



УДК 159.93

В.П. БОЮН

Інститут кібернетики ім. В.М. Глушкова НАН України, Київ, Україна,
e-mail: vboyun@gmail.com.

ПРОБЛЕМНІ ПИТАННЯ ЩОДО БУДОВИ ТА ФУНКЦІОНУВАННЯ СІТКІВКИ ОКА ЛЮДИНИ: КІБЕРНЕТИЧНИЙ ПІДХІД

Анотація. Проведено аналіз проблемних питань організації сітківки ока людини з погляду кібернетики. Зокрема, сформульовано гіпотези відносно умов концентричної організації рецептивних полів, виділення інформативних ознак, можливостей перебудови рецептивних полів та їхніх обмежень, передавання інформації через гангліозні клітини з прив'язкою її до місцеположення на сітківці, а також щодо особливостей роботи зорової системи в різних режимах. Визначено умови коректного функціонування on- і off-центрів рецептивних полів на базі біполярів з колбочкою як центральної зони збудження та оточуючих паличок як зони гальмування, організованої за допомогою горизонтальних клітин для on-центра, і навпаки — для off-центра. Обґрунтовано умови виділення інформативних ознак на базі on- і off-центрів у вигляді точкових значень перепадів яскравості між сусідніми елементами. Обґрунтовано жорстку організацію рецептивних полів гангліозних клітин та обмежені можливості її перебудови. Запропоновано гіпотезу щодо організації передачі інформації про перепади яскравості з біполярів через гангліозні клітини під керуванням амакринових клітин з прив'язкою до місцеположення на сітківці. Сформульовано гіпотезу про неперервне сприйняття зображення рецепторами сітківки та дискретне сприйняття інформації мозком. Розглянуто особливості роботи зорової системи в режимах споглядання, пошуку об'єкта в зображенні, відстеження його та детального розглядання і розпізнавання.

Ключові слова: периферична сітківка, центральна ямка, палички і колбочки, горизонтальні, біполярні, амакринові і гангліозні клітини (нейрони), on- і off-центри, рецептивні поля, концентрична організація, нейромережа, інформативні ознаки, передача інформації, режими функціонування зорової системи.

ВСТУП

Автор цієї статті досліджує системи комп'ютерного зору понад 20 років, протягом останніх 12 років — з використанням базових функцій і механізмів зорового аналізатора людини як прототипу. Сприймаючи на віру результати досліджень і їхнє трактування нейрофізіологами та використовуючи їх у практичних розробках систем комп'ютерного зору з поправками на можливості технічної реалізації, автор отримував здебільшого позитивні результати. Зокрема, йдеться про концентричну організацію рецептивного поля для виділення різних інформативних ознак, нарощування шарів паличок в умовах недостатнього освітлення на периферичній сітківці або шарів нейронів навколо центрального елемента за слабкого контрасту, моделі грубо-точного пошуку об'єкта в зображенні та слідкування за ним, просторові частоти тощо. Опубліковано багато статей, отримано патенти на винаходи, створено низку інтелектуальних відеокамер та відеосистем реального часу. Але згодом, порівнюючи результати багатьох дослідників зорового аналізатора людини,

© В.П. Боюн, 2023

автор помітив, що деякі хибні, на його думку, трактування результатів «перекочують» зі статей у монографії, особливо ті, що стосуються динамічних моделей сприйняття й оброблення інформації, механізмів пластичності нейронів, адаптації та керування тощо. Тому вирішено на основі досвіду побудови систем комп'ютерного зору зробити аналіз організації рецептивного поля, принципів його функціонування та моделей нижнього рівня зорового аналізатора людини з погляду кібернетики — галузі, в якій автор працює понад 50 років. На його переконання, кібернетика, як мультидисциплінарна наука про загальні закони отримання, зберігання та перетворення інформації у складних керувальних технічних, біологічних, адміністративних і соціальних системах [1, 2], могла б сприяти системному осмисленню і мозкових процесів (зокрема, пов'язаних із зором), а можливо, і підказати подальші напрямки досліджень для нейрофізіологів та інших спеціалістів.

ЗАГАЛЬНА ІНФОРМАЦІЯ ПРО БУДОВУ І ПРИНЦИПИ ОРГАНІЗАЦІЇ СІТКІВКИ ОКА ЛЮДИНИ

Сітківка ока людини складається з шару рецепторів (паличок і колбочок) та чотирьох шарів нейронів: горизонтальних, біполярних, амакринових та гангліозних. Групи паличок і колбочок зв'язані по вертикалі з біполярними клітинами, що, зі свого боку, зв'язані з гангліозними клітинами, аксони яких входять до складу зорового нерва. Є також два шари горизонтальних зв'язків: перша мережа утворюється горизонтальними клітинами між фоторецепторами і біполярними клітинами, друга мережа бокових (латеральних) зв'язків — амакриновими клітинами (між біполярними і гангліозними клітинами). Однією з функцій цих бокових зв'язків є створення взаємодії між сусідніми клітинами для виділення інформативних ознак із зображення біполярними клітинами та передачі інформації гангліозними клітинами відповідно.

Узагальнену організацію сітківки ока наведено на рис. 1. Слід зауважити, що світло надходить у сітківку не з боку рецепторів, а проходить через мережу

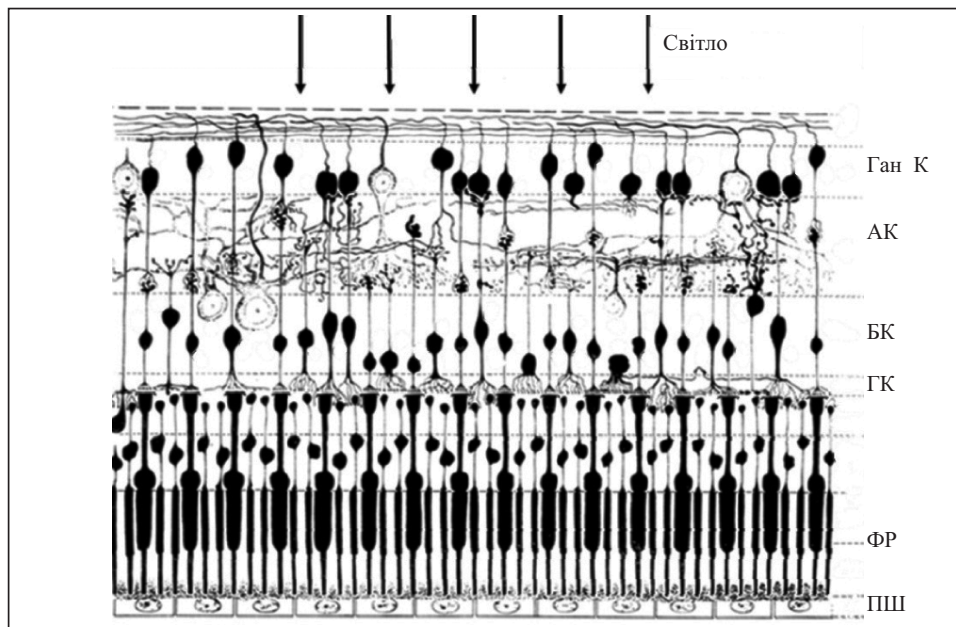


Рис. 1. Інвертована сітківка ока людини (ПШ — пігментний шар, ФР — фоторецептори, ГК — горизонтальні клітини, БК — біполярні клітини, АК — амакринові клітини, Ган К — гангліозні клітини)

нейронів, багаторазово відбиваючись та заломлюючись. У такому рандомізованому (зашумленому) вигляді його сприймає під гострим кутом бокова поверхня рецепторів. При цьому утворюється гексагональна дифракційна картинка. Це є найбільш ефективним способом адаптації до неоднорідності середовища. Чим більш випадковим є зображення, тим більшу кількість інформації воно містить, що забезпечує краще пристосування до умов середовища і дає більше шансів вижити видам у процесі еволюції.

У сітківці ока виявлено дві основні структурні одиниці, які суттєво відрізняються своєю організацією та функціями, це периферична сітківка і центральна ямка. Периферична сітківка побудована в основному на паличках, які забезпечують сприйняття світла у відтінках сірого, та на значно меншій кількості колбочок, що забезпечують сприйняття світла у визначених діапазонах хвиль, які інтерпретуються мозком як три базових кольори: червоний, зелений та синій — (RGB). Колбочки переважно і більш щільно розміщені у центральній ямці. Базовими принципами організації периферичної сітківки і центральної ямки є концентрична організація рецептивних полів біполярних клітин. Рецептивні поля біполярних клітин мають дві зони: центральну збуджувальну і гальмівну навколо неї для організації так званих центрів «включення» (on-центрів) і, навпаки, центрів «виключення» (off-центрів), які забезпечують виділення інформативних ознак із зображення, прив'язаних до місцеположення на сітківці. Гальмівна зона біполярів організована з допомогою горизонтальних клітин. Центральна ямка сітківки відіграє роль деякого зонда для більш детального розглядання та розпізнавання об'єктів. Інформація з біполярних клітин передається через гангліозні клітини у латеральне колінчасте тіло (ЛКТ). Керують процесом передачі амакринові клітини.

Процес передачі інформації від рецепторів до мозку є висхідним, інформація від мозку безпосередньо в сітківку не надходить, вона керує окомоторними рухами (низхідні процеси).

Гангліозні клітини від периферичної сітківки з великими (magno) рецептивними полями (М-типу) та від центральної ямки з малими (parvo) рецептивними полями (Р-типу) передають інформацію в ЛКТ, яке має більші рецептивні поля (що дає змогу об'єднувати та узагальнювати інформацію з гангліозних клітин сітківки) та виконує комунікаційні функції, перенаправляючи інформацію в інші шари мозку.

Вочевидь, ЛКТ має змішану структурну організацію для сприйняття й оброблення інформації від периферичної сітківки та центральної ямки. Що ж до концентричної організації нейронів ЛКТ, то вона, можливо, стосується переважно реалізації трикомпонентної теорії кольорів від центральної ямки, оскільки контурна інформація з периферичної сітківки обробляється лінійчати-ми структурами мозку.

Більш детальну інформацію про структурні особливості організації сітківки, фізичні особливості сприйняття світла, механізми та процеси, що відбуваються у сітківці, в різній інтерпретації надано в [3–12].

Метою роботи є аналіз проблемних питань організації сітківки ока людини та формулювання гіпотез щодо умов концентричної організації рецептивних полів, виділення інформативних ознак, можливостей перебудови рецептивних полів та їхніх обмежень, передачі інформації через гангліозні клітини з прив'язкою цієї інформації до місцеположення на сітківці, особливостей роботи зорової системи в різних режимах з кібернетичного погляду для вдосконалення їхніх моделей та дослідження.

АНАЛІЗ ПРИНЦИПІВ ОРГАНІЗАЦІЇ СІТКІВКИ

Нейробіологами, психологами, когнітивними спеціалістами та дослідниками з багатьох інших галузей (оптики, біофізики, електрохімії, механіки, нейрофізіології, зв'язку, інформатики, системного аналізу тощо) [3–12] зроблено вже дуже багато щодо вивчення морфології клітин сітківки, їхніх фізіологічних властивостей, принципів організації і функціонування рецептивних полів зорового аналізатора людини як мультидисциплінарного об'єкта. Проте надзвичайно висока складність його організації і функціонування не дає змоги методами цих наук досліджувати в динаміці процеси перероблення і передачі інформації, адаптації до різних умов, керування комутацією та передачею інформації на всіх рівнях, оскільки ці процеси відбуваються одночасно в сотнях мільярдів нейронів сітківки з тисячами зв'язків між ними. Тому загальна картина роботи зорового аналізатора людини, особливо у динаміці, залишається практично невизначеною.

Варто пригадати етапи та підходи до дослідження процесів сприйняття й відчуття відеоінформації зоровим аналізатором людини. Це — емпіризм, структуралізм, гештальт-психологія, конструктивістський, екологічний, інформаційний, нейрофізіологічний підходи, когнітивна нейрологія, функціональна магнітно-резонансна томографія тощо [3–15].

Тому єдиною можливістю розуміння цих процесів є детальне ознайомлення з сучасними результатами дослідників багатьох галузей, їхнього осмислення та формулювання гіпотез для моделювання і дослідження.

Основні проблемні питання організації сітківки ока людини є такими:

- концентрична організація рецептивних полів біполярів сітківки;
- виділення інформативних ознак з рецептивних полів сітківки ока (плями чи інформація для контурів);
- організація гангліозних клітин на базі біполярів за допомогою амакринових клітин;
- прив'язка інформації до місцеположення на сітківці;
- пластичність нейронної мережі та можливості її перебудови;
- передача інформації через гангліозні клітини на ЛКТ;
- режими роботи зорової системи людини.

Ці питання тісно пов'язані між собою і є дуже важливими для правильного розуміння процесів функціонування зорової системи.

Попри всю складність організації сітківки нейроанатоми виявили основні структурні особливості її будови, а нейрофізіологи визначили її загальні функції.

Периферична сітківка ока, крім шару рецепторів (здебільшого паличок), має чотири шари нейронів з різними функціями, ступенем розгалуження дендритів та аксонів, причому функції багатьох з них досі є незрозумілими. Вона виконує функції сприйняття відеоінформації паличками і колбочками, виділення з зображення інформативних ознак та передачі інформації в ЛКТ та інші шари мозку. Для того щоб детально описати процес сприйняття інформації, обсяг наявних на сьогодні знань є недостатнім. До того ж, враховуючи складність організації сітківки і мозку, напевно це можна буде зробити в досяжному майбутньому. Тому, відкладаючи деталі на потім, спробуємо хоча б у загальних рисах описати складові процесу сприйняття інформації сітківкою.

Концентрична організація рецептивних полів, відкрита Куффлером, утворюється на біполярах сітківки з допомогою горизонтальних клітин і ґрунтується на використанні двох зон: центральної зони збудження і зони гальмування у вигляді кільця навколо центральної, що підтверджено всіма дослідниками і не

викликає сумнівів. На цій основі утворюються on- і off-центри, які забезпечують виділення перепадів яскравості між більш світлими зонами сітківки на темному фоні (on-центр) і навпаки (off-центр). Вони є надзвичайно потужним і корисним інструментом для виділення інформативних ознак із зображення, але застосування концентричної організації не завжди є коректним.

З одного боку, дослідники вказують, що зона гальмування має бути значно більшою за зону збудження, а з іншого — зазначають, що одночасне освітлення обох зон дифузним світлом не повинно викликати реакції on- і off-центрів. Однак, сумарний сигнал з більшої зони гальмування буде практично завжди пригнічувати сумарний сигнал з меншої зони збудження, тобто викликати значну реакцію on- і off-центрів у разі дифузного освітлення центра й оточення. Можливо, це не було помічено, якщо проводили дослідження для виявлення рецептивних полів шляхом освітлення зони збудження яскравим світлом, а велика площа зони гальмування залишалася темною і тому під час сумарної сигналізації із зони збудження ця сума яскравостей перевищувала суму яскравостей з гальмівної області рецептивного поля і викликала правильну реакцію on- і off-центрів. Відомо, що величина сигналу з рецепторів є прямо пропорційною яскравості світла та площі рецептора, тому на однорідних рецепторах (паличках або колбочках) on- і off-центри не будуть функціонувати без узгодження і врахування співвідношення площ збудження і гальмування, тобто не будуть виділяти перепади яскравості між сусідніми елементами зображення з рецепторів.

Для коректної роботи центрів збудження/гальмування потрібно враховувати співвідношення площ гальмування і збудження, тобто збільшувати вплив центра збудження на коефіцієнт співвідношення площ. При цьому у разі дифузного освітлення обох центрів буде забезпечено нульове значення на виході біполярної клітини. Однак, за появи у центрі збудження найменшого перепаду яскравості відносно зони гальмування це значення перепаду яскравості збільшиться на коефіцієнт співвідношення площ. Це стосується перепаду яскравості як у бік збільшення, так і в бік зменшення яскравості, тобто спрацює і on-центр, і off-центр, значно підсиливши величину цього перепаду. Інакше кажучи, забезпечується висока чутливість до виділення контрасту в точкових зонах збудження.

Слід зазначити, що принцип концентричної організації широко використовують у системах комп'ютерного зору для виділення найрізноманітніших інформативних ознак. Зокрема напрацьовано багато різних масок для виділення меж об'єктів, контурів, орієнтації, кутів, фільтрації від різних типів завад тощо [16–27].

Для забезпечення стабільного упізнання об'єктів коркові нейрони мозку повинні отримувати інформативні ознаки з сітківки інваріантно, тобто незалежно від змін таких важливих, але не вирішальних у просторовому аналізі властивостей зображення, як рівень світлового фону, контраст об'єкта з фоном, протяжність його дії у часі. Організація рецептивних полів за концентричним принципом «центр–оточення» сприяє зменшенню впливу змін освітлення, якщо це стосується і центра, і оточення. Тому вони є більш ефективними для визначення точкової інформації про межі об'єктів різної освітленості у зображенні.

У деяких роботах [4, 8–11] розглянуто версію використання на периферичній сітківці великих центрів збудження, що начебто відповідає принципам організації і функціонування сітківки та дає змогу виділяти світлі або темні плями, які відрізняються від фону, але в них можуть бути шукані об'єкти. Однак навряд чи це справедливо, оскільки потребує значної перебудови рецептивних полів, що є дуже затратним для зорової системи механізмом і не підходить для виділення неоднорідних за яскравістю плям, особливо видовжених. У цих ви-

падках плями виділяються не точно, потребують передачі дуже великого обсягу додаткової інформації (адреси, розміри, об'єднання не тільки біполярів гангліозної клітини, але і самих гангліозних клітин, якщо пляма виходить за межі рецептивного поля однієї гангліозної клітини тощо) через гангліозні клітини в ЛКТ і не відповідають принципам організації сітківки. Також у великих плямах можуть бути пропущені важливі деталі [5, 6, 19–20, 27, 28].

У системах комп'ютерного зору з однорідним рецептивним полем науковці досліджували можливості виділення плям різних розмірів, що відрізняються від фону, за допомогою різних масок, наприклад маски Лапласа розміром 3×3 . Елементами маски слугували відповідні фрагменти зображення розмірами 2×2 , 3×3 , ..., тобто відповідно до розміру плями, що виділяється. При цьому коефіцієнт збільшення впливу зони збудження на співвідношення площ зон збудження і гальмування залишався константою і дорівнював коефіцієнту маски Лапласа, тобто 8. При цьому дійшли таких висновків [20, 21, 27, 28]:

— пляма, що виділяється, представлена середнім значенням яскравості або колірності в зоні збудження, тому не завжди забезпечує точне виділення місцеположення об'єкта, особливо видовжених об'єктів. Якщо брати більші зони збудження, то неточно визначається центр місцеположення об'єкта, що, на наш погляд, неприпустимо в зоровій системі. Використання видовжених масок для пошуку об'єкта потребує великої кількості маніпуляцій з розмірами масок та їхньою орієнтацією, що не виконується в зоровій системі;

— потужний апарат концентричної організації центрів збудження/гальмування над мінімальними елементами зображення забезпечує можливість точного виділення перепадів яскравості в зображенні, тобто інформації щодо контурів об'єкта, які несуть у собі близько 80% інформації для упізнання об'єкта. Крім того, такий підхід реалізується на найпершому етапі оброблення інформації при організації центрів збудження/гальмування в окремих точках периферичної сітківки, що на один-два порядки зменшує обсяг інформації для подальшого оброблення.

Оскільки сітківка не вміє визначати співвідношення площ зон гальмування і збудження та ще й виконувати операцію множення сумарного значення сигналу в зоні збудження на цей коефіцієнт, то такі центри на однорідних клітинах, наприклад на паличках, не можуть функціонувати. Але Природа знайшла інший спосіб вирішити цю проблему, яку протягом тривалого часу не помічали.

У багатьох роботах дослідників окорухової системи зазначено, що на периферичній сітківці розміщені переважно палички і невелика відсоткова частка колбочок, і не було зрозуміло, що з ними робити, тому вирішили їх просто не враховувати. З'ясуванню ситуації з колбочками на периферичній сітківці може сприяти фотознімок зрізу рецептивного поля (рис. 2) з [3], де видно великі колбочки в оточенні маленьких паличок.

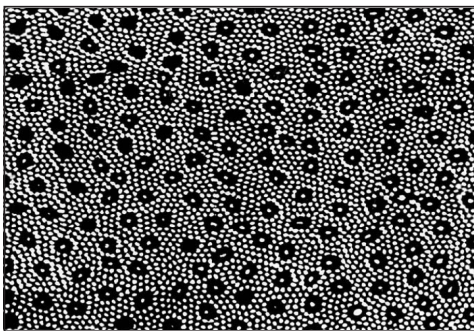


Рис. 2. Поперечний зріз периферичної сітківки ока людини

Більш детальну інформацію про будову й організацію різних зон периферичної сітківки і центральної ямки наведено у [5]. У сітківці виділено сім зон: чотири зони в центральній ямці (фовеола, фовеа, парафовеа (parafovea), перифовеа (perifovea)) і три зони у периферичній сітківці (ближня, середня та дальня) (рис. 3). Зазначено кількість паличок і колбочок у кожній зоні, їхні розміри (діаметри), співвідношення колбочок і паличок у різних зонах сітківки та кількість гангліозних клітин у зонах (табл. 1).

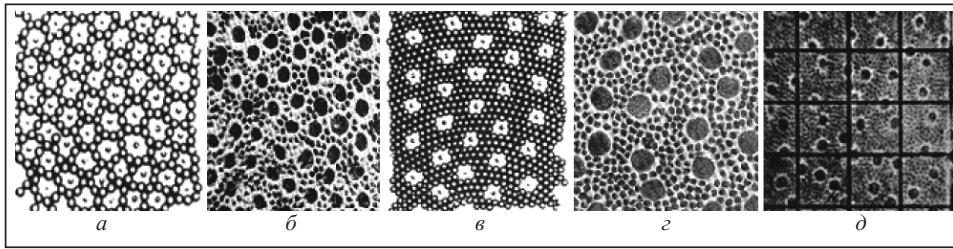


Рис. 3. Поперечний зріз сітківки у п'яти зонах: парафовеа (а), перифовеа (б), ближня периферія (в), середня периферія (г), дальня периферія (д)

Таблиця 1. Розміри рецепторів (паличок і колбочок) та їхній розподіл за зонами сітківки ока

Зони сітківки	Діаметр колбочок, мкм	Діаметр паличок, мкм	Кількість колбочок $\cdot 10^3$	Кількість паличок $\cdot 10^3$	Співвідношення колбочок/паличок	Кількість гангліозних клітин
Центральна ямка						
Фовеола	—	—	28	—	—	—
Фовеа	2.8–3.2; 3.0–3.6	1.0 1.2	88	44	4:1 1:1	43
Парафовеа	4.3	1.4	68	409	1:6	98
Перифовеа	4.8	1.5	316	3164	1:10	169
Сумарна кількість			500	3617	#	310
Периферична сітківка						
Ближня	5.5	1.6	411	7397	1:18	154
Середня	6.0	1.7	933	23330	1:26	337
Дальня	7.2	1.8	4862	82658	1:17	479
Сумарна кількість			6206	113385	#	970
Загальна кількість			6706	117000	#	1280

Наявність чудово розміщених паличок навколо колбочок сітківки, з різними розмірами рецептивних полів сітківки та різними розмірами колбочок і паличок у зонах периферичної сітківки для забезпечення високої чутливості в широкому діапазоні зміни освітлення дає змогу припустити, що Природа більш ефективно організувала компактні зони збудження/гальмування навколо найближчих рецепторів біполярної клітини, а саме: колбочка є центром, а оточуючі палички є гальмівною зоною. Виходи біполярних клітин створюють рецептивні поля гангліозних клітин.

З табл. 1 видно, що співвідношення квадратів діаметрів колбочок і паличок або їхніх площ якоюсь мірою відповідають вимогам організації концентричних центрів збудження/гальмування. Причому це співвідношення зберігається на всіх зонах периферичної сітківки, навіть у разі значної зміни кількості і розмірів оточуючих колбочку паличок воно не змінюється у часі та задовольняє вимоги їхнього правильного функціонування. Навряд чи всі палички сітківки рецептивного поля біопляра конкретної зони сітківки є абсолютно ідентичними за формою та розмірами. Тому, напевно, у процесі розвитку дитини Природа, нарощуючи колбочку, постійно узгоджувала її площу з сумарною площею паличок, використовуючи зворотний зв'язок та перевіряючи, щоб у разі дифузного освітлення не виникали сигнали з on- і off-центрів. Ця організація є на декілька порядків про-

стішою порівняно з комутацією виходів рецепторів на великих відстанях, тим паче що за допомогою біполярів вже виділені точкові перепади яскравості, тобто інформація для визначення контурів об'єктів, які відрізняються від фону. Навряд чи за такої організації оброблення інформації є потреба у значному перекритті рецептивних полів гангліозних клітин, оскільки таке дублювання є затратним для сітківки і некорисним. Перекриття рецептивних полів сусідніх біполярних клітин, на яких утворені on- і off-центри, дійсно існує, але воно, мабуть, організовано менш затратно (без використання додаткової горизонтальної клітини). Напевно, горизонтальна клітина для обох центрів є однією й тою самою, однак для on-центра вона своїм виходом підключається до гальмівної зони on-біполяра, а для off-центра — до центральної зони off-біполяра. Відповідно змінюється місце підключення колбочки (для on-біполяра вона підключається до центральної ямки, а для off-біполяра — до гальмівного входу). Інакше кажучи, on- і off-центри, організовані на базі двох відповідних біполярів, ґрунтуються на одній і тій самій інформації з однієї колбочки та сімейства паличок, об'єднаних однією горизонтальною клітиною. Тому їхні рецептивні поля не тільки перекриваються, а повністю збігаються, що, мабуть, ввело в оману під час виділення меж рецептивних полів методом фарбування. Певно, рецептивні поля двох сусідніх on- або off-центрів не матимуть такого збігу та перекриття. Виходи on-біполяра та off-біполяра за допомогою амакринових клітин з'єднуються відповідно з on- і off-гангліозними клітинами, прив'язаними до одного і того самого місцеположення однієї колбочки на сітківці. Оскільки обидва центри не можуть спрацювати на одній і тій самій інформації, то в ЛКТ буде передана інформація тільки з однієї гангліозної клітини, або нульова інформація, якщо не перевищено поріг гангліозної клітини. У літературі, наприклад, у [3], є інформація, що on- і off-біполярні мають різні рецепторні молекули, що забезпечує їхню деполаризацію або гіперполаризацію. У системах комп'ютерного зору для визначення on- або off-центра використовують знак різниці між яскравостями центра та оточення на виході біполярного елемента: «+» відповідає on-центру, а «-» — off-центру [26].

Економічність будови сітківки підтверджена використанням двох гангліозних клітин з on- і off-центрами в одному місці сітківки, які мають імпульсацію з низькою частотою, причому одна розряджається у разі зменшення сили стимулу, а друга — її збільшення, замість використання більш затратного подвійного діапазону імпульсації [3].

Однак питання щодо організації рецептивних полів біполярних клітин з великою за площею колбочкою та багатьма паличками навколо неї залишаються. Зокрема, на фотознімках (див. рис. 2 та 3) показано поперечні зрізи паличок і колбочок сітківки, але освітлення паличок і колбочок відбувається не з торця рецепторів, як у відеосенсорах традиційних відеокамер, а з протилежного боку. Інакше кажучи, світло проходить через мережу з мільярдів нейронів та зв'язків між ними, багаторазово відбиваючись та заломлюючись, і засвічує під гострим кутом бокову поверхню рецепторів, яка є значно більшою, ніж площі поперечних зрізів. Обчислити площі складних бокових поверхонь паличок і колбочок надзвичайно важко, тому будемо сподіватися, що співвідношення площ їхніх бокових поверхонь також задовольнить вимогам принципів організації концентричних полів збудження/гальмування. До того ж відомо, що колбочки мають значно меншу яскравісну чутливість порівняно з паличками, тому, можливо, збільшенням поверхні колбочок Природа вирівнювала ці чутливості. Дослідження цього питання відсутні.

Організація рецептивних полів біполярних клітин на базі колбочки та оточення у вигляді паличок, крім вирішення проблеми узгодження площі збудження і гальмування для коректної роботи on- і off-центрів, виконує й іншу функцію — визначення балансу між сірим і кольоровим, котрі також є опонентними складовими відеоінформації. Інакше кажучи, під час освітлення on- і off-центрів біполярна клітина, на якій вони організовані, визначає, яким є це світло — чи то у відтінках сірого, чи то одним із базових (RGB) кольорів. Якщо сума сигналів із зони гальмування біполярної клітини переважає сигнал з відповідної колбочки, то спрацьовує off-центр, що свідчить про сіре освітлення центра. Коли переважає сигнал із зони збудження, то спрацьовує on-центр, тобто колір світла відповідає типу колбочки. Можна припустити, що Природа наділила колбочку відповідною площею і чутливістю до рівня освітлення, щоб забезпечити роботу on- і off-центрів. Якщо тип колбочки не відповідає виду і рівню освітлення, то спрацює біполярна клітина з off-центром, що вважається сірим, а можливо, спрацює якийсь сусідній біполяр, колбочка якого відповідає кольору світла. Нагадаємо, що у природі кольорів нема, а є різні довжини хвиль світла, які інтерпретуються зоровою системою людини як кольори. Для інших організмів сприйняття довжин світла може бути зовсім іншим.

Відомо, що паличковий зір має значно вищу чутливість до сприйняття світла в широкому спектральному діапазоні порівняно з колбочками, хоча не відомо, чи для всіх областей сітківки це справедливо, оскільки площа бокової поверхні колбочок на периферичній сітківці зростає значно більше порівняно з паличками. Крім того, для дуже довгих хвиль (понад 650 нм) поріг сприйняття фототопічного (колбочкового) зору стає нижчим відносно порогу сприйняття паличкового зору. Інакше кажучи, якщо слабке світло з довжиною хвилі понад 650 нм є достатнім для того, щоб його побачити, воно сприймається як кольорове (зокрема червоне) [4]. На поріг сприйняття світла, крім його інтенсивності, впливають площа поверхні колбочки, що стимулюється, час стимуляції і довжина хвилі світла, а також ділянка сітківки, яка стимулюється світлом, оскільки різні ділянки сітківки мають різні площі колбочок і паличок та різну кількість паличок, які створюють на біполярі центри збудження/гальмування. Тому, будуючи модель сприйняття світла, потрібно враховувати всі ці складові, і тут можна отримати деякі результати, які становлять інтерес для нейрофізіологів та багатьох інших спеціалістів.

У роботі [5, табл. 2.1] наведено інформацію про дуже велику кількість колбочок (понад 800 тисяч) і паличок (понад 12 мільйонів) у найдальших зонах периферичної сітківки за наявності дуже малої кількості гангліозних клітин (близько 10 тисяч). Якщо дійсно концентричні поля організуються на базі колбочок, то потрібно буде передати інформацію з 80 біполярів через кожен гангліозну клітину, що в декілька разів більше порівняно з навантаженням на інші гангліозні клітини. Тому напевно чи Природа допустила, щоб 1% гангліозних клітин гальмував роботу 99% інших. Мабуть, тут виникає ситуація, про яку повідомляли в деяких роботах [3–5, 27]. Її суть полягає у тому, що задля підвищення чутливості в умовах недостатнього освітлення відбувається сумація сигналів паличок периферичної сітківки. Можливо, у цьому випадку це сумація сигналів з біполярів за допомогою амакринових клітин для загрублення просторової інформації в обмін на підвищення яскравісної чутливості.

Начебто проблему організації концентричних рецептивних полів якоюсь мірою вирішено, однак виникає питання щодо можливості перебудови рецептивних полів, яке зазначено в багатьох роботах [4, 8–11, 24, 27]. На плас-

тичність нейронної організації, адаптацію до рівня освітлення та контрасту списують багато не вирішених проблем організації окорухової системи. Але під час перебудови рецептивних полів виникає дисбаланс в організації центрів збудження/гальмування, оскільки площі колбочок, які є центрами збудження, не можуть змінюватись. Вони були закладені в ДНК людини і формувалися протягом періоду розвитку дитини. І це не єдине питання до гіпотези перебудови рецептивних полів сітківки.

Щодо заяв про високу пластичність нейронної мережі для адаптації до рівня освітлення (шляхом сумації паличок сітківки в умовах недостатнього освітлення) і контрасту (шляхом нарощування шарів нейронів навколо центрального за слабкого контрасту) [7–10] можна зауважити, що навряд чи це доцільно. Оскільки різні зони периферичної сітківки мають різні розміри рецептивних полів і різну чутливість до сприйняття світла, то переміщення погляду за допомогою мікросаккад у більш чутливу зону забезпечує функціонування зорової системи у широкому діапазоні освітлення. До того ж концентрична організація рецептивних полів значною мірою нівелює зміни освітлення всього зображення при виділенні інформативних ознак [5]. Тому гіпотеза про рецептивне поле як слідкувальну систему, що узгоджує величину поля з діючим рівнем освітлення [8, 10], навряд чи є справедливою, оскільки для мозку важлива не абсолютна освітленість, а перепади освітленості у зображенні. Повільна адаптація до рівня освітлення здійснюється без перебудови рецептивних полів, а за рахунок електрофізіологічних процесів.

Ідея структурно-функціональної перебудови рецептивних полів, закладена в моделі динамічних процесів [8, 10], полягає у формуванні максимально можливої зони збудження рецептивних полів для кожної гангліозної клітини сітківки. Далі відбувається формування значно більшої зони гальмування для пошуку максимально великої світлої або темної плями, котрі відрізняються від фону, як інформативної ознаки, після чого зона збудження поступово зменшується. Це дає змогу виділяти менші плями в центрі рецептивного поля гангліозної клітини. Але така організація процесу виділення інформативних ознак не дає змоги виділяти менші ознаки, які знаходяться з різних боків від центра рецептивного поля гангліозної клітини. Навряд чи Природа дозволила б собі таку розкіш, як організовувати з допомогою інтерплексіформних (горизонтальних) клітин великі центри збудження та гальмування з великою кількістю зв'язків з рецепторами і довгими лініями для біполярних клітин та ще й на додачу зі значним перекриттям рецептивних полів гангліозних клітин. До того ж невідомо, хто керує цими процесами. В умовах значного перекриття рецептивних полів гангліозних клітин дуже велика частка сусідніх рецептивних полів повторюється, що є надзвичайно затратним. Виникають додаткові проблеми, якщо пляма лежить на перетині рецептивних полів декількох гангліозних клітин — незрозуміло, як їх об'єднувати та передавати інформацію про них.

Додатковим аргументом проти необхідності перебудови рецептивних полів в умовах недостатнього освітлення або контрасту є наявність дуже великого арсеналу засобів та механізмів, закладених в будові й організації сітківки ока та окорухової системи. Він дає змогу забезпечити недосяжний для технічних засобів діапазон сприйняття яскравості в 10–12 порядків. Цими засобами та механізмами зокрема є такі:

— керування зіницею ока відповідно до рівня освітлення та зміна форми кришталика для фокусування на обраному об'єкті;

— використання двох типів рецепторів (колбочок і паличок) з різною чутливістю;

— збільшення діаметрів колбочок і паличок та відповідно їхніх площ поверхонь від центральної ямки до дальньої периферії, яке підвищує їхню чутливість на декілька порядків;

— концентрична організація рецептивних полів, яка дає змогу значно підвищити чутливість виділення точкових інформативних ознак;

— в периферичній сітківці є зони з підвищеною чутливістю до контрасту (близька та середня зони), тому незначний поворот (мікросаккади) очей забезпечить потрапляння визначеного фрагмента в цю зону підвищеного контрасту;

— сумація сигналів з біполярів у найдальшій зоні периферичної сітківки, яка підвищує яскравісну чутливість в обмін на просторову здатність (потребує підтвердження).

Отже, у зоровій системі є достатньо засобів і механізмів для того, щоб забезпечити високу чутливість до освітлення і контрасту без перебудови рецептивних полів.

ЖОРСТКА ОРГАНІЗАЦІЯ РЕЦЕПТИВНИХ ПОЛІВ З ПРИВ'ЯЗКОЮ ДО МІСЦЕПОЛОЖЕННЯ НА СІТКІВЦІ

У мозку є інформація про організацію рецептивних полів периферичної сітківки (менші рецептивні поля знаходяться ближче до центральної ямки, зовсім малі — у зоні центральної ямки, великі — на периферії сітківки; напевно, в периферичній сітківці є ще зони зі спеціальним обробленням інформації). Усі вони топометрично прив'язані до відповідних гангліозних клітин і далі через ЛКТ до сенсорних і моторних ділянок вищих рівнів мозку.

У будові зорової системи виявлено низку закономірностей, які суттєво упорядковують її організацію. Ця упорядкованість існує як в організації зв'язків у зоровій системі в цілому, так і у визначеній просторовій організації зв'язків окремих нейронів. Можна виділити декілька ступенів упорядкованості структури.

1. Упорядкованість у побудові сітківки і зорової системи в цілому відображається у визначеній достатньо жорсткій схемі зв'язків між окремими складовими системи, що дає змогу виділяти декілька рівнів оброблення сигналів (концентрична організація рецептивних полів біполярів на базі колбочок як зони збудження та сімейства паличок як зони гальмування, зв'язок сімейств біполярів під керуванням амакринових клітин з відповідними гангліозними клітинами).

2. Проекційно-топічна упорядкованість зв'язків, яка зберігається на всіх рівнях зорової системи, дає змогу прив'язати результати оброблення інформації на кожному рівні до їхнього місцеположення на сітківці.

Розвиток клітинних елементів сітківки та їхніх зв'язків є жорстко генетично детермінованим і мало залежить від зовнішніх впливів. Синоптичні зв'язки між клітинами сітківки залишаються у дорослої людини вельми консервативними.

Оскільки гангліозні клітини периферичної сітківки прив'язані до місцеположення біполярних клітин і відповідно топометрично передають інформацію до ЛКТ, зорової кори та вищих сенсорних і моторних шарів мозку, можна дійти висновку, що кожна гангліозна клітина повинна мати можливість виділяти інформативні ознаки про зміну контрасту з біполярних клітин свого рецептивного поля синхронно з іншими гангліозними клітинами шляхом передачі цих ознак послідовно у часі. Забезпечити таку можливість можуть, наприклад, амакринові клітини сітківки, які мають дуже розгалужену горизонтальну і вертикальну мережу своїх відростків для зв'язків між біполярними і гангліозними клітинами для комутації та керування їхніми функціями.

Напевно, амакринові клітини послідовно, за наперед визначеним мозком порядком, підключають виходи біполярних клітин до входів гангліозних клітин відповідного рецептивного поля, які передають цю інформацію у ЛКТ. При цьому, можливо, амакринові клітини визначають, з якого біполяра (on чи off) потрібно передавати інформацію, а можливо, передати нульове значення, якщо біполяр не виявив у даній точці перепаду яскравості ні в бік збільшення, ні в бік зменшення. Навряд чи під час передавання використовується пріоритетний механізм або передається інформація тільки з біполярів, що перевищили поріг гангліозної клітини, оскільки при цьому виникає потреба передавати адреси відповідних біполярів. Інакше кажучи, послідовно у визначеному порядку передається інформація з біполярів про величини перепадів у відповідних точках рецептивного поля гангліозної клітини, при цьому усі гангліозні клітини передають свою інформацію паралельно. Передача значень перепадів яскравості здійснюється частотою імпульсів у спайках або часовим проміжком між імпульсами в спайках з точною прив'язкою до місцеположення відповідної біполярної клітини на сітківці.

Гангліозна клітина має зв'язки через амакринові клітини з багатьма біполярами, на яких були організовані її on- і off-центри. При цьому амакринові клітини, які працюють згідно із закладеною в них програмою, підключаючи відповідні виходи біполярів, можуть послідовно передати на входи гангліозної клітини результати аналізу точкових змін інтенсивності освітлення в межах її рецептивного поля. Передача інформації з біполярних клітин на гангліозні здійснюється послідовно у часі з чіткою синхронізацією з вищими шарами мозку, які знають цю послідовність. Досі не досліджено, якою є ця послідовність. Оскільки палички виконують більш пасивну роль порівняно з колбочками і інформація з них не передається у вищі шари мозку, тому, напевно, гостроту зору слід визначати не кількістю паличок (≈ 120 млн), а кількістю колбочок (≈ 8 млн), враховуючи, звичайно, високу щільність колбочок у центральній ямці і низьку — на периферії.

Начебто, у разі такої організації біполярних і гангліозних клітин за допомогою амакринових клітин досить легко було б виділяти відрізки прямих ліній (початки та кінці ліній за концентричної організації рецептивних полів виділяються чіткіше порівняно з проміжними точками ліній), їхню орієнтацію тощо [4, 7, 8, 16]. Однак, згідно з цією гіпотезою, потрібно передавати багато додаткової інформації про адреси початку і кінця лінії або її довжину з прив'язкою до місцеположення, безліч різних варіантів її орієнтації тощо. Тому ця гіпотеза навряд чи є можливою. Більш імовірною є послідовна передача за допомогою амакринових клітин результатів з біполярів, що пройшли і не пройшли поріг гангліозної клітини, і при цьому передається величина перепаду яскравості відповідною частотою або часовим інтервалом між імпульсами в спайках. Це буде надточна і найдостовірніша інформація про контрасти між елементами зображення та їхнє місцеположення на сітківці для подальшого виділення контурів, відрізків прямих ліній, їхньої орієнтації тощо. Це, напевно, відбувається в ЛКТ та вищих шарах мозку.

Рефрактерний період між потенціалами дії (спайками) гангліозної клітини у разі подолання їхнього нейронного порогу потенціалами на виході біполярів становить приблизно 1 мс [4]. Інакше кажучи, ця клітина може передати інформацію, наприклад з 30 своїх біполярів, за 30 мс, незначно впливаючи на оперативність загального сприйняття інформації зоровою системою людини. При цьому наявність послідовних процесів передачі інформації з сітківки наштовхує на думку, що процес просторового сприйняття інформації зоровою системою не

є неперервним. Він все ж таки дискретизується у часі, і період дискретизації становить декілька десятків кадрів у секунду (вочевидь, залежить від максимальної кількості біполярів у рецептивному полі гангліозної клітини, яка має передати з них інформацію). Напевно, цей процес для периферичної сітківки має бути чітко синхронізованим для всіх гангліозних клітин.

Можливо, у центральній ямці, яка має значно менші рецептивні поля і відповідно невелику кількість біполярів, процес синхронізації передачі інформації може бути інший, оскільки центральна ямка виконує зовсім інші функції й інформація з неї практично не перетинається з інформацією з периферичної сітківки. У центральній ямці і відстані менші, і саккади коротші та можуть виконуватися з більшою частотою для швидшого оцінювання й розпізнавання об'єктів у зоні уваги.

Зовсім недостатньо відомостей про кількість і розміщення колбочок різних типів у центральній ямці та про їхню організацію. Виходячи зі співвідношення колбочок до паличок (табл.1), можна дійти таких висновків:

— у зонах *foveola* та *fovea* палички або відсутні, або їхня кількість є недостатньою для організації концентричних зон збудження/гальмування; напевно, палички виконують функції «підстраховки» в умовах недостатнього освітлення для колбочок – щоб не було темної плями, паличка відобразить відтінок сірого;

— у зонах *parafovea* та *perfovea*, де співвідношення паличок до колбочок збільшується до десяти, є можливою організація концентричних зон збудження/гальмування для виділення інформативних ознак контрасту кольорового або у відтінках сірого, аналогічно тому, як це відбувається на периферичній сітківці.

У літературі [3–6] є багато підтверджень наявності у зоровій системі людини моделей, що відповідають трикомпонентній теорії кольорів Юнга–Гельмгольца та другій опонентній теорії Герінга. Однак відсутність інформації про організацію колбочок у центральній ямці не дає змогу запропонувати якусь гіпотезу відносно можливості її реалізації в сітківці ока. Напевно, вона реалізується на вищих рівнях мозку.

Для сенсорів систем комп'ютерного зору розроблено декілька моделей організації трикомпонентної теорії кольорів. Найбільш вживаною для побудови сенсорів є модель Баєра, в якій три базових кольори розміщуються в сенсорній матриці так:

$$\begin{matrix} r & g & r & g & r & g & r & g & r & g \\ g & b & g & b & g & b & g & b & g & b \\ r & g & r & g & r & g & r & g & r & g \\ g & b & g & b & g & b & g & b & g & b \end{matrix}$$

Враховуючи підвищену чутливість ока до зеленого кольору, його наявність у сенсорах збільшено вдвічі. Використовуючи маски Лапласа розміром 3×3 , з такого сенсора можна виділити три базових кольори для оп-центра [24]. Для виділення синього *B* кольору (збуджувального) гальмівними (опонентними) є кольори *r* і *g*, для червоного *R* кольору гальмівними є кольори *b* і *g*, тому для їхнього виділення необхідно використати восьмизв'язну маску

-1	-1	-1
-1	8	-1
-1	-1	-1

Для зеленого G кольору гальмівними є r і b , однак при цьому використовується чотирирів'язна маска Лапласа

	-1	
-1	4	-1
	-1	

Для off-центра знаки у масках змінюють на протилежні, що повною мірою відповідає трикомпонентній теорії кольорового зору. Додатково виділяють жовтий колір Y відповідно до формули $Y = (r + g) / 2 - |r - g| / 2 - b$ [24].

Після цього розглядають пари опонентних кольорів RG і BY, наприклад, такі: R — центр, G — оточення; B — центр, Y — оточення, або навпаки. Інакше кажучи, обидві теорії функціонують і використовуються в системах комп'ютерного зору.

Логарифмічне сприйняття яскравості світла зоровою системою людини навряд чи впливає на розглянуті моделі роботи окорухової системи, оскільки в разі невеликих змін освітлення (приблизно до трьох порядків) для загального діапазону сприйняття світла у 10–12 порядків воно сприймається приблизно як лінійне.

РЕЖИМИ ФУНКЦІОНУВАННЯ ЗОРОВОЇ СИСТЕМИ ЛЮДИНИ ТА ЇХНІ ОСОБЛИВОСТІ

Значною мірою процес сприйняття відеоінформації залежить від поставленої мозком мети. Сприйняття навколишнього світу людиною забезпечується завдяки взаємодії сітківки з рухами ока. Стосовно процесу сприйняття відеоінформації можна виділити такі задачі (режими роботи) зорової та окорухової системи:

- пасивне споглядання навколишнього світу;
- пошук об'єкта у зображенні;
- відслідковування об'єкта у відеопослідовності;
- детальне розглядання, розпізнавання, класифікація, вимірювання об'єкта;
- аналіз сцени.

Керують реалізацією цих задач рухи очей, які здійснюються під керуванням мозку або рефлекторно. Відомі різні типи рухів очей:

- саккади, або різкі рухи очей, що переводять погляд з одного об'єкта на інший. Великі саккади забезпечують перекидання погляду на 20° і більше, мінісаккади — від 20° до 3° та мікросаккади — до 3° . Саккади значною мірою є рефлекторними рухами, однак наперед спланованими в результаті набутого нервовою системою досвіду для пошуку об'єктів;

- слідкувальні рухи очей виникають тоді, коли об'єкт рухається на нерухомому фоні. Вони більш повільні, тому стимулом у цьому випадку є не сам об'єкт, а його місцеположення, напрямок руху та швидкість переміщення. Завдяки синхронізації процесів руху очей і об'єкта забезпечується відносно стабільне положення об'єкта на сітківці і більш чітке його сприйняття;

- тремороподібні мікрорухи очей виникають тоді, коли спостерігач свідомо фіксує погляд на якомусь предметі, що забезпечує постійне збудження на перепадах яскравості зображення, інакше образи поступово зникають;

- інші (вестибулоокулярні, вергентні рухи очей), які забезпечують фіксацію погляду на предметі при повороті та координацію руху обох очей для бінокулярного зору, у цій статті не розглянуто.

Оскільки в різних режимах роботи зорової системи сітківка функціонує по-різному, організацію і функціонування сітківки будемо розглядати з урахуванням особливостей відповідних режимів, хоча для їхнього детального опису недостатньо інформації, адже дослідження таких динамічних процесів є надзвичайно складним.

Алгоритм роботи зорової системи в кожному режимі має свої особливості, для реалізації яких мозок використовує великий арсенал засобів, прийомів, методів адаптації і впливу на процес сприйняття через відповідні м'язи ока. Це периферична сітківка і центральна ямка з рецепторами (паличками і колбочками) різної просторової роздільності, чутливості та можливостями сприйняття світла в різних діапазонах хвиль (ахроматичний та кольоровий зір), мережа нейронів для виділення інформативних ознак із зображення та вищі шари мозку.

Сітківка ока через палички і колбочки отримує розрізнені точки зображення (мозаїчне зображення). Цей процес за усіма даними є неперервним, однак видимий образ створюється в результаті багатоетапного оброблення цієї інформації шарами нейронів сітківки та вищими шарами мозку. Інакше кажучи, усвідомлення зображення відбувається через десятки мсек і цей процес є дискретним як у часі (гангліозні клітини послідовно передають інформацію зі своїх біполярів) та у просторі (обмежена кількість біполярів), так і за сигналами про величину контрасту (наявність порогів у гангліозних клітинах).

Під час пасивного (тобто без мети) споглядання навколишнього світу, наприклад з вікна рухомого транспортного засобу, інформація не повною мірою доходить до нашої свідомості. Однак, якщо в полі зору з'являється якийсь об'єкт або ситуація, що може викликати наш інтерес до неї, то рефлекторною командою від мозку здійснюється поворот очей або голови, що гальмує рух стимулу на сітківці і забезпечує можливість детальніше розглянути об'єкт або ситуацію.

Пошук об'єкта у зображенні здійснюється з допомогою периферичної сітківки. Однак фрази на кшталт «збудження в якомусь місці сітківки призводить до перекидання погляду за допомогою саккад в центральну ямку для аналізу цієї інформації» мало прояснюють ситуацію, оскільки незрозуміло, що таке збудження (їх буде багато на сітківці), чи є пріоритети тощо. Навряд чи під час пошуку об'єктів є потреба у переведенні погляду в центральну ямку, яка призначена для детального розглядання об'єкта. Виділення інформативних ознак усіх об'єктів у сцені уваги здійснюється на периферичній сітківці паралельно і одночасно завдяки відповідній організації біполярних і гангліозних клітин з використанням горизонтальних та амакринових клітин. Укрупнені інформативні ознаки з ЛКТ передаються у вищі шари мозку, де вони порівнюються, напевно з пріоритетом відповідно до набутого досвіду спостерігача, з образами об'єктів у пам'яті для виділення шуканого. Для уточнення інформації про шуканий об'єкт або детального його розглядання здійснюється керування відповідними окомоторними м'язами задля переведення погляду на виділений об'єкт, у результаті якого об'єкт потрапляє в центральну ямку [24].

Відстеження об'єкта у відеопослідовності також може здійснюватися за грубими ознаками з периферичної сітківки без використання центральної ямки, але, завдяки слідувальним рухам очей, ще й з визначенням фактичного місцеположення об'єкта.

Розпізнавання об'єкта здійснюється в центральній ямці на основі більш детальної, виділеної сітківкою центральної ямки просторової інформації та додаткової колірної — на вищих шарах мозку.

Хоча в описаних режимах роботи зорової системи можна було б зчитувати і обробляти значно меншу кількість інформації, проте оскільки потрібно забезпечувати око і людину, напевно, потрібно передавати з сітківки і обробляти мозком всю поточну інформацію постійно [29].

Для аналізу сцени, крім виділення об'єктів на двовимірному зображенні, необхідно виділити інформацію про їхнє розміщення у тривимірному просторі. Для цього використовується інформація з двох очей та координація їхніх рухів, але цю проблематику в цій роботі не розглянуто.

Отже, сукупність рухів ока в кожному режимі не хаотична, а обумовлена поставленою метою з урахуванням характеристик об'єкта, досвіду індивіда та інших факторів.

Безсумнівно, не всі проблемні питання організації сітківки розглянуто в статті, їх ще дуже багато, і для їхнього осмислення недостатньо інформації. Зокрема, не з'ясовано таке:

- чи існують концентричні поля збудження/гальмування на гангліозних клітинах;

- чи можуть амакринові клітини виконувати функції сумачії сигналів, підключаючи виходи декількох біполярів на один вхід гангліозної клітини для підвищення чутливості в обмін на просторову здатність, або підключати вихід одного біполярна на декілька входів гангліозної клітини для підвищення чутливості та можливої організації концентричних полів гангліозних клітин на одностипних елементах (біполярах);

- чи у всіх режимах передається вся інформація поля зору в мозок для аналізу;

- як збільшується чутливість паличок і колбочок із зростанням їхніх розмірів на периферичній сітківці (квадратів діаметрів їхніх поперечних зрізів недостатньо, потрібно враховувати площі їхніх бокових поверхонь).

ВИСНОВКИ ДЛЯ ОБГОВОРЕННЯ

У роботі проведено детальний аналіз проблемних питань щодо організації сітківки ока людини з позицій кібернетики. Зокрема:

- визначено умови коректного функціонування концентричних рецептивних полів та сформульовано гіпотезу щодо організації on- і off-центрів на базі біполярів з колбочкою як центральної зони збудження та оточуючих паличок зони гальмування з використанням горизонтальних клітин для on-центра, і навпаки для off-центра, для яких виконуються умови функціонування концентричних рецептивних полів та забезпечується значне (в десятки разів) зменшення обсягів інформації;

- обґрунтовано умови виділення інформативних ознак на базі on- і off-центрів у вигляді точкових значень перепадів яскравості між сусідніми елементами та можливості організації обох центрів на базі однієї колбочки та однієї горизонтальної клітини з точною прив'язкою до місцеположення на сітківці;

- обґрунтовано жорстку організацію рецептивних полів гангліозних клітин та обмежені можливості її перебудови;

- запропоновано гіпотезу щодо організації передавання значень перепадів яскравості з біполярів через гангліозні клітини під керуванням амакринових клітин з прив'язкою до місцеположення на сітківці;

- зауважено, що для забезпечення самого ока і людини, напевно, потрібно передавати з сітківки і обробляти мозком всю поточну інформацію постійно;

- запропоновано гіпотезу про обмеження гостроти зору не паличками сітківки, а її колбочками, з урахуванням щільності їхнього розташування на сітківці;

— сформульовано гіпотезу про неперервне сприйняття зображення рецепторами сітківки та дискретне (у часі, просторі та за величиною контрасту) сприйняття інформації мозком;

— розглянуто особливості роботи зорової системи в різних режимах, що забезпечуються різними рухами очей та поставленою метою.

Прикінцеве слово

Шановні колеги! Можливо, не всі мої гіпотези та результати підтвердяться (занадто складний об'єкт), тому буду вдячний за усі критичні зауваження для встановлення істини.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Глушков В.М. Кибернетика. Вопросы теории и практики. Москва: Наука, 1986. 476 с.
2. Боюн В.П. Динамическая теория информации. Основы и приложения. Киев: Ин-т кибернетики им. ВМ Глушкова НАН Украины, 2001. 326 с.
3. Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. Москва: Мир, 1990. 239 с.
4. Шиффман Х.Р. Ощущение и восприятие. СПб: Питер, 2003. 928 с.
5. Lauinger N. The human eye: An intelligent optical sensor. Toronto: IFSA, 2-14. 410 p. URL: http://www.sensorsportal.com/HTML/BOOKSTORE/Human_Eye.htm.
6. Kolb H. How the retina works: Much of the construction of an image takes place in the retina itself through the use of specialized neural circuits. *American Scientist*. 2003. Vol. 91, N 1. P. 28–35.
7. Супин А.Я. Нейронные механизмы зрительного анализа. Москва: Наука, 1974. 180 с.
8. Шевелев И.А. Нейроны зрительной коры. Адаптивность и динамика рецептивных полей. Москва: Наука, 1984. 220 с.
9. Verblin F., Roska B. The movies in our eyes. *Scientific American Magazine*. 2007. N 4.
10. Подвигин Н.Ф., Макаров Ф.Н., Шелепин Ю.Е. Элементы структурно-функциональной организации зрительно-глазодвигательной системы. Ленинград: Наука, 1986. 230 с.
11. Боюн В.П. Зоровий аналізатор людини як прототип для побудови сімейства проблемно-орієнтованих систем технічного зору. *Матеріали міжнародної науково-технічної конференції «Искусственный интеллект. Интеллектуальные системы ИИ-2010» (20–24 вересня 2010, Кацивелі, Україна)*. Кацивелі, 2010. Т. 1. С. 21–26.
12. Кубарко А.И., Кубарко Н.П. Зрение (нейрофизиологические и нейроофтальмологические аспекты): в 2-х т. Т.1 Сенсорные функции зрения и их нарушения при заболевании ЦНС. Минск: БГМУ, 2007. 210 с.
13. Кратин Ю.Г., Зубкова Н.А., Лавров В.В., Сотниченко Т.С., Федорова К.П. Зрительные пути и система активации мозга. Ленинград: Наука, 1982. 156 с.
14. Shah S., Levine M.D. Visual information processing in primate cone pathways. I. A model. *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics. Part B: Cybernetics*. 1996. Vol. 26, N 2. P. 259–274.
15. Benoit A., Caplier A., Durette B., Herault J. Using Human Visual System modeling for bio-inspired low level image processing. *Computer Vision and Image Understanding*. 2010. Vol. 114, Iss. 7. P. 758–773.
16. Андерсон Д. Когнитивная психология. СПб: Питер, 2002. 496 с.
17. Шелепин Ю.Е., Бондарко В.М., Данилова М.В. Конструкция фовеолы и модель пирамидальной организации зрительной системы. *Сенсорные системы*. 1995. № 1. С. 87–97.
18. Burt P.J. Smart sensing within a pyramid vision machine. *IEEE*. 1988. Vol. 76, N 8. P. 175–185.
19. Боюн В.П. Інтелектуальне вибіркоче сприйняття візуальної інформації. Інформаційні аспекти. *Штучний інтелект*. 2011. № 3. С. 16–24.

20. Boyun V. Intelligent selective perception of visual information in vision systems. *Proc. 6th IEEE International Conference on Intelligent Data Acquisition and Advanced Computing Systems: Technology and Application (IDAACS'2011)* (15–17 September 2011, Prague, Czech Republic). Prague, 2011. Vol. 1. P. 412–416.
21. Boyun V. Bioinspired approaches to the selection and processing of video information. *Proc. 2018 IEEE Second International Conference on Data Stream Mining & Processing (DSMP)* (21–25 August 2018, Lviv, Ukraine). Lviv, 2018. P. 498–502. <https://doi.org/10.1109/DSMP.2018.8478541>.
22. Гонсалес Р., Вудс Р. Цифровая обработка изображений. Москва: Техносфера, 2005. 1072 с.
23. Форсайт Д., Понс Ж. Компьютерное зрение. Современный подход. Москва; Санкт-Петербург; Киев: Вильямс, 2004. 928 с.
24. Boyun V. The principles of organizing the search for an object in an image, tracking an object and the selection of informative features based on the visual perception of a person. In: *Data Stream Mining and Processing*. Babichev S., Peleshko D., Vynokurova O. (Eds.). CCIS. 2020. Vol. 1158. P. 22–23. URL: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-030-61656-4_2.
25. Marr D.A. *Vision: Computational investigation into human representation and processing of visual information*. New York: W.H. Freeman and Company, 1982.
26. Boyun V. Directions of development of intelligent real time video systems. *Application and Theory of Computer Technology*. 2017. Vol. 2, N 3. P. 48–66. <https://doi.org/10.22496/atct.v2i3.65>.
27. Boyun V.P., Voznenko L.O., Malkush I.F. Principles of organization of the human eye retina and their use in computer vision systems. *Cybernetics and Systems Analysis*. 2019. Vol. 55, N 5. P. 701–713. <https://doi.org/10.1007/s10559-019-00181-0>.
28. Боюн В.П. Відеосистеми реального часу з елементами штучного інтелекту. *Вісник НАН України*. 2021. № 12. С. 77–84.
29. Кирпичников А.П. Глаз как интеллектуальный сенсор. *Датчики и системы*. 2009. № 12. С. 63–69.

V.P. Boyun

THE ISSUES REGARDING THE ORGANIZATION OF THE HUMAN RETINA: A CYBERNETIC APPROACH

Abstract. The issues in the organization of the human retina are analyzed from the point of view of cybernetics. In particular, hypotheses are formulated regarding the conditions of the concentric organization of receptive fields, the extraction of informative features, the possibilities of restructuring the receptive fields and their limitations, the transmission of information through ganglion cells with its binding to the location on the retina, as well as regarding the peculiarities of the visual system in different modes. The conditions for the correct operation of on- and off-centers of receptive fields based on bipolars with a cone as the central zone of excitation and the surrounding rods as an inhibition zone, organized with the help of horizontal cells for the on-center, and vice versa — for the off-center, are determined. The conditions for the extraction of informative features based on on- and off-centers in the form of point values of brightness differences between neighboring elements are substantiated. The rigid organization of the receptive fields of ganglion cells and the limited possibilities of its reconstruction are substantiated. A hypothesis on the organization of the transmission of information about brightness differences from bipolar cells through ganglion cells under the control of amacrine cells with reference to the location on the retina is proposed. A hypothesis on the continuous perception of the image by the retina receptors and the discrete perception of information by the brain is formulated. The features of the visual system in the modes of contemplation, searching for an object in an image, tracking it, and detailed examination and recognition are considered.

Keywords: peripheral retina, fovea, rods and cones, horizontal, bipolar, amacrine and ganglion cells (neurons), on- and off-centers, receptive fields, concentric organization, neural network, informative features, information transmission, modes of functioning of the visual system.

Надійшла до редакції 29.09.2022