

УДК 591.185.6:595.799

РАЗЛИЧИЕ СТАТИСТИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ИЗОБРАЖЕНИЙ МЕДОНОСНЫМИ ПЧЕЛАМИ

Л. И. Францевич, Е. И. Домашевская, В. Н. Олифир

(Институт зоологии АН УССР)

Вопрос о предметном зрении и о различении формы насекомыми исследуется в течение нескольких десятилетий. В реакциях спонтанного выбора пчелы, шмели, роющие осы, мухи предпочитали фигуры с более расчлененным контуром. Другие насекомые — муравьи, мошки, дневные бабочки, гусеницы шелкопрядов — предпочитают компактные фигуры (с одним выпуклым контуром). У пчел легко выработать пищевой условный рефлекс на различение фигур с разной степенью расчлененности. Многочисленные примеры такого поведения можно найти в обзорных работах (Фриш, 1955; Шовен, 1953; Carthy, 1958; Мазохин-Поршняков, 1965) и в специальных статьях.

У муравьев (Jander, Voss, 1963) выработан условный рефлекс на различение простых фигур (круга, треугольника, квадрата), близких по расчлененности, но имеющих разную форму. Пчелы также различали круги, квадраты и треугольники, составленные, в свою очередь, из одноименных фигур меньшего размера (Мазохин-Поршняков, Вишневская, 1965). Такое различение никогда не бывало абсолютным. Наиболее сложным актом визуального анализа является ориентировка по местным предметам, включающая не только процесс опознавания характерных предметов, но и учет их взаимного расположения и положения относительно астроориентиров (Baumgärtner, 1928; Tinbergen, Kruyt, 1938; Beusekom, 1948; Chmurzynski, 1964; Линдауэр, 1964).

Различение формы предметов и их взаимного расположения обеспечивается сложным пространственным взаимодействием между нейронами в проекциях сетчатки на высшие уровни зрительного анализатора, хотя до сих пор высказываются сомнения (например, Bullock a. Horridge, 1965) в том, что морфологически четко организованные проекции используются физиологически.

Предложено более простое объяснение механизма различения фигур по степени расчлененности. Учитывается, что насекомое рассматривает фигуры в движении. При облете фигуры с расчлененным контуром в поле зрения одиночного омматидия переходы яркости будут происходить чаще, чем при облете компактной фигуры (Hertz, 1935). Таким образом, признаком фигуры могут служить размеры сечений однородных по яркости полей или частота встречаемости контурных линий. Различение может быть в принципе осуществлено одиночным омматидием, сканирующим изображение (Autrum, 1949). Этот механизм считается единственным, участвующим в различении формы (Wolf, Zerrahn-Wolf, 1937).

Размеры сечений однородных полей или частоты встречаемости контурных линий являются статистическими признаками изображения. (Подробно о статистике изображения см. работы Глезера и Цуккермана, 1961; Лебедева и Цуккермана, 1965.) Анализ статистических характеристик изображения предлагался в технике для автоматического распознавания букв (Ху, 1961; Розенштейн, 1965), аэрофотосним-

ков (Rosenfeld, 1962) и сходных сюжетов (Горьян, Цуккерман, 1965). Сканирование фигуры при автоматическом распознавании осуществляется одиночным лучом.

Материал и методика. Мы исследовали реакции медоносных пчел на фигуры с различными статистическими характеристиками. Черно-белые фигуры размером 100×100 элементов рассчитывались на

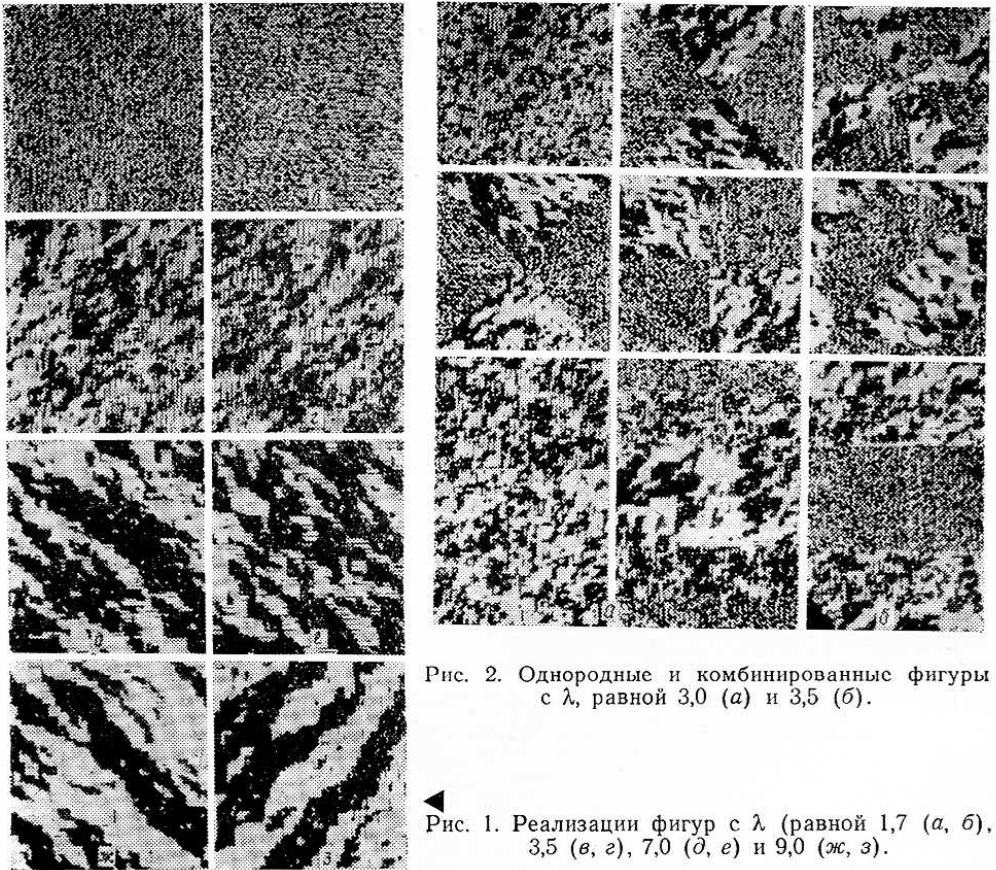


Рис. 2. Однородные и комбинированные фигуры с λ , равной 3,0 (а) и 3,5 (б).

Рис. 1. Реализации фигур с λ (равной 1,7 (а, б), 3,5 (в, г), 7,0 (д, е) и 9,0 (ж, з)).

цифровой вычислительной машине. При расчете задавалась вероятность того, что яркость данного элемента совпадает с яркостью двух его соседей — сбоку и снизу. С этой вероятностью p однозначно связаны другие статистические характеристики: распределения длин отрезков из элементов равной яркости по строке (столбцу) или по диагонали фигуры, моменты этих распределений, корреляционные зависимости между яркостями отдаленных элементов и т. п. В качестве наиболее наглядного параметра мы везде используем λ — среднюю длину отрезка из элементов равной яркости по строке (столбцу). Подробнее математическая сторона задачи изложена ранее (Недочетова и др., 1967).

Фигуры, построенные по одной и той же переходной вероятности p , имеют одинаковые статистические характеристики, но разное расположение пятен, образовавшихся из случайно слившихся одинаковых элементов. Фигуры с разными параметрами имеют различные распределения размеров таких пятен. Примеры фигур приведены на рис. 1. Всего рассчитано 50 фигур с λ 1,2—9,0.

Фигуры фотографировали с экрана машины и печатали на контрастной фотобумаге форматом 10×10 см. Элементы размером в 1 мм могут быть разрешены растром фасеток пчелы с расстояния 3—6 см. Примерно на такой высоте и происходит полет пчелы над столиком с фигурами. Из частей фигур, относившихся к разным статистическим классам, были составлены комбинированные фигуры так, что средние статистические характеристики их соответствовали параметрам одного из имеющихся классов (рис. 2).

Применяли методику отставленных пищевых условных рефлексов. Пчелу последовательно приучали посещать столик с фигурой, фигуру с кормушкой и фигуру без кормушки; последнюю подставляли только после посадки пчелы на фигуру. Затем на столик выкладывали еще четыре (в одной серии опытов — две) фигуры, относившиеся к другому статистическому классу. Поощрялась посадка только на первую фигуру. После периода обучения, продолжавшегося 2—3 часа, проводили учетный опыт, включавший 20 посещений пчелы. Регистрировали случаи выбора положительной фигуры с первой посадки в каждом посещении. Вероятность случайного или неслучайного правильного выбора оценивалась в соответствии с биномиальным распределением. В случае практически абсолютного различия ограничивались десятью посещениями. После каждой посадки пчелы заменяли фигуры свежими фотокопиями. При такой технике исключается ориентация с помощью обоняния.

Результаты исследований. В первой серии опытов пчелам предъявлялась положительная фигура из одного класса и четыре отрицательных из другого (Недочетова и др., 1967). Эта серия была несколько дополнена. Всего проведено 49 опытов по различению фигур разных статистических классов. В ходе опытов использовали различные реализации каждого класса, фигуры ориентировали произвольно. Только в четырех опытах различение было абсолютным. Однако в 42 опытах количество правильных выборов было существенно выше случайного, $P_0 < 5\%$. Следовательно, статистические свойства фигуры являются объективным критерием распознавания.

Результаты опытов можно представить в виде эмпирически линейной зависимости между долей правильных посадок k и логарифмом разницы λ у сравниваемых классов:

$$k = 0,48 + 0,52 \lg |\lambda_1 - \lambda_2|.$$

Коэффициент линейной корреляции 0,80.

При уменьшении разницы между классами различение становится менее надежным (см. рис. 3).

Комбинированные фигуры пчелы отличали от однородных фигур с теми же средними характеристиками; проведено 12 опытов, во всех $P_0 < 5\%$. Доля правильных выборов составляла 0,75—1,0 при предъявлении пяти фигур (см. рис. 2, а) и 0,55—0,90 при предъявлении трех фигур (см. рис. 2, б).

Комбинированные фигуры, составленные из различно расположенных частей фигур классов с λ , равной 1,5 и 4,5 (см. рис. 2, а), пчелы различали в четырех опытах из шести ($P_0 < 5\%$). Максимальное число верных посадок в одном опыте — 15. Специальные наблюдения показали, что пчела обычно садится на участок с определенными статистическими свойствами — крупнопятнистый или мелкоточечный. Размеры этих участков различались между собой в сравниваемых фигурах. Вероятно, ориентиром служит однородный по статистическим свойствам

участок, окруженный фоном с другими статистическими признаками. Размеры участка — до 1—5 см.

Такой же характер посадок выявлен в опытах по различению полос из фигур классов с λ , равной 1,5; 3,0 и 6,0, смонтированных в разной последовательности (см. рис. 2, б). В трех опытах из четырех наблюдалось неслучайное распознавание. Возможно, пчела использует в качестве ориентира не только однородный участок определенной площади, но и расположение этого участка по отношению к другим участкам фигуры и к общему фону.

В опыте с предъявлением двух реализаций фигур с λ 7,0 пчела, ориентируясь на большое черное пятно на положительной фигуре (см. рис. 1, д), сделала 11 правильных выборов из 20. Различные реализации фигур с λ 9,0 (см. рис. 1, ж, з) не отличались друг от друга.

Обсуждение. При визуальном ориентировании вблизи от источника пищи пчелы используют статистические свойства изображений, даже если конкретная форма фигуры случайна. Однако насекомые не усредняют их по большой площади и способны выделить участок с одними статистическими свойствами на фоне с другими характеристиками. Интересно решить, какие из связанных между собой статистических характеристик используются при распознавании. Судя по наблюдавшимся в ряде опытов избирательным посадкам на белые или черные пятна либо на белые островки и точки на черном фоне, насекомое ориентируется на центр пятна и в качестве опознавательного признака использует размер пятна.

Хорридж (Horrige, 1966 a) показал, что саранча при слежении за сместившимся полосатым рисунком ориентируется не по контурным линиям, а по полосам. В остроумно поставленном опыте это же свойство было обнаружено у краба (Horrige, Shephard, 1966), хотя в специальных условиях у последнего обнаруживается дополнительная реакция на контурные элементы (Horrige, 1966b).

Выделение и счет контурных элементов могут быть осуществлены при взаимодействии между сигналами от соседних фоторецепторов или даже одиночным рецептором при сканировании. Выделение небольших однородных участков и пятен из фона, в отличие от выделения контурных элементов, предполагает взаимодействие между всеми омматидиями, на которые проектируется участок-ориентир.

При проведении опытов по распознаванию случайных фигур людьми были получены сходные выводы. Пикет (Pickett, 1964) заключил, что человек не подсчитывает вероятностей совпадения яркости соседних элементов, а использует какие-то другие признаки. На основании большой серии экспериментов было показано, что человек объединяет одинаковые по яркости соседние элементы в сплошные поля, выделяя их из окружающего фона (Julesz, 1962). Распознавание проводится по размерам таких пятен или по более сложным признакам (форма, преимущественная ориентация, наличие периодически повторяющихся структур и пр.).

Выделению относительно крупных однородных полей из фона могут способствовать оптика сложного глаза и частотные характеристики клеток сетчатки.

Как известно, поле зрения отдельного омматидия больше, чем угол разворота оптических осей смежных омматидиев. Поле зрения, в котором чувствительность светоадаптированного омматидия превосходит 50% максимальной, в три—пять раз больше угла разворота (Autrum, Wiedemann, 1962; Washizu et al., 1964; Vowles, 1966). Поле зрения соседних омматидиев сильно перекрываются. Это приводит к снижению

контрастности изображения на сетчатке и к подавлению высоких пространственных частот. У мечехвоста амплитуда сигнала с периодом, равным четырем углам разворота, подавляется вдвое (Kirschfeld, Reichardt, 1964). У комнатной мухи в оптомоторной реакции чувствительность к движению полосатого рисунка с периодом 3° на три порядка ниже, чем к рисунку с периодом 15° (McCaig, 1965). Для муравья критическая ширина темной вертикальной полосы, которую он замечает на светлом фоне, составляет $0,5^\circ$ для черной полосы, 1° для темно-серой, 2° для светло-серой (Jander, Voss, 1963).

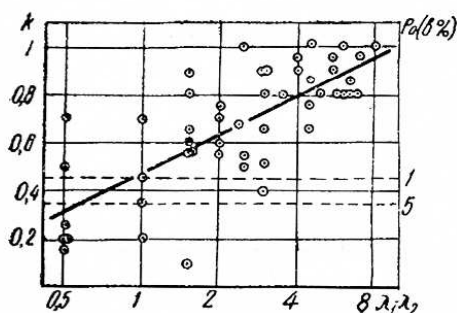


Рис. 3. Зависимость между разностью параметров фигур и количеством правильных выборов.

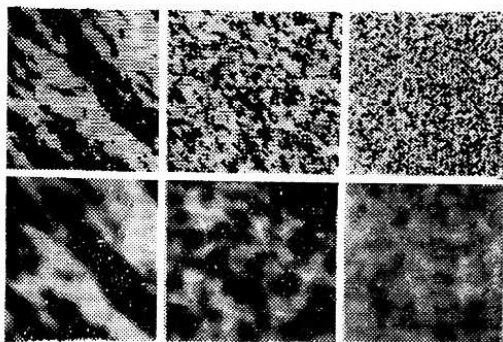


Рис. 4. Иммитация подавления амплитуд высоких пространственных частот в изображении на сетчатке, полученная при печати с нефокусирующим объективом.

Только в центрах больших полей (белых или черных) видимая яркость достигает предельных значений (рис. 4). Когда в качестве ориентира используется мелкоточечное поле, с больших расстояний оно может представляться однородно серым (ср. Dixit, 1956) либо состоящим из элементов, почти одинаковых по яркости. Как показал Юлеш (1962), близкие по яркости или цвету элементы человек также объединяет в «однородные» поля.

Кроме того, амплитуда возникающего в омматидии сигнала зависит от времени прохождения элемента через поле зрения. У синих мясных мух максимальная амплитуда колебаний электроретинограмм в ответ на синусоидальную световую модуляцию наблюдалась при частоте 20 *гц*; амплитуда подавлялась вдвое при 100 *гц*, и при дальнейшем повышении частоты происходило очень крутое падение чувствительности (Kuiper, Leutscher-Hazelhoff, 1966). Сходные наблюдения описаны в более ранних работах (Autrum, 1949, 1952; Autrum, Stoecker, 1950; Washizu, 1964). По кинограммам, любезно предоставленным И. А. Левченко, мы измеряли скорость пчелы в кругах ориентировочных облетов радиусом до 30 *см*. Она равна 15—35 *см/сек*. При скорости 25 *см/сек* размер пятна в 1 *см* соответствует частоте мельканий 12,5 *сек⁻¹*, а в 1 *мм* — 125 *сек⁻¹*. В силу ограничения частотной характеристики клеток сетчатки элементы фигуры размером около 1 *мм* должны слабо восприниматься пролетающей пчелой. Наоборот, при пролете над крупным пятном каждый омматидий генерирует максимальный сигнал. Тем не менее пчелы могут избирательно садиться на мелкие белые пятна и точки на черном фоне и обнаруживают сильное спонтанное тяготение к мелкоточечным полям. Возможно, что при определенных параметрах система латерального торможения способна восстановить высокие пространственные частоты.

ЛИТЕРАТУРА

- Глезер В. Д., Цуккерман И. И. 1961. Информация и зрение. М.—Л.
- Горьян И. С., Цуккерман И. И. 1965. Распознавание изображений по их статистическим свойствам. Техника кино и телевидения, № 12.
- Лебедев Д. С., Цуккерман И. И. 1965. Телевидение и теория информации. М.—Л.
- Линдауэр М. 1964. Способность пчел ориентироваться по Солнцу с поправкой на время. В сб.: «Биологические часы». М.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1965. Зрение насекомых. М.
- Мазохин-Поршняков Г. А., Вишневецкая Т. М. 1965. Доказательство способности насекомых различать круг, треугольник и другие простые фигуры. Зоол. журн., т. 44, в. 2.
- Недочетова Ю. С., Солощенко Н. П., Францевич Л. И., Шаллимов И. И. 1967. К различению насекомыми расчлененности контуров фигур. В сб.: «Вопросы бионики». М.
- Розенштейн Г. Ш. 1965. К выбору признаков в одной задаче распознавания. В сб.: «Бионика», М.
- Фриш К. 1955. Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык. М.
- Ху М. 1961. Опознавание фигур при помощи инвариантных соотношений между моментами. ТИРИ, т. 49, в. 9.
- Шовен Р. 1953. Физиология насекомых. ИЛ, М.
- Autrum H. 1949. Neue Versuche zur optischen Auflösungsvermögen fliegender Insekten. *Experientia*, N 5.
- Его же. 1952. Über zeitliches Auflösungsvermögen und primär Vorgänge im Insektenauge. *Naturwiss.*, Bd. 39, H. 13.
- Autrum H., Stoecker M. 1950. Die Verschmelzungsfrequenzen des Bienenauges. *Z. Naturforsch.*, Bd. 5b, H. 1.
- Autrum H., Wiedemann J. 1962. Versuche über den Strahlengang im Insektenauge. *Z. Naturforsch.*, Bd. 17b.
- Baumgärtner H. 1928. Die Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, Bd. 7, H. 1.
- Beusekom C. P. 1948. Some experiments on the optical orientation in *Philantus triangulum* Fabr. *Behavior*, N 1.
- Bullock Th. H., Horridge C. A. 1965. Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. London.
- Carthy J. D. 1958. An introduction to the behaviour of the Invertebrates. London.
- Chmurzyński J. A. 1964. Studies on the stages of spatial orientation in female *Bembex rostrata* L. *Acta biol. exp.*, v. 24.
- Dixit K. K. 1956. Differential response to form and pattern in two species of indian honey-bees. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, v. 54, № 1.
- Hertz M. 1935. Die Untersuchungen über den Formensinn der Honigbiene. *Naturwiss.*, Bd. 23, H. 36.
- Horridge G. A. 1966a. Optokinetic memory in the locust. *J. exp. Biol.*, v. 44, № 2.
- Его же. 1966b. Perception of edges versus area by the crab, *Carcinus*. *J. exp. Biol.*, v. 44, № 2.
- Horridge G. A., Shepherd P. R. B. Perception of movement by the crab. *Nature*, V. 209, N 5020.
- Jander R., Voss Ch. 1963. Die Bedeutung von Streifenmuster für das Formensehen der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Z. Tierpsychol.*, Bd. 20, № 1.
- Julesz B. 1962. Visual pattern discrimination. *IRE Trans.* V. IT-8, № 2.
- Kirschfeld K., Reichardt W. 1964. Die Verarbeitung stationärer optischer Nachrichten im Komplexäuge von Limulus. *Kybernetik*, Bd. 2, H. 2.
- Kuiper J. W., Leutsher-Hazelhoff J. T. 1965. Linear and nonlinear responses from the compound eye of *Calliphora erythrocephala*. *Cold Spring Hb. Symp. Quant. Biol.*, Sensory Receptors.
- McCann G. D. 1965. Nervous system research with computers. *Science*, v. 148, № 3677.
- Pickett R. M. 1964. The perception of visual texture. *J. exptl. Physiol.*, v. 68, № 1.
- Rosenfeld A. 1962. Automatic recognition techniques applicable to high-informational pictorial inputs. *IRE Internat. Conv. Record*, v. 10, № 14.
- Tinbergen N., Kruyt W. 1938. Über die Orientierung des Bienenwolfes *Philantus triangulum* Fabr. *Z. vergl. Physiol.*, Bd. 25.
- Vowles D. M. 1966. The receptive fields of cells in the retina of the housefly (*Musca domestica*). *Proc. Roy. Soc. B.*, v. 164, № 997.
- Washizu Y. 1964. Electrical activity of single retinula cells in the compound eye of the blowfly *Calliphora erythrocephala* Meig. *Comp. Bioch. a. Physiol.*, v. 12, № 3.

- Washizu Y. et al. 1964. Visual field of single retinula cells and interommatidial inclination in the compound eye of the blowfly, *Calliphora erythrocephala*. Z. vergl. Physiol., Bd. 48, H. 4.
- Wolf E., Zerrahn-Wolf G. 1937. Flicker and the reaction of bees to flowers. J. Gen. Physiol., v. 20.

Поступила 11.IV 1967 г.

DIFFERENTIATION OF STATISTICAL CHARACTERS OF VISUAL PATTERNS BY HONEY-BEES

L. I. Frantsevich, E. I. Domashevskaya, V. N. Olifir

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

Black-and-white figures, 100×100 elements in size, were synthesized by the digital computer. The probability of equal brightness of adjacent elements was set for calculation. This probability determines some other statistics of the texture. Figures with the same parameters had the different situation of patches, formed by fused elements. The bees were trained to differentiate the figures (10×10 cm). In 42 out of 49 tests the bees made out the figures of different statistical classes. Hence the statistical characters of patterns were the real clue for recognizing even where the actual form of the figure was occasional. When the difference between the figures diminished, the recognition became less reliable. The complex figures, combined from parts of different figures, distinguished from the homogeneous ones with the same average parameter, in 12 out of 12 tests. In 7 tests out of 10, the pairs of complex figures with the same statistics were distinguished. The bees can use a small plot (1—5 cm) with definite statistical properties on the background with other properties as a pattern for recognition. The ability to distinguish such plots to the greater extent corresponds to an organized analysis of pattern in retina projections on optic ganglia, than to summarizing of signals from ommatidia independent in space.