

基于脊椎动物视网膜生理特性的信号通路灰箱模型

一、简介

视网膜作为人体最重要的感觉系统的主要模块之一，成为了众多课题的研究对象。目前既有基于算法的模型，如人工神经网络模型、实验统计模型、分层计算模拟模型；也有用硬件实现的模型，如视网膜芯片等。这些对视网膜建模的研究既对人工视觉假体的构建有着重要意义，也会为计算机视觉领域的发展提供新思路。

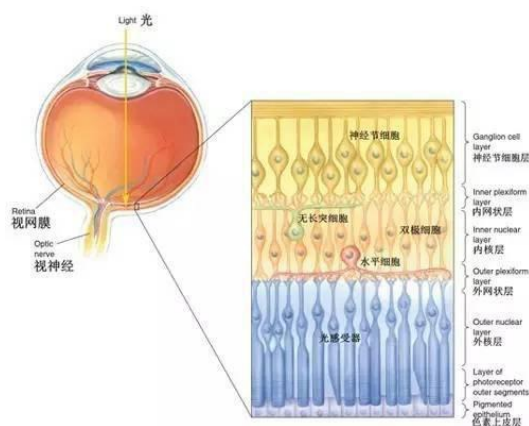
而该项目中我们并没有大幅度脱离生理结构，而是主要将依据脊椎动物视网膜的生理特性，通过灰箱模型的研究方式，建立起从图片光信号到网络电信号的垂直视网膜信号通路。模型中使用了电路模型、神经网络计算等模型，并用 Matlab、LTspice 等软件进行了仿真模拟和验证，对视觉特性进行了解释。

我们希望此模型能够较好地对视网膜的光电转换与信息处理特性进行模拟，实现从图片到神经电信号的初步编码。此模型的建立可以为揭示视网膜处理机制提出一种新方案，为进一步的视觉信息处理奠定基础，推动视网膜神经假体的发展，最终构建新型人工视觉系统。

二、方法

1. 视网膜结构和功能概述

视网膜中主要有五种视细胞：感光细胞（photo receptor），双极细胞（bipolar cell）、神经节细胞（ganglion）以及介于感光细胞之间的水平细胞（horizontal cell）、介于双极细胞和神经节细胞之间的无长突细胞（amacrine cell）。且每层细胞都具有明显的排布规律，目前的研究对其生理解剖结构已经有了相当的了解。本次作业中主要关注的是垂直层的感光细胞、双极细胞和神经节细胞。

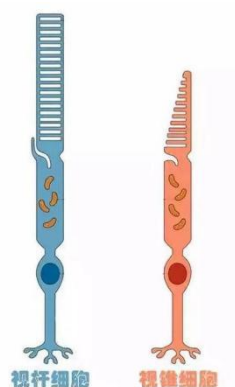


视网膜作为视觉系统的最前端，实现了光信号到电信号的转换，并对图像进行了初步的反映，传到了大脑皮层进行更高级的处理。

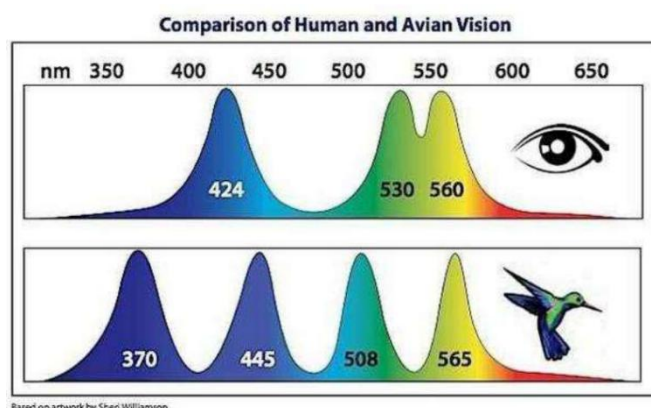
2. 输入层：光感受器（视锥细胞和视杆细胞）

光感受器中参与实现光电转换的物质是视色素。生理学上所测得的光谱敏感度曲线与光感受器内视色素的吸收光谱一致，所以认为视色素是感受光的最初的物质基础。也就是说，视色素会更容易吸收(prefer)某种特定波长的光

光感受器又分为两种：视锥细胞和视杆细胞。其中视锥细胞可以根据吸收光的不同分为三种：S、M、L，分别吸收蓝、绿、红光。视锥细胞和视杆细胞是两种性质迥异的光感受器，由其形态命名。视杆细胞的特点是：低视敏度、视通路高度汇聚、不在中央凹中出现，与暗视觉有关（在弱光下工作）；视锥细胞的特点是：高视敏度、视通路高度汇聚、集中在中央凹附近，与明视觉有关（在强光下工作）。



而先前的研究已经测量出了视杆细胞三种视锥细胞的吸收曲线，要特别说明的是，不同动物的光感受器种类会有所差异(比如皮皮虾有 16 种光感受器, 鸟类有紫外光的光感受器)，而同种生物中也存在个体差异（如色盲、色弱、四色视觉者）。



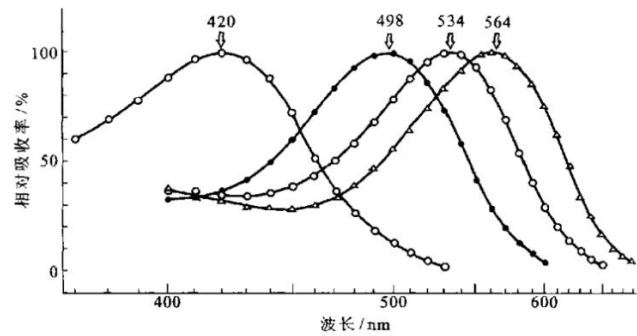
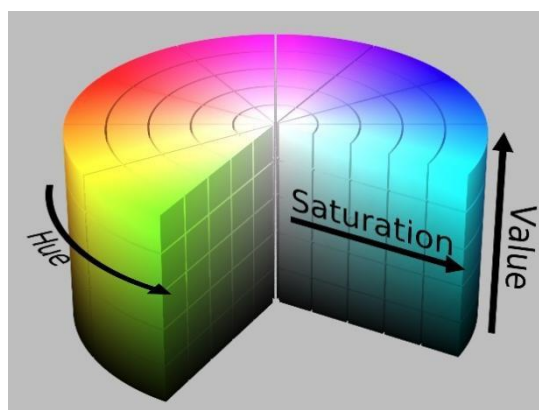


图 4-11 利用显微分光光度术测定的人视杆和三种视锥色素的光谱吸收特性
视杆色素的吸收峰为 498 nm, 余为三种视锥的吸收峰。(Bowmaker, 1984)

人眼对与不同光的吸收中最重要的两个参数是波长与光强。在实际生理状况下实现的是光->电的转换，而我们欲将视网膜仿真在计算机上实现，则需要实现的是色->光->电->色的转化。第一步色->光的转化是为了把计算机能理解的 RGB 编码的图片的输入，转换为视网膜能理解的光的波长、光强等特性；而最后一步电->色的转化是为了验证我们构建系统的有效性。

RGB 和 HSV 颜色空间编码理论简介：RGB 颜色空间是图像处理中最基本、最常用、面向硬件的颜色空间，由三个通道表示一幅图像，分别为红色(R)，绿色(G)和蓝色(B)。RGB 颜色空间利用三个颜色分量的线性组合来表示颜色。RGB 颜色空间适合于显示系统，却并不适合于图像处理

而 HSV 比 RGB 更接近人们对彩色的感知经验。非常直观地表达颜色的色调、鲜艳程度和明暗程度，方便进行颜色的对比。HSV 表达彩色图像的方式由三个部分组成：Hue（色调、色相）、Saturation（饱和度、色彩纯净度）和 Value（明度）。而 Hue 与可见光的波长息息相关，Value 与光强有明显的对应关系。



于是我们认为，可以将 RGB 转换为 HSV 后，再利用 HSV 的特性表征输入光的光谱特性。

RGB 转换为 HSV 的公式为：

$$X_{\max} = \max(R, G, B) \quad X_{\min} = \min(R, G, B)$$

$$V = X_{\max}$$

$$S = \begin{cases} 0, & \text{if } X_{\max} = 0 \\ 1 - \frac{X_{\min}}{X_{\max}}, & \text{otherwise} \end{cases}$$

$$H = \begin{cases} 0, & \text{if } X_{\max} = X_{\min} \\ 60^\circ \cdot \left(0 + \frac{G - B}{X_{\max} - X_{\min}}\right), & \text{if } X_{\max} = R \\ 60^\circ \cdot \left(2 + \frac{B - R}{X_{\max} - X_{\min}}\right), & \text{if } X_{\max} = G \\ 60^\circ \cdot \left(4 + \frac{R - G}{X_{\max} - X_{\min}}\right), & \text{if } X_{\max} = B \end{cases}$$

而在此处，我们提出了一种 HSV 的特性表征输入光的光谱特性的方式：

注意到 HSV 中 Value 取得是 RGB 中的最大值，并不能很好地反映亮度变化，于是我们将光强与灰度值计算公式 $\text{Brightness} = (0.299R + 0.587G + 0.114B)/255$ 关联，更好地反映变化。

我们可以认为每一种颜色（可见光）在光谱上都有特定的分布，此处我们假设为高斯分布，而高斯分布的中间值 μ 、标准差 σ 、和幅度 A 可以由以下公式表征。中间值对应波长和幅度对应光强都是容易理解的，标准差使用饱和度的导数表征的原因是：饱和度的定义是一种光中单色光成分的比例，白光越多饱和度越低，对应到高斯函数上，方差越大，覆盖的光谱越广，白光成分比例越高，饱和度越低。所以标准差是和饱和度的数值成反比的，此处提出的猜想是成反比关系。

$$\mu = B_h - (B_h - B_l) \cdot \text{Hue} \quad (\text{Hue} \in [0, 1])$$

$$\sigma = \frac{1}{\text{Saturation}} \quad (\text{Saturation} \in [0, 1])$$

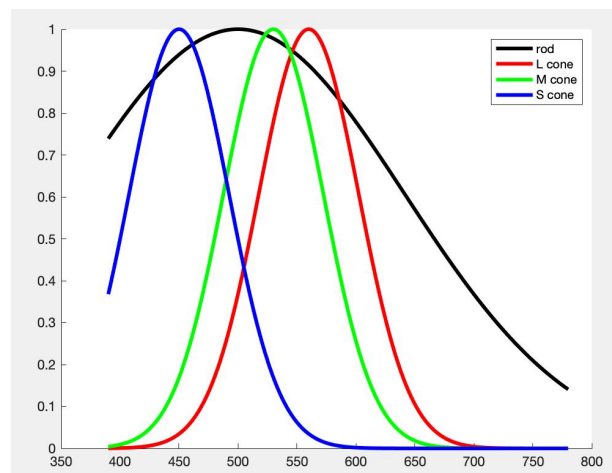
$$A = (0.299R + 0.587G + 0.114B)/255 \quad (R, G, B \in [0, 255])$$

Where B_h is the lower bound and B_l is the upper bound of the visible spectrum.

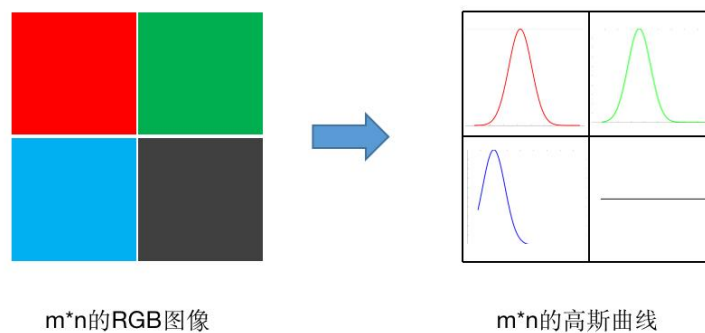
而原始光到达光感受器被吸收时存在吸收率的因素，最终光感受器吸收的光就是原始光谱和吸收函数的乘积再进行积分。

根据之前的研究的实验数据，我们将三种视锥、一种视杆细胞的吸收函数建模为高斯函数，中心波长分别为 rod=500、blue=450、green=530、red=560。设置方差时我们考虑到以下几个因素：1) 三种视锥细胞和一种视杆细胞的特性曲线应该可以将可见光光谱范围完全且

刚好覆盖；2) 视杆细胞对弱光敏感的特性在模型上体现为方差更大，对可见光范围内的光谱能较好覆盖。



对于给定的一幅 $m \times n$ 像素的图像，我们可以对每个像素点的 RGB 值进行转换，得到其高斯曲线。



接着若假设像素和细胞是一一对应的关系，则将每个像素的高斯曲线与对应的光感受器的吸收曲线相乘。根据概率统计的知识可知，两个高斯分布相乘依然服从高斯分布：

$$f_1(x)f_2(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\delta_1} e^{-\frac{(x-u_1)^2}{2\delta_1^2}} \cdot \frac{1}{\sqrt{2\pi}\delta_2} e^{-\frac{(x-u_2)^2}{2\delta_2^2}}$$

$$= \frac{1}{2\pi\delta_1\delta_2} e^{-\left(\frac{(x-u_1)^2}{2\delta_1^2} + \frac{(x-u_2)^2}{2\delta_2^2}\right)}$$

$$\begin{aligned}
\beta &= \frac{(x - u_1)^2}{2\delta_1^2} + \frac{(x - u_2)^2}{2\delta_2^2} \\
&= \frac{(\delta_1^2 + \delta_2^2)x^2 - 2(u_2\delta_1^2 + u_1\delta_2^2)x + (u_1^2\delta_2^2 + u_2^2\delta_1^2)}{2\delta_1^2\delta_2^2} \\
&= \frac{x^2 - 2\frac{u_2\delta_1^2 + u_1\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}x + \frac{u_1^2\delta_2^2 + u_2^2\delta_1^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}}{\frac{2\delta_1^2\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}} \\
\text{构造新的正态分布} &= \frac{\left(x - \frac{u_2\delta_1^2 + u_1\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}\right)^2 + \frac{u_1^2\delta_2^2 + u_2^2\delta_1^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2} - \left(\frac{u_2\delta_1^2 + u_1\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}\right)^2}{\frac{2\delta_1^2\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}} \\
&= \underbrace{\frac{\left(x - \frac{u_2\delta_1^2 + u_1\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}\right)^2}{\frac{2\delta_1^2\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}}}_{\gamma} + \underbrace{\frac{\frac{u_1^2\delta_2^2 + u_2^2\delta_1^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2} - \left(\frac{u_2\delta_1^2 + u_1\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}\right)^2}{\frac{2\delta_1^2\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}}}_{\lambda}
\end{aligned}$$

设 λ 如上所示，则 $\beta = \gamma + \lambda$ ，其中 γ 为一个 $N \sim (u, \delta^2)$ 的正态分布， λ 为一个常数值。继续简化 λ ，如下：

$$\begin{aligned}
\lambda &= \frac{\frac{u_1^2\delta_2^2 + u_2^2\delta_1^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2} - \left(\frac{u_2\delta_1^2 + u_1\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}\right)^2}{\frac{2\delta_1^2\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}} \\
&= \frac{(u_1^2\delta_2^2 + u_2^2\delta_1^2)(\delta_1^2 + \delta_2^2) - (u_2\delta_1^2 + u_1\delta_2^2)^2}{2\delta_1^2\delta_2^2(\delta_1^2 + \delta_2^2)} \\
&= \frac{(u_1^2\delta_2^2\delta_1^2 + u_2^2\delta_1^4 + u_2^2\delta_2^2\delta_1^2 + u_1^2\delta_2^4) - (u_2^2\delta_1^4 + 2u_1u_2\delta_1^2\delta_2^2 + u_1^2\delta_2^4)}{2\delta_1^2\delta_2^2(\delta_1^2 + \delta_2^2)} \\
&= \frac{\delta_1^2\delta_2^2(u_1^2 + u_2^2 - 2u_1u_2)}{2\delta_1^2\delta_2^2(\delta_1^2 + \delta_2^2)} \\
&= \frac{(u_1 - u_2)^2}{2(\delta_1^2 + \delta_2^2)}
\end{aligned}$$

得到两个高斯分布相乘的新高斯分布的均值、方差、幅度信息。

$$\begin{aligned}
 f_1(x)f_2(x) &= \frac{1}{2\pi\delta_1\delta_2}e^{-\beta} = \frac{1}{2\pi\delta_1\delta_2}e^{-(\gamma+\lambda)} \\
 &= \frac{1}{2\pi\delta_1\delta_2}e^{-\gamma} \cdot e^{-\lambda} \\
 &= \frac{1}{2\pi\delta_1\delta_2}e^{-\frac{(x-u)^2}{2\delta^2}} \cdot e^{-\frac{(u_1-u_2)^2}{2(\delta_1^2+\delta_2^2)}}
 \end{aligned}$$

$$u = \frac{u_2\delta_1^2 + u_1\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}, \quad \delta^2 = \frac{\delta_1^2\delta_2^2}{\delta_1^2 + \delta_2^2}$$

而新高斯分布进行积分后可以得到光强 I:

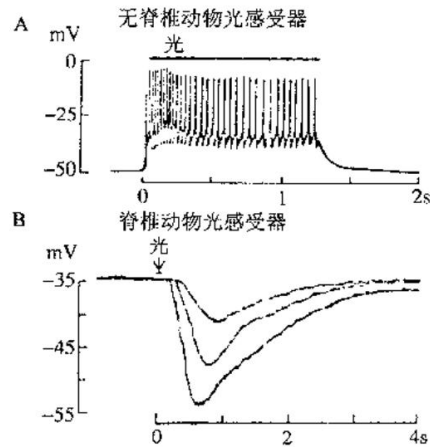
$$I = \frac{A_1 A_2}{\sqrt{2\pi(\delta_1^2 + \delta_2^2)}} e^{-\frac{(\mu_1 - \mu_2)^2}{2(\delta_1^2 + \delta_2^2)}}$$

注意到该积分式的结果中保留了输入的均值和吸收函数的均值的距离差关系。这反映了一个颜色分布式编码的生理事实。假设没有吸收函数，或认为吸收函数是一个常值，并直接对输入进行积分，那么根据概率与统计的知识均值信息，也就是波长信息会丢失。

也就是说，在直观上理解颜色的分布式编码，认为三个通道承载了与通道特性的“相似性”的信息，从而将光的信息维度压缩到三个通道中；在数学上理解则是，三个通道的吸收函数与输入相乘后压缩但间接保留了对于光信息来说最重要的两个参数：光强(幅度)、波长(均值)。

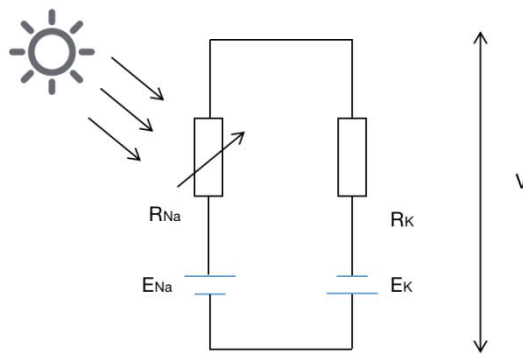
当我们得到了光强 I 后可以将 I 作为光感受器模块的输入，进而得到电输出。

在建模光感受器前我们查阅了大量资料，得知了光电转换的原理：而当特定波长的光照射到视色素上时，视色素吸收光子后分子结构发生变化（被漂白），进而诱发了细胞内的一系列信号通路传导，使得钠离子通道的状态发生变化，从而使膜电阻发生变化。对于非脊椎动物而言，光感受器受到光刺激后会去极化，也就是钠离子通道打开，钠离子内流导致膜电压变正；而脊椎动物的光感受器受到光刺激后发生了超极化，钠离子通道关闭，正电荷内流减小，膜电压变负。



要注意的是，对于脊椎动物而言，此处并不是全或无的动作电位（数字量），而是分级电位（模拟量）。

参考了 Hodgkin – Huxley model 的思想，我们将光感受器建模为以下电路：



其中 E_{Na} 和 E_K 是钠离子和钾离子的平衡电位， R 代表离子通道的电阻，其中钠离子通道电阻的阻值是光的函数。相比于经典的 HH model，我们忽略了 Na-K 泵（电流源）和膜电容的影响，因为没有外界人为的电流输入，也不存在输入电流。该模块的输出即膜电压变化。

先进行 V 和 R_{Na} 的推导：

假设 s 是未漂白的视色素量，视色素的变化关系可以用一阶方程表示。因为在脊椎动物视网膜中未漂白的视色素量和光强成负相关关系，所以 I 前的系数为负数。未漂白的视色素由漂白的视色素转换而来，所以与漂白的视色素量成正相关关系。其中 a 、 b 都是比例系数，代表了光强的作用效率和视色素的转换效率。我们查阅文献得知膜电阻和漂白了的视色素的量成正比，我们将比例系数设置为 k 。

$$\frac{ds}{dt} = -aI + b(1-s)$$

$$R = k(1-s)$$

$$-\frac{1}{k} \frac{dR}{dt} = -aI + \frac{R}{k}$$

联立以上方程组，我们得到电阻的变化关系：

记 $ak = a'$

$$\frac{dR}{dt} = a'I - bR$$

$$R = \frac{a'I}{b} - c \frac{a'I}{b} e^{-bt}$$

当输入光强为一个常数时，输出电压表示为：

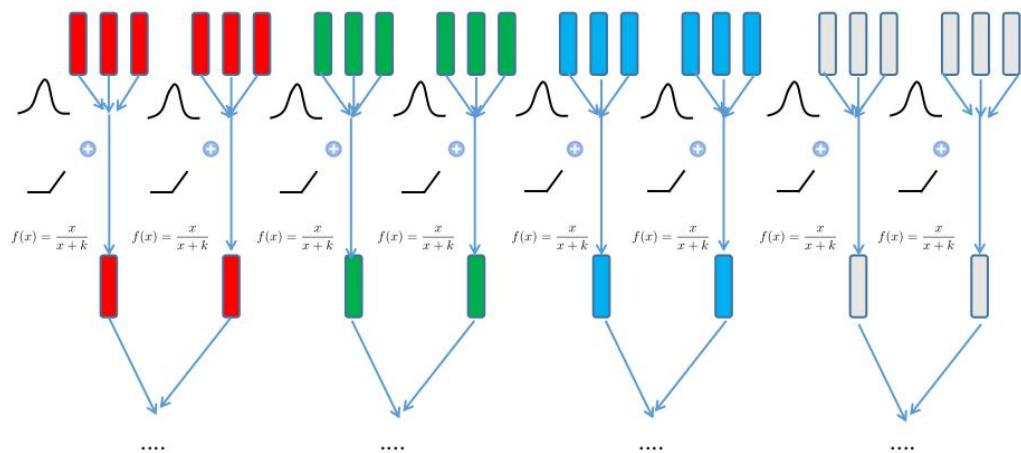
$$V = \frac{R}{R + R_K} E_0$$

$$V = \frac{\frac{a'I}{b}}{\frac{a'I}{b} + R_K} E_0$$

通过此建模我们可能可以解释视觉暂留和人眼的时间分辨率现象。验证在第三部分讲述。

3. 中间层：双极细胞

双极细胞两端连接的是视锥/视杆细胞和神经节细胞，我们依据现在公认的事实先认为其信息传递的方向是单向的（从视锥/视杆细胞到神经节细胞），其很重要的一个作用是汇聚(converge)信号。资料表明，人眼视网膜中视杆细胞 12000 万、视锥细胞 600 万、节细胞 100 万，说明信号传输通路中有着大量的汇聚。

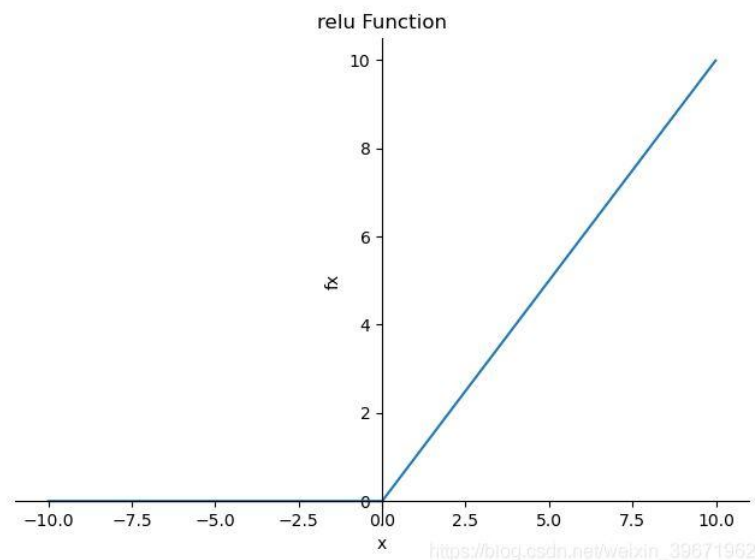


为了体现这种汇聚，我们所做的操作是对上级某个特定区域内的输入进行加和池化。这样必定会造成信息的损失，但由于人本身具有大量的视细胞，分辨率有所损失后总体分辨率也还是很高的。只是在仿真的时候这种失真比较明显。

而双极细胞的其他性质有：

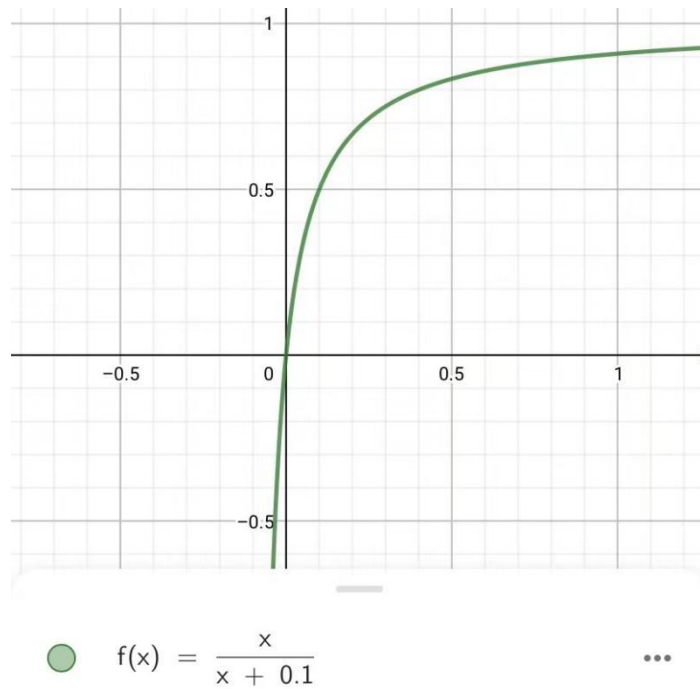
1) 存在光敏度/光阈，即刺激没达到一定程度时不会将信号传递下去。

于是我们加了一个 ReLu 函数，但是不是标准 ReLu，是会根据阈值左右平移的 Relu



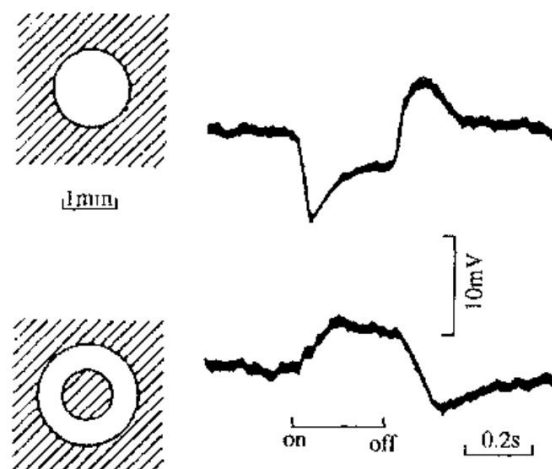
又考虑到接受的信号不能无穷大，有上限，于是我们又加了一个非线性函数。当 $x \ll k$ 时是近乎线性关系的，只有当 x 足够大的时候才会受到限制。

$$f(x) = \frac{x}{x + k}$$

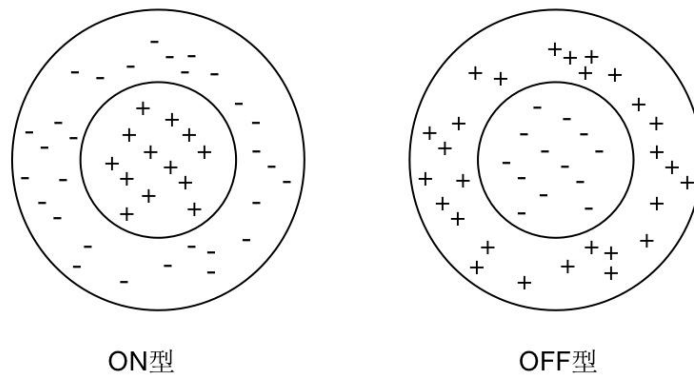


2) 存在感受野，其感受野几乎无例外地均呈中心-周围相拮抗的同心圆式构型，由感受野的反应性质分为两种类型，一种对细胞感受野中心的光照呈超极化反应，称为超极化或撤光-中心双极细胞（OFF 型）；另一种则呈去极化反应，谓之去极化或给光-中心双极细胞（ON 型）。

以 OFF 细胞为例，给光电的时候呈超极化，给光环的时候成去极化。由此我们认为，上级视锥/视杆细胞对双极细胞的输入的权重是不一样的，是存在正负的，是有抑制和兴奋作用的。



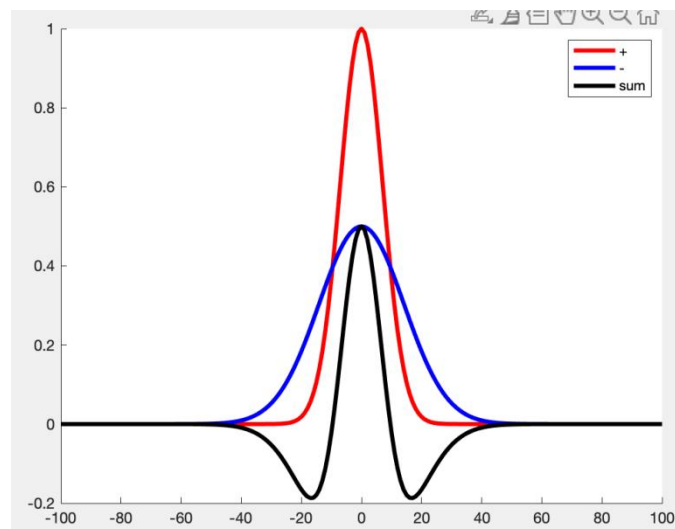
整体的兴奋和抑制综合出的反应特性如下图所示

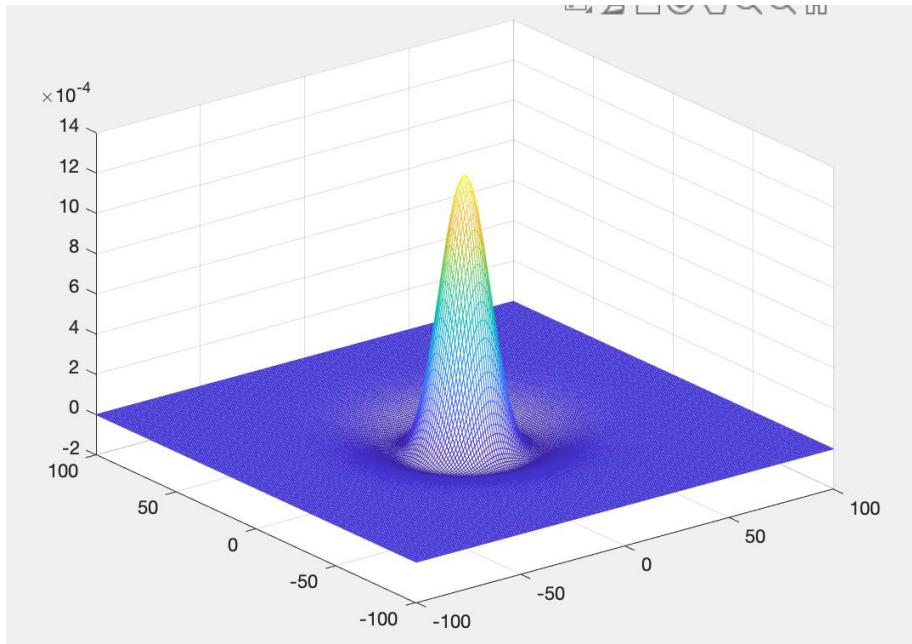


考虑到实际的生理结构，以 On 型为例，我们认为不可能是中心的光感受器对该个双极细胞的作用都是兴奋性的，而周围的都是抑制性的。而应该是两者兼存，在某个区域兴奋性输入的作用大于抑制性输入，而另一个区域抑制性输入占优。

于是我们又联想到了高斯函数，可以认为兴奋性和抑制性作用都服从高斯分布，但两种分布相减后得到的就是感受野模型。

其中一个幅度大方差小，另一个幅度小方差大。



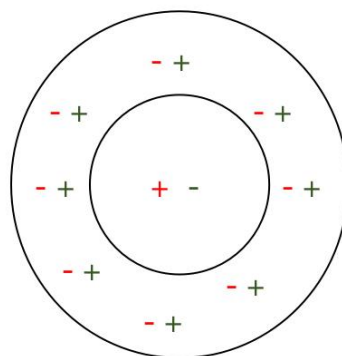


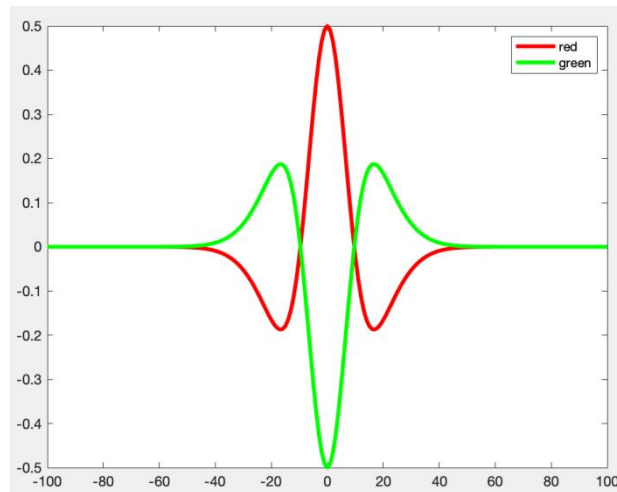
所以双极细胞连接的光感受器的突触的权重是其空间分布双高斯函数的采样值。

$$f(x, y) = A_1 e^{-\frac{x^2+y^2}{\sigma_1^2}} - A_2 e^{-\frac{x^2+y^2}{\sigma_2^2}}$$

3) 有亮度拮抗型也有颜色拮抗型。在鲤鱼视网膜中发现一种有红绿拮抗的双极细胞，即中心区对红光呈去极化。对绿光呈超极化，周围区对红光呈超极化，对绿光呈去极化。这种拮抗的感受野可能是视通路中更高级神经元类似特性的基础。我们认为该种细胞连接了不同类型的光感受器。

综上的亮度拮抗和颜色拮抗的特性产生的效果将在后面进行验证。





4. 输出层：神经节细胞

到神经节细胞时不再是分级电位，而是用动作电位的频率编码信息。其感受野的性质更加显著。但由于其汇聚性过强，过往对其生理连接结构的文献并不多，难以找到说明连接结构对放电频率的行为特性的关联，故不再仿真。

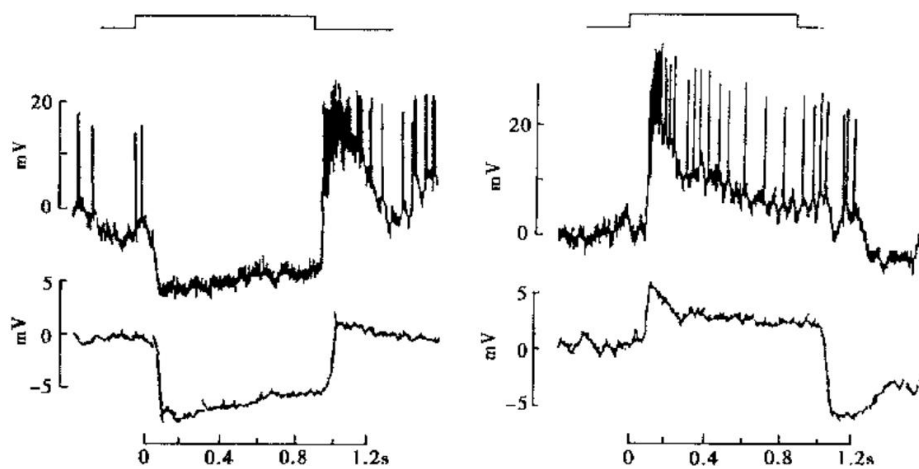
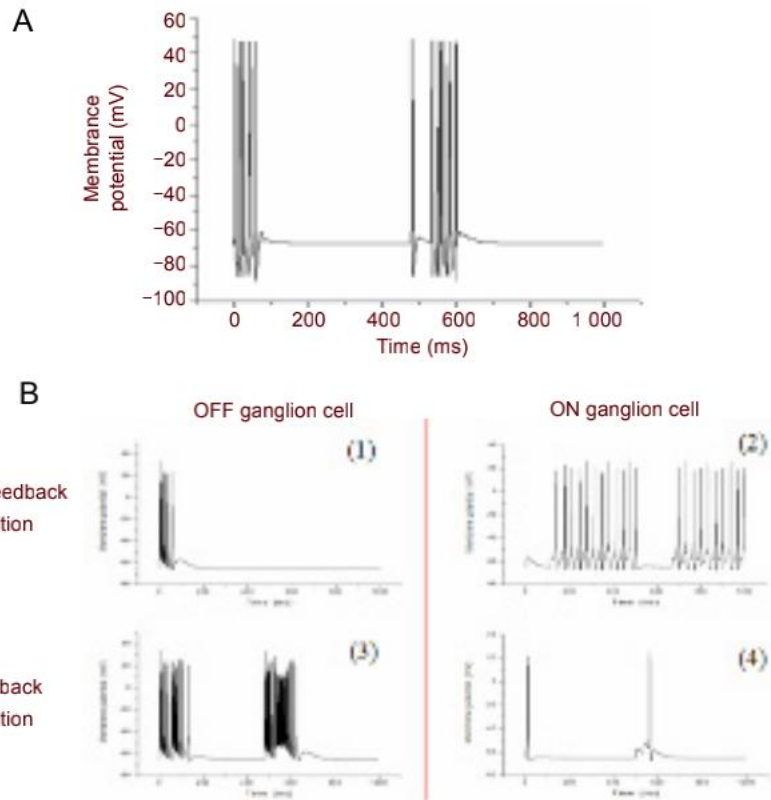


图 17-21 整视网膜神经节细胞对光反应的胞内记录
上迹为 OFF-中心神经节细胞；下迹为 OFF-中心双极细胞，作为对照。左为对光点的反应，右为对光环的反应。图上方方波为光刺激信号（引自 Marchiafava et al. Proc Roy Soc, B.,1980）

但我们找到了神经节细胞 HH model 的参数，也找到了对其进行放电仿真的文章。

Ionic Current	$\alpha(V)$ and $\beta(V)$ rates	Reference
$I_{Kv} = g_{Kv} n^4 (V - E_K)$	$\alpha = \frac{-0.02(V + 40)}{(e^{-(V+40)/10} - 1)}$ $\beta = 0.4e^{-(V+50)/80}$	[25]
$I_{KC a} = g_{KC a} m (V - E_K)$	$m = \frac{[Ca^{+2}]_i}{[Ca^{+2}]_i + 1}$	[25]
$I_{Na} = g_{Kv} m^3 h (V - E_{Na})$	$\alpha_m = \frac{-0.6(V + 30)}{(e^{-(V+30)/10} - 1)}$ $\beta_m = 20e^{-(V+55)/18}$ $\alpha_h = 0.4e^{-(V+50)/20}$ $\beta_h = \frac{6}{(1 + e^{-(V+20)})}$	[25]
$I_{Ca} = g_{Ca} m^3 (V - E_{Ca})$	$\alpha = \frac{-0.3(V + 13)}{e^{-(V+13)/10} - 1}$ $\beta = 10e^{-(V+38)/18}$	[25]
$I_A = g_A m^3 h (V - E_K)$	$\alpha_m = \frac{-0.006(V + 90)}{(e^{-(V+13)/10} - 1)}$ $\beta_m = 0.1e^{-(V+30)/10}$ $\alpha_h = 0.04e^{-(V+70)/20}$ $\beta_h = \frac{0.6}{(1 + e^{-(V+40)})}$	[25]

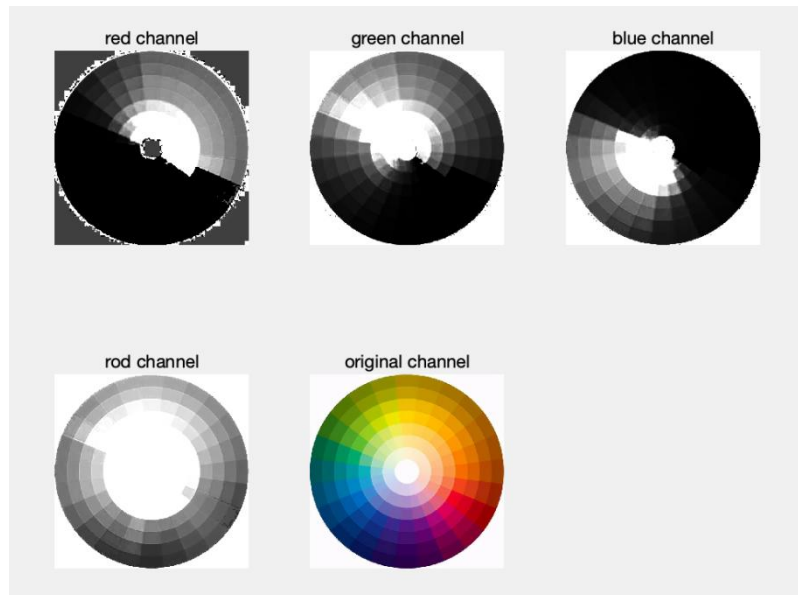


频率编码已经涉及到了更大的话题,换句话说神经节产生的动作电位是给大脑皮层理解的,而解码皮层的放电已经超出了本项目的范畴,故不再继续深入。

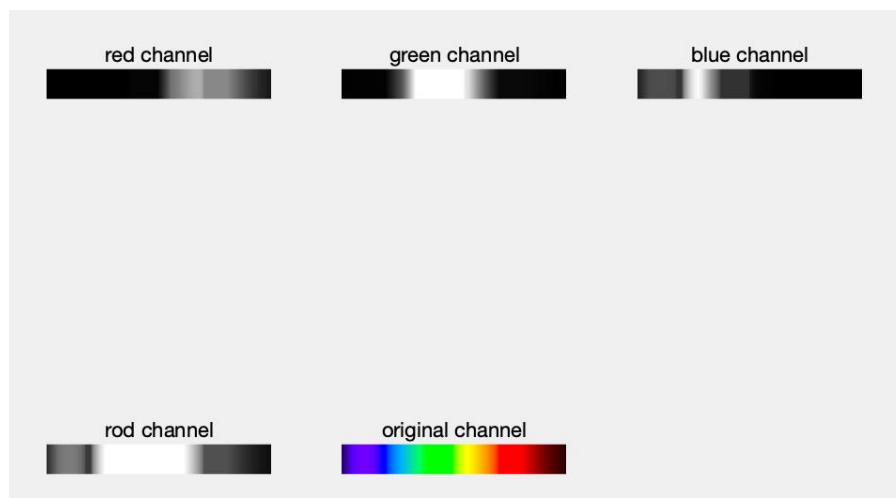
三、验证

1、光感受器光转电

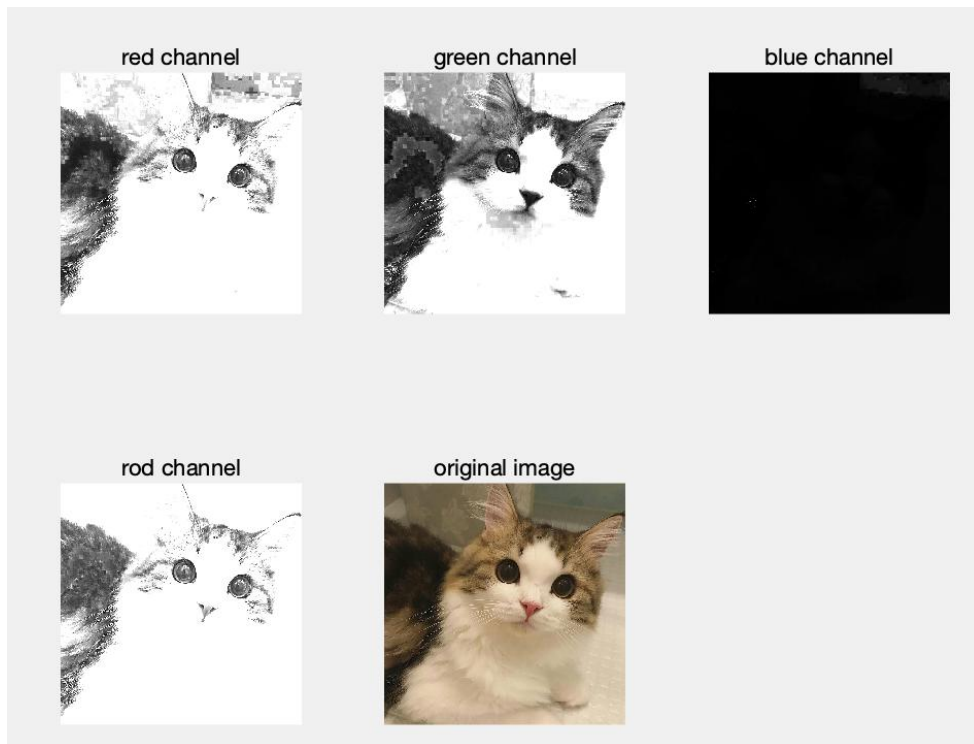
输入一张色环图进行验证，输出的灰度图代表了每个通道的电流大小。可以发现每个通道都有吸收选择性。



用光谱图验证



输入一张整体色调偏黄的猫猫图



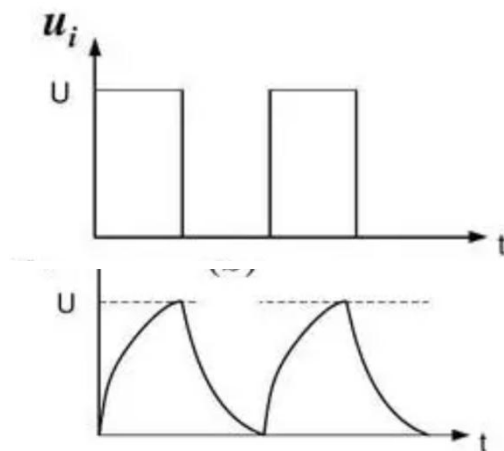
输入一张整体色调偏蓝的猫猫图



验证后我们认为是基本能反映吸收情况的。

2、光感受器电路模型解释视觉暂留、人眼的时间分辨率及适应现象

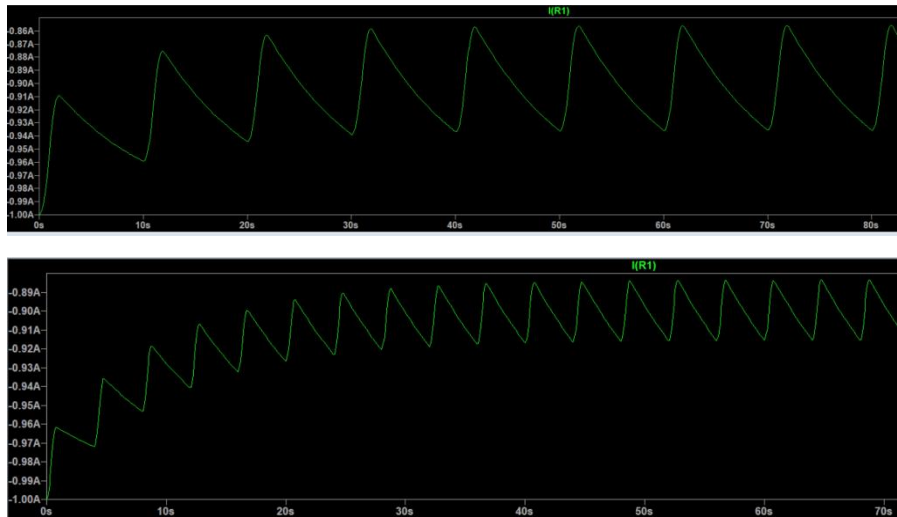
视觉暂留现象指的是：需经过一段短暂的时间，光的作用结束后，视觉形象并不立即消失，这种残留的视觉称“后像”。

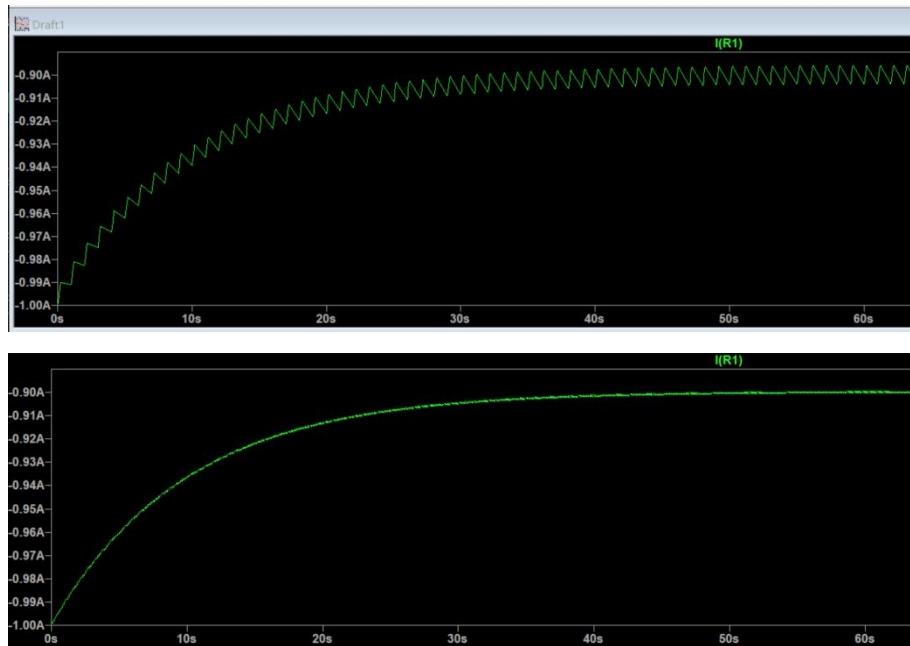


生活的经验告诉我们，当长时间直视太阳光后闭眼，会留下绿色的余晖，这可能是因为绿色视锥细胞的吸收率更强，也有可能是时间常数较大，导致恢复到静息状态需要更长的时间。

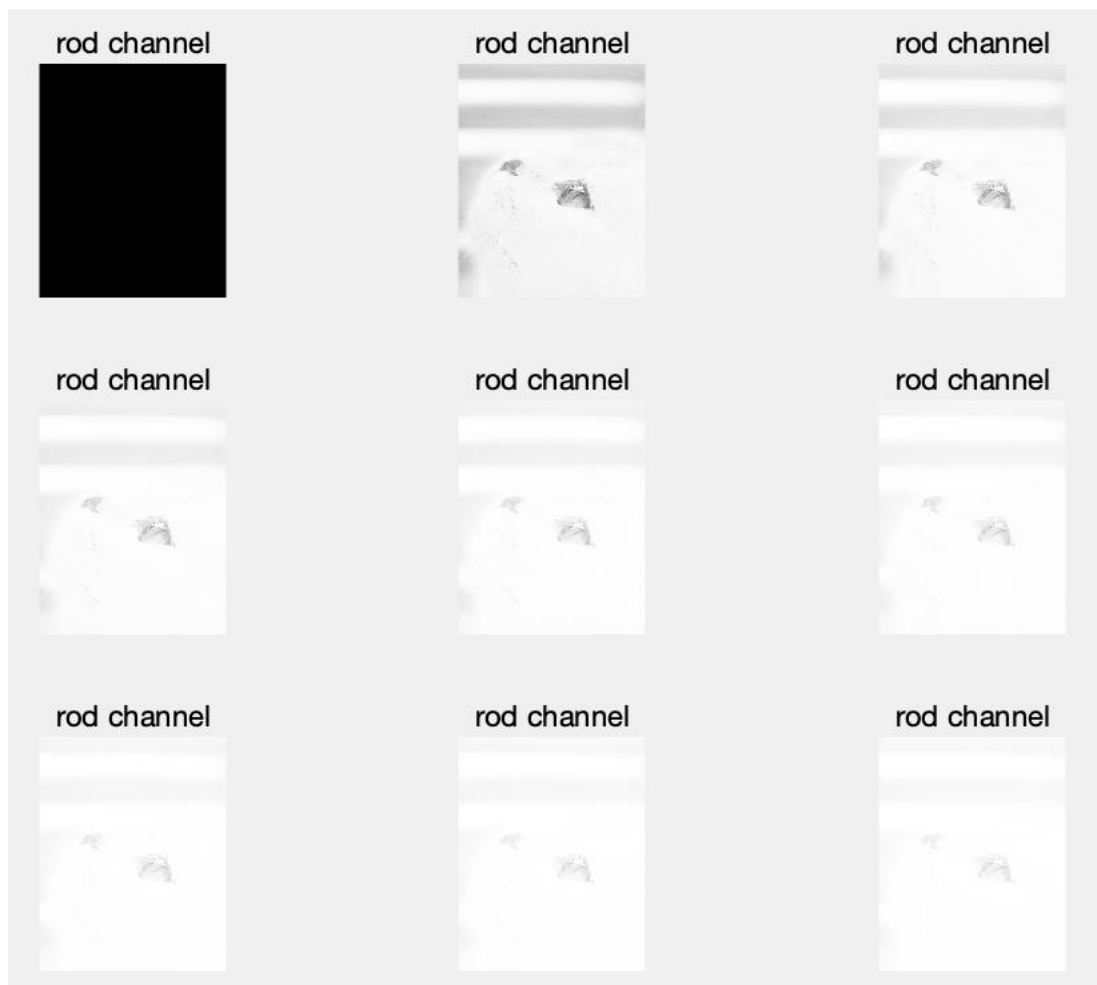
而一个也很常见的常识是：人眼是有帧率的。人眼舒适放松时可视帧数是每秒 24 帧，集中精神时不超过 30 帧。所以只要电子设备屏幕的刷新率超过人眼的时间分辨率就可以实现连贯的感觉。

我们通过给予不同频率的方波信号模拟刷新率，解释了这一现象。当刷新率快到一定程度的时候就和一直保持发光很相似了。

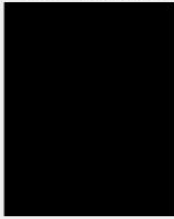




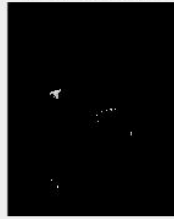
另外当人眼所处环境的光突然从暗到亮时，会有一个缓冲过程。把相对小的 Δt 时刻的感光打印出来可以观察到这种适应现象。



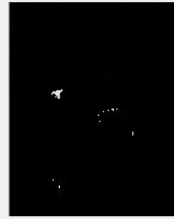
red channel



red channel



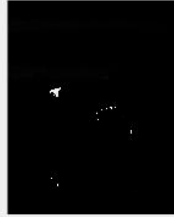
red channel



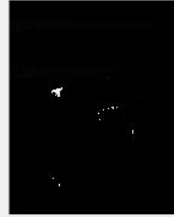
red channel



red channel



red channel



red channel



red channel



red channel



blue channel



blue channel



blue channel



blue channel

blue channel

blue channel

blue channel

blue channel

blue channel



3、双极细胞输出层成像

原图:



输出 1: 可以看出对颜色的感知能力有所下降（之前能分辨的颜色混成了一块）；对明暗的感受可以看出明显的高斯分布



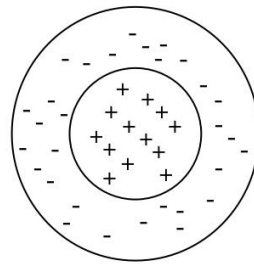
输出 2: 增加 converge 程度,分辨率变低,但对光的感知程度有所增加。



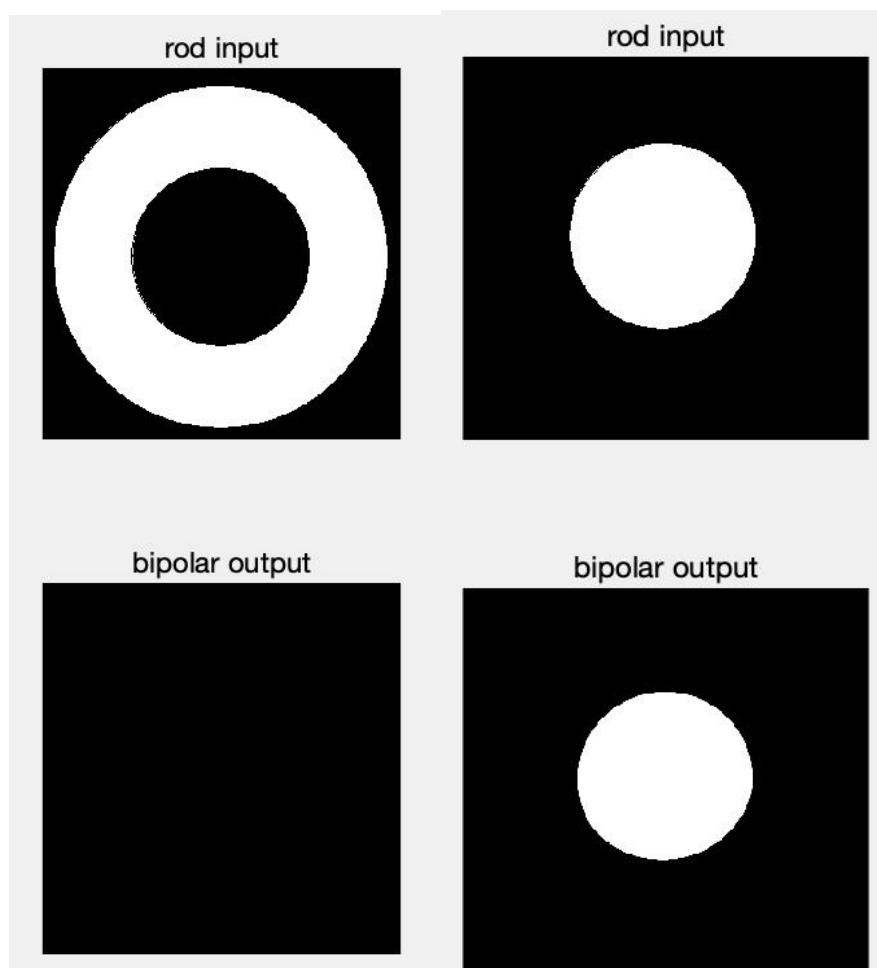
4、双极细胞感受野讨论

亮度感受野:

以 On 型为例，分别输入光环和光点

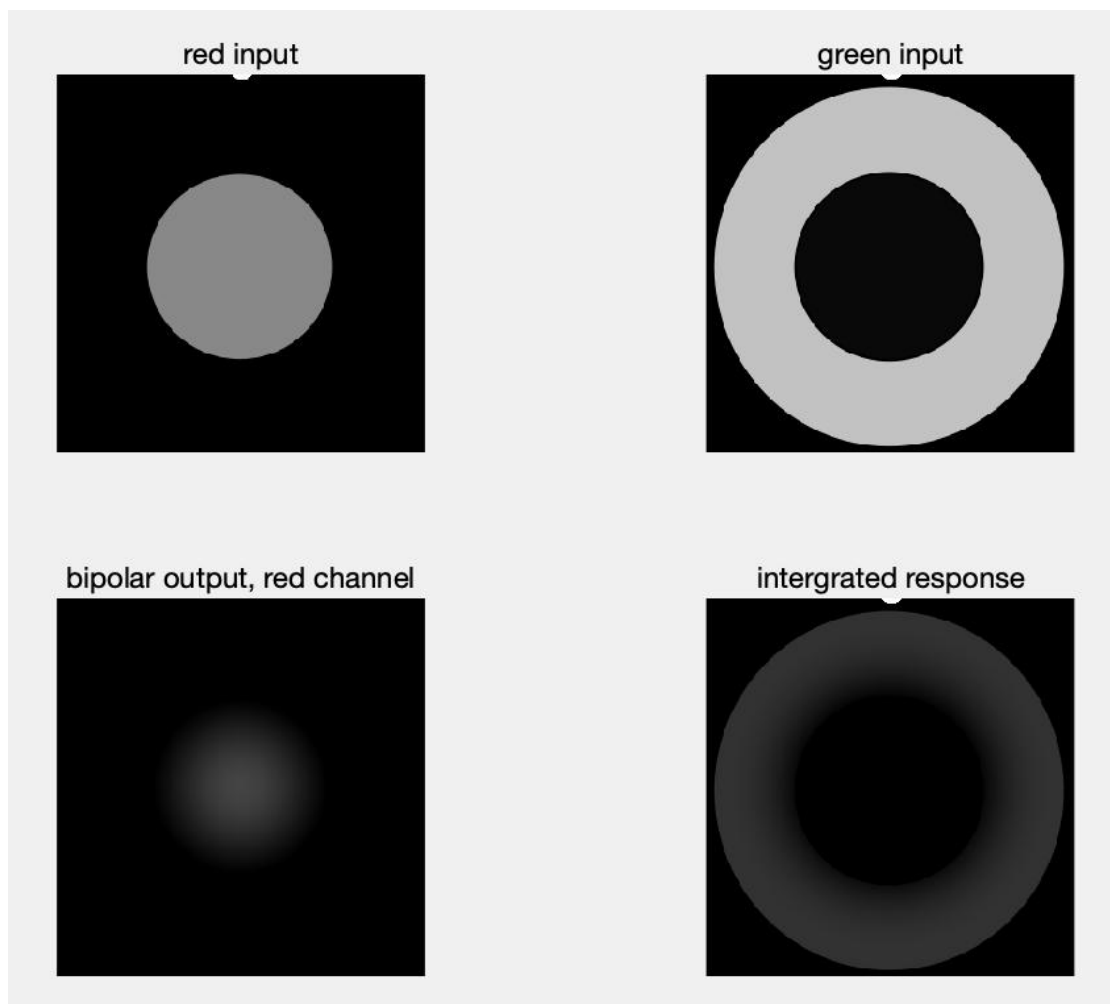
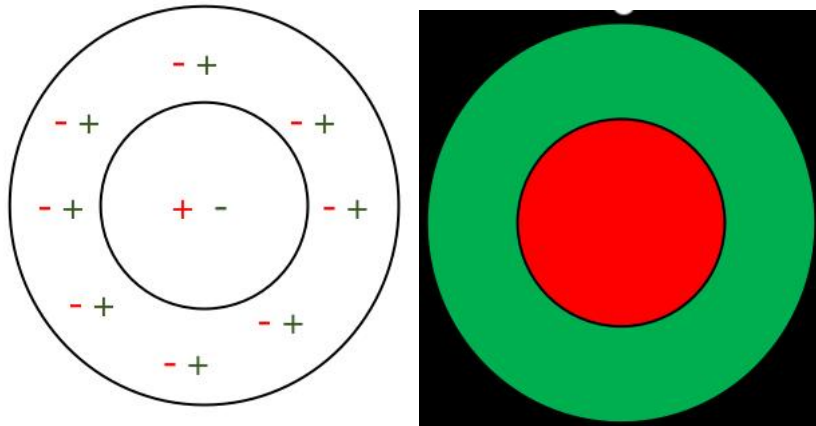


ON型

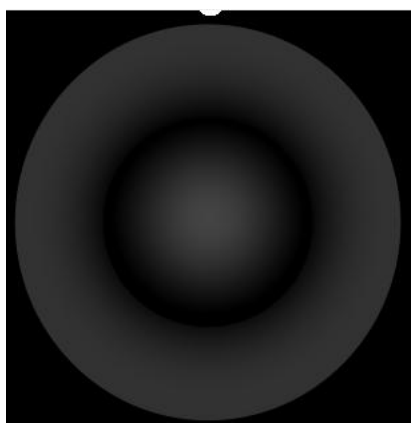


经过平均池化后的输出值分别为 0、16.9；说明该种细胞在光点的刺激下才会产生反应。

颜色感受野:

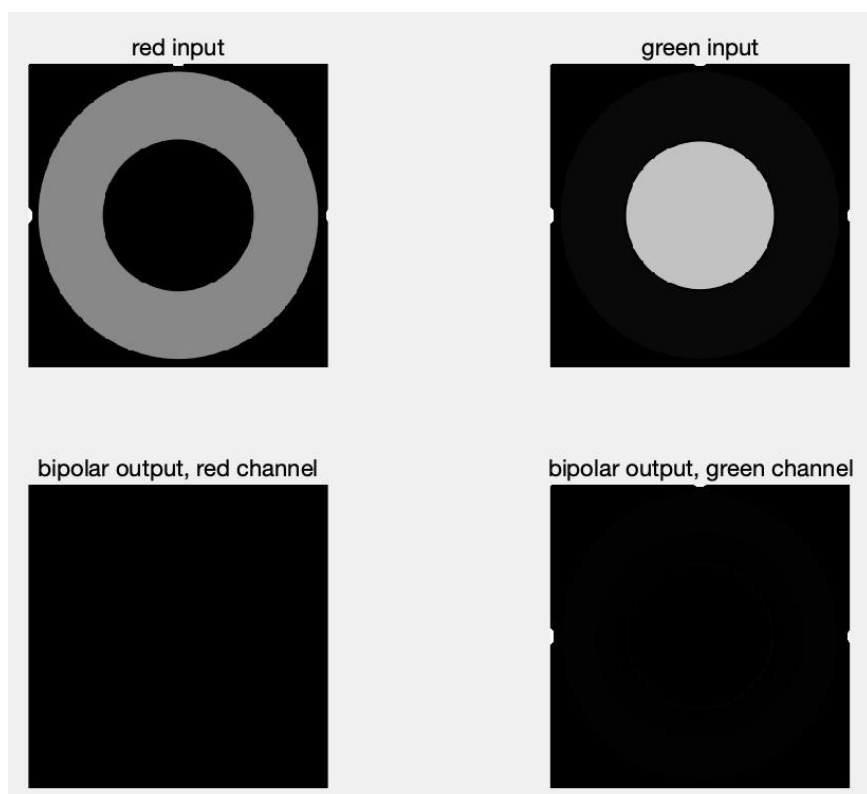
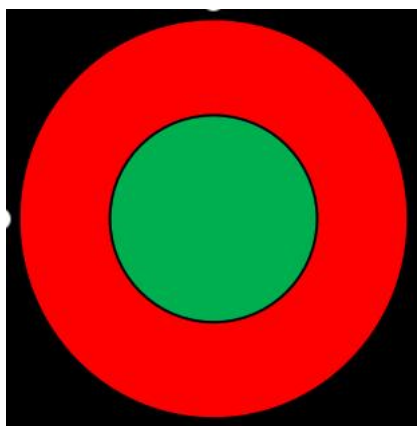


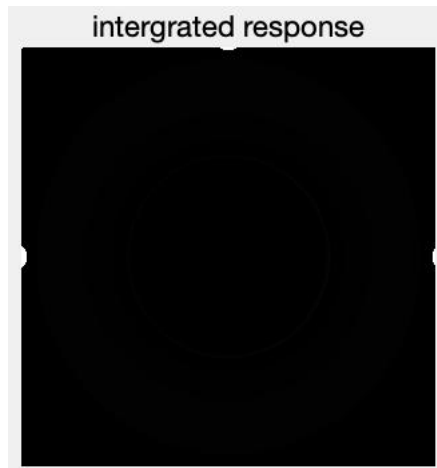
总反应:



可以看出当红绿以这种方式出现时该双极细胞的反应会变强。

而当内绿外红出现时，不会引起反应。





只有红色中心时的池化值为 0.0198, 而有绿色环时的池化值为 0.1171, 提高了十余倍。综上所述认为该种双极细胞对颜色拮抗有特殊编码作用。

四、讨论

该项目通过查阅大量的生理文献资料, 并结合生活常识归纳了不同的视觉特性, 依据真实的生理结构构建出一套垂直通路的视网膜系统, 实现了从光到电的转换。在每一层子系统中都根据其自身特性, 提出了高斯分布编码、电路模型、计算模型等模型, 并用模型验证并解释了一些现象以佐证模型的有效性。

该模型提出的系统是一个解释性的系统, 能很好地解释视网膜的某些功能特性; 而在应用层面, 也有可能对人工视觉假体、人工神经网络的构建提供启发。

事实上该系统揭示了一个信号传输过程中压缩解压的过程, 光信息由细胞类型和电信号的幅度编码, 到系统的最后一层时变为由电信号的频率编码, 这事实上是信号在不同的空间里投射转换的过程。而视网膜又可以视为视觉系统的一个子系统, 越往后进行的处理越复杂, 信号通路的工作机制越精巧。

最后做一个矫情的感想: 人们都说“Everything ends up with philosophy”。在做这个作业时越深入思考越觉得可怕, 人的看到的世界不是真实的世界, 但真实的世界到了大脑以后永远是失真的, 是投射到了另一个表征空间的, 是属于人们自己的世界。视觉是, 听觉是, 认知也是。我们用自己所看到的主观世界去推测着客观世界的模样, 同样我们也用大自然赋予我们的这套主观规则与用着同一套体系的彼此沟通着, 并创造着这个客观世界。

五、致谢

感谢几位老师感谢助教感谢小杨小黄小张小苗感谢 MATLAB 感谢 LTspice 感谢戴尔感

谢华硕感谢苹果感谢眼睛有视网膜感谢生理教材感谢知网感谢万方感谢 Web of Science 感谢医学楼感谢新水的黑板感谢四教感谢地球有时差感谢腾讯会议感谢概率统计感谢电子电路与系统基础感谢数字图像处理感谢深度学习导论感谢建模大作业

开源源码:

<https://github.com/ThingamabOb/Grey-Box-Model-of-Signal-Path-Base-on-Vertebrate-Retina-Physiological-properties>

参考资料:

- [1]左明雪. 人体及动物生理学[M]. 第4版. 高等教育出版社, 2015.
- [2]金天明. 动物生理学[M]. 第2版. 清华大学出版社, 2018.
- [3]牛希娴 童善保等. 视网膜建模的研究进展[J]. 生物医学工程学杂志, 2008, 25(4).
- [4]张召峰. 视网膜网络数值模拟及分析[D]. 华南理工大学, 2010.
- [5]孙庆伟. 人体生理学[M]. 第2版. 中国医药科技出版社, 2009.
- [6]Hoon M, Okawa H, Santana L D, et al. Functional Architecture of the Retina: Development and Disease[J]. Prog Retin Eye Res, 2014(42).
- [7]Kandel E. Principles of Neural Science[M]. sixth edition. McGraw-Hill Education, 2021.
- [8]Gerstner W, Kistler W M. Neuronal Dynamics[M]. first edition. Cambridge University Press, 2014.
- [9]蔡超峰. 视网膜神经节细胞放电活动非线性分析及模型研究[D]. 上海交通大学, 2009.
- [10]Maturana M I, Kameneva T, Burkitt A N. The effect of morphology upon electrophysiological responses of retinal ganglion cells: simulation result[J]. Journal of Computational Neuroscience, 2013.
- [11]Wang L, Liu S, Ou S. Numerical simulation of neuronal spike patterns in a retinal network model[J]. NEURAL REGENERATION RESEARCH, 2011, 6(16):1254-1260.
- [12]Sisak S, Banin E, Blumenthal E Z. A two-compartment model of the human retina[J]. Medical Hypotheses, 2004(62):808-816.
- [13]Yang S, Wang J, Deng B. Digital Implementation of the Retinal Spiking Neural Network under Light Stimulation[C]. //9th International IEEE EMBS Conference on Neural Engineering, San Francisco, CA, USA,; 9th International IEEE EMBS Conference on Neural Engineering,

2019.

[14]余肇飞, 刘健, 贾杉杉, 等. 迈向下一代视网膜神经假体——基于脉冲的视觉计算方法[J]. elsevier, 2020.

[15]Publio R, Oliveira R F, Roque A C. A Computational Study on the Role of Gap Junctions and Rod Ih Conductance in the Enhancement of the Dynamic Range of the Retina[J]. plos one, 2009, 4(9).

[16]Eshraghian J K, Cho K, Baek S, et al. Biological Modeling of Vertebrate Retina: Rod Cell to Bipolar Cell[J].

[17]USUI S, ISHIIHAIL A, KAMIYAMA Y, et al. Ionic Current Model of Bipolar Cells in the Lower Vertebrate Retina[J]. pergamon, 1996.

[18]白净等. 生理系统仿真建模[M]. 第 1 版. 北京理工大学出版社, 2003.

[19]管旭东. 视网膜仿真模型及其感知效能分析[D]. 复旦大学, 2010.

[20]BOWMAKER J K. MICROSPECTROPHOTOMETRY OF VERTEBRATE PHOTORECEPTORS[J]. Vision , 1984, 24(11):1641-1650.

[21]https://en.wikipedia.org/wiki/Hodgkin%E2%80%93Huxley_model

[22]<https://zhuanlan.zhihu.com/p/77628363>

[23]<https://blog.csdn.net/chaosir1991/article/details/106910668>