Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Esta tesis doctoral contiene un índice que enlaza a cada uno de los capítulos de la misma.
Existen asimismo botones de retorno al índice al principio y final de cada uno de los capítulos.

Ir directamente al índice

Para una correcta visualización del texto es necesaria la versión de Adobe Acrobat Reader 7.0 o posteriores

Aquesta tesi doctoral conté un índex que enllaça a cadascun dels capítols. Existeixen així mateix botons de retorn a l'index al principi i final de cadascun deis capítols .

Anar directament a l'index

Per a una correcta visualització del text és necessària la versió d' Adobe Acrobat Reader 7.0 o posteriors.

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

644

Teorías para la inhibición lateral en la retina basadas en autocorrelación, curtosis y aspereza local de las imágenes naturales

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Presentada por Rosario M. Balboa Carratalá

y dirigida por
Dr. Norberto M. Grzywacz
Dr. Joaquín De Juan Herrero

para acceder al grado de Doctora en Informática

Departamento de Lenguajes y Sistemas Informáticos
Universidad de Alicante
25 de junio de 1997

UNIVERSITAT D'ALACANT ARXIU ARCHIVO UNIVERSIDAD DE ALICANTE

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

UNIVERSITAT D'ALACANT
UNIVERSIDAD DE ALICANTE
DEPARTAMENT DE LLENGUATGES I SISTEMES INFORMÀTICS
DEPARTAMENTO DE LENGUAJES Y SISTEMAS INFORMÁTICOS

Ap. correus 99 -:- E-03080 - ALACANT -:- Telf.: (96) 5903772 -:- Fax: (96) 5909326

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

José M. Oncina Carratalá, Catedrático de Lenguajes y Sistemas Informáticos de la Universidad de Alicante, en calidad de TUTOR y de acuerdo con lo establecido en el Real Decreto 185 1985 de 23 de enero, (BOE N. 41 de 16 de febrero de 1995)

RATIFICA:

la presentación de la Tesis Doctora titulada: "Teorías para la inhibición lateral en la retina basadas en autocorrelación, curtosis y aspereza local de las imágenes naturales" que Dña. Rosario M. Balboa Carratalá ha realizado bajo la dirección de los doctores Norberto M. Grzywacz y Joaquín De Juan Herrero.

Para que así conste, expide y firma la presente en:

Alicante, 25 de junio de 1997,

el tutor:

José M. Oncina Carratalá

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Norberto M. Grzywacz, *Senior Scientist* del Smith-Kettlewell Eye Research Institute de San Francisco (USA) y Joaquín de Juan Herrero, Catedrático de Biología Celular de la Universidad de Alicante,

CERTIFICAN:

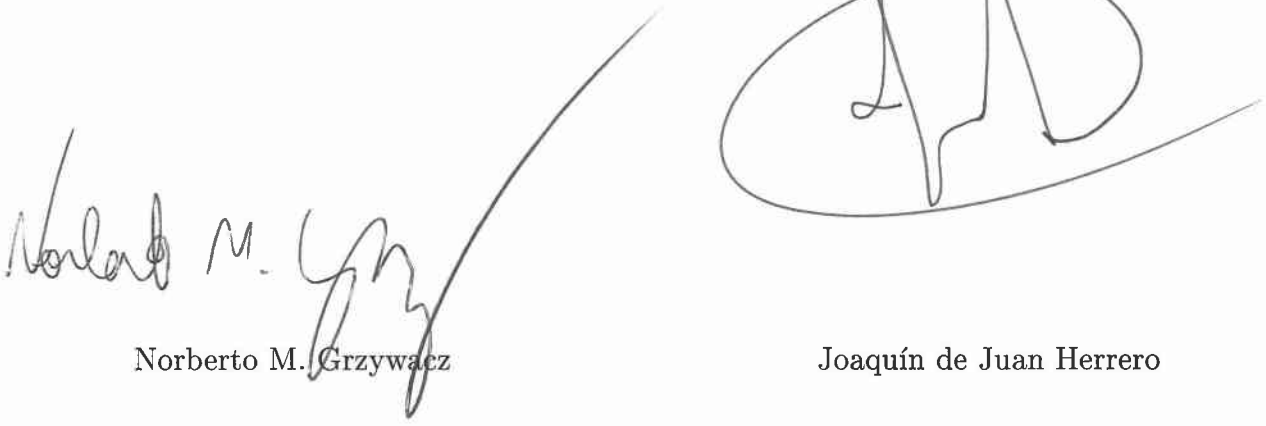
que Dña. Rosario M. Balboa Carratalá, ha realizado bajo nuestra dirección la Tesis Doctoral titulada: "Teorías para la inhibición lateral en la retina basadas en autocorrelación, curtosis y aspereza local de las imágenes naturales".

Este trabajo de investigación, que presenta para optar al grado de Doctora en Informática, ha sido realizado desde enero de 1995 hasta junio de 1997 bajo la dirección técnica del Dpto. de Histología y del Dpto. de Lenguajes y Sistemas Informáticos de la Universidad de Alicante y del Smith-Kettlewell Eye Research Institute de San Francisco (USA). Hallándose concluida y reuniendo las condiciones de originalidad y rigor científico requeridos, autorizamos su presentación con el fin que pueda ser defendida y leída ante la Comisión Evaluadora correspondiente.

Para que así conste, expiden y firman el presente certificado en:

Alicante, 25 de junio de 1997,

los directores:



Norberto M. Grzywacz

Joaquín de Juan Herrero

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Agradecimientos

Esta es la única página, junto con la dedicatoria, que puedo decir que es totalmente propia. En ninguna de ellas, consigo expresar mi amor y agradecimiento.

Mi más profundo y sincero agradecimiento a mis excepcionales directores, Norberto M. Grzywacz y Joaquín de Juan Herrero. Con ellos he contraído una deuda muy difícil de pagar. Me han enseñado de tantas cosas ... del mundo, de la vida, de la Biología, de la Ciencia, del hombre ... Es para mí imposible recordar todas ellas. Su apoyo, seguridad y confianza han sido en muchas ocasiones la única fuerza que me ha impulsado a seguir adelante.

No tengo palabras para expresar mi agradecimiento a mi marido, Juan Antonio Quiles Maciá, por su apoyo, su paciencia, su amor, su generosidad y por soportar ese punto ígneo de mi carácter. Tampoco puedo olvidar a mi hijo, Juan Antonio Quiles Balboa, por la alegría y la frescura con la que ha llevado todas las horas de juegos y cariño que la elaboración de este trabajo nos han quitado a ambos.

Agradezco muchísimo las "suplencias" de mi madre Rosario Carratalá Lledó, y de mi suegra, Juanita Maciá García, por el cariño y el amor con el que cuidaron a mi hijo cuando yo no pude atenderle. Mi cariño y agradecimiento a mi padre, Francisco Balboa López, luchador incansable, que me ha transmitido mucho apoyo y confianza. También a mi suegro, Antonio Quiles Pastor, que no entiende los líos en los que me meto, pero que siempre me ha respetado y querido.

Agradezco el cariño, el apoyo, la amistad, las cómplices risas, las caminatas por la playa, las lágrimas y las frustraciones que he compartido con Pilar Alarcón Soria, mi amiga y la hermana que no he tenido.

A todos los integrantes del Departamento de Lenguajes y Sistemas Informáticos de la Universidad de Alicante, en especial a José M. Oncina Carratalá, por ayudarme con los problemas que he planteado, y a Maria Luisa Micó Andrés y Antonio Ferrández Rodríguez, por su acogida en la asignatura de TAD, por su compresión y por perdonar las innumerables "meteduras de pata" que he tenido en estos dos años en la asignatura.

A Jesús Peral Cortés, Miguel Angel Varó Giner, Emilio Corbí Bellot, José Verdú Más, M. Ángeles Valdés Muñoz, Jaume Aragonés Ferrero, Ramón Ñeco García, Armando Suárez Cueto, Pedro Pernias Peco, Manuel Palomar Sanz, Manuel Marco Such y Pedro Pastor Seva, porque en algún punto, han tenido que soportar mis problemas, mis preguntas, mis ideas o mi docencia (que es peor).

Y por último, a todos los alumnos de estos dos años en la asignatura de TAD, que me han enseñado mucho más de lo que yo les he enseñado a ellos.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

A mi hijo.

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Resumen

El sistema visual está adaptado para extraer el máximo de información útil de la energía luminosa. Algunos investigadores en visión han utilizado ideas relacionadas con la teoría de información como base para estudiar la computación neural en la retina. Estas ideas requieren comprender cuál es la estructura estadística de los mensajes de entrada al sistema visual y para ello, se estudian las regularidades de las escenas naturales. A partir de estas regularidades, se ha estudiado el papel de la inhibición lateral producida por las células horizontales de la retina.

Las cuatro teorías para la inhibición lateral que existen en la literatura, basadas en la teoría de información, enfatizan distintas limitaciones neurales críticas que determinan cuáles son las propiedades del entorno que utiliza el sistema visual. En su teoría, Srinivasan *et al.* (1982) proponen que la limitación neural la impone el rango reducido de la respuesta de las interneuronas, como las células bipolares y las células ganglionares. Esta teoría postula que la inhibición lateral subsana esta limitación comprimiendo el rango de la señal de salida de los fotorreceptores. Esta compresión utiliza los métodos estadísticos de codificación predictiva (Papoulis, 1965). En vez de la compresión de la amplitud de las señales, Atick y Redlich (1992) proponen que la codificación que realiza la retina trata de simplificar el procesamiento de los niveles superiores del sistema visual, independizando las respuestas de interneuronas vecinas. Plantean que el papel de la inhibición lateral es decorrelar al máximo estas respuestas. Por otro lado, McCarthy y Owen (1997) proponen que la limitación neural crítica la impone el ruido en las respuestas de los fotorreceptores debida a la naturaleza cuántica de la absorción de fotones. Esta teoría intenta maximizar la razón señal/ruido de la salida de los fotorreceptores. Finalmente, Field (1994) considera que la limitación crítica no está en los fotorreceptores sino que la impone el número limitado de interneuronas intercaladas entre los fotorreceptores y la salida de la retina. Propone maximizar la curtosis en la distribución de salidas de los fotorreceptores, de forma que la señal enviada a los niveles superiores de la vía visual es sólamente la información no esperada.

Desde un punto de vista experimental se ha visto que la extensión espacial de la inhibición lateral varía con la iluminación (Dowling, 1987). A iluminaciones muy bajas, esta extensión sube a medida que aumenta la luz, hasta llegar a una estabilización a iluminaciones intermedias, cayendo a continuación, (Xin *et al.*, 1994; Jamieson *et al.*, 1994). En este sentido debemos señalar que los datos biológicos son más recientes que algunas de las teorías que intentan explicar el papel de la inhibición lateral.

En la presente memoria de investigación, se presentan primero los resultados de una comparación entre estos datos biológicos y las predicciones de las cuatro

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

teorías en la literatura. Para este fin, se han realizado, en primer lugar, diferentes medidas estadísticas para estudiar las regularidades de las escenas naturales. Así, se obtuvo el *power spectrum*, el contraste y se analizó la isotropía en imágenes acuáticas y aéreas, obtenidas de la *World Wide Web*. Los resultados obtenidos muestran que no existen diferencias en la forma del *power spectrum* de imágenes acuáticas y aéreas. Tampoco se observó tendencia anisotrópica grande en las imágenes estudiadas. Por el contrario, el análisis del contraste de las imágenes mostró diferencias pequeñas pero significativas entre las imágenes de agua y de aire. A partir de estos datos para imágenes naturales, se analizaron las teorías anteriores, realizando la programación de cada una de ellas bajo Matlab (MathWorks, Natick, MA). Los resultados matemáticos y las simulaciones mostraron que ninguna de las teorías podía explicar los resultados experimentales obtenidos por Xin *et al.*, (1994) y Jamieson *et al.*, (1994). Este resultado es muy importante, ya que la literatura de retina está repleta de referencias a estas teorías.

Nuestro trabajo con las teorías existentes en la literatura demuestra que son inconsistentes con los datos experimentales de la Biología. En esta memoria de investigación se presenta una nueva teoría que se adapta cualitativamente a los datos obtenidos por Xin *et al.*, (1994) y Jamieson *et al.*, (1994). Al igual que la teoría de Srinivasan *et al.*, (1982), la nueva teoría postula que la función de la inhibición lateral es comprimir el rango de la salida de los fotorreceptores. Pero esta nueva teoría no utiliza la codificación predictiva, sino que se basa en la minimización de dos términos de error, uno debido al ruido causado por la naturaleza cuántica del proceso de absorción de fotones y otro derivado del grado de aspereza local de la imagen. El término aspereza se define en esta memoria como el cuadrado de la razón del gradiente bidimensional de la imagen sobre la iluminación. Lo que este término mide es una aproximación a la probabilidad de que la inhibición lateral este cruzando bordes entre objetos y por tanto, comprimiendo de manera incorrecta el rango de salida del fotorreceptor. En la discusión general de esta memoria de investigación se comenta ampliamente la plausibilidad biológica de esta teoría y se sugieren posteriores trabajos para comprobarla.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Índice General

1 Introducción **1**
- 1.1 Neurobiología del sistema visual . . . 3
  - 1.1.1 Óptica del ojo . . . 3
  - 1.1.2 La retina . . . 5
  - 1.1.3 La retina de los vertebrados . . . 5
  - 1.1.4 Inhibición lateral . . . 17
- 1.2 Aproximaciones computacionales . . . 18

2 Objetivos **23**

3 Análisis de imágenes naturales **25**
- 3.1 Introducción . . . 25
- 3.2 Métodos . . . 26
  - 3.2.1 Elección de las imágenes . . . 26
  - 3.2.2 Medidas estadísticas . . . 28
- 3.3 Resultados . . . 31
- 3.4 Discusión . . . 33

4 Teorías existentes para la inhibición lateral **37**
- 4.1 Teoría de la codificación predictiva . . . 38
  - 4.1.1 Planteamiento . . . 38
  - 4.1.2 Formulación de la teoría . . . 38
  - 4.1.3 Métodos computacionales . . . 40
  - 4.1.4 Resultados . . . 43
  - 4.1.5 Conclusiones . . . 47
- 4.2 Teoría de la máxima decorrelación . . . 50
  - 4.2.1 Planteamiento . . . 50
  - 4.2.2 Formulación de la teoría . . . 50
  - 4.2.3 Métodos computacionales . . . 51
  - 4.2.4 Resultados . . . 54
  - 4.2.5 Conclusiones . . . 58

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

4.3 Teoría de la máxima razón señal/ruido 62
4.3.1 Planteamiento 62
4.3.2 Formulación de la teoría 62
4.3.3 Métodos computacionales 62
4.3.4 Resultados 63
4.3.5 Conclusiones 67
4.4 Teoría de la máxima curtosis 68
4.4.1 Planteamiento 68
4.4.2 Formulación de la teoría 68
4.4.3 Métodos computacionales 69
4.4.4 Resultados 71
4.4.5 Conclusiones 76

5 Teoría de la mínima aspereza local 79
5.1 Planteamiento 79
5.2 Formulación de la teoría 81
5.3 Métodos computacionales 84
5.4 Resultados 86
5.4.1 Computacionales 86
5.4.2 Analíticos 86
5.5 Conclusiones 94

6 Discusión 97

7 Conclusiones 107

Apéndice A 109

Apéndice B 111

Bibliografía 115

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

1

Introducción

En esta memoria de investigación analizamos las diferentes teorías que se han formulado para uno de los primeros mecanismos de procesamiento de datos que se realiza en el sistema visual y más concretamente en la retina. Estas teorías intentan explicar la función de la capa plexiforme externa de la retina, compuesta por sinapsis entre tres tipos de neuronas: los fotorreceptores, las células horizontales y las células bipolares. Los fotorreceptores son las células encargadas de captar la luz y constituyen la entrada al sistema visual. Las células bipolares son la salida de la capa plexiforme externa. La conexión entre los fotorreceptores y las células bipolares varía según la zona de la retina y según el animal. Por ejemplo, aunque en la fóvea de humanos, cada célula bipolar recibe la conexión de un fotorreceptor[1] (Dacey y Petersen, 1992), en la retina periférica de conejos, la conexión es de aproximadamente cien fotorreceptores para cada célula bipolar (Dacheux y Raviola, 1986). En promedio, el número de células bipolares es bastante más pequeño que el de los fotorreceptores (también en monos), lo que limita el tipo de computaciones que la capa plexiforme externa puede realizar. Además, el rango de las respuestas de las células bipolares es un factor de veinte mientras que el rango de intensidades de luz perceptibles en imágenes naturales es de un factor de 10^8. Por tanto, en la capa plexiforme externa se está realizando una fuerte compresión de la señal visual tanto en cantidad de células que transmiten la información como en el rango de respuestas. Las células que hacen esta compresión efectiva son las células horizontales, a través de conexiones laterales con fotorreceptores, células bipolares y otras células horizontales que a su vez reciben entrada de fotorreceptores distantes. Como las conexiones hechas por las células horizontales con fotorreceptores y células bipolares son inhibidoras, es decir, reducen la transmisión de la señal, hablamos de inhibición lateral.

Las teorías que analizamos se basan en métodos estadísticos y matemáticos

[1]Esto no significa que un fotorreceptor esté conectado con una sola célula bipolar.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

para el estudio de la inhibición lateral, uno de los mecanismos de compresión más utilizados en el sistema nervioso de todos los seres vivos. Estas teorías se basan en propiedades generales de las imágenes naturales. No obstante, las teorías se formularon antes que fueran realizados algunos de los experimentos biológicos críticos y por tanto, es posible que ellas, aunque correctas matemáticamente y válidas desde el punto de vista computacional, no sean consistentes con los datos de la Biología. Lo que pretendemos en este trabajo es verificar si alguna de las teorías en la literatura predice el comportamiento observado en la Biología y si no es así, proponer una nueva teoría. Para verificar las teorías, se han tenido que desarrollar los programas de computador empleados en este trabajo de forma completamente original, ya que los autores de las teorías citadas no investigaron a fondo (por no tener los datos necesarios) las implicaciones de sus teorías para la Biología.

La presente memoria de investigación organiza el análisis de las teorías en tres partes fundamentales. En la primera de ellas (apartado 3), se analizan algunos parámetros descriptores de las regularidades existentes en las imágenes naturales. A continuación, en la segunda parte (apartado 4), utilizando los resultados obtenidos del análisis de las imágenes naturales, se estudian en profundidad las cuatro teorías que existen en la literatura acerca de la función de la inhibición lateral. En la tercera parte (apartado 5), una vez comprobado que ninguna de ellas es consistente con la Biología, se desarrolla una nueva teoría que sí se ajusta a los datos biológicos. La memoria de investigación finaliza con una discusión general acerca de lo que creemos que está computando la inhibición lateral y la plausibilidad biológica de nuestra hipótesis (apartado 6).

A continuación, en esta introducción, se ha sintetizado la neurobiología del sistema visual, y en particular de la retina y de la inhibición lateral que se produce en su capa plexiforme externa. Por último, en este apartado, describimos brevemente las aproximaciones computacionales que se han realizado al sistema visual, en particular, a la función de la inhibición lateral en el procesamiento de la señal visual.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

1.1 Neurobiología del sistema visual

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Los principales elementos del sistema visual de los vertebrados son (Figura 1.1):

1. El ojo, que es el órgano receptor del sistema visual. Aquí es donde los estímulos luminosos son transformados en señal nerviosa. El preprocesamiento de esta señal se produce en el seno de la retina y es transmitida por el nervio óptico (la salida de la retina) a los centros superiores.

2. Los centros visuales mesencefálicos que se componen de varios núcleos, entre otros, del *colliculus superior* (que participa de los movimientos de orientación de la mirada) y del *pretectum* (implicado en la acomodación y el control del diámetro de la pupila).

3. Una estructura visual talámica, el cuerpo geniculado lateral, sobre el cual la retina tiende a proyectarse de manera retinotópica (o sea, los puntos vecinos en la retina tienden a proyectarse a puntos vecinos en el tálamo). El cuerpo geniculado lateral se proyecta a su vez sobre el *cortex* visual primario, también de manera retinotópica.

4. Las áreas corticales visuales secundarias, que son múltiples, tienen diferentes funciones, como la medición del movimiento, la percepción de la estructura tridimensional, la percepción del color y el reconocimiento de patrones.

1.1.1 Óptica del ojo

Haciendo una analogía con la fotografía, es posible descomponer el ojo en tres partes fundamentales. Primero, la pupila, que efectúa el control de la cantidad de luz entrante, proceso realizado por el diafragma en las cámaras fotográficas. Segundo, el cristalino, que es la lente óptica que enfoca los rayos luminosos. Y tercero, la retina, que tapiza el fondo del globo ocular y cuya función es equivalente a la de la película fotográfica o de los sensores electrónicos de las cámaras de vídeo. (Sin embargo, como veremos, la retina es mucho más "inteligente" que las películas fotográficas o las cámaras de vídeo).

Siguiendo la dirección de los rayos luminosos al penetrar en el ojo, vamos a describir algo más las partes que intervienen en la óptica ocular. Nada más alcanzar el ojo, la luz se encuentra con la **córnea**, que es como una ventana transparente que permite a la luz entrar en el ojo. Por su forma abombada, contribuye básicamente al enfoque de la luz (más o menos 2/3 del enfoque total). Una vez atravesada la córnea, la luz se encuentra con la **pupila** que es el agujero

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

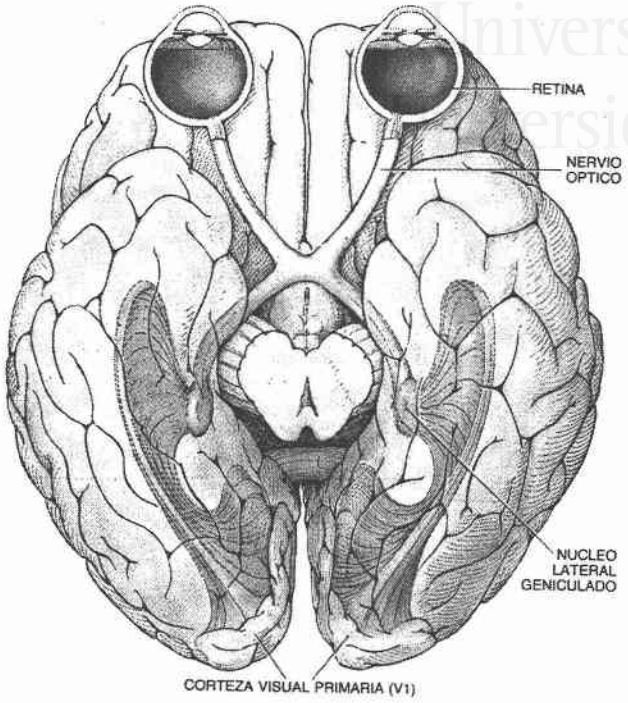


Figura 1.1: Divisiones anatómicas y funcionales principales del sistema visual de los mamíferos. Casi todas las conexiones entre la retina y la corteza visual en el polo posterior del cerebro, atraviesan el núcleo geniculado lateral. Fuente: Zeki (1992).

circular de diámetro variable controlado por los músculos del iris. Se vuelve más pequeña a intensidades de luz altas por un reflejo para disminuir la cantidad de luz que entra en el ojo y para mejorar la imagen en la retina disminuyendo las aberraciones ópticas. Por tanto, esta variación del tamaño de la pupila es uno de los factores de la adaptación del ojo a la luz. El diámetro de la pupila varía según las especies. En la especie humana varía entre 2 y 8mm. El paso de los rayos luminosos a la cámara posterior del ojo se hace a través de una potente lente, el **cristalino**, que está pegado a la cara posterior del iris y suspendido por fibras musculares. La función esencial del cristalino es la acomodación ocular. Más precisamente, el cristalino, encapsulado en una membrana, es una lente óptica biconvexa y blanda y la disminución del grado de curvatura de la fase anterior del cristalino por contracción de las fibras musculares es responsable de la acomodación. El papel de la acomodación es concentrar los rayos luminosos que vienen del mundo exterior y formar imágenes virtuales exactamente en la superficie de la retina. La acomodación se opera en función de la distancia a la que se encuentra el objeto observado.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

El sistema óptico biológico es superior desde el punto de vista del enfoque a todos los sistemas artificiales existentes. Sin embargo el sistema biológico también tiene sus límites. Como todas las lentes conocidas, las lentes biológicas sufren de aberraciones circulares y cromáticas. Además, un 5% de la luz se esparce en las lentes del ojo antes de llegar a la retina, y pequeños "errores de fabricación" en el delicado aparato de acomodación ocular produce problemas de miopía, hipermetropía y astigmatismo. Finalmente, no debemos olvidarnos de la difracción, que en ojos sanos y jóvenes es el principal factor limitante de la calidad óptica. Por tanto, un punto de luz en la escena natural no se proyecta a un punto de la retina y este "defecto" limita la información que puede ser extraída por el ojo.

1.1.2 La retina

La retina tapiza la fase interna del ojo. Esta membrana delgada y transparente no es solo un órgano receptor; de hecho, la analogía con la película fotográfica sugiere numerosos errores. La retina es embriológica, anatómica y fisiológicamente un verdadero centro nervioso que merece estudio detallado (Kayser, 1963). El apartado siguiente, explora este complejo centro nervioso. Esta complejidad no viene sólamente de una superposición de capas de células morfológica y funcionalmente diferentes sino también por las diversas conexiones entre las capas y entre las células.

La diferencia entre la retina y la película fotográfica radica en que la primera realiza un procesamiento de la imagen, mientras que la segunda sólo captura las intensidades de luz. El principal mecanismo de procesamiento en la retina son interacciones laterales entre las células. La forma más común de procesamiento lateral es a través del mecanismo de inhibición. La inhibición lateral aparece en todas las retinas estudiadas, tanto en retinas de invertebrados como de vertebrados (Ratliff, 1965; Srinivasan *et al.*, 1982).

1.1.3 La retina de los vertebrados

A continuación realizaremos una breve descripción de la estructura y función de la retina de los vertebrados[2]. Para ello, analizaremos sus diferentes tipos celulares y describiremos sus principales capas.

En la retina de los vertebrados se han diferenciado ocho tipos de células en la retina, seis de las cuales son de naturaleza neural y participan directamente en el procesamiento de la información, y dos que realizan una función auxiliar: las

[2]Ver Tomita (1986) y Dowling (1987) para revisiones retrospectivas de las investigaciones desde hace 25 años sobre la arquitectura y la función de la retina. Nuestro resumen de la literatura retiniana se basa en estas revisiones.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

células de Müller y las células del epitelio pigmentario. Las células que participan directamente en el procesamiento de la información son:

1. Células fotorreceptoras: Conos y bastones, que constituyen la entrada de la retina y que realizan la transducción de la señal luminosa en señal eléctrica.

2. Células horizontales: Intervienen en la interacción espacial lateral entre los fotorreceptores.

3. Células bipolares: Reciben su información de los fotorreceptores y de las células horizontales y la transmiten a las capas más profundas de la retina.

4. Células amacrinas: Intervienen en la computación espacial y temporal de la información recogida por las células bipolares.

5. Células ganglionares: Los axones de estas células convergen en la *papilla optica* para formar el nervio óptico que constituye la salida a los centros visuales superiores. La entrada de estas células son las células bipolares y las células amacrinas.

6. Células interplexiformes: Conectan en forma de retroalimentación las células amacrinas con las células horizontales y juegan un papel importante en la adaptación visual.

En cuanto a su estratificación, se puede considerar la retina como una superposición de cinco capas (Figura 1.2):

1. Capa nuclear externa: Donde se concentran los cuerpos celulares de los fotorreceptores, es decir de los conos y de los bastones.

2. Capa plexiforme externa: Zona de contacto entre fotorreceptores, células horizontales, células bipolares, células amacrinas y células interplexiformes.

3. Capa nuclear interna: Donde se encuentran los cuerpos celulares de las células horizontales, de las células bipolares, de la mayoría de las células amacrinas y de las células interplexiformes.

4. Capa plexiforme interna: Donde se encuentran las conexiones entre las células bipolares, las células amacrinas y las células ganglionares. Esta capa se subdivide en dos, la sublámina externa y la sublámina interna que se diferencian por la naturaleza de sus contactos sinápticos.

5. Capa de las células ganglionares: Donde están los cuerpos de las células ganglionares y un número pequeño de células amacrinas.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

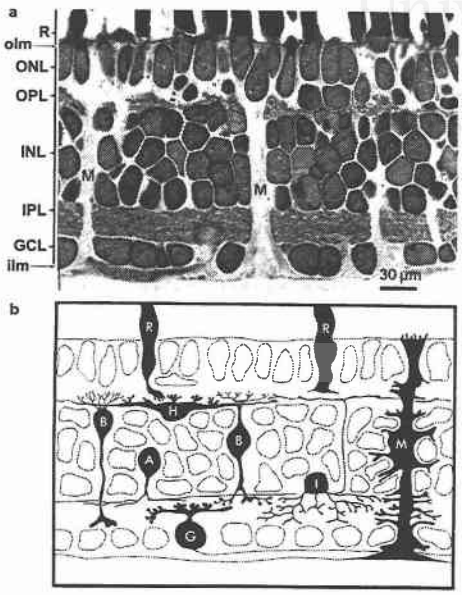


Figura 1.2: (a) Fotografía de microscopio óptico de la retina de *mudpuppy* en la que se muestran las tres capas nucleares, las dos capas plexiformes y las prominentes células gliales de Müller. R, fotorreceptores; olm, membrana limitante externa; ONL, capa nuclear externa; OPL, capa plexiforme externa; INL, capa nuclear interna; IPL, capa plexiforme interna; GCL, capa de células ganglionares; ilm, membrana limitante interna. (b) Dibujo esquemático de los principales tipos celulares encontrados en la retina como se observan en una sección vertical. Este dibujo se basa en las observaciones de células de la retina de *mudpuppy* halladas en preparaciones histológicas procesadas con el método de Golgi. R, fotorreceptores; H, células horizontales; B, células bipolares; A, células amacrinas; G, células ganglionares; I, células interplexiformes; M, células de Müller (gliales). Fuente: Dowling (1970).

Realicemos una descripción más detallada de las diferentes células citadas anteriormente a excepción de las células de Müller y del epitelio pigmentario[3].

Fotorreceptores

En la retina, se agrupan dos grandes familias de fotorreceptores: los conos y los bastones. Los conos son los responsables de la visión diurna y del color y los bastones de la visión nocturna. Hay aproximadamente $5 \cdot 10^6$ conos y $100 \cdot 10^6$ bastones en una retina humana (Wandell, 1995). Sus cuerpos celulares se localizan al nivel de la capa nuclear externa. Sus expansiones dendríticas

[3]El epitelio pigmentario y las células de Müller tienen un papel importante en la adaptación visual y la homeostasis de la retina, pero no participan directamente del procesamiento visual (ver Witkovsky y Dearry, 1992).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

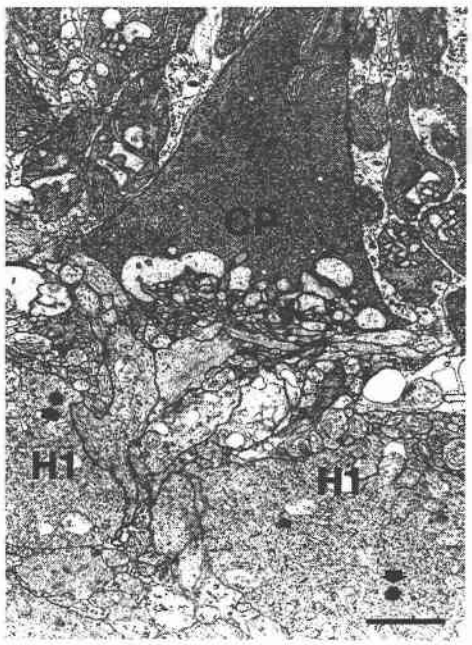


Figura 1.3: Micrografía electrónica de retina del pez *Roccus americana*. En la mitad superior de la figura se observan terminales de fotorreceptores, especialmente un gran pedículo (CP) rodeado de numerosas esférulas. La mitad inferior contiene dos células horizontales (H1) en las que se aprecian nematosomas (flechas). Barra: $2\mu m$. Fuente: De Juan *et al.* (1991).

constituyen la parte fotorreceptora de las células. En la extremidad interna del fotorreceptor, su expansión axonal forma un ensanchamiento que constituye el pie de la célula que se denomina esférula para los bastones y pedículo para los conos (Figura 1.3). Por estas expansiones hacen contactos sinápticos con las células bipolares y horizontales. Estas sinapsis pueden ser de dos tipos:

- Sinapsis invaginadas: La prolongación dendrítica de la célula bipolar u horizontal penetra dentro de un pliegue en la superficie de la terminación axonal del fotorreceptor (Figura 1.4).

- Sinapsis planas: Éstas son superficiales o basales, en las que los elementos pre y post sinápticos están en contacto por yuxtaposición.

Tanto las sinapsis invaginadas como las planas son sinapsis químicas, o sea, utilizan un neurotransmisor (en el caso del fotorreceptor, glutamato o una molécula análoga) para la conexión. Las vesículas del neurotransmisor se alinean al lado de las cintillas sinápticas en las sinapsis invaginadas (Figura 1.4) posiblemente para agilizar la transmisión sináptica.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

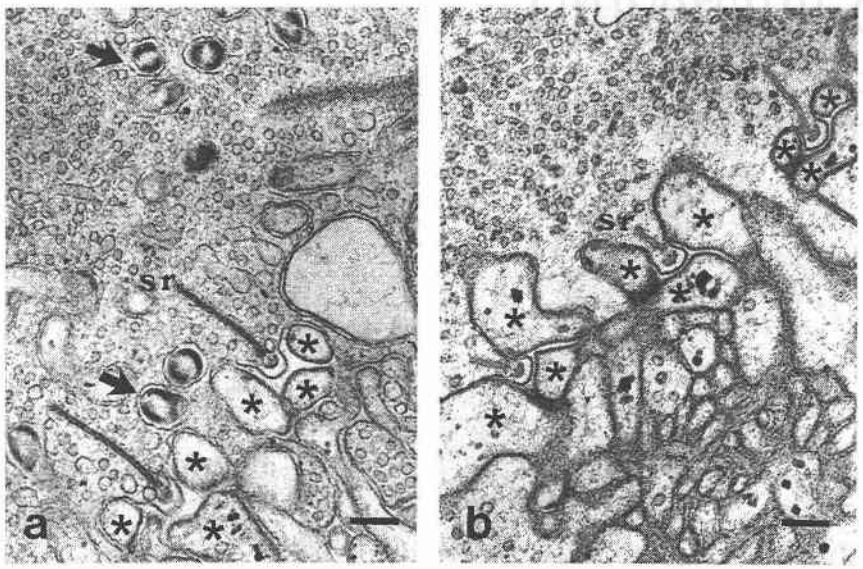


Figura 1.4: Micrografías electrónicas de la retina del pez *Micropterus salmoides* mostrando las sinapsis entre fotorreceptor y células horizontales a nivel de la capa plexiforme externa. Se observan en ambas micrografías varias triadas (*) inmediatamente por debajo de las cintillas sinápticas (Sr). Izquierda, retina adaptada a la luz en la que pueden apreciarse las espínulas (flechas). Derecha, retina adaptada a la oscuridad en la que las cintillas sinápticas son más cortas y no aparecen espínulas. Barras: 0,2μm. Fuente: De Juan *et al.* (1996).

Además de las sinapsis químicas de los fotorreceptores, existen enlaces de tipo comunicante por los que las membranas citoplasmáticas de neuronas vecinas se funden para permitir intercambios moleculares. Este tipo de contacto se denomina sinapsis eléctrica o *gap junction*. Se tiene evidencia de contactos de este tipo entre fotorreceptores, entre células horizontales y también (aunque muy raramente) entre un fotorreceptor y una célula horizontal. Se observa acoplamiento hexagonal de *gap junctions* en conos de las mismas propiedades cromáticas. El significado de tal acoplamiento no está claro pero permitiría reducir el ruido de los fotorreceptores a expensas de la resolución espacial (discutimos este ruido con más detalle abajo).

La transformación de la señal luminosa en señal eléctrica se produce en el segmento externo del fotorreceptor, que es la parte más cercana al epitelio pigmentario. El segmento externo tiene en su interior unos discos membranosos que están llenos de moléculas de pigmento visual (del orden de 10^9 moléculas por célula). El pigmento visual se llama rodopsina. La distancia en promedio entre dos moléculas de rodopsina es de 20nm. La sensibilidad a la luz de los pigmen-

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

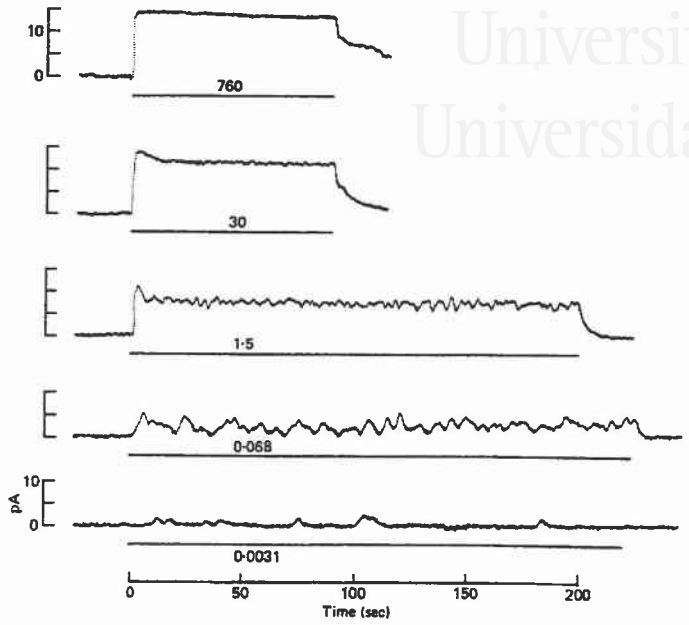


Figura 1.5: Ruido de la respuesta de un fotorreceptor del sapo *Bufo marinus*. La duración del estímulo luminoso se indica con la línea horizontal debajo de cada registro. Se registra la corriente en la membrana del fotorreceptor que corresponde a la respuesta a la luz. Los números dentro de los registros son las intensidades de luz aplicada en fotones·$\mu^{-2}s^{-1}$. A baja iluminación (abajo) se obtuvo respuestas a fotones aislados con una amplitud de 1pA. Posteriores aumentos de la intensidad de luz dieron respuestas más grandes (suma de las respuestas a fotones aislados), pero con menores fluctuaciones. Estos resultados se deben a la naturaleza cuántica de la absorción de los fotones de luz. Fuente: Baylor *et al.* (1979).

tos visuales se debe al retinal (un aldehido de la vitamina A) que se engancha a un pigmento proteínico (llamado opsina) (Wald, 1935, 1955). Cuando una molécula de pigmento visual absorbe un fotón, se producen varias transformaciones moleculares, primero en el cromóforo (retinal) y luego en la opsina (Hubbard y Kropf, 1958). Estas transformaciones llevan, en vertebrados, a la separación del cromóforo de la opsina. La primera transformación es la isomerización (la molécula cambia su conformación espacial) del cromóforo. Este cambio de conformación inicia una serie de cambios en la opsina, que a su vez inicia una cadena de reacciones químicas relacionadas con la proteína G (Dohlman *et al.*, 1991). Esta cadena, finalmente produce la respuesta del fotorreceptor. Esta respuesta se debe a cambios en la membrana de la célula que deja de ser permeable a Na^+ y Ca^{2+}. Como resultado, se disminuyen los niveles de Na^+ dentro de la célula, que hace que la carga iónica se haga relativamente más negativa en la pared del interior de la membrana de la célula y más positiva en la pared exterior. Este

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

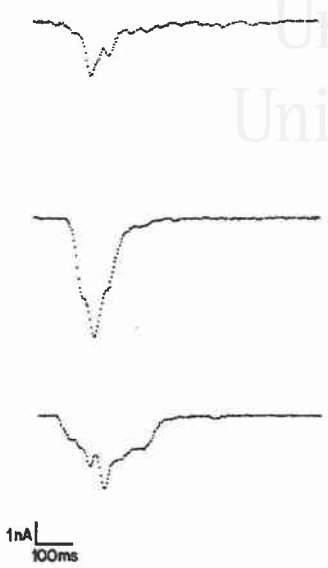


Figura 1.6: Ruido de la respuesta de un fotorreceptor del aracnídeo *Limulus polyphemus*. En estos tres registros, los estímulos fueron pulsos breves de luz con la misma intensidad. Aunque el estímulo fue siempre el mismo, se apreció gran variabilidad en la respuesta, consecuencia de la naturaleza cuántica del proceso de absorción de fotones. Fuente: Grzywacz y Hillman (1988).

aumento de la negatividad interna (hiperpolarización) es la respuesta eléctrica del fotorreceptor. Junto con la hiperpolarización, el flujo de Ca^{2+} se reduce y el fotorreceptor utiliza esta reducción como un modulador de ganancia que hace que la respuesta del fotorreceptor sea diferente según el nivel medio de iluminación. Por tanto, el flujo de Ca^{2+} sirve como un mecanismo de adaptación a la luz del fotorreceptor (Dowling y Ripps, 1970; Kleinschmidt, 1973; Baylor y Hodgkin, 1974; Kleinschmidt y Dowling, 1975; Fain, 1976).

Los fotorreceptores responden a muy bajas iluminaciones con potenciales y corrientes que pueden identificarse como la respuesta a fotones individuales (Figura 1.5; Fuortes y Yeandle, 1964; Lillywhite, 1977; Baylor *et al.*, 1979; Grywacz y Hillman, 1985). El número de fotones absorbidos por un fotorreceptor es aleatorio y sigue una distribución de Poisson. Esta distribución ocurre porque hay una baja probabilidad que una molécula de rodopsina absorba un fotón y un gran número de moléculas de rodopsina por fotorreceptor. A medida que la intensidad aumenta, las respuestas a fotones individuales parecen mezclarse[4], dando lugar a

[4] A baja iluminación, esta mezcla es lineal con la intensidad de luz (Fuortes, 1959; Adolph, 1964).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

una respuesta ruidosa, tanto a lo largo de una iluminación contínua (Figura 1.5), como de iluminación a iluminación (Figura 1.6; Grzywacz *et al.*, 1988). Esta respuesta ruidosa sugiere que la respuesta global del fotorreceptor es la suma de las respuestas a fotones individuales (Rushton, 1961). Para comprobar esta sugerencia, en Baylor *et al.* (1979) para vertebrados y en Grzywacz *et al.* (1988) para invertebrados, se analizó estadísticamente el ruido de las respuestas de los fotorreceptores. Los análisis mostraron que el ruido es debido principalmente a una superposición de respuestas a fotones individuales, los cuales isomerizan las rodopsinas en tiempo aleatorio[5]. Otra fuente de ruido, es que en oscuridad, las rodopsinas pueden isomerizarse de manera espontánea. Este ruido puede ser alterado modificando la temperatura (Baylor *et al.*, 1980; Baylor *et al.*, 1983; Matthews, 1984).

Células horizontales

En la retina de los vertebrados existen por lo menos dos clases de células horizontales[6]: El primer tipo lo forman las células horizontales que no tienen axón, pero que tienen espesas dendritas que se extienden transversalmente en la retina y establecen contactos con tres tipos de células. Principalmente, entran en contacto con los conos al nivel de sus pedículos (Figuras 1.3 y 1.4) y establecen conexiones de tipo recurrente, constituyendo un canal de comunicación horizontal. El segundo tipo de células horizontales encontradas son células con un axón y dendritas más finas que aseguran el contacto cono-bastón mediante conexiones complejas. Para estas conexiones, existen formaciones invaginadas (concavidades en el pedículo) donde se encuentran a la vez dendritas de células bipolares y prolongaciones de células horizontales; al conjunto se le denomina triada sináptica (Figura 1.3). Las triadas observadas en la esférula (bastón), la forman dos dendritas de células bipolares y dos terminaciones axonales de células horizontales distintas. A la triada del pedículo (cono) llegan dos terminaciones dendríticas de células horizontales diferentes y una dendrita de una célula bipolar.

Las células horizontales actúan sobre los fotorreceptores, lo que constituye un circuito de retroalimentación. La acción de las células horizontales sobre los fotorreceptores y las células bipolares es inversa de la que proviene de los fotorreceptores, generando un mecanismo de inhibición lateral responsable del antagonismo centro-periferia en el seno de las bipolares (Figura 1.7). Haciendo variar la longitud de onda de la estimulación, distinguiremos dos tipos de células horizontales en función de la forma de la curva de respuestas. Por tanto, estas células tienen

[5]Los análisis también mostraron que el efecto a la adaptación a la luz es la reducción del tamaño de las respuestas a fotones individuales.

[6]Además hay una estratificación de las células horizontales según el tipo de fotorreceptor con el que contactan (cono o bastón).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

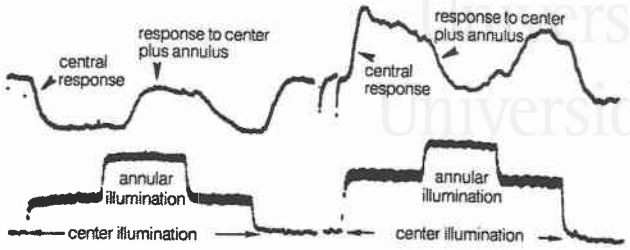


Figura 1.7: Respuesta de células bipolares de la retina de *mudpuppy* mostrando sus campos receptivos centro-periferia antagonista. Izquierda, célula bipolar hiperpolarizante; derecha, célula bipolar despolarizante. En cada experimento se mantuvo la iluminación central mientras se presentaba un anillo de luz concéntrico de 500 μm de diámetro. Como se aprecia, se antagoniza la respuesta del centro con la iluminación periférica del anillo. Fuente: Werblin y Dowling (1969).

un papel muy importante en visión cromática, generando un antagonismo que depende del color.

El campo receptivo[7] de las células horizontales es ancho y es la consecuencia de la interacción lateral debida a contactos entre células horizontales, tanto eléctricos (*gap junctions*; Figura 1.9), como por sinapsis químicas a través de un fotorreceptor. La resistencia de acoplamiento eléctrico entre células horizontales puede estar modulada bajo la acción de una sustancia, la dopamina. Esta sustancia no afecta directamente al potencial de la membrana o a la conductancia de la célula horizontal sino que su principal acción es activar un sistema enzimático intracelular (Dowling *et al.*, 1983) que media cambios de acoplamiento entre células horizontales (Dowling,1987; Lasater y Dowling, 1985) y la plasticidad morfológica que se ha observado durante la adaptación a la luz (Kirsch *et al.*, 1990). En teleósteos, por ejemplo, se producen cambios estructurales en las células horizontales en función de la adaptación a la luz (De Juan *et al.*, 1991; García *et al.*, 1995; De Juan *et al.*, 1996). La posible función de estos cambios en el procesamiento de la señal visual en oscuridad podría ser controlar la conexión con los fotorreceptores. En oscuridad la interacción negativa de retorno entre la célula horizontal y el fotorreceptor desaparece, y se potencia durante la adaptación a la luz. En la fase de adaptación a la luz, las terminaciones dendríticas de las células horizontales cambian de forma dentro de los pedículos de los conos, extendiéndose y dando lugar a pequeñas prolongaciones alargadas, denominadas espínulas (Figura 1.4), que aumentan la superficie de contacto entre las células.

[7]Este campo se define para cada célula visual como el grupo de fotorreceptores que cuando es estimulado causan respuestas de la célula.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

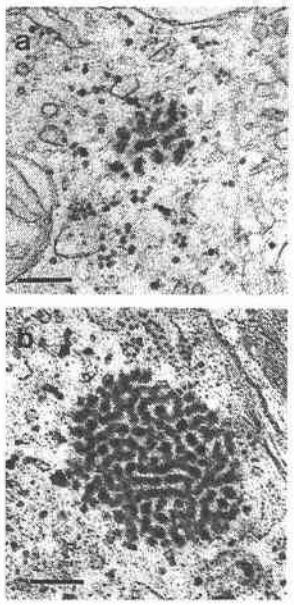


Figura 1.8: Micrografía electrónica de retina del pez *Micropterus salmoides*. Arriba, retina adaptada a la luz. Abajo, retina adaptada a la oscuridad. Se observa una gran diferencia en el tamaño de los nematosomas. Barras: 0,2μm. Fuente: De Juan *et al.* (1996).

En paralelo, se han observado inclusiones intracitoplasmáticas de procedencia desconocida dentro de la célula horizontal (nematosonas, Figura 1.3) que son muy grandes en oscuridad y que reducen dramáticamente su tamaño cuando la retina está adaptada a la luz (De Juan y Dowling, 1987; De Juan *et al.*, 1991; De Juan *et al.*, 1996) (Figura 1.8). Se cree que tienen una relación directa con el proceso de formación de las espínulas (De Juan, 1991). Este cambio morfológico que lleva a la formación de espínulas es paralelo al cambio en los campos receptivos inhibitorios de la célula horizontal. Por ejemplo, la aparición de espínulas durante la adaptación a la luz requiere actividad dopaminérgica de forma que no se observan espínulas si no hay presencia de dopamina (Kohler y Weiler, 1990).

Se han propuesto tres hipótesis respecto a la naturaleza y localización de la retroalimentación entre células horizontales y fotorreceptores: La primera es la existencia de sinapsis químicas entre células horizontales y fotorreceptores (Sakai y Naka, 1983; Sakai *et al.*, 1986). La segunda son modelos eléctricos basados en las propiedades físicas y dimensiones de las terminaciones dendríticas de las células horizontales dentro de los pedículos (Byzov *et al.*, 1977; Siminoff, 1985; Byzov y Shura-Bura, 1986). La última hipótesis es que las espínulas median la

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

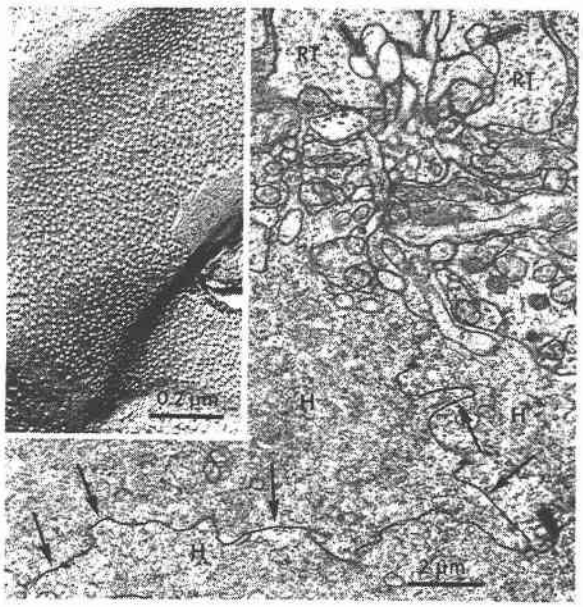


Figura 1.9: Fotografía de microscopio electrónico mostrando *gap junctions* (flechas) entre células horizontales (H) en la retina de la raya. La fotografía de la esquina superior izquierda muestra las partículas intramembranosas que existen en las *gap junctions*. RT, terminal del fotorreceptor. Fuente: Fain *et al.*, (1976).

retroalimentación[8] (Weiler y Wagner, 1984; Djamgoz *et al.*, 1985, 1988; Kirsch *et al.*, 1990).

Células bipolares

Las células bipolares son la salida de la capa plexiforme externa, y por tanto la salida del sistema biológico que estudiaremos en esta memoria de investigación. Han sido analizadas en muchas retinas, incluyendo las retinas de primate y de gato (Boycott y Dowling, 1969; Kolb, 1970; Boycott y Kolb, 1973; Mariani, 1981). Se han distinguido tres tipos principales de células bipolares: un tipo conectado exclusivamente a bastones y dos tipos conectados exclusivamente a conos. Los axones de distintas células bipolares finalizan en una arborización a niveles diferentes de la capa plexiforme interna, dependiendo de su función.

Desde el punto de vista fisiológico, se han descrito dos tipos de células bipolares: las que hiperpolarizan (respuesta negativa) en respuesta a una iluminación central de la célula y las que despolarizan (respuesta positiva) en respuesta a una

[8] Aunque esta hipótesis sólo sirve para peces teleósteos.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

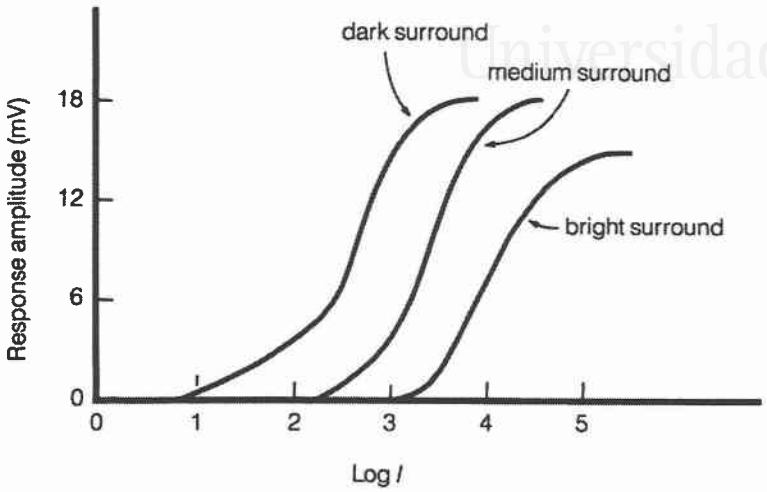


Figura 1.10: Curvas de voltaje-intensidad para la respuesta de una célula bipolar despolarizante en la retina de la salamandra tigre registrada en presencia de anillos con tres diferentes intensidades. Observar que las interacciones del centro y de la periferia trasladan las curvas de la respuesta de la célula bipolar a la derecha del eje de intensidades a medida que la intensidad de la periferia aumenta. Fuente: Werblin (1977).

iluminación central (Werblin y Dowling, 1969; Kaneko, 1970; Matsumoto y Naka, 1972; Schwartz, 1974; Dacheux y Miller, 1981). Las primeras se llaman hiperpolarizantes o bipolares-OFF y las segundas despolarizantes o bipolares-ON (Figura 1.7). Sin excepciones, los campos receptivos se organizan concéntricamente en zonas antagonistas, tales que la iluminación de la periferia reduce la respuesta a la iluminación en el centro del campo receptivo (Figura 1.7). Hay evidencias que la respuesta central refleja directamente la interacción sináptica fotorreceptor-bipolar, mientras que la respuesta de la periferia está mediada por la actividad de las células horizontales.

La respuesta de las células bipolares tiene un rango pequeño, de tan sólo unos 20mV (Figura 1.10). Pero la iluminación de la periferia, antagonizando la respuesta central, amplía el dominio de las intensidades sobre las que se produce respuesta. Es posible observar este efecto de la periferia en la figura 1.10, donde se midió la respuesta central en presencia de tres anillos de diferentes intensidades de luz. La posición de la respuesta estrecha de la célula bipolar se trasladó con la intensidad de la iluminación de la periferia, de forma que con los tres anillos de iluminación periférica, la célula bipolar responde en el mismo rango de

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

intensidades que la célula horizontal.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Células interplexiformes

Estas células tienen un cuerpo celular en la capa nuclear interna. Se proyectan desde la capa plexiforme interna hacia la capa plexiforme externa. Por tanto, las células interplexiformes realizan una retroalimentación entre las capas plexiformes. En la capa plexiforme externa, las células interplexiformes sinaptan sobre células bipolares de conos y de bastones, con otras células interplexiformes y con células horizontales externas (asociadas a conos), pero nunca sobre conos o bastones. Las conexiones de las células interplexiformes son a través de sinapsis de tipo químico mediado por dopamina. Por tanto, estas células son muy importantes en los cambios morfológicos que se producen en las células horizontales y por extensión, pueden estar involucradas en la modulación de la inhibición lateral.

1.1.4 Inhibición lateral

Habiendo completado la descripción de las células de la retina, resumimos ahora con un poco más de detalle el proceso de inhibición lateral. La importancia de esta inhibición es indiscutible. Es una de las primeras formas del procesamiento de la señal encontrado en el sistema visual. Aparece en la evolución hace por lo menos 400 millones de años (Ratliff, 1965), encontrándose en la retina de todos los animales estudiados hasta ahora.

En la retina de los vertebrados, la inhibición lateral se produce por primera vez en la capa plexiforme externa, en concreto a través de las células horizontales. Como ya hemos dicho anteriormente, estas células tienen como entrada la salida de los fotorreceptores y se conectan a otras células horizontales, a fotorreceptores y a células bipolares, que son la salida de la capa plexiforme externa. La respuesta de los fotorreceptores está modulada por las células horizontales, de forma que la conexión entre células horizontales puede reducir o ampliar la respuesta que produce el fotorreceptor y que es transmitida por las células bipolares. Por tanto, existen en el fotorreceptor dos conexiones con células horizontales, una conexión directa y una conexión indirecta producida por el conexionado entre células horizontales que modulará la respuesta del fotorreceptor. A la conexión de signo negativo desde las células horizontales a los fotorreceptores y a las células bipolares es a lo que se le conoce con el nombre de inhibición lateral. La modulación inhibitoria se produce por un neurotransmisor inhibidor, el GABA (ácido γ-aminobutírico).

La extensión espacial de la inhibición lateral mediada por las células horizontales no es fija, sino que cambia en función de la adaptación a la luz. Entre

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

células horizontales vecinas hay conexiones eléctricas (*gap junctions*) y en las propias células resistencias de membrana. Estos contactos eléctricos y la resistividad de la célula pueden ser variados con la iluminación, de forma que el grado de propagación del potencial de una célula horizontal a otra también varía. También la conexión entre fotorreceptores y las células horizontales pueden variarse con la iluminación (Wagner, 1980; De Juan *et al.*, 1991; De Juan *et al.*, 1996). Xin *et al.* (1994) estudiaron el efecto de la iluminación en el tamaño de los campos receptivos de las células horizontales en las retinas del conejo. A través de estos campos receptivos, midieron la extensión de la inhibición, observando que esta extensión aumentaba con la intensidad hasta llegar a un máximo a niveles de luz intermedios y comenzaba a disminuir a niveles más altos de iluminación (Figura 1.11). Xin *et al.* confirmaron estos resultados inyectando una célula horizontal con un marcador fluorescente y observando que la extensión de la difusión de este marcador a otras células horizontales variaba con la luz de la misma manera que la extensión del campo receptivo (Figura 1.11). En perca, Jamieson *et al.* (1994), observaron el mismo comportamiento de la difusión del marcador fluorescente. Estas observaciones son muy importantes ya que lo que se sabía hasta el momento era el aumento de la extensión de la inhibición lateral a medida que aumenta la luz (Dowling, 1987; Mangel y Dowling, 1985).

1.2 Aproximaciones computacionales

Existen multitud de aproximaciones computacionales (modelado) al funcionamiento del sistema nervioso y en particular, del sistema visual. Podemos dividir estas aproximaciones computacionales en dos grandes grupos: modelado neural y modelado basado en la teoría de sistemas (Strum y Kirk, 1994; Cook, 1994). Un ejemplo importante de modelado de sistemas usa la teoría de información (Shannon y Weaver, 1949).

El modelado neural toma en cuenta propiedades biofísicas (*gap junctions*, resistencias de membrana, etc.) de las membranas y las organelas internas de las neuronas. Por ejemplo, Smith (1995) ha sintetizado a través de modelado neural, el conocimiento relativo al circuito cono-célula-horizontal en el gato. A partir de un modelo compartimental (o sea, dividiendo la membrana en compartimentos suficientemente pequeños para que cada uno sea considerado isopotencial; Perkel *et al.*, 1981) en el que incopora la información anatómica y biofísica existente, Smith intenta descubrir cómo interactúan los diferentes circuitos para formar el campo receptivo del cono y por tanto, cuál es la posible función que está realizando. En otro ejemplo, Byzov y Shura-Bura (1986) modelan la conexión cono-célula-horizontal-célula-bipolar para intentar explicar cuál es la función de las sinapsis invaginadas en el pedículo de los conos. Otros trabajos de modela-

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

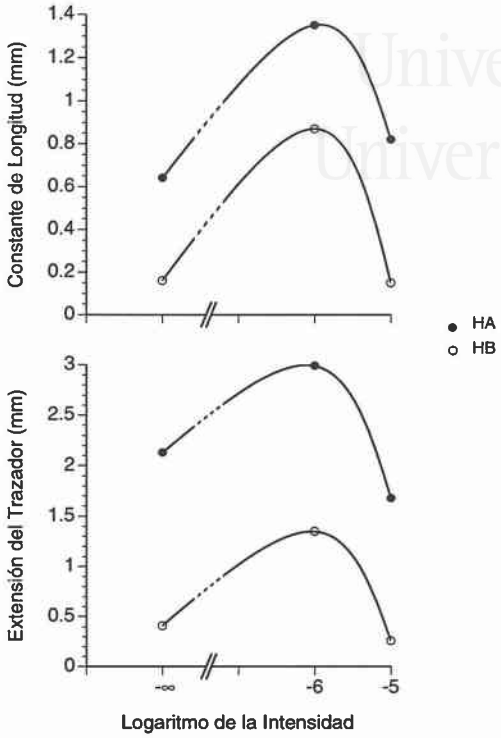


Figura 1.11: Datos de la extensión de la inhibición lateral mediada por las células horizontales en la retina de conejo (Xin *et al.*, 1994). Se muestran los datos para dos tipos de células horizontales: de tipo A (HA, círculos sólidos) y de tipo B (HB, círculos huecos). Arriba, se muestra la extensión del campo receptivo de la célula horizontal, y por tanto, de la inhibición lateral, medida con registro intracelular del potencial de respuesta y aproximado por la constante de longitud λ de la función de decaimiento del potencial con la distancia $e^{-\frac{x}{\lambda}}$. Abajo, se muestran los datos midiendo la extensión de difusión de un marcador fluorescente (neurobiotina), que ha sido inyectado en una célula horizontal y que se propaga por la red de células horizontales a través de sus *gap junctions*. Tanto con el marcador como con el campo receptivo, la extensión de la inhibición sube con la intensidad a bajas intensidades y cae a altas intensidades.

do neural de la capa plexiforme externa son el de Winslow y Knapp (1991) que estudian la función de las conductancias dependiente de voltajes en la propagación de potenciales en las células horizontales y el de Teeters *et al.* (1997) que estudian en detalle la retina de la salamandra tigre. Además han habido modelos neurales para otras funciones retinianas como por ejemplo el detallado modelo de fototransducción de Torre *et al.* (1990), y modelos de la capa plexiforme interna (Borg-Graham y Grzywacz, 1992).

En cuanto a los modelos basados en teorías de sistemas, han habido trabajos modelando la retina o sus capas como sistemas lineales (Enroth-Cugell *et al.*, 1983) o sistemas no lineales (Victor y Shapley, 1979).

Para nosotros, son relevantes los modelos de sistemas relacionados con la

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

teoría de información (Shannon y Weaver, 1949), que permiten subdividir las diferentes etapas del procesamiento de la señal visual en subsistemas que adquieren, procesan y transmiten información. Todos los modelos que utilizan este enfoque intentan determinar cuál es la información visual útil, cuánta información hay, cómo se extrae la información y, por último, verificar si el sistema visual la utiliza. Se ha argumentado que una representación eficiente de la señal visual tiene ventajas evolutivas (Atteneave 1954, Barlow 1961, Uttley 1979, Srinivasan *et al.* 1982, Field 1987, Linsker 1988, 1989a, b, Barlow 1989, Atick y Redlich 1990a, b, 1992a, Atick *et al.* 1990, 1991 y Bialek *et al.* 1991). Todos estos autores coinciden en que mucho del procesamiento en los niveles iniciales de la vía visual puede ser la construcción de representaciones eficientes del estímulo visual. La eficiencia se formula como un problema de optimización y se utiliza como un principio de diseño para predecir el procesamiento neural. A partir de la representación natural de la señal, como muestreada por el mosaico de fotorreceptores, se buscan las recodificaciones necesarias para mejorar la eficiencia. El modelo de recodificación neural resultante, puede entonces ser comparado con las etapas observadas en la vía visual. Esta aproximación se ha denominado "ecológica", ya que intenta predecir el procesamiento neural desde las propiedades físicas del estímulo.

Como podemos observar, para este tipo de modelado, es esencial el conocimiento cuantitativo de las propiedades estadísticas de las señales visuales naturales. En general, cuando se estudian fuentes naturales de información, existe una estructura estadística bien definida, ya que los mensajes tienden a tener regularidades. En las imágenes naturales, debido a la consistencia física de los objetos y a la coherencia de la iluminación, los puntos cercanos son muy similares entre sí. El perfil de la luminosidad en las imágenes cambia de manera contínua, suave y gradual en el espacio y sólo de forma abrupta en los bordes de los objetos. De igual manera, también hay una continuidad en el tiempo y en el color. Esto significa que en las imágenes naturales hay un alto grado de autocorrelación espacio-temporal y de autocorrelación cromática. Por lo tanto, la representación *pixel* a *pixel*, o en el caso de la retina, la representación formada por el mosaico de fotorreceptores, es ineficiente, porque tiene mucha redundancia (expresada por la alta autocorrelación). De hecho, los estudios estadísticos sobre señales de televisión realizados en los años 50 sobre imágenes naturales mostraron un exceso del 90% de redundancia estadística (Gouriet 1952, Kretzmer 1952, Harrison 1952, Schemeitbar 1956). Por consiguiente, hay razones para que el sistema visual invierta recursos en recodificar la señal de entrada y mejorar la eficiencia, puesto que el estímulo visual es redundante.

Field (1987) mostró que la intensidad luminosa en nuestro entorno visual natural no es independiente de punto a punto en la imagen. Para tal fin, utilizó imágenes digitalizadas de entornos naturales, en las que la única restricción fotográfica fue que no hubieran objetos fabricados por humanos (edificios, señales,

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

...) por tener estos elementos una estructura estadística diferente (alta probabilidad de líneas rectas). Encontró que el contraste en estas imágenes, medido por la varianza de la intensidad de los *pixels*, permanece constante independientemente de la distancia de observación. Por lo tanto, no se encontrará más o menos varianza si se magnifica una región de la imagen en particular. Esta invarianza en el contraste a lo largo de la escala espacial está bien descrita por el *power spectrum* de la imagen. Si el *power spectrum* cae como $1/f^2$ (donde f es la frecuencia espacial), entonces la imagen tiene varianza constante en todas las escalas. Field realizó cuidadosos análisis del *power spectrum* de imágenes aéreas, todas ellas sin cielo y en condiciones de exposición muy restrictivas. Sus resultados mostraron efectivamente que la pendiente log-log del *power spectrum* era aproximadamente[9] -2. Este resultado fue confirmado por otros autores (Carlson, 1978; Field, 1993, 1994; Burton y Moorhead, 1987; van Hateren, 1992; Ruderman y Bialek, 1994; var de Shaaf y van Hateren, 1996; McCarthy y Owen, observación no publicada). No sabemos si este resultado es lo suficientemente robusto como para verificarse en diferentes habitats naturales. Además, sería interesante conocer si existe en el *power spectrum* de las imágenes naturales alguna anisotropía. En principio, las únicas anisotropías que podemos intuir son anisotropías relacionadas con la gravedad de la Tierra, como la debida a la línea del horizonte en las imágenes (Switkes *et al.*, 1978). Las preguntas que surgen en este punto son: ¿existe alguna anisotropía en las escenas naturales?, ¿hay diferencias en el *power spectrum* de imágenes de diferentes habitats, por ejemplo, imágenes aéreas y subacuáticas dado el alto grado de esparcimiento de la luz en el agua?, ¿son válidos los resultados obtenidos por Field para imágenes subacuáticas? Las respuestas de estas preguntas son fundamentales para verificar las teorías propuestas para la inhibición lateral con parámetros reales ya que los datos biológicos son para hábitat aéreo (conejo) y hábitat acuático (perca).

Las teorías para la inhibición lateral basadas en métodos relacionados con la teoría de información y en datos de imágenes naturales que existen en la literatura son cuatro. Estas teorías han sido propuestas por Srinivasan *et al.* (1982), Atick y Redlich (1992), Field (1994) y McCarthy y Owen (1997). Todas ellas se basan en el alto grado de correlación espacial que existe en las imágenes naturales. Las teorías de Srinivasan *et al.* (1982), Atick y Redlich (1992) y McCarthy y Owen (1997) se basan específicamente en el *power spectrum*. La cuarta teoría (Field, 1994) no usa el *power spectrum*, sino la curtosis en la distribución de intensidades de las imágenes.

La hipótesis de Srinivasan *et al.* (1982) para la función de la inhibición lateral en la retina es la compresión del rango de intensidades luminosas en los

[9]Nosotros, pero no Field, pensamos que esta aproximación es bastante débil, ya que los datos muestran mucha variabilidad

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.
Volver al índice/Tornar a l'índex

muy limitados niveles de respuesta de las neuronas, en particular, de las células bipolares (Figura 1.10). Utilizan métodos estadísticos de codificación predictiva diseñados para transmisión óptima de señales (Papoulis, 1965). Para Atick y Redlich (1992), la principal función de la inhibición lateral no es la codificación predictiva sino intentar reducir al máximo las correlaciones espaciales que existen en la matriz formada por las respuestas de los fotorreceptores. El objetivo en su teoría es que la señal transmitida esté libre de interdependencias, de forma que pueda ser procesada por los centros superiores más eficientemente. Field (1994) en su teoría propone que la inhibición lateral permite que la retina transmita a las siguientes etapas de la vía visual sólo la información relevante, ya que existe una limitación física en el tamaño del nervio óptico y en el número de células bipolares. Por último, McCarthy y Owen (1997) proponen en su teoría que la función de la inhibición lateral es maximizar la razón señal/ruido de la salida de los fotorreceptores ya que todo el sistema visual depende totalmente de la señal captada por los fotorreceptores. Por tanto, estos autores en su teoría proponen que es necesario asegurar que la señal que es procesada por las interneuronas es información relevante y no mero ruido que es muy común en los fotorreceptores debido a la naturaleza cuántica de la absorción de los fotones (Figuras 1.5 y 1.6).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

2

Objetivos

Una vez analizados los antecedentes y el estado actual del problema que nos ocupa, pasamos a describir los principales objetivos a alcanzar en este trabajo de investigación y que podemos sumarizar en los siguientes puntos:

1. **Estudiar las regularidades de las escenas naturales.** Analizaremos el *power spectrum*, el contraste y la isotropía de imágenes aéreas y acuáticas.

2. **Analizar las teorías para la inhibición lateral que existen en la literatura.** Realizaremos esto a través de un análisis matemático y un análisis computacional que implica desarrollar programas para obtener los filtros que modelan la inhibición lateral en cada teoría. Además, desarrollaremos programas para la extracción de los parámetros necesarios para analizar los filtros.

3. **Desarrollar una nueva teoría para explicar los datos biológicos de la inhibición lateral producida por las células horizontales.** Este objetivo surge después del análisis anterior que demuestra que todas las teorías propuestas en la literatura fallan cualitativamente.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Volver al índice/Tornar a l'índex

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

3

Análisis de imágenes naturales

3.1 Introducción

Como explicamos en la introducción, se han propuesto diferentes modelos para explicar la función de la inhibición lateral basados en ideas relacionadas con la teoría de información. Todos ellos utilizan medidas estadísticas de las imágenes naturales para reducir el alto grado de correlación espacial que existe en estas imágenes. Una medida estadística que diferentes autores han considerado interesante es la autocorrelación espacial, y por tanto, el *power spectrum* espacial, que es la transformada de Fourier de la autocorrelación. Se han realizado numerosas medidas del *power spectrum* en imágenes aéreas, concluyendo que la tendencia de caída es como el cuadrado de la frecuencia espacial (Carlson, 1978; Field, 1987, 1993, 1994; Burton y Moorhead, 1987; van Hateren, 1992; Ruderman y Bialek, 1994; van der Schaaf y van Hateren, 1996; McCarthy y Owen, observación no publicada). Las imágenes que poseen este *power spectrum* se denominan invariantes a escala (o autosimilares, Mandelbrot, 1977). En base al contraste y a la invarianza al escalado de las imágenes aéreas, las teorías propuestas para la función de la inhibición lateral calculan los filtros que modelan los campos receptivos. Si el *power spectrum* de imágenes de diferentes habitats fuera diferente del aéreo, es posible que los campos receptivos en estos habitats tuvieran diferentes estructuras.

En este apartado, se describe el análisis realizado en imágenes naturales subacuáticas y aéreas, con el fin de obtener datos para el análisis de los modelos de la inhibición lateral en la literatura (apartado 4). Nuestra hipótesis es que el gran esparcimiento de la luz al pasar por el agua (Mobley, 1995) hace que el *power spectrum* de las imágenes subacuáticas o su contraste pueda ser distinto del de las imágenes aéreas. En particular, esperamos encontrar contrastes más bajos en

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

las imágenes acuáticas que en las aéreas y tal vez, las imágenes acuáticas tengan diferentes *power spectra* al perder los detalles finos por el esparcimiento de la luz, con lo que la caída de sus *power spectra* con la frecuencia sería más rápida.

Los parámetros que se han analizado son: *power spectrum*, contraste e isotropía (ver introducción).

3.2 Métodos

3.2.1 Elección de las imágenes

Utilizamos imágenes en color RGB de 8-bits por *pixel*, extraídas de la *World Wide Web*. Para las imágenes subacuáticas inspeccionamos 185 de las que aceptamos 21. Para las imágenes aéreas inspeccionamos 193 de las que aceptamos 47. Las direcciones electrónicas de todas las imágenes aceptadas aparecen en el apéndice B. Todas las imágenes aceptadas cumplían los siguientes dos criterios:

1. *Imágenes naturales*: Para eliminar imágenes no naturales, descartamos cualquier imagen en la que aparecieran objetos fabricados por el hombre (Field, 1987, 1993, 1994). Es más, asumimos que debido al esparcimiento de la luz en el agua, las imágenes subacuáticas tienen gradientes de iluminación más suaves que las imágenes terrestres. En consecuencia, no utilizamos imágenes subacuáticas con gradientes pronunciados de iluminación (aunque se aceptaron imágenes con gradientes abruptos debido a oclusiones entre objetos). En el análisis también descartamos imágenes con sombras inconsistentes o derivadas de múltiples focos de luz. No obstante, para imágenes realizadas en aguas poco profundas, se tuvo en cuenta que la reflexión de la luz sobre el fondo podría causar una doble iluminación, la iluminación directa de arriba y la indirecta del suelo. El análisis descartó imágenes de aguas profundas que tuvieran objetos bien iluminados.

2. *Linealidad de las imágenes*: Si la imagen tuviera regiones saturadas o con muy baja exposición, en las que se pierden los detalles finos, su *power spectrum* perdería las frecuencias espaciales altas, obteniendo pendientes mucho más pronunciadas. Para evitar esto, eliminamos las imágenes en las que al menos un *pixel* tuvo uno de los niveles RGB por encima o por debajo del 3% del rango de intensidades. (Este criterio fue una estimación conservadora después de inspeccionar los rangos log-log lineales de los negativos y papeles fotográficos comunes; Kodak Professional Photographic Catalog, Kodak, Rochester, NY.) El rango de intensidades permitido fue [7,248] sobre el rango [0,255] máximo. Otra posible fuente de no linealidad en la

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

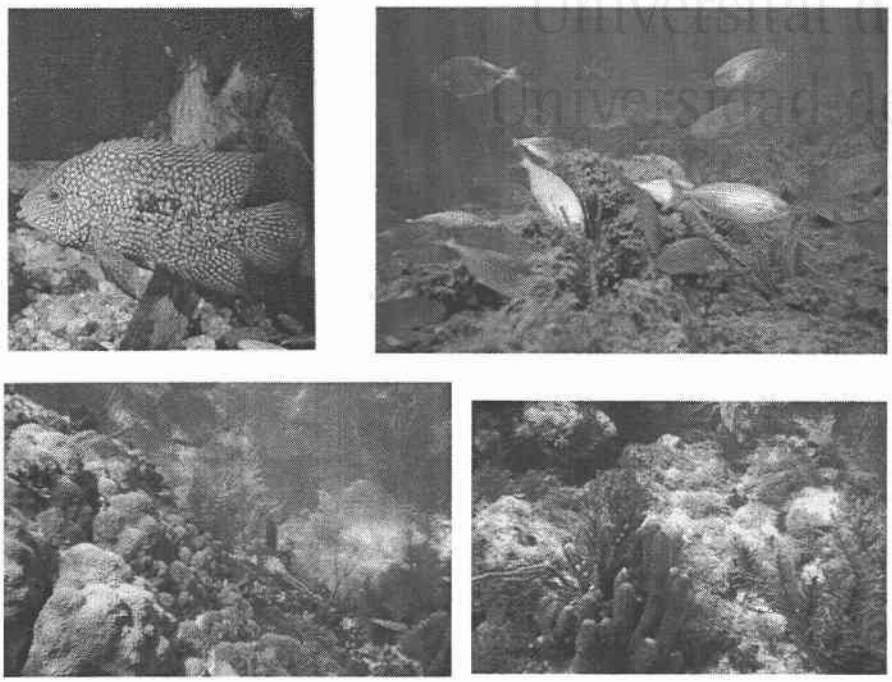


Figura 3.1: Ejemplos de las imágenes subacuáticas utilizadas en este análisis. De arriba a abajo y de izquierda a derecha estas imágenes son: k1, i102, i25 e i23 (Apéndice B).

intensidad de los materiales fotográficos fue que la gamma de la emulsión (la pendiente de su rango lineal en escala log-log) puede ser diferente de uno (Altman, 1995). Para asegurar que esta no linealidad no afecta significativamente la estimación de las pendientes del *power spectrum*, procedimos de la siguiente forma: Normalmente, el *power spectrum* fue calculado después de transformar las imágenes a niveles de gris calculando el promedio de las tres intensidades RGB (Figura 3.1). También se calculó el *power spectrum* de las imágenes elevadas al cubo y a un tercio. La razón para esto es que la tercera potencia y la raíz tercera son desviaciones de la unidad de gamma relativamente grandes (Kodak Professional Photographic Catalog, Kodak, Rochester, NY). En la práctica, este procedimiento de "linealización" a través de las potencias de las imágenes no tiene efecto en las pendientes log-log del *power spectrum* (Figura 3.5, columna derecha). La desviación absoluta en promedio de las pendientes de las imágenes elevadas a un tercio y tercera potencia sobre las imágenes normales fue de sólo 5,6 $\pm$ 4,4% (desviación estandar, SD) y 6,1 $\pm$ 9,1% respectivamente, para las imágenes subacuáticas.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

3.2.2 Medidas estadísticas

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Contraste estadístico

Llamamos contraste estadístico a la razón entre la desviación estandar (SD) de los niveles de intensidad de los *pixels* de la imagen y su media (rms-contrast, van der Schaaf y van Hateren, 1996).

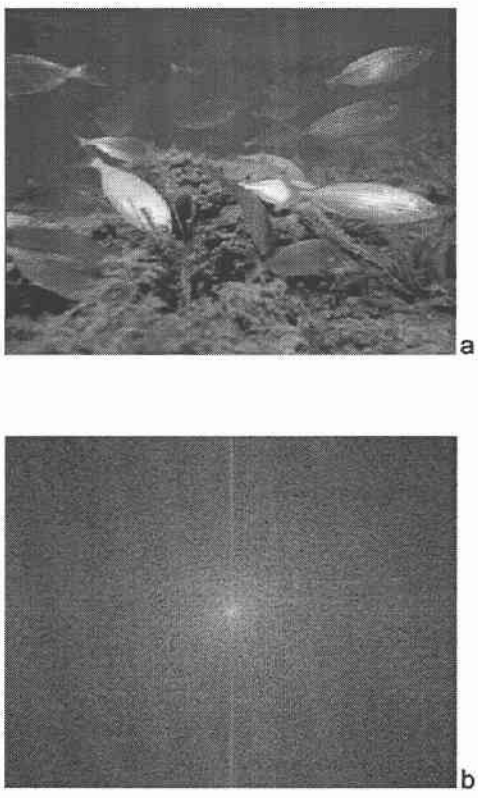


Figura 3.2: Arriba. Imagen i102. Abajo. *Power spectrum* de esta imagen en el que se aprecian líneas horizontales y verticales, producto de la truncación de la imagen con una ventana cuadrada.

Power spectrum y la eliminación de los artefactos debidos a la truncación y al ruido

Como los tamaños de las imágenes no tienen que ser potencias de dos, utilizamos el algoritmo mixed-radix para el cálculo de la transformada de Fourier

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

(Nussbaumer, 1982) programado en Matlab (MathWorks, Natick, MA) para obtener los *power spectra*. Ocasionalmente, los *spectra* tuvieron líneas horizontales y verticales (Figura 3.2), las cuales eran artefactos producidos por el truncamiento rectangular de las imágenes[1]. Ya que estas líneas se extienden hasta frecuencias espaciales tan altas que sólo existe ruido en el resto del *spectrum*, el análisis descartó las líneas que fueron *outliers* relativas al ruido. Para hacer esto, utilizamos dos cuadrados de 50 × 50 *pixels*. Si X e Y fueron los tamaños horizontal y vertical de la imagen, las esquinas superiores izquierdas de los cuadrados fueron colocadas en la posiciones (1,Y/2+10) y (X/2+10,Y+1-50) (donde (1,1) es la esquina superior izquierda de la imagen). Para eliminar una fila entre Y/2 - 9 e Y/2 + 9, calculamos el promedio del logaritmo del *power* en esa fila para las columnas de la 1 a la 50. Sólo permanece la fila si el promedio estuvo dentro del 90% central de una distribución normal con la misma media y varianza como en el primer cuadrado. Se utilizó un procedimiento similar (utilizando el segundo cuadrado) para eliminar las columnas incorrectas. Por simetría, si el análisis eliminó una fila, se eliminaron todas las filas y columnas simétricas respecto al centro del *power spectrum*. La eliminación de las columnas siguió un procedimiento similar. Como resultado, el número de filas y columnas eliminadas fue siempre el mismo, dejando al final un *power spectrum* cuadrado. Mediante este proceso de eliminación de *outliers* no se redujo el tamaño del *power spectrum* en más de 17 filas o columnas.

Para eliminar la influencia del ruido de alta frecuencia en la estimación de los parámetros del *power spectrum*, utilizamos de nuevo un procedimiento basado en dos cuadrados de 50 × 50 *pixels*. La esquina superior izquierda de los cuadrados se colocó en las posiciones (X/2-25,Y+1-50) y (X+1-50,Y/2-25). Ambos cuadrados fueron utilizados para eliminar filas y columnas respectivamente siguiendo un procedimiento similar al descrito con anterioridad.

Un ejemplo del *power spectrum* final aparece en la figura 3.4.

Isotropía del *power spectrum*

Se cortaron los trozos circulares y concéntricos más grandes posibles del *power spectrum*. A continuación se integró el logaritmo del *power* en 72 sectores de 5° no superpuestos (72×5° = 360°), de forma que el primer sector fue en la horizontal de

[1]Estas líneas eran artefactos, porque no había ninguna característica vertical u horizontal dominante en las imágenes subacuáticas estudiadas (Figuras 3.1 y 3.2). Además, estos artefactos desaparecieron cuando se usaron trozos circulares de la imagen (con diámetro igual al 80 % del lado menor de las imágenes) cortados y pegados en imágenes cuadradas para el análisis de Fourier (Figura 3.3). Por contra, los artefactos aparecieron en imagenes artificiales producidas a partir de funciones gaussianas bidimensionales truncadas con ventanas cuadradas de lados igual o más pequeño que la desviación estándar de la gaussiana.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

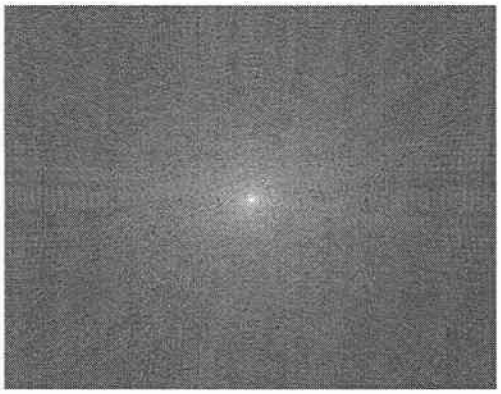


Figura 3.3: *Power spectrum* obtenido de la imagen i102 (Figura 3.2 arriba) utilizando un trozo circular de la imagen cortado y pegado sobre una matriz cuadrada. Como se observa, no aparecen los artefactos (líneas horizontales y verticales) de la figura 3.2 (abajo). Sin embargo, aparecen artefactos radiales, consecuencia de la truncación con una ventana circular. Por eso, este método sólo se utilizó para verificar la procedencia de los artefactos horizontales y verticales (nota a pie de página 1 en este apartado) y no para el análisis final.

$-2,5°$ a $2,5°$. Organizamos estos sectores en 24 muestras de 3 sectores contiguos. Se realizó con las muestras de 15° un análisis de la varianza de una vía para comprobar si pertenecían a poblaciones con idénticas integrales del logaritmo del *power*. Si el *power spectrum* salió estadísticamente anisotrópico, su grado de anisotropía fue evaluado por el coeficiente de variación (razón SD sobre la media) en los 72 sectores, (Burgi y Grzywacz, 1997).

Pendiente del *power spectrum*

Se estimó la regresión lineal del logaritmo del *power* (promediado sobre orientaciones) como función del logaritmo de la frecuencia espacial. Tuvimos que tener

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

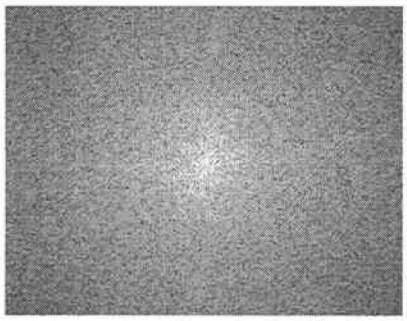


Figura 3.4: *Power spectrum* sin líneas verticales y horizontales y sin la mayoría del ruido de alta frecuencia obtenido por el método de los cuadrados (imagen i102; Figura 3.2, arriba).

en cuenta la óptica de las cámaras, utilizando sus *Modulation Transfer Functions* (MTF; por ejemplo, Lens Work, Canon USA, Lake Success, NY) para corregir las pendientes y los contrastes estadísticos (Field 1993, 1994).

3.3 Resultados

En esta sección, enfatizamos los resultados para las imágenes subacuáticas (aunque comparándolos con los resultados para imágenes aéreas). La razón para esta preferencia es que la literatura ya contiene bastante materia para imágenes aéreas.

Antes de alcanzar el ruido de alta frecuencia, el *power spectrum* de las imágenes subacuáticas en ejes logarítmicos cayó linealmente con la frecuencia (Figura 3.5; coeficiente de correlación medio = -0.984 $\pm$ 0.014, SD). La pendiente del *power spectrum* fue cercana, pero la mayoría de ocasiones (en 17 de 21 *power spec-*

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

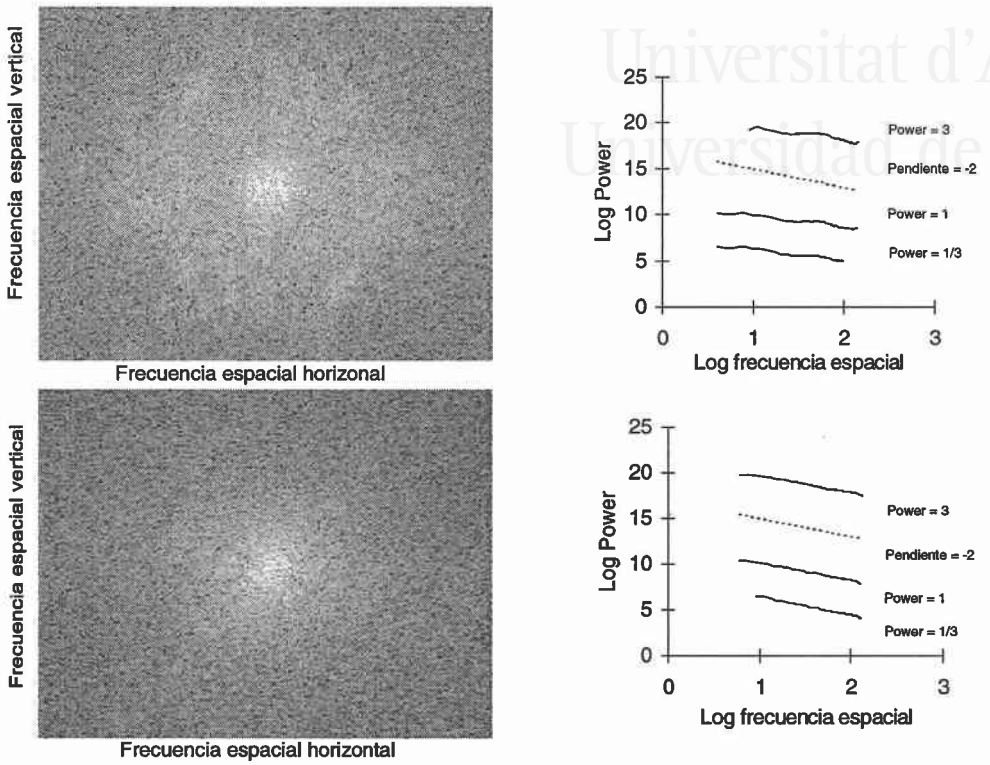


Figura 3.5: Izquierda: *Power spectra* bidimensionales de dos imágenes subacuáticas (arriba, imagen k1; abajo imagen i101). Derecha: Pendientes log-log de los *power spectra* (promediado sobre las orientaciones). Observar que las pendientes de las caídas para las dos imágenes elevadas al cubo y a un tercio son prácticamente las mismas que la pendiente de la caída del *power spectrum* inicial, lo que indica que grandes alteraciones en las "intensidades" de la imagen no afectan al *power spectrum*. Por tanto, lo más probable es que la forma (no las reflectancias) de los objetos es lo que determina el *power spectrum* de las imágenes naturales.

tra) significativamente diferente de -2 (Figura 3.5, *two-sided t-test*, $p < 0{,}01$) (Tabla 3.1). La pendiente media fue -2,21 $\pm$ 0,13 (error estandar– SE), no siendo significativamente diferente de la pendiente media (-2,04 $\pm$ 0,10) de las 47 imágenes aéreas analizadas de igual forma (Figura 3.6). No obstante el contraste estadístico en las imágenes aéreas (0,666 $\pm$ 0,034– SE) fue algo más alto que en las imágenes acuáticas (0,565 $\pm$ 0,041– Figura 3.7). Esta diferencia en los contrastes fue significativa estadísticamente (*one-sided Wilcoxon-Mann-Whitney test*, $n_1 = 21$, $n_2 = 47$, $U = 356$, $p < 0{,}0344$-Sprent, 1993). Aunque nuestros contrastes aéreos fueron más bajos que los obtenidos en otro estudio (0,92 $\pm$ 0.44, SD-van der Schaaf y van Hateren, 1996), la diferencia no fue significativa ($\chi^2 = 25{,}0$; 22 DF, $p < 0{,}298$).

Otra propiedad del *power spectrum* de las imágenes subacuáticas fue que aun-

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

que siendo estadísticamente significativa la anisotropía[2], su grado de anisotropía fue extremadamente pequeño (coeficiente de variación = 0,0182 ± 0.0092– SD), (Tabla 3.2).

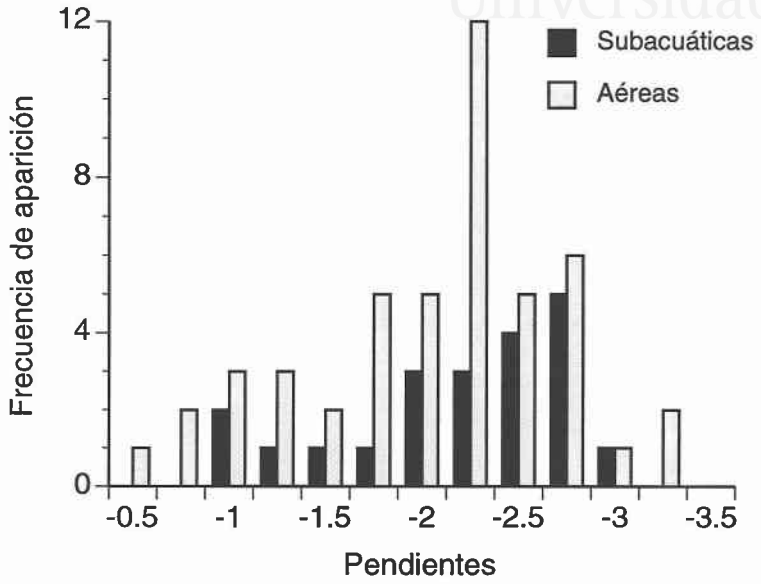


Figura 3.6: Pendientes log-log de los *power spectra* de las imágenes subacuáticas y aéreas estudiadas. Las pendientes acuáticas y aéreas son similares y distribuidas alrededor de -2.

3.4 Discusión

Aunque las pendientes de los *power spectra* de las imágenes subacuáticas no son diferentes de las pendientes de las imágenes aéreas, hay una pequeña, pero significativa diferencia en los contrastes estadísticos. Los contrastes más bajos en el agua son atribuibles al esparcimiento de la luz en el agua. (Por las mismas razones, otros habitats naturales podrían tener contrastes diferentes: habitats con neblina, lagos turbios, ríos, zonas árticas...). A primera vista, es sorprendente que el esparcimiento sólo afecte al contraste, pero no a las pendientes. Pero puesto que elevar las imágenes a varias potencias no afecta a las pendientes (Figura 3.5, columna derecha), concluimos que al *power spectrum* le afecta más el tamaño de los objetos en la imagen que el contraste (o calibración fotográfica). Recientemente, Ruderman (1997) utilizó diferentes métodos para llegar a la misma conclusión.

[2]Para 20 de 21 imágenes, 2,34 < F < 38,2, y así el rango de p fue de p < 0,0066 a p < 10^{-16} (23 grados de libertad (DF) de tipo grupo y 48 de tipo error). El eje principal de las anisotropías detectadas en las imágenes pudo ser en cualquier orientación (Tabla 3.2).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

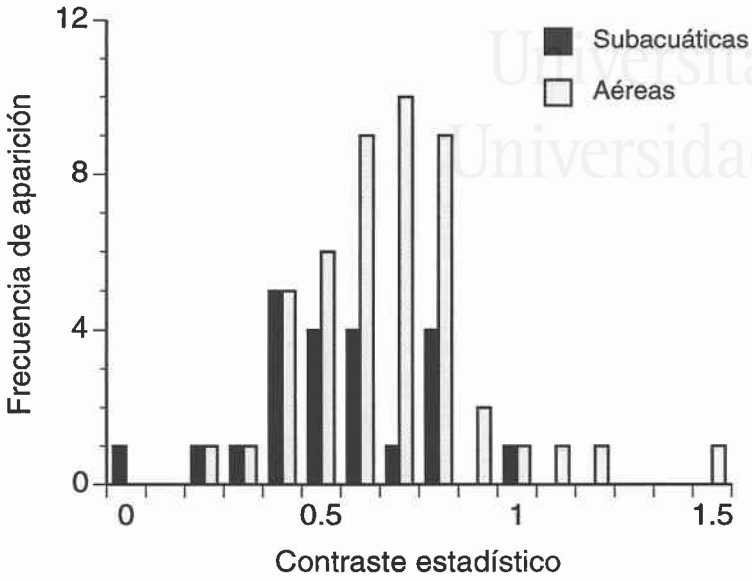


Figura 3.7: Contrastes de las imágenes subacuáticas y aéreas estudiadas. Los contrastes aéreos son significativamente más grandes que los subacuáticos.

En base a estas diferencias, la circuitería de la retina de los animales acuáticos podría ser diferente de la aérea para compensar la pérdida de contraste que se produce en el agua. Como veremos en el apartado siguiente de esta memoria de investigación, los modelos en la literatura (Srinivasan *et al.*, 1982; Atick y Redlich, 1990,1992; McCarthy y Owen, 1996 y comunicación personal) predicirían tal diferencia. No obstante, la gran varianza en las pendientes del *power spectrum* (Figura 3.6, Tabla 3.1, Tolhurst *et al.*, 1992; van der Schaaf y van Hateren, 1996) pone en duda la asunción fundamental de estos modelos, o sea, la propiedad de las imágenes naturales llamada invarianza al escalado (*self-similarity*). Más duda sobre esta asunción surge porque las pendientes individuales son estadísticamente diferentes de -2 (Tabla 3.1). Por tanto, los modelos de los campos receptivos basados puramente en la invarianza al escalado o una única pendiente del *power spectrum* pueden no dar resultados satisfactorios. Aunque la invarianza al escalado puede no ser aplicable a las imágenes naturales, se encontraron otros invariantes que quizá sean útiles en la comprensión de las estructuras de los campos receptivos iniciales. Un invariante es que la regresión lineal se ajustó razonablemente bien a la caída log-log de los *power spectra* con la frecuencia en un rango limitado de frecuencias (Figura 3.5, columna derecha; ver Tolhurst *et al.*, 1992, para alguna evidencia al contrario). En consecuencia, podemos decir de este ajuste, que las imágenes naturales son aproximadamente autoafines (*self-affine*, Mandelbrot, 1977). Otra propiedad útil de las imágenes subacuáticas es que su grado de anisotropía es extremadamente pequeño (aunque estadísticamente signi-

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

imagen	pendiente	t	DF	p
i101	-2,599	-9,2951	80	$2,3093 \cdot 10^{-14}$
i102	-2,904	-12,1599	76	0
i103	-2,276	-2,3915	64	0,0197
i110	-2,414	-4,2825	66	$6,1259 \cdot 10^{-5}$
i131	-1,719	16,9218	94	0
i20	-2,740	-18,9218	110	0
i22	-2,602	-13,1921	110	0
i23	-2,366	-15,9718	118	0
i24	-2,013	-0,8296	119	0,4084
i25	-1,915	3,8563	59	$2,8713 \cdot 10^{-4}$
i32	-2,659	-5,2615	77	$1,2492 \cdot 10^{-6}$
i33	-2,305	-2,5178	41	0,0158
i34	-2,820	-6,8702	37	$4,2246 \cdot 10^{-8}$
i62	-2,756	-6,5576	81	$4,7507 \cdot 10^{-9}$
i83	-2,623	-8,3459	64	$7,9241 \cdot 10^{-12}$
k1	-1,284	15,8113	66	0
i21	-2,740	-17,0959	110	0
i84	-2,008	-0,1061	64	0,9158
i68	-1,059	22,1837	36	0
i128	-1,569	13,0399	79	0
i69	-0,928	29,1978	54	0

Tabla 3.1: Para cada imagen, se presenta la pendiente log-log del *power spectrum* (promediado sobre las orientaciones), y el resultado del análisis estadístico (t-test) acerca de si la pendiente es distinta de -2 (Dunn y Clark, 1987). DF=*Degrees of Freedom* (grados de libertad). $p = 0$ significa $p < 10^{-16}$. Las pendientes se distribuyen alrededor de -2, pero en general, son estadísticamente distintas de este valor.

ficativo). Las imágenes aéreas también tuvieron un pequeño grado de anisotropía (coeficiente de variación 0,0166 $\pm$ 0,0074-SD). Esta relativa isotropía entra en conflicto con los datos obtenidos por otros autores (Field, 1987; Ruderman, 1994; van der Shaaf y van Hateren, 1996; ver también Switkes *et al.*, 1978), pero puede argumentarse que la mayor parte de las anisotropías que obtuvieron estos autores se deben a la truncación de las imágenes con ventanas cuadradas o rectangulares (Ver nota a pie de página 1 de este apartado. Ver también los esfuerzos de van der Schaaf y van der Hateren (1996) para reducir este problema). Y aunque es posible que nosotros hayamos eliminado anisotropías naturales para contener el artefacto de la truncación, debido a este problema, debe ser retomado el estudio de la anisotropía de las imágenes naturales.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.
Volver al índice/Tornar a l'índex

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

imagen	eje máximo	eje mínimo	F	p	coeficiente variación
i101	75°	150°	35,81	0	0,0361
i102	90°	45°	9,416	$5,1317 \cdot 10^{-11}$	0,0154
i103	45°	150°	3,184	$3,5317 \cdot 10^{-4}$	0,0113
i110	60°	210°	2,336	0,0066	0,0112
i131	97°	15°	38,18	0	0,0381
i20	105°	37°	16,15	$1,7764 \cdot 10^{-15}$	0,0116
i22	97°	30°	11,99	$6,0063 \cdot 10^{-13}$	0,0096
i23	75°	30°	27,86	0	0,0115
i24	82°	170°	18,15	$1,1099 \cdot 10^{-16}$	0,0101
i25	120°	150°	6,579	$2,5758 \cdot 10^{-8}$	0,0142
i32	15°	90°	20,05	0	0,0215
i33	15°	105°	4,413	$7,2017 \cdot 10^{-6}$	0,0181
i34	15°	135°	3,025	$6,0715 \cdot 10^{-4}$	0,0196
i62	45°, 135°	0°, 90°	17,52	$3,3307 \cdot 10^{-16}$	0,0273
i83	15°, 165°	105°, 113°	15,82	$2,6645 \cdot 10^{-15}$	0,0343
k1	95°	150°	3,844	$4,1352 \cdot 10^{-5}$	0,0103
i21	0°	45°	13,38	$7,3164 \cdot 10^{-14}$	0,0117
i84	165°	30°	5,669	$2,1436 \cdot 10^{-7}$	0,0136
i68	60°	180°	2,463	0,0042	0,0166
i128	105°	172°	23,59	0	0,0288
i69	ninguna	ninguna	1,443	0,1406	0,0113

Tabla 3.2: Para cada imagen, se presenta los parámetros estadísticos de la anisotropía (F de Fisher y p para 23 grados de libertad de tipo grupo y 48 de tipo error), los ejes dominantes y más débiles de la anisotropía, y su coeficiente de variación. $p = 0$ significa $p < 10^{-16}$. La gran mayoría de las imágenes no son isotrópicas, pero la anisotropía es pequeña.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

4

Teorías existentes para la inhibición lateral

En este apartado, se describe el análisis que se ha realizado de las teorías existentes en la literatura sobre la función de la inhibición lateral en la retina. A continuación se describe la organización de la exposición de cada teoría. En primer lugar, se describirá cuáles son los principios y las hipótesis sobre las que se basa la teoría (Planteamiento). En este subapartado, se ha tenido especial atención en presentar los conceptos de forma que pueda comprenderse la teoría intuitivamente. En el segundo subapartado (Formulación de la teoría), se resume la teoría tal y como fue descrita por sus autores, con la formulación matemática necesaria e introduciendo los conceptos preliminares necesarios. El tercer subapartado (Métodos) contiene todo el trabajo que ha sido realizado para analizar la teoría. En el cuarto subapartado (Resultados), se describe el comportamiento que ha presentado la teoría tanto en las simulaciones (Resultados computacionales) como en los análisis matemáticos (Resultados analíticos). Por último, en el quinto subapartado (Conclusiones), se resume y se discute de forma detallada el comportamiento de la teoría y la contribución de cada uno de los parámetros que intervienen en la misma.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

4.1 Teoría de la codificación predictiva

4.1.1 Planteamiento

Srinivasan *et al.* (1982) proponen que la inhibición lateral es un mecanismo para la compresión de la intensidad luminosa en el rango limitado de respuesta de las interneuronas, en nuestro caso, las células bipolares. Esta compresión la realizan como la sustracción de la señal del fotorreceptor y la señal esperada. Esta señal esperada se calcula a partir de las señales en los fotorreceptores vecinos, aprovechando la alta correlación que existe entre puntos vecinos en las imágenes naturales[1]. De esta forma, se permite que pequeñas fluctuaciones de la señal captadas por los fotorreceptores puedan ser tratadas con la sensibilidad necesaria, permitiendo que las interneuronas trabajen sobre un rango más amplio de intensidades luminosas. El filtro que modela la inhibición lateral depende fuertemente de la razón señal/ruido de la entrada y del grado de correlación espacial en las imágenes. El perfil de este filtro es óptimo desde el punto de vista de una teoría estadística llamada codificación predictiva. Este esquema de codificación predictiva también reduce la redundancia espacial permitiendo a la matriz de interneuronas transmitir un mayor número de imágenes. No se reconstruye o se extraen rasgos específicos de la imagen, simplemente ésta es recodificada.

4.1.2 Formulación de la teoría

La base de esta teoría es la estimación de la respuesta en un punto a partir de la respuesta en los puntos vecinos (Srinivasan *et al.*, 1982). Para esta estimación, se utiliza el método de codificación predictiva para tratamiento de señales que se basa en la obtención de un modelo de regresión lineal (Papoulis, 1965). La función a minimizar en la regresión es la suma de los cuadrados de las diferencias entre la señal obtenida y la señal esperada. La señal esperada depende de la autocorrelación entre puntos vecinos. Para una matriz de tamaño $2n+1 \times 2n+1$, la respuesta esperada en el punto central es:

$$\hat{x}_{0,0} = \sum_{i=-n}^{n} \sum_{j=-n}^{n} h_{i,j} \cdot V_{i,j} \tag{4.1}$$

donde $h_{0,0} = 0$ y $h_{i,j}$ es la contribución de la respuesta, $V_{i,j}$, del fotorreceptor en la

[1] En una imagen aleatoria, la variación de la intensidad de un punto a otro es impredecible. Pero en las imágenes naturales, existen objetos que forman zonas de tamaño finito en las que la reflectancia no cambia dramáticamente. Por tanto, las imágenes naturales no tienen intensidades aleatorias sino que están espacialmente correladas a cortas distancias (Kretzmer, 1952). La distancia a la que la correlación cae depende de imagen a imagen, dependiendo del tamaño, textura, distancia entre los objetos y de la calidad de la óptica.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

posición (i,j). El sistema de ecuaciones que debe ser resuelto para obtener el filtro h que modela la inhibición lateral estará formado por $(2n+1)^2-1$ ecuaciones, donde la ecuación i+j-sima (i,j $\neq$0) será:

$$\sum_{k=-n}^{n}\sum_{l=-n}^{n} R_{i,j;k,l}\cdot h_{k,l} = R_{0,0;i,j} \tag{4.2}$$

donde $R_{i,j;k,l}$ es la autocorrelación de la imagen en las posiciones (i,j) y (k,l). Srinivasan *et al.* (1982) definen la autocorrelación como:

$$R_{i,j;k,l} = < I_{i,j}\cdot I_{k,l} >_{\text{Imágenes}} \tag{4.3}$$

donde $I_{i,j}$ es la intensidad en la posición (i,j) y <> es el promedio sobre la población de las imágenes naturales. Es importante observar que $I_{i,j}$ y $V_{i,j}$ se asumen proporcionales, por tanto, no importa si utilizamos uno u otro para la obtención de los $h_{i,j}$. La razón es que multiplicando $R_{i,j;k,l}$ por una constante de proporcionalidad no cambia la ecuación 4.2.

Las propiedades de las escenas naturales descritas en el apartado 3 restringen $R_{i,j;k,l}$. Esto se debe a que la transformada inversa de la transformada de Fourier del *power spectrum* es la autocorrelación. Por tanto, que el *power spectrum* sea prácticamente isotrópico implica que $R_{i,j;k,l}$ también lo es, es decir, $R_{i,j;k,l}$ tiene invarianza rotacional. Además, como el centro de cada imagen es arbitrario, $R_{i,j;k,l}$ tiene invarianza traslacional. Por tanto, la función de autocorrelación general es:

$$R(r) = I^2 + S^2 F\left(\frac{r}{\lambda}\right) \tag{4.4}$$

donde $r > 0$ es la distancia entre fotorreceptores, I es la intensidad media, S la desviación estándar (SD) de las intensidades en la imagen, λ una constante espacial y F es cualquier función que caiga con la distancia. Srinivasan *et al.* (1982), utilizaron $F(\frac{r}{\lambda}) = e^{-\frac{|r|}{\lambda}}$.

Como el ruido en dos fotorreceptores es independiente, la función de autocorrelación cambia cuando r=0, es decir, cuando estamos en el propio fotorreceptor:

$$R_{i,j;i,j} = I^2 + S^2 + N^2 \tag{4.5}$$

$$R_{i,j;k,l} = I^2 + S^2\cdot F\left(\frac{r}{\lambda}\right),\ (i,j)\neq(k,l) \tag{4.6}$$

donde N es la SD del ruido del fotorreceptor y $r = \sqrt{(i-k)^2+(j-l)^2}$.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

4.1.3 Métodos computacionales

Análisis de parámetros

El resultado al que llegamos después de realizar el álgebra necesaria para reducir el número de parámetros es:

$$R_{i,j;i,j} = 1 + \Omega^2 + \frac{m^2}{I} \tag{4.7}$$

$$R_{i,j;k,l} = 1 + \Omega^2 \cdot F\left(\frac{r}{\lambda}\right), \; i \neq j \tag{4.8}$$

donde absorbemos I^2 en $R_{i,j;k,l}$ (que es posible porque no cambia la ecuación 4.2), $\Omega = \frac{S}{I}$ es el contraste estadístico de la imagen y $m = \frac{N^2}{I}$ es el parámetro que determina las características frente al ruido del fotorreceptor (cuanto más grande m, más ruidoso es el fotorreceptor). Las ecuaciones 4.7 y 4.8 son las que utilizamos para la programación de la teoría.

Funciones de autocorrelación

Para poder utilizar diferentes funciones de autocorrelación, se calculó la transformada inversa de Fourier del *power spectrum*:

$$\tilde{\Psi}(f) = \frac{B}{(C^2 + f^2)^{\frac{p}{2}}} \tag{4.9}$$

donde B, C y p son constantes positivas y $p \geq 2$ no tiene por que ser un número entero y f es la frecuencia espacial 2D. La razón para utilizar esta función es que para $p = 2$, el *power spectrum* cae como f^{-2} a frecuencias altas, imitando el promedio de las imágenes naturales (apartado 3). La transformada inversa de Fourier de esta función en coordenadas polares es:

$$\Psi(r) = \frac{4}{(2\pi)^2} \int_0^{\frac{\pi}{2}} d\theta \int_0^{\infty} df\, f \frac{B}{(C^2 + f^2)^{\frac{p}{2}}} e^{-i2\pi f r \cos(\theta - \alpha)} \tag{4.10}$$

donde α es una constante.

Integrando primero por θ utilizando Gradshteyn-Rizhik (1994) 3.715 19 ($n = 0$, $z = 2\pi f r$) se obtiene:

$$\Psi(r) = \frac{B}{\pi^2} \int_0^{\infty} df\, f \frac{1}{(C^2 + f^2)^{\frac{p}{2}}} \frac{\pi}{2} J_0(2\pi f r) \tag{4.11}$$

donde J_0 es la función de Bessel de orden cero de primer tipo. Esta integral puede ser evaluada a partir de Gradshteyn-Rizhik (1994) 6.565 4 ($\nu = 0$, $\mu = \frac{p}{2} - 1$, $b = 2\pi r$, $a = C$) obteniendo:

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

$$\Psi(r) = \frac{B\pi^{\frac{p-4}{2}}}{2C^{\frac{p-2}{2}}\Gamma(\frac{p}{2})} r^{\frac{p-2}{2}} K_{(\frac{p-2}{2})}(2\pi rC) \tag{4.12}$$

donde Γ es la función gamma y $K_{(\frac{p-2}{2})}$ es la función de Bessel de orden $(\frac{p-2}{2})$ de segundo tipo. Por Gradshteyn-Rizhik (1994) 8.486 16, puede invertirse el signo del orden de K:

$$\Psi(r) = \frac{B\pi^{\frac{p-4}{2}}}{2C^{\frac{p-2}{2}}\Gamma(\frac{p}{2})} r^{\frac{p-2}{2}} K_{\frac{p-2}{2}}(2\pi rC) \tag{4.13}$$

A partir del resultado obtenido en el apartado 3 para la pendiente log-log del *power spectrum*, fijamos p a valores enteros cercanos a los resultados obtenidos:

- $p = 2$: $\Psi(r) = A_2 K_0(\frac{r}{\lambda})$, (Gradshteyn-Rizhik (1994) 8.339 1 para evaluar Γ, $C = \frac{1}{2\pi\lambda}$, $A_2 = \frac{B}{2\pi}$).
- $p = 3$: $\Psi(r) = A_3 e^{-\frac{r}{\lambda}}$, (Gradshteyn-Rizhik (1994) 8.469 3 y Gradshteyn-Rizhik 8.339 2 para evaluar Γ, $A_3 = \frac{A}{(2\pi)^2}$).
- $p = 5$: $\Psi(r) = A_5(1+\frac{r}{\lambda})e^{-\frac{r}{\lambda}}$, (Gradshteyn-Rizhik (1994) 8.468, 8.339 2; n=1 en el primero y n=2 en la segunda, $C = \frac{1}{2\pi\lambda}$, $B = \frac{A}{(2\pi)^2\lambda}$, $A_5 = B(2\pi)^2\lambda^3$).

La figura 4.1 ilustra el comportamiento de estas tres funciones de autocorrelación. Ajustamos las tres funciones para que intersecten en r=5, de forma que: $A_2 = \frac{1}{0{,}421 \cdot e}$, $A_3 = 1$, $A_5 = \frac{1}{2}$ y λ=5. A partir de los valores de este ajuste, estimamos el tamaño de la matriz usada para calcular el filtro de inhibición lateral (este tamaño corresponde a la extensión más grande de inhibición posible). Se eligió aquel tamaño en el que la caída de la autocorrelación fuera aproximadamente el 5% del máximo de la autocorrelación más lenta (p=5) (Figura 4.1).

Implementación

Se calculó sólamente un cuadrante de la matriz de autocorrelación porque como argumentamos antes de la ecuación 4.4, la autocorrelación es una función aproximadamente isotrópica. El tamaño del cuadrante fue de 15×15 *pixels*, dando una matriz de 29×29 *pixels*. A continuación, se obtuvo la solución del sistema de ecuaciones lineales que determinaron el filtro, invirtiendo la matriz de coeficientes y multiplicando por la columna de los términos independientes. Se reorganizaron las soluciones para formar el filtro definitivo, insertando el 1 central del filtro (excitación) y multiplicando el resto del filtro por -1 (inhibición). Para todas las simulaciones se utilizó λ=5 (como la ecuación 4.4 demuestra, las variaciones de λ

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

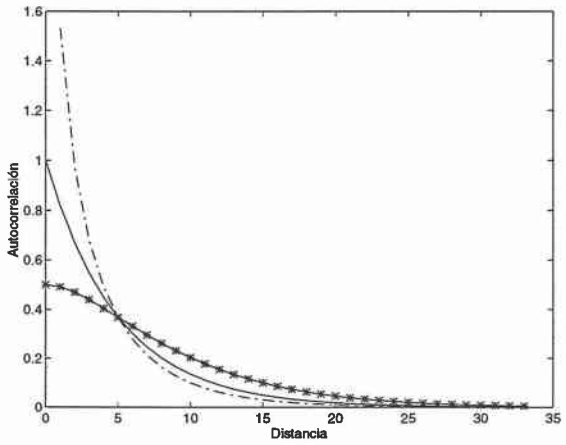


Figura 4.1: Funciones de autocorrelación. Las tres funciones se cruzan en r=5 para las constantes elegidas. Línea punteada, p=2. Línea sólida, p=3. Línea con asteriscos, p=5. La caída más lenta se produce para esta última función y fue la que determinó el tamaño de la matriz usada para calcular la extensión de la inhibición lateral, o sea el tamaño máximo posible del filtro.

sólo cambian la escala espacial del filtro, no su forma general. Por tanto, nuestras conclusiones son independientes de λ). El programa obtuvo el filtro teórico para una variable, la iluminación media (I), y a partir de 3 parámetros, el contraste (Ω), la tendencia a ser ruidoso del fotorreceptor (m) y la pendiente log-log del *power spectrum* (p).

Extracción del radio de la inhibición lateral

Consideramos el radio de la extensión de la inhibición lateral en esta teoría el segundo cambio de signo del filtro, de negativo a positivo, que se produce comenzando desde el centro del filtro. Para que los radios no tengan valores discretos, se interpola linealmente el punto de corte con el eje de ordenadas. En

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

caso que no exista el segundo cambio de signo, el radio será el máximo posible (15 *pixels*). Finalmente, suavizamos el radio como función de intensidad con una *spline*.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

4.1.4 Resultados

Computacionales

Se realizaron simulaciones con los siguientes valores de variables y parámetros:

- Intensidad luminosa: Rango $[10^{-5}, 10]$ a intervalos de $10^{0,5}$ unidades en escala logarítmica.
- Autocorrelación: Se utilizaron las funciones de autocorrelación asociadas con los exponentes p=2, p=3 y p=5 (ver Métodos, ecuación 4.9) (Figura 4.3).
- Contraste: A partir de los contrastes obtenidos en el apartado 3, se utilizó $\Omega = \frac{1}{3}$, $\Omega = \frac{2}{3}$ y $\Omega = 1$, que caracterizaban todo el rango de contrastes obtenido para las imágenes analizadas (Figura 4.4).
- Tendencia a ser ruidoso del fotorreceptor: Este parámetro tuvo que ser explorado empíricamente y se utilizaron en nuestras simulaciones $m = 10^{-4}$, $m = 10^{-3}$ y $m = 10^{-2}$ (Figura 4.5).

En la figura 4.2 aparece un ejemplo de filtro con periferia inhibidora calculado a partir de la teoría de la codificación predictiva. Es difícil ver en esta figura, pero después de una fase negativa, el filtro vuelve a ser positivo. A partir de filtros como éste, se calcula la extensión de la inhibición.

El comportamiento de la extensión de la inhibición lateral con la intensidad es el mismo para cada uno de los parámetros. A bajas intensidades se produce una meseta de saturación en el tamaño máximo que puede llegar a tener el filtro, cayendo a continuación a intensidades luminosas intermedias y finalmente llegando a otra nueva meseta a muy alta intensidad de luz.

El efecto de p es reducir la caída de la extensión de la inhibición a medida que p aumenta (Figura 4.3). En el límite de p=2, la extensión tiende al límite infinitesimal (discutido en el apartado siguiente).

El efecto de Ω es comenzar la caída de la extensión de la inhibición a intensidades más bajas a medida que Ω aumenta. Como resultado, la extensión es más pequeña cuando el contraste aumenta para una misma intensidad (Figura 4.4).

El efecto de m es, al contrario del parámetro anterior, comenzar la caída de la extensión de la inhibición a intensidades más bajas cuando m disminuye, por tanto, la extensión de la inhibición es más pequeña a medida que m es más pequeña (Figura 4.5).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

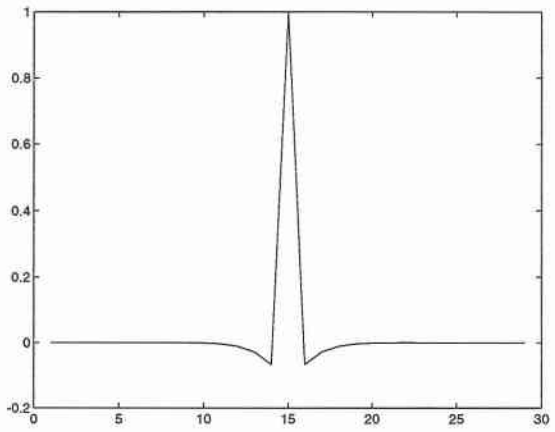


Figura 4.2: Ejemplo de filtro de la teoría de la codificación predictiva. Parámetros: I=10^{-3}, $\Omega = 2/3$, m=0,001 y p=3. Es difícil ver en esta figura, pero después de una fase negativa, el filtro vuelve a ser positivo.

Analíticos

Ahora demostramos que a baja luz, la teoría de la codificación predictiva predice independientemente de los valores de sus parámetros que la forma de la inhibición lateral es la misma que la de la función de autocorrelación. Por tanto, a bajas luces, el filtro jamás vuelve a ser positivo. Esto causaría una extensión infinita en las figuras 4.3, 4.4 y 4.5 y haría como consecuencia, caer la extensión del filtro a medida que la intensidad aumentara. La única razón por la que las gráficas muestran una saturación a bajas intensidades de luz es el tamaño finito de la matriz necesaria para la simulación.

El sistema de ecuaciones (4.2) que se debe resolver para obtener el filtro que modela la inhibición lateral es:

$$R_{i,j;k,l} \cdot h_{k,l} = R_{0,0;i,j} \tag{4.14}$$

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

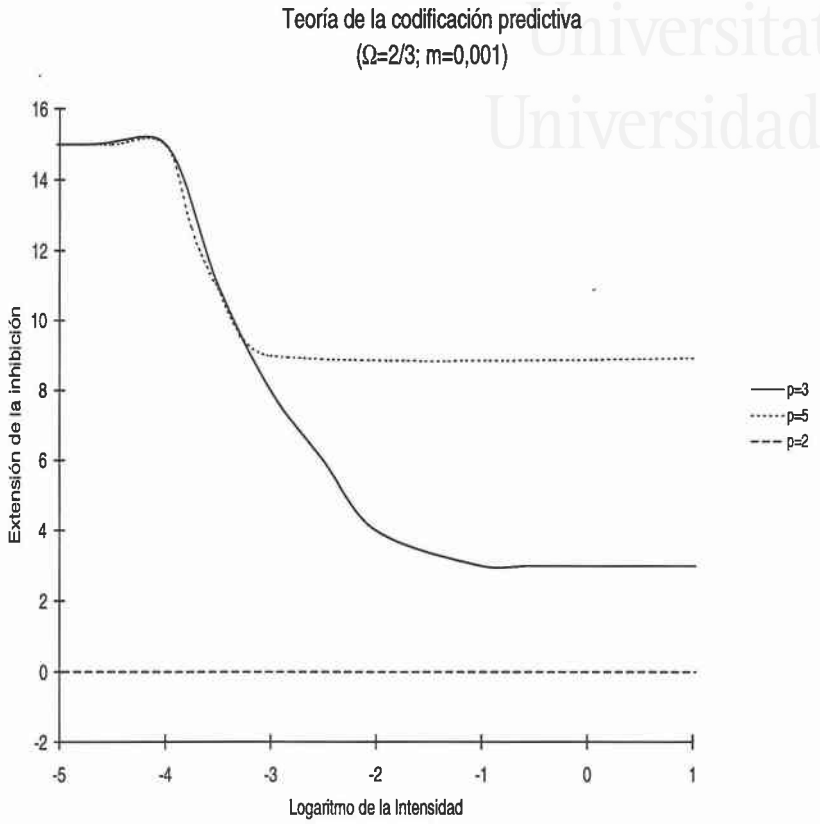


Figura 4.3: Resultado de las simulaciones para la teoría de la codificación predictiva. Curva estándar: $\Omega = \frac{2}{3}$; m=0,001; p=3. La extensión de la inhibición lateral cae con la intensidad. También, a medida que p cae, la extensión cae, llegando al límite de extensión infinitesimal para p=2.

donde estamos usando la convención de suma de cálculo tensorial, o sea, cuando un sufijo minúsculo latino aparece repetido en un término, entenderemos que hay una suma con respecto a este sufijo sobre todos sus posibles valores. Ordenemos el tensor $R_{i,j;k,l}$ como una matriz tal que los valores $R_{i,j;i,j}$ estén en la diagonal (todo lo que hay que hacer es ordenar los índices i,j en una secuencia). Notemos que en esta matriz todos los valores de la diagonal son idénticos, o sea, $R_{i,j;i,j} = R_{k,l;k,l} = R_0$ (ecuación 4.5). Si realizamos una eliminación gaussiana de esta matriz, los pivotes tienen las potencias más altas de R_0 que cualquier otro elemento de sus filas. De las ecuaciones 4.7 y 4.8, se observa que la única dependencia relevante de la luz se produce en la función de autocorrelación cuando (i,j)=(k,l). Por tanto, el cambio de luz solo afecta a la autocorrelación de manera relevante dentro del propio fotorreceptor. En este caso, a medida que la intensidad baja, la razón $R_0/R_{i,j;k,l}$ ((i,j)≠(k,l)) aumenta de manera inversamente

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

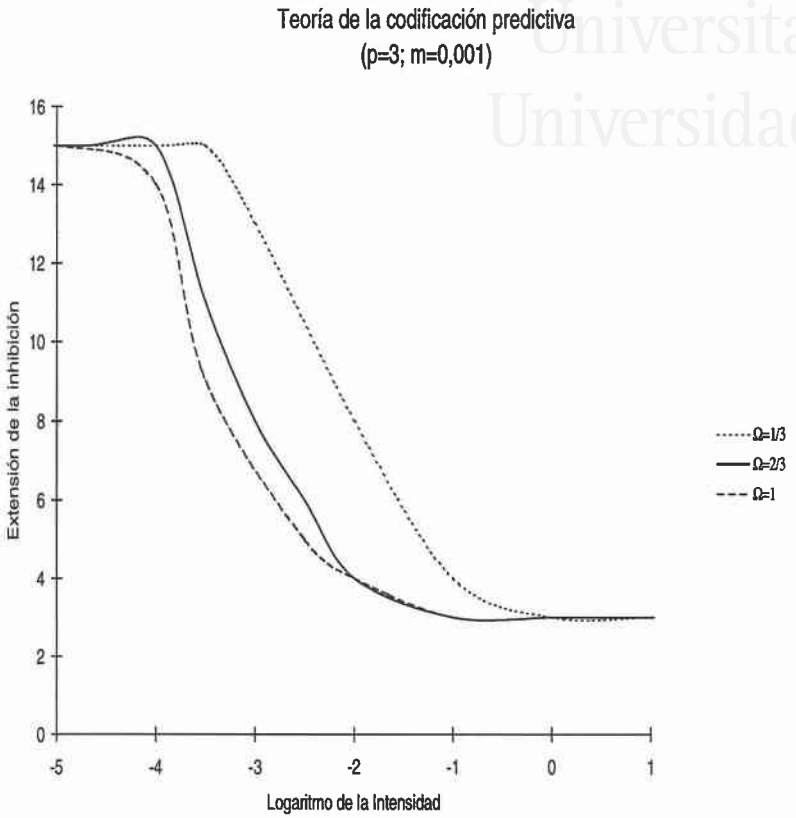


Figura 4.4: Resultado de las simulaciones para la teoría de la codificación predictiva. Curva estándar: $\Omega = \frac{2}{3}$; m=0,001; p=3. La extensión de la inhibición cae con la intensidad. También, a medida que Ω aumenta, la extensión se reduce.

proporcional a la luz. Como consecuencia, a muy baja luz, los pivotes del sistema de ecuaciones después de la eliminación gaussiana dominan a los otros elementos. El sistema de ecuaciones queda:

$$\begin{aligned} R_0 \cdot h_{-n,-n} + \varepsilon_{-n,-n;-n,-n+1} \cdot h_{-n,-n+1} + \ldots + \varepsilon_{-n,-n;n,n} \cdot h_{n,n} &= R_{0,0;-n,-n} \\ R_0^2 \cdot h_{-n,-n+1} + \ldots + \varepsilon_{-n,-n+1;n,n} \cdot h_{n,n} &= R_0 \cdot R_{0,0;-n,-n+1} \\ \ldots & \\ R_0^{(2n+1)^2-1} \cdot h_{n,n} &= R_0^{(2n+1)^2-2} \cdot R_{0,0;n,n} \end{aligned}$$

donde $\varepsilon_{i,j;k,l}$ son muy pequeños en comparación con las potencias de R_0 en los pivotes. Si tomamos en cuenta que por la simetría del filtro $h_{i,j} = h_{-i,-j}$, la solución aproximada para este sistema de ecuaciones es:

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

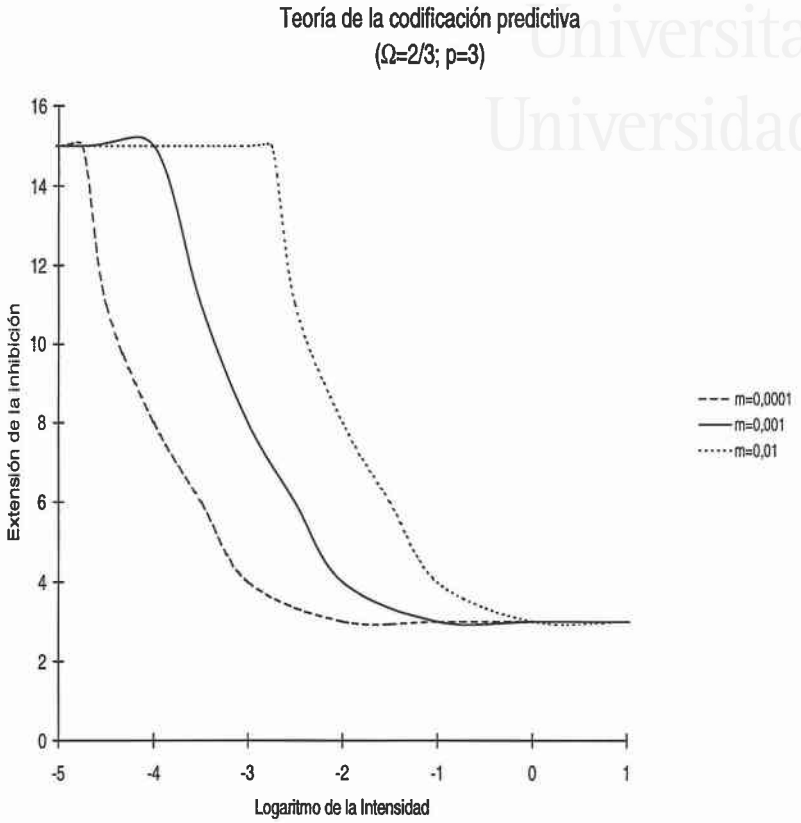


Figura 4.5: Resultado de las simulaciones para la teoría de la codificación predictiva. Curva estándar: $\Omega = \frac{2}{3}$; m=0,001; p=3. La extensión de la inhibición cae con la intensidad. También, a medida que m aumenta la extensión aumenta.

$$h_{i,j} = \frac{R_{0,0;i,j}}{R_0} \tag{4.15}$$

Por tanto, a muy baja luz, los valores del filtro caen como la función de autocorrelación, independientemente de los parámetros de la teoría.

4.1.5 Conclusiones

Al contrario de lo que ocurre en los experimentos biológicos (ver introducción), la extensión de la inhibición nunca crece con la intensidad.

Todas las curvas tienen una meseta tanto a bajas como a altas intensidades, de forma que la meseta a baja luz corresponde a una extensión de la inhibición más grande.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

La teoría tiene tres parámetros libres: p (pendiente log-log del *power spectrum*), Ω (contraste) y m (tendencia del fotorreceptor a ser ruidoso). Esta tendencia aumenta a medida que el periodo de integración del fotorreceptor disminuye o a medida que su respuesta a un fotón individual aumenta (Dodge *et al.* (1968), Wong *et al.* (1982), Grzywacz *et al.* (1988)).

La meseta de baja luz es el máximo tamaño posible del filtro que se programó. Esto ocurre porque, como se probó analíticamente, la extensión del filtro inhibidor tiende a infinito a bajas intensidades. La razón es que a baja luz hay mucho ruido y hay que promediar espacialmente más para tener una respuesta aceptable.

Las simulaciones demuestran que la meseta a alta luz sólo depende de p y a medida que p es mayor la meseta comienza más arriba. A medida que p crece, la autocorrelación entre fotorreceptores distantes se hace significativa, por tanto, la inhibición óptima debe abarcar a puntos más alejados (Figura 4.1). En el extremo, p=2, la autocorrelación es infinitamente angosta (o sea, su amplitud tiende a infinito cuando el radio tiende a cero), por lo que la extensión de la inhibición también es infinitamente angosta y llega a un radio de cero. La razón para este comportamiento extremo es que para p=2 (pero no para $p > 2$), la integral bidimensional de la ecuación 4.9 por f es impropia. Como la integral del *power spectrum* es la varianza, esto indica que esta ecuación con p=2 corresponde a una señal con varianza infinita. La varianza es la autocorrelación a la distancia cero (ecuación 4.3). En otras palabras, estamos en una situación donde la autocorrelación es similar a una función δ de Dirac (infinitamente más grande en cero que en los otros valores). Por tanto, sólo los valores de la diagonal importan en la ecuación 4.14, probando que para p=2, la ecuación 4.15 es siempre verdadera, independientemente de la luz. Como consecuencia, el único valor del filtro significativamente distinto de cero es $h_{0,0}$, haciendo el filtro infinitamente angosto. En conclusión, para p=2, la varianza es tan alta que efectivamente elimina la correlación entre puntos de la imagen haciendo innecesario el promediado espacial a través de inhibición lateral.

La intensidad en la que se da la caída (intensidad crítica), no depende fuertemente de p sino mucho más del contraste y de la respuesta del fotorreceptor.

La intensidad crítica disminuye a medida que el contraste crece. De la ecuación 4.7 se observa que a medida que el contraste aumenta se necesita una intensidad más pequeña para que el término tercero domine. O en palabras más simples, a las imágenes con grandes contrastes sólo les afecta el ruido cuando la luz es extremadamente baja. La intensidad crítica cae como $\frac{1}{\Omega^2}$ como se observa en la figura 4.4.

A medida que m crece, la intensidad crítica crece. Esto puede verse directamente en la ecuación 4.7.

Una predicción de la teoría de la codificación predictiva es que a bajas intensidades la forma de la inhibición lateral será proporcional a la autocorrelación en

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

las imágenes naturales. Nosotros, no encontramos diferencias en la autocorrelación entre agua y aire (apartado 3), pero no significa que no haya otros habitats en los que exista esta diferencia. Si estos habitats existieran, podrían servir para diseñar un test más fuerte de la teoría.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

4.2 Teoría de la máxima decorrelación

4.2.1 Planteamiento

Atick y Redlich (1992), descomponen la computación que realiza la retina en dos etapas. En una primera etapa, se elimina el ruido y en la segunda etapa se elimina la redundancia que hay en la señal de entrada. En la primera etapa del procesamiento de la señal, las imágenes pasan a través del medio óptico del ojo y la calidad de la imagen se reduce un poco (sección 1.1.1). La imagen resultante es captada por los fotorreceptores y filtrada para reducir el ruido debido al proceso cuántico de absorción de fotones. Para eliminar el ruido, se calcula un filtro que limpia la señal de entrada de manera óptima. En la segunda etapa, una vez eliminado el ruido del fotorreceptor, se eliminan las redundancias espaciales que existen en la imagen. Para esta eliminación de redundancias, Atick y Redlich utilizan el resultado para la pendiente log-log del *power spectrum* obtenido por Field (1987). Ellos usan esta pendiente y cálculo variacional para computar el filtro que elimina la correlación de los elementos de salida (en nuestro caso, las células bipolares) al máximo.

4.2.2 Formulación de la teoría

La transformada de Fourier del filtro para la teoría propuesta por Atick y Redlich (1992) es:

$$\tilde{h}(f) = \frac{M(f)\sqrt{\rho}}{(M^2(f)[\tilde{\Psi}(f) + N^2] + N_0)^{\frac{1}{2}}} \tag{4.16}$$

donde f es frecuencia espacial, ρ es una constante, $\tilde{\Psi}(f)$ es el *power spectrum* "típico" de las imágenes naturales definido como:

$$\tilde{\Psi}(f) = \frac{A\Omega^2 I^2}{(1 + (\frac{f}{a})^2)^{\frac{p}{2}}} \tag{4.17}$$

y $M(f)$ es la transfornada de Fourier del filtro que tiene en cuenta la *modulation transfer function* (MTF) óptica así como el filtrado necesario para eliminar el ruido:

$$M(f) = \frac{1}{N}\left[\frac{1}{I}\frac{\tilde{\Psi}(f)}{\tilde{\Psi}(f) + N^2}\right]^{\frac{1}{2}} e^{-2(\frac{|f|}{f_c})^{\alpha}} \tag{4.18}$$

Los parámetros que intervienen son: N (ruido de la señal en la entrada debido al proceso cuántico de absorción de fotones), N_0 (ruido en la sinapsis del fotorreceptor), A una constante de proporcionalidad, Ω (contraste), a (una escala espacial),

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

p (pendiente log-log del *power spectrum*) y f_c y α que tienen en cuenta la óptica del ojo[2]. Y de nuevo, I es la intensidad.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

4.2.3 Métodos computacionales

Análisis de parámetros

El resultado al que llegamos después de realizar el álgebra necesaria para reducir el número de parámetros en 4.16, 4.17 y 4.18 es:

$$\tilde{h}(f') = \frac{(F_2(f')\Omega^2)^{\frac{1}{2}}}{(I'(\Omega^2 I' + \beta F_2(f'))(\Omega^2 + \beta F_2(f') e^{2(\frac{f'}{f_c'})^{\alpha}}))^{\frac{1}{2}}} \tag{4.19}$$

donde:

1. $f' = \frac{f}{a}$,
2. $F_2(f') = (1 + f')^{\frac{p}{2}}$,
3. $N^2 = Im$ (la misma definición que la que aparece después de la ecuación 4.8),
4. $\beta = \frac{mN_0^2}{A}$,
5. $f_c' = \frac{f_c}{a}$,
6. $I' = \frac{I_0}{N_0^2}$.

El significado de los nuevos parámetros es el siguiente:

1. β es el parámetro que sintetiza la tendencia a ser ruidoso de la salida del fotorreceptor,
2. f_c' y α son los parámetros relativos a la óptica del ojo (cuanto más grande f_c' más ancho el MTF y por tanto mejor la resolución óptica del ojo).

[2]El efecto de la óptica del ojo se tiene en cuenta multiplicando las imágenes por la función de transferencia del ojo (MTF, que es una función de la frecuencia espacial que es medible experimentalmente por medios puramente óptico-físicos).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Implementación

El tamaño del filtro que se obtiene con el programa es de 513×513 *pixels*. En primer lugar, se obtiene la matriz con las frecuencias de tamaño 513×513. A continuación, se obtiene el filtro en el dominio de las frecuencias, utilizando la ecuación 4.19. Por último, se aplica la transformada inversa bidimensional de Fourier para obtener el filtro en el dominio del espacio. El programa obtiene el filtro teórico a partir de una variable, la iluminación media (I'), y cuatro parámetros, el contraste (Ω), la tendencia a ser ruidosa la salida del fotorreceptor (β), la pendiente log-log del *power spectrum* (p) y la óptica del ojo (f_c). (El parámetro α es bastante constante en la Biología por tanto no está libre. Se utilizó $\alpha = 1,4$; Atick y Redlich, 1992).

Extracción del radio de la inhibición lateral

Los filtros mostraron oscilaciones que son producidas por tener una ventana finita que trunca la transformada de Fourier (Figura 4.6). La oscilación es un problema de truncación, ya que, en este caso, el filtro real se convuelve con la transformada de Fourier de una onda cuadrada. Estas oscilaciones son problemáticas ya que filtros muy semejantes, pero con distintas oscilaciones pueden tener radios dispares utilizando el criterio de extracción del radio descrito para la teoría anterior. Las oscilaciones, un artefacto numérico inevitable, podrían reducirse, pero no eliminarse, ensanchando el tamaño de la ventana. Pero este ensanchamiento costaría tiempo de computación que fue ya bastante largo. Por tanto, para evitar tener que ensanchar la ventana demasiado, desarrollamos un algoritmo alternativo para estimar la extensión del filtro de manera robusta a pesar de las oscilaciones:

1. Extraemos la sección 1D central del filtro.

2. Extraemos la zona negativa del filtro entre el valor mínimo y el primer cambio de signo a valor positivo, independientemente de la existencia de oscilaciones alrededor del cero.

3. Ajustamos los valores y_i del filtro en esta zona a una función de Bessel de orden cero de segundo tipo. La razón de utilizar esta función es que la distribución de la caída del voltaje en una malla bidimensional que modela la conexión de las células horizontales es del tipo: $V = K_0(\frac{r}{\lambda})$ (Jack *et al.*, 1983), donde K_0 es dicha función, r es distancia y $\lambda > 0$ es una constante de espacio. Otra razón es que esta función da un ajuste excelente a los filtros calculados (Figura 4.7). El parámetro λ de la función de Bessel es

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

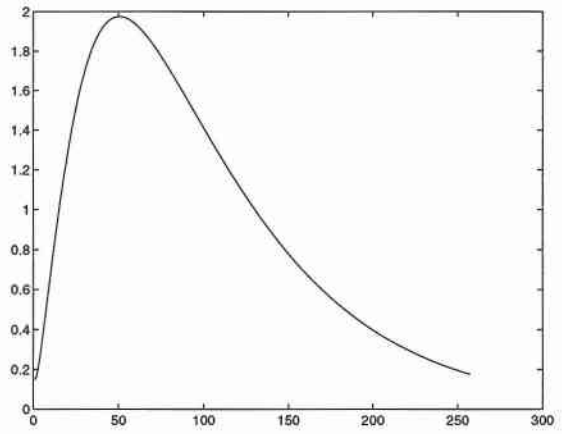


Figura 4.6: Corte central del filtro en el dominio de las frecuencias espaciales con los parámetros α=1,4; β=0,001; Ω=2/3; f_c'=75; $I' = 10^{-5}$; p=2. El filtro no llega a caer con las frecuencias más grandes a cero, causando las oscilaciones al realizar la transformada inversa de Fourier. Este es un artefacto numérico inevitable, que nosotros resolvemos con un nuevo algoritmo.

el que utilizamos como representativo del radio del campo receptivo. Para obtener λ se realizó la minimización de:

$$\sum_{i=1}^{d} \left(\frac{K_0(\frac{x_i}{\lambda})}{K_{0(\frac{x_k}{\lambda})}} - \frac{y_i}{y_k} \right)^2$$

donde d es el número de puntos en la zona del filtro utilizada y k es un índice central ($\approx d/2$). Para que la minimización no pueda dar valores negativos al parámetro λ, limitamos el valor mínimo posible de λ a 1.

Finalmente, suavizamos el radio como función de la intensidad con una *spline*.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

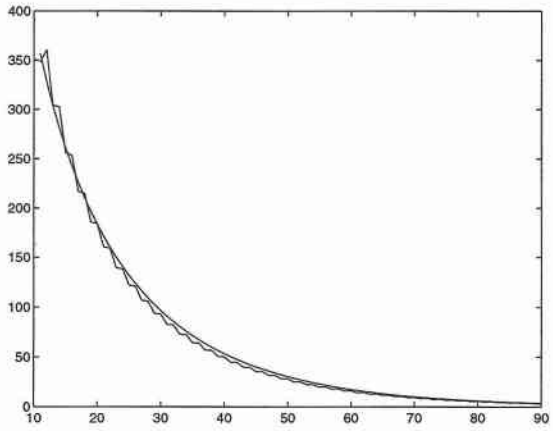


Figura 4.7: Un ejemplo del ajuste del filtro con oscilaciones con una función de Bessel de orden cero de segundo tipo para la teoría de la máxima decorrelación.

4.2.4 Resultados

Computacionales

Se realizaron simulaciones agrupadas con las siguientes variables y parámetros:

- Intensidad luminosa: Rango $[10^{-5}, 10]$ a intervalos de $10^{0.5}$ unidades en escala logarítmica.
- Contraste: Se utilizaron los mismos contrastes que en la teoría anterior: $\Omega = \frac{1}{3}$, $\Omega = \frac{2}{3}$ y $\Omega = 1$ (Figura 4.9).
- Tendencia a ser ruidoso: Este parámetro tuvo que ser explorado empíricamente y se utilizaron en nuestras simulaciones $\beta = 10^{-2}$, $\beta = 10^{-3}$ y $\beta = 10^{-4}$ (Figura 4.10).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

- Pendiente log-log del *power spectrum*: Se utilizaron p=1,5; p=2 y p=2,5 que abarcan el rango que encontramos para la pendiente log-log del *power spectrum* de las imágenes naturales (apartado 3.3) (Figura 4.11).
- Óptica del ojo: Se utilizaron valores de f'_c alrededor del valor de Atick y Redlich (1992) por ser los más plausibles para la Biología: f'_c=50, f'_c=75 y f'_c=100 (Figura 4.12).

En la figura 4.8, aparece un ejemplo de un campo receptivo simulado a partir de la teoría de la máxima decorrelación. Este ejemplo muestra la predicción de la inhibición lateral, lo que es muy interesante porque no fue asumida explícitamente en la teoría. A partir de filtros como éste, calculamos la extensión de la inhibición lateral.

El comportamiento de la extensión de la inhibición lateral es de caída a medida que la intensidad de luz aumenta, hasta llegar a una meseta de estabilización a altas intensidades de luz.

El efecto de Ω es una reducción de la extensión de la inhibición al aumentar el contraste (Figura 4.9).

El efecto del parámetro β es la caída de la extensión cuando β disminuye (Figura 4.10).

El efecto de p es reducir la extensión de la inhibición lateral a medida que p disminuye (Figura 4.11).

El efecto de f'_c en los extremos de iluminación es inexistente, influyendo únicamente a intensidades intermedias donde el aumento de f'_c produce una pequeña reducción de la extensión de la inhibición lateral (Figura 4.12).

Analíticos

Ahora demostramos analíticamente que a bajas intensidades la teoría de la máxima decorrelación predice, independientemente de los valores de sus parámetros, una caída de la extensión de la inhibición lateral con la luz, contraria a los resultados biológicos. Esto confirma que los resultados computacionales sobre esta extensión son reales y no un artefacto numérico.

En primer lugar, cualquier factor multiplicativo de la transformada de Fourier del filtro de la inhibición que no dependa de la frecuencia no afecta a la forma del filtro; sólo puede escalar su amplitud. A partir de la ecuación 4.19, la transformada de Fourier del filtro, eliminando los términos multiplicativos que no dependen de la frecuencia espacial, es:

$$\tilde{\mathrm{H}}(f') = \frac{F_2(f')^{\frac{1}{2}}}{\left((I'\Omega^2 + \beta F_2(f')) \cdot \left(\Omega^2 + \beta F_2(f') e^{2\left(\frac{f'}{f'_c}\right)^{\alpha}} \right) \right)^{\frac{1}{2}}} \qquad (4.20)$$

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

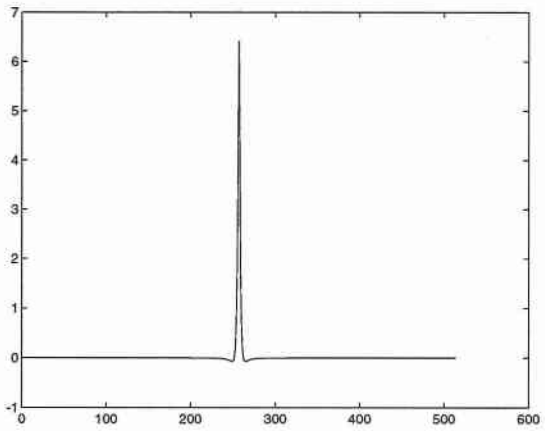


Figura 4.8: Filtro para la teoría de máxima decorrelación. Parámetros: $I' = 10^{-1}$; β=0,001; p=2; Ω=2/3; f'_c=50. La amplitud de la inhibición es pequeña respecto a la zona excitadora del filtro, pero aunque no se puede apreciar bien en esta figura, la extensión de la inhibición es mucho más ancha que la extensión de la excitación.

A bajas intensidades, los tres primeros términos de la expansión de Taylor con respecto a I' son:

$$\tilde{H}(f') \sim \frac{1}{\beta(\Omega^2 + \beta F_2(f') e^{2(f'/f'_c)^\alpha})^{1/2}} \left[\frac{1}{F_2^{1/2}(f')} - \frac{\Omega^2 I'}{\beta F_2^{3/2}(f')} + \frac{\Omega^2 I'^2}{\beta^2 F_2^{5/2}(f')} \right] \tag{4.21}$$

Los tres términos tienen la forma de un *low pass filter* (filtro pasa bajo). En el dominio del espacio, los primeros dos términos corresponden a un centro excitador y una periferia inhibidora, ya que el segundo término cae más rápidamente que el primero en el dominio de las frecuencias, y por tanto, el segundo término es más ancho en el espacio que el primero. Además la amplitud del segundo término es más baja que la del primero, especialmente a bajas intensidades. El tercer

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

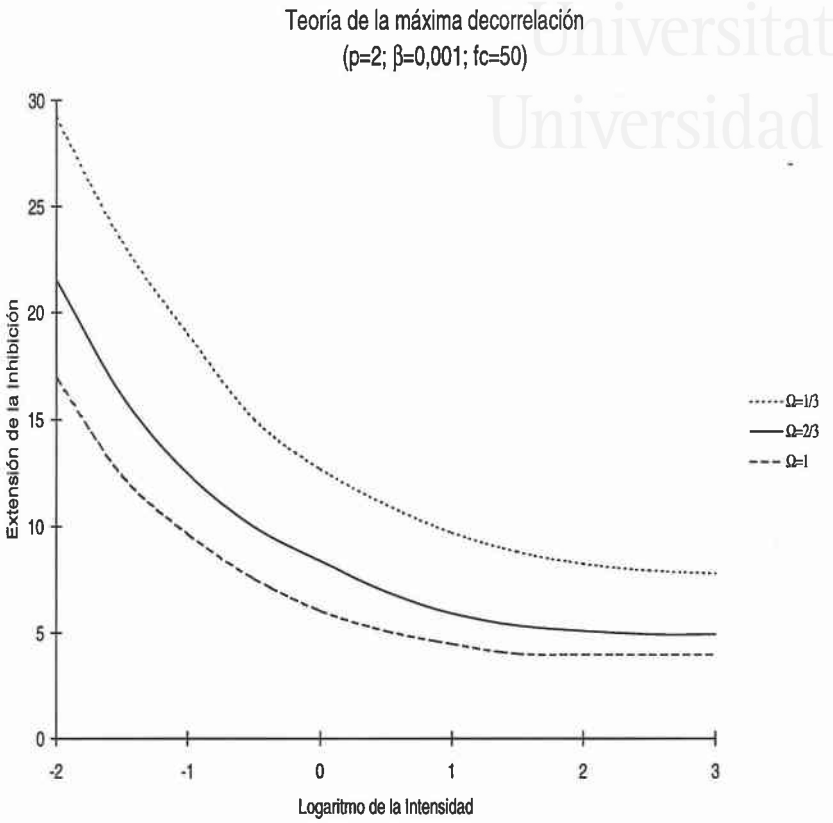


Figura 4.9: Resultado de las simulaciones para la teoría de la máxima decorrelación. Curva estándar: β=0,001; p=2; Ω=2/3; f_c'=50. El efecto de Ω es reducir la extensión de la inhibición a medida que Ω aumenta.

término es todavía más ancho y de amplitud más baja, y por tanto, proporciona correcciones a la periferia inhibidora, haciéndola más estrecha. Los términos más altos que el tercero son proporcionales a potencias altas de I', siendo despreciables a bajas intensidades. En el comportamiento asintótico de luz tendiendo a cero, sólo hay zona excitadora (el primer término), sin inhibición. Aumentando la luz, el segundo término que es proporcional a I' se hace significativo, haciendo aparecer inhibición. A estas bajas intensidades, el tercer término es despreciable porque es proporcional a I'^2. A intensidades de luz más altas aún, el tercer término de la expansión de Taylor finalmente se hace significativo, reduciendo el radio de la inhibición.

En conclusión, después de aparecer la inhibición a intensidades bajas, disminuye en extensión debido a la aparición de un flanco excitador, independientemente de los valores de los parámetros en la teoría.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

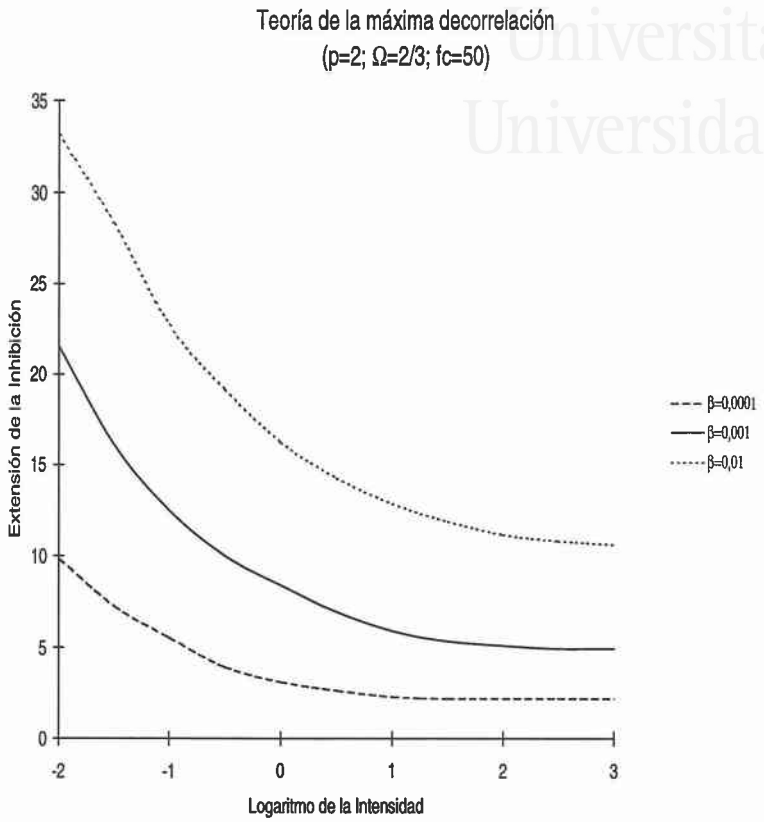


Figura 4.10: Resultado de las simulaciones para la teoría de la máxima decorrelación. Curva estándar: β=0,001; p=2; Ω=2/3; f_c'=50. El efecto de β es reducir la extensión de la inhibición a medida que β disminuye.

4.2.5 Conclusiones

En nuestras simulaciones siempre observamos una caída de la extensión de la inhibición lateral con la intensidad hasta una meseta de estabilización a altas intensidades.

No nos fue posible observar la meseta a bajas intensidades debido a errores numéricos (Métodos, extracción del radio de la inhibición lateral) pero por los resultados analíticos, sabemos que esta meseta existe. Como se ve en la ecuación 4.19, el primer I' del denominador no afecta a la forma del filtro y el segundo se hace despreciable a bajas intensidades. Por tanto, la forma del filtro es independiente de la luz a bajas intensidades, que debería causar una meseta. A su vez, la segunda meseta, que sí puede observarse, no depende fuertemente de f_c' (las propiedades ópticas del ojo), pero sí del contraste y de las pendientes log-log del *power spectrum*.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

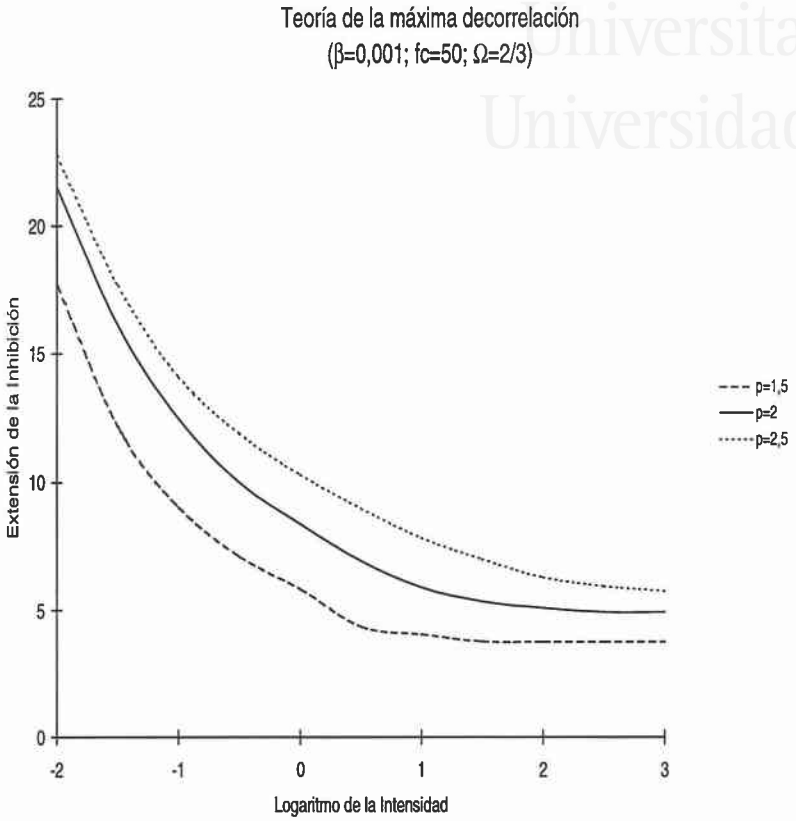


Figura 4.11: Resultado de las simulaciones para la teoría de la máxima decorrelación. Curva estándar: β=0,001; p=2; Ω=2/3; f_c'=50. El efecto de p es aumentar la extensión de la inhibición a medida que p aumenta.

Cuanto más alto el contraste, más pequeña la extensión de la inhibición. La explicación es que a medida que el contraste aumenta es preciso llegar a frecuencias más altas para que la transformada de Fourier del filtro deje de subir (o sea, para que βF_2 alcance a $\Omega^2 I'$ o Ω^2 en el denominador de la ecuación 4.19), lo que significa que en el espacio, el campo receptivo es más angosto. Otra explicación, tal vez más intuitiva, es que cuanto más alto es el contraste, menos sensible es la señal al ruido, necesitando menos integración espacial. Notamos también que las curvas de $\Omega = 2/3$ y $\Omega = 1$ están más próximas entre sí que las curvas de $\Omega = 1/3$ y $\Omega = 2/3$, porque en la teoría se utiliza Ω^2, lo que hace más parecidos ambos valores en la ecuación 4.19.

A medida que β crece es más grande la extensión de la inhibición lateral. La explicación para β es exactamente la opuesta a la del contraste (ecuación 4.19). Cuando β crece, la transformada de Fourier del filtro deja de subir a frecuencias

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

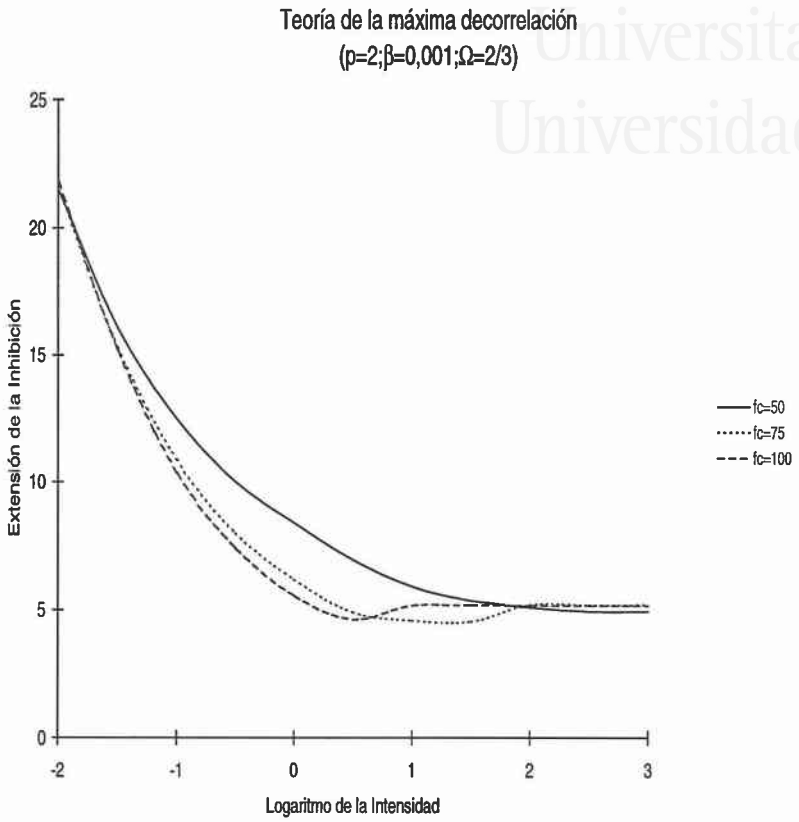


Figura 4.12: Resultado de las simulaciones para la teoría de la máxima decorrelación. Curva estándar: β=0,001; p=2; Ω=2/3; f_c'=50. El principal efecto de f_c' es reducir la extensión de la inhibición a medida que f_c' aumenta.

más bajas. Otra explicación más intuitiva es que como β indica la tendencia a ser ruidoso del fotorreceptor, con β grandes hay que promediar más para combatir el ruido.

El comportamiento de p es parecido al de β; a medida que crece p, aumenta la extensión de la inhibición lateral. Y la explicación para el efecto de p es la misma que en la teoría anterior. Es decir, p grandes implican transformadas de Fourier angostas y autocorrelaciones anchas. Por tanto, para independizar la señal entre puntos vecinos, si la autocorrelación es ancha se necesita promediar a distancias mayores.

Las propiedades ópticas del ojo (f_c') no afectan a la extensión de la inhibición en los extremos de intensidad, pero sí a intensidades intermedias. La tendencia general es que a medida que f_c' crezca, más baja es la extensión de la inhibición a luces intermedias. La razón es que a f_c' pequeños, la transformada de Fourier

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

del filtro deja de subir a frecuencias relativamente bajas (por el efecto de la exponencial en la ecuación 4.19), implicando una extensión de la inhibición lateral más ancha. En otras palabras, pobreza óptica y ruido de fotorreceptores tienen efectos parecidos, causan extensiones de la inhibición grandes para compensar la baja calidad de la señal. Sin embargo estos efectos no ocurren a bajas y altas intensidades. A bajas intensidades, la extensión de la inhibición tiene que ser ancha para eliminar el ruido en los fotorreceptores y el esparcimiento óptico es despreciable respecto del ruido neural del fotorreceptor. A altas intensidades, $\Omega^2 I' + \beta F_2(f')$ de la ecuación 4.19 es aproximadamente $\Omega^2 I'$. Por tanto, la transformada de Fourier del filtro sube como $\sqrt{F_2(f')}$, que se estabilizará cuando $\beta F_2(f')$ alcance a Ω^2, mucho antes que la exponencial de la óptica empiece a tener efecto. Si hubiéramos simulado f_c' más pequeños (irreal desde el punto de vista biológico) es posible que la meseta a altas intensidades también dependiera de f_c'.

En nuestras simulaciones, para f_c' por encima de un valor crítico (en nuestro caso 75), la extensión de la inhibición es independiente de f_c'. La razón de esta independencia es que para las frecuencias utilizadas en nuestras simulaciones y $f_c' \geq 75$, la exponencial de la ecuación 4.19 no es muy diferente de 1. El que exista una frecuencia máxima en nuestras simulaciones es equivalente a una distancia mínima entre fotorreceptores. En otras palabras, cuando la óptica del ojo es mejor que la distancia entre fotorreceptores, la extensión de la inhibición no varía con la óptica.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

4.3 Teoría de la máxima razón señal/ruido

4.3.1 Planteamiento

La idea de esta teoría es que la inhibición lateral intenta maximizar la cantidad de información sobre las imágenes transmitida por los fotorreceptores a las células bipolares y eliminar todo lo posible el ruido que a nivel de los fotorreceptores se introduce. La razón que los autores (McCarthy y Owen, 1996, 1997) dan para esta maximización es que esta transmisión es una de las más importantes porque el resto del sistema visual depende de la buena calidad de la señal visual captada. Para este fin, los autores utilizan los filtros optimales de Wiener-Kolmogorov (Wiener, 1964). Estos filtros requieren información sobre el *power spectrum* típico de la señal, que se asumió, una vez más, que cae inversamente proporcional al cuadrado de la frecuencia espacial.

4.3.2 Formulación de la teoría

El filtro que modela la inhibición lateral es la transformada inversa de Fourier de:

$$\tilde{h}(f) = \frac{(\varepsilon^2 I S^2)^{\frac{1}{2}} F_2^{\frac{1}{2}}}{\varepsilon^2 I S^2 + F_2} \tag{4.22}$$

donde S es la desviación estandar del ruido, ε es una constante de proporcionalidad y el resto de símbolos se definen como en la teoría anterior.

Haciendo $I'^3 = \varepsilon^2 I^3$, se tiene:

$$\tilde{h}(f') = \frac{(I'^3 \Omega^2 F_2(f'))^{\frac{1}{2}}}{I'^3 \Omega^2 + F_2(f')} \tag{4.23}$$

4.3.3 Métodos computacionales

Implementación

Como en la teoría anterior, el tamaño del filtro que se obtiene con el programa es de 513×513 *pixels*. En primer lugar, se calcula la matriz con las frecuencias de tamaño 513×513 (correspondiendo el centro a $f' = 0$). A continuación, se obtiene el filtro en el dominio de las frecuencias, utilizando la ecuación 4.23. Por último, se aplica la transformada inversa bidimensional de Fourier para obtener el filtro en el dominio del espacio. El programa obtiene el filtro teórico a partir de una variable, la iluminación media (I), y dos parámetros, el contraste y la pendiente log-log del *power spectrum*.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Extracción del radio de la extensión de la inhibición

Se utiliza el mismo procedimiento descrito para la extracción del radio de la inhibición de la teoría anterior (Figura 4.13). Una vez más, la curva extensión de la inhibición lateral *versus* intensidad, fue suavizada con un *spline*.

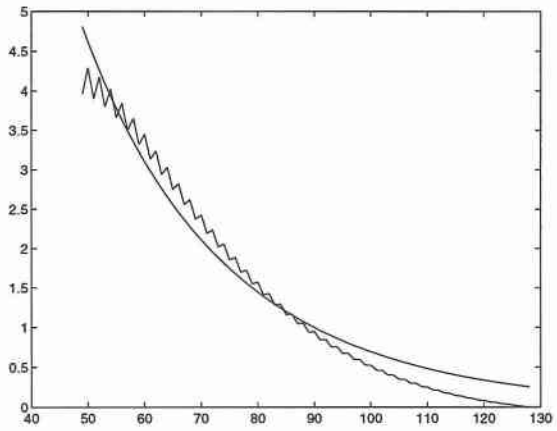


Figura 4.13: Un ejemplo del ajuste del filtro con oscilaciones con una función de Bessel de orden cero de segundo tipo para la teoría de la máxima razón señal/ruido.

4.3.4 Resultados

Computacionales

Se realizaron simulaciones con las siguientes variables y parámetros:

- Intensidad luminosa: $[10^{-1}, 10^{0,5}]$ a intervalos de $10^{0,25}$ unidades en escala logarítmica.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

- Contraste: Se utilizaron los mismos contrastes que en las teorías anteriores (Figura 4.15).
- Pendiente log-log del *power spectrum*: Se utilizaron las mismas pendientes que en la teoría anterior (Figura 4.16).

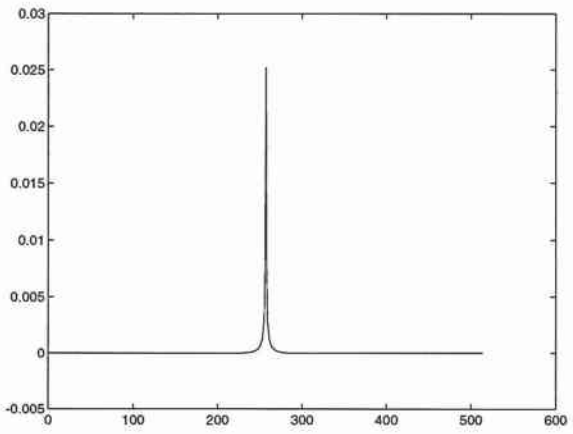


Figura 4.14: Filtro para la teoría de la máxima razón señal/ruido. I=$10^{0,5}$; Ω=2/3; p=2. La amplitud de la inhibición es pequeña ($-9,7 \times 10^{-6}$ máximo de la inhibición) respecto a la zona excitadora del filtro, pero aumque no se puede ver bien en esta figura, la extensión de la inhibición es mucho más ancha que la extensión de la excitación.

En la figura 4.14, aparece un ejemplo de un campo receptivo simulado a partir de la teoría de la máxima razón señal/ruido. Este ejemplo muestra la predicción de la inhibición lateral, que al igual que en la teoría anterior, es muy interesante porque no fue asumida explícitamente por la teoría. A partir de filtros como éste, calculamos la extensión de la inhibición lateral.

De nuevo, el comportamiento de la extensión de la inhibición lateral es de caída con la intensidad luminosa. Se aprecian mesetas de estabilización tanto a

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

iluminaciones muy bajas como muy altas. La caída de la extensión de la inhibición lateral se produce en un rango de intensidades muy reducido.

El efecto de Ω es de reducir la extensión de la inhibición a medida que el contraste aumenta (Figura 4.15).

El efecto de p es la reducción de la extensión de la meseta de estabilización que se produce a bajas intensidades, a medida que p se hace más pequeño (Figura 4.16).

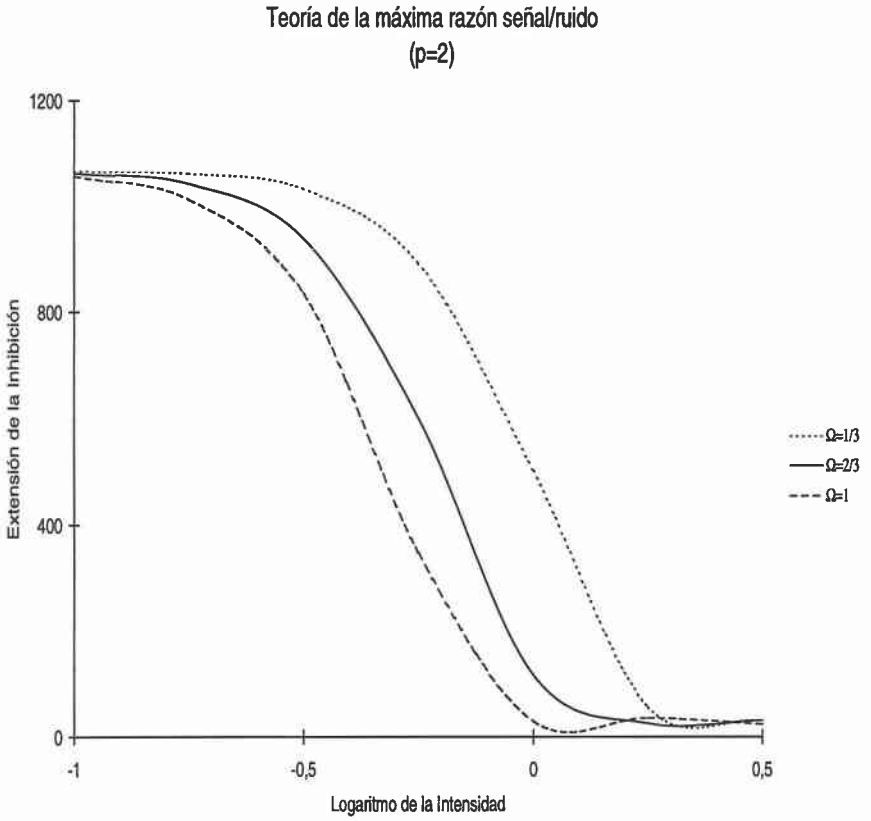


Figura 4.15: Resultado de las simulaciones para la teoría de la máxima razón señal/ruido. Curva estándar: p=2; Ω=2/3. El principal efecto de Ω es reducir la extensión de la inhibición a medida que Ω aumenta.

Analíticos

Las ecuaciones 4.23 y 4.19 (de la teoría de la máxima decorrelación) tienen casi la misma forma. Esto nos permite demostrar para la teoría de la máxima razón señal/ruido el mismo punto que para la teoría anterior, o sea, a bajas intensidades,

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

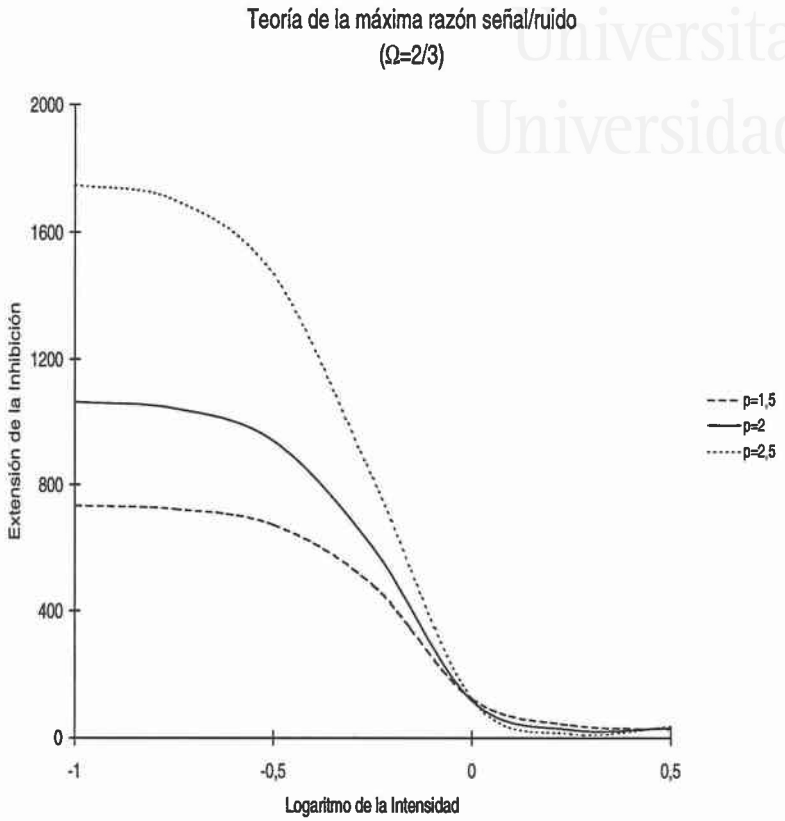


Figura 4.16: Resultado de las simulaciones para la teoría de la máxima razón señal/ruido. Curva estándar: p=2; Ω=2/3. El principal efecto de p es aumentar la extensión de la inhibición a medida que p aumenta.

la extensión de la inhibición lateral cae con la intensidad independientemente de los valores de los parámetros de la teoría, al contrario que en los experimentos biológicos.

En primer lugar, como para la teoría anterior, cualquier factor multiplicativo de la transformada de Fourier del campo receptivo que no dependa de la frecuencia no afecta a la forma de este campo. En este caso, la transformada de Fourier del filtro para la teoría de la máxima razón señal/ruido es proporcional a:

$$\tilde{\mathrm{H}}(f') = \frac{F_2^{1/2}(f')}{\Omega^2 I'^3 + F_2(f')} \tag{4.24}$$

A bajas intensidades, $H(f')$ admite una aproximación por las tres primeras componentes de su desarrollo de Taylor en $\Omega^2 I'^3$:

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

$$\tilde{\mathrm{H}}(f') \approx \frac{1}{F_2^{1/2}} - \frac{\Omega^2 I'^3}{F_2^{3/2}} + \frac{(\Omega^2 I'^3)^2}{F_2^{5/2}} - \ldots \tag{4.25}$$

El análisis de estos tres términos es idéntico al de la teoría anterior, lo que demuestra la caída de la extensión de la inhibición lateral con la intensidad, independientemente de los valores de los parámetros de la teoría.

4.3.5 Conclusiones

El comportamiento de la extensión de la inhibición nunca sube con la intensidad.

La curva se asemeja a la de las anteriores teorías en que tiene dos mesetas, una a alta y otra a baja intensidad con una caída a luz intermedia. Pero, a diferencia de las teorías anteriores, la extensión de la inhibición converge prácticamente a cero a altas intensidades, indicando que la segunda meseta está limitada por la distancia entre fotorreceptores; es decir, la inhibición puede llegar a tener radio 1. La meseta a bajas intensidades depende de p, pero no de Ω. A baja intensidad, el contraste sólo puede afectar a la amplitud del filtro, no a su forma (el denominador de la ecuación 4.23 pierde su dependencia de Ω) y por tanto no afecta a su extensión. Por otro lado, grandes p hacen que la transformada de Fourier de la inhibición a bajas luces caiga más rápido con la frecuencia, o sea, que la extensión de la inhibición sea más ancho.

El principal efecto del contraste es cambiar la intensidad crítica en la que la extensión de la inhibición empieza a caer con la luz. Cuanto más alto el contraste, más baja intensidad crítica. La razón es que la intensidad (al cubo) y el contraste (al cuadrado) siempre se multiplican en el filtro (ecuación 4.23). Por tanto, si uno aumenta el contraste, el comportamiento del filtro seguirá idéntico con la intensidad de luz, excepto que los mismos filtros ocurrirán a intensidades más bajas. Como consecuencia, una predicción de la teoría es que la intensidad crítica cae como $\Omega^{2/3}$, lo que puede ser observado en la figura 4.15.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

4.4 Teoría de la máxima curtosis

4.4.1 Planteamiento

Field (1994) propone que el objetivo de la codificación implementada por la inhibición lateral es representar la señal de entrada con el mínimo número de células y con la mínima pérdida de información. Por tanto, la función de la inhibición lateral en las células horizontales sería generar codificaciones de forma que muy pocas células bipolares serían necesarias para transmitir la información. La razón para esta compresión es que existe una limitación física en el tamaño del nervio óptico y en el número de células bipolares.

Al igual que los anteriores autores, Field considera que el conjunto de las imágenes naturales es un subgrupo muy reducido de todas las posibles imágenes, debido fundamentalmente a la naturaleza contínua de los objetos y a la física de la luz. Supongamos que debido a las imágenes de los objetos, existe una correlación entre los *pixels* vecinos, o sea, algunos *pixels* pueden ser explicados a partir de otros. En este caso, podemos utilizar en las imágenes sólo los *pixels* que llevan el máximo de información y representar la imagen de entrada con un subconjunto de *pixels*. Siguiendo con la idea, Field propone que la maximización de la curtosis de la distribución de las salidas de los fotorreceptores (los *pixels* de la retina) puede explicar la forma de los campos receptivos de las células bipolares. Esto es porque la curtosis proporciona información acerca de la homogeneidad de la respuesta. Si la respuesta en las células es muy parecida, la curtosis tendrá un valor pequeño, mientras que si la distribución posee valores *outliers* (sobresalientes), la curtosis será grande. Por tanto, en las imágenes naturales, grandes zonas en el interior de los objetos tendrán casi los mismos niveles de respuesta, teniendo baja curtosis y no contribuyendo con información relevante, mientras que las zonas fronteras entre objetos tendrán niveles muy diferentes de respuesta y por tanto su información es muy importante, coincidiendo con su alta curtosis. De esta manera, la teoría que propone Field para la inhibición lateral es la de codificar la señal visual de entrada de forma que se enfaticen los puntos relevantes de la imagen, o sea, las fronteras entre objetos. La señal perteneciente a las zonas del interior de los objetos serían rellenadas por la corteza visual.

4.4.2 Formulación de la teoría

Field (1994) no presentó una formulación matemática de su teoría. En su trabajo, únicamente se da una prueba de que filtros con perfil de excitación central e inhibición periférica producen imágenes con curtosis muy grande. Nosotros presentamos ahora por primera vez la formulación matemática de la teoría de la máxima curtosis.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Para formular la teoría empecemos con la imagen $I(\vec{r})$ y el filtro $h(\vec{r})$ que modela la inhibición lateral. Entonces, lo que es transmitido por el filtrado es:

$$T(\vec{r}) = \int_{retina} d\vec{r'} I(\vec{r'}) h(\vec{r} - \vec{r'}) \tag{4.26}$$

En esta ecuación para T, asumimos que la inhibición lateral es lineal, lo que es compartido con las teorías anteriores. Lo que necesitamos a continuación es la curtosis de $T(\vec{r})$ en la retina:

$$C_{urt}(T(\vec{r})) = \frac{\langle (T(\vec{r}) - \langle T(\vec{r}) \rangle_r)^4 \rangle_{\vec{r}}}{\langle (T(\vec{r}) - \langle T(\vec{r}) \rangle_r)^2 \rangle_{\vec{r}}^2} \tag{4.27}$$

donde $\langle\rangle_{\vec{r}}$ significa promediado sobre toda la retina. El numerador de la ecuación 4.27 es el cuarto momento central de $T(\vec{r'})$ y el denominador es su varianza al cuadrado.

La teoría propone determinar $h(\vec{r'})$ tal que $C_{urt}(T(\vec{r}))$ sea máxima (en el apartado 4.4.4 demostraremos que el máximo existe). Como la ecuación 4.27 es independiente de la amplitud de $h(\vec{r})$, en nuestros cálculos imponemos que $h(0) = 1$.

4.4.3 Métodos computacionales

Implementación

A diferencia de las anteriores teorías con las que obtenemos filtros teóricos a partir de parámetros estadísticos estimados de las imágenes naturales, en esta teoría trabajamos directamente con estas imágenes. Se han usado las mismas imágenes seleccionadas en el apartado 3. Para simular los diferentes niveles de iluminación se añaden diferentes niveles de ruido a la imagen. En primer lugar, transformamos la imagen en una con el nivel medio deseado de la intensidad de luz. A continuación, añadimos ruido a la imagen. A *pixels* con niveles de intensidad menores que 20 añadimos ruido *poissonico*. Si los valores son mayores que 20, se considera que la absorción de fotones sigue una distribución normal[3], por lo que añadimos ruido *gaussiano*. Una vez que tenemos la imagen con el ruido añadido, se realiza la maximización de la curtosis del resultado de la convolución de la imagen con el filtro. El filtro se asume isotrópico (ver apartado 3) y se aproxima de la siguiente manera: Su valor central es 1. Fuera del centro, el filtro se organiza en anillos tal que el radio interno del i-simo anillo es igual al radio externo del (i-1)-simo anillo. La razón entre los radios externo e interno de un

[3]Si el número medio de fotones absorbido durante el periodo de integración del fotorreceptor es $n > 20$, su distribución de Poisson puede aproximarse con una distribución *gaussiana* con la media y varianza igual a n (Taylor y Karlin, 1994).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

anillo es r_0, donde r_0 es un número un poco más pequeño que 2. El radio externo del primer anillo es r_0 *pixels*, de forma que su radio interno solo excluye el punto central. El radio externo del último anillo es mayor que la mitad del lado del filtro, siendo, por tanto, truncado el último anillo. Todos los valores dentro de un anillo son iguales, haciendo una aproximación escalonada del filtro real. El programa cambia los valores del filtro dentro de cada anillo hasta que la curtosis es maximizada. De forma experimental, observamos que eran suficientes 5 anillos para maximizar la curtosis tal que el valor en el quinto anillo fuera menor que $0,001$. Esto supone que el tamaño de los filtros es de 65×65 *pixels*.

Extracción del radio de la extensión de la inhibición

Como sólo tenemos 5 valores del filtro y a menudo, sólo dos de estos valores corresponden a la caída de la inhibición, ni el método utilizado para la teoría de la codificación predictiva ni el método utilizado para las dos últimas teorías fueron suficientemente precisos en aquí. Por esto, hubo que modificar el primer método de la siguiente manera: Ajustamos el radio del filtro utilizando una parábola definida por tres puntos a partir del mínimo valor del filtro. Los tres puntos son, el anterior al mínimo, el mínimo y el posterior al mínimo. La variable independiente para estos puntos es el logaritmo de las posiciones medias dentro del anillo al que pertenecen (usamos logaritmos porque los radios de los filtros suben de manera geométrica). Una vez obtenidos los parámetros de la parábola a partir de estos puntos, calculamos las raíces de la misma y el radio de la extensión de la inhibición es la raíz más alta de la parábola. Como para las dos teorías anteriores, suavizamos la curva extensión-de-la-inhibición-intensidad con una *spline*.

Agrupamiento de las imágenes

La implementación de esta teoría utiliza imágenes reales para obtener el filtro que modela la inhibición lateral. Como siempre, la única variable independiente es la intensidad de la luz. Como se ve en la ecuación 4.27, no hay parámetros en la teoría. No obstante, en el apartado 3 de esta memoria de investigación, se han obtenido contrastes para imágenes reales y como el contraste fue tan importante en las otras teorías, se han clasificado las imágenes en tres grupos dependiendo de su contraste:

1. $0,18 < \Omega \leq 0,5$: Imágenes aéreas: a109, a113, a116, a117, a121, a27, a79, a85, a89. Imágenes subacuáticas: i101, i102, i110, i131, i25, i83, i21, i68, i128, i69.

2. $0,5 < \Omega \leq 0,82$: Imágenes aéreas: a105, a107, a108, a110, a111, a112, a114, a115, a118, a119, a120, a122, a123, a124, a2, a24, a31, a44, a46, a47,

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

a49, a52, a53, a58, a72, a73, a80, a81, a87, a88. Imágenes subacuáticas: i20, i22, i23, i24, i32, i33, i34, i62, k1.

3. $0,82 < \Omega$: Imágenes aéreas: a26, a3, a50, a7, a95, a32. Imágenes subacuáticas: No hay ninguna imagen de las seleccionadas con este rango de contrastes.

4.4.4 Resultados

Computacionales

Como la figura 4.17 ilustra, la teoría de la máxima curtosis predice la existencia de inhibición lateral. De manera similar a las últimas dos teorías, esta predicción de inhibición es muy interesante porque no fue asumida explícitamente por la teoría. Esta inhibición es inexistente a intensidades muy bajas y aparece de manera repentina, similar a una transición de fase, cuando la intensidad aumenta. Después de estra transición, tendemos a ver una caída de la extensión de la inhibición lateral a medida que aumentamos la intensidad luminosa (Figuras 4.18 a 4.20). No encontramos diferencias en la extensión de la inhibición lateral entre los grupos de imágenes, o sea, no hay efectos significativos del contraste.

Analíticos

Ahora preguntamos: Dadas N variables aleatorias, ¿cuál es la distribución de valores con mayor curtosis? La respuesta a esta pregunta nos servirá para clarificar dos cosas: (1) Nos asegurará la convergencia del algoritmo para esta teoría, o sea, nos asegurará que el máximo de curtosis existe. (2) Nos ayudará a entender cuáles son las distribuciones con curtosis más altas.

Sean dadas N medidas tal que por lo menos una es diferente de cero, $x_1, x_2, \ldots, x_N$ ($\sum_{i=1}^{N} x_i^2 > 0$).

En primer lugar, mostraremos que añadir una constante a $x_1, x_2, \ldots, x_N$ (es decir, desplazar la media) no cambia la curtosis. Sea dicha constante α. La nuevas variables son ahora: $y_i = x_i + \alpha$. Su media es $\langle y \rangle = \langle x \rangle + \alpha$. Su varianza estimada es:

$$M_2(y_i) = Var(y_i) = \frac{\sum_{i=1}^{N}(y_i - \langle y \rangle)^2}{N-1} = \frac{\sum_{i=1}^{N}((x_i + \alpha) - (\langle x \rangle + \alpha))^2}{N-1} = Var(x_i)$$

y el cuarto momento central estimado es:

$$M_4(y_i) = \frac{\sum_{i=1}^{N}(y_i - \langle y \rangle)^4}{N-1} = \frac{\sum_{i=1}^{N}((x_i + \alpha) - (\langle x \rangle + \alpha))^4}{N-1} = M_4(x_i)$$

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

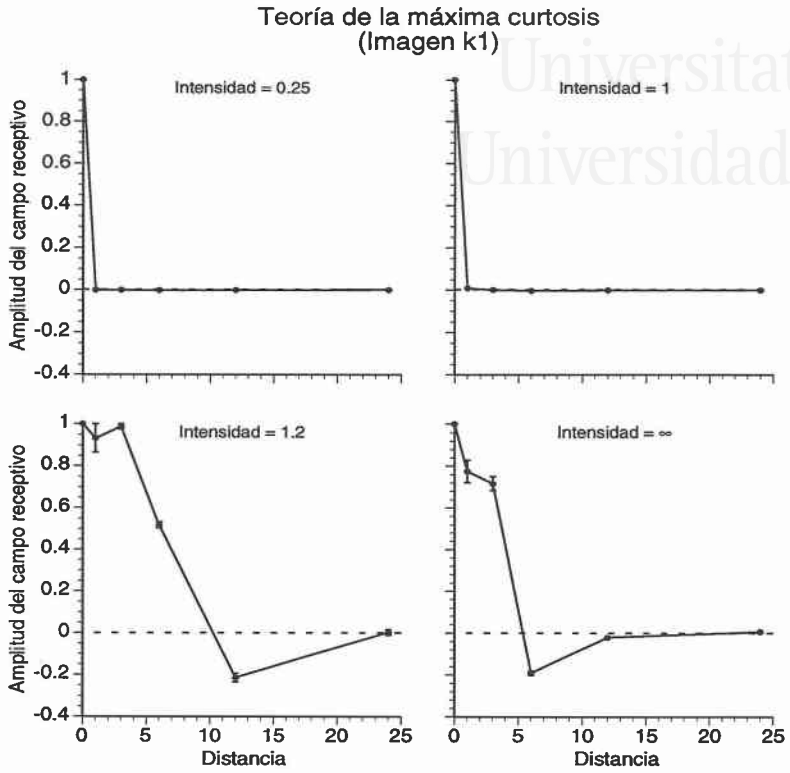


Figura 4.17: Filtros resultantes de las simulaciones para la teoría de la máxima curtosis para la imagen k1 a cuatro intensidades diferentes. A bajas intensidades no hay inhibición lateral, que aparece repentinamente (transición de fase) y muy ancha cuando $I \approx 1,2$, angostándose para intensidades más altas.

Como consecuencia, la curtosis, que es M_4/M_2^2 no cambia. Por tanto, sin pérdida de generalidad podemos poner $\langle x \rangle = 0$, o sea, $\sum x_i = 0$.

A continuación, demostraremos que multiplicando $x_1, x_2, \ldots, x_N$ por una constante no cambiamos la curtosis. Sea dicha constante α. Las nuevas variables son ahora: $y_i = \alpha x_i$. Su media es $\langle y \rangle = \alpha \langle x \rangle$, su varianza:

$$M_2(y_i) = \frac{\sum_{i=1}^{N} (\alpha x_i - \alpha \langle x \rangle)^2}{N-1} = \alpha^2 M_2(x_i)$$

y el cuarto momento central es:

$$M_4(y_i) = \frac{\sum_{i=1} N(\alpha x_i - \alpha \langle x \rangle)^4}{N-1} = \alpha^4 M_4(x_i)$$

Por tanto, la curtosis es:

$$Curt(y_i) = \frac{M_4(y_i)}{M_2^2(y_i)} = \frac{\alpha^4 M_4(x_i)}{\alpha^4 M_2^2(x_i)} = Curt(x_i) \qquad (4.28)$$

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

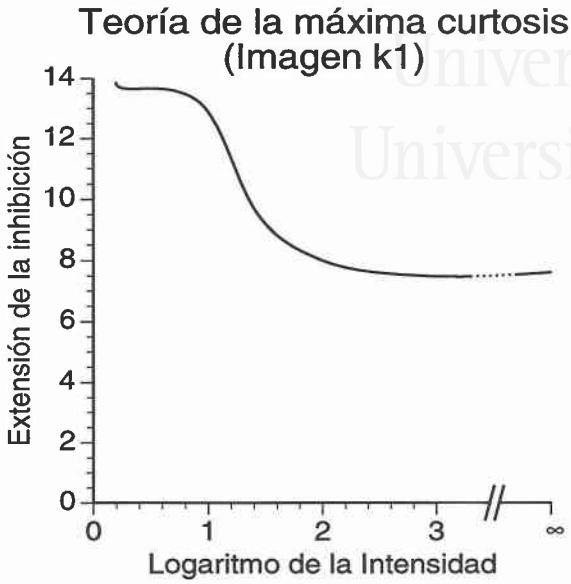


Figura 4.18: Extensión de la inhibición en función de la intensidad para la teoría de la máxima curtosis para la imagen k1. El radio fue calculado para intensidades superiores a la transición de fase. El principal resultado es que el radio cae con la intensidad entre dos mesetas a bajas y altas intensidades.

por lo que, sin pérdida de generalidad podemos definir $x_1 = max(|x_i|) = 1$, dividiendo x_i por $max(|x_i|)$ y multiplicando por -1 si es necesario.

Por tanto, redefinimos la pregunta: Dadas N medidas $x_1, x_2, \ldots, x_N$, tal que $x_1 = 1$, $1 + \sum_{i=2}^{N} x_i = 0$ y $-1 \leq x_i \leq 1$: ¿Tiene un máximo la función?:

$$\widehat{Curt}(x_i) = \frac{1 + \sum_{i=2}^{N} x_i^4}{(1 + \sum_{i=2}^{N} x_i^2)^2} \tag{4.29}$$

Esta función es idéndica a la curtosis (dividiendo el cuarto momento central por el cuadrado del segundo) con la excepción que no estamos utilizando los coeficientes de normalización (N-1) de la curtosis puesto que ellos no cambian el máximo. Para obtener la curtosis a partir de $\widehat{Curt}$ sólo es preciso multiplicar por N-1. Por la restricción que $-1 \leq x_i \leq 1$,

$$\widehat{Curt}(x_i) < \frac{1 + \sum_{i=2}^{N} 1^4}{(1 + \sum_{i=2}^{N} 0^2)^2} = N$$

o para la curtosis:

$$Curt(x_i) < (N-1)N$$

Por tanto, hemos demostrado que la curtosis tiene un máximo y que nuestro algoritmo converge.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

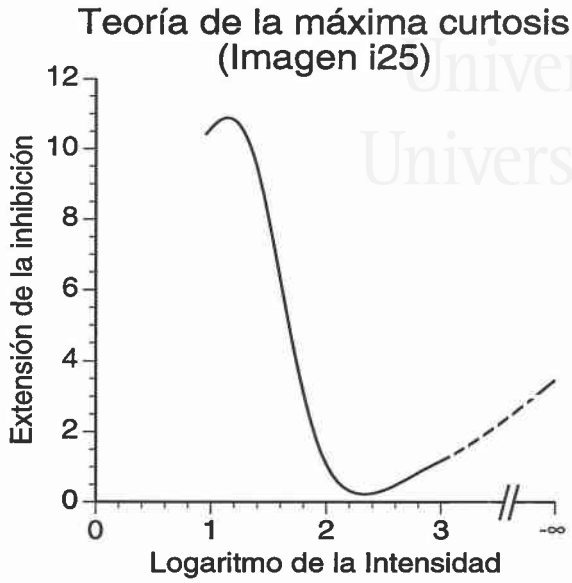


Figura 4.19: Extensión de la inhibición en función de la intensidad para la teoría de la máxima curtosis para la imagen i25. El radio fue calculado para intensidades superiores a la transición de fase. El principal resultado es que el radio tiende a caer con la intensidad entre dos mesetas a bajas y altas intensidades.

Ahora calcularemos la distribución de los x_i que lleva a este máximo de curtosis. La restricción:

$$1 + \sum_{i=2}^{N} x_i = 0$$

implica:

$$x_2 = -1 - \sum_{i=3}^{N} x_i$$

que cuando se inserta en la ecuación 4.29 se tiene:

$$\widehat{Curt}(x_i) = \frac{1 + (-1 - \sum_{i=3}^{N} x_i)^4 + \sum_{i=3}^{N} x_i^4}{(1 + (-1 - \sum_{i=3}^{N} x_i)^2 + \sum_{i=3}^{N} x_i^2)^2} = \frac{1 + (1 + \sum_{i=3}^{N} x_i)^4 + \sum_{i=3}^{N} x_i^4}{(1 + (1 + \sum_{i=3}^{N} x_i)^2 + \sum_{i=3}^{N} x_i^2)^2}$$

La condición necesaria para un máximo en $\widehat{Curt}$ es que su derivada sea 0:

$$0 = \frac{\partial \widehat{Curt}}{\partial x_j} =$$

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

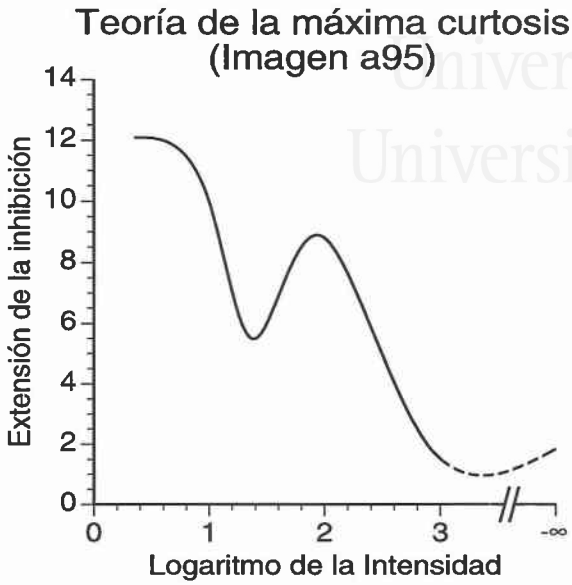


Figura 4.20: Extensión de la inhibición en función de la intensidad para la teoría de la máxima curtosis para la imagen a95. El radio fue calculado para intensidades superiores a la transición de fase. El principal resultado es que el radio tiende a caer con la intensidad entre dos mesetas a bajas y altas intensidades.

$$
\begin{aligned}
= & \frac{((1+\sum_{i=3}^{N} x_i)^3 + x_j^3)(1+(1+\sum_{i=3}^{N} x_i)^2 + \sum_{i=3}^{N} x_i^2)^2}{(1+(1+\sum_{i=3}^{N} x_i)^2 + \sum_{i=3}^{N} x_i^2)^4} - \\
- & \frac{(1+(1+\sum_{i=3}^{N} x_i)^4 + \sum_{i=3}^{N} x_i^4)(1+(1+\sum_{i=3}^{N} x_i)^2 + \sum_{i=3}^{N} x_i^2)}{(1+(1+\sum_{i=3}^{N} x_i)^2 + \sum_{i=3}^{N} x_i^2)^4} \times \\
\times & ((1+\sum_{i=3}^{N} x_i) + x_j)
\end{aligned}
$$

Realizando el álgebra necesaria, obtenemos la igualdad a 0 para $x_1 = 1$, y $x_j = -\frac{1}{N-1}$, $j = 2, 3, \ldots, N$. No es difícil ver que estas igualdades corresponden de verdad al máximo.

Por tanto, lo mejor que podemos hacer para maximizar curtosis es una operación de *winner-take-all* (el ganador se lo lleva todo). Como nuestro filtro es lineal (ecuación 4.26), eso no es estrictamente posible. Sin embargo, el filtro debe seleccionar el menor número de "ganadores" posible, suprimiendo los otros valores al máximo. Un filtro de centro excitador y periferia inhibidora hace algo similar porque suprime regiones constantes y enfatiza bordes.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

4.4.5 Conclusiones

Hay una intensidad crítica, por debajo de la que esencialmente no hay inhibición lateral y por encima de la que la extensión de la inhibición lateral tiende a caer con la intensidad.

A bajas luces, no hay inhibición lateral, porque como se demostró en los resultados analíticos, la distribución con máxima curtosis es la que tiene todos los valores iguales menos un punto que difiere de esa constante, o en el caso del filtro lineal, la que tiene el menor número de "ganadores" posible. A estos niveles de luz, el filtro tiende a esta forma ya que pocos fotorreceptores aislados son los que absorben fotones. Por tanto, el mejor filtro es parecido a una función δ de Dirac, o sea, sin ninguna integración espacial (cada fotorreceptor aislado). Cuando la intensidad sube por encima de la intensidad crítica, ya hay fotorreceptores que tienen fotorreceptores vecinos que también absorben fotones. Por tanto, la distribución de respuestas de los fotorreceptores ya no tiene la más alta curtosis. Idealmente, el filtro debería reducir el mayor número de respuestas de fotorreceptores vecinos, o sea, ahora hay que mezclar la respuesta entre los fotorreceptores utilizando la inhibición lateral.

Por encima de la intensidad crítica, la extensión aparenta tener 2 mesetas como función de la intensidad y una caída a intensidades intermedias. La meseta para la alta intensidad se debe a que prácticamente ya no hay ruido en los fotorreceptores. Por tanto, la maximización de la curtosis sólo depende de los bordes reales entre los objetos y no depende de la intensidad. Si asumimos que los bordes son pronunciados, o sea, que pueden ser codificados por el salto de las respuestas de fotorreceptores vecinos, entonces la extensión de la inhibición lateral a altas intensidades debería ser la misma que la distancia entre fotorreceptores vecinos. Sin embargo, como vemos a muy alta iluminación, hay integración excitadora (no inhibidora) entre fotorreceptores vecinos (Figura 4.17). Por tanto, la mínima extensión de la inhibición no es determinada por la distancia entre los fotorreceptores[4]. La única alternativa es que, a intensidades altas, esta extensión es determinada por la propia imagen, tal vez por sus objetos más pequeños, o tal vez por la calidad de la óptica que forma la imagen. A medida que la luz disminuye (pero todavía por encima de la intensidad crítica), el ruido de los fotorreceptores aumenta y el trabajo de maximizar curtosis implica una integración excitadora cada vez más ancha (comparar intensidades 1,2 e infinito en figuras 4.18 a 4.20) para eliminar el ruido de los fotorreceptores (cuanto menos varianza más curtosis, ecuaciones 4.27 y 4.28). A bajas intensidades, por encima de la intensidad crítica, hay una pequeña meseta de la extensión de la inhibición. Como la teoría no tiene ninguna escala espacial significativa (exceptuando la distancia entre fotorrecepto-

[4]El tamaño de la matriz podría ser una escala espacial, pero el filtro converge prácticamente a 0 antes de llegar al extremo de la matriz (Figuras 4.17).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

res), esta nueva meseta tiene que depender de la propia imagen. Una posibilidad es que la extensión de la autocorrelación de la propia imagen de alguna manera ponga un límite superior al filtro de máxima curtosis.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Volver al índice/Tornar a l'índex

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

5

Teoría de la mínima aspereza local

5.1 Planteamiento

Tres de las anteriores teorías tienen en común que asumen la invarianza de ciertas propiedades estadísticas de las escenas naturales, en particular, autocorrelación o *power spectrum*. Esto tendría ventajas si todas las imágenes naturales siguieran esta invarianza, pero, ya vimos en el apartado 3 al analizar el *power spectrum*, que su invarianza es una pobre aproximación. Por este motivo, puede ser negativo asumir una función general si dicha función no es completamente cierta. Además, el uso del *power spectrum* (o la autocorrelación) ha llevado a predicciones erradas para la retina (apartado 4). Por tanto, es probable que la retina no esté asumiendo las propiedades que utilizan las teorías anteriormente analizadas.

Nosotros proponemos que en vez de usar el *power spectrum*, la retina utiliza una estadística relacionada directamente con el tamaño de los objetos en la imagen. Específicamente, proponemos que la función de la inhibición lateral es comprimir el rango de intensidades que un objeto puede tener para que las intensidades puedan ser codificadas en el limitado rango de respuesta de las células bipolares. En ese sentido, nuestra teoría es parecida a la teoría de la codificación predictiva. Pero a diferencia de aquella teoría, no restamos la señal media, para que el sistema visual no pierda del todo esta información (aunque los sistemas biológicos no son muy sensibles a la intensidad absoluta, prefiriendo el contraste, sí que mantienen información sobre esta intensidad. Por ejemplo, nosotros somos capaces de detectar si hay mucha o poca luz ambiente). En vez de eliminar la señal media, nosotros proponemos comprimirla. Para este fin, proponemos que la inhibición lateral divide (en vez de restar) la señal, cambiando la ganancia

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

del sistema. Como veremos, tal división permite que la respuesta suba como la intensidad de la luz elevada a un número menor que uno.

¿Qué propiedades de la imagen determinan la extensión de la inhibición lateral en nuestra teoría? La idea general de nuestra teoría es que la extensión de la inhibición lateral estará condicionada por dos términos de error. Un error debido a la naturaleza cuántica de la luz y un error debido al cruce de bordes entre los objetos de la imagen. A muy baja luz, cuando hay mucho ruido, no hay forma de saber si la diferencia en la respuesta de dos fotorreceptores vecinos es debida al ruido o a la existencia de un borde entre dos objetos. Por tanto, lo mejor es no mezclar la señal entre fotorreceptores y lo ideal es una inhibición lateral estrecha. A iluminaciones muy altas, no existe ruido en la respuesta de los fotorreceptores y el término de error importante para determinar la extensión de la inhibición lateral es la penalización por atravesar fronteras entre objetos. En este caso, el filtro debería volver a ser estrecho para atravesar el mínimo número de bordes y que este término de error fuera pequeño. A luces intermedias, lo que dicen todas las teorías, incluyendo ésta, es que el filtro debe ser ancho para eliminar el ruido promediando la señal (Figura 5.1).

Para desarrollar nuestra teoría, la cuestión principal fue encontrar una medida estadística que midiera "algo" parecido a la distribución del tamaño de los objetos, ya que la autocorrelación o el *power spectrum* no la mide directamente (ver Apéndice A). Para este fin, utilizamos una estadística llamada aspereza local que se basa en el gradiente bidimensional de la imagen. El gradiente nos proporciona una forma de analizar diferencias de intensidad en la vecindad de los *pixels*, de forma que las zonas con un gradiente alto indican discontinuidades que probablemente coinciden con los bordes de los objetos.

La idea de la teoría es minimizar el error en la inhibición lateral. Hasta ahora solo discutimos el efecto de su extensión en el error. La pregunta es: ¿la amplitud del filtro afecta al error? Ahora argumentamos que la respuesta a esta pregunta es no. El punto fundamental de la teoría es que la retina no puede saber cuando un gradiente en una imagen es real o cuando es puro ruido. Nuestra hipótesis es que cuanto más grande el gradiente, más probabilidad que sea real, y por tanto más probabilidad de estar cometiendo un error si inhibimos un punto de un lado del gradiente con información proveniente del otro lado. No haremos necesariamente más error si atravesamos muchos bordes, ya que es posible que se cancele el error de un borde por el de otro. Pero hasta que no atravesemos un borde real no tenemos error a causa de elegir un determinado diámetro del filtro. Por tanto, en ese sentido, el primer error (o sea, el primer cruce de borde por un filtro) es el que realmente importa. En otras palabras, lo que importa es la probabilidad de cometer ese error y esa probabilidad no depende de la amplitud de la inhibición lateral sino sólamente de la extensión de la misma. En cuanto al error producido por la naturaleza cuántica de la luz podemos decir lo mismo: no depende de la

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

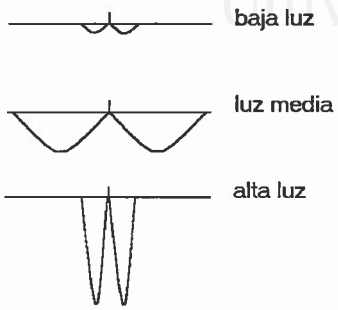


Figura 5.1: Esquema de la variación experimental de los filtros en función de la luz. A baja intensidad de luz, el campo receptivo es estrecho y de poca amplitud; a intensidades de luz intermedias, el filtro es ancho y con una amplitud mayor; a intensidades de luz muy altas, la extensión se reduce y la amplitud del filtro es máxima.

amplitud de la inhibición lateral sino sólamente de lo lejos que el filtro muestree el ruido de los fotorreceptores. La razón es que la inhibición la estamos modelando divisiva y no sustractiva. En una división lo que importa son los errores relativos (porcentajes de error) de numerador y denominador. La amplitud del filtro no afecta al error relativo, sólo al absoluto.

Pero, si la amplitud del filtro es irrelevante para el error de la inhibición lateral, ¿qué la determina en nuestra teoría? Cuanto más alta es la amplitud del filtro, más grande será la división producida por la inhibición lateral. Nosotros proponemos que la amplitud cambia con la luz de forma que el rango de intensidades naturales (cuando esté comprimido) quepa exactamente en el rango de las respuestas de las células bipolares y que la función respuestas-intensidad sea lo más suave posible (en una escala logarítmica doble). La forma exacta de la inhibición lateral no la consideramos aquí, sino que la aproximamos con un filtro cuadrado con amplitud y extensión variables. En la Biología, la forma exacta del filtro dependerá de los mecanismos biológicos utilizados para implementar la variación.

5.2 Formulación de la teoría

Nuestra teoría determina la extensión de la inhibición lateral en función de dos términos de error, un error derivado de la naturaleza cuántica del proceso

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

de absorción de la luz y otro derivado de la probabilidad de cruzar con el filtro bordes de objetos. Utilizamos el gradiente bidimensional (∇I) como operador que contiene información de los bordes de los objetos en la imagen.

El funcional que determina el error debido a atravesar con el filtro zonas con alto gradiente es:

$$E_{al} = \langle \int_{V(\vec{r},D)} d\vec{r'} \left(\frac{\nabla I}{I} \right)^2 \rangle_{\vec{r}} \tag{5.1}$$

donde $\vec{r}$ es una posición en la retina, $\vec{r'}$ es una posición dentro de la ventana circular V centrada en $\vec{r}$ y de diámetro D donde se integra $(\frac{\nabla I}{I})^2$ y $\langle\rangle_{\vec{r}}$ indica el promediado por toda la retina. El símbolo E_{al} significa error de aspereza local, porque cuanto más varía el perfil espacial de la iluminación en la vecindad de $\vec{r}$, más alto es el error estimado. La fórmula expresa el error como $\frac{\nabla I}{I}$ para asegurarse que el mismo borde a dos iluminaciones distintas produce el mismo error, o sea, medimos error relativo, no absoluto. El cuadrado transforma $\frac{\nabla I}{I}$ de ser un vector a ser un escalar, de tal manera que la teoría minimiza el tradicional cuadrado de los errores.

El error debido a la cuantización de la luz (E_c) se calcula de la siguiente manera: Digamos que la retina está estimulada por una luz constante de intensidad $\langle I \rangle_{\vec{r}}$. La varianza de la respuesta de cada fotorreceptor es $\sigma^2 = \tau \langle I \rangle_{\vec{r}}$, siendo τ el periodo de integración del fotorreceptor. Digamos que N es el número de fotorreceptores en la ventana, o sea, $N = \frac{(\pi D^2)\rho}{4}$, donde ρ es la densidad de los fotorreceptores. La suma de sus respuestas (integradas por el filtro) es $N\langle I \rangle_{\vec{r}}$ y la varianza de esta suma es:

$$Var = N\sigma^2 \tag{5.2}$$

Por tanto, el error es:

$$Error = N^{1/2}\sigma \tag{5.3}$$

Estamos interesados en el error relativo, es decir:

$$E_c = \frac{Error(\sum_{V(\vec{r},D)} \langle I \rangle_{\vec{r}})}{\sum_{V(\vec{r},D)} \langle I \rangle_{\vec{r}}} = \frac{N^{1/2}\sigma}{N\langle I \rangle_{\vec{r}}} = \frac{\beta}{(D\langle I \rangle_{\vec{r}})^{1/2}} \tag{5.4}$$

Por tanto el término de error debido a la naturaleza cuántica de la absorción de la luz es $\frac{\beta}{(D\langle I \rangle_{\vec{r}})^{1/2}}$, donde $\beta = \frac{2\tau^{1/2}}{(\pi\rho)^{1/2}}$ es un parámetro para equilibrar los dos tipos de errores. En la derivación de la ecuación 5.4, consideramos que la retina está estimulada por una intensidad de luz constante. En realidad, esto raramente ocurre, pero nuestro objetivo es estimar E_c cuando los errores de aspereza local no

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

existen, o sea, cuando no hay bordes. Nuestra asunción es que la retina sustituye esta "luz constante" por el promedio de la iluminación en toda la retina.

Podemos ahora resumir diciendo que el diámetro del filtro es el que minimiza el error total:

$$E_T = E_{al} + E_c \tag{5.5}$$

Hasta ahora, hemos trabajado con el diámetro de la inhibición lateral porque éste determina sus errores (apartado 5.1), pero ¿cómo elegimos la amplitud del filtro para obtener una relación entre la respuesta del fotorreceptor y la intensidad luminosa? Proponemos que esta elección se realiza de tal manera que la retina comprime el amplio rango de intensidades de forma óptima. Como el grave problema de rango está realmente en la luz media y no en el contraste (apartado 3), hacemos el análisis que sigue considerando $\langle I \rangle_{\vec{r}}$ como una aproximación a una iluminación homogénea de la retina, como en la derivación de la ecuación 5.4. A diferencia con la teoría de la codificación predictiva, la compresión del rango de intensidades luminosas para caber en el rango de respuesta de las células bipolares la hacemos mediante una división, en vez de una sustracción:

$$V = \frac{\langle I \rangle_{\vec{r}}}{g_r + g_i} \tag{5.6}$$

donde $g_r > 0$ es inversamente proporcional a la ganancia de descanso (la conductancia de descanso del fotorreceptor) y g_i es inversamente proporcional al cambio de ganancia debido a la inhibición lateral (la salida del filtro representando la célula horizontal). Proponemos mantener g_i proporcional a V^n. Como veremos en las próximas tres ecuaciones, ésta proposición asegura que V sube monótonamente con $\langle I \rangle_{\vec{r}}$. De esta proposición, de la ecuación 5.5 y de la asunción de una iluminación homogénea de la retina que causa que la salida de todos los fotorreceptores es V, tenemos:

$$V = \frac{\langle I \rangle_r}{g_r + K_1 V^n} \tag{5.7}$$

donde $K_1 > 0$ y $n \geq 1$ podría indicar la cooperación de n moléculas de neurotransmisor inhibidor para causar inhibición. Manipulando esta ecuación obtenemos:

$$g_r V + K_1 V^{n+1} = \langle I \rangle_{\vec{r}} \tag{5.8}$$

y:

$$\frac{d\langle I \rangle_{\vec{r}}}{dV} = g_r + (n+1) K_1 V^n > 0 \tag{5.9}$$

Por tanto, $\langle I \rangle_{\vec{r}}$ y V son monótonas crecientes y además si $\langle I \rangle_{\vec{r}}$=0, entonces V=0.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Antes de describir la amplitud del filtro, sigamos un poco más con las consecuencias de la ecuación 5.7. A baja luz: $g_r V \gg K_1 V^{n+1}$ (porque $\langle I \rangle_{\vec{r}}$ y V son monótonas crecientes), por tanto:

$$V = \frac{\langle I \rangle_{\vec{r}}}{g_r} \tag{5.10}$$

luego la respuesta sube proporcionalmente con la luz, lo que es consistente con la Biología (Xin *et al.*, 1994; Jamieson *et al.*, 1994; Muller y Dacheux, 1997; Bowling, 1980). A alta luz: $K_1 V^{n+1} \gg g_r V$, por tanto:

$$V = \left(\frac{\langle I \rangle_{\vec{r}}}{K_1} \right)^{1/n+1} \tag{5.11}$$

causando una compresión muy fuerte. Es importante notar que la compresión, no está causada por n sino por la división en la ecuación 5.5. Esto es porque la compresión existe también para n=1. Sin embargo, la compresión es más fuerte cuando $n > 1$.

Volvamos ahora a la cuestión de la amplitud del filtro. Postulamos que el filtro integra linealmente las salidas de los fotorreceptores abarcados en su extensión (en el apartado 6 se discute más esta asunción de linealidad). Si el diámetro del filtro está cambiando, significa que la integración está cambiando en proporción a D^2. Por tanto, para mantener $g_i \propto V^n$ tenemos que hacer:

$$g_i = K_2 D^2 A = K_1 V^n \rightarrow A = K \frac{V^n}{D^2} \tag{5.12}$$

donde A es la amplitud del filtro y $K = \frac{K_1}{K_2}$, siendo $K_2 > 0$ una constante.

5.3 Métodos computacionales

Cálculo del gradiente

A partir de la definición de gradiente bidimensional:

$$(\nabla I)^2 = \left(\frac{\partial I}{\partial x} \right)^2 + \left(\frac{\partial I}{\partial y} \right)^2 \tag{5.13}$$

una aproximación discreta es:

$$(\nabla I)^2 = \frac{(I(x + \triangle x, y) - I(x - \triangle x, y))^2}{(2 \triangle x)^2} + \frac{(I(x, y + \triangle y) - I(x, y - \triangle y))^2}{(2 \triangle y)^2} \tag{5.14}$$

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

tal que $\triangle x = \triangle y$. Como tenemos que calcular $\left(\frac{\nabla I}{I}\right)^2$ proponemos estimar la iluminación local I como:

$$I = I(x,y) = \frac{I(x,y+\triangle y) + I(x,y-\triangle y) + I(x+\triangle x,y) + I(x-\triangle x,y)}{4} \tag{5.15}$$

para disminuir el efecto del ruido. Pero, ¿qué ocurre cuando $I(x,y+\triangle y) = I(x,y-\triangle y) = I(x+\triangle x,y) = I(x-\triangle x,y) = 0$? Aquí hay un problema con la computación de $\frac{\triangle I}{I}$. Asumimos que esto se produce sólamente a luz muy baja y por tanto la probabilidad de que los cuatro puntos absorban un fotón es pequeña (aunque no cero). Trataremos este caso como si uno de los puntos absorbe un fotón y los otros no. O sea:

$$\left(\frac{\nabla I}{I}\right)^2 = \frac{1}{(2\triangle x)^2}\left(\frac{4}{1}\right)^2 = \frac{4}{\triangle x^2} \tag{5.16}$$

siempre que los cuatro valores sean cero. Justificamos esta aproximación notando que si se espera un tiempo muy largo, serán absorbidos algunos fotones, pero la probabilidad de absorber más de un fotón durante el periodo de integración de un fotorreceptor es despreciable.

Implementación de la extensión de la inhibición lateral

La entrada es la imagen y el parámetro β, que mide la relación entre el error debido a la penalización por atravesar con el filtro bordes entre objetos (ecuación 5.1) y el error debido a la naturaleza del proceso de absorción de fotones (ecuación 5.4). En primer lugar, añadimos ruido a la imagen (ver Métodos de la teoría de la máxima curtosis) y a continuación calculamos $\left(\frac{\nabla I}{I}\right)^2$ tal y como se describe en el apartado anterior. Una vez calculado este operador, se realiza la minimización de la ecuación 5.5, donde el término que influye para la minimización es el diámetro D del filtro que modela la inhibición lateral.

Obtención de la amplitud

Para cada diámetro, obtenemos la amplitud del filtro resolviendo la ecuación 5.8 y sustituyendo su resultado así como el diámetro directamente en la ecuación 5.12. Dado que K puede ser absorbido en A, K no cambia el comportamiento de la amplitud con la intensidad. Por tanto, el efecto del parámetro K no fue simulado. Los únicos parámetros relevantes fueron n, β (que afecta al comportamiento de D) y $K_g = \frac{K_1}{g_r^{n+1}}$ (que controla el comportamiento de V

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

en la ecuación 5.8). Para entender este último parámetro, hay que notar que si definimos en aquella ecuación $V' = g_r V$, se transforma en:

$$V' + K_g V'^{n+1} = I \tag{5.17}$$

De hecho, nosotros simulamos la ecuación 5.17 en vez de la ecuación 5.8.

5.4 Resultados

5.4.1 Computacionales

Se realizaron simulaciones con las imágenes utilizadas en el análisis del apartado 3. Puesto que usamos una aproximación cuadrada del filtro, su forma exacta está fuera del alcance de este trabajo (apartado 5.1). Por eso, en vez de mostrar un ejemplo del filtro como hicimos para las otras teorías, nos concentramos en su extensión y amplitud.

En las figuras 5.2 y 5.3 se muestran dos ejemplos de los resultados de las simulaciones sobre la variación de la extensión de la inhibición lateral, donde podemos observar un radio angosto a bajas y altas intensidades de luz, con un ensanchamiento de la extensión a intensidades intermedias. El principal efecto de β es aumentar la extensión de la inhibición cuando β aumenta. También, los máximos de la extensión ocurren a luces más bajas para las βs más altas.

La amplitud del filtro de inhibición en función de la intensidad muestra un ascenso (Figuras 5.4, 5.5 y 5.6). Este ascenso es rápido por debajo de una intensidad crítica, y lento por encima de ella, correspondientes a pendientes log-log menores que 1. El efecto de un aumento de β es disminuir la amplitud sin importar la intensidad (figura 5.4). El parámetro K_g tiene efecto similar, pero sólo por encima de la intensidad crítica; por debajo de ésta, las curvas son independientes de K_g (figura 5.5). Otro efecto de K_g es reducir la intensidad crítica, a medida que este parámetro aumenta. Finalmente, n controla las pendientes de las curvas de manera diferente dependiendo si la intensidad está por encima o por debajo de la intensidad crítica. Por debajo de ella, la pendiente aumenta con n, mientras que por encima disminuye (figura 5.6).

5.4.2 Analíticos

Demostramos ahora que una aproximación 1D razonable de la nueva teoría predice la subida y la bajada de la extensión de la inhibición lateral observada en la Biología. Esta aproximación nos ayudará a entender la razón de este comportamiento y los efectos de los parámetros.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

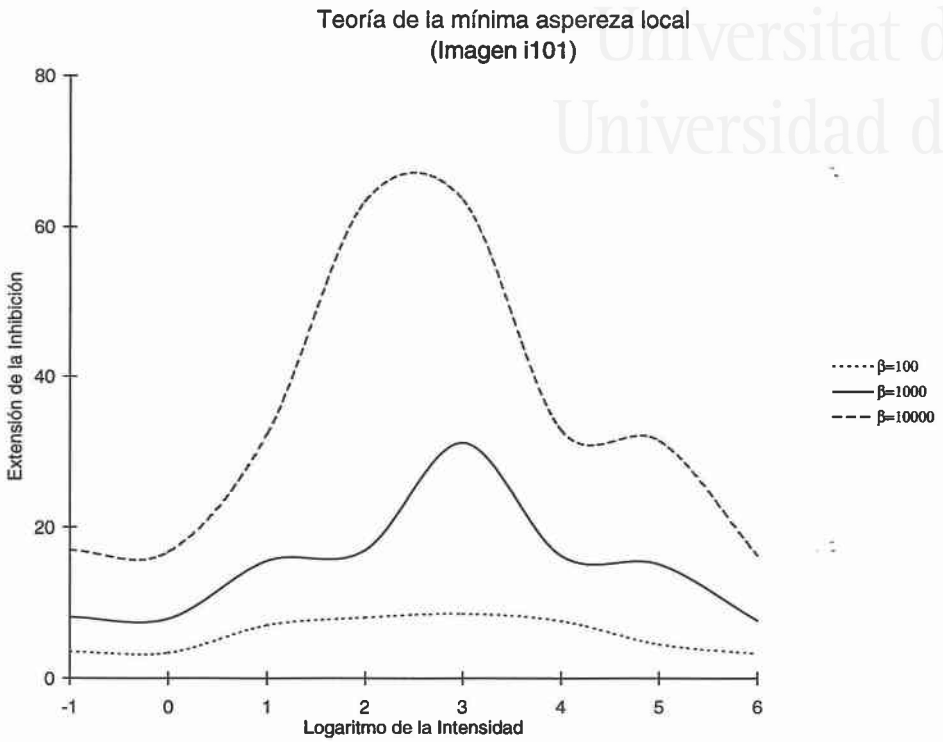


Figura 5.2: Extensión de la inhibición lateral en función de la intensidad para la teoría de la mínima aspereza local en la imagen subacuática i101. La extensión primero sube y después baja a medida que la intensidad aumenta. Cuanto más grande β, más alta la extensión y más temprano ocurre el máximo de las curvas.

Cálculo del error debido a la función E_{al}

La versión 1D de la función de penalización en la ecuación 5.1 es:

$$E_{al} = \frac{1}{L-D}\int_{D/2}^{L-D/2} dx \int_{x-D/2}^{x+D/2} dx' \cdot \left(\frac{\nabla I}{I}\right)^2 \tag{5.18}$$

donde L es el tamaño de la imagen.

Esta integral puede ser aproximada por dos términos. El primero es el efecto de los bordes reales de la imagen y el segundo es el efecto del ruido. Nosotros aproximamos el primer término asumiendo que hay una distribución homogénea de bordes de objetos en la imagen y aproximamos $\left(\frac{\nabla I}{I}\right)^2$ para cada borde por su valor promedio. En ese caso $\left(\frac{\nabla I}{I}\right)^2 = \frac{\Lambda}{2}$, donde Λ es una constante. Así, de la

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

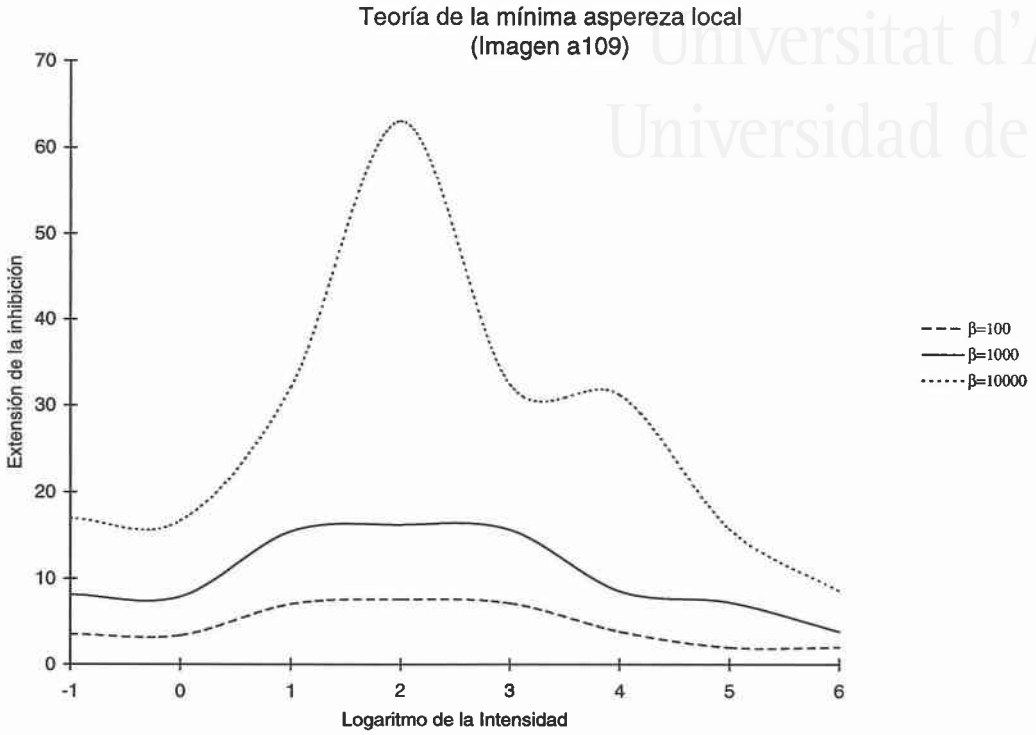


Figura 5.3: Extensión de la inhibición lateral en función de la intensidad para la teoría de la mínima aspereza local en la imagen aérea a109. La extensión primero sube y después baja a medida que la intensidad aumenta. Cuanto más grande β, más alta la extensión y más temprano ocurre el máximo de las curvas.

ecuación 5.18, el primer término es[1]:

$$E_{al} = \Lambda \cdot \frac{D}{2} \tag{5.19}$$

[1]Hay otra interpretación importante para el resultado de la ecuación 5.19: Asumamos que la función de densidad de probabilidad del tamaño de los objetos es P(s). Asumamos también que $P(s < s_0) = 0$ para algún $s_0 > 0$, o sea, no hay ningún objeto más pequeño que s_0. La probabilidad de cometer un error de aspereza local con un filtro de diámetro D es:

$$P_E \approx \int_0^D dsP(s) + \int_D^\infty dsP(s)\frac{D}{s}$$

Si $D < s_0$, entonces:

$$P_E \approx D\left(\int_{s_0}^\infty dsP(s)\frac{1}{s}\right) = \frac{\Lambda}{2}D$$

Para filtros suficientemente pequeños, la probabilidad de un error de aspereza local aumenta aproximadamente con D. Esta aproximación puede ser mejorada si tenemos conocimiento del tamaño y las formas de los objetos en la imagen.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

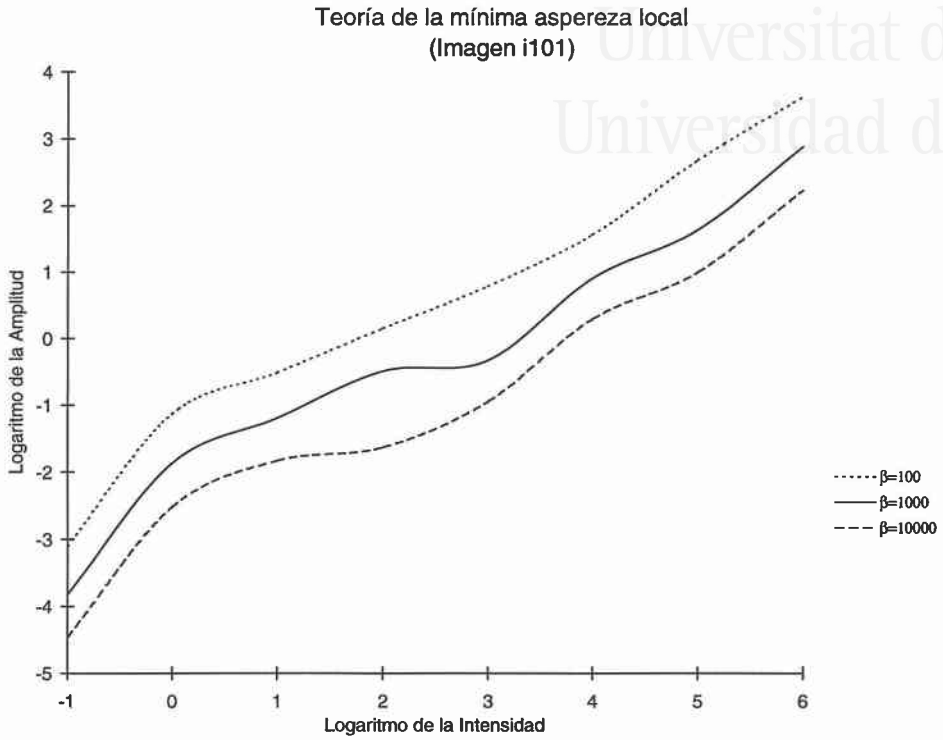


Figura 5.4: Amplitud de la inhibición lateral para la imagen i101. Curva estándar: K_g=0,1; β=1000; n=2. Las curvas suben rápidamente hasta una intensidad crítica (con los parámetros es estas simulaciones, la intensidad crítica es alrededor de 1) y después suben lentamente, con pendientes log-log menor que 1. El efecto de β es reducir la amplitud a medida que β aumenta.

El segundo término es el efecto del ruido en E_{al}, sin el efecto de los bordes reales. Por tanto, podemos concentrarnos en una iluminación homogénea en toda la retina (como en la derivación de la ecuación 5.4) y calcular el error del ruido sólo para la segunda integral de la ecuación 5.18 ya que en este caso, el promediado de la primera integral no tiene efecto. Sean las intensidades I_1 e I_2 dos variables aleatorias independientes con el mismo promedio de absorción de fotones ($\tau\langle I\rangle_x$) durante el periodo de integración (τ) del fotorreceptor. Entonces,

$$Var(I_1 - I_2) = Var(I_1) + Var(I_2) = \frac{2\sigma^2}{\tau^2} \tag{5.20}$$

donde $\sigma^2 = Var(\tau I) = \tau\langle I\rangle_x$, por ser la absorción de fotones un proceso aleatorio que sigue una distribución de Poisson. La varianza del gradiente es, por tanto:

$$Var(\bigtriangledown I) = \frac{\sigma^2}{\tau^2 \bigtriangleup^2} \tag{5.21}$$

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

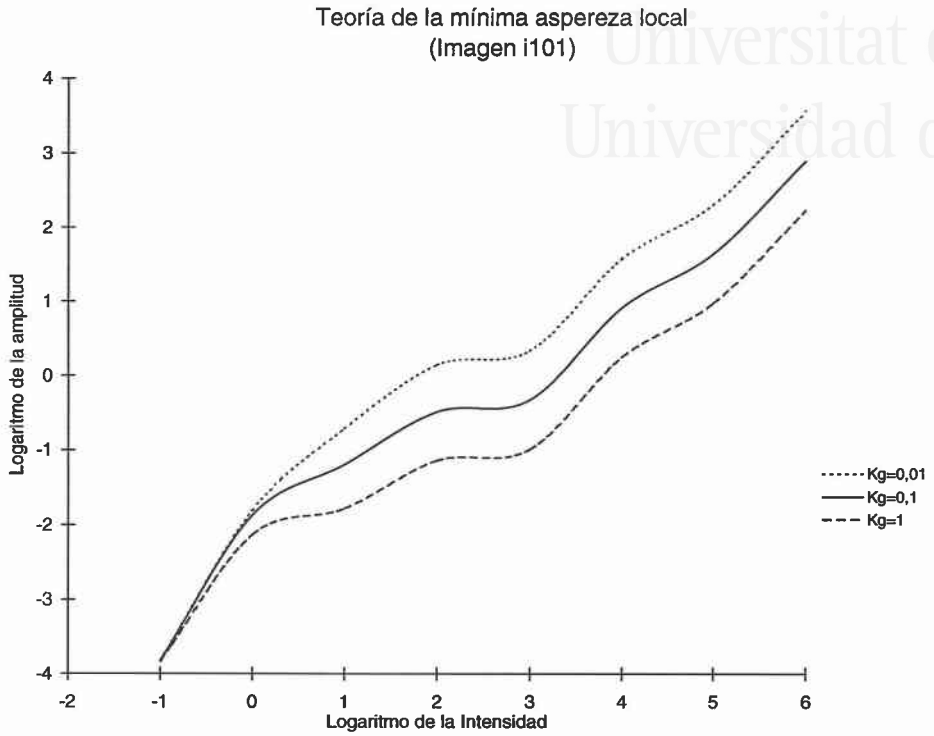


Figura 5.5: Amplitud de la inhibición lateral para la imagen a101. Curva estándar: K_g=0,1; β=1000; n=2. Los efectos de K_g son variar la pendiente de la curva por encima de una intensidad crítica, de forma que aumenta la amplitud a medida que K_g se reduce, y de reducir la intensidad crítica a medida que K_g aumenta.

tal que $\triangle$ es la distancia entre fotorreceptores. Entonces:

$$Var\left(\left(\frac{\nabla I}{I}\right)^2\right) = \gamma\frac{\sigma^4}{\langle I\rangle_x^4} \tag{5.22}$$

donde $\gamma > 0$ es una constante. Para la integral interior de E_{al}, se tiene:

$$Var\left(\int_{x-D/2}^{x+D/2} dx' \left(\frac{\nabla I}{I}\right)^2\right) = \xi D\frac{\sigma^4}{\langle I\rangle_x^4} \tag{5.23}$$

donde $\xi > 0$ es una constante, luego el error es:

$$Error(E_{al}) = \xi^{1/2}D^{1/2}\frac{\sigma^2}{\langle I\rangle_x^2} = \eta\cdot\frac{\sqrt{D}}{\langle I\rangle_x} \tag{5.24}$$

donde $\eta = \xi^{1/2}\tau > 0$ es una constante.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

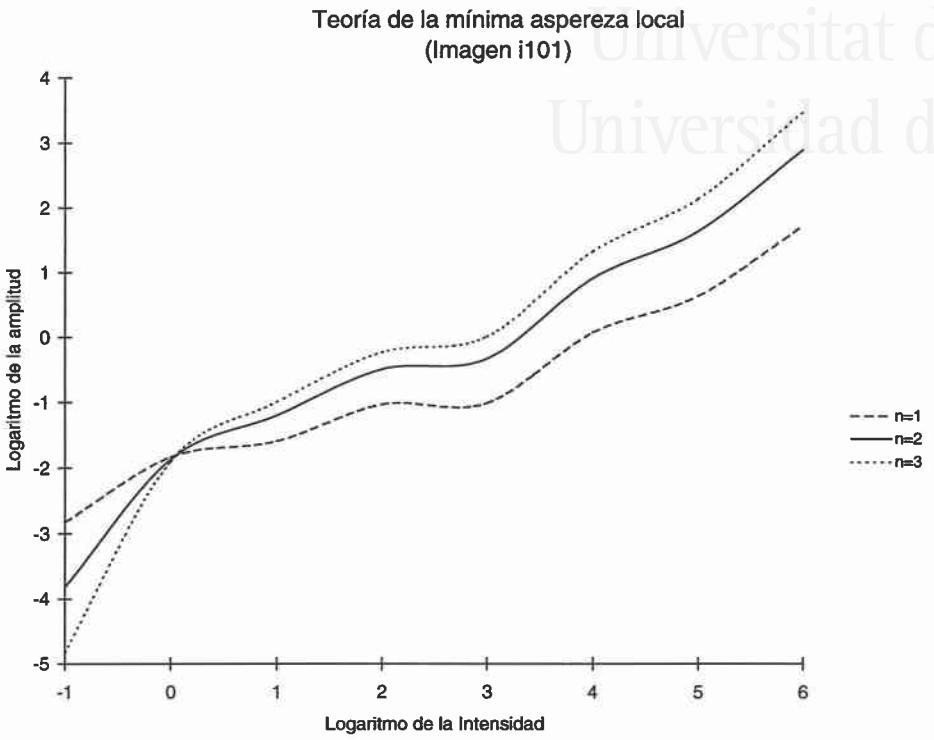


Figura 5.6: Amplitud de la inhibición lateral para la imagen i101. Curva estándar: K_g=0,1; β=1000; n=2. El efecto de n es inverso dependiendo si la intensidad es mayor o menor que una intensidad crítica (con los parámetros de estas simulaciones, la intensidad crítica está alrededor de 1). Para intensidades inferiores a la crítica, aumentar n hace que la amplitud sea más pequeña; mientras que para intensidades superiores a la crítica, a mayores n también es mayor la amplitud.

Análisis del comportamiento de la función a minimizar en función de la intensidad de luz

La función a minimizar en 1D es la suma de las ecuaciones 5.19, 5.24 y 5.4:

$$Error = \frac{D\Lambda}{2} + \frac{\eta D^{1/2}}{\langle I \rangle_x} + \frac{\beta}{(D\langle I \rangle_x)^{1/2}} \tag{5.25}$$

Su derivada respecto de D es:

$$\frac{d\,Error}{d\,D} = \frac{1}{2}\frac{\eta}{\langle I \rangle_x D^{1/2}} - \frac{1}{2}\frac{\beta}{\langle I \rangle_x^{1/2} D^{3/2}} + \frac{\Lambda}{2} \tag{5.26}$$

Igualando a cero y multiplicando por $D^{3/2}$ la ecuación anterior:

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

$$\frac{\eta D}{\langle I\rangle_x} - \frac{\beta}{\langle I\rangle_x^{1/2}} + \Lambda D^{3/2} = 0 \tag{5.27}$$

Si hacemos el cambio de variable $z = \frac{1}{\langle I\rangle_x^{1/2}}$, la ecuación queda:

$$\eta D z^2 - \beta z + \Lambda D^{3/2} = 0 \tag{5.28}$$

que tiene las raices:

$$z = \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\Lambda\eta D^{5/2}}}{2\eta D} \tag{5.29}$$

Por tanto, para cada diámetro suficientemente pequeño ($\beta^2 > 4\Lambda\eta D^{5/2}$), hay dos intensidades para las que este diámetro minimiza el error. Ahora demostraremos que en la intensidad más baja de las dos, el diámetro aumenta con la intensidad mientras que en la otra intensidad, el diámetro cae a medida que la intensidad sube. Vamos a estudiar las raíces cuando $D \to 0$: $\beta^2 > 4\Lambda\eta D^{5/2}$, entonces hay dos raíces positivas para resolver la ecuación:

caso 1: $z = \frac{\beta+\sqrt{\beta^2-4\Lambda\eta D^{5/2}}}{2\eta D}$, ($z$ alto corresponde a intensidad baja).
Utilizando los dos primeros términos de la expansión de Taylor:

$$Lim_{D\to 0}\frac{\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\Lambda\eta D^{5/2}}}{2\eta D} = Lim_{D\to 0}\frac{\beta + \beta - \frac{1}{2}\cdot\frac{4\Lambda\eta D^{5/2}}{\beta}}{2\eta D} = \infty \tag{5.30}$$

Por tanto, para intensidades bajas, a medida que D disminuye, z aumenta, o sea, I disminuye.

caso 2: $z = \frac{\beta-\sqrt{\beta^2-4\Lambda\eta D^{5/2}}}{2\eta D}$, ($z$ bajo corresponde a intensidad alta).
En el límite obtenemos:

$$\begin{aligned} Lim_{D\to 0}\frac{\beta - \sqrt{\beta^2 - 4\Lambda\eta D^{5/2}}}{2\eta D} &= Lim_{D\to 0}\frac{\beta - \beta + \frac{1}{2}\cdot\frac{4\Lambda\eta D^{5/2}}{\beta}}{2\eta D} = \\ &= Lim_{D\to 0}\frac{\Lambda D^{5/2}}{\beta D} = \\ &= 0 \end{aligned} \tag{5.31}$$

Por tanto, para intensidades altas, a medida que D disminuye, z disminuye, o sea, I aumenta. De forma que podemos concluir que a baja y altas intensidades luminosas el tamaño del filtro se comporta de la forma deseada.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Estos dos rangos de comportamiento se tienen que encontrar en alguna intensidad, que analizamos a continuación. En esa intensidad, $\beta^2 = 4\Lambda\eta D^{5/2}$, entonces:

$$D_{max} = \left(\frac{\beta^2}{4\Lambda\eta}\right)^{2/5} \tag{5.32}$$

y sustituyendo en la ecuación 5.29 y volviendo a la variable $\langle I\rangle_x$, tendremos un tamaño máximo del filtro en:

$$\langle I\rangle_{x,max} = \frac{2\eta D_{max}}{\beta} \tag{5.33}$$

Por tanto, en intensidades intermedias tendremos el tamaño máximo del filtro, con lo que hemos probado analíticamente que esta aproximación 1D de la teoría se comporta según los datos biológicos. Esta aproximación captura otros aspectos del comportamiento de las figuras 5.2 y 5.3 relacionados a los efectos de β. Por ejemplo, la ecuación 5.32 demuestra que a medida que β aumenta, D_{max} también aumenta. Además, la ecuación 5.33 demuestra que a medida que β aumenta, $\langle I\rangle_{x,max}$ disminuye.

Por tanto, creemos que podemos usar esta aproximación 1D para explicar porqué la nueva teoría funciona. En la nueva teoría, el error de la aspereza local cae rápidamente (inversamente proporcional) con la intensidad a bajas intensidades (segundo término de la ecuación 5.25 y figura 5.7), estabilizándose a altas intensidades (primer término de la ecuación 5.25 y figura 5.7). En contrapartida, el error debido a la cuantización de la absorción de la luz cae lentamente como el inverso de la raíz de la intensidad (tercer término de la ecuación 5.25 y figura 5.7). Como resultado, a bajas y altas iluminaciones, el error de la aspereza local domina y su minimización requiere un filtro angosto. A luces intermedias, el error de cuantización se hace más relevante, forzando el filtro a ensancharse.

Comportamiento de la amplitud en los límites de iluminación

A baja luz: $V \propto \langle I\rangle_x$ (ecuación 5.10) y $D \propto \langle I\rangle_x^{1/2}$ (comportamiento asintótico con D pequeño de la ecuación 5.30 con $z = \langle I\rangle_x^{1/2}$), por tanto, de la ecuación 5.12:

$$A = K_3\langle I\rangle_x^{n-1} \tag{5.34}$$

donde $K_3 > 0$ es una constante. El resultado implica que en general la amplitud crece con la luz[2] ($n > 1$). Este resultado es consistente con los resultados de Xin

[2]Una limitación de la aproximación 1D se nota a través de una discrepancia entre esta aproximación y los datos obtenidos directamente de las imágenes naturales para n=1. En este caso, la aproximación 1D predice que la amplitud es constante con la luz a bajas intensidades

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

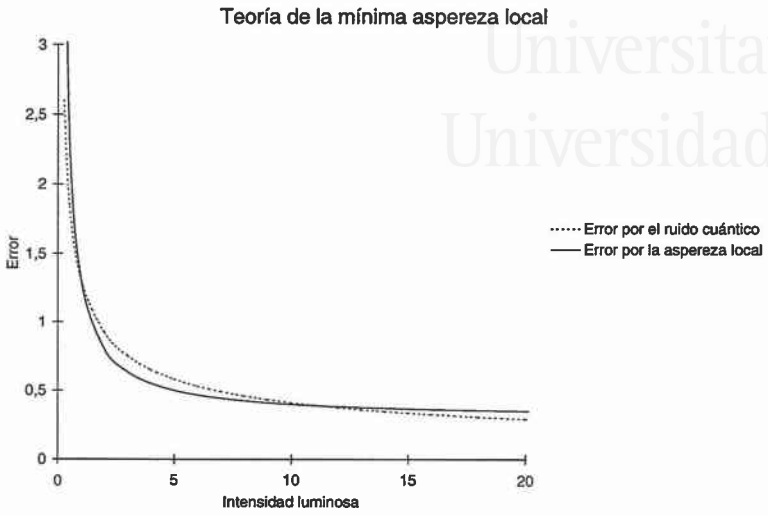


Figura 5.7: Funciones de penalización para la teoría de la mínima aspereza local. Estas funciones fueron calculadas a partir de la ecuación 5.25 con $D = 1$, $\Lambda = 0,6$, $\eta = 1$ y $\beta = 1,3$. Observar que a muy bajas y muy altas intensidades, el término de error que domina es el derivado de la aspereza local, mientras que a intensidades intermedias, el término de error que domina es el producido por el ruido cuántico.

et al. (1994) y Jamieson *et al.* (1994) y con el dato que en oscuridad la periferia inhibidora desaparece (Muller y Dacheux, 1997; Bowling 1980). Una razón más para que la periferia desaparezca es que a baja luz $g_i \propto V^n \ll g_r$ (ecuación 5.7).

A alta luz: en este límite $V \propto \langle I \rangle_x^{1/n+1}$ (ecuación 5.11) y $D \propto \langle I \rangle_x^{-1/3}$ (ecuación 5.32 con $z = \langle I \rangle_x^{-\frac{1}{2}}$). Se sigue:

$$A = K_4 \frac{\langle I \rangle_x^{\frac{n}{n+1}}}{\langle I \rangle_x^{-\frac{2}{3}}} = K_4 \langle I \rangle_x^{\frac{2}{3}+\frac{n}{n+1}} \tag{5.35}$$

donde $K_4 > 0$ es una constante. Por tanto, la amplitud del filtro sigue subiendo en alta luz, pero esta subida es más lenta para n grandes. Este aumento de la amplitud puede deberse a cambios de la resistencia de membrana con voltaje de las células horizontales (Winslow y Knapp, 1991).

5.5 Conclusiones

La teoría de la mínima aspereza local predice una subida y una bajada en la extensión de la inhibición lateral como función de la intensidad de la luz.

(ecuación 5.34). Esto no se observa con los datos de las imágenes naturales (figura 5.6), porque D es constante a bajas intensidades (figuras 5.2 y 5.3).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Por tanto, de todas las teorías analizadas, esta teoría es la única que se adhiere cualitativamente al comportamiento biológico de las células horizontales. Otras dos conclusiones consistentes con la Biología son el aumento de la amplitud de la inhibición lateral con la intensidad luminosa y la desaparición de la inhibición a intensidades extremadamente bajas.

La caída de la extensión de la inhibición lateral a intensidades muy altas es producida por el mismo principio en la teoría de la mínima aspereza local y las otras teorías. A medida que la luz aumenta, el ruido de los fotorreceptores disminuye, con lo que se requiere menos integración espacial. Lo que es realmente diferente en esta teoría frente a las otras ocurre a intensidades bajas. En este caso, la probabilidad de encontrar un borde falso debido al ruido de los fotorreceptores aumenta rápidamente a medida que la intensidad de luz disminuye. (Un borde falso ocurre cuando dos fotorreceptores vecinos tienen respuestas relativamente diferentes, no por causa de un borde en la imagen sino por causa del ruido en los fotorreceptores). La nueva teoría propone que la retina "no sabe" diferenciar entre un borde real y un borde falso (esta sería una función de los centros superiores del sistema visual). Por tanto, la nueva teoría impone pequeñas extensiones de la inhibición a bajas intensidades para no cometer muchos errores con los objetos reales. O sea, la teoría propone que la retina utiliza un principio de mínimo compromiso. Por contra, las otras teorías analizadas, exceptuando la teoría de máxima curtosis, se comprometen totalmente con la asunción de que las imágenes naturales tienen un *power spectrum* muy particular. Como vimos, aunque esta asunción es aproximadamente válida, falla en muchas imágenes.

En cuanto al principio de acción de la inhibición lateral, la nueva teoría comparte la idea principal de la teoría de la codificación predictiva: comprimir el rango de intensidades luminosas para caber en el rango de respuestas de las células bipolares. Pero a diferencia de la codificación predictiva, la nueva teoría propone que la inhibición lateral actúa a través de una división (control de ganancia) y no a través de una sustracción. Esto permite a la nueva teoría mantener información sobre la intensidad absoluta de la luz y permite una compresión del rango de intensidades muy fuerte (la entrada de la célula bipolar sube como una potencia menor que uno de la intensidad). Una acción cooperativa de las moléculas del transmisor inhibidor (n en la ecuación 5.7) podría acentuar esta compresión aún más (explicado en la ecuación 5.11).

La teoría tiene tres parámetros libres: β (el peso del error cuántico debido a la absorción de los fotones relativo al peso del error de la aspereza local), K_g (el principal parámetro que controla la intensidad crítica de las figuras 5.4, 5.5 y 5.6) y n (el grado de cooperación de las moléculas del transmisor inhibidor).

El parámetro β es el principal porque afecta tanto a la extensión de la inhibición como a su amplitud. Los aumentos de β causaron un aumento de la extensión (explicado por la ecuación 5.32), una reducción de la intensidad en la que ocurre

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Volver al índice/Tornar a l'índex

la extensión máxima (explicado en la ecuación 5.33), y una reducción de la amplitud del filtro (explicado por la ecuación 5.12 cuando aumenta el diámetro). La figura 5.7 también ayuda a entender algunos de estos efectos. Un aumento de β es equivalente a multiplicar la curva del ruido cuántico por una constante mayor que 1. Como resultado, este ruido se hace más prominente, forzando una integración espacial más ancha para eliminarlo. Eso explica el aumento del diámetro de la inhibición y como resultado la disminución de su amplitud.

El modo de acción del parámetro K_g puede entenderse cuando consideramos la ecuación 5.17. Cuanto más alto K_g, se requiere menos intensidad para que $K_g V'^{n+1}$ alcance a V'. Por tanto, el aumento de K_g reduce la intensidad crítica. Por debajo de esta intensidad, K_g es irrelevante ($K_g V'^{n+1} \ll V'$), mientras que por encima, K_g reduce V' ($K_g V'^{n+1} \approx I$) y por tanto la amplitud (ecuación 5.12).

El efecto del parámetro n depende si estamos por encima o por debajo de la intensidad crítica. A bajas intensidades, la salida del fotorreceptor (V) es pequeña, por tanto, la amplitud cae a medida que n sube (altas potencias de números pequeños son números aún más pequeños). A altas intensidades, ocurre el efecto contrario.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

6

Discusión

¿Qué es ver? Para los animales es extraer del entorno luminoso o electromagnético información útil para su supervivencia. En visión artificial, es ampliar nuestra capacidad para obtener información útil que no podemos obtener con nuestros propios ojos[1] u obtener el mismo tipo de información útil a que normalmente podemos acceder con nuestra visión, para realizar de forma automática funciones similares a las que realizan los seres humanos. Por tanto, una de las claves para entender la visión es entender lo que es "información útil". Esta puede ser algo tan complejo como el reconocimiento de una persona o una escena, o algo tan simple como una discriminación de colores o la dirección del movimiento de un objeto.

Pero independientemente del objetivo que se persiga, sobrevivir en un entorno hostil o automatizar una función visual, la extracción de la información útil tendrá que tener un carácter estadístico. Una de las razones es que la información electromagnética es transportada por fotones y sus interacciones con la materia obedece las reglas probabilísticas de la Física Cuántica. Por tanto, ningún sistema de visión puede tener una certidumbre absoluta de la información que llega a sus sensores, sino que obligatoriamente tendrá que hacer una inferencia estadística.

Otra razón para pensar que la información visual es estadística, es que debido a las limitaciones de *hardware*, es imposible para un animal o un sistema artificial extraer toda la información existente. Por ejemplo, para obtener información del color, sería ideal saber la longitud de onda de cada fotón que llega a los sensores. Esto es imposible porque requeriría un número infinito de fotodetectores. Por tanto, lo mejor que el sistema puede hacer es muestrear la imagen estadísticamente (en este ejemplo, con un número limitado de fotorreceptores) y hacer inferencias sobre la población (en este ejemplo, de colores) a través de muestras. Lo que

[1] Por ejemplo, obtener la posición 3-D de derrames cerebrales en la corteza humana viva a través de imágenes de resonancia nuclear magnética u obtener el espectro electromagnético de galaxias distantes para determinar sus edades.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

vemos es un ejemplo de cómo una capacidad limitada de procesamiento de información (un limitado número de células) impone un tipo de computación. Otras limitaciones de *hardware* (por ejemplo, ruido, rango dinámico limitado y lentitud) fuerzan que las computaciones posibles no sean arbitrarias sino limitadas a ciertas estructuras computacionales.

¿Qué se necesita para hacer una inferencia estadística de la imagen? Lo más común en el mundo de la estadística es asumir alguna estructura en la población. Por ejemplo, a menudo asumimos que la población es *gaussiana* para aplicar los poderosos t-test, ANOVA, y otros. De manera similar, un sistema visual puede asumir regularidades en una escena. Tales regularidades que Gibson llamó orden óptico ambiental (Gibson, 1979, 1996) se imponen porque el mundo se organiza en objetos. Así, si un punto en la imagen tiene alta luminosidad, hay una alta probabilidad que sus puntos vecinos también tengan alta luminosidad, porque todos estos puntos podrían estar contenidos en un objeto de alta luminosidad. La palabra clave aquí es "probabilidad". Los modelos que usa el cerebro para interpretar el mundo visual tienen que ser probabilísticos, no determinísticos.

Por tanto, hemos visto que cualquier sistema visual tendrá que tener un gran número de buenos modelos estadísticos de su mundo visual y tendrá que realizar sus inferencias bajo sus limitaciones de *hardware*.

La retina, como el punto de entrada de los sistemas visuales biológicos, es un excelente sistema donde estudiar las elecciones de los modelos estadísticos que han sido ganadores en millones de años de evolución. El papel de la retina es captar y procesar información visual de tal manera que los centro visuales superiores reciban de ella la mayor cantidad de información estadística útil posible. Esta cantidad de información estará limitada por restricciones neurales en la retina y por la capacidad de procesamiento de estos centros cerebrales.

En esta memoria de investigación, analizamos algunas de las principales estadísticas que la retina podría asumir. Para este fin, medimos estas estadísticas directamente de las imágenes naturales. Además de estas estadísticas, tomamos en cuenta las limitaciones neurales de la retina para poder entender un poco más como se comunica con el resto del cerebro. Pero nos concentramos en la primera capa sináptica de la retina, la capa plexiforme externa, para simplificar el problema.

Algunas de las propiedades estadísticas de las imágenes naturales

Se han analizado algunas propiedades estadísticas de las imágenes naturales. Nos concentramos en propiedades utilizadas en las teorías propuestas en la literatura para explicar la función de la inhibición lateral. La principal propiedad estadística en estas teorías es el *power spectrum*. Nuestra intuición era que la forma del *power spectrum* en las imágenes subacuáticas iba a ser muy diferente

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

del de las imágenes aéreas por el esparcimiento de la luz en el agua, pero resultó ser el mismo. Esto nos indica que no es el contraste o el esparcimiento de la luz en agua y aire lo que afecta al *power spectrum* sino los objetos de la imagen. Por tanto, estos objetos parecen seguir distribuciones de tamaños muy parecidas tanto en el agua como en el aire. No obstante, donde si que encontramos pequeñas diferencias fue en el contraste de las imágenes en agua y aire, ya que el agua y el aire son dos medios de propagación de la luz diferentes. Otro parámetro estadístico que fue analizado fue la isotropía en las imágenes, mejor dicho, buscamos alguna anisotropía. Aunque la intuición sólo nos hacía ver fuentes de anisotropía relacionadas a la gravedad de la Tierra, por ejemplo, la línea del horizonte, pensábamos que estas fuentes podrían causar una gran diferencia entre aire y agua. No obstante, aunque encontramos una anisotropía significativa en las imágenes, no existió una orientación preferente grande ni para aire ni para agua y el grado de anisotropía fue extremadamente pequeño. Esto probablemente ocurre porque aunque hay cierta tendencia a la verticalidad (troncos de árboles) y horizontalidad (la línea del horizonte), en el *power spectrum* se representan fuertemente otras orientaciones (rocas, hojas, olas, etc.)

Teorías para la inhibición lateral en la literatura

Todo este análisis de las imágenes naturales fue aplicado al análisis de las teorías que existían en la literatura acerca de la función de la inhibición lateral en la retina. Utilizamos los contrastes, pendientes log-log del *power spectrum* y al relativa isotropía de las imágenes para verificar las teorías.

Cada una de las teorías falló, y podemos explicar el fallo. En tres de ellas (teoría de la codificación predictiva, teoría de la máxima decorrelación y teoría de la máxima razón señal/ruido) el problema básico se debe a que utilizan el *power spectrum* (o su transformada de Fourier, la autocorrelación) para estimar un filtro estadísticamente óptimo de manera lineal. Un problema es que como vimos, el *power spectrum* no es una medida estadística ideal ya que tiene una variabilidad muy grande en las imágenes naturales. Por tanto, el resultado de las teorías no puede aplicarse bien a las imágenes naturales. Aún más grave, es que el *power spectrum* toma en cuenta los tamaños de los objetos sólo indirectamente (Apéndice A) y los métodos basados en esta medida no penalizan los cruces de bordes de los objetos por la inhibición lateral. Como consecuencia, las tres teorías presentan extensiones de la inhibición lateral muy grandes, haciendo notar que a baja luz lo mejor es comunicar las respuestas de fotorreceptores muy alejados. Estas extensiones ocurren por la necesidad de promediar espacialmente para eliminar el ruido. Pero esto no es lo que hace la extensión de la inhibición lateral en la retina. A bajas intensidades, esta extensión es muy angosta (Dowling, 1987; Mangel y Dowling, 1985; Xin *et al.*, 1994; Jamieson *et al.*, 1994). Tal vez lo que

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

se intenta evitar es lo siguiente: A muy baja luz promediar a mucha distancia es equivalente a tener una probabilidad muy alta de estar mezclando o bien señal muy ruidosa o bien señal proveniente de zonas de la imagen muy diferentes. Esta es la esencia de la teoría de la mínima aspereza local propuesta por nosotros, y que será discutida con más detalle más abajo.

El problema con la última teoría (teoría de la máxima curtosis) propuesta en la literatura es todavía más grave y aunque hemos obtenido con esta teoría resultados muy interesantes, tampoco funciona. En esta teoría se han presentado discontinuidades en la extensión de la inhibición lateral que no ocurren en Biología. A muy bajas luces no hay inhibición lateral, y cuando esta aparece a intensidades más altas, pero aún bajas, tiene una enorme extensión. Este resultado nos lleva a un punto contradictorio aparente sobre la relación entre la inhibición lateral y la cantidad de información transmitida. Esta teoría, al maximizar la curtosis está reduciendo la cantidad de canales de información necesarios para transmitir la señal de la retina a las etapas superiores del camino visual. Vimos que la distribución de puntos con mayor curtosis es la que tiene un único punto diferente y todos los demás iguales (apartado 4.4.4). Si estamos en una situación de muy baja luz, ya nos encontramos en una situación muy parecida a ésta de máxima curtosis, o sea, tenemos unos pocos fotorreceptores que absorbieron un fotón y el resto nada. Entonces: ¿porqué hay que promediar la señal con fotorreceptores vecinos? puesto que esto lo que hace es hacer más parecidos a los fotorreceptores entre sí. La respuesta a esta pregunta es probablemente uno de los motivos por los que tenemos discontinuidades en la extensión de la inhibición lateral cuando la intensidad de luz cambia. Estos saltos están asociados a cada imagen y los objetos que en ella aparecen ya que los saltos ocurren en diferentes niveles de iluminación para distintas imágenes.

¿Qué ocuriría si las teorías existentes en la literatura fueran correctas?

Aunque las teorías sobre la inhibición lateral en la literatura no son aplicables a la Biología, tienen mucho mérito desde el punto de vista del procesamiento de la información visual. Por tanto, juzgamos necesario discutir sus interpretaciones más a fondo.

Si la teoría de la codificación predictiva fuera correcta, la segunda meseta de los campos receptivos de peces y animales acuáticos ocurriría a iluminaciones más altas que en los animales de tierra o voladores, porque los contrastes en agua son más bajos. Por la misma razón, esta teoría predice que los campos receptivos de animales acuáticos son más grandes que los de los aéreos. Esta predicción se aplica también a las teorías que maximizan la decorrelación y la razón señal/ruido. Cuanto más alto el contraste, más estrechos los campos receptivos de la inhibición lateral, probablemente porque en este caso, la señal es menos sensible al

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

ruido y hay que promediar menos espacialmente. Pero en la teoría de la máxima decorrelación hay una inconsistencia aparente en el caso de un contraste bajo y baja luz ya que todos los puntos muestreados por el mosaico de los fotorreceptores estarían prácticamente decorrelados, por lo que no habría que modificar la imagen sino aceptarla tal y como se captura. En estos casos, no sabemos lo que se está decorrelando.

Los efectos de los parámetros m para la teoría de la codificación predictiva y β de la teoría de la máxima decorrelación tienen idéntica explicación. A medida que el ruido en el fotorreceptor es mayor (o sea, estos parámetros aumentan) hay que hacer el filtro más ancho, una vez más, para disminuir el ruido a través de promediado espacial. Esta predicción se podría estudiar comparando retinas con fotorreceptores con distintas tendencias a ser ruidosos. Por ejemplo, los fotorreceptores de anfibios son lentos (Baylor *et al.*, 1979), probablemente por su baja temperatura, pero en cambio, son relativamente poco ruidosos por su ancha integración temporal. En contrapartida, los fotorreceptores de los monos son rápidos, pero más ruidosos (Schnapf *et al.*, 1990).

El parámetro p causa el mismo efecto en tres teorías: (teoría de la codificación predictiva, teoría de la maximización de la decorrelación, teoría de la maximización de la razón señal/ruido). El aumentar p tiende a aumentar la extensión de la inhibición lateral. Por tanto, aunque pudiéramos encontrar ambientes con imágenes naturales con *power spectra* con pendientes log-log muy diferentes, estas tres teorías darían los mismos resultados cualitativos para esta extensión.

En la teoría de la máxima curtosis, de nuevo, el filtrado del ruido tiene el efecto de ensancharse a bajas luces para poder obtener su objetivo (en este caso, maximizar curtosis a través de la disminución de la varianza).

Una nueva teoría para la inhibición lateral

Como las teorías en la literatura no son compatibles con la Biología, hemos buscado una teoría alternativa. Esta teoría se basa en la aspereza local de las imágenes y se fundamenta en la distribución del tamaño de los objetos para adaptar la inhibición lateral a diferentes niveles de iluminación. A diferencia de las anteriores teorías, esta teoría muestra el comportamiento cualitativo con cambios de la intensidad de luz observado en la Biología. A baja iluminación, la extensión de la inhibición es reducida, aumentando a iluminaciones intermedias, para finalmente volver a caer a altas iluminaciones. En esta teoría interviene, además del término que mide la aspereza local, un término que es más significativo cuando estamos a baja luz, el término derivado de la naturaleza cuántica del proceso de absorción de la luz. A muy baja luz, la retina no es capaz de "saber" si un gradiente en la señal que se transmite por los fotorreceptores proviene de objetos reales o es ruido, por lo que lo más óptimo es tener una extensión de la inhibición

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

lateral pequeña para no mezclar las señales de posibles objetos diferentes. A altas intensidades, el ruido deja de ser importante y el término que se hace significativo es el de la aspereza local, que penaliza el tamaño de la inhibición lateral para que no se crucen fronteras (bordes) entre objetos. Las únicas intensidades para las que la extensión de la inhibición es ancha son las intensidades intermedias, donde más vale la pena eliminar el ruido a través de promediado espacial que cruzar bordes entre objetos. El aspecto interesante de esta teoría es que funciona con imágenes reales (la teoría de máxima curtosis fue probada con imágenes reales, pero no funciona desde el punto de vista de la Biología) y que funciona porque se tiene en cuenta lo que es fundamental en las imágenes: los objetos y su tamaño.

El trabajo que queda por hacer con esta teoría es enorme. Uno de los trabajos más interesantes es realizar un modelo biofísico de esta teoría para poder desarrollar una hipótesis sobre el lugar donde se podría articular nuestra teoría en la retina (este tema se discute con más detalles abajo). Nuestra teoría sería el resultado de una estadística del entorno que se mediría "lentamente", en cuestión de segundos o hasta minutos, ya que computacionalmente no tendría sentido que los campos receptivos se modificasen a la velocidad con la que pueden cambiar las imágenes que ve un animal. Esto es porque, para obtener un buen muestreo del entorno visual, se deberían usar muchas imágenes, no sólamente una. Otro tema importante es verificar la relación que existe entre la extensión de la inhibición lateral producida por una imagen y la distribución del tamaño de los objetos que existen en la misma. Una posibilidad para este estudio sería aplicar filtros de análisis artificial de imagen para determinar esta distribución. Esperamos que el tamaño de los objetos cambie mucho de un habitat a otro, incluso de imagen a imagen dentro del mismo habitat. Por esta última razón, sería interesante hacer un estudio comparativo de los campos receptivos de animales con habitats muy diferentes y adaptados a distintos medios (agua, aire, ...)

¿Es plausible neurobiológicamente la teoría de la mínima aspereza local?

Como vimos, no hay problema en implementar la nueva teoría en un computador. Pero, ¿cómo puede implementarla la retina? Esto podría implicar que la retina tiene que calcular gradientes e integrales como en la ecuación 5.1. Pero tal vez, peor aún que estos cálculos, es que hemos utilizado en la teoría una retroalimentación divisiva entre la célula horizontal y el fotorreceptor. El problema no es tener que fabricar una división, que es común en neurobiología (Grzywacz *et al.*,1995; Grzywacz y Koch, 1987; Torre y Poggio, 1978) como consecuencia de la Ley de Ohm en la conductividad de membranas neurales. El problema es que la división afecta a la salida del fotorreceptor de forma no lineal. Por tanto, podría pensarse que el mecanismo biofísico que controla los cambios en la forma del filtro

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

no tiene acceso a la iluminación de los fotorreceptores. Pero afortunadamente, como demostraremos ahora, la salida de los fotorreceptores sigue conteniendo información sobre la iluminación.

Es muy razonable asumir que a cada momento la retina "sabe" qué filtro de inhibición lateral está aplicando, porque a fin de cuentas, ella es quien está implementando la teoría. Digamos que este filtro es $h(\vec{r})$. Por tanto, la conductancia inhibidora en la ecuación 5.6 es la convolución:

$$g_i(\vec{r}) = V(\vec{r}) * h(\vec{r}) = \int_{retina} d\vec{r'} V(\vec{r'}) h(\vec{r} - \vec{r'}) \tag{6.1}$$

porque como asumimos en el apartado 5.2, el filtro integra la salida de los fotorreceptores de forma lineal. En otras palabras, las salidas de los fotorreceptores son:

$$V(\vec{r}) = \frac{I(\vec{r})}{g_r + V(\vec{r}) * h(\vec{r})} \tag{6.2}$$

De lo que se sigue que las salidas de lo fotorreceptores contienen toda la información sobre la iluminación que llega a la retina, porque:

$$I(\vec{r}) = V(\vec{r}) \cdot (g_r + V(\vec{r}) * h(\vec{r})) \tag{6.3}$$

Pero no sería eficiente que la retina utilizara la ecuación 6.3 directamente porque las señales generadas serían proporcionales a la intensidad de la luz y por tanto tendrían un rango más largo que las interneuronas (por ejemplo, las células bipolares). Afortunadamente, la retina no tendría que calcular I, sino su gradiente relativo $(\frac{\nabla I}{I})^2$ y su error relativo (ecuación 5.4). El cuadrado en $(\frac{\nabla I}{I})^2$ puede ser calculado por dependencias de voltaje o sinápticas estándares en neurobiología (Hodgkin y Huxley, 1952; Dodge y Rahamimoff, 1967). El gradiente relativo también puede ser computado si se nota que:

$$\left(\frac{\nabla I}{I}\right)^2 = (\nabla log I)^2 \tag{6.4}$$

Usando la ecuación 6.3 obtenemos:

$$\left(\frac{\nabla I}{I}\right)^2 = (\nabla log V + \nabla log(g_r + V * h))^2 \tag{6.5}$$

Esta ecuación no involucra a I directamente, pero sólamente interviene V, evitando el problema del rango de intensidades. La única pregunta que queda es ¿cómo computar el ∇log necesario para la ecuación 6.5? La computación de ∇log es muy común en visión, recibiendo el nombre de la Ley de Weber (Wandell, 1995).

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Esta ley se puede implementar a través de un mecanismo de *negative feedfoward* completamente plausible en neuronas (Grzywacz y Hillman, 1988).

Por tanto, la retina puede computar el error de la aspereza local directamente de la salida de los fotorreceptores a pesar de sus no linealidades y evitando el problema del rango de intensidades.

Demostramos ahora que el error cuántico de la absorción de fotones puede ser estimado aproximadamente de la salida de los fotorreceptores. Una vez más, no sería eficiente que la retina usase la ecuación 6.3 directamente para estimar este error por el problema del rango de intensidades. Pero no se necesita la intensidad I sino su error relativo.

La principal aproximación en nuestra demostración es que $I(\vec{r}) = \langle I\rangle_{\vec{r}} + \varepsilon_I(\vec{r})$ y $V(\vec{r}) = \langle V\rangle_{\vec{r}} + \varepsilon_V(\vec{r})$ donde $\varepsilon_I \ll \langle I\rangle_{\vec{r}}$, $\varepsilon_V \ll \langle V\rangle_{\vec{r}}$, y $\langle I\rangle_{\vec{r}}$ y $\langle V\rangle_{\vec{r}}$ son los promedios de la intensidad y salida del fotorreceptor respectivamente. Esta asunción es equivalente a asumir que los contrastes son pequeños (apartado 3) y que la intensidad media es relativamente alta, de forma que el ruido relativo es pequeño. (Después analizaremos el caso de intensidades medias bajas). En este caso, de la ecuación 6.2 tenemos:

$$\langle V\rangle_{\vec{r}} + \varepsilon_V(\vec{r}) = \frac{\langle I\rangle_{\vec{r}} + \varepsilon_I(\vec{r})}{g_r + (\langle V\rangle_{\vec{r}} + \varepsilon_V(\vec{r})) * h(\vec{r})} \tag{6.6}$$

Usando los primeros términos de la expansión de Taylor:

$$\langle V\rangle_{\vec{r}} = \frac{\langle I\rangle_{\vec{r}}}{g_r + \langle V\rangle_{\vec{r}}\hat{h}} \tag{6.7}$$

donde $\hat{h}$ es la integral de $h(\vec{r})$ y

$$\begin{aligned} \varepsilon_V(\vec{r}) &= \frac{\varepsilon_I(\vec{r})}{g_r + \langle V\rangle_{\vec{r}}\hat{h}} - \frac{\langle I\rangle_{\vec{r}}\varepsilon_V(\vec{r}) * h(\vec{r})}{(g_r + \langle V\rangle_{\vec{r}}\hat{h})^2} = \\ &= \frac{1}{g_r + \langle V\rangle_{\vec{r}}\hat{h}}(\varepsilon_I(\vec{r}) - \langle V\rangle_{\vec{r}}\varepsilon_V(\vec{r}) * h(\vec{r})) \end{aligned} \tag{6.8}$$

Entonces:

$$\varepsilon_I(\vec{r}) = \varepsilon_V(\vec{r})(g_r + \langle V\rangle_{\vec{r}}\hat{h}) + \langle V\rangle_{\vec{r}}\varepsilon_V(\vec{r}) * h(\vec{r}) \tag{6.9}$$

Como el error relativo usa la raíz del promedio del cuadrado de ε_I tenemos:

$$Error(I) = (\langle(\varepsilon_V(\vec{r})(g_r + \langle V\rangle_{\vec{r}}\hat{h}) + \langle V\rangle_{\vec{r}}\varepsilon_V(\vec{r}) * h(\vec{r}))^2\rangle_{\vec{r}})^{1/2} \tag{6.10}$$

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Finalmente, como estamos a altas intensidades, podemos asumir $\langle V\rangle_{\vec{r}}\hat{h} \gg g_r$ (ver aproximación para ecuación 5.11) dando:

$$E_c = \frac{Error(I)}{\langle I\rangle_{\vec{r}}} = (\langle(\frac{\varepsilon_V(\vec{r})}{\langle V\rangle_{\vec{r}}} + \frac{\varepsilon_V(\vec{r})}{\langle V\rangle_{\vec{r}}} * \frac{h(\vec{r})}{\hat{h}})^2\rangle_{\vec{r}})^{1/2} \tag{6.11}$$

Si el filtro h fuera muy angosto, entonces $h/\hat{h}$ sería aproximadamente la función δ de Dirac y $Error(I)/\langle I\rangle_{\vec{r}} = 2Error(V)/\langle V\rangle_{\vec{r}}$. Si el filtro fuera muy ancho, entonces el efecto de su convolución sería hacer $(\varepsilon_V/\langle V\rangle_{\vec{r}}) * (h/\hat{h}) \approx 0$ porque $\langle\varepsilon_V\rangle_{\vec{r}} = 0$. En este caso, $Error(I)/\langle I\rangle_{\vec{r}} = Error(V)/\langle V\rangle_{\vec{r}}$. En otras palabras, si la retina estimara el error relativo debido a la absorción de fotones directamente de la salida del fotorreceptor, su error máximo sería sólo de un factor de aproximadamente 2 y ocurriría a intensidades extremadamente altas donde el filtro es muy angosto. A intensidades más bajas el error disminuiría.

A intensidades tan bajas de forma que $g_i \ll g_r$ (ver aproximación para la ecuación 5.10), no habría error porque aunque no asumiéramos $\varepsilon_I \ll \langle I\rangle_{\vec{r}}$ y $\varepsilon_V \ll \langle V\rangle_{\vec{r}}$, tendríamos desde la ecuación 6.6,

$$\langle V\rangle_{\vec{r}} = \frac{\langle I\rangle_{\vec{r}}}{g_r} \tag{6.12}$$

y

$$\varepsilon_V(\vec{r}) = \frac{\varepsilon_I(\vec{r})}{g_r} \tag{6.13}$$

o sea,

$$\frac{\varepsilon_V(\vec{r})}{\langle V\rangle_{\vec{r}}} = \frac{\varepsilon_I(\vec{r})}{\langle I\rangle_{\vec{r}}} \tag{6.14}$$

Por tanto, si la retina usara la aproximación 6.11 (para intensidades altas) o 6.14(para intensidades bajas), todo lo que tendría que hacer sería computar promedio y varianzas, lo que es plausible desde el punto de vista neural.

En resumen, hemos demostrado que la retina podría aproximar de manera razonable todas las computaciones necesarias para la teoría de la mínima aspereza local.

Posibles lugares donde podría realizarse la computación de la teoría de la mínima aspereza local.

La teoría explica las modulaciones del efecto de las células horizontales en los fotorreceptores. Hay tres mecanismos conocidos que podrían participar de esta modulación.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.
Volver al índice/Tornar a l'índex

Uno de estos mecanismos es la variación de las *gap junctions* entre células horizontales (Dowling, 1987; Mangel y Dowling, 1985) (Figura 1.9). Esta variación parece ser controlada por el neurotransmisor denominado dopamina (Dowling, 1987; Lasater y Dowling, 1985). La dopamina llega a las células o por difusión desde la capa plexiforme interna (Hare y Owen, 1995) o a través de las células interplexiformes (Dowling, 1987). En ambos casos, una célula amacrina participa del control del nivel de dopamina (Dowling y Ehinger, 1978). Por tanto, el lugar ideal donde computar los errores de aspereza local y de absorción cuántica es la capa plexiforme interna donde las células amacrinas hacen sus sinapsis. Los tipos de operaciones matemáticas que esta capa debería aproximar serían cuadrados, $\bigtriangledown log$, convoluciones e integrales. Esto requiere ciertos tipos específicos de sinapsis y canales iónicos, mensajeros internos, *gap junctions* y árboles dendríticos, que abundan en la capa plexiforme interna.

Otro de los mecanismos que posiblemente contribuye al cambio del efecto de las células horizontales son conductancias dependientes de voltajes en estas células (Winslow y Knapp, 1991). En ese caso, el control de esta conductancia no sería mediado desde la capa plexiforme interna sino directamente de los fotorreceptores. A medida que la luz aumenta, las células horizontales se hiperpolarizan, cambiando estas conductancias. Cuando las conductancias suben, las membranas de las células dejan escapar más corriente, dificultando la propagación de la corriente de célula a célula, y por tanto, estrechando el campo receptivo de la célula horizontal (Winslow y Knapp, 1991). Como resultado, la extensión de la inhibición lateral varía a causa de estas conductancias. Lo interesante es que, como hay muchos tipos de conductancias en cada célula, podrían contribuir a un comportamiento complejo como es la subida y bajada que se observa en la extensión de la inhibición lateral con la intensidad.

El último mecanismo que mencionamos aquí para la modulación de la inhibición lateral es una especialización de los peces teleósteos. Para estos animales, a medida que la luz aumenta, las células horizontales mandan procesos parecidos a dedos al interior del pedículo de los conos. Estos procesos, que se llaman espínulas (Wagner, 1980; De Juan *et al.*, 1991; De Juan *et al.*, 1996), aumentan la superficie de contacto entre las células implicadas, pudiendo aumentar la fuerza de retroalimentación en la capa plexiforme externa (Figura 1.4). Lo que es interesante es que el control de las espínulas aparenta ser extra-retiniano, a través de fibras eferentes (De Juan *et al.*, 1996). Es posible que sea necesaria una estructura extra-retiniana para implementar algunas computaciones de la nueva teoría. En particular, estamos pensando que el promediado y la varianza requieren un cálculo sobre toda la retina, y por tanto, requieren integración a distancias más grandes que cualquiera de los procesos neurales retinianos.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

7

Conclusiones

1. El contraste de imágenes aéreas es un poco más alto que el contraste de imágenes subacuáticas, pero no se han apreciado diferencias en las pendientes log-log del *power spectrum*. Estas pendientes del *power spectrum* están alrededor de -2, aunque su distribución tiene mucha varianza e individualmente la gran mayoría de pendientes es de manera estadísticamente significativa diferente de -2. Existen anisotropías en los *power spectra* de las imágenes naturales, pero son extremadamente pequeñas y se pueden dar en cualquier dirección.

2. Basado en los datos obtenidos para las imágenes naturales, las teorías propuestas en la literatura para explicar la inhibición lateral a través de principios relacionados con la teoría de información no predicen los datos obtenidos en la Biología. Estas teorías usan los principios de codificación predictiva (Srinivasan *et al.*, 1982), máxima decorrelación (Atick y Redlich, 1992), máxima curtosis (Field, 1994) y máxima razón señal/ruido (McCarthy y Owen, 1997). Todas ellas predicen que la extensión de la inhibición lateral cae a medida que la intensidad de la luz aumenta, pero los datos para las células horizontales en la retina muestran un aumento de la extensión a intensidades bajas y una caída a intensidades altas (Xin *et al.*, 1994; Jamieson *et al.*, 1994).

3. En contrapartida, nuestra nueva teoría basada en la minimización de la aspereza local predice cualitativamente los datos biológicos sobre la extensión de la inhibición lateral. En base a este hecho, postulamos que esta extensión se adapta para atravesar el menor número de bordes entre objetos y minimizar el ruido cuántico debido a la absorción de fotones en los fotorreceptores. La función de la inhibición lateral podría ser la de comprimir el rango dinámico de la salida de los fotorreceptores de manera optimal.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.
Volver al índice/Tornar a l'índex

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Apéndice A

La autocorrelación, por tanto, el *power spectrum*, no mide directamente la distribución de los tamaños de los objetos.

Una de las grandes diferencias entre nuestra teoría de la mínima aspereza local y tres de las teorías en la literatura, es que éstas se basan en la autocorrelación (o *power spectrum*), mientras que nosotros medimos directamente los tamaños de los objetos a través de sus bordes. Como la autocorrelación mide la probabilidad que dos puntos tengan la misma intensidad, esta función se relaciona con el tamaño de los objetos. Pero como demostramos ahora con un ejemplo 1D, esta relación está fuertemente contaminada por las reflectancias de los objetos.

Supongamos una imagen en la que todos los objetos tengan el mismo tamaño (T) y no se solapen y que sus intensidades sean aleatorias, obtenidas de una misma distribución homogénea, e independientes.

La autocorrelación[1] es:

$$\begin{aligned} R(\Delta x) &= \frac{\langle (I(x) - \langle I \rangle_x) \cdot (I(x+\Delta x) - \langle I \rangle_x) \rangle_x}{\sigma^2} = \\ &= \frac{\langle I(x) I(x+\Delta x) \rangle_x - \langle I \rangle_x^2}{\sigma^2} \end{aligned} \qquad \text{(A1)}$$

donde σ^2 es la varianza y $\langle\rangle_x$ indica el promedio sobre toda la imagen.

Si $\Delta x = 0$, entonces: $R(0) = \frac{\langle I^2 \rangle_x - \langle I \rangle_x^2}{\sigma^2} = 1$, es decir, la correlación de una variable aleatoria consigo misma es siempre 1. Si $\Delta x \neq 0$, entonces hay dos tipos

[1] Esta definición es diferente de la definición en la ecuación 4.3 en dos sentidos: Primero, el promediado aquí es sobre posiciones, mientras que allá es sobre imágenes. Esto es posible porque consideramos que las estadísticas de las imágenes tienen invarianza traslacional (o sea, son ergódicas, Hamilton (1994), ver discusión antes de la ecuación 4.4), por tanto el promedio sobre una imagen suficientemente grande es lo mismo que el promedio sobre el conjunto de imágenes. Segundo, aquí, pero no allá, sustraemos la intensidad media y dividimos por la varianza. El único efecto de estas operaciones es normalizar la autocorrelación, de forma que su rango aquí está comprendido entre -1 y 1. Esto no cambia ninguna de nuestras conclusiones anteriores, pero simplifica la matemática en este apéndice.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.
Volver al índice/Tornar a l'índex

de productos en la ecuación A1. El caso en el que $I(x) = I(x + \Delta x)$, que ocurre cuando estamos dentro de un objeto, y el caso en el que $I(x) \neq I(x + \Delta x)$. El caso $I(x) = I(x + \Delta x)$ ocurre en una fracción $\frac{T-\Delta x}{T}$ de los casos y la desigualdad en una fracción $\frac{\Delta x}{T}$. Tenemos que calcular $\langle I(x) \cdot I(x+\Delta x)\rangle_x$. Podemos dividir el promedio en los casos de igualdad y los casos de desigualdad, con sus respectivos pesos. Para los casos de igualdad $\langle I(x) \cdot I(x + \Delta x)\rangle_x = \langle I^2\rangle_x$. Por tanto, su contribución a $R(\Delta x)$ será de $\frac{T-\Delta x}{T}\langle I^2\rangle_x$. Para los casos de desigualdad, $I(x)$ y $I(x + \Delta x)$ son dos variables aleatorias independientes extraídas de la misma distribución. Por tanto, su contribución a $R(\Delta x)$ será de $\frac{\Delta x}{T}\langle I\rangle_x\langle I\rangle_x = \frac{\Delta x}{T}\langle I\rangle_x^2$.

Entonces:

$$\begin{aligned} R(\Delta x) &= \frac{(\frac{T-\Delta x}{T})\langle I^2\rangle_x + \frac{\Delta x}{T}\langle I^2\rangle_x - \langle I\rangle_x^2}{\sigma^2} = \\ &= \frac{T-\Delta x}{T}R(0) = \frac{T-\Delta x}{T} \end{aligned}$$

Es decir, la autocorrelación en función de Δx es una recta con pendiente negativa que cruza el eje x exactamente en T. Sabemos que la distribución de los tamaños de los objetos en esta imagen es una función δ de Dirac centrada en T, por lo que podemos asegurar que la autocorrelación falla en estimar el tamaño de los objetos directamente. No obstante, la intersección con el eje x da el tamaño de los objetos. Es curioso observar que si $R(\Delta x)$ fuera una distribución de probabilidad, la probabilidad de un tamaño T de objeto sería de 0, cuando todos los objetos son precisamente de este tamaño.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Apéndice B

Direcciones electrónicas de las imágenes utilizadas.

Imágenes acuáticas

k1: http://www.ece.uc.edu/~jpenix/fish/texas.cichlid.gif

i20: ftp://percula.asc.uci.edu/reefkeepers/daveo/acropora_branch.gif

i21: ftp://percula.asc.uci.edu/reefkeepers/daveo/angel.gif

i22: ftp://percula.asc.uci.edu/reefkeepers/daveo/damaged_brain.gif

i23: ftp://percula.asc.uci.edu/reefkeepers/daveo/fuzzy_finger.gif

i24: ftp://percula.asc.uci.edu/reefkeepers/daveo/sea_island.gif

i25: ftp://percula.asc.uci.edu/reefkeepers/daveo/sea_scape.gif

i32: http://www.echo.com/~queue/images/uw1.jpg

i33: http://www.echo.com/~queue/images/uw2.jpg

i34: http://www.echo.com/~queue/images/uw3.jpg

i62: http://dorothy.as.arizona.edu:8008/uw-photo/kelp_symmetry.jpg

i68: http://dorothy.as.arizona.edu:8008/uw-photo/QA_and_BC.gif

i69: http://dorothy.as.arizona.edu:8008/uw-photo/SQUIRREL.gif

i83: http://dorothy.as.arizona.edu:8008/uw-photo/plum2.jpg

i84: http://dorothy.as.arizona.edu:8008/uw-photo/coral1a.jpg

i101: http://dorothy.as.arizona.edu:8008/uw-photo/ssharpa2.jpg

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

i102: http://dorothy.as.arizona.edu:8008/uw-photo/ssharpa1.jpg

i103: http://diver.ocean.washington.edu/pics/criter/lingcod.jpg

i110: http://diver.ocean.washington.edu/pics/criter/
dungeness_crab.jpg

i128: http://www.physics.helsinki.fi/whale/images/whabab.gif

i131: http://agate.lut.ac.uk/departments/el/
research/bioacoustics/dolphins/pictures/dolphin.jpg

Imágenes aéreas

a2: http://www.netpets.com/gallery/pvasptrs.jpg

a3: http://www.netpets.com/gallery/pvdafls.jpg

a7: http://www.netpets.com/gallery/pvohsn10.jpg

a12: http://www.netpets.com/gallery/pvwhale1.jpg

a24: http://www.amerisites.com/preserv1.html/wld-12.jpg

a26: http://www.amerisites.com/preserv1.html/wld-15.jpg

a27: http://www.amerisites.com/preserv1.html/wld-16.jpg

a31: http://www.amerisites.com/preserv1.html/wld-20.jpg

a32: http://www.amerisites.com/preserv3.html/wld-21.jpg

a44: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin, Moreno Valley, New Mexico

a46: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin, Moreno Valley, New Mexico

a47: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin,
Sangre de Cristo Mountain, New Mexico

a49: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin,
Sangre de Cristo Mountain, New Mexico

a50: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin, Colorado

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

a52: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin, Grand Canyon

a53: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin, Rio Grande

a54: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin, Trees

a56: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin, Vermont

a58: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin, Maryland

a59: http://lcweb2.loc.gov/cgi-bin, New York

a72: http://www.calacademy.org/research/herpetology/
frogs/kfrogs.html

a73: http://www.calacademy.org/research/herpetology/
frogs/kfrogs.html

a79: http://www.euronet.nl/users/mbleeker/foton_e.htlm,
Wild Teasel

a80: http://www.euronet.nl/users/mbleeker/foton_e.htlm,
Banksia coccinea

a81: http://www.euronet.nl/users/mbleeker/foton_e.htlm,
Zhang Jia Jie en Western Hunan

a82: http://www.cnd.org:8024/Scenery/Everest.jpg

a87: http://www.cnd.org:8024/Scenery/HGuoShu.jpg

a88: http://www.cnd.org:8024/Scenery/HuaShan.jpg

a89: http://www.cnd.org:8024/Scenery/HuangHe1.jpg

a92: http://www.cnd.org:8024/Scenery/JiuZhai1.jpg

a95: http://www.cnd.org:8024/Scenery/nature2/1.jpg

a105: http://www.euronet.nl/users/mbleeker/
diemer_e.html#diemsav

a107: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/
menu_Wildlife.html, Oryx.GIF

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Volver al índice/Tornar a l'índex

a108: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Warthog.GIF

a109: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Lion.GIF

a110: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Gerinuk.GIF

a111: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Thompsons'Gazelle.GIF

a112: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Baboon.GIF

a113: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Hippos.GIF

a114: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Vultures.GIF

a115: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Buffalo.GIF

a116: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Grants'Gazelle.GIF

a117: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Topi.GIF

a118: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Hyrax.GIF

a119: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, PigmyMongoose.GIF

a120: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Giraffe.GIF

a121: http://www.sas.upenn.edu/African_Studies/Wildlife_GIFS/menu_Wildlife.html, Zebras-Striped.GIF

a122: http://weber.e.washington.edu/~victor/images.html, Steller's Jay

a123: http://weber.e.washington.edu/~victor/images.htm, Fulmar

a124: http://weber.e.washington.edu/~victor/images.htm, Brown Pelican on a piling

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Bibliografía

Adolph, A. (1964) Spontaneous slow potentials fluctuations in the *Limulus* photoreceptor. *Journal of General Physiology,* **48,** 297-322.

Altman, J.H. (1995) Photographic films. In Bass, M. (Ed), *Handbook of Optics, Vol. 1: Fundamentals, techniques & design* (Chapter 20). New York, NY: McGraw Hill.

Atick, J.J. y Redlich, A.N. (1990a) Towards a theory of early visual processing. *Neural Computation* **2,** 308-320.

Atick, J.J. y Redlich, A.N. (1990b) Quantitative tests of a theory of retinal processing: contrast sensitivity curves. Report Inst. for Advanced Study, IASSNS-HEP-90/51.

Atick, J.J. y Redlich, A.N. (1992) What does the retina know about natural scenes? *Neural Computation,* **4,** 196-210.

Atick, J.J., Li, Z. y Redlich, A.N. (1992) Understanding retinal color coding from first principles. *Neural Computation,* **4,** 559-572.

Atteneave, F. (1954) Informational aspects of visual processing. *Physiol. Rev.,* **61,** 183-193.

Barlow, H.B. (1961) Possible principles underlying the transformations of sensory messages. In Rosenblith, W. (Ed), *Sensory Communication,* (pp. 217-234). Cambridge, MA: MIT Press.

Barlow, H.B. (1989) Unsupervised learning. *Neural Computation,* **1,** 295-311.

Barlow, H.B. (1961a) Posible principles underlying the transformation of sensory messages. En: *Sensory communication,* W.A. Rosenblith, ed., Cambridge, Massachusets: M.I.T. Press, pp. 217-234.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Barlow, H.B. (1961b) Three points about lateral inhibition. En: *Sensory communication,* W.A. Rosenblith, Cambridge, Massachusets: M.I.T. Press, pp. 217-234.

Barlow, H.B. (1961c) The coding of sensory messages. En: *Current problems in animal behaviour,* W.H. Thorpe y O.L. Zangwill, eds., Cambridge University Press. pp. 331-360.

Baylor, D.A. y Hodgkin, A.L. (1974) Changes in time scale and sensitivity in turtle photoreceptors. *J. Physiol.,* **242,** 729-758.

Baylor, D.A., Lamb, T.D. y Yau, K.-W. (1979) Responses of retinal rods to single photons. *J. Physiol.,* **288,** 613-634.

Baylor, D.A., Matthews, G. y Yau, K.W. (1980) Two components of electrical dark noise in toad retinal rod outer segments. *Journal of Physiology, Lond.* **309,** 591-621.

Baylor, D.A., Matthews, G. y Yau, K.W. (1983) Temperature effects on the membrane current of retinal rods of the toad. *Journal of Physiology, Lond.* **337,** 723-734.

Bialek, W., Ruderman, D.L. y Zee, A. (1991) Optimal sampling of nature images: A design principle for the visual system? En: *Advances in Neural Information Processing Systems,* vol. 3, R.P Lipman, J.E. Moody y D.S. Touretzky, eds. San Mateo, CA, Morgan Kaufman.

Borg-Graham, L.J. y N.M. Grzywacz (1992) A Model of the Direction Selectivity Circuit in Retina: Transformations by Neurons Singly and in Concert. En: *Single Neuron Computation,* T. McKenna, J. Davis, and S.F. Zornetzer (Eds.), 347-375. Academic Press, Orlando, Florida, USA.

Bowling, D.B. (1980) Light responses of ganglion cells in the retina of the turtle. *Journal of Physiology* **209,** 173-196.

Burgi, P.Y. y Grzywacz, N.M. (1997) A biophysical model for the developmental time course of retinal orientation selectivity. Submitted for publication.

Burton, G.J. y Moorhead, I.R. (1987) Color and spectral structure in natural scenes. *Applied Optics,* **26,** 157-170.

Carlson, C.R. (1978) Thresholds for perceived image sharpness. *Photographic Science and Engineering,* **22,** 69-71.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Cook, P.A. (1994) *Nonlinear Dynamical Systems.* London, Great Britain: Prentice Hall.

Dacey, D.M. y Petersen, M.R. (1992) Dendritic field size and morphology of midget and parasol ganglion cells of the human retina. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* **89,** 9666-9670.

Dacheux, R.F. y Raviola, E. (1986) The rod pathway in the rabbit retina: A depolarizing bipolar and amacrine cell. *Journal of Neuroscience,* **6,** 331-345.

De Juan, J. y Dowling, J.E. (1987) Structural changes in photoreceptors terminals and horizontal cells in the white perch following prolongated dark adaptation. *Proceedings of The Association for Research in Vision and Ophtalmology.* Sarasota, USA.

De Juan, J., Iñíguez y Dowling, J.E. (1991) Nematosomes in external horizontal cells of white perch (*Roccus americana*) retina: changes during dark and light adaptation. *Brain Research,* **546,** 176-180.

De Juan, J., García, M. y Cuenca, N. (1996) Formation and dissolution of spinules and changes in nematosome size require optic nerve integrity in black bass (*Micropterus salmoides*) retina. *Brain Research,* **707,** 213-220.

Dodge, F.A. y Rahamimoff, R. (1967) Co-operative action of calcium ions in transmitter release at the neuromuscular junction. *Journal of Physiology, Lond.* **193,** 419-432.

Dohlman, H.G., Thorner, J., Caron, M.G. y Lefkowitz, R.J. (1991) Model systems for the study of seven-transmembrane-segment receptors. *Annual Review of Biochemistry,* **60,** 653-688.

Dowling, J.E. (1970) Organization of vertebrate retinas. *Invest. Ophtalmol.,* **9,** 655-680.

Dowling, J.E. (1987) *The Retina: an approachable part of the brain.* Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge.

Dowling, J.E. y Werblin, F.S. (1969) Organization of retina of the mudpuppy, *Necturus maculosus.* I. Synaptic structure. *J. Neurophysiol.,* **32,** 315-338.

Dowling, J.E. y Ripps, H. (1970) Visual adaptation in the retina of the skate. *Journal of General Physiology,* **56,** 491-520.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Dowling, J.E. y Ehinger, B. (1978) The interplexiform cell system. I. Synapses of the dopaminergic neirons of the goldfish retina. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B* **201,** 7-26.

Dowling, J.E., Lasater, E.M., Van Buskirk, R. y Watling, K.J. (1983) Pharmacological properties of isolated fish horizontal cells. *Vision Research,* **23,** 421-432.

Dunn, O.J. y Clark, V.A. (1987) *Applied statistics: Analysis of variance and regression.* New York, NY: John Willey.

Enroth-Cugell, C., Robson, J.G., Schweitzer-Tong, D.E. y Watson, A.B. (1983) Spatiotemporal interactions in cat retinal ganglion cells showing linear spatial summations. *Journal of Physiology, Lond.* **341,** 279-301.

Fain, G.L. (1976) Sensitivity of toad rods: dependence on wave-length and background illumination. *J. Physiol.,* **261,** 71-101.

Fain, G.L., Gold, G.H. y Dowling, J.E. (1976) Receptor coupling in the toad retina. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.,* **40,** 547-561.

Field, D.J. (1987) Relations between the statistics of natural images and the response properties of cortical cells *Journal of the Optical Society of America,* **4,** 2379-2394.

Field, D.J. (1993) Scale-invariance and self-similar 'wavelet' transforms: An analysis of natural scenes and mammalian visual systems. In Farge, M., Hunt, J. & Vassilicos. (Eds), *Wavelets, fractals and Fourier transforms: New developments and new applications* (pp. 151-191). Oxford: Oxford University Press.

Field, D.J. (1994) What is the goal of sensory coding? *Neural Computation,* **6,** 559-601.

Fuortes, M.G.F. (1959) Discontinuous potentials evoked by sustained illumination in the eye of *Limulus. Archives Italiennes de Biologie,* **97,** 243-250.

Fuortes, M.G.F. y Yeandle, S. (1964) Probability of occurrence of discrete potentials waves in the eye of the *Limulus. J. Physiol.,* **47,** 443-463.

García, M., Guardiola, J.V., Balboa, R.M. y De Juan, J. (1995) Differences in horizontal-cell of two teleost species during light and dark adaptation. *Proceedings of Joint European Research Meetings in Ophthalmology and Vision.* Montpelier.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Gibson, J.J. (1966) *The Sense Considered as Perceptual Systems.* Boston, MA: Houghton Mifflin.

Gibson, J.J. (1979) *The Ecological Approach to Vision Perception.* Boston, MA: Houghton Mifflin.

Gradshteyn, I.S. y Ryzhik, I.M. (1994) *Table of Integrals, Series, and Products, Fifth Edition.* San Diego, CA: Academic Press.

Grzywacz, N.M. y Hillman, P. (1985) Statistical test of linearity of photorreceptor transduction process: *Limulus* passes, others fail.*Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **82,** 232-235.

Grzywacz, N.M. y C. Koch (1987) Functional Properties of Models for Direction Selectivity in the Retina. *Synapse,* **1,** 417-434.

Grzywacz, N.M., y Hillman, P. (1988) Biophysical Evidence that Light Adaptation in Limulus Photoreceptors Is Due to a Negative Feedback. *Biophys. J.*, **53,** 337-348.

Grzywacz, N.M., Hillman, P. y Knight, B.W. (1988) The Quantal Source of Area Supralinearity of Flash Responses in *Limulus* Photoreceptors. *J. Gen. Physiol.*, **91,** 659-684.

Grzywacz, N.M., Sernagor, E. y Amthor, F.R. (1995) Directional Selectivity in the Retina. En: *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*, M.A. Arbib (Ed.), 312-314. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

Hamilton, J.D. (1994) *Time series analisys.* Princenton, NJ: Princenton University Press.

Harrison, C.W. (1952) Experiments with linear prediction in television. *Bell Syst. tech. J.*, **31,** 764-783.

Hare, W.A. y Owen, W.G. (1995) Similar effects of carbachol and dopamine on neurons in the distal retina of the tiger salamander. *Visual Neuroscience,* **12,** 443-455.

Hateren, J.H. van (1992) Theoretical predictions of spatiotemporal receptive fields of fly LMCs, and experimental validation. *Journal of Comparative Physiology, A,* **171,** 157-170.

Hodgkin, A.L. y Huxley, A.F. (1952) A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.,* **117,** 500-544.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Hubbard, R. y Kropf, A. (1958) The action of light on rhodopsin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* **44,** 130-139.

Jack, J.J.B., Noble, D. y Tsien, R.W. (1983) *Electric current flow in excitable cells.* Clarendon Press. Oxford.

Jamieson, M.S., Baldridge, W.H. y Ball, A.K. (1994) Modulation of horizontal cell receptive field size in light-adapted goldfish retinas. *Proceedings of The Association for Research in Vision and Ophtalmology,* p. 1821, 2623.

Kayser, C. (1963) *Phisiologie: Système nerveux, Muscle.* Èditions Mèdicales. Flammarion.

Kholer, K. y Weiler, R. (1990) Dopaminergic modulation of transient neurite outgrowth from horizontal cells of the fish retina is not mediated by cAMP. *Eur. J. Neurosci,* **2,** 788-794.

Kingslake, R. (1983) *Optical System Design.* Orlando, Florida. Academic Press.

Kirsch, M., Djamgoz, M.B.A. y Wagner, H.J. (1990) Correlation of spinule dynamics and plasticity of the horizontal cell spectral response in cyprinid fish retina: aquantitative analysis. *Cell Tissue Res.,* **260,** 123-130.

Kleinschmidt, J. (1973) Adaptation properties of intracellularly recorded *Gekko* photoreceptor potentials. En: *Biochemistry and Physiology of Visual Pigments,* ed., H. Langer. Berlin: Springer-Verlag, pp. 219-228.

Kleinschmidt, J. y Dowling, J.E. (1975) Intracellular recordings from gecko photoreceptors during light and dark adaptation. *Journal General Physiology,* **66,** 617-648.

Kretzmer, E.R. (1952) Statistics of television signals. *Bell Syst. tech. J.,* **31,** 757-763.

Lasater, E.M. y Dowling, J.E. (1985) Dopamine decreases conductance of the electrical junctions between cultured retinal horizontal cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* **82,** 3025-3029.

Lillywhite, P.G. (1977) Single photon signals and transduction in an insect eye. *J. of Comp. Physiol.,* **122,** 189-200.

Linsker, R. (1988) Self-organization in a perceptual network. *Computer,* **21,** 105-117.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Linsker, R. (1989a) An application of the principle of maximun information preservation to linear systems. En: *Advances in Neural Information Processing Systems,* vol. 1, D.S. Touretzky, ed. San Mateo, CA. Morgan Kaufman, pp. 186-194.

Linsker, R. (1989b) How to generate ordered maps by maximizing the mutual information between input and output signals. *Neural Computation,* **1,** 402-411.

Mandelbrot, B.B. (1977) *Fractals: Form, chance, and dimension.* San Francisco, CA: W.H. Freeman.

Mangel, S.C. y Dowling, J.E. (1985) Responsiveness and receptive field size of carp horizontal cells are reduced by prologed darkness and dopamine. *Science,* **229,** 1107-1109.

Matthews G. (1984) Dark noise in the outer segment membrane current of green rod photoreceptors from toad retina. *Journal of Physiology, Lond.* **349,** 607-618.

McCarthy, S.T. y Owen, W.G. (1996) Preferential representation of natural scenes in the salamander retina. *Investigative Ophthalmology and Visual Science,* **37,** S674.

McCarthy, S.T. y Owen, W.G. (1997) Visual Expectation, Uncertainty, and Estimation. Manuscrito en preparación.

Mobley, C. (1995) Optical properties of water. In Bass, M. (Ed), *Handbook of Optics, Vol. 1: Fundamentals, techniques & design* (pp. 43.3-43.56). New York, NY: McGraw Hill.

Muller, J.F. y Dacheux R.F. (1997) Alpha ganglion cells of the rabbit retina lose antagonistic surround responses under dark adaptation. *Visual Neuroscience,* **14,** 395-401.

Nussbaumer, H.J. (1982) *Fast Fourier transform and convolution algorithms.* New York, NY: Springer-Verlag.

Papoulis, A. (1965) Probability, random variables and stochastic processes. Tokio, McGraw-Hill, Kagakusha.

Perkel, D.H., Mulloney, B. y Budelli, R.W. (1981) Quantitative methods for predicting neuronal behavior. *Neuroscience,* **6,** 823-837.

Ramón y Cajal, S. (1893) La rétine des vertebrés. *La Cellule,* **9,** 121-225.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Ratliff, F. (1965) *Mach bands: quantitative studies on neural networks in the retina.* San Francisco: Holden-Day.

Ruderman, D.L. (1994) The statistics of natural scenes. *Network: Computation in Neural Systems,* **5,** 517-548

Ruderman, D.L. (1997) Origins of scaling in natural images. *Vision Research.* En prensa.

Ruderman, D.L. y Bialek, W. (1994) Statistics of natural images: Scaling in the woods. *Physics Review Letters,* **73,** 814-817.

Rushton, W.A.H. (1961) The intensity factor in vision. En: *Light and Life.* W.D. McElroy y H.B. Glass, ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. 706-722.

Sakai, H. y Naka, H.-I. (1983) Synaptic organization involving receptor, horizontal and on- and off- center bipolar cells in the catfish retina. *Vision Research,* **23,** 339-351.

Sakai, H., Naka, H.-I. y Dowling, J.E. (1986) Ganglion cell dendrites are presynaptic in catfish retina. *Nature,* **319,** 495-497.

Schaaf, A. van der y Hateren, J.H. van (1996) Modelling the power spectra of natural images: Statistics and information. *Vision Research,* **36,** 2759-2770.

Schnapf, J.L. y Baylor, D.A. (1987) How Photorreceptors Cells Respond to Light. *Scientific American,* **April,** 40-47.

Schnapf, J.L., Nunn, B.J., Meister, M. y Baylor, D.A. (1990) Visual transduction in cones of the monkey *Macaca Fascicularis. Journal of Physiology, Lond.,* **427,** 681-713.

Shannon, C.E. y Weaver, W. (1949) *The Mathematical Theory of Communication.* The University of Illinois Press, Urbana, I11. (La primera parte de este libro es el artículo de Shannon, C.E. (1948). A Mathematical Theory of Communication, *J. Bell System Tech.,* **27,** 379-423, 623-656.

Siminoff, R. (1985) Modelling effects of a negative feedback circuit from horizontal cells to cones on the impulse responses of cones and horizontal cells in the catfish retina. *Biol. Cybern,* **52,** 307-313.

Smith, R.G. (1995) Simulation of an anatomically defined local circuit: the cone-horizontal cell network in cat retina. *Visual Neuroscience,* **12,** 545-561.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997

Teorias para la inhibicion lateral en la retina basadas en autocorrelacion, curtosis... Rosario Balboa Carratalá.

Volver al índice/Tornar a l'índex

Sprent, P. (1993) *Applied nonparametric statistical methods.* London: Chapman & Hall.

Srinivasan, M.V., Laughlin, S.B. y Dubs, A. (1982) Predictive coding: a fresh view of inhibition in the retina. *Proceedings of the Royal Society of London, B,* **216,** 427-459.

Strum, R.D. y Kirk, D.E. (1994) *Contemporary Linear Systems.* Boston, MA: PWS Publishing Company.

Switkes, B., Mayer, M.J. y Sloan, J.A. (1978). Spatial frequency analysis of the visual environment: Anisotropy and the carpentered environment hypothesis. *Vision Research,* **18,** 1393-1399.

Taylor, H.M. y Karlin, S. (1994) *An Introduction to Stochastic Modeling.* San Diego, CA: Academic Press.

Teeters, J., Jacobs, A. y Werblin, F. (1997) How neural interactions form neural responses in the salamander retina. *Journal of Computational Neuroscience,* **4,** 5-27.

Tolhurst, D.J., Tadmor, Y. y Chao, T. (1992) Amplitude spectra of natural images. *Ophthalmic and Physiological Optics,* **12,** 229-232.

Tomita, T. (1986) Retrospective review of retinal circuitry. *Vision Research,* **26,** 1339-1350.

Torre, V., y Poggio, T (1978) A synaptic mechanism possibly underlying directional selectivity to motion. *Proc. R. Soc. London Ser. B,* **202,** 409-416.

Torre, V., Forti, S., Menini, A. y Campani, M. (1990) Model of phototransduction in retinal rods. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.* **55,** 563-573.

Uttley, A.M. (1979) *Information Transmission in the Nervous System.* London. Academic.

Victor, J.D. y Shapley, R.M. (1979) The nonlinear pathway of Y ganglion cells in the cat retina. *Journal of General Physiology,* **74,** 671-687.

Wagner, H.J. (1980) Light-dependent plasticity of the morphology of horizontal cell terminals in cone pedicles of fish retinas. *Journal of Neurocytology,* **9,** 573-590.

Tesis doctoral de la Universidad de Alicante. Tesi doctoral de la Universitat d'Alacant. 1997