

# Výpočetní model primární zrakové kůry: preferance složitých tvarů a realistický vznik komplexních buněk

Jiří Machálek<sup>1</sup>, Josef Moudřík<sup>1</sup>, Jan Antolík<sup>2</sup> a Cyril Brom<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Kabinet software a výuky informatiky  
Matematicko-fyzikální fakulta  
Univerzita Karlova v Praze  
Malostranské nám. 25, 118 00, Praha 1.

<sup>2</sup>Institute for Adaptive and Neural Computation  
School of Informatics, The University of Edinburgh  
The Forum, 10 Crichton Street, Edinburgh  
EH8 9AB, United Kingdom.

machalekj@gmail.com, j.moudrik@gmail.com

## Abstrakt

Primární visuální kůra (V1) je jednou z mála mozkových oblastí, o nichž je známo dost informací na to, aby je bylo možné výpočetně modelovat. Jedním z výpočetních modelů V1 je model LISSOM, který replikuje větší množství experimentálně zjištěných fenoménů, např. vývoj tzv. „topografických map“. Model však má i určitá omezení. V této práci odstraníme dvě z nich. Zaprvé, současné teorie o V1 předpokládají, že variabilita stimulů, na které neurony ve V1 reagují, je malá. Nedávná studie nicméně ukázala, že to není pravda – jednotlivé neurony preferují širokou škálu tvarů. Rozšířili jsme model LISSOM tak, aby integroval data z této studie. Zadruhé, určité množství neuronů ve V1 se dá podle reakcí na různé podněty klasifikovat na tzv. „simplexní“ a „komplexní“ buňky. Ve stávající verzi modelu LISSOM se však tyto dva typy buněk vyvíjí odděleně, což je v rozporu s experimentálními daty. Druhé rozšíření odstraňuje tento nedostatek.

**Key words:** visual cortex, computational model, self-organization, topographic maps, complex stimuli, simple cells, complex cells

**Klíčová slova:** visuální kůra, výpočetní model, samoorganizace, topografické mapy, složité stimuly, simplexní buňky, komplexní buňky

## 1 Úvod

Topographica (Bednar, 2008) je software určený pro výpočetní modelování hustě propojených neuronových sítí, takzvaných map. Tyto topograficky organizované mapy jsou abstrakcí oblastí mozku, kde dochází k paralelnímu zpracování informace mnoha podobnými buňkami. Ty se v mozkové tkáni nacházejí většinou ve vrstvách, přičemž různým vrstvám jsou přisuzovány různé úlohy v procesu zpracování dat. Typickým příkladem takové vrstevnaté tkáně je zraková kůra savců (viz obrázek 1).

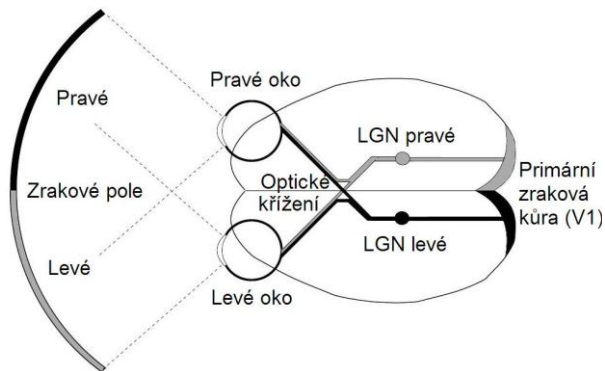
Základními jednotkami simulátoru Topographica jsou dvourozměrné mapy neuronů, jejichž vhodným propojením je možné modelovat například právě zrakovou kůru. To umožňuje jak podrobné zkoumání a ověřování hypotéz o jejím vývoji, tak studium její funkce.

Jedním z modelů primární zrakové kůry (V1) je LISSOM (Miikkulainen, 1991; Miikkulainen, Bednar, et al., 1997; Sirosh 1995). LISSOM spadá do kategorie hierarchických samoorganizačních modelů. Byl vytvořen s cílem objasnit biologické procesy vedoucí k formaci reálných topografických map a jejich vlastností. Model tvoří čtyři hierarchicky organizované mapy odpovídající různým stupňům zpracování obrazové informace. Každá mapa je simulována jako dvourozměrné pole abstraktních výpočetních jednotek, „neuronů“. Síticí se LISSOMu předkládají vstupní obrazová data (stimuly), která jsou dále předávána dvěma mapám  $LGN^1$ , které v obrazu odstraňují

---

<sup>1</sup> Názvy map v modelu jsou narozdíl od těch biologických v textu značeny kurzívou.

homogenní oblasti stejné barvy a slouží tak jako detektory hran. Takto zpracovaná data jsou vstupem mapě simulující V1. Ta obsahuje kromě těchto dopředných projekcí i projekce rekurentní. Podle aktivit neuronů v těchto mapách se Hebbovským učením (Hebb, 1949; citováno z Bednar et al., 2005) mění váhy neuronů.<sup>2</sup>



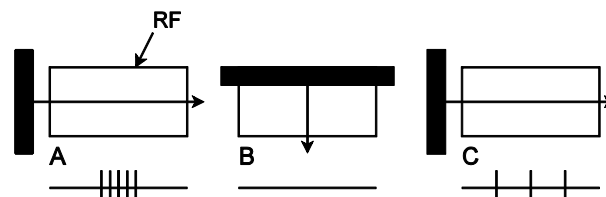
**Obr. 1 Hierarchie zrakového systému (shora).**

Zraková informace putuje z každého oka zvlášť do optického křížení, kde se skládají informace pro jednotlivé hemisféry. Takto rozdělená informace projde zpracováním v obou LGN, aby se nakonec dostala do primární zrakové kůry V1. Ta dále obsahuje několik vrstev, mimo jiné vrstvy 4C $\alpha$  a 2/3. V modelech zanedbáváme binokularitu a simulujeme pouze zrakovou kůru jedné hemisféry. Obrázek převzat z Bednar (2005).

Při studiu zrakové kůry bylo zjištěno, že vlastnosti neuronů závisí na mnoha faktorech. Jedním z nich je například orientace stimulu v receptivním poli neuronu. Receptivní pole (RF) neuronu je oblast zrakového pole s přímým vlivem na jeho aktivitu. Podle složitosti (tvaru) receptivních polí a funkčních odlišností rozdělili Hubel a Wiesel (1962; citováno z Alonso et al., 2003) neurony na simplexní a komplexní. Různé neurony mohou například preferovat různou orientaci, nebo posunutí stimulu (fázi). Běžně používaná kvantitativní metoda pro rozlišení obou kategorií je založena na reakcích neuronů na sinusoidální vzory (sinusoidal gratings, viz obrázek 6). Simplexní neurony mají tendenci reagovat více ve fázi se stimulem, komplexní nikoliv. To znamená, že zatímco simplexní buňky vyžadují přesné posunutí stimulu, komplexní jsou vůči posunutí stimulu invariantní. Takto definovaná míra komplexity neuronu závisí na nelineárnosti jeho

<sup>2</sup> Specifikace modelu LISSOM byla přeložena z Bednar et al. (2005).

odpovědi a snadno se spočte pomocí Fourierovy transformace (Alonso et al., 2003).



**Obr. 2 Orientační a fázová preference.** Na obrázku jsou znázorněny reakce dvou typů buněk na stimulus (čáru) pohybující se ve směru šipky. Aktivitu v čase znázorňují kolmé čáry (spiky) na ose pod jednotlivými případy. Simplexní buňka (v obrázku A a B) preferuje vertikální orientaci stimulu, který navíc musí být přesně ve středu (případ A) jejího receptivního pole (RF). Na horizontální stimulus (B) nereaguje vůbec. Komplexní buňka (C) reaguje na stimulus nezávisle na jeho posunutí (fázi).

Kromě orientace a fáze však může neuron preferovat i nejrůznější tvary stimulu. Výzkum makaků v poslední době ukázal, že i v nižších kortikálních vrstvách existují neurony specifické na stimuly výrazně složitější, než jsou běžně používané sinusoidální vzory nebo čárové kontury. Hegdé a Van Essen (2006) pro tento výzkum sestavili 128 stimulů, které pokrývaly předchozí práce, a použili je k srovnávací studii preference mezi třemi vrstvami zrakové kůry V1, V2 a V4<sup>3</sup>. Rozdíly mezi vrstvami byly znatelné a i v hierarchicky nejnižší vrstvě (V1) byla prokázána existence neuronů preferujících tyto stimuly.

V nedávné době byl model LISSOM rozšířen tak, aby umožňoval vznik komplexních neuronů (Antolík a Bednar, 2008). Rozšíření modeluje primární vizuální kůru detailněji než LISSOM, V1 zde simulují dvě oddělené vrstvy 4C $\alpha$  a 2/3, které odpovídají stejné nazvaným vrstvám V1 (Bear et al., 2007). Jeho nedostatkem je ale fakt, že se každý typ neuronů vyvíjí v samostatné vrstvě, simplexní neurony ve vrstvě 4C $\alpha$ , komplexní téměř výlučně ve 2/3. A ačkoliv komplexní RF mají i ve skutečnosti tendenci ve vyšších oblastech vizuální kůry převládat, takto ostré rozdíly pozorovány nebyly.

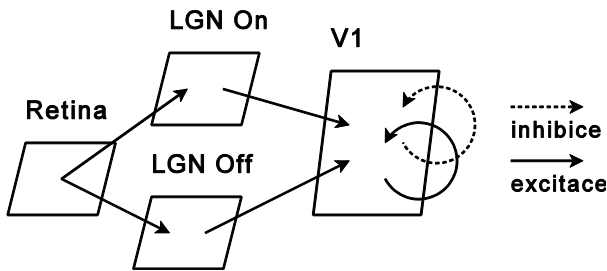
V následujícím textu se zabýváme doplněním simulátoru Topographica tak, aby umožňoval ověření studie Hegdé a Van Essena, a vytvořením modelu komplexních neuronů v LISSOMu, který překonává uvedené nedostatky.

<sup>3</sup> V2 a V4 jsou v porovnání s V1 hierarchicky vyšší vrstvy zrakové kůry zodpovědné za složitější kognitivní schopnosti.

Sekce 2 je věnována stručnému popisu modelu LISSOM. Sekce 3 obsahuje informace o původních studiích a našich úpravách, část 3.1 popisuje modelování komplexních neuronů a část 3.2 ověření studie Hegdé a Van Essena. Výsledky jsou předvedeny v sekci 4. Celý článek uzavírá shrnutí v sekci 5.

## 2 Model LISSOM

**Architektura modelu LISSOM.** Model LISSOM spadá do kategorie hierarchických modelů. Jak jsme uvedli výše, skládá se z dvourozměrných, hierarchicky uspořádaných map neuronů. Obsahuje mapu sítnice, která předkládá modelu vizuální stimuly, dvě mapy odpovídající On a Off buňkám<sup>4</sup> LGN (obrázek 4) a mapu reprezentující primární zrakovou kůru V1. Zapojení těchto map je patrné z obrázku 3. Každá projekce (spojení) dvou map je jednosměrná, vede z vrstvy výstupní do vrstvy vstupní a má přiřazené pevně dané reálné číslo vyjadřující její sílu. V každé projekci má každý neuron vstupní vrstvy pevně definovanou množinu neuronů – a jejich vah – vrstvy výstupní. Tato množina se značí CF (connection field) a používá se pro stanovení aktivity neuronu.

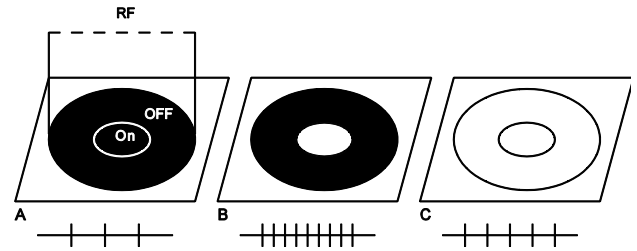


**Obr. 3. Architektura modelu LISSOM.** Obdélníky reprezentují jednotlivé topografické mapy, šipky znázorňují jejich propojení, plné šipky značí projekce excitace a šrafované inhibiční. Stimuly jsou promítány na sítnici (v obrázku Retina).

**Aktivace neuronů.** Počítání aktivity jednotlivých vrstev se provádí postupně, nejprve je aktivována sítnice, poté mapy LGN a nakonec V1. Aktivaci neuronů v sítnici odpovídá intenzita stimulu na daném místě. Stimuly jsou bitmapy s odstíny šedi, takže funkce sítnice v modelu LISSOM je poměrně přímočará.

<sup>4</sup> Jde o dva typy buněk. První typ, zvaný On, má RF složené z dvou antagonistických oblastí, excitace On (center) a inhibiční Off (surround). Zapojení typu Off je obdobné. Viz Bear et al. (2007).

Mapy LGN On/Off reprezentují, pro zjednodušení, celé datové kanály ze sítnice až do vizuální kůry a plní funkci On a Off buněk.



**Obr. 4. Schéma On buňky.** Odpovídá, čím více je aktivován (v obrázku aktivace značena bíle) střed (On) jeho receptivního pole (RF) a naopak čím méně je aktivován zbytek (Off). Výstup neuronu je znázorněn pod jednotlivými případy, více kolmých čar (spiků) znamená větší aktivitu. Obrázek je inspirován Bear et al. (2007).

Aktivace neuronů V1 se skládá ze součtu aktivit dopředných projekcí z LGN On/Off a laterálních projekcí ze samotné V1. Pro neuron  $n$  se příspěvek dopředných projekcí spočte jako vážená suma neuronů z CF neuronu  $n$ .

$$A(N) = \omega(On) \sum_{o \in CF_n(On)} A(o) \omega_n(o) + \omega(Off) \sum_{o \in CF_n(Off)} A(o) \omega_n(o)$$

$\omega(Off)$  resp.  $\omega(On)$  je síla projekce z LGN Off resp. On do V1,  $CF_n$  je CF neuronu  $n$  v jednotlivých vrstvách LGN On a Off,  $\omega_n(o)$  je váha jednotlivých neuronů těchto CF a  $A(o)$  je aktivita neuronů LGN On a Off.

Kvůli existenci rekurentních projekcí (v rovnici Exc a Inh) se vlastní aktivita V1 musí počítat v diskretních časových krocích. Přenosová funkce  $\sigma$  je po částech lineární aproximací sigmoidy<sup>5</sup>. V jednotlivých časových krocích je tedy aktivace neuronu popsána rovnicemi

$$\begin{aligned} \eta(n, 0) &= \sigma(A(n)) \\ \eta(n, t) &= \sigma \left( A(n) + \omega(Exc) \sum_{l \in CF_n(Exc)} \eta(l, t-1) \omega_n(l) - \omega(Inh) \sum_{l \in CF_n(Inh)} \eta(l, t-1) \omega_n(l) \right) \end{aligned}$$

<sup>5</sup> Sigmoida je speciální případ logistické přenosové funkce,  $\sigma(x) = \frac{1}{1+e^{-x}}$ .

kde  $\eta(n,t)$  je aktivita neuronu v časovém kroku  $t$ . Po několika iteracích této rovnice se aktivita sítě ustálí.

**Učení.** Na počátku simulace jsou váhy neuronů ve *VI* nastaveny náhodně. Abychom mohli věrohodně zkoumat nejrůznější vlastnosti modelu, je nutné, aby v něm proběhla samoorganizace. K tomu slouží učící fáze, v níž jsou modelu postupně předkládány tréninkové stimuly (např. prstence aktivity) a podle aktivity se mění váhy CF neuronů. Tato učící fáze typicky trvá 10 000 iterací.

V každé iteraci se modelu předloží stimulus, pro každý neuron v síti spočteme úroveň ustálené aktivity. Nakonec pro každé dva neurony  $a$  a  $b$ , takové že  $a$  je z *VI* a  $b$  z CF neuronu  $a$ , změníme Hebbovským učením váhu spojení  $(a,b)$  úměrně součinu aktivit neuronů  $a$  a  $b$ . Takto se posiluje váha neuronů preferujících stejný typ (tvar, orientaci) stimulu a naopak oslabuje váha neuronů preferujících stimulus jiný.

Kvůli prostorovému omezení neuvádíme detaily učícího procesu, které je možno dohledat v Bednar (2005).

**Orientační preference a další charakteristiky.** Při určování preferované fáze a orientace neuronů se v Topographice předkládají síti sinusoidální vzory (s různou fází a orientací, viz obr. 6). Podle natočení (resp. podle fáze) stimulu, na které neuron reaguje nejvíce, se stanoví jeho orientační (resp. fázová) preference.

Zaneseme-li tyto preferované orientace do grafu (viz obr. 8), můžeme si všimnout, že neurony blízko u sebe často preferují stejně orientovaný stimulus. Vznikají tak skvrnitě (patchy) mapy orientační preference, které jsou hojně pozorované u pokusných zvířat. Obdobně se sestavují mapy fázové preference používané při analýze komplexních a simplexních buněk.

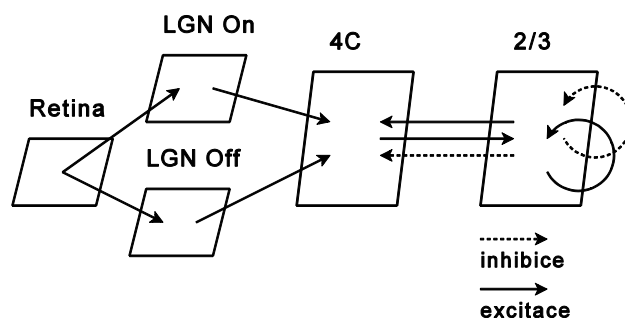
### 3 Provedené úpravy modelu LISSOM

Právě popsaný model LISSOM se pro svou jednoduchost používá jako výchozí bod při modelování složitějších jevů a vlastností zrakové kůry. Jedním z takových jevů je i vznik komplexních buněk ve *VI* nebo preference složitých stimulů.

Nejprve v následujícím textu popíšeme model vzniku komplexních buněk, který vytvořili Antolík a Bednar (2008), a jeho úpravy, které jsme za účelem zvýšení jeho biologické plausibility provedli my. Poté předvedeme rozšíření umožňující ověřit v modelu LISSOM existenci neuronů preferujících složité stimuly.

### 3.1 Modelování komplexních neuronů

**Architektura modelu.** Oproti původnímu modelu LISSOM reprezentují Antolík a Bednar (2008) primární zrakovou kůru dvěma mapami *4Ca* a *2/3* (obrázek 5). Obě tyto mapy počítají aktivitu stejně jako vrstva *VI* modelu LISSOM. Vrstva *2/3* obsahuje excitační a inhibiční laterální rekurentní projekce. Slabá laterální propojení vrstvy *4Ca* se v popsané verzi modelu pro jednoduchost neuvažují. Váhy všech projekcí jsou na počátku simulace nastaveny náhodně.



**Obr. 5. Architektura původního modelu komplexních buněk.** Obdélníky reprezentují jednotlivé topografické mapy, šipky znázorňují jejich propojení, plné šipky značí projekce excitační, šrafované inhibiční. Stimuly jsou promítány na sítnici (v obrázku Retina). Vrstva *4Ca* je označena jako 4C.

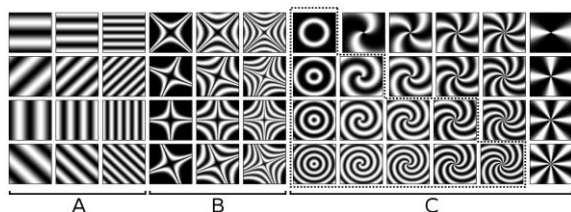
**Učení.** Učení probíhá stejně jako v modelu LISSOM. Během celé simulace se podle Hebbovského učení adaptují jen váhy dopředných projekcí do vrstvy *4Ca* a váhy obou laterálních projekcí vrstvy *2/3*.

**Stimuly a fáze simulace.** Celá simulace probíhá ve dvou fázích, každá z nich trvá 10 000 iterací. Stimuly prezentované v první fázi odpovídají spontánně generovaným obrazcům, takzvaným retinálním vlnám (retinal waves), pozorovaným u právě narozených zvířat. Předpokládá se, že retinální vlny mají zásadní vliv na (prenatální) samoorganizaci map orientační preference a vývoj dalších vlastností zrakové kůry. Pro detaily viz Bednar (2002). V modelu jsou tyto vlny simulovány jako prstence konstantního průměru. Protože je známo, že retinální vlny excitují stejně On i Off neurony, v první fázi je přeskočeno zpracování mapami *LGN Off* i *LGN On*; namísto jejich standardního chování mají jako výstup nastaven přímo stimulus ze sítnice. Ve druhé fázi se jako trénovací data sítě používají různě natočené pohybující se čáry a výřezy fotografií přírodních scénérií. To vše umožňuje

vznik realistických receptivních polí buněk z vrstvy 4Ca a 2/3.

**Úpravy modelu.** Abychom odstranili nerealistické rozložení simplexních a komplexních buněk, upravili jsme tento model následovně. Nejprve, jak naznačuje Alonso et al. (2003), jsme přidali slabé<sup>6</sup> dopředné projekce z *LGN Off* a *LGN On* do vrstvy 2/3. Ačkoliv většina vstupů z LGN vede do vrstvy 4 primární zrakové kůry, tak i ve vrstvě 2/3 existují neurony, které jsou řízeny přímým vstupem z LGN.

Kromě toho jsme změnili model tak, aby bylo možné v rámci jedné projekce pro každý neuron nastavit různou sílu. Tím můžeme libovolně měnit poměr excitačních a inhibičních neuronů. V našem rozšíření se nejlépe osvědčilo volit sílu každého neuronu z normálního rozdělení.



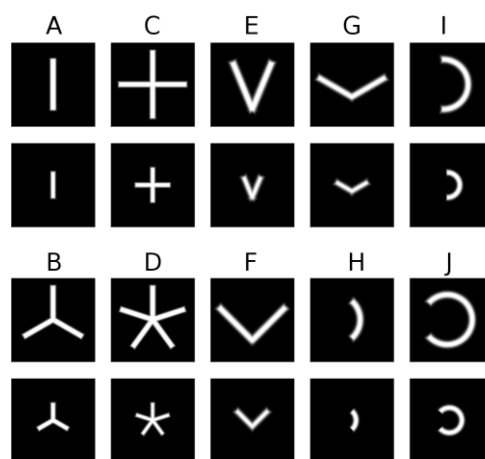
**Obr. 6.** 48 vzorových stimulů a jejich třídy: a) sinusoidální, b) hyperbolické a c) polární. Polární stimuly jsou dále rozděleny podle prostorové frekvence na koncentrické (na obrázku ohraničeny tečkovanou čarou) a radiální.

### 3.2 Preference stimulů se širokou škálou tvarů

V úvodu jsme zmínili studii Hegdé a Van Essena (2007), která ukázala na existenci neuronů v nejnižší vrstvě zrakové kůry V1 s preferencí složitějších stimulů než obvykle používaných. Ve své studii použili sadu 128 stimulů, které byly kompozicí stimulů několika předchozích prací jiných autorů. Jejich nová sada stimulů pokrývá jak nejčastěji studované jednoduché tvary jako úsečky nebo sinusoidální vzory, tak i různé složitější tvary, které dohromady označujeme jako komplexní stimuly.

Sada stimulů se dělí na 48 vzorových (viz obrázek 6) a 80 konturových (viz obrázek 7). Stimuly se dále dělí do tříd, které sdílí stejné tvarové charakteristiky. V rámci třídy se stimuly liší orientací nebo prostorovou frekvencí. Vzorové stimuly jsou sestaveny pro zjištění preference charakteristik, které se

zdají být důležité pro reprezentaci povrchů ve vyšších vrstvách zrakové kůry. Konturové stimuly ukazují preferenci pro orientaci a složitější průniky čar jako třeba úhly, průsečíky nebo oblouky. Tyto informace jsou považovány za podstatné při rozpoznávání objektů a segmentaci obrazu ze sítnice. Pro vzorové stimuly máme tři třídy – 1) sinusoidální, 2) hyperbolické a 3) polární, které dále podle jejich prostorové frekvence dělíme na koncentrické a radiální. Pro konturové stimuly existuje tříd 10 – 1) čáry, 2) trojhvězdy, 3) kříže, 4) hvězdy / kružnice, 5) ostré úhly, 6) pravé úhly, 7) tupé úhly, 8) čtvrtoblouky, 9) půloblouky, 10) 3/4 oblouky (Hegdé a Van Essen, 2007).



**Obr. 7.** Třídy konturových stimulů – a) čáry, b) trojhvězdy, c) kříže, d) hvězdy / kružnice, e) ostré úhly, f) pravé úhly, g) tupé úhly, h) čtvrtoblouky, i) půloblouky, j) 3/4 oblouky. Každý zde zobrazený stimulus je prezentován ve čtyřech různých natočeních. Výjimkou je skupina hvězdy / kružnice, kterou tvoří pěticípá hvězda ve dvou variantách natočení, šesticípá hvězda a kružnice.

Pro výzkum existence selektivních neuronů v LISSOMu jsme stimuly ze studie Hegdé a Van Essena přepsali pro simulátor Topographica. V původní práci byla sada stimulů prezentována škálovaná na velikost RF nahrávaného neuronu. Navíc byla každému neuronu prezentována relativně k jeho preferované orientaci určené sinusoidálními vzory. Tyto korekce jsou nezbytné i pro simulátor. Naopak proti původní práci jsme v modelu udělali určitá zjednodušení, která vyplývají z vlastností simulátoru.<sup>7</sup> V simulátoru Topographica pracujeme s modelem LISSOM, jak je

<sup>6</sup> Pro přesné parametry viz Moudřík (v přípravě). Síla dosahuje zhruba desetinné hodnoty síly projekce LGN do vrstvy 4Ca.

<sup>7</sup> Například pro stimuly nezjišťujeme preferovanou barvu a kontrast, protože Topographica pracuje na simulované sítnici pouze s odstíny šedi.

popsán výše, bez rozšíření popsaného v podkapitole 3.1 Simulovaná vrstva *V1* má velikosti 48x48 neuronů, obě *LGN* vrstvy 36x36 a *Retina* 54x54. Učení je prováděno postupným předkládáním 10 000 náhodně umístěných gausovských vzorů.

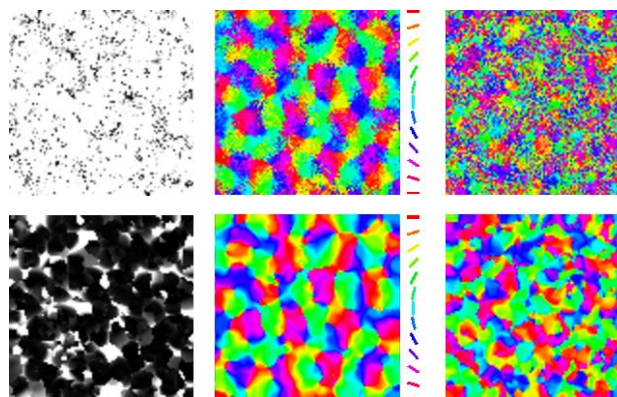
## 4 Výsledky

V této sekci shrneme dosažené výsledky a budeme je interpretovat.

### 4.1 Modelování komplexních neuronů

Při analýze výsledků měření je nutné brát ohled na několik skutečností. Je známo, že v oblastech vizuální kůry dochází ke shlukování neuronů preferujících podobný směr. To co však platí pro preferenci orientace, nemusí nutně platit pro preferenci fáze stimulu. DeAngelis et al. (1999) ukázali, že topologicky blízké simplexní buňky mají fázovou preferenci náhodnou. Stejná studie naznačuje, že tato vlastnost by mohla umožňovat vznik komplexních receptivních polí, která sbírají informace ze simplexních buněk. Fázová preference komplexních buněk by pak měla být velice slabá, což odpovídá tomu, že komplexní buňky jsou vůči fázi stimulu invariantní.

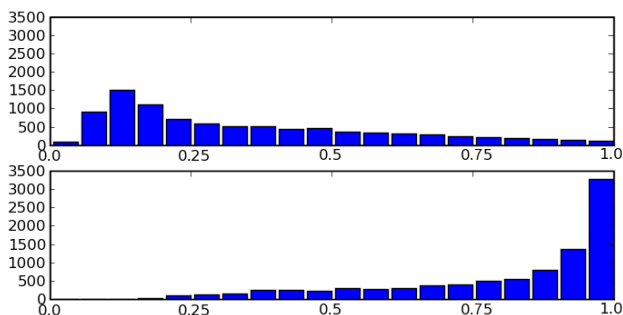
Naším cílem bylo vytvořit model s realistickým rozložením obou typů buněk v obou vrstvách modelu *V1*. Vystává však otázka jaký důsledek má přítomnost obou typů buněk na mapy orientační preference a fáze. Jak ukazují Ringach et al. (2002) tak většina komplexních neuronů je směrově neselektivní, lze tedy čekat jisté nerovnoměrnosti v mapách orientační preference.



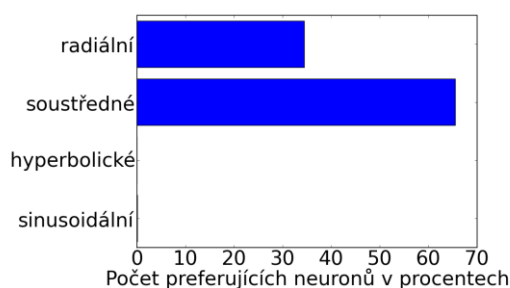
**Obr. 8. Preferenční mapy.naměřené v modelu.** Nahoře ve vrstvě *4Ca*, dole *2/3*. Zleva doprava: komplexita neuronů, orientační preference a její klíč, fázová preference. Tmavší barva v obrázku komplexity značí komplexní buňky. Jednotlivé barvy orientační preference odpovídají preferovaným směrům podle klíče. Různé fáze jsou vyjádřeny různými barvami.

Z obrázku 8 (podobrázek vpravo nahoře) je patrné, že ve vrstvě *4Ca* dochází ke slabému shlukování neuronů podle fázové preference, v rozporu s očekáváním. Nicméně si to vysvětlujeme vznikem komplexních neuronů v této vrstvě. Ty totiž mají tendenci shlukovat se podle fázové preference. Pro tuto domněnku hovoří i fakt, že „náhodnější“ místa se objevují tam, kde ve vrstvě *2/3* existují komplexní neurony, které pro svůj vznik potřebují vstupy ze simplexních neuronů.

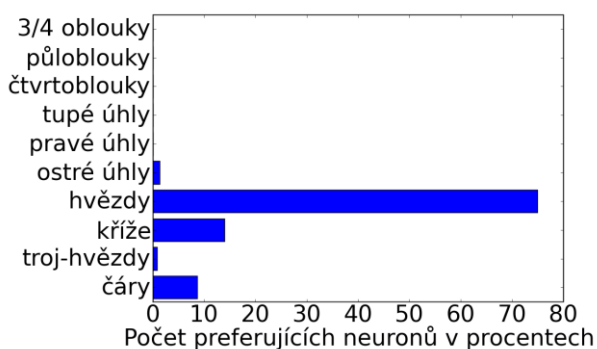
Při pohledu na histogram v obrázku 9 je zřejmé, že oba typy neuronů se vyskytují v obou vrstvách, je však nutné říci, že rozložení stále není zcela v souladu s biologickými daty a bude vyžadovat další práci.



**Obr. 9. Histogram komplexity jednotlivých vrstev.** Na svislé ose jsou počty neuronů, na vodorovné komplexita. Její hodnoty blízké nule naznačují, že je neuron simplexní, hodnoty blízké jedné ukazují spíše na neuron komplexní. Nahoře vrstva 4Ca, dole 2/3.



**Obr. 10. Srovnání efektivity vzorových stimulů podle tříd.** Neurony jsou zařazeny do tříd podle třídy stimulu, který způsobuje jejich nejsilnější aktivitu.



**Obr. 11. Srovnání efektivity konturových stimulů podle tříd.** Neurony jsou zařazeny do tříd podle třídy stimulu, který způsobuje jejich nejsilnější aktivitu.

## 4.2 Preference stimulů se širokou škálou tvarů

Z prvních experimentů s novými stimuly se zdá, že model LISSOM skutečně vytváří neurony se silně specifickou preferencí. V simulované vrstvě byly nalezeny konkrétní neurony, které měly podobnou preferenci jako neurony biologické (Machálek, v přípravě).

Jednotlivé třídy stimulů jsme srovnali podle zastoupení neuronů VI, které mají v dané třídě nejsilnější stimul – tzv. efektivita třídy. Zjistili jsme, že efektivita jednotlivých tříd stimulů se liší od biologických studií. Na obrázku 10 je vidět efektivita tříd vzorových stimulů. Lze vidět, že sinusoidální a hyperbolické třídy prakticky nemají ve VI neurony, které by je preferovaly jako nejsilnější stimuly. V původní studii měly sinusoidální stimuly efektivitu více než 40%, zbylé třídy měly efektivitu přibližně stejnou kolem 20%. U konturových stimulů (viz obrázek 11) byla v simulátoru zjištěna preference pro hvězdy jako nejsilnější stimul u 75% všech neuronů VI. Hegde a Van Essen zjistili vyrovnanější preference – čáry, ostré úhly a 3/4 oblouky měly shodně 15% efektivitu. Kříže, hvězdy, pravé a tupé úhly měly efektivitu 10% a zbylé třídy kolem 5%.

Tento výsledek není dostatečně podobný s biologickým vzorem. Pokud by se ho nepodařilo vysvětlit v průběhu další práce, bylo by užitečné vyzkoušet nové stimuly s rozšířením modelu pro komplexní neurony.

## 5 Shrnutí

V textu jsme se pokusili ukázat, jakým směrem se lze při modelování zrakové kůry vydat a co vše to obnáší. Popsali jsme existující model LISSOM, který je dobrým výchozím bodem pro simulování nejrůznějších vlastností zrakové kůry, a ukázali, jak ho lze upravit, chceme-li modelovat vývoj komplexních neuronů nebo ověřit existenci neuronů preferujících složité stimuly.

To se nám do jisté míry podařilo, ale z výsledků je jasné, že prostor pro zlepšení ještě není vyčerpán. Pro dosažení vytyčených cílů bude potřeba provést další modifikace.

## 6 Poděkování

Vznik tohoto článku byl podpořen projektem CZ.2.17/3.1.00/31162, který je financován Evropským Sociálním Fondem, rozpočtem České Republiky a rozpočtem hl. m. Prahy. Výzkum prováděný v rámci práce prezentované v tomto článku byl částečně podpořen grantem „Information Society“ pod číslem



projektu 1ET100300517 a výzkumným záměrem MŠMT MSM0021620838.

Naše velké poděkování patří také kolektivu autorů simulátoru Topographica.

## Reference

- [1] Alonso, J. M. a Martinez, M. L. Complex receptive Fields in Primary Visual Cortex. In *Neuroscientist*, 9, 317, 2003.
- [2] Antolík, J. a Bednar, J. A. *Developing maps of complex cells in a computational model*, 2008.
- [3] Bear, F. M., Connors, B. W., Paradiso M. A. *Neuroscience*, 3. vyd. Lippincott Williams & Wilkins, 278-341, 2007.
- [4] Bednar, J. A. *Learning to See: Genetic and Environmental Influences on Visual Development*. The University of Texas at Austin, Austin, TX. Technical Report AI-TR-02-294, 2002.
- [5] Bednar, J. A., Mikkulainen, R., Choe, Y., Sirosh, J. *Computational Maps in the Visual Cortex*, Springer, Berlin, 67-84, 2005.
- [6] Bednar, J. A. Understanding Neural Maps with Topographica. In *Brains, Minds, and Media*, svazek 3, bmm1402, 2008.
- [7] DeAngelis, C. G., Ghose, G. M., Ohzawa, I., Freeman, D. Functional Micro-Organization of Primary Visual Cortex: Receptive Field Analysis of Nearby Neurons. In *The Journal of Neuroscience*, 19(9):4096-4064, 1999.
- [8] Hebb, D. O. *The Organization of Behavior: A Neuropsychological Theory*, Hoboken, NJ: Wiley, 1949.
- [9] Hegdé, J., Van Essen, D. C. A Comparative Study of Shape Representation in Macaque Visual Areas V2 and V4. In *Cerebral Cortex*, 17(5):1100-1116, 2007.
- [10] Hubel, D. H. a Wiesel, T. N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. In *Journal of Physiology*, 1962.
- [11] Machálek, J. *Aktivita v modelech V1 po prezentaci stimulů s širokou škálou tvarů: porovnání s experimentálními daty*. Bakalářská práce, Matematicko-fyzikální fakulta, Univerzita Karlova v Praze. V přípravě.
- [12] Miikkulainen, R. Self-organizing process based on lateral inhibition and synaptic resource redistribution. In *Proceedings of the 1991 International Conference on Artificial Neural Networks*, Amsterdam: North-Holland, 415–420, 1991.
- [13] Miikkulainen, R., Bednar, J. A., Choe, Y. a Sirosh, J. Self-organization, plasticity, and low-level visual phenomena in a laterally connected map model of the primary visual cortex. In *Perceptual Learning*, svazek 36, Psychology of Learning and Motivation, 257–308, San Diego, CA: Academic Press, 1997.
- [14] Moudřík, J. *Model V1 s realistickou distribucí funkčních typů neuronů v rámci kortikálních vrstev*. Bakalářská práce, Matematicko-fyzikální fakulta, Univerzita Karlova v Praze. V přípravě.
- [15] Ringach, D. L., Shapley, R. M., Hawken, M. J. Orientations Selectivity in Macaque V1: Diversity and Laminar Dependence. In *The Journal of Neuroscience*, 22(13):5639-5651, 2002.
- [16] Sirosh, J. *A self-organizing neural network model of the primary visual cortex*. Ph.D. teze, Department of Computer Sciences, The University of Texas at Austin, Austin, TX. Technical Report AI95-237, 1995.