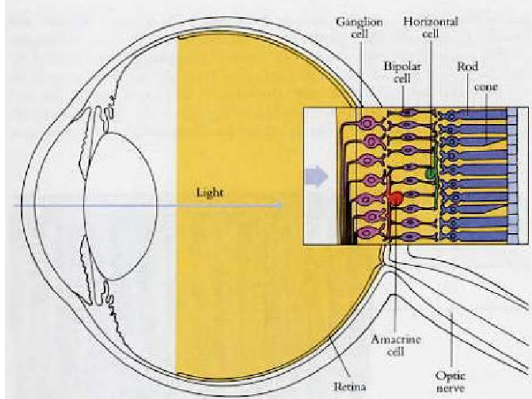
## 2. ГЛАЗ. Глаз как оптический прибор

Глаз есть прозрачный шар с линзой (хрусталиком) центр  $C$  которого находится близко к поверхности  $S^2$  шара. В рамках геометрической оптики свет, исходящий из точки  $A$  поверхности, распространяется по лучам. Конус лучей, попадающий на линзу фокусируется и попадает в одну точку сетчатки  $\bar{A} \in R \subset S^2$ . Возникает отображение (центральное проектирование) поверхности  $M \rightarrow R \subset S^2$  на сетчатку

$$\varphi : M \ni A \rightarrow \bar{A} = (AC) \cap R.$$

В случае плоскости  $M = \Pi$  прямые  $\ell \subset \Pi$  отображаются в окружности и скольжение взгляда по прямой не меняет образа. (Физиологическое определение прямой по Helmholtz). Если плоскость перпендикулярна к направлению взгляда, то поворот глаз на небольшой угол приводит к **конформному преобразованию образа** на сетчатке.

# Eye



## Движение глаз. Глаз как вращающееся твердое тело

Глаз может вращаться вокруг трех взаимно перпендикулярных осей.

Закон Donder'a (1846) говорит, что положение глаза (при неподвижной голове) определяется направлением взгляда (твист отсутствует). Движение глаза определяется кривой на глазной сфере, которая однозначно определяет кривую в группе  $SO_3$ , благодаря сечению  $\varphi : S^2 = SO_3/SO_2 \rightarrow SO_3$ . Закон Listing'a описывает это сечение.

Глаз непрерывно участвует в произвольных движениях.

Фиксационные движения глаз : тремор, дрейф и микросаккады.

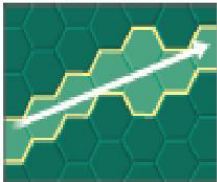
Их характеристики:

	Amplitude	Duration	Frequency	Speed
Tremor	20-40 sec	-	30-100 Hz	Max 20 min/s
Drift	1-9 min	0.2-0.8 s	95-97% of time	1-30 min/s
Micsac	1-50 min	0.01-0.02 s	0.1-5 Hz	10 – 50°/s

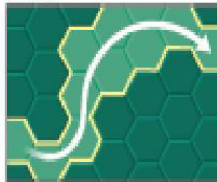
За 1 сек тремор сдвигает ретину на 1-1,5 диаметра колбочки, дрейф- на 10-15 диаметров и микросаккады- на 15-300 диаметров.



Microsaccade

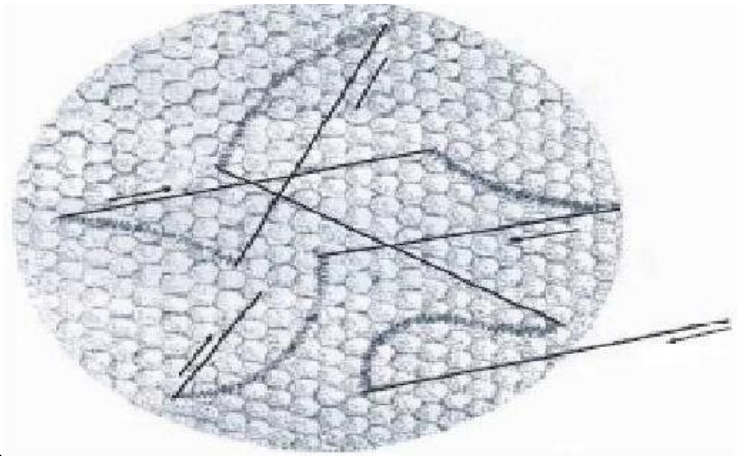


Drift



Tremor





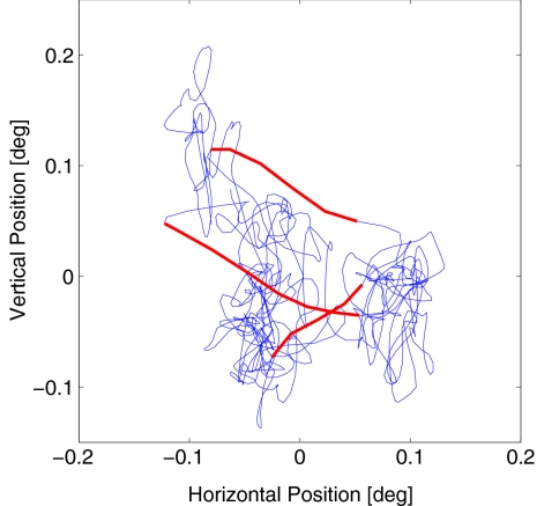
Saccades

Модель R.Engbert, K. Mergenthaler, P. Sinn, A. Pikovsky  
движения глаз как случайного блуждания с избеганием  
самопересечений на квадратной решетке с квадратичным  
потенциалом

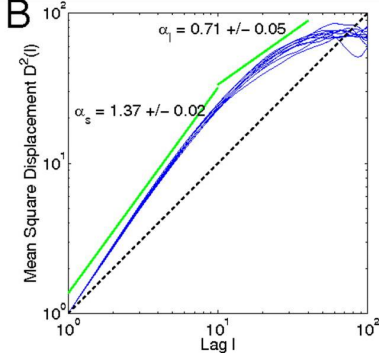
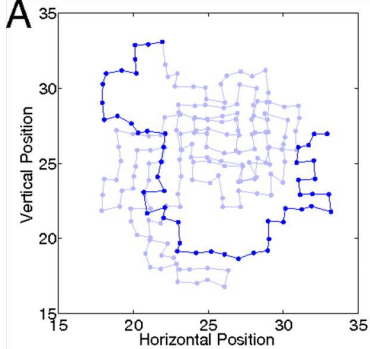
"Random walk in a swamp on a paraboloid".

Цель - равномерная нагрузка клеток центрального пятна  
(fovea).





Random walk-1



## Random walk-2

## Зачем нужны фиксационные движения глаз ?

1. (Геометрия) Световая информация содержится в 4-х мерном келеровом симметрическом пространстве световых лучей  $L(E^3)$ . При фиксированном положении глаза, он получает информацию только от 2-го Лагранжева подмногообразия лучей  $L(E^3)_F$  проходящих через центр хрусталика. При движении глаза он получает информацию от окрестности этого подмногообразия.

2. Чтобы видеть неподвижные объекты (Ярбус).

3. Чтобы лучше идентифицировать контуры в первичной зрительной коре.

4. Для определения направления движения движущихся объектов (Roords et al., 2013).

При вращении глаза на небольшой угол, изображение на сетчатке преобразуется **конформным** образом.

Проблема "стабилизации" (инвариантности восприятия относительно конформных преобразований образа на сетчатке) (Wurtz, 2008).

# Нейроны

Локальная информация о функции  $I$  содержится в зрительных нейронах.

Нервная система состоит из нейронов. Нейрон имеет несколько входов (дендритов) и один выход (аксон). Возбуждение аксона является функцией возбуждения дендритов и внутреннего состояния нейрона. В первом приближении можно считать, что при фиксированном состоянии нейрона величина возбуждения аксона есть линейная функция  $y = w_1x_1 + \dots + w_kx_k$  возбуждения дендритов, а веса  $w_i$  определяются состоянием нейрона.

## Зрительные нейроны

Возбуждение зрительного нейрона определяется плотностью энергии света  $I : R \rightarrow \mathbb{R}$  падающего на сетчатку  $R$  (освещенностью), точнее ее ограничением  $I_D$  на маленькую область  $D \subset R$  на сетчатке, называемую рецептивным полем (RF) нейрона. Нейроны более высоких уровней имеют большее RF. "Линейные" нейроны работают как линейные фильтры (обобщенные функции с носителем  $D$ ) вида

$$\hat{W}(I) = \int_D W(z)I(z)dz.$$

т.е. измеряют "среднее" значение функции  $I$  с некоторым весом  $W$  ("рецептивный профиль нейрона" RP).

Если учитывать потенциал возбуждения в разных точках тела зрительного нейрона, то его можно рассматривать как свертку

$$I \mapsto (W * I)(z) := \int W(z')I(z - z')dz'.$$

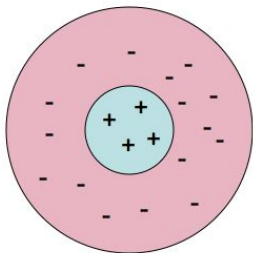
Если

$$W = G(z) := G_{\sigma}^{z_0} = \left(\frac{1}{2\pi\sigma^2}\right)e^{-\frac{|z-z_0|^2}{2\sigma^2}}$$

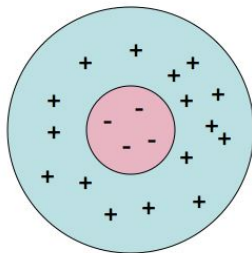
- функция Гаусса, то  $\hat{G}(I)$  при малом  $\sigma$  можно рассматривать как приближенное значение ( $\sigma$ -аппроксимацию) функции  $I$  в точке  $z_0$ .

Производные по направлению (в частности, частные производные) функции Гаусса определяют обобщенные функции, которые с точностью до знака можно рассматривать как  $\sigma$ -аппроксимацию частных производных функции  $I$  т.е. касательных векторов к  $R$  в точке  $z_0$ . Единственным изотропным ( $SO_2$ -инвариантным) функционалом, линейно зависящим от вторых производных функции Гаусса является функционал  $\hat{\Delta}G$  ассоциированный с Лапласианом от функции Гаусса. Он называется фильтром Марра или мексиканской шляпой и приближенно равен разности двух функции Гаусса.

## Receptive Fields

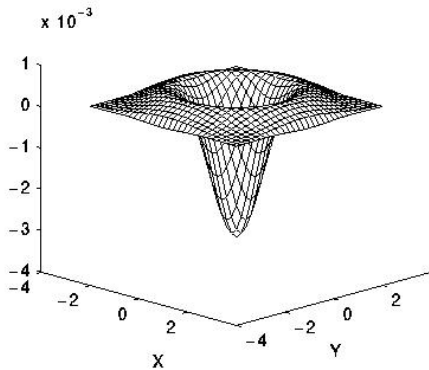


On-center, Off-surround



Off-center, On-surround

# Mexican hat





Фильтр Марра можно рассматривать как  $\sigma$ -аппроксимацию оператора Лапласа. Как показал Давид Марр, он позволяет детектировать контуры (разрывы и линии уровня функции  $I$  с большим градиентом). Они соответствуют нулям (zero crossing) функции, преобразованной системой фильтров Марра. Теоретическое обоснование универсальности фильтра Марра и его роль для описания структуры образов, а также роли уравнения теплопроводности было дано Jan Koenderink (Structure of Images, 1984).

# Application of Marr filter



Анизотропным вариантом фильтра Гаусса является нечетный и четный фильтры Габора ("фильтр Гаусса модулируемый синусом и косинусом"). Стандартный "материнский" фильтр Габора задается RP

$$Gab(z) = Gab_{ev} + iGab_{odd} = G_1^0(z)e^{iy}, z = x + iy.$$

Общий фильтр Габора получается применением преобразования гомотетии  $z \rightarrow z' = az + z_0$  и зависит от четырех параметров - центра  $z_0$ , направления  $\theta = \arg a$  и масштабного множителя  $\sigma$ , где  $a = \sigma e^{i\theta}$ .

# Graph of even and odd Gabor filters

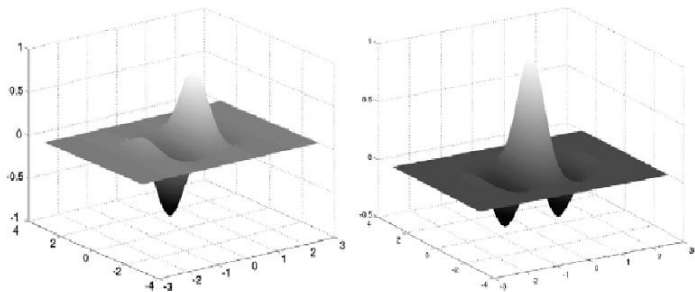


Fig. 1. A representation of the real (left) and imaginary (right) part a Gabor filter.

В первом приближении, нечетный фильтр Габора действует как производная по направлению (т.е. касательный вектор), а четный - как вторая производная. Более обще, фильтры, задаваемые высшими производными по направлению от функции Гаусса можно рассматривать как  $\sigma$ - аппроксимации высших производных по направлению, которые описывают джет  $j_{z_0}^k I$  функции  $I$ , т. е. ее аппроксимацию в точке  $z_0$  до  $k$ -го порядка. Так как аппроксимация зависит от "дисперсии"  $\sigma$ , мы приходим к "мультимасштабной геометрии" ("multiscale geometry" развитой Koenderink и его школой) и "многоканальной геометрии" Campbell-Robson.

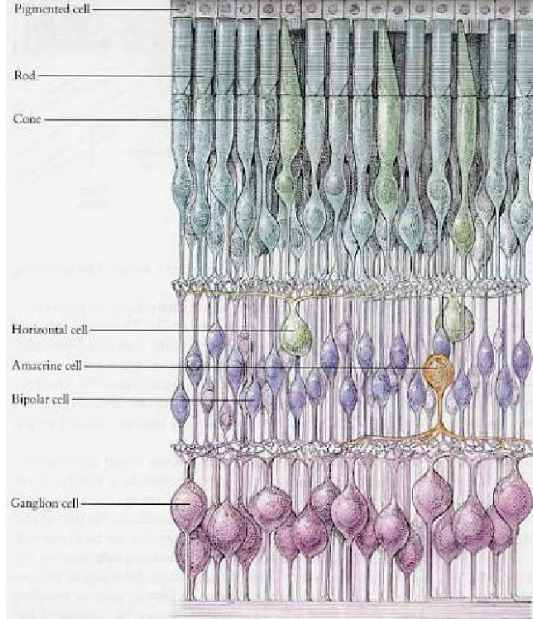
Физиологической предпосылкой к развитию нейрогеометрии, явились работы S.W. Kuffler, который первый зарегистрировал реакцию ганглиозных клеток сетчатки на свет и нашел, что их RF представляет из себя диск. Два типа клеток : ON и OFF клетки. Д. Марр показал, что они работают как фильтры Марра.

## Сетчатка

Цель преобразования функции освещенности  $I$  в сетчатке : ее регуляризация и контуризация, подготовка к ее дешифровке в коре.

Архитектура сетчатки:

Сетчатка разделяется на 5 слоев и состоит из 55 типов клеток у кролика и примерно 80 у человека. Нижний слой состоит из рецепторов. Это фоточувствительные элементы, превращающие свет в эл. импульсы, которые посылаются в ганглиозные клетки по двум путям -прямым (рецептор-биполяр-ганглиозная клетки) и непрямым (рецептор-горизонтальная клетка- амакриновая клетка- биполяр-ганглиозные клетки). В центральной ямке 1 рецептор связан с 1-2 ганглиозной клеткой, на периферии  $1 - 10^2 - 10^3$  палочек. всего  $125 - 150 \cdot 10^6$  ганглиозных клеток и  $10^6$  рецепторов. Клетки, которые изучал Кафлер, относятся к  $P$ -системе. Они работают как линейные фильтры **Marr'a** (при малой контрастности). Клетки  $M$ - системы нелинейны. (E. Kaplan и E. Benardete, 2001).



Retina

# Ретинотопное (топографическое ) отображение сетчатки в НКЛ и зрительную кору

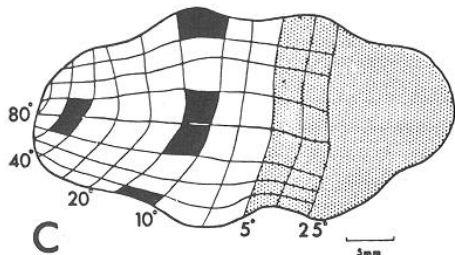
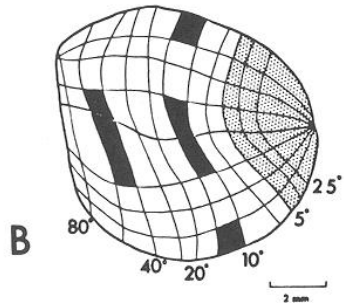
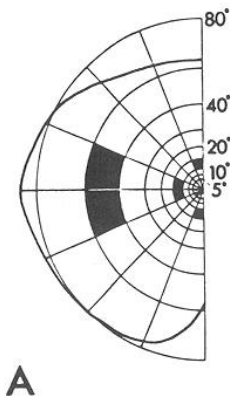
(Schwarz) Локально отображение конформно и задается рациональной функцией вида

$$z \mapsto F(z) = \log \frac{z + a}{z + b}.$$

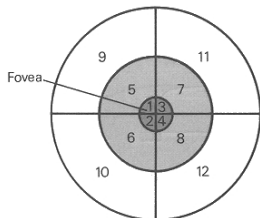
Локальный конформный множитель  $|F'(z)|$  называется масштабным множителем (magnification).



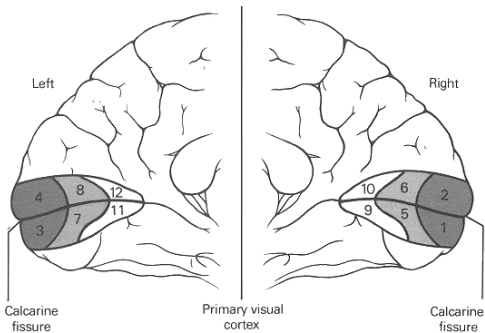
# Retinotopic map to B) LGN and C) VI



fovea  $5^\circ = 40\%$  of VI



Visual field

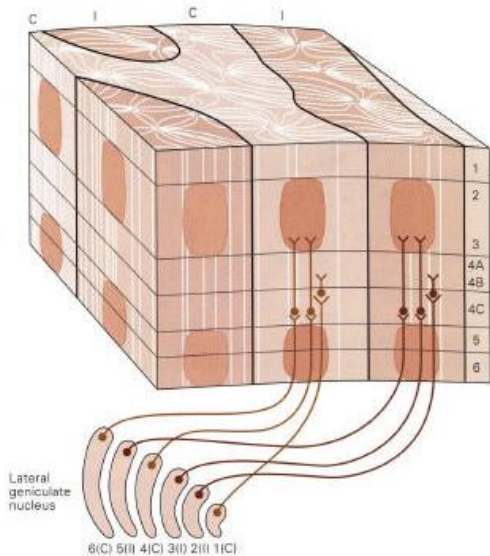


## Retinotopic map

## Первичная зрительная кора VI. Поле пинвиллов, простые и сложные клетки, гиперколонки

Первичная зрительная кора это поверхность толщины  $\approx 1,5 - 2\text{mm}$  состоящая из 6 слоев. Каждый слой образован колонками клеток, имеющих приблизительно одно и то же рецептивное поле.

# Retinotopic map to VI

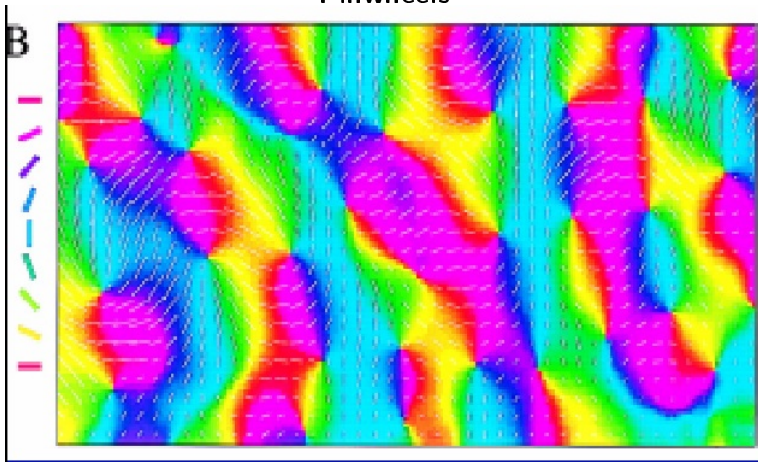


D.Hubel и Т. Wiesel:

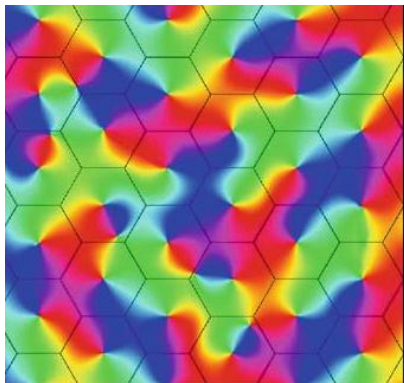
1. Клетки делятся на простые и сложные. Простые клетки работают как фильтры Габора  $Gab(z_0, \sigma, \theta)$  и регистрируют контуры, проходящие через точку  $z_0$  в направлении  $\theta$  (с точностью до 10-20 градусов). (2-джет контура).

2. Все простые клетки несингулярной колонки имеют одинаковую ориентацию  $\theta$  но разный масштабный множитель  $\sigma$  (величину отклика). Сингулярная колонка (**pinwheel**) состоит из простых клеток со всевозможными ориентациями. В VI имеется **поле  $\Gamma$  направлений** с большим числом особых точек (пинвиллов).

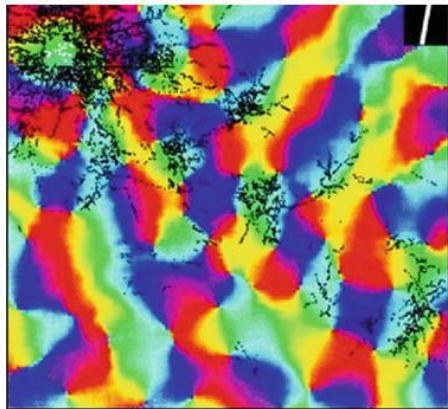
# Pinwheels



## Pinwheels and hexagonal lattice



# Pinwheels and horizontal connections





## Проблема формирования и эволюции поля пинвиллов

Динамические модели возникновения и эволюции поля направлений с наблюдаемым универсальным распределением особенностей предложены F.Wolf с соавторами.

Два основных локальных параметра коры : ориентация  $\theta$  и величина отклика  $\rho$  как функции положения  $x = (x_1, x_2)$  нейрона в коре VI объединяются в комплексную функцию  $z = z(x) = \rho e^{2i\theta}$ , которая удовлетворяет уравнению Swift-Hohenberg'a

$$\partial_t z = (r - (k_c^2 - \Delta)^2)z + N_3(z, z, z)$$

где  $r$  - параметр бифуркации,  $N_3$  - кубическая нелинейность. Оператор Swift-Hohenberg'a - простейший  $E(2)$  инвариантный оператор, который приводит к бифуркации Turing'ова типа пространственных образов. Качественная картина не меняется, если заменить его сверткой с мексиканской шляпой.

## Модель Petitot

W. Hoffman (1989) "Visual cortex is a contact bundle"

Отождествляя простые клетки колонки, которые детектируют одинаковую ориентацию (направление)  $\theta$ . Петито заметил, что пространство простых клеток можно отождествить с поверхностью, полученной из поверхности коры раздутием (blow up) в особых колонках (пинвилах). В аппроксимации, что все колонки особые, получается в качестве модели коры трехмерное контактное пространство  $M = PT^*R$  с координатами  $(z = (x, y), \theta)$  и контактной структурой  $H = \ker(\cos \theta dy - \sin \theta dx)$  которое отождествляется с пространством 1-джетов

$$J^1(\mathbb{R}, \mathbb{R}) = \{(x, y), p = \operatorname{tg} \theta\}, H = \ker(dy - p dx).$$

Согласно Петито, кора VI осуществляет Лежандров лифт контура  $\gamma \subset R$  до горизонтальной кривой в  $PT^*R$ .

## Проблема продолжения контуров

Оптические иллюзии (см. например, иллюзии Kaniza) показывают, что мозг часто продолжает контуры за пределы, которые не видны глазами.

Имеется две простейшие модели такого продолжения: как геодезические субримановой метрики на горизонтальном распределении и как экстремали функционала эластичности, предложенного Д. Мамфордом.

## Модель Petitot-Citti-Sarti

Возбуждение простой клетки зависит не только от предпочтительной ориентации  $\theta$ , но и от масштабного множителя  $\sigma$  (величины отклика). Поэтому естественно в качестве пространства простых клеток рассмотреть расслоение  $\mathbb{R}^+ \times PT^*R = T^*R$  (симплектизацию  $PT^*R$ ) с естественной симплектической структурой. Это пространство можно отождествить с многообразием конформных реперов на сетчатке  $R$  относительно конформной структуры  $R \subset S^2$  и с группой конформных преобразований плоскости  $Conf(E^2) = \mathbb{R}^+ \cdot SO_2 \cdot \mathbb{R}^2$ .

**Проблема локальных внутренних параметров коры VI** Клетки коры VI избирательно реагируют не только на положение  $z_0$  светового пятна, на направление (ориентацию) контура  $\theta$ , но и на многие другие локальные характеристики. К таким параметрам относятся пространственная частота  $\rho$ , временная частота  $\nu$ , окулярная доминантность (ocular dominance), трехмерное пространство параметров цвета, различные характеристики связанные с движущимися объектами (величина и направление скорости), характеристики, связанные со стереоскопическим восприятием, кривизна контура, конец контура и т.д. Поэтому адекватная модель коры должна описываться расслоением со слоем большой размерности (равной числу внутренних параметров) над поверхностью сетчатки (т.е. сферы).

Идея описания коры как расслоенного пространства была высказана уже в работах Хьюбеля и Визеля, которые указали на необходимость введения дополнительных "engrafted variables" ("Привитых или имплантированных переменных"):  
"What the cortex does is to map not just two but many variables on its two-dimensional surface. It does so by specifying as the basic parameters the two variables that specify the visual field coordinates (distance out and up or down from the fovea) and on this map it engrafts other variables such as orientation and eye preference, by finer subdivisions".

## Идея гиперколонок (Hubel-Wiesel)

Рассматривая клетки коры VI как детекторы ориентации и глазодоминантности, Хюбель и Визель предположили, что колонки ориентации группируются в **гиперколонки** ( $1 - 2\text{mm}^2$ ), которые содержат локальную информацию о контуре. Они определяются как набор несингулярных колонок, которые содержат простые клетки с любым направлением.

Гипотеза. Благодаря фиксационным движениям глаза локальный контур двигается по совместному RF гиперколонок и детектируется некоторой колонкой.

## Сферическая модель гиперколонки Paul Bressloff и Jack Cowan, 2002, Visual cortex as a crystal

Кора VI обладает квази-кристаллической структурой, где пинвилы являются узлами решетки, а гиперколонки являются фундаментальными областями. Клетки коры детектируют ориентацию  $\theta$  и пространственную частоту  $p$ . Центры пинвиллов характеризуются максимальной и минимальной пространственной частотой. Рассматривая как внутренние параметры ориентацию  $\theta$  и пространственную частоту  $p$ , Bressloff и Cowan предложили модель гиперколонки как 2-сферы  $S^2$  со сферическими координатами  $\theta$  (широта) и  $\varphi = \pi \frac{p/p_L}{p_H/p_L}$  (долгота) ассоциированную с двумя пинвилами:  $N$  с максимальным значением  $p_H$  и  $S$  с минимальным значением  $p_L$  пространственной частоты.

На полюсах  $N, S$ , соответствующих двум пинвилам, ориентация не определена, т.к. имеются клетки любой ориентации.



Распространение возбуждения в гиперколонке Распространение возбуждения в гиперколонке  $S^2$  описывается уравнением Wilsona-Cowan'a

$$\partial_t u(\theta, \varphi, t) = -u(\theta, \varphi, t) + \int_0^\pi \int_0^\pi W(\theta, \varphi | \theta', \varphi') \sigma(u(\theta', \varphi', t)) d\nu + h(\theta, \varphi)$$

где  $W$  плотность взаимодействия между двумя гиперколонками,  $\sigma$  - сигмоидальная функция,  $h$  стимул от НКТ.

Предполагается, что весовая функция  $W \in C^\infty(S^2 \times S^2)$   $SO_3$ -инвариантна, т.е. разлагается по сферическим гармоникам, например, есть функция расстояния.

**Проблема конформной инвариантности** Мозг компенсирует конформные преобразования образа на сетчатке, вызванные фиксационными движениями глаза и воспринимает неподвижные образы как неподвижные. Другими словами, он решает задачу описания кривой на конформной сфере с точностью до конформных преобразований.

Имеется два подхода к этой задаче:

1. Вычисление инфинитезимальных конформных инвариантов кривой (грубо говоря, конформной кривизны как функции проективного параметра ). Это требует вычисления производных INPUT функции до пятого порядка.

## Орбитальный подход

2. Вторым подходом основан на следующем замечании: если расположить детекторы вдоль орбиты группы преобразований  $G$ , то суммарная информация, которую они передают в общий центр, будет инвариантна относительно группы  $G$ .

Например, если  $G = SO_2$  есть группа вращений плоскости, то информация, которую некоторый центр получает от системы наблюдателей, расположенная вдоль окружности, будет инвариантна относительно вращений.

Конформную сферу можно рассматривать как сферу Римана  $S^2 = \mathbb{C} \cup \infty$  с дробно-линейным действием группы  $SL_2(\mathbb{C})$ , т.е. как однородное пространство  $S^2 = SL_2(\mathbb{C})/G_0 \cdot G_+$  где  $SL_2(\mathbb{C}) = G_- \cdot G_0 \cdot G_+$  есть Гауссово разложение в произведение нижних треугольных, диагональных и верхних треугольных матриц. Точку сферы можно отождествить со стационарной подгруппой (модель Титса).

Согласно модели Петито-Читти-Сарти простые клетки VI параметризуются локально группой

$$G_0 \cdot G_- \simeq \text{Conf}(E^2) = CO_2 \cdot \mathbb{R}^2.$$

Предположим, что простые клетки гиперколонки локально параметризуются группой  $G_0 \cdot G_+ \simeq \text{Conf}(E^2)$ , т.е.

стационарной подгруппой этой точки. Разница с моделью

Petitot-Citti-Sarti состоит в том, что вместо координат

$z = (x, y)$  центра колонки рассматриваются параметры

$\text{grad } \sigma = (x', y')$  зависящие от джета второго порядка

(градиент изменения масштабного множителя).

Тогда информация, которую простые клетки посылают на следующий уровень, (например сложным клеткам) будет инвариантна относительно четырехмерной стационарной подгруппы  $G_0 \cdot C_+$  группы Мебиуса  $GL_2(\mathbb{C})$ .

Геометрически мы получим локально главное расслоение реперов 2-го порядка со связностью Картана

$$GL_2(\mathbb{C}) \rightarrow S^2 = GL_2(\mathbb{C})/G_0 \cdot G_+.$$

На следующем уровне достигается инвариантность относительно группы параллельных переносов  $G_- \simeq \mathbb{R}^2$ .

Известно, что реакция простых клеток не инвариантна относительно сдвигов и инвариантность относительно сдвигов появляется только на уровне сложных клеток.

(M. Hansard, R. Heraud, A differentail model of complex cells, 2011).

Отметим что простые клетки гиперколонки параметризуются точками группы  $G_0 \cdot G_+ = CO_2 \cdot \mathbb{R}^2$ . Игнорируя градиентные параметры соответствующие подгруппе  $G_+$ , мы получим параметризацию простых клеток группой  $G_0 = CO_2 = \mathbb{R}^+ \times SO_2 \simeq S^2 \setminus \{N, S\}$ , что согласуется с моделью Bressloff-Cowan.