

К. Н. ДУДКИН

**СРАВНЕНИЕ ЭФФЕКТИВНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВОЗМОЖНЫХ
КОДОВ ОСВЕЩЕННОСТИ В ИМПУЛЬСНОЙ АКТИВНОСТИ
НЕЙРОНОВ НАРУЖНОГО КОЛЕНЧАТОГО ТЕЛА ЗРИТЕЛЬНОЙ
СИСТЕМЫ**

(Представлено академиком В. Н. Черниговским 2 IV 1971)

В работе исследовались и сопоставлялись некоторые возможные коды освещенности в импульсной активности нейронов наружного коленчатого тела (н.к.т.).

При исследовании кодирования освещенности в зрительной системе кошки было установлено, что фоновая активность нейронов н.к.т. имеет бимодальную гистограмму ганглиозных клеток ⁽¹⁾. Ранее было показано, что характерным свойством реакций нейронов н.к.т. является тенденция к группированию импульсов в высокочастотные пачки ⁽²⁻⁵⁾. Анализ результатов экспериментов с регистрацией активности нейронов н.к.т., где стимулами являлись световые вспышки разной интенсивности при диффузном освещении глаза кошки, показал, что при увеличении освещенности уменьшается среднее значение и дисперсия гистограмм межимпульсных интервалов, в то же время происходит увеличение числа импульсов в пучках ^(6, 7). При этом, хотя средняя частота импульсов за определенные интервалы времени изменяется при изменении освещенности, частота импульсов внутри пачек меняется мало. При сопоставлении перечисленных фактов было предположено, что на уровне н.к.т. частотный код сетчатки преобразуется, и освещенность кодируется числом импульсов в пачке ⁽⁷⁾.

В предлагаемой работе сравнивается эффективность некоторых возможных кодов освещенности в н.к.т. с помощью информационного критерия.

Опыты проводились на кошках, обездвиженных миорелаксаном или анестезированных пентоталом. На атропинизированный глаз кошки накладывалась контактная линза и целлулоидная полусфера, освещенность внутренней поверхности которой можно было менять от 0 до 500 лк. Потенциалы нейронов н.к.т. отводились вольфрамовыми электродами. При анализе получали гистограммы межимпульсных интервалов, гистограммы числа импульсов за фиксированные последовательные интервалы времени в 100, 250, 500 мсек. и гистограммы числа в группах ⁽⁸⁾ для выделенных on- и off-ответов.

На рис. 1 приведен пример анализа типичного on-нейрона н.к.т. Группы выделялись при $\tau_{\phi} = 40$ мсек. ^(6, 8).

Условия эксперимента обеспечивали передачу двух возможных входных сигналов: световых вспышек определенной интенсивности и пробелов нулевой интенсивности (темнота) между ними. Каждому из возможных сигналов соответствовала определенная реакция регистрируемого в эксперименте нейрона, а каждая анализируемая импульсная последовательность рассматривалась как последовательность некоторых кодовых значений.

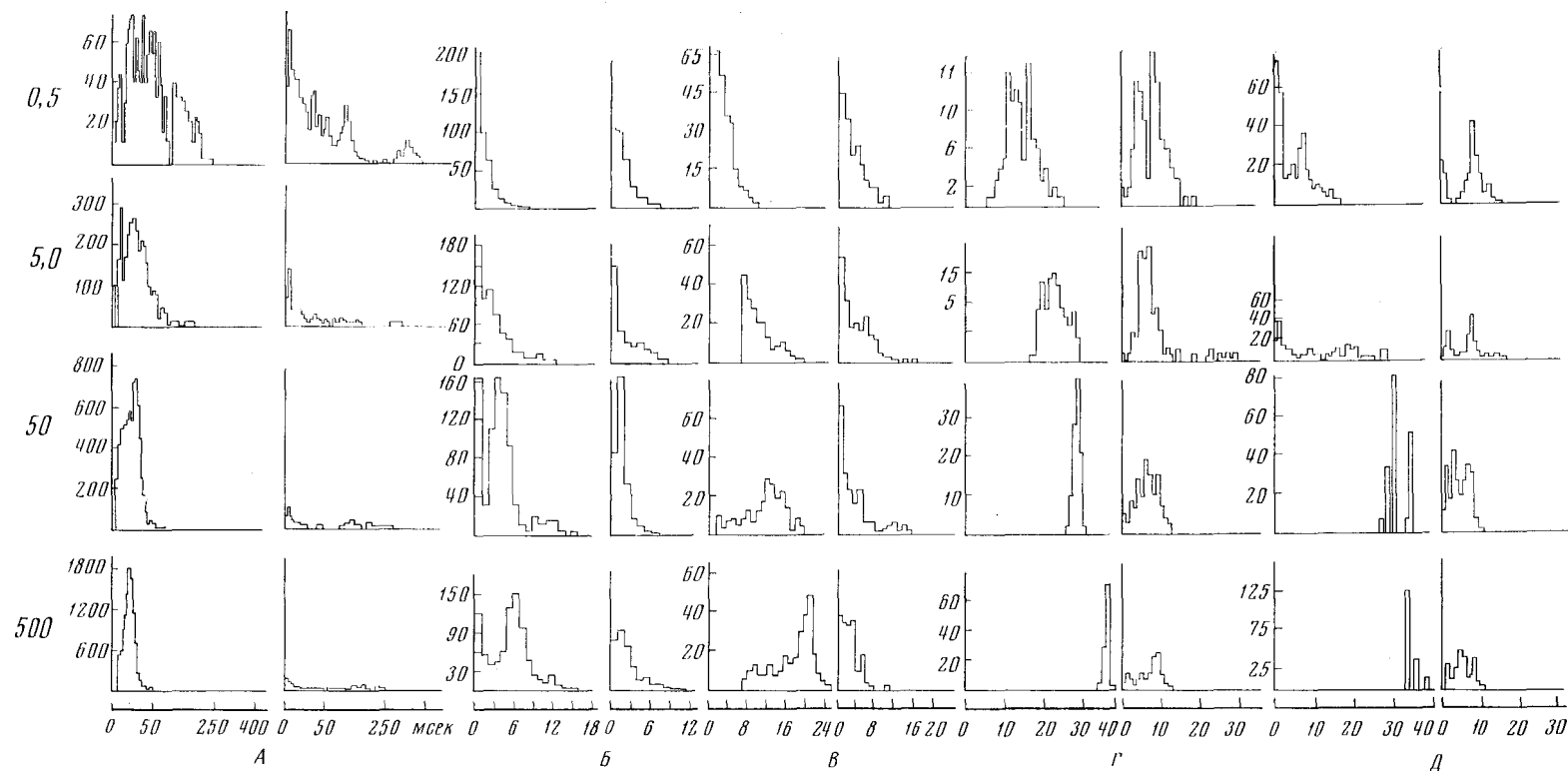


Рис. 1. Гистограммы выделенных on- и off-ответов (распределения условных вероятностей $P_x(y)$) для гипотетических способов кодирования: А — межимпульсные интервалы; Б — импульсы за последовательные интервалы времени в 100 мсек.; В — в 250 мсек.; Г — в 500 мсек.; Д — числа импульсов в группах. Для всех случаев слева on-, справа off-ответы

При анализе исходили из представления, что имеется некоторая декодирующая система, задачей которой является обнаружение световых всплесков по результатам обработки импульсной активности. При этом свойства системы позволяют ей использовать код освещенности, но конкретно ни свойства системы, ни код нам не известны. Цель анализа — количественное сравнение некоторых гипотетических способов кодирования в импульсной активности при предположении, что свойства системы адекватно соответствуют используемому коду.

Рассматривались три возможных кода: а) кодирование числом импульсов за фиксированные последовательные интервалы времени (частота); б) кодирование межимпульсными интервалами; в) кодирование числом импульсов в группах (высокочастотных пачках).

В качестве критерия эффективности (оптимальности) кода освещенности в н.к.т. было выбрано среднее количество информации на световую вспышку ⁽⁹⁾. Чем эффективнее код, тем большее количество информации на вспышку и тем меньшую ненадежность он обеспечивает ⁽¹⁰⁾. Количество информации вычислялось по формуле К. Шеннона ⁽¹⁰⁾:

$$I = H(x) + H(y) - H(x, y), \quad (1)$$

где $H(x)$ — энтропия распределения вероятностей входных сигналов; $H(y)$ — энтропия распределения вероятностей для выходных сигналов; $H(x, y)$ — энтропия совместного распределения вероятностей входных и выходных сигналов.

Определялись распределения условных вероятностей выходных сигналов $Px(y)$ для случаев, когда на входе были световые всплески — $Px_1(yi)$ и когда были пробелы (темнота) — $Px_2(yi)$. Оценками распределений условных вероятностей служили гистограммы выделенных on- и off-ответов для каждого из гипотетических способов кодирования (рис. 1). Входные сигналы (световые всплески и темновые пробелы) были равновероятны: $P(x_1) = P(x_2) = 0,5$. После вычисления вероятностей $P(x, y) = P(x)Px(y)$ и $P(y) = \sum_x 0,5Px(y)$ определялись энтропии согласно выражению (1)

и затем количество информации на вспышку.

Кривые рис. 2 демонстрируют результаты вычислений и представляют собой зависимость среднего количества информации на вспышку от интенсивности света для перечисленных выше гипотетических способов кодирования.

Рис. 2 показывает, что вспышка содержит максимальное количество информации (минимальная ненадежность) в случае, если кодом является число импульсов в группах. Правда, в случае, когда кодом считается число импульсов за интервалы времени в 500 мсек., количество информации на вспышку для высоких интенсивностей такое же, как и в случае, если кодом является число импульсов в группах. Но так как при низких интенсивностях количество информации в этом случае все же меньше, то очевидно, что кодирование числом импульсов в группах является более эффективным.

Из рис. 2 также видно, что кодирование числом импульсов за фиксированные отрезки времени в 100 и 250 мсек. является менее эффективным, чем вышеупомянутые способы кодирования. Рисунок демонстрирует, что

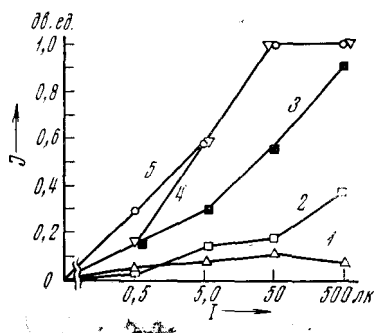


Рис. 2. Зависимость среднего количества информации на вспышку от интенсивности света для различных способов кодирования. Кодом считаются значения межимпульсных интервалов (1), число импульсов за последовательные промежутки времени в 100 мсек. (2), в 250 мсек. (3), за промежутки времени в 50 мсек. (4), число импульсов в группах (5)

минимальное количество информации на вспышку (максимальная ненадежность) будет в случае, если кодирование осуществляется меж-импульсными интервалами.

Таким образом, результаты анализа позволяют сделать вывод, что наиболее эффективным кодом освещенности в импульсной активности нейронов н.к.т. является число импульсов в группах (высокочастотных пачках). Такой вывод является справедливым для нейронов оп-типа при диффузном засвете сетчатки.

Автор благодарен В. Д. Глезеру за общую постановку задачи.

Институт физиологии им. И. П. Павлова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
17 III 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. Б. Костелянец, Н. А. Лазарева и др., *Биофизика*, **15**, 931 (1970).
² I. Tasaki, E. H. Polley, F. Orrego, *J. Neurophysiol.*, **17**, 454 (1954). ³ P. O. Bishop, W. Burke, W. R. Hayhow, *Exp. Neurol.*, **1**, 534 (1959). ⁴ P. O. Bishop, G. Field et al., *J. Neurophysiol.*, **21**, 529 (1958). ⁵ D. H. Hubel, T. N. Wiesel, *J. Physiol.*, **155**, 385 (1961). ⁶ В. Д. Глезер, К. Н. Дудкин и др., *Сборн. Исследование принципов переработки информации в зрительной системе*, 1970, стр. 86. ⁷ В. Д. Глезер, К. Н. Дудкин и др., *Реф. докл. на симпозиумах XI съезда физиологов*, 1970, стр. 124. ⁸ К. Н. Дудкин, *Физиол. журн.*, **36**, 126 (1970). ⁹ R. Fitzhugh, *J. Gen. Physiol.*, **40**, 925 (1957). ¹⁰ К. Э. Шеннон, *Работы по теории информации и кибернетике*, 1963.