

ЭЛЕМЕНТЫ
ТЕОРИИ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
АНАЛИЗАТОРОВ



Н. В. ПОЗИН, И. А. ЛЮБИНСКИЙ, О. В. ЛЕВАШОВ,
Г. А. ШАРАЕВ, Л. А. ШМЕЛЕВ, В. П. ЯХНО

ЭЛЕМЕНТЫ ТЕОРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ АНАЛИЗАТОРОВ

Под редакцией
Н. В. ПОЗИНА



МОСКВА «НАУКА»
ГЛАВНАЯ РЕДАКЦИЯ
ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
1978



28.071

П.47

УДК 519.95

Элементы теории биологических анализаторов.
/Под ред. Н. В. Позина. — М.: Наука.
Главная редакция физико-математической литературы, 1978. 360 стр.

Книга посвящена модельным представлениям о принципах переработки информации в нервной системе животных и человека. Разработка моделей сочетает анализ данных нейрофизиологии с формулировкой информационных преобразований на языке кибернетики.

В первой части рассматриваются информационные процессы в нейроне. Внимание сосредоточено на новых данных об активной роли дендритов и моделировании нейронов с дендритами различной конфигурации. Вторая часть посвящена слуховой системе. Излагаются механизмы частотного анализа, бинаурального слуха (пассивной локации), восприятия высоты и ритмики звуковых сигналов. В третьей части рассматривается зрительная система. Излагаются представления о пространственно-частотном анализе изображений, о разделении текстур и бинокулярном слиянии.

Книга рассчитана на специалистов в области кибернетики и нейрофизиологии, изучающих информационные процессы в отделах мозга и разрабатывающих биологические системы.

Табл. 4, илл. 152, библи. 465.

*Никита Владимирович Позин, Игорь Анатольевич Любимский,
Олег Владимирович Левашов, Георгий Анатольевич Шарав,
Леонид Александрович Шмелев, Виктор Павлович Ислю*

ЭЛЕМЕНТЫ ТЕОРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ АНАЛИЗАТОРОВ

М., 1978 г., 360 стр. с илл.

Редактор М. Е. Берклибин

Техн. редактор И. Ш. Ансеров

Корректоры О. А. Сивал, Е. Я. Стрелова

ИБ № 2380

Сдано в набор 28.04.78. Подписано к печати 06.10.78. Т-17243. Бумага 60x90/16.
Тип. № 1. Обыкновенная гарнитура. Высокая печать. Условн. пез. л. 22,5.
Уч.-изд. л. 24,25. Тираж 2400 экз. Заказ № 513. Цена книги 2 р. 70 к.

Издательство «Наука»

Главная редакция физико-математической литературы
117071, Москва, В-71, Ленинский проспект, 15

2-я типография издательства «Наука», Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

21004-155
Э 053(02)-78 170-78

© Главная редакция
физико-математической литературы
издательства «Наука», 1978

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	7
ЧАСТЬ I ИНФОРМАЦИОННЫЕ ФУНКЦИИ НЕРВНОЙ КЛЕТКИ	
Введение	15
Глава I. Краткие физиологические сведения о нейроне	16
§ 1. Механизмы возбуждения мембраны нейрона	17
1. Процессы на мембране (17). 2. Молекулярные модели активной мембраны (18). 3. Распространение возбуждения по активной мембране (19).	
§ 2. Роль дендритов в возбуждении нейрона	20
1. Преобразования в соме (20). 2. Процессы в дендритах (20). 3. Современные представления о функциях дендритов (21).	
Глава II. Моделирование дендритов с активной мембраной	23
§ 1. Способ моделирования	23
1. Модель Ходжкина — Хаксли (23). 2. Элементарные звенья дендритов (24).	
§ 2. Моделирование элементарных звеньев	25
1. Резкое расширение волокна большой протяженности (25). 2. Локальное расширение (28). 3. Узел ветвления (30). 4. Узел ветвления с локальными расширениями (33).	
§ 3. Управление операциями в элементарных звеньях	34
1. Факторы, влияющие на проведение сипайка (34). 2. Управление скоростью (задержкой) сипайка (35). 3. Управление трансформацией ритма (33). 4. Управление операцией совпадения (35).	
§ 4. Операции в дендритах при специальном расположении синапсов, способных образовывать сипайки	37
1. Выделение максимума (37). 2. Выделение модуля разности двух величин (39). 3. Выделение частоты следования импульсов (42).	
Глава III. Механизмы работы некоторых нейронов	43
§ 1. Нейроны-преобразователи	43
1. Нейрон-сумматор (44). 2. Нейрон-умножитель (45). 3. Нейрон-преобразователь с активными дендритами (45).	
§ 2. Нейроны-детекторы	46
1. Детектор совпадения (46). 2. Детектор задержки (49). 3. Детектор скорости и направления (50). 4. Детектор кодовой последовательности импульсов (57). 5. Нейроны смешанного типа (57).	
Глава IV. Общие представления об операциях в нейроне	60
§ 1. Операции в дендритах	60
1. Дендриты без синапсов (60). 2. Дендриты с управляющими синапсами (61). 3. Дендриты с синапсами, способными вызывать сипайки (61).	
§ 2. Информационные процессы в нейронах	62
1. Типы нейронов (62). 2. Кодирование информации (63). 3. Запоминание информации (64).	

ЧАСТЬ II.

СЛУХОВАЯ СИСТЕМА

Введение	64
1. Краткие анатомо-морфологические сведения (64). 2. Проблемы моделирования слуховой системы (68).	
Глава V. Частотно-интенсивностный анализ	75
§ 1. Физиологические данные о восприятии частоты и интенсивности сигналов чистого тона	76
1. Мембрана и рецепторы (76). 2. Нейроны первого уровня (77). 3. «Средние отделы» (81). 4. Данные психофизиологии (82). 5. Обсуждение физиологических данных (85).	
§ 2. Модель системы переработки информации об интенсивности и частоте	87
1. Модель периферии (87). 2. Выделение участков границы с наибольшей крутизной (89). 3. Обострение возбужденной области (93). 4. Сопоставленные свойства слуховой системы и модели частотно-интенсивностного анализа (94).	
§ 3. Метод построения частотных анализаторов, использующих механизмы слуха	96
1. Сущность метода построения анализатора с обострением (96). 2. Одномерный анализатор с обострением (97). 3. Двумерный анализатор с обострением (102).	
Глава VI. Механизмы пассивной локации	105
§ 1. Анализ морфо-физиологических данных	106
1. Краткие сведения о строении системы бинаурального слуха (106). 2. Рецепторы (108). 3. Спиральный ганглий (108). 4. Кольцевые ядра (109). 5. Верхние медиальные оливы (110). 6. Верхние латеральные оливы (113). 7. Медиальное трапециевидное тело (114). 8. Нижнее (заднее) двуколье (115).	
§ 2. Психофизиологические сведения	116
1. Определение направления на источник звука по двум параметрам (116). 2. Разрешающая способность системы в сопоставлении со свойствами ее элементов (118). 3. Основные результаты анализа (118).	
§ 3. Монауральная обработка информации	121
1. Преобразование формы импульсного сигнала в среднем ухе и на основной мембране внутреннего уха (121). 2. Базовая точка сигнала (125). 3. Преобразования в одном канале (126). 4. Нейронные механизмы системы анализа коротких звуков (128).	
§ 4. Бинауральная обработка информации в системе анализа коротких звуков	131
1. Бинауральные преобразования (132). 2. Организация ансамбля нейронной — первичных детекторов направления (132). 3. Организация вторичных детекторов (134).	
§ 5. Механизм статистической обработки сигналов первичных детекторов	136
1. Увеличение крутизны «перелома» и возможность сдвига распределения вероятностей отрезков сумматоров (136). 2. Внешние параметры нейронной структуры на крутизну «перелома» и на сдвиг распределения $F_2(f)$ (137). 3. Вторичные детекторы направления (142).	
§ 6. Обработка информации в системе анализа длительных звуков	144
1. Структура модели (144). 2. Разрешающая способность модели (147).	
Глава VII. Анализ высоты сложных звуков	149
§ 1. Психоакустические данные о восприятии высоты	150
1. Ранние представления о восприятии высоты. Акустический закон Ома (150). 2. Резидуальные звуки (150). 3. Объяснение восприятия высоты резидуальных звуков (152). 4. Негармонические комплексы (154). 5. Объяснение феномена сдвига высоты при восприятии негармонических комплексов. Тонкая временная структура (155). 6. Область существования тонального резидуума (158). 7. Доминирующая частотная область при восприятии широкополосных сигналов (159). 8. Прерываемый белый шум (161). 9. Двойные	

	импульсные последовательности (161). 10. Интерпретация экспериментов с двойными импульсными последовательностями (163).	
§ 2.	Временной механизм высотного анализа	164
	1. Основные операции (164). 2. Алгоритм обработки тонкой временной структуры сигнала (166). 3. Результаты экспериментов на ЭВМ (171). 4. Сравнение метода временного анализа высоты и фильтрового (спектрального) метода определения частоты основного тона (173).	
§ 3.	Спектральные механизмы высотного анализа	174
	1. Трудности временного механизма анализа высоты (174). 2. Эксперименты с двухтоновыми комплексами, свидетельствующие в пользу спектральных механизмов восприятия высоты (174). 3. Комбинационные тоны (176). 4. Область существования комбинационных тонов и высота негармонических двухтоновых комплексов (178). 5. Механизм измерения высоты путем усреднения расстояний по оси частот между спектральными максимумами (180). 6. Механизм измерения высоты, основанный на гармонизации негармонических комплексов (181). 7. Механизм оценки высоты, сочетающий спектральный и временной методы (183). 8. Восприятие высоты: временной или спектральный механизм? (186).	
Глава VIII. Анализ ритмики звуковых сигналов		189
§ 1.	Психофизические данные о восприятии ритма	190
	1. Диапазон и точность восприятия одиночного временного интервала (191). 2. Восприятие последовательности временных интервалов (192). 3. Восприятие ритмического рисунка сигнала (197). 4. Выделение временной организации при наличии шумов (204).	
§ 2.	Модельные представления о восприятии ритма	207
	1. Блок-схема модели системы восприятия ритма (207). 2. Нейроподобные структуры, выполняющие операции, положенные в основу модели (211). 3. Сравнение метода интервальной гистограммы с методом корреляционного анализа (219).	
ЧАСТЬ III		
ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА		
Введение		224
	1. Краткие анатомо-морфологические сведения (224). 2. Проблемы моделирования зрительной системы (228).	
Глава IX. Модельные представления о структуре и механизмах ранних этапов зрительного восприятия		232
§ 1.	Этапы предварительного анализа	233
	1. Физиологические данные о начальных этапах зрительного восприятия (233). 2. Обсуждение физиологических данных. Выделение основных этапов предварительного анализа (237).	
§ 2.	О двух типах информационных преобразований в зрении	240
	1. Электрофизиологические данные о характере передачи и формах представления информации об изображении на разных уровнях зрительной системы (241). 2. Обоснование гипотезы (247).	
§ 3.	Различение текстур и выделение границ между ними	240
	1. Понятие текстур и виды текстур (250). 2. Физиологические данные о механизмах анализа текстур (253). 3. Модельные представления о механизмах выделения границ областей в одноцветной текстуре (260). 4. Роль текстурного анализа в зрении (260).	
§ 4.	Процессы бикулярного слияния и выделение объекта на фоне	270
	1. Роль бикулярного зрения в восприятии. Основные явления в бикулярном зрении (270). 2. Анализ физиологических данных о бикулярном зрении. Анатомо-морфологический базис бикулярного зрения (271). 3. Модельные представления о процессе бикулярного слияния (283). 4. Выделение объекта на фоне с помощью бикулярного зрения (291). 5. О бикулярном восприятии трехмерных объектов (293).	
Глава X. Модельные представления об общей структуре процесса зрительного узнавания.		296
§ 4.	Клиника локальных поражений мозга (нарушения зрительного восприятия)	296
	1. Нарушения зрительного восприятия при поражениях правого полушария коры (296). 2. Нарушения зрительного восприятия при поражениях левого полушария коры (299). 3. Нарушения зрительного восприятия	

	с неясной локализацией (300). 4. Особенности зрительного восприятия больных с разделенными полушариями (301).	
§ 2.	Психофизиология зрительного узнавания и запоминания	302
	1. Зрительное восприятие при тахистоскопической стимуляции разных полюсов зренил (302). 2. Особенности зрительного запоминания у эбдетиков (303).	
§ 3.	Гипотеза о двух основных зрительных подсистемах и их взаимодействии. Общая структура процесса узнавания	303
	1. Исходные данные и их обсуждение (304). 2. Основные положения о структуре системы зрительного узнавания (выводы из обсуждения данных) (308). 3. Схема взаимодействия двух зрительных подсистем. Общая структура процесса узнавания (309). 4. О возможном наличии функциональной асимметрии полушарий у высших животных (310).	
§ 4.	Пространственно-частотный анализ в зрении	311
	1. Физиологические данные (311). 2. Возможное устройство анализатора пространственных частот (318).	
§ 5.	Некоторые возможные механизмы узнавания	325
	1. Взаимодействие между полушариями мозга при узнавании (325). 2. Анализ и составление описания выделенного из фона объекта (325). 3. Сравнение описаний объекта с информацией, хранящейся в памяти (328). 4. Возможная организация зрительной долговременной памяти (329). 5. Переход при обучении от сукцессивного к симультанному узнаванию. Эталонная память (333). 6. Зрительная «интерпретация» пространственных сцен (335).	
§ 6.	Модели зренил и системы видения на базе ЦВМ	335
Литература		340