

## **ОПОНЕНТНО-ЦВЕТОВОЕ КОДИРОВАНИЕ ИЗОБРАЖЕНИЙ**

Предложена модель оппонентно-цветового кодирования сетчаточного изображения. Показана возможность реконструкции (декодирования) образов объектов наблюдения путём решения задачи Дирихле с использованием цветового шаблона. Обсуждаются возможные механизмы пространственной и цветовой константности зрения, распространения синего цвета на фовеальную область и субдискретизации воспринимаемого изображения.

**Ключевые слова:** деконволюция, пространственная и цветовая константности, оператор Лапласа, распространение синего, задача Дирихле, субдискретизация, зрительная система

### **Введение**

При разработке систем технического зрения в рамках проектов по созданию искусственного интеллекта большое значение имеет бионический подход с ориентацией на зрительные системы различных организмов, созданные в процессе их естественной эволюции. Важным свойством зрения является цветоразличение. Если для таких направлений техники, как цветовоспроизведение и колориметрия может быть достаточным представление о цвете как чувстве яркости (количественная характеристика) и цветности (качественная характеристика), то для инженерии искусственного интеллекта и физиологии этого явно недостаточно. Здесь необходимо комплексное представление о зрении, как таковом, и цвете, как его свойстве.

Зрение помогает нам создавать в сознании образ (модель) окружающего мира. Зрение не единственное наше чувство (модальность), а одно из многих, и образ мира в сознании человека многомодален. Каждый из известных органов чувств обладает своими рецепторами (датчиками-преобразователями физических сигналов). Преобразованные сигналы передаются в мозг для формирования динамичного образа мира. Этот образ помогает субъекту

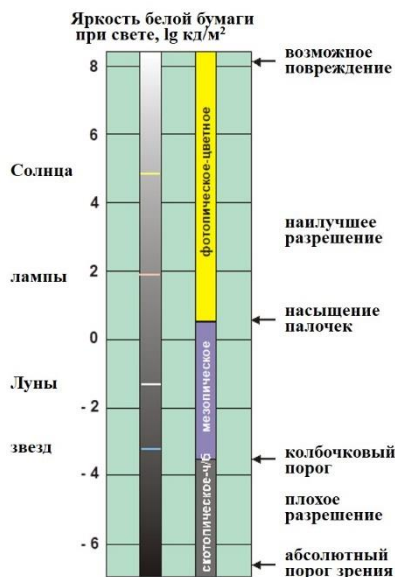


Рисунок 1 – Шкала яркости белой бумаги при различном освещении.

Освещенность (lg лк) примерно на 0,4 логорифмической единицы больше яркости (lg кд/м<sup>2</sup>).

(носителю сознания) реализовать свои цели на основании собственного опыта, планируя будущее. Физическим сигналом воздействия на глаз является свет – небольшой участок электромагнитного спектра волн, характеризуемый яркостью, угловым распределением яркости и формой спектра. Свет в диапазоне длин волн 400...760 нм считается видимым. Если изменение яркости по полю зрения обычно не превышает двух порядков при изменении коэффициентов отражения объектов наблюдения, то яркость видимого излучения может изменяться в гигантском диапазоне, приблизительно от  $10^{-7}$  до  $10^{+8}$  кд/м<sup>2</sup>, как показано на рисунке 1. Здесь можно видеть поддиапазоны работы различных фоторецепторов сетчатки глаза: палочек, работающих при низких освещённостях, и колбочек – при высоких. И те, и другие способны к адаптации в очень широких диапазонах яркости. Адаптация фоторецепторов обеспечивается в основном биохимическим механизмом фототрансдукции [1].

Скорость адаптации высока. Оценить эту скорость можно по скорости исчезновения изображения, предъявляемого глазу, при искусственной стабилизации изображения на сетчатке. Уже через 1 – 2 секунды изображение исчезает даже при стопроцентном контрасте исходного изображения. При этом человек начинает видеть сплошное серое, так называемое, «пустое поле» [2].

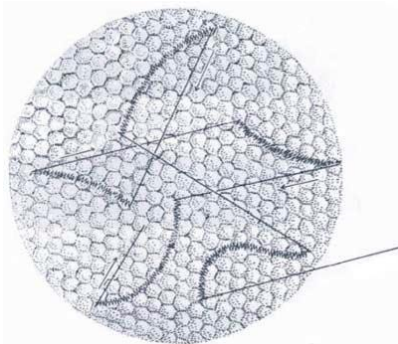


Рисунок 2 – Фиксационные движения глаз перемещают изображение пересекая фоторецепторы сетчатки глаза

Препятствуют исчезновению изображения микродвижения глаз, среди которых: микросаккады, дрейф и тремор. Запись микродвижений глаз приведена на рисунке 2. Высоко частотный тремор, (круговое движение  $\sim 90$  Гц) накладывается на медленные дрейфы (изогнутые траектории). Микросаккады – быстрые ( $\sim 25$  мс) скачкообразные движения, обычно возвращают образ к центру визуализации (прямые линии). Диаметр части центральной ямки поля зрения, показанной здесь, составляет 0,05 мм ( $\sim 10$  угл. мин.).

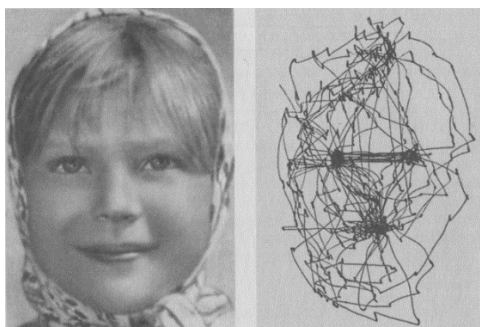


Рисунок 3 – Траектория движения глаз при рассматривании портрета

Другие движения глаз – скачки (саккады) необходимой амплитуды используются для направления взора на объекты внимания субъекта. Запись таких движений глаз приведена на рисунке 3. Для слежения за движущимися объектами используются прослеживающие движения глаз (динамическая фиксация) [3]. Запись движения глаз осуществляется с помощью особой техники [2].

Движения глаз имеют определяющее значение не только для перечисленных целей, но и для: субдискретизации изображения с целью повышения разрешающей способности зрения; распространения синего цвета на область ясного зрения.

Далее рассмотрим достижение этих двух целей с учётом феномена пространственной константности зрения [4].

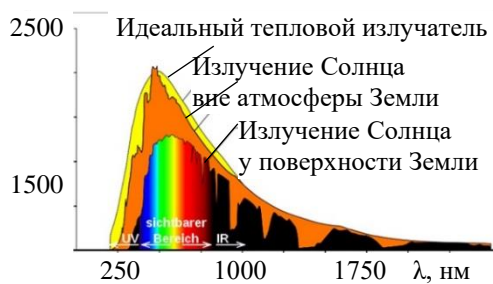


Рисунок 4 – Энергетический спектр излучения Солнца

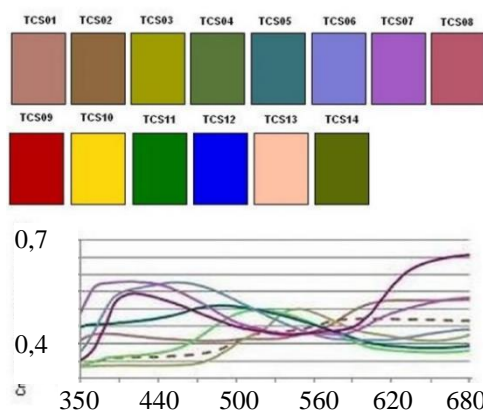


Рисунок 5 – Спектральные коэффициенты отражения 8 контрольных образцов МКО с умеренной насыщенностью цвета

Форма спектра света, отражённого от объекта, зависит как от спектра освещения, так и от спектральных характеристик отражения объекта. На рисунке 4 показан спектр источника освещения – Солнца в единицах Вт/м<sup>2</sup> мкм. Заметим, что цветовая температура излучения Солнца обычно не совпадает с температурой идеального теплового излучателя – 5900 К, спектр которого приведён на рисунке, поскольку зависит от фильтрующих свойств атмосферы и положения солнца на небосклоне. На рисунке 5 показаны спектральные коэффициенты отражения контрольных образцов международной комиссии по освещению (МКО). Существуют различные способы оценки формы спектра отражённого излучения. Например, в технике существует направление разработки, так называемых, спектральных специальных телевизионных систем, где количество зон или «цветов», по существу, не ограничено. Различать цвета можно по соотношению долей полной световой энергии, прошедших через зональные светофильтры.

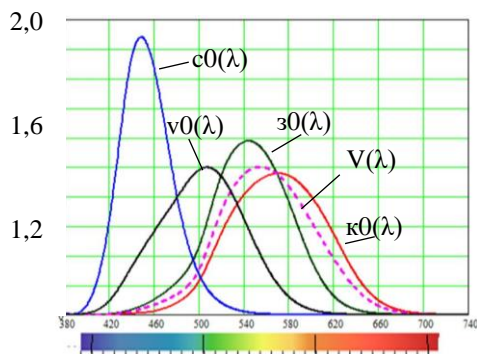


Рисунок 6 – Спектральные характеристики рецепторов сетчатки глаза – сплошные кривые и кривая видности – пунктир

В отличие от зрения собак, кошек или кроликов, зрение большинства приматов и человека обладает цветоразличением. У человека обнаружены четыре типа фоторецепторов, с различными спектральными характеристиками – относительными спектральными чувствительностями. На рисунке 6 приведены эти характеристики (сплошные кривые, вместе с пятой (пунктир), так называемой кривой видности, производной от характеристик колбочек. Характеристики колбочек: коротковолновой (S, синяя), средневолновой (M, зелёная) и длинноволновой (L, красная), – перекрываются (см. рисунок 6). Оставляя в стороне вопрос о работе палочек и взаимодействии палочек и колбочек, отметим только эффект Пушкина – смещение кривой видности влево до слияния с характеристикой палочек при снижении освещённости. Далее здесь рассматриваем работу колбочек в условиях фотопического зрения. Абсолютная спектральная чувствительность колбочек не может быть определена из-за упомянутой выше адаптации колбочек в очень большом световом диапазоне. Однако относительная спектральная чувствительность в сравнительно узком диапазоне яркостей может быть определена. Методом уравнивания постоянной энергетической яркости различных по длине волны монохроматических излучений основными излучениями трёхцветного визуального колориметра получают так называемые кривые сложения трихромата (человека с нормальным цветовым зрением), характерные для данного колориметра. Далее, исследуя на этом же колориметре особенности цветовосприятия дихроматов (красно-, зелёно- или даже очень редких сине-слепых), по всем полученным данным определяют кривые относительной спектральной чувствительности [5].

Заметим, что в литературе по колориметрии можно видеть различные кривые сложения с отрицательными значениями цвета, которые соответствуют проекции некоторых из основных цветов колориметра на поле измеряемого цвета, а не на поле слагаемых цветов. Форма кривых сложения зависит также от выбранной цветовой модели: XYZ, RGB и др. Кривые относительной спектральной чувствительности фоторецепторов глаза всегда находятся в области положительных значений чувствительности и не зависят от типа колориметра и модели.

Кривые колбочковых спектральных чувствительностей обычно нормируют по площадям под ними домножением на соответствующие коэффициенты и тогда, при вычислении реакции колбочек на излучение с равномерным энергетическим спектром, эти реакции равны для всех типов колбочек. Одинаковые реакции разнородных колбочек на такой спектр освещения порождают ощущение белого (серого) цвета. Ощущение белого можно также вызвать сочетанием всего трёх первичных цветов колориметра или цветного монитора с характерным для каждого из них отношением яркости этих цветов. Отношения задаются с помощью так называемых яркостных коэффициентов цветов.

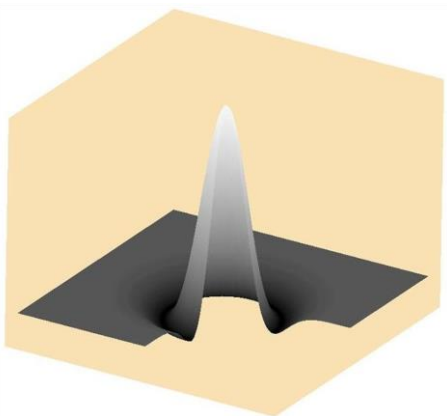


Рисунок 7 – Идеализированная форма весовой функции ганглиозной клетки (нейрона) сетчатки с «on» центром и «off» периферией. Для наглядности форма градиционно окрашена снизу вверх, а её ближняя четверть удалена

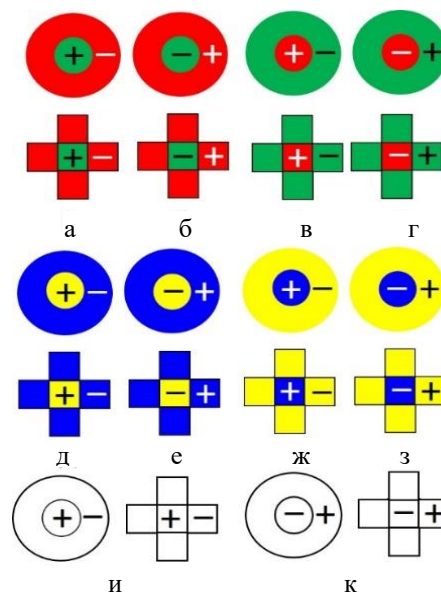


Рисунок 8 – Виды круглых рецептивных полей ганглиозных нейронов сетчатки и их простых крестообразных компьютерных моделей

При изучении зрительной системы мы сталкиваемся с кажущимся противоречием. С одной стороны, мы видим полноцветную раскраску окружающих нас объектов, а с другой стороны по зрительному нерву в мозг с сетчатки глаза поступает лишь контурное их изображение, из-за оппонентной организации зрительных полей ганглиозных нейронов сетчатки [6]. Зрительный нерв содержит более одного миллиона волокон, которые являются аксонами (выходами) ганглиозных нейронов. По каждому волокну передаются сигналы с небольшой, приблизительно круглой области, локализации фоторецепторов сетчатки, причём ганглиозный нейрон суммирует сигналы рецепторов центра круга и вычитает из этой суммы сумму сигналов рецепторов периферии круга. Такая оппонентная структура описывается, например, двумерным оператором Марра ( $\nabla^2 G$ ) [7], с учётом весовой функции суммирования. Вид весовой функции приведён на рисунке 7. Обнаружены [6] рецептивные поля с различным сочетанием трёх видов колбочек. Их обозначения представлены на рисунок 8. Здесь, кроме обозначений круглых рецептивных полей, приведены обозначения

соответствующих масок (крестообразные фигуры) для оппонентно-цветового кодирования тестовых изображений при компьютерном моделировании естественного зрения.

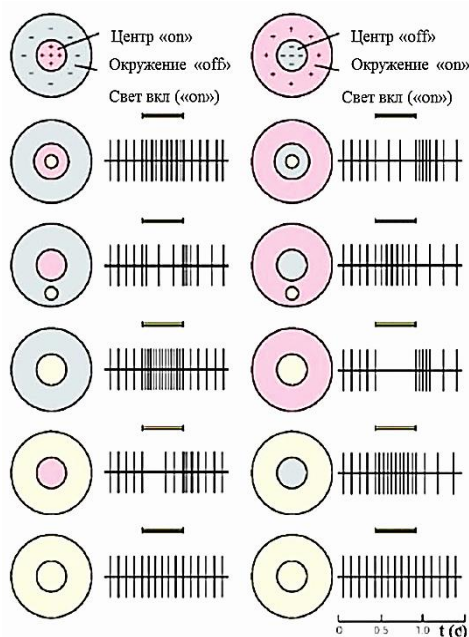


Рисунок 9 – Динамика реакции ганглиозных нейронов на освещение их рецептивных полей пятнами света различной формы

Рисунок 8 демонстрирует номенклатуру оппонентно-цветовых рецептивных полей, отличающихся не только сочетанием цветов, но и знаков (+) и (-), которые соответствуют сигналам возбуждения или торможения при активации рецепторов. Здесь красный цвет означает преимущественное действие в данной зоне рецептивного поля L-колбочек, зелёный – M-колбочек, синий – S-колбочек, жёлтый – как L, так и M-колбочек, белый – всех L, M, и S-колбочек.

Рецептивное поле любого нейрона зрительного пути можно определить, измеряя его сигнал при последовательном освещении рецепторов небольшими пятнами света различного цвета и диаметра круглой или кольцеобразной формы. Такое тонкое исследование с освещением колбочек сетчатки глаза, проводилось на обезьянах [6]. Реакции нейронов при различных воздействиях на их рецептивные поля показана на рисунке 9. Здесь слева обозначены реакции нейрона (осциллограммы потенциалов действия – спайков), который возбуждается при включении («on») света в центре его рецептивного поля, а справа реакции нейрона с другим типом рецептивного поля, возбуждающимся при выключении («off») света в центре. Реакции нейронов при аналогичном воздействии на периферию рецептивных полей соответствуют их торможению. Величина реакции пропорциональна частоте спайков справа от изображений рецептивных полей. Положение, размер и форма зоны освещения (жёлтой) изменяется по строкам изображения. Временной масштаб в правом нижнем углу позволяет сделать вывод о длительностях светового импульса и реакции нейрона.



Можно видеть, что длительность реакции порядка одной секунды хорошо коррелирует со временем появления вышеописанного «пустого поля».

Обратное преобразование контурного изображения в изображение полноцветной раскраски возможно при наличии в зрительном тракте механизма восстановления изображения по его контурной версии и известным значениям яркости на его границах, что соответствует решению математической задачи Дирихле [8]. В пользу такого преобразования свидетельствует наличие особого оптического механизма равномерного освещения периферии сетчатки, открытого А. Л. Ярбусом [9].

Особым свойством зрительной системы человека является свойство цветовой константности, когда изменения спектра освещения не влечёт за собой существенного изменения цветности объектов наблюдения, что кажется парадоксальным, учитывая вышесказанное о форме спектра отражённого света. Далее рассмотрим возможный механизм обеспечения цветовой константности с учётом технологии восстановления контурного изображения.

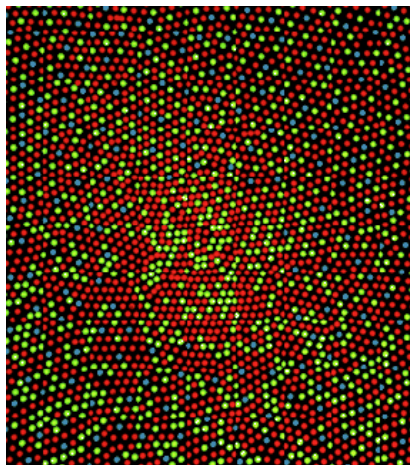


Рисунок 10 – Цветная мозаика распределения разнородных колбочек в фовеальной области сетчатки глаза

Кажется парадоксальным тот факт, что в центральной (фовеальной) области сетчатки глаза, соответствующей области ясного зрения, отсутствуют коротковолновые (S) колбочки, а присутствуют только средне- (M) и длинно- (L) волновые, и при этом мы ясно видим синие оттенки цвета. На рисунке 10 приведена мозаичная модель участка сетчатки глаза [10], которая показывает не только отсутствие синих элементов в центре рисунка, но и наличие довольно больших локальных скоплений здесь однородных по цвету элементов (особенно красных). Далее рассмотрим возможный механизм восприятия цвета с учётом движения глаз, устраняющий кажущийся парадокс.

Объясняя ранее отмеченные свойства зрительной системы, будем иметь в виду, что предложенные здесь их модели в технической области при создании искусственного интеллекта



требуют разработки соответствующей элементной базы и необходимого программного обеспечения. В области физиологии зрения эти модели могут приниматься как гипотезы для обоснования проведения соответствующих исследований.

### **Дискретизация**

Глаз представляет собой многоэлементный приёмник излучения (МПИ). Такие приёмники хорошо известны в технике как матричные фотоприёмники (МФП) и их даже называют приёмниками «смотрящего типа» [11]. Элементы МПИ преобразуют световой сигнал в электрический, при этом элементы глаза (фоторецепторы) и элементы МФП (сенсели) принципиально различаются. Фоторецепторы обладают индивидуальной адаптацией к свету, а сенсели не обладают. Адаптация исключает насыщение фоторецептора при большой экспозиции, но приводит зрение к серому «пустому полю», при неподвижном изображении на сетчатке. Отсутствие адаптации может приводить сенсели в состояние насыщения при большой экспозиции, т. е. к «белому полю» на экране вместо изображения.

Для исключения «пустого поля» служат движения глаз, обеспечивающие изменения электрических сигналов фоторецепторов вблизи перепадов яркости деталей изображения. Это позволяет выделить контуры изображения для передачи их в мозг благодаря оппонентной структуре рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки.

Для исключения «белого поля» электрические сигналы сенселей должны периодически считываться, не допуская насыщения сенселей. Считывание производится обычно последовательно сенсель за сенселем, но может осуществляться и параллельно для реализации режима затвора матрицы.

Общим свойством МПИ является пространственная дискретизация изображения, которая, являясь нелинейной операцией, может приводить к появлению в его составе новых пространственных частот. Хорошо известны появляющиеся в этом случае характерные искажения изображения в виде муаров. Появление ложных пространственных частот (алиасинг) особенно заметно при наблюдении периодических текстур с высокой пространственной частотой, сравнимой с частотой дискретизации. Появляющаяся низкочастотная структура вызвана «биением» исходных пространственных частот. Для снижения негативного эффекта дискретизации используются различные методы, учитывающие требования теоремы Котельникова (Найквиста) [12]. К числу таких методов относятся:

субдискретизация – увеличение числа элементов изображения (пикселей) на приёмной стороне;

фильтрация – подавление высоких пространственных частот исходного изображения.

В [11] описана процедура «микросканирования» – искусственного приведения в движение оптического изображения на МПИ с помощью вращающихся прозрачных наклонных плоскопараллельных пластин. При этом оптическое изображение не вращается, а только непрерывно сдвигается по круговой орбите. Диаметр орбиты изображения при треморе глаз [2] и микросканировании [11] составляет около половины межэлементного расстояния. Такой сдвиг позволяет удвоить разрешение дискретного изображения по вертикали и горизонтали при его воспроизведении. Для этого следует на воспроизводящей сетке увеличить частоту дискретизации, образуя субпиксели, и коммутировать поочередно субпиксели на включение синхронно с вращением оптического изображения. При этом на прямоугольной сетке в цикле коммутации задействуются четыре субпикселя, а на гексагональной – три. Гексагональную сетку образуют фоторецепторы сетчатки глаза (см. рис. 2). На рисунке 11 показан механизм субпикселизации при гексагональной сетке.

Здесь жёлтое пятно света движется (показаны пять фаз движения) по макросетке фоторецепторов, а на воспроизводящей микросетке три субпикселя, соответствующих одному фоторецептору на сетчатке, переключаются (коммутируются) последовательно на приём сигнала этого фоторецептора синхронно с движением пятна. На воспроизводящей сетке субпикселей они все объединены в тройки так, что в каждой присутствуют субпиксели первой, второй и третьей фазы включения, раскрашенные на рисунке красным, зелёным и синим цветом, соответственно. Субпиксели сетки, окрашенные одним цветом (одной фазы), могут включаться одновременно. Фазы чередуются равномерно в каждом цикле.

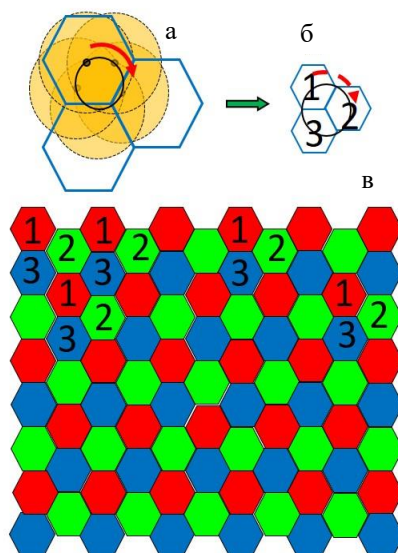


Рисунок 11 – Механизм субпикселизации при гексагональной сетке: движение пятна света по круговой орбите на сетчатке глаза – а; синхронная с движением пятна последовательная коммутация трех субпикселей (фаз) на воспроизводящей сетке – б; примеры троек коммутации с обозначением фазы цветом – в

Если не производить субдискретизацию коммутацией субпикселей, то при микросканировании (треморе) происходит низкочастотная фильтрация с подавлением высоких пространственных частот исходного изображения, что помогает устранить алиасинг, но с одновременным снижением чёткости изображения. Заметим, что даже при проведении субдискретизации имеет место некоторое снижение чёткости, обусловленное свёрткой исходного изображения с пространственной функцией чувствительности фоторецептора (сенселя) [12]. В заключении этого раздела необходимо сказать, что при пояснении принципа субдискретизации для упрощения мы абстрагировались от реальной сложности организации зрительной системы и, прежде всего, от свёртки фоторецепторного изображения с весовыми функциями рецептивных полей ганглиозных нейронов сетчатки. В дальнейшем мы вернёмся к реальности, но уже с пониманием содержания термина – субдискретизация.

### **Пространственная константность**

Несмотря на постоянные движения глаз, окружающий мир представляется нам неподвижным (константным). Физиологи зрения часто предполагают наличие у мозга неких механизмов, компенсирующих движения глаз [4]. В приложениях виртуальной реальности [13] при повороте головы зрителя необходима быстрая подстановка новых ракурсов изображения виртуального мира в соответствии с сигналами датчиков поворота головы. При быстрой подстановке ракурсов

требуется высокая частота смены кадров изображения наголовного монитора, до 1000 Гц для обеспечения иллюзии реальности присутствия в виртуальной сцене.

В действительной реальности нет необходимости в компенсации движения глаз для сохранения пространственной константности, поскольку изображение поля зрения наносится на постоянную сетку пространственных координат, задаваемую вестибулярным аппаратом человека. Здесь мы имеем дело с эффектом мультимодальности. При движении глаз на неподвижную сетку автоматически наносятся новые ракурсы, соответствующие текущему положению глаз. При повороте головы или движении тела осуществляется коррекция местоположения сетки по сигналам вестибулярного аппарата. Заметим, что кроме сигналов от органов чувств и, в частности, проприоцепции,

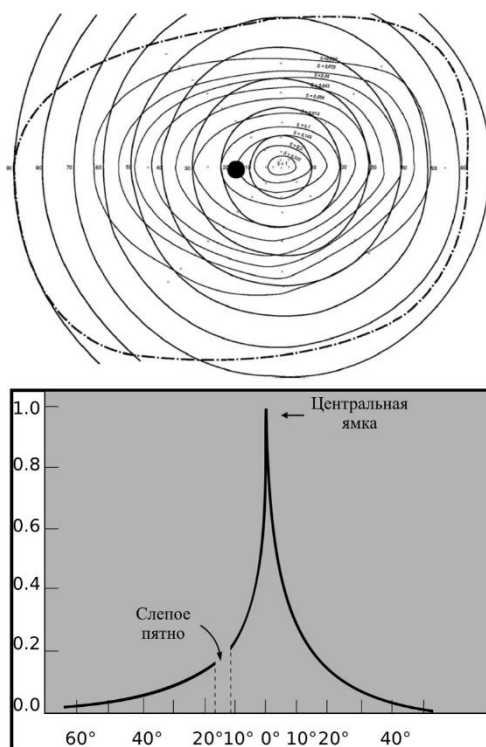


Рисунок 12 – Диаграммы разрешения глаза: двумерная – вверху и одномерная по горизонтали – внизу

существует возможность получения опережающих сигналов мозга о намерении произвести то или иное движение.

Особенностью зрения человека является его неравномерная разрешающая способность по полю зрения. На рисунке 12 приведена двумерная (вверху) и одномерная (внизу) диаграммы разрешения левого глаза, из которых видно, что относительное разрешение при удалении от центра фовеальной области сетчатки до 40° – 60° постепенно уменьшается в сорок раз. При такой организации зрения погрешности коррекции местоположения константной сетки после поворотов, возрастающие при увеличении углов изменения оптической оси глаза, незаметны для зрителя.

### Распространения синего цвета на область ясного зрения

В процессе движения глаз одной и той же точке пространства соответствуют различные точки сетчатки глаза. Одной и той же неподвижной детали объекта соответствует различное разрешение глаза в различные моменты времени. Деталь воспроизводится в сознании с некоторым разрешением, зависящим от числа суммированных последовательных «кадров» (моментов) зрения и близости изображения детали к фовеолле (центральной ямке сетчатки глаза). Для периодического тест-объекта, аналогичного показанному на рисунке 13 (вверху), снижение разрешения приводит к уменьшению амплитуды воспринимаемого профиля яркости объекта, синусоидальный график которого показан на рисунке 13 (внизу).

Коротковолновые S-колбочки, показанные на рисунке 10, находятся на расстоянии порядка 10 угловых минут от центра фовеоллы, что соответствует длине микросаккады, согласно рисунку 2. На таких расстояниях разрешение глаза изменяется незначительно и с высокой долей вероятности, благодаря частым микросаккадам и дрейфу глаз,

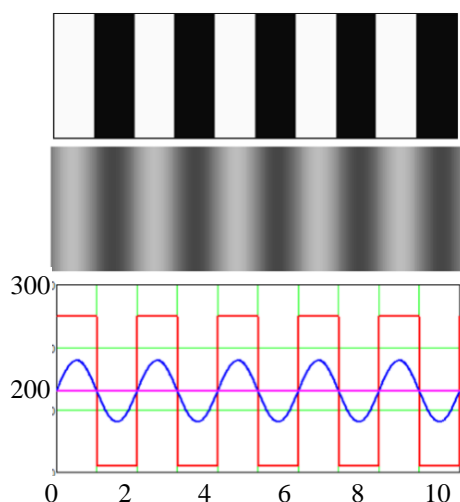


Рисунок 13 – Тест-объект (вверху), его восприятие (в середине) и соответствующие графики их профилей в угловых минутах (внизу)

в любой точке пространства в зоне ясного зрения появляются рецептивные поля с коротковолновыми – «синими» колбочками. Заметим, что разрешение по синему цвету всё же меньше, чем по красному или зелёному, так как рецептивные поля, содержащие коротковолновые колбочки, несколько больше по размеру, что, в свою очередь, соответствует меньшему количеству этих колбочек. Описанный механизм распространения синего цвета на область ясного зрения соответствует подобному механизму ночного (скотопического) зрения. Действительно, несмотря на отсутствие палочек в фовеальной области сетчатки, мы неплохо видим при плохом освещении без видимого выпадения этой области.

## Контурное изображение объектов наблюдения

Сетчатка глаза имеет сложное многослойное строение. Рецепторы через биполярные и другие нейроны (клетки) связаны с ганглиозными нейронами. Горизонтальные связи между клетками сетчатки обеспечивают горизонтальные и амакриновые клетки. В результате взаимодействия клеток сетчатки каждая из ганглиозных клеток имеет связь с множеством рецепторов, образуя свое рецептивное поле (РП). Суммирование сигналов фоторецепторов производится с различными коэффициентами – весами, в зависимости от удалённости фоторецептора от центра РП. По форме РП близко к кругу. В центре круга веса наибольшие, затем, по мере удаления от центра РП, они уменьшаются, достигая нуля на некотором удалении, а затем увеличиваются, имея противоположный знак по сравнению с весами центра и, наконец, снова уменьшаются по абсолютной величине, обращаясь в нуль на краю РП. Веса рецепторов РП можно считать выборками двумерной весовой функции. На рисунке 7 показан вид такой функции с положительным центром и отрицательной периферией относительно нулевой плоскости, с вырезанным для наглядности квадрантом.

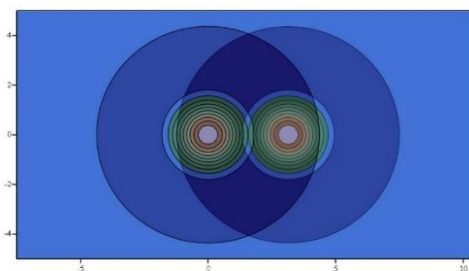


Рисунок 14 – Перекрытие рецептивных полей ганглиозных нейронов. Вид сверху на весовые функции в «географической» расцветке

Такой «экзотический» вид весовой функции РП не случаен. Он позволяет оптимальным образом минимизировать искажения, связанные с дискретным характером изображения, передаваемого глазом в зрительную кору головного мозга. РП сильно перекрываются между собой [6], как показано на рисунке 14. В [7] предложено выражение для весовой функции РП, показанной на рисунке 7, которое известно, как оператор (фильтр) Марра:

$$\nabla^2 G(x, y) = \frac{1}{\pi\sigma^4} \left( 1 - \frac{x^2 + y^2}{2\sigma^2} \right) e^{-\frac{x^2 + y^2}{2\sigma^2}}, \quad (1)$$

где  $x, y$  – локальные угловые координаты, с началом в центре РП,  $\sigma$  – параметр, определяющий ширину гауссовой функции  $G(x, y) = e^{-\frac{x^2 + y^2}{2\sigma^2}}$ , и  $\nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}$  – оператор Лапласа.

Выражение (1) удобно тем, что позволяет задать размер РП с помощью параметра  $\sigma$ . Воздействие оператора Марра на оптическое сетчаточное изображение  $V(x, y)$  описывается с помощью операции свёртки (конволюции):

$$E(x, y) = \nabla^2 G(x, y) * V(x, y) = \nabla^2 (G * V) \quad (2)$$

Последний член выражения напоминает об ассоциативности свёртки. Выражение (2) описывает аналоговое изображение, которое следует дискретизировать, сделав выборки его значения в заданных точках. Дискретизацию можно представить переходом от координат  $x$  и  $y$  к индексам  $i$  и  $j$  в соответствии с выражением:

$$E_{i,j} = E(x, y) \sum_i \sum_j \delta(x - x_i)(y - y_j), \quad (3)$$

где:  $\delta(x - x_i) = 1$ , если  $x = x_i$ , 0 иначе.

Заметим, что описанная процедура представления сигнального изображения на уровне ганглиозных нейронов не кажется очевидной, если не учитывать ассоциативность свёртки и минимизацию длины связей этих нейронов. С учётом последнего можно принять расположение точек выборки в местах расположения ганглиозных нейронов.

В общем случае сетку дискретизации можно представлять различной конфигурацией, в частности гексагональной и не обязательно равномерной или прямолинейной. Однако моделировать основные процессы преобразования изображений в зрительной системе удобно на прямоугольной сетке, используя методы обработки цифровых изображений.

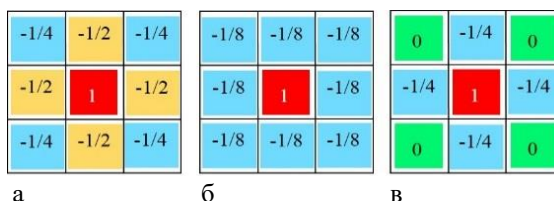


Рисунок 15 – Маски фильтров: оператор дискретного аналога двумерной производной второго порядка – а; однородно-периферийный оператор – б; дискретный аналог оператора Лапласа – в

Аналогом операции (2) при обработке цифрового изображения является его свёртка с некоторой маской (фильтром, ядром, керном, матрицей, оператором, весовой функцией). Часто используются квадратные маски различных размеров:  $2 \times 2$ ,  $3 \times 3$ ,  $5 \times 5$  и др. На рисунке 15 приведён пример масок размером  $3 \times 3$ . Здесь цветом выделены различные значения весов ячеек маски. Сумма



весов каждой маски равна нулю. Любая из таких масок может использоваться для моделирования рецептивного поля. Заметим, что на рисунке 15 изображены маски с положительными весами в центрах, которые соответствуют РП с «on» центром. Для моделирования РП с «off» центром все веса масок следует инвертировать (умножить на минус единицу).

Особо отметим, что из-за различных размеров РП ганглиозных нейронов по площади сетчатки, сетка дискретизации сильно разряжается по мере удаления от центральной ямки. Однако, при отображении на зрительную кору (V1) сетка дискретизации деформируется так, что приобретает равномерность. С учётом разряжения и эффекта пространственной константности мы воспринимаем исходное изображение рисунка 16 а как показанное на рисунке 16 б, где чётко виден лишь левый глаз игрушки, а большая часть изображения размыта тем больше, чем дальше она от области ясного зрения. То есть нанесение изображения на пространственную сетку, как говорилось выше, снимает деформацию, но оставляет размытие. Рисунок 16 в даёт представление о виде деформации изображения на первичной зрительной коре, хотя и не соответствует реальному коду изображения. Далее, моделирование свёртки весовой функции рецептивного поля и изображения можно вести без учёта деформации и размытия изображения в зрительном тракте, которые, при необходимости, нетрудно учесть, применяя методы обработки изображений, использованные при создании рисунка 16.

При моделировании свёртки весовой функции рецептивного поля и изображения будем применять маску – дискретный аналог оператора Лапласа, показанную на рисунке 15 в. Использование других масок можно найти в [14].

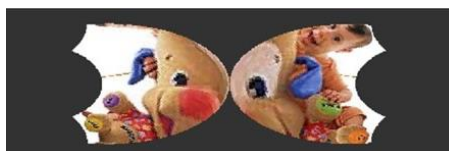
Математическое выражение для алгоритма свёртки исходного изображения с маской рисунка 1 в содержит всего 5 членов, поскольку угловые коэффициенты этой маски равны нулю, и имеет вид:

$$L_{i,j} = V_{i,j} - 0,25(V_{i-1,j-1} + V_{i,j-2} + V_{i,j} + V_{i+1,j-1}) \quad (4)$$



а

б



в

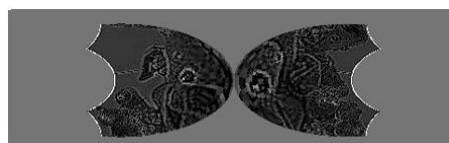
Рисунок 16 – Исходное изображение – а, зрительной системы – б, иллюстрация деформации коркового изображения – в

Обратим внимание на то, что член выражения (4) с индексами  $i, j$  соответствует правому среднему элементу маски рисунка 15 в, но не центру маски, как можно было бы ожидать из соображений симметрии.



а

б



в

Рисунок 17 – Исходное изображение – а, контурное изображение – б; корковое изображение – в

Такая индексация удобна для операции последующего восстановления свёрнутого изображения до исходного вида. Операция восстановления называется деконволюцией. На рисунке 17 а приведено исходное чёрно-белое изображение и вид его свёртки с маской преобразования Лапласа (рисунок 17 б), выполненной в соответствии с выражением (4). В данном случае свёртка

приводит к образованию как положительных, так и отрицательных значений элементов  $L_{i,j}$ , а поскольку элементы картинки должны быть только положительными, результат свёртки следует подвергнуть процедуре масштабирования с переносом в диапазон яркостей пикселей от 0 до 255.

Изображение рисунке 17 б имеет «контурный вид», который характерен для использования масок рисунка 15 [14]. На рисунке 17 в показана модель деформированного контурного изображения на первичной зрительной коре в условиях скотопического (чёрно-белого) зрения. Очевидно, что такое контурное изображение не соответствует воспринимаемому в сумерках образу даже с учётом топологических искажений.

Напомним, что нумерацию элементов цифрового изображения принято вести из его левого верхнего угла. Здесь номера строк:  $1 \leq i \leq M$ , а номера столбцов:  $1 \leq j \leq N$ , хотя часто нумерацию начинают с нуля. Свёртка в соответствии с выражением (4) проводится начиная с элемента с индексами  $i = 2$ ,  $j = 3$  и заканчивая элементом с индексами  $i = M - 1$ ,  $j = N$  в двух циклах: внутреннем по  $i$  и внешнем по  $j$ . При этом элементы с индексами  $i = 1$ ,  $M$  и  $1 \leq j \leq N$ , а также  $j = 1$ ,  $2$  и  $2 \leq i \leq M - 1$  остаются неизменными. Эти элементы составляют границу изображения.

Знание границы позволяет осуществить деконволюцию свёрнутого изображения в соответствии с выражением:

$$V_{i,j} = 4V_{i,j-1} - V_{i-1,j-1} - V_{i,j-2} - V_{i+1,j-1} - 4L_{i,j}, \quad (5)$$

которое прямо следует из уравнения (4). Процесс деконволюции осуществляется в том же порядке, что и процесс конволюции (свёртки) в двух циклах: внутреннему по  $i$  и внешнему по  $j$ , с теми же началом и концом. Способ задания границы и программный модуль деконволюции можно найти в [14].

Если процесс деконволюции всегда последовательный, хотя и может быть распараллелен для осуществления в одном цикле, то конволюция может быть выполнена одновременно во всех элементах изображения, кроме границы. Такая одновременная конволюция (свёртка) исходного изображения с весовыми функциями РП ганглиозных клеток производится на сетчатке глаза. Для объяснения естественного (не контурного) восприятия образа окружающего мира мы должны предположить наличие в мозге механизма деконволюции с непрерывным следованием волн вычислений этого образа из его контурного прообраза. Волны с подходящими характеристиками в зрительной коре обнаружены [15], без объяснения причины их наличия.

Заметим, что контурный образ удобен для распознавания объекта наблюдения. Можно предположить, что задачи наблюдения и распознавания мозгом объектов разделены и осуществляются параллельно.

В общем случае прямоугольной маски с произвольными весовыми коэффициентами  $a_{i,j,k,q}$ , свернутое изображение определяется выражением:

$$E_{i,j} = a_{i,j,0,0}V_{i,j} + \sum_{k=1}^K a_{i,j,k,Q}V_{i-k,j} + \sum_{q=1}^Q a_{i,j,K,q}V_{i,j-q} + \sum_{q=1}^Q \sum_{k=1}^K a_{i-k,j-q,k,q}V_{i-k,j-q}, \quad (6)$$

где  $0 \leq k \leq K$ ,  $0 \leq q \leq Q$  – номера ячеек матрицы, отсчитываемые от её правого нижнего угла.

Из выражения (6) следует, что деконволюцию следует осуществлять в соответствии с выражением:

$$V_{i,j} = \frac{E_{i,j} - \sum_{k=1}^K a_{i,j,k,Q}V_{i-k,j} - \sum_{q=1}^Q a_{i,j,K,q}V_{i,j-q} - \sum_{q=1}^Q \sum_{k=1}^K a_{i-k,j-q,k,q}V_{i-k,j-q}}{a_{i,j,0,0}}, \quad (7)$$

причем, если деконволюцию проводить из левого верхнего угла изображения, то первым восстановленным элементом исходного изображения будет пиксель с индексами  $i = K+1$ ,  $j = Q+1$ . При этом должна быть известна верхняя граница изображения с индексами  $1 \leq i \leq K$  и левая с индексами  $1 \leq j \leq Q$ .

Аналогично можно определить такой пиксель при начале из любого угла изображения, как внутренний угловой элемент маски и соответствующие границы изображения, перекрывающие угловую маску за исключением данного пикселя. Из выражения (7) следует, что при моделировании РП прямоугольной маской коэффициент  $a_{i,j,0,0}$  следует выбирать отличным от нуля.

### Оппонентно-цветовое кодирование изображения

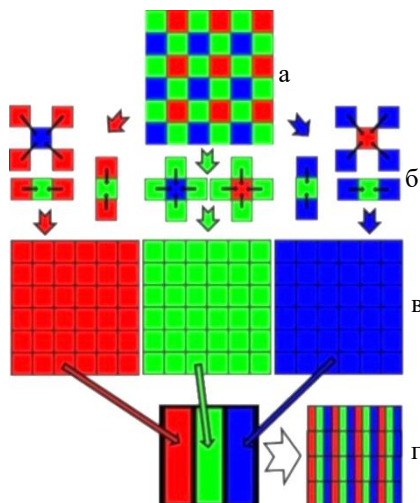


Рисунок 18 – Формирование изображения с использованием шаблона Байера: шаблон – а; интерполяция сигналов цвета – б; фрагмент трехкомпонентного сигнала изображения – в; субпиксели и фрагмент экрана монитора – г

В технике кодирования цвета начинается с матричного фотоприёмника, где отдельные его фотоэлементы (сенсели) покрыты оптическими светофильтрами различных цветов. Распределение светофильтров по поверхности матрицы может быть различным у фотодатчиков разных производителей. На рисунке 18 а приведен фильтр (шаблон) Б. Э. Байера сотрудника фирмы Кодак. Этот фильтр содержит элементные светофильтры трёх цветов: красного, зелёного и синего. Фильтр Байера представляет собой регулярную структуру, в которой на два зелёных светофильтра приходится по одному красному и синему. Электрические сигналы сенселей матричного фотоприёмника предназначены для передачи в сторону устройства, воспроизводящего изображение – монитора. Для лучшей детализации воспроизводимого цветного изображения следует распространить значения сигналов сенселей с красными светофильтрами на местоположения ближайших к ним зелёных и синих светофильтров, и аналогично значения сигналов «зелёных» сенселей – на местоположения «красных» и «синих», а «синих» – на местоположения «красных» и «зелёных». На рисунке 18 кроме фрагмента фильтра Байера (18 а), показаны: варианты интерполяции значений цветовых сигналов сенселей на соседние местоположения (18 б); фрагмент трёхкомпонентного сигнального изображения в результате интерполяции (18 в); формирование сигналов субпикселей пикселя изображения монитора (слева) по сигналам пикселей трёхкомпонентного изображения, а также фрагмент изображения монитора (справа) (18 г). Между стадиями в) и г) рисунка 18 обычно присутствует стадия передачи трёхкомпонентного сигнала по линии связи видеочасть (передатчик) – монитор (приёмник). На этой стадии трёхкомпонентный сигнал подвергается кодированию в начале линии и декодированию в конце с различными целями, среди которых: сжатие информации, снижение энергетических затрат передачи, уменьшение

возможных искажений сигналов и др. Преобразование сигналов матричного фотоприёмника в трёхкомпонентный выгодно провести в видеокамере для последующего использования универсального кодека при любых шаблонах светофильтров.

В зрительной системе функцию сенселя с цветным светофильтром выполняет колбочка. Интерполяция сигналов колбочек с целью получить цветовые компоненты высокого разрешения не осуществляется. Вместо этого формируются сигналы рецептивных полей, организованных по принципу оппонентности (противоположности). Например, сигналу центральной L колбочки противопоставляется (вычитается из него) сумма сигналов, окружающих её M колбочек (R+G– оппонентность, «on» центр R, «off» окружение G). В обозначении первая буква определяет «цвет» центра РП, вторая периферии, + соответствует «on», а минус «off» реакции. Другой пример: сигналу центральной S колбочки противопоставляется сумма окружающих M и L колбочек (B+Y– оппонентность). Такое формирование называем оппонентно-цветовым кодированием изображения. Если центр рецептивного поля и его периферия формируются из равно взвешенных сигналов всех видов колбочек (L, M и S), то такую оппонентность называем чёрно-белой (W+K–) или (W–K+), имея в виду, что белый и чёрный обозначают разновидности реакций на белую (серую) цветность объектов наблюдения. Обозначения РП этих и других примеров приведены на рисунке 8.

Суммарные сигналы собственных рецептивных полей формируют ганглиозные нейроны сетчатки в виде коротких импульсов – потенциалов действия (спайков) на своих аксонах, составляющих волокна зрительного нерва. Сила сигнала кодируется частотой спайков, что в технике называется частотно-импульсной модуляцией. Совокупность сигналов ганглиозных нейронов представляет собой сигнальное изображение. Передача сигнальных изображений глаз в кору головного мозга осуществляется через промежуточные звенья зрительного тракта. Промежуточные сигнальные изображения называются проекциями на соответствующие части мозга. Известны проекции на наружные коленчатые тела (НКТ), ядра четырёххолмия, зрительную кору и др. Зрение участвует в организации различных функций мозга: отображения окружающей среды, распознавания объектов среды, предсказание и планирование событий в среде, управления исполнительными органами организма. Промежуточные и корковые проекции сигнальных изображений обладают топографической организацией (ретинотопией) и располагаются в местах, обеспечивающих минимизацию длины нейронных связей.

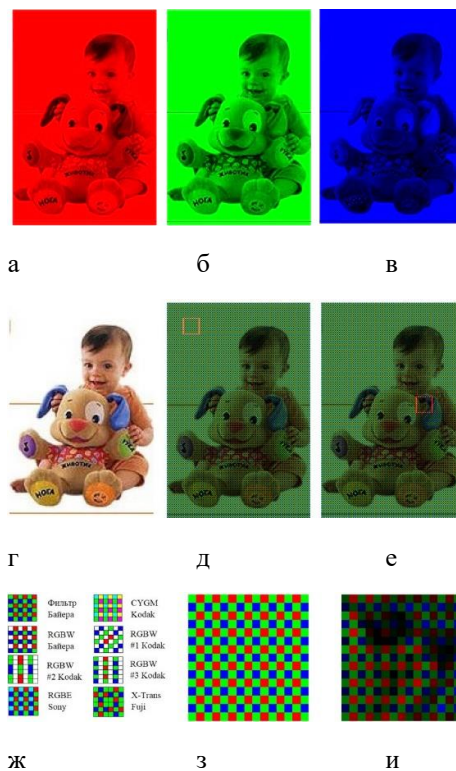


Рисунок 19 – Формирование модели сетчаточного изображения с использованием шаблона Байера: трехкомпонентное изображение – а, б, в; видимое изображение – г; «байеровская» модель сетчаточного изображения – д, ее фрагмент в рамке – з; то же самое с другим положением рамки – е, и; фрагменты других шаблонов – ж

Выберем в качестве простой модели сетчаточного изображения шаблон Байера, предполагая, что красный светофильтр (R – red) соответствует красночувствительному центру РП ганглиозного нейрона, и зеленочувствительному (G – green) крестообразному окружению, то есть моделируется R+G– оппонентность. Синий светофильтр (B – blue) соответствует синечувствительному центру РП и зелёночувствительному (вместо желточувствительного (Y – yellow)) крестообразному окружению, то есть моделируется B+Y– оппонентность. Зелёный светофильтр соответствует белочувствительному (W – white) центру и периферии РП. Некоторое несоответствие приведённым на рисунке 8 видам РП здесь не принципиально, с точки зрения иллюстрации процесса кодирования.

На рисунке 19 а, б, в приведены три цветовые компоненты R, G, и B цветного изображения 19 г. Выборкой элементов этих компонент составляются две одинаковых матрицы Байера 19 д, е с элементами, подкрашенными в цвет соответствующих компонент. Рисунок 19 з показывает с увеличением участок изображения 19 д, обведённый рамкой. Рисунок 19 и показывает с увеличением участок в рамке изображения 19 е. Рисунки 19 з, и показывают и шаблон Байера (см. рис. 18 а) и модуляцию яркости пикселей изображения. Заметим, что шаблон имеет постоянную конфигурацию и не зависит от содержания (модуляции) пикселей изображения. На рисунке 19 ж приведены



конфигурации шаблонов, отличные от шаблона Байера, используемые в датчиках изображений различных фирм. Любую из этих конфигураций, как и любую цветовую конфигурацию сетчатки, можно смоделировать, применяя цветовые компоненты выбранного изображения и вышеописанный метод. При этом для моделирования периодической конфигурации удобно использовать условные операторы, а для непериодической (как на рисунке 10), можно воспользоваться таблицей размером с изображение. Пример использования условных операторов (if – если) для задания элемента изображения  $v$  шаблона Байера в обозначениях Mathcad определяется выражением:

$$v_{i,j} := \text{if} \left[ (-1)^{i+j} = 1, G_{i,j}, \text{if} \left[ (-1)^i = -1 \wedge (-1)^j = 1, R_{i,j}, B_{i,j} \right] \right], \quad (8)$$

где буквами R, G, B обозначены элементы цветовых компонент исходного изображения.

Сигналы колбочек и сенселей не содержат информации об их спектральных характеристиках, при этом местоположение ганглиозного нейрона в сигнальном изображении таких нейронов содержит информацию о структуре его РП.

Сигнальное изображение, полученное методом оппонентно-цветового кодирования исходного изображения, может быть описано свёрткой исходного изображения с весовыми функциями рецептивных полей при учёте цветовой структуры этих полей и последующей выборкой значений свёртки в узлах сетки дискретизации. Учёт цветовой структуры означает наличие информации о типе и весовых коэффициентах каждого рецептивного поля не только на передающем, но и на приёмном конце линии связи (зрительного нерва).

Необходимость учёта цветовой структуры приводит к необходимости настройки линии связи в процессе обучения зрению при развитии организма. Первичная (грубая) настройка местоположения концов волокон зрительного нерва на экране (зоне проекции) происходит при внутриутробном развитии с помощью градиентных молекулярных механизмов в процессе роста нерва, а вторичная (тонкая) в младенческом возрасте в процессе обучения нейронной сети проекционного экрана на основе принципа Хебба [16]. Составными частями молекулярных механизмов являются молекулы: репелленты, аттрактанты и рецепторы. Обучение сети экрана возможно, поскольку в начале обучения каждый элемент (нейрон) экрана связан синапсами своих дендритов с аксонами всех ближайших волокон зрительного нерва. В процессе обучения синаптические контакты с топографически близкими (на сетчатке) волокнами усиливаются, а с далекими – обрываются. Одновременность выходного и входных сигналов – основа обучения нейрона по принципу Д. Хебба, который является нейронным аналогом принципа условного рефлекса И. П. Павлова. При настройке экрана возникает чёткая топографическая структура переданного изображения и, в частности, возможность деконволюции этого изображения с

восстановлением исходного. На восстановленное изображение может быть «наложен» шаблон исходного, поскольку он не изменяется, и таким образом получено соответствие между спектральной характеристикой центра РП ганглиозного нейрона и видом соответствующего нейрона проекции. Возможных видов таких нейронов столько, сколько существует видов рецептивных полей. Нейроны каждого вида составляют свое дискретное изображение – цветовую компоненту восстановленного изображения, которая может быть выделена или нет в отдельный слой. Возможны любые преобразования компонент, в частности, их субпикселизация интерполяцией, аналогично показанной на рисунке 18 б. На рисунке 20 предложена модель эволюции сетчаточного изображения в последовательности рисунков от 20 а до 20 е в процессе от ощущения до

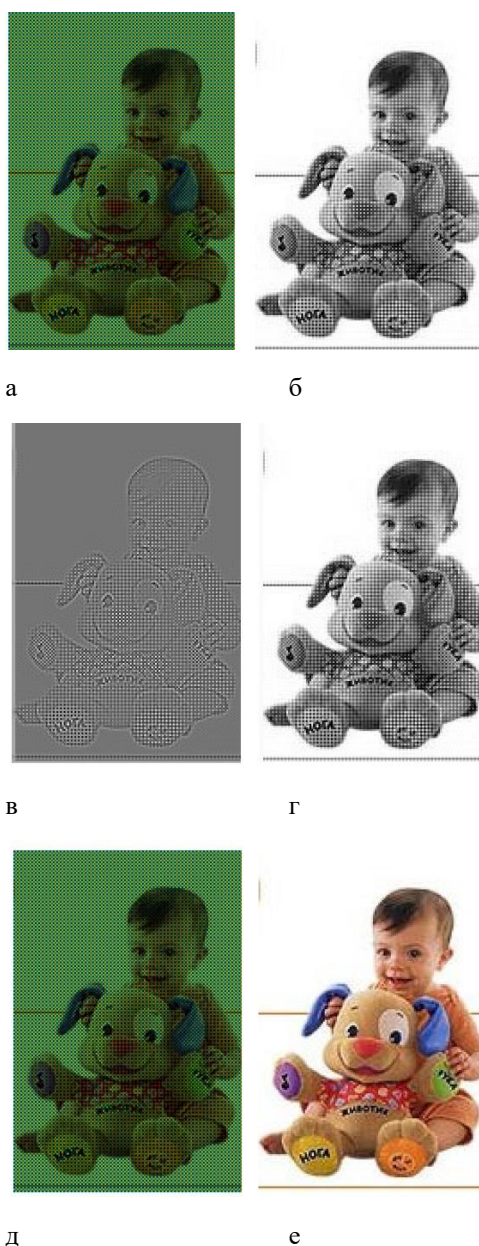


Рисунок 20 – Модель эволюции сетчаточного изображения от ощущения (а) до восприятия (е)

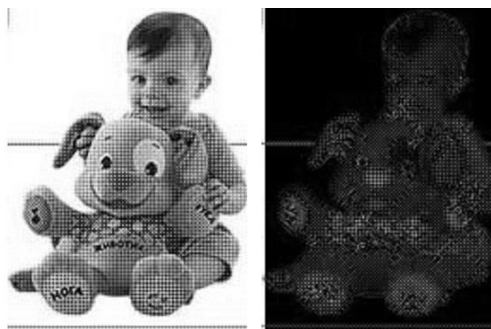
восприятия. Здесь: а – сигнальное изображение с наложенным шаблоном светофильтров, б – сигнальное изображение, в – свёртка (конволюция) сигнального изображения с весовой функцией РП, г – деконволюция свернутого изображения эквивалентная изображению б, д – деконволюция с наложенным шаблоном, е – воспринимаемое изображение после интерполяции. Заметим, что рисунок с «наложением шаблона» есть лишь способ подчеркнуть наличие информации о местоположении различных центров РП или соответствующих «пикселей» в сигнальном изображении.

Свёртка и восстановление изображения из свёрнутого при оппонентно-цветовом кодировании производится без учёта вида («цвета») пикселей изображений. Задание вида пикселей обеспечивается их распределением на исходном изображении и топографической (ретинотопической) проекцией их на всех последующих стадиях преобразований.

Противопоставление центра и периферии РП, при котором по линии связи передаётся разность сигналов центра и периферии, приводит к снижению средней мощности передаваемых сигналов изображения. Действительно, бóльшая пиковая мощность сигнала соответствует только границам однородных зон изображения, а самим зонам соответствует малая или нулевая мощность. На рисунке 21 приведены для сравнения по яркости исходное (а) и модуль свёрнутого (б) изображения. Можно видеть максимальное снижение яркости (мощности) для белого фона. Коэффициент снижения средней мощности сигнала изображения определяется выражением:

$$W(I, C) := \frac{\sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^M (I_{i,j})^2}{\sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^M (C_{i,j})^2} \quad (9)$$

где: I, C – исходное и свёрнутое сигнальные изображения.



а

б

Рисунок 21 – Уменьшение средней мощности (яркости) исходного сигнального изображения при его свертке с маской Лапласа – а; модуль свёртки выглядит тёмным – б

Для изображений, приведённых на рисунке 21,  $W(v, L) \approx 16$  раз. Снижение средней мощности передаваемых в мозг сигналов от глаза при свёртке сетчаточного изображения с весовыми функциями РП является важным эффектом обеспечения экономии организмом энергии. Возможно, что другим, не менее важным эффектом, является выделение при свёртке контуров исходного изображения для распознавания зрительных образов, как это видно на рисунке 20 в.

### Цветовая константность

Принимая гипотезу о деконволюции (восстановлении) свёрнутого изображения сетчатки глаза в некоторой зоне мозга и наличии здесь определённого цветового шаблона, можно предполагать возможность расслоения восстановленного изображения на цветовые компоненты. Эти компоненты могут быть субдискретизованы интерполяцией, как показано на рисунке 18 в. Величиной сигналов этих компонент можно управлять по отдельности. Простые сигналы управления можно получить с периферии сетчатки глаза. Их простота обусловлена тем, что периферия сетчатки освещена равномерно, благодаря особенности оптической схемы глаза, открытой А. Л. Ярбусом [9]. Сигналы всего трёх колбочек различных видов: L, M, и S, расположенных на периферии сетчатки, могут дать три сигнала об уровне адаптации этих колбочек к средней освещённости сетчатки глаза. На рисунке 22 приведены характеристики реакции зрительной системы на свет при дневном освещении, полученные по данным [17], в логарифмическом масштабе как по яркостной горизонтальной оси, так и вертикальной оси реакции. В таком представлении хорошо видны большие линейные участки как динамических (при различных уровнях адаптации), так и статической (уровня адаптации) характеристик при их монотонном возрастании. Заметим, что ранее в тексте статьи мы не упоминали о логарифмическом характере биологических реакций в соответствии с законами Вебера – Фехнера и Стивенса, поскольку это не влияет на принцип моделирования описываемых процессов.

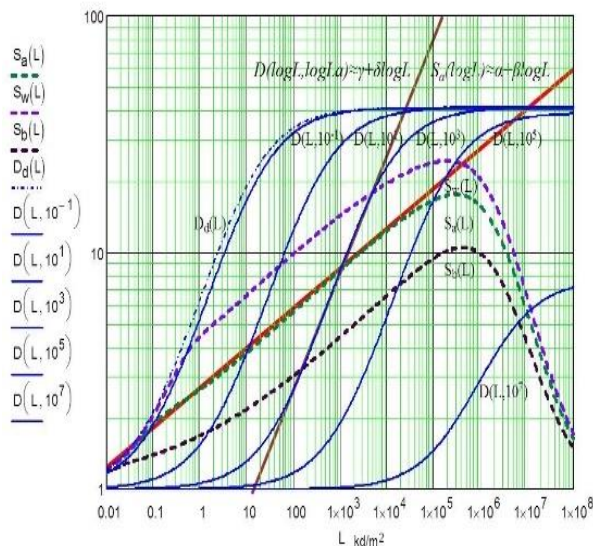


Рисунок 22 – Характеристики реакции зрительной системы на свет при дневном (колбочковом) зрении:  $D(L, 10^{-1}) - D(L, 10^7)$  – динамические, при различных уровнях адаптации: темновой –  $D_d(L)$ ; статическая –  $S_a(L)$ ; уровней белого и чёрного –  $S_w(L)$  и  $S_b(L)$ , соответственно

Способ управления цветовыми компонентами поясним на простом примере. Если статический сигнал периферийной  $L$  колбочки превышает остальные, то все сигналы красной компоненты следует пропорционально уменьшить, уравнивая их со средними сигналами остальных компонент. Такое управление приведет к тому, что изменение спектра освещения всего того, что попадает в поле зрения, не будет ощущаться человеком. Дневное освещение и освещение лампами накаливания (более красное) не будет вносить сильного изменения в ощущение цветности объектов наблюдения. Будет соблюдаться цветовая константность. В технике подобная операция называется автоматическим балансом белого. Усреднение возможно и суммированием значений элементов компонент, но такая операция более затратна энергетически и топологически по сравнению с оптическим усреднением. Оптическое усреднение приводит к тому, что значение граничных элементов сетчаточного изображения становится одинаковым и для деконволюции сигнального изображения нет необходимости в передаче каждого граничного элемента, что дополнительно снижает среднюю мощность передаваемых сигналов изображения.

## Заключение

Часто для пояснения работы зрительной системы человека в литературе используются её аналогии с различными техническими системами, такими как фотоаппарат или телевизионный канал. Поскольку принципы работы технических систем хорошо известны, появляется кажущаяся «ясность» представлений о зрении. Во введении к данной статье отмечен ряд особенностей зрительной системы, выявленных при её изучении многими поколениями учёных, которые не имеют прямых аналогов в технике. Эти особенности в совокупности затуманивают кажущуюся

ясность, настолько, что исследователи приходят к идее о том, что мозг «угадывает» проецируемый на сетчатку образ по поступающему в мозг контурному изображению на основе статистики изображений методом байесовской (вероятностной) реконструкции.

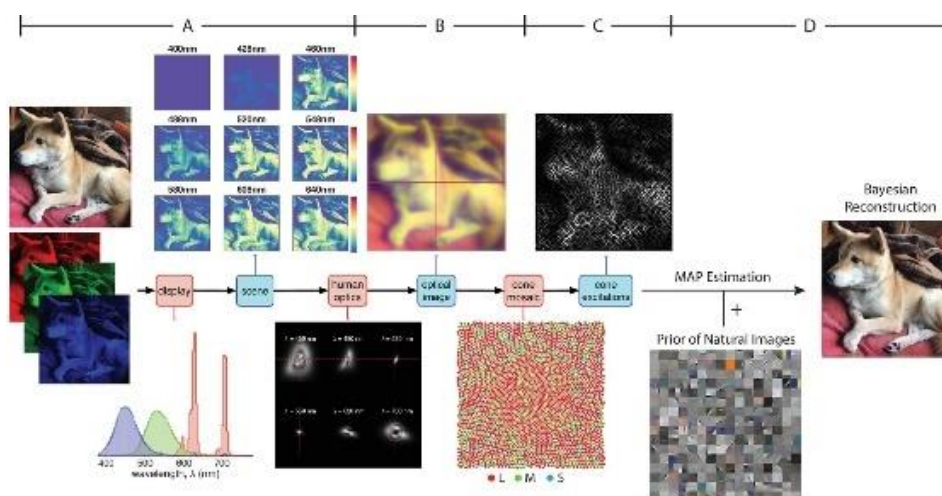


Рисунок 23 – Спектральная оценка модельного образа – а; учёт его размытия – в; учёт мозаичности сетчатки и «шума» – с; «угаданный» образ (вверху) по образцу возбуждения колбочек (внизу) [18] – d

На рисунке 23 представлена последовательность такой реконструкции из работы [18].

В настоящей статье показана возможность прямой (не вероятностной) реконструкции образа объекта наблюдения. При этом контурное изображение может использоваться для быстрого распознавания образа объекта по его форме с использованием ресурсов коры мозга. Заметим, что мы хорошо узнаем объект по его контурному рисунку. Параллельно с распознаванием производится наблюдение реконструированного изображения, которое изоморфно цветному телевизионному с дополнительным снижением разрешения от центра к периферии. Эволюция организмов подсказывает нам, что при создании искусственного интеллекта быстрота принятия решения о классе объекта наблюдения имеет решающее значение для выживания (конкурентоспособности) носителя интеллекта.

В статье также показаны возможные механизмы пространственной и цветовой константности зрения, распространения синего цвета на фовеальную область и субдискретизации воспринимаемого изображения. Представление о таких механизмах может быть полезным при проектировании систем технического зрения.

## Литература

1. Arshavsky V. Y., Wensel T. G. Timing Is Everything: GTPase Regulation in Phototransduction. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 2013, Vol.54.

2. Ярбус, А. Л. Роль движений глаз в процессе зрения / А. Л. Ярбус. – М.: Наука, 1965. – 164 с.
3. Гиппенрейтер, Ю. Б. Движения человеческого глаза / Ю. Б. Гиппенрейтер. М., Изд-во Моск. Ун-та, 1978.
4. Соколов, Е. Н. Нейронные механизмы саккадических движений глаз / Е. Н. Соколов // Вопросы психологии. 1980. № 3. С. 64–67.
5. Юстова, Е. Н. Цветовые измерения (Колориметрия) / Е. Н. Юстова. – СПб. Издательство С.-Петербургского университета, 2000.
6. Хьюбел, Д. Глаз, мозг, зрение / Д. Хьюбел. – М.: Мир, 1990.
7. Марр, Д. Зрение Информационный подход к изучению представления и обработки зрительных образов / Д. Марр. – М.: Радио и связь, 1987. – 400 с.
8. Баркалов, К. А. Образовательный комплекс «Параллельные численные методы». Лекционные материалы / К. А. Баркалов. – Нижний Новгород: Нижегородский государственный университет. 2011.
9. Ярбус, А. Л. О работе зрительной системы человека. Адекватный зрительный стимул / А. Л. Ярбус // Биофизика. 1975. 20, 5, С. 916–920.
10. Williams DR, MacLeod D, Hayhoe MM. Foveal tritanopia. *Vis Res.* 1981;21:1341–1356.
11. Тарасов, В. В. Инфракрасные системы «смотрящего типа» / В. В. Тарасов, Ю. Г. Якушенков. – М.: Логос, 2004.
12. Яне, Б. Цифровая обработка изображений / Б. Яне. – М.: Техносфера, 2007.
13. Steven M. LaValle. *Virtual reality.* Cambridge university press, 1920.
14. Варгин, П. С. Контурное кодирование изображений // Вопросы радиоэлектроники. Серия Техника телевидения. 2022. Вып. 1. С. 39–54.
15. Шевелев, И. А. Волновые процессы в зрительной коре мозга / И. А. Шевелев // Природа, 2001, № 12.
16. Дейвис, Д. Онтогенез. От клетки до человека / Д. Дейвис. – СПб.: Питер, 2017.
17. Hunt R. W. G. *The reproduction of color.* Sixth edition. John Wiley & Sons, Ltd, 2004. Перевод: А. Е. Шадрин. Цветовоспроизведение, pdf.
18. Ling-Qi Zhang, N. P. Cottaris, D H. Brainard. An Image Reconstruction Framework for Characterizing Early Vision. <https://doi.org/10.1101/2021.06.02.446829>.