

Siatkówka oka jako sieć neuronowa

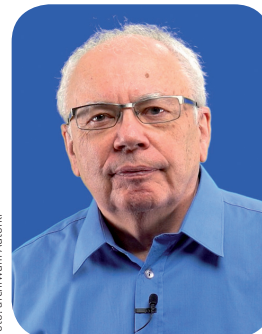


Foto: archiwum Autoriki

Dr hab. MAREK ZAJĄC

Mózg człowieka składa się z ogromnej liczby neuronów, połączonych ze sobą w skomplikowaną sieć. W szczególności pierwszym elementem takiej sieci reagującym bezpośrednio na obraz optyczny jest siatkówka oka, która w istocie stanowi część mózgu. W siatkówce i w korze wzrokowej mózgu przebiegają procesy detekcji, przetwarzania, selekcjonowania i rozpoznawania informacji wizualnej.

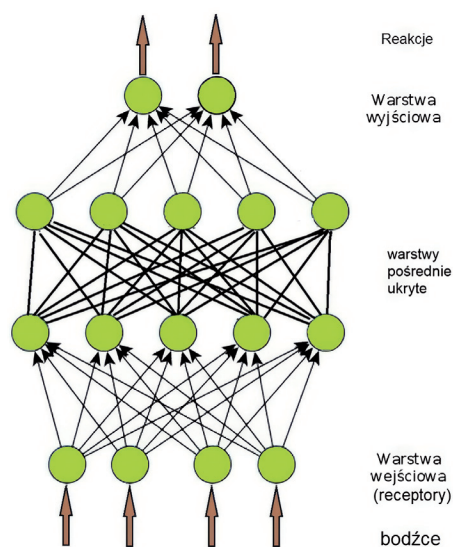
Ze względu na stopień skomplikowania działanie nawet tak ograniczonego fragmentu układu wzrokowego, jakim jest siatkówka, trudno dokładnie opisać, a w dodatku nie wszystkie zachodzące w niej procesy są w pełni poznane. Mimo wielu osiągnięć na polu neurofizjologii widzenia, z Nagrodą Nobla [I] włącznie, układ wzrokowy człowieka wciąż kryje wiele niejasności i tajemnic. Niemniej jednak można, choć w pewnym uproszczeniu, opisać budowę i działanie siatkówki postępując się uproszczonymi modelami, w których zasadnicze znaczenie mają pojęcia sieci neuronowej, hamowania obocznego i pola recepcyjnego.

Celem tego artykułu nie jest dokładne wyjaśnienie wszystkich szczegółów procesu detekcji i przetwarzania obrazów wizualnych przez siatkówkę, lecz możliwie najprostsze opisanie i przybliżenie przynajmniej niektórych aspektów jej działania jako sieci neuronowej. Spróbujemy to zrobić, postępując się w miarę możliwości prostym językiem, a tam, gdzie tylko to będzie możliwe, schematycznymi ilustracjami, nawet jeśli będzie to kosztem odejścia od precyzji opisu. Od razu zastrzegamy, że schematy będą bardzo uproszczone i niekiedy dość odległe od rzeczywistości, ale mamy nadzieję, że pozwolą lepiej wyjaśnić istotę omawianych procesów i zjawisk. W szczególności siatkówkę potraktujemy bardzo schematycznie, ignorując wiele szczegółów, takich jak różne rodzaje komórek światłoczułych i dwubiegunowych czy działanie synaps.

Sieć neuronowa [1,2,3,4]

Sieć neuronowa jest strukturą zbudowaną z węzłów (komórek) połączonych ze sobą w taki sposób, że mogą się one ze sobą komunikować i przekazywać sobie wzajemnie informacje (sygnały), przy czym założymy upraszczająco, że zasadniczy kierunek przekazywania informacji jest pionowy i to w jedną stronę (ang. *feedforward*), czyli od dołu – od węzłów niższego rzędu – do góry – do węzłów wyższego rzędu [II]. Dopuszczymy także poziomą komunikację między komórkami tego samego piętra, ale zignorujemy możliwość przesyłania informacji zwrotnej „z góry do dołu”, choć w rzeczywistych układach neuronowych jest ona także ważna.

W opisanym tutaj modelu sieci neuronowej przyjmujemy, że ma ona strukturę hierarchiczną, a więc zawiera węzły ułożone w kolejne warstwy, które dalej nazywane będą piętrami lub poziomami. Najniższe piętro zawiera receptory, czyli komórki reagujące na zewnętrzne bodźce, wyższe piętra to węzły pośredniczące leżące w tzw. warstwach ukrytych i w końcu piętro najwyższe zawierające komórki wyjściowe generujące końcowe odpowiedzi sieci, czyli reakcje. Działanie komórek przekaźnikowych polega na odbieraniu informacji (sygnałów)



Rys. 1. Schemat prostej sieci neuronowej

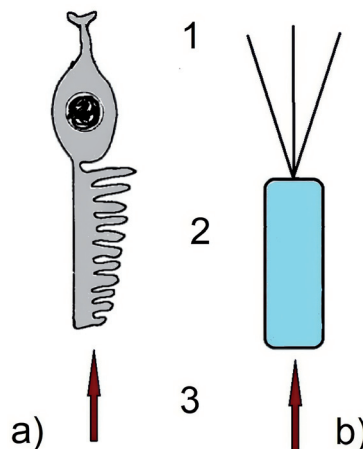
(zwykle niższego poziomu) i po odpowiednim przekształceniu przekazują sygnały do kolejnych węzłów (zwykle wyższego poziomu). Schemat takiej sieci przedstawia rysunek 1.

Analogie między siatkówką a siecią neuronową [5]

Terminologia używana przy opisie budowy i funkcji układu nerwowego, w tym siatkówki, różni się od języka używanego przy opisie działania sieci neuronowej. Aby ułatwić czytanie dalszej części artykułu i uniknąć ewentualnych

nieporozumień warto na początku przyrównać oba sposoby opisu i przedstawić ważne analogie.

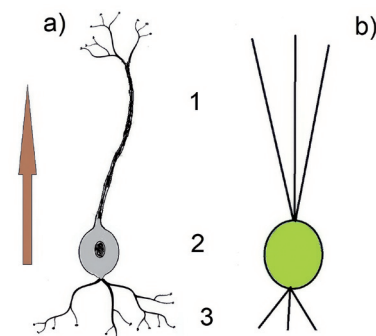
Węzły (komórki) sieci są odpowiednikami neuronów, w szczególności receptory tworzące najniższy podstawowy poziom sieci są odpowiednikami komórek światłoczułych siatkówki: czopków i pręcików (rys. 2). Są one w stanie reagować na bodźce zewnętrzne (w siatkówce są to padające na nie fotony) i w odpowiedzi na nie wysyłać sygnały do przyłączonych do nich komórek dwubiegunowych stanowiących komórkami przekaźnikowe wyższego poziomu.



Rys. 2. Fotoreceptor a) model czopka, b) symboliczny schemat receptora w sieci neuronowej: 1 – zakończenie synaptyczne / połączenie z innym węzłem sieci, 2 – receptor, 3 – bodziec świetlny

Dla jasności wywodu zarówno natura przekazywanego sygnału, jak i natura połączeń między poszczególnymi neuronami siatkówki wymagają komentarza.

Neurony kontaktują się między sobą przez synapsy, czyli wyspecjalizowane miejsca w błonie komórkowej jednej komórki (presynaptycznej) z odpowiednim miejscem w błonie komórkowej drugiej komórki (postsynaptycznej). W tym artykule nie będziemy zagłębiać się w mechanizm połączeń synaptycznych, ale podkreślimy, że mogą one mieć różny charakter ze względu na różne neuroprzekaźniki [III] i/lub różne receptory tych neuroprzekaźników znajdujące się w błonie postsynaptycznej.



Rys. 3. Neuron a) uproszczony model, b) schemat symboliczny; 1 – akson, 2 – ciało komórki / węzeł sieci, 3 – dendryt; strzałka wskazuje kierunek przesyłania informacji

W uproszczonym modelu siatkówki jako sieci neuronowej przyjmujemy, że synapsy znajdują się na zakończeniach wypustek neuronów, czyli dendrytów i aksonów [IV] przy czym, w przypadku neuronów przekazywających informację, dendryty są częścią odbierającą informację a aksony – częścią neuronu przekazującą informację dalej. Zarówno dendryty, jak i aksony mogą być bardziej lub mniej rozgałęzione i dzięki temu jedne neurony mogą kontaktować się z wieloma innymi neuronami.

Rysunek 3 przedstawia uproszczony model neuronu oraz symboliczny schemat odpowiadającego mu węzła sieci neuronowej.

Sygnały przekazywane wzajemnie przez neurony mogą mieć charakter potencjałów elektrotonicznych (ang. *graded potentials*) [V] lub potencjałów czynnościowych (ang. *action potentials*) [VI]. W pierwszym przypadku informacja jest zakodowana w postaci fali zmiany potencjału, w drugim w postaci szeregu impulsów, który może wywołać pobudzenie kolejnego neuronu i wygenerowanie podobnego ciągu impulsów. Potencjał elektrotoniczny jako sygnał jest charakterystyczny dla komórek niższych pięter siatkówki (komórek światłoczułych, dwubiegunowych, horyzontalnych i amakrynowych), a potencjał czynnościowy dla komórek zwojowych siatkówki.

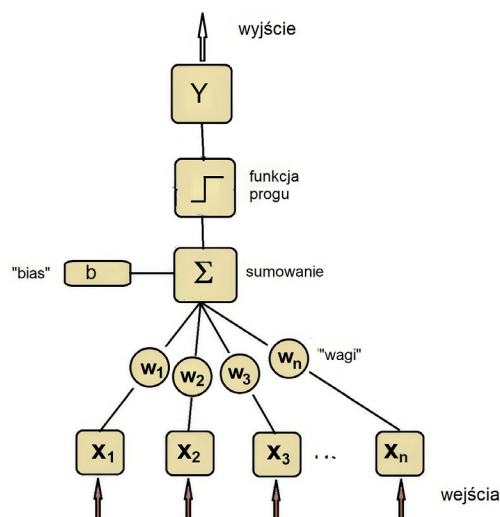
Ze względu na różne rodzaje synaps połączenie między dwoma neuronami może mieć charakter, który nazwiemy „zachowaniem znaku” lub „odwróceniem znaku”. W pierwszym przypadku depolaryzacja neuronu presynaptycznego powoduje także depolaryzację neuronu postsynaptycznego i odpowiednio hiperpolaryzacja powoduje hiperpolaryzację. Jest to typowe dla komórki dwubiegunowej nazywanej w literaturze typem OFF (ang. *sign conserving*). W drugim przypadku depolaryzacja neuronu presynaptycznego powoduje hiperpolaryzację neuronu postsynaptycznego i odpowiednio hiperpolaryzacja powoduje depolaryzację – jest to komórka dwubiegunowa typu ON (ang. *sign inverting*).

Szczególna sytuacja zachodzi w przypadku komórek światłoczułych. Dla spójności wykładu dobrze by było przyjąć, że receptory wysyłają sygnał w wyniku pobudzenia, a „milczą”, gdy są w spoczynku. W rzeczywistości działanie komórek światłoczułych siatkówki jest odwrotne: wydzielają one neuroprzekaźnik (glutaminian) w ciemności, a w przypadku oświetlenia to wydzielanie ustaje. Zatem za brak sygnału w stanie spoczynkowym uznamy wydzielanie neuroprzekaźnika, a za sygnał wysyłany w stanie pobudzonym ustanie jego wydzielania.

Działanie sieci neuronowej [6]

Podstawowym elementem sieci neuronowej jest komórka (węzeł sieci) a jej najprostszym modelem (a jednocześnie modelem neuronu) jest **perceptron** [VII] [4]. Z jednej strony można go traktować jako model wyjaśniający działanie rzeczywistego neuronu, z drugiej – jest podstawowym elementem sztucznej sieci neuronowej (rys. 4).

Perceptron jest elementem, który posiada wiele wejść. Na każdym wejściu odbiera sygnały X_i (np. z perceptronów niższego poziomu). Do każdego wejścia przypisana jest pewna waga W_i , która oznacza, że sygnał z danego



Rys. 4. Perceptron

jeszcze pewną wartość stałą b („bias”), która może mieć znaczenie szumu (zakłócenia). Reakcja Y perceptronu zależy od otrzymanego wyniku sumowania zgodnie z funkcją f zwaną „funkcją progu” lub „funkcją aktywacji”. Ona decyduje o tym, czy i jak mocno neuron ma „aktywować się”, czyli przekazać sygnał dalej.

$$Y = f(\sum_{i=1}^n X_i \cdot W_i + b), \quad (1)$$

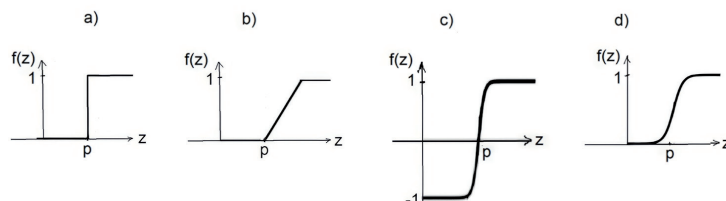
W najprostszym modelu funkcja progu ma charakter skoku (ang. *step function*), czyli jest funkcją przyjmującą tylko dwie wartości 0 lub 1. Perceptron reaguje (czyli wysyła sygnał) tylko wtedy, gdy wynik sumowania przekracza pewną wartość progową p . Jest to próg czułości perceptronu, pobudzenie słabsze od progu nie wywołuje reakcji, jest ignorowane. Dzięki temu perceptron jest odporny na przypadkowe szumy i zakłócenia w sieci. Z drugiej strony istnieje ograniczenie siły reakcji „od góry”. Reakcja perceptronu nie może być nieskończenie wielka, nawet gdyby pobudzenie rosnęło w nieograniczony sposób. To z kolei chroni całą sieć przed uszkodzeniem czy wręcz zniszczeniem.

$$f(z) = \begin{cases} 0 & \text{if } z \leq p \\ 1 & \text{if } z > p \end{cases} \quad (2)$$

W bardziej zaawansowanych modelach perceptronu przyjmuje się w tym charakterze funkcje skoku, obcięta funkcję liniową, tangens hiperboliczny, bądź funkcję sigmoidalną $\sigma_{(z)}$.

$$\sigma(z) = \frac{1}{1 + e^{-z}} \quad (3)$$

Wykresy przykładowych funkcji aktywacji przedstawia rysunek 5.



Rys. 5. Przykładowe funkcje aktywacji: a – funkcja skoku, b – obcięta funkcja liniowa, c – tangens hiperboliczny, d – funkcja sigmoidalna

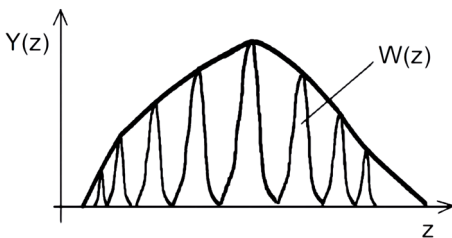
Szczególną klasą sztucznych sieci neuronowych, wzorowanych na układzie wzrokowym i w dużym stopniu imitującą jego działanie są **sieci neuronowe splotowe** (ang. *Convolution Neural Network, CNN*). W sieci CNN nie każdy neuron jest połączony ze wszystkimi neuronami poprzedniej warstwy, ale połączenia takie mają charakter **lokalny**, to znaczy, że neuron wyższej warstwy odbiera sygnały od pewnej, być może dość licznej, ale skończonej liczby neuronów niższej, poprzedniej warstwy. W dalszej części tego rozdziału wyjaśnimy, że te neurony tworzą **pole recepcyjne**.

wejścia ma większe lub mniejsze znaczenie. Wagi są fundamentalnymi elementami sieci neuronowych, opisującymi „siłę” połączeń między neuronami w różnych warstwach. Perceptron mnoży sygnały wejściowe przez wagi odpowiadające danym wejściom i sumuje otrzymane wartości. W wielu modelach sieci neuronowych do wyniku dodaje się

Centralną rolę w sieci neuronowej splotowej odgrywają tzw. warstwy splotowe [VIII]. Neurony tej warstwy działają jak opisany wyżej perceptron, z tą różnicą, że zamiast sumowania ich działanie opisane jest operacją splotu (wzór 4). Można zresztą uważać ten wzór za uogólnienie sumowania ze wzoru 1.

$$Y(z) = [X(z) * W(z)] = \int_{-\infty}^{\infty} X(z') \cdot W(z - z') \cdot dz' \quad (4)$$

Zgodnie z definicją operacja splotu łączy funkcję splataną $X_{(z)}$ z jądrem $W_{(z)}$. Można to rozumieć jako zapis matematyczny ilustrujący to, w jaki sposób funkcja $Y_{(z)}$ jest „zbudowana” z „elementarnych funkcji” $W_{(z)}$. Tak, na przykład, opisuje się obraz tworzony przez dowolny układ optyczny. Jeśli się dobrze przyjrzeć, to można dostrzec, że obraz rozciągniętego przedmiotu składa się z nieskończenie wielu mikroskopijnych nakładających się na siebie plamek, z których każda jest obrazem konkretnego punktu, na jaki można (w wyobraźni) podzielić odwzorowywany przedmiot. Taki „elementarny obraz” nazywa



Rys. 6. Zasada splotu – $W(z)$: jądro splotu

się w optyce funkcją rozmycia punktu (ang. *point spread function*) i jest on jądrem splotu opisującego odwzorowanie. Rysunek 6 pokazuje, jak złożenie wielu funkcji $W_{(z)}$ tworzy funkcję wypadkową $Y_{(z)}$.

W naszym modelu funkcja $X_{(z)}$ opisuje sygnał dochodzący do danego węzła sieci, zaś $W_{(z)}$ stanowi odpowiednik wag w modelu prostego perceptronu. W praktyce całkowanie czy sumowanie odbywa się w granicach skończonych zależnych od liczby neuronów niższego rzędu przesyłających sygnały do neuronu wyższego rzędu.

W przypadku układów dyskretnych (cyfrowych, komputerowych), a takim jest sieć neuronowa, a także układ nerwowy zbudowany z oddzielnych neuronów, splot wyraża się wzorem 5.

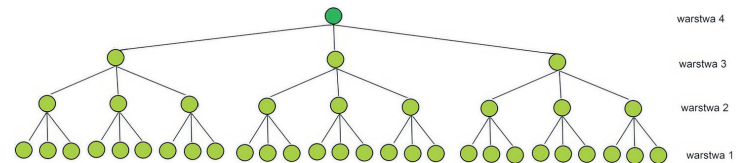
$$Y_i = (X * W)_i = \sum_{j=-\infty}^{\infty} X_j \cdot W_{(i-j)} \quad (5)$$

O ile w prostym perceptronie sygnały wejściowe wliczane były do sumy z różnymi wagami, tak w modelu splotowym rolę współczynników wagowych odgrywa jądro splotu. W rezultacie sygnały dochodzące do danego węzła sieci od różnych neuronów niższej warstwy uwzględniane są z różnymi wagami, a jądro splotu opisuje rozkład tych wag.

Splot jest matematyczną miarą podobieństwa [IX] między funkcją splataną $X_{(z)}$ a jądrem splotu $W_{(z)}$. Jądro splotu jest więc „filtrem”, którym „skanuje się” lub inaczej mówiąc „próbkuje” funkcję wejściową $X_{(z)}$, a wartość splotu zależy od podobieństwa między nią a jądrem splotu $W_{(z)}$. Każdy „filtr” jest dopasowany do określonego wzorca lub cechy sygnału wejściowego. Wielkość sygnału wyjściowego $Y_{(z)}$ zależy więc od tego, czy (bądź w jakim stopniu) w sygnale wejściowym $X_{(z)}$ znajduje się cecha, do której dopasowane jest jądro splotu $W_{(z)}$. W przypadku siatkówki takimi wzorcowymi cechami są typowe elementy składowe obrazu optycznego np. punkty, krawędzie, linie proste i krzywe. Dzięki temu warstwa splotowa „wykrywa” określone cechy pierwotnego obrazu i ich lokalizację w obrazie optycznym.

Działanie sieci neuronowej polega więc na tym, że kolejne warstwy sieci wykonują operacje na sygnałach pochodzących z warstw bezpośrednio niższych. Ten proces powtarza się wielokrotnie. Powstaje w ten sposób hierarchiczna organizacja kaskady procesów. Taka struktura umożliwia redukcję „rozmiaru” kolejnych warstw, a także ich coraz większą „specjalizację” w wyniku czego w kolejnych warstwach sieci neuronowej powstają coraz bardziej szczegółowe mapy cech, które wskazują obecność tych wzorców w różnych miejscach analizowanego obrazu. Mapy te opisują różne jego

aspekty, takie jak kształty, gradienty lub tekstury. Sieć zawierająca wiele warstw splotowych wykrywa cechy coraz wyższego poziomu (czyli coraz bardziej szczegółowe). Finałem jest rozpoznanie obiektu, od którego pochodzą pierwotne bodźce wykrywane przez receptory stanowiące najniższy poziom sieci. Zatem istotną cechą sieci neuronowych jest ich hierarchiczna struktura umożliwiająca redukcję „rozmiaru” kolejnych warstw, a także ich coraz większą „specjalizację” (rys. 7). W sztucznych (komputerowych) sieciach CNN występują dodatkowo warstwy łączące (ang. *pooling*) służące do zmniejszenia (zredukowania) wymiaru tablic (macierzy) używanych do obliczeń.



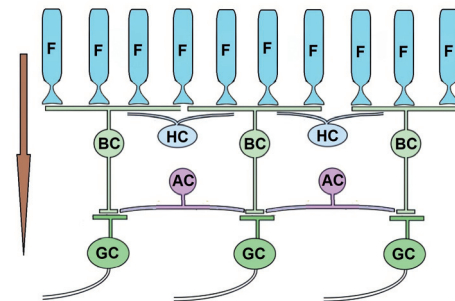
Rys. 7. Zbieżna (ang. *converging*) sieć neuronowa

Działanie siatkówki jako sieci neuronowej [4]

Postępując się modelem sieci neuronowej, można wytłumaczyć wiele procesów zachodzących w siatkówce oka. Opis szczegółowej anatomicznej budowy siatkówki znajduje się w wielu podręcznikach, więc nie będziemy go tu powtarzali. Wystarczy, że rozważymy bardzo uproszczony model siatkówki składający się z czterech warstw neuronów:

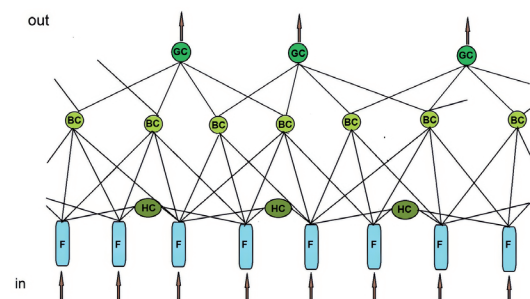
- Warstwa receptorów, czyli komórek reagujących na bodziec zewnętrzny i wysyłających do kolejnych warstw sygnał 0 oznaczający brak pobudzenia bądź +1 oznaczający pobudzenie, reprezentująca komórki światłoczułe czopki i pręciki.
- Warstwa neuronów przekaźnikowych „poziomych” reprezentująca tzw. komórki horyzontalne (oraz amakrynowe, które będziemy pomijali w dalszym opisie).
- Pierwsza warstwa (pośrednia) neuronów przekaźnikowych „pionowych” reprezentująca komórki dwubiegunowe.
- Druga warstwa (końcowa) neuronów przekaźnikowych „pionowych” reprezentująca komórki zwojowe.

Taki, bardzo uproszczony model siatkówki przedstawia rysunek 8.



Rys. 8. Uproszczony model siatkówki: F – komórki światłoczułe (czopki lub pręciki), BC – komórki dwubiegunowe, HC – komórki poziome, AC – komórki amakrynowe, GC – komórki zwojowe; strzałka wskazuje główny kierunek przepływu sygnałów

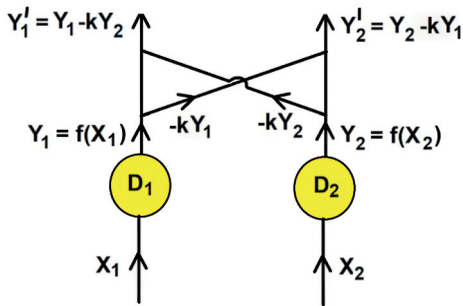
Model siatkówki jako dwuwymiarowej (płaskiej) sieci neuronowej, w której pominięto komórki amakrynowe, ilustruje rysunek 9.



Rys. 9. Uproszczony model siatkówki jako sieci neuronowej: in – wejście (obraz optyczny), out – wyjście (sygnał przesyłany do mózgu). Opis komórek jak na Rys. 8

Hamowanie oboczne

Specyficznym procesem zachodzącym w siatkówce (a także w wyższych piętrach układu wzrokowego) jest hamowanie oboczne (ang. *lateral inhibition*) [X]. Polega ono na oddziaływaniu jednych receptorów, pobudzonych na skutek zadziałania bodźca, na receptory sąsiednie w ten sposób, że zmniejsza się ich efektywna czułość. Oznacza to, że gdy jeden neuron jest stymulowany, hamuje aktywność sąsiadujących neuronów. W rezultacie stymulowany neuron wysyła silniejszy sygnał, podczas gdy aktywność sąsiadujących neuronów jest tłumiona. Ten proces wyodrębnia kontrast między różnymi bodźcami sensorycznymi, ułatwiając ich rozróżnianie. Siła reakcji neuronów zależy nie tylko od intensywności ich stymulacji, ale także od tego, czy i jak silnie są hamowane. Ta funkcja wbudowana do układu wzrokowego pozwala postrzegać szczegóły z większą precyzją.



Rys. 10. Hamowanie bezpośrednie

poziomu sieci neuronowej (na przykład od receptorów) dochodzą odpowiednio pobudzające sygnały X_1 i X_2 . Każdy węzeł odpowiada na taki sygnał wejściowy reakcją Y_1 lub odpowiednio Y_2 . Jednocześnie reakcja każdego z węzłów „przenosi się” niejako na wyjście sąsiedniego węzła i sumuje się z nim. W najprostszym układzie „wpływ” jednego węzła na sąsiedni jest proporcjonalny do jego reakcji ze współczynnikiem proporcjonalności $-k$ (znak minus wyraża fakt, że jest to oddziaływanie hamujące). Reakcja każdego węzła na pobudzenie zależy więc od reakcji sąsiedniego węzła i w szczególności może być słabsza niż w sytuacji, gdyby tego oddziaływania nie było. Ten rodzaj hamowania określamy jako hamowanie bezpośrednie. Proces hamowania bezpośredniego opisują wzory 6a, 6b.

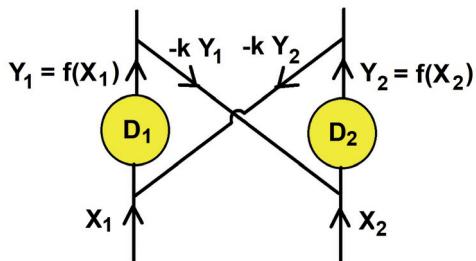
$$Y_1^0 = f(X_1),$$

$$Y_2^0 = f(X_2),$$
(6a)

$$Y_1^1 = f(X_1) - k \cdot f(X_2),$$

$$Y_2^1 = f(X_2) - k \cdot f(X_1),$$
(6b)

Bardziej złożony mechanizm hamowania obocznego jest przedstawiony na rysunek 11.



Rys. 11. Hamowanie pośrednie (rekurencyjne)

W układzie przedstawionym na rysunku 11 węzeł D_1 otrzymuje z niższego poziomu sieci neuronowej pobudzenie X_1 , na który odpowiada reakcją Y_1 . Podobnie dzieje się z węzłem sąsiednim D_2 . Jednocześnie do wyjścia węzła D_1 dochodzi od wyjścia sąsiedniego węzła D_2 sygnał zależny od jego reakcji Y_2 . Podobnie jak w poprzednim modelu przyjmijmy, że jest on proporcjonalny do Y_1 ze współczynnikiem proporcjonalności $-k$. Tak zmieniona zostaje wartość sygnału wejściowego dochodzącego do węzła D_1 , co oznacza zmianę jego reakcji. Podobnie reakcja węzła D_2 zmienia się na skutek oddziaływania reakcji węzła D_1 . Zmienione reakcje powodują zmienione hamowanie, więc proces ten przebiega w pętli sprzężenia zwrotnego, aż do chwili ustabi-

lizowania się, co może nastąpić, jeśli współczynnik k jest mniejszy od jedności. Dlatego ten rodzaj hamowania określamy jako hamowanie rekurencyjne (pośrednie). Proces hamowania rekurencyjnego opisują wzory od 7a do 7d.

$$Y_1^0 = f(X_1),$$

$$Y_2^0 = f(X_2),$$
(7a)

$$Y_1^1 = f(X_1 - k \cdot Y_2^0),$$

$$Y_2^1 = f(X_2 - k \cdot Y_1^0),$$
(7b)

$$Y_1^2 = f(X_1 - k \cdot Y_2^1),$$

$$Y_2^2 = f(X_2 - k \cdot Y_1^1),$$
(7c)

...

$$Y_1^{i+1} = f(X_1 - k \cdot Y_2^i),$$

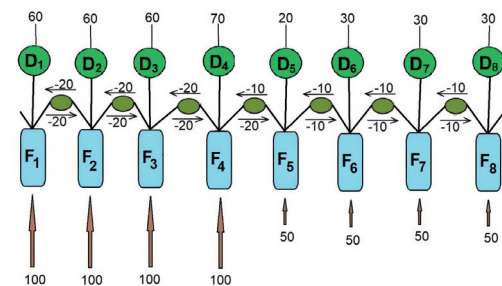
$$Y_2^{i+1} = f(X_2 - k \cdot Y_1^i),$$
(7d)

Hamowanie oboczne w siatkówce odbywa się na drodze oddziaływania komórek horyzontalnych. Komórki horyzontalne łączą wiele receptorów jednocześnie w taki sposób, że mogą odbierać od nich sygnały i jednocześnie (tymi samymi połączeniami) wysyłać im swoje sygnały zwrotne. Jest to więc wyjątek w naszym modelu sieci neuronowej [XI].

Uwypuklanie krawędzi [7,8,9,10]

Hamowanie oboczne odgrywa ważną rolę w percepcji wzrokowej, zwiększając kontrast na granicach ciemność – światło, zwiększając rozdzielczość przestrzenną pól receptyjnych i nadając im wyraźniejsze granice. Hamowanie oboczne przyczynia się do redukcji szumów w układzie nerwowym, gdyż powoduje aktywację neuronów wyższego rzędu tylko wtedy, gdy dociera do nich silny i spójny sygnał. Proces ten jest odpowiedzialny za tzw. efekt pasm Macha (ang. *Mach bands*).

Zasadę uwypuklania krawędzi przez hamowanie oboczne ilustruje schemat fragmentu sieci neuronowej przedstawiony na rysunku 12.



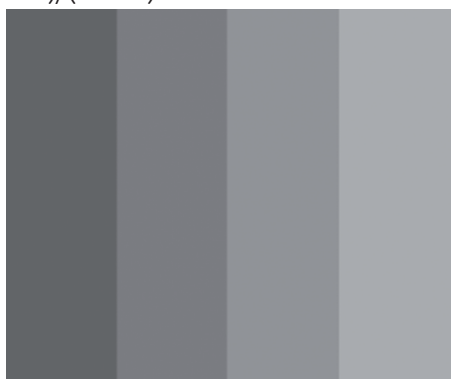
Rys. 12. Zasada uwypuklania krawędzi przez hamowanie oboczne

Przypuśćmy, że szereg receptorów F_1, F_2, \dots, F_8 jest połączonych ze sobą komórkami przekaźnikowymi poziomymi oraz z odpowiadającymi sobie komórkami przekaźnikowymi pionowymi D_1, D_2, \dots, D_8 , które przekazują sygnały do wyższych pięter sieci. Komórki poziome realizują hamowanie oboczne, to znaczy pobudzone przez receptory przesyłają do receptorów sąsiednich sygnał hamujący (ujemny) o wielkości zależnej od swojego pobudzenia. Dla przykładu przyjmijmy, że sygnał hamujący ma wartość równą 20% pobudzenia samych receptorów.

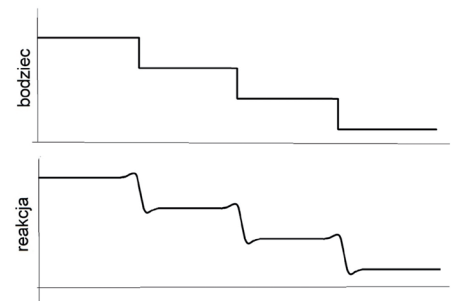
Przedmiotem analizy jest obraz składający się z dwóch obszarów: jaśniejszego i ciemniejszego, a ściślej biorąc granica tych obszarów (krawędź). Receptory „patrzące” na obszar jaśniejszy (F_1, F_2, F_3, F_4) odbierają pobudzenie o wielkości 100 jednostek umownych. Receptory „patrzące” na obszar ciemniejszy (F_5, F_6, F_7, F_8) odbierają pobudzenie o wielkości 50 umownych jednostek. Oznacza to, że kontrast [XII] analizowanego obrazu wynosi $(100 - 50) / (100 + 50) = 33\%$

Komórki przekaźnikowe pionowe D_2 i D_3 połączone z receptorami F_2 i F_3 przekazują dalej pochodzący od nich sygnał pomniejszony o 20% sygnału

pochodzącego z sąsiednich receptorów, czyli o wartości $100 - 20 - 20 = 60$ jednostek umownych. Podobna sytuacja jest w przypadku komórek D_6 i D_7 , które przekazują dalej sygnał o wartości $50 - 10 - 10 = 30$ jednostek umownych. Inaczej jest jednak w przypadku komórek leżących w pobliżu krawędzi. Komórka D_4 jest hamowana przez receptor F_5 słabiej niż leżące na lewo od niej więc przekazuje dalej sygnał o wartości $100 - 20 - 10 = 70$ jednostek. Z kolei komórka D_2 jest hamowana przez receptor F_4 silniej niż przez leżące na prawo od niej więc przekazuje dalej sygnał o wartości $50 - 20 - 10 = 20$ jednostek. Kontrast sygnałów przekazywanych do wyższych pięter sieci wynosi więc: $(70 - 20)/(70 + 20) = 56\%$.



Rys. 13. Iluzja pasm Macha



Rys. 14. Rozkład intensywności w oglądanym obrazie: a) rzeczywisty, b) postrzegany

Takie „uwypuklenie” kontrastu obserwowane na granicy obszarów o różnej jasności jest znanym efektem zaliczanym do złudzeń optycznych i nosi nazwę pasm Macha. Ta właściwość wzroku została odkryta w 1865 r. przez Ernsta Macha [XIII] (rys. 13, rys. 14).

Jako ciekawostkę zauważmy, że iluzja pasm Macha może stanowić poważne źródło błędów diagnostycznych w radiologii. W literaturze specjalistycznej wymienia się np. fałszywą ciemną aureolę wokół gęstej zmiany piersi w mammografii, widoczną odmę śródpiersia (łac. *pseudopneumomediastinum*) czy fałszywe złamanie kości [XIV].

Pole recepcyjne

W przypadku wzroku, ale i każdego innego zmysłu, można zdefiniować **przestrzeń bodźców**, czyli zbiór wszystkich bodźców, na które reaguje ten zmysł. W konkretnym przypadku może to być np. przestrzeń fizyczna, skala temperatur, zakres częstotliwości akustycznych itp. Receptor konkretnego zmysłu jest z zasady wyspecjalizowany w reagowaniu na ściśle określony bodziec z przynależnego do niego pola bodźców. Na przykład konkretna komórka słuchowa reaguje na dźwięk o takiej, a nie innej częstotliwości, receptor dotyku w skórze reaguje na ucisk w konkretnym miejscu. W przypadku układu wzrokowego receptor, czyli komórka światłoczuła siatkówki, reaguje na światło padające z konkretnego kierunku, co ściśle odpowiada określonemu punktowi w polu widzenia.

Nie jest jednak tak, że reakcja następuje tylko wtedy, gdy bodziec jest dokładnie zgodny z tym, jaki jest przypisany do danego receptora. Reakcja nastąpi także, wtedy gdy bodziec nieco się różni, chociaż z reguły będzie ona słabsza. Istnieje więc pewien obszar w przestrzeni bodźców lub inaczej mówiąc pewien zakres na ich skali taki, że pochodzące z niego bodźce także wywołują reakcję konkretnej komórki. W przypadku wspomnianej komórki słuchowej, dla przykładu „nastrojonej” na dźwięk o częstotliwości 261,6 Hz (C_7) reakcja może nastąpić także, jeśli częstotliwość dźwięku wynosi 262 Hz, a nawet 263 Hz, ale już nie przy częstotliwości 270 Hz. W przypadku konkretnej komórki czuciowej na skórze człowieka otrzymamy reakcję na ukięcie w pewnym punkcie, ale także w jego najbliższym otoczeniu.

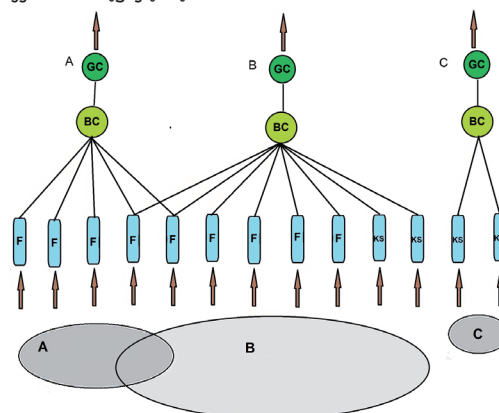
Obszar w przestrzeni bodźców taki, że na pochodzące z niego bodźce reaguje konkretna komórka nerwowa, nazywa się jej **polem recepcyjnym** (ang. *receptive field*). Pojęcie to może odnosić się do komórki receptorowej, na któ-

wą bodźce działają bezpośrednio, ale także do komórek stanowiących wyższe piętra sieci neuronowej, do których sygnały od bodźców zewnętrznych docierają drogą pośrednią.

Wielkość pola recepcyjnego może się wahać w dużych granicach – są receptory bardzo wąsko wyspecjalizowane, o małych polach recepcyjnych i receptory reagujące na szerokie spektrum bodźców. Małe pola recepcyjne oznaczają wysoką rozdzielczość, a to oznacza, że taka komórka jest w stanie odróżnić bodziec „jej właściwy”, od podobnego, ale nieco się różniącego – spoza jej pola recepcyjnego. W przypadku zmysłu dotyku bardzo małe pola recepcyjne są typowe dla komórek czuciowych na opuszkach palców, a podobne komórki na skórze pleców mają pola recepcyjne dużo większe. W przypadku układu wzrokowego bardzo małe pola recepcyjne charakteryzują komórki zwojowe związane z centrum siatkówki, a komórki leżące na jej peryferiach cechują się polami recepcyjnymi wielokrotnie większymi.

Rozpatrzmy początkowy i najprostszy fragment układu wzrokowego, czyli układ składający się z receptora (komórki światłoczułej) i dwóch pięter komórek przekaźnikowych (komórek dwubiegunowych i komórek zwojowych) (rys. 15). Przyjmujemy, że receptor zostaje pobudzony wtedy, gdy zadziała na niego bodziec (padnie światło). Sygnał z receptora jest odbierany przez jedną lub kilka komórek przekaźnikowych pierwszego rzędu, a następnie przez jedną lub kilka komórek przekaźnikowych drugiego rzędu. Komórka drugiego rzędu odbiera więc informacje, czyli zostaje pobudzona, przez sygnały pochodzące ze wszystkich tych receptorów, które są z nią połączone poprzez sieć neuronową. W przypadku najbardziej nas interesującym, czyli siatkówki oka, mówimy o polach recepcyjnych komórek zwojowych, które stanowią ostatni poziom sieci neuronowej siatkówki. Pola recepcyjne tych komórek mają charakterystyczną geometrię, a mianowicie charakteryzują się symetrią obrotową, ich granice są koncentrycznymi okręgami.

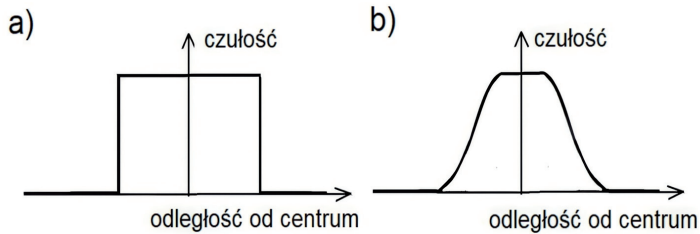
Rysunek 15 ilustruje różne pola recepcyjne o dużej i małej rozciągłości przestrzennej. Mamy tu pola zawierające 5, 8 lub 2 receptory sąsiadujące ze sobą. Obszar zajęty przez te komórki to odpowiednie pola recepcyjne neuronów A, B i C. Okręgi pod schematami sieci neuronowych mają unaocznic wielkości pól recepcyjnych w tych trzech sytuacjach. Wielkość każdego takiego pola zależy w pierwszym rzędzie od rozległości drzewa dendrytycznego komórek dwubiegunowych i sposobu ich połączenia z komórkami zwojowymi. W praktyce niektóre z komórek zwojowych są połączone z pojedynczym receptorem, a więc ich pola recepcyjne obejmują wycinki siatkówki o rozmiarach rzędu kilkunastu mikrometrów, ale są takie komórki zwojowe, których pola recepcyjne rozciągają się nawet na kilkanaście milimetrów.



Rys. 15. Różne wielkości pól recepcyjnych komórek zwojowych siatkówki. Opis komórek jak na Rys. 8

Ważną cechą pola recepcyjnego jest rozkład czułości na odbierany bodziec. W uproszczonych modelach przyjmuje się często, że pola recepcyjne mają ostro i jednoznacznie określone granice, a rozkład czułości ma charakter zero-jedynkowy (rys. 16a). W rzeczywistości ze względu na złożoną drogę od receptora do komórki, której pole recepcyjne rozważamy, sygnały dochodzące do niej od różnych receptorów są odbierane z pewnymi wagami. Na ogół reakcja danej komórki jest najsilniejsza, gdy bodziec pada na centrum jej pola recepcyjnego, a jest mniejsza, gdy bodziec trafia na skrajne jego

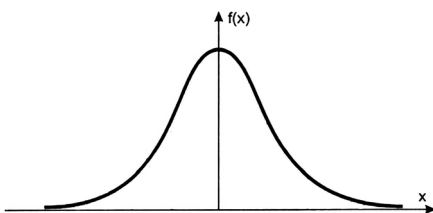
części. Funkcję opisującą tę cechę możemy nazwać funkcją czułości pola recepcyjnego (rys. 16b).



Rys. 16. Rozkład czułości pola recepcyjnego: a) uproszczony, b) rzeczywisty

Funkcją matematyczną, którą często modeluje się czułość pola recepcyjnego komórek zwojowych siatkówki jest funkcja Gaussa, która dobrze opisuje spadek czułości wraz z oddaleniem się od centrum pola recepcyjnego (wzór 8 i rys. 17).

$$f(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}} \quad \text{dla } x \in (-\infty, +\infty) \quad (8)$$



Rys. 17. Wykres funkcji Gaussa

Postępując się modelem sieci neuronowych spłotowych, funkcję czułości pola recepcyjnego można utożsamiać z jądrem spłotu opisującym reakcję konkretnego węzła sieci w danej warstwie na

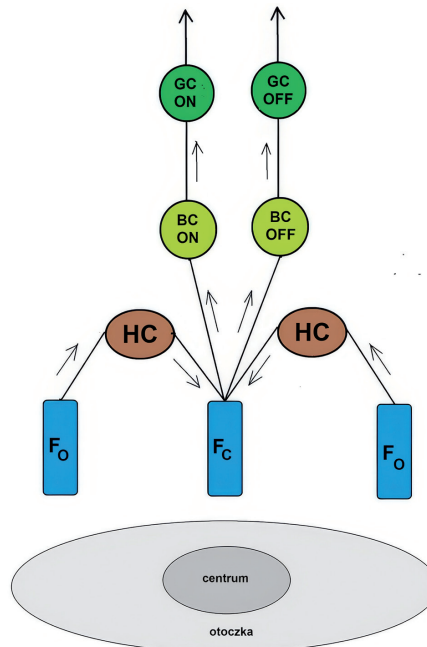
informacje pochodzące z neuronów warstwy niższej (por. wzór 5).

Pole recepcyjne neuronu w określonej warstwie można postrzegać jako obszar obrazu wejściowego, który bezpośrednio wpływa na wyjście neuronu. W początkowych warstwach sieci CNN poszczególne neurony mają małe lokalne pole recepcyjne, co oznacza, że „patrzą” tylko na niewielką część obrazu wejściowego. W miarę jak zagłębiamy się w sieć, pole recepcyjne neuronów zazwyczaj rośnie, co pozwala im przechwytywać informacje z większych obszarów obrazu wejściowego.

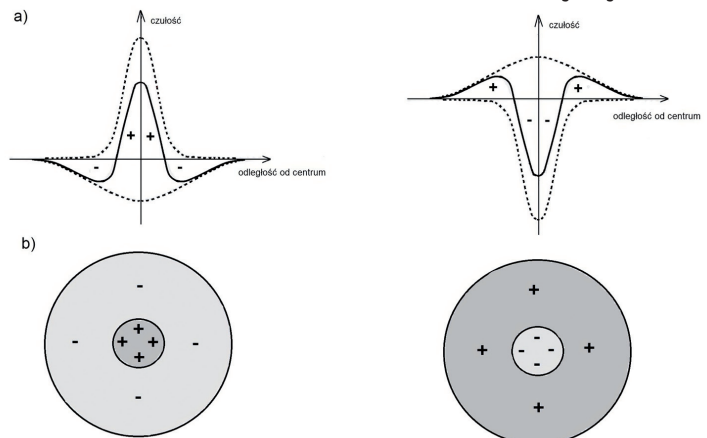
Pole recepcyjne neuronu jest pojęciem bliskim pojęciu punktowej funkcji rozmycia w optyce, czy też ogólniej – pojęciu odpowiedzi impulsowej w teorii układów liniowych. Punktowa funkcja rozmycia optycznego układu odwzorowującego oznacza obszar wokół „idealnego” obrazu punktu świecącego, do którego także dociera światło na skutek dyfrakcji na ograniczeniach układu odwzorowującego oraz aberracji odwzorowania. Patrząc na układ optyczny „od drugiej strony”, można powiedzieć, że do konkretnego punktu w przestrzeni obrazowej dociera światło nie tylko z punktu, który jest z nim związany przez dokładne odwzorowanie, ale także z pewnego jego otoczenia. Jest to określenie całkowicie zgodne z definicją pola recepcyjnego. Nasuwa się tu wniosek, że działanie siatkówki można opisać stosując te same narzędzia matematyczne, co do opisu odwzorowania przez układ optyczny, a ogólniej mówiąc narzędzia stosowane w teorii układów liniowych. W szczególności działanie siatkówki, jak też całego układu wzrokowego można opisać funkcją przenoszenia analogiczną do funkcji przenoszenia kontrastu w optyce, a formalnie będącą transformatą Fouriera funkcji opisującej pole recepcyjne.

Pole recepcyjne typu centrum-otoczka [11,12]

Specyficznym rodzajem pól recepcyjnych, typowym dla komórek zwojowych siatkówki [XV], są pola typu centrum-otoczka (ang. *center-surround*). Mają one symetrię radialną, ale można w nich wyraźnie wyróżnić obszary: środkowy zwany centrum i zewnętrzny zwany otoczką. Najbardziej istotną cechą pól tego typu jest odmienny znak czułości centrum i otoczki. Powodem takiej charakterystyki pól recepcyjnych typu centrum-otoczka jest hamowanie oboczne realizowane przez komórki horyzontalne siatkówki. Schemat połączeń komórek tworzących pole recepcyjne typu centrum-otoczka przedstawia rysunek 18.



Rys. 18. Schemat połączeń tworzących pole recepcyjne typu centrum-otoczka (oznaczenia zgodne z Rys. 8)



Rys. 19. Rozkład czułości pola recepcyjnego typu centrum-otoczka a) jako suma dwóch składowych o charakterze gaussowskim (linia przerywana), b) uproszczony schemat

tak, jakby zarówno centrum, jak i otoczka miały ostro określone granice i na rozmaitych ilustracjach rysuje się je w postaci centralnego koła otoczonego koncentrycznym pierścieniem. Taka ilustracja jest wygodna w opisie, jednak stanowi oczywiście uproszczenie.

Komórki o polach recepcyjnych typu centrum-otoczka reagują odmiennie w zależności, na którą część pola recepcyjnego trafi bodziec. Padający centralnie pobudza komórkę dwubiegunową, a trafiający na otoczkę pola recepcyjnego hamuje ją. To sprawia, że do komórki zwojowej trafia nie tylko informacja o tym, czy oświetlone jest centrum pola recepcyjnego, ale także o tym, czy oświetlona jest jego otoczka, a więc w gruncie rzeczy informacja o kontraście rejestrowanego obrazu.

Ważną cechą dwubiegunowych komórek przekaźnikowych mającą zasadnicze znaczenie dla sposobu przekazywania informacji od receptorów do komórek zwojowych jest fakt, że istnieją dwa typy tych komórek, które oprócz pewnych szczegółów anatomicznych (np. długości aksonów) różnią się odmienną reakcją na sygnał odbierany z receptorów. W zależności od rodzaju połączenia synaptycznego komórka dwubiegunowa może przekazywać odbierany sygnał bez zmiany jego znaku (komórka typu OFF, ang. *sign conserving*) bądź zmieniając znak przekazywanego sygnału na przeciwny (komórka typu ON, ang. *sign inverting*). W rezultacie istnieją dwie drogi przekazywania sygnału do komórek zwojowych i w konsekwencji dwa rodzaje tych komórek: typu OFF-ON (ang. *OFF center, ON surround*) bądź ON-OFF (ang. *ON center, OFF surround*).

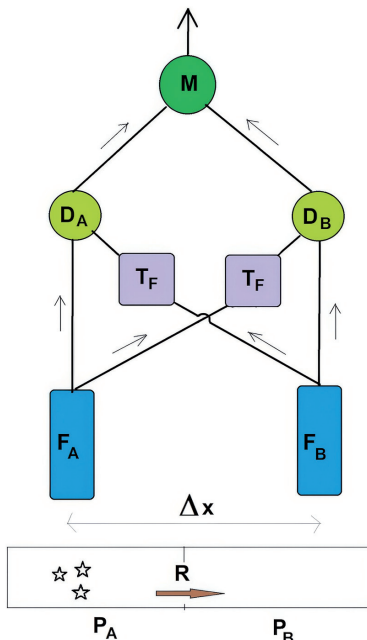
Znaczy to, że bodziec przekazywany z „dodatniej” części pola recepcyjnego powoduje pobudzenie docelowej komórki zwojowej, a bodziec przekazywany z „ujemnej” części pola recepcyjnego powoduje jej zahamowanie. Odwołując się do modelu perceptronu, powiemy, że odpowiednie wagi mają wartości dodatnie lub ujemne. Skutkiem tego do komórek wyższego piętra – sygnał z pola recepcyjnego może dojść dwiema drogami określanymi odpowiednio OFF lub ON. Ilustrują to dwa rodzaje komórek dwubiegunowych i zwojowych na rysunku 18.

Pola recepcyjne wielu innych komórek w układzie wzrokowym (w tym w korze wzrokowej) są najczęściej typu „centrum-otoczka”, a więc składają się z centralnej części o jednym znaku i części brzegowej o znaku przeciwnym, aczkolwiek ich kształt może być inny niż koncentryczny. Kolejne szczeble kory wzrokowej charakteryzują się coraz bardziej złożonymi polami recepcyjnymi odpowiadającymi coraz bardziej wyspecjalizowanym funkcjom tych struktur.

Detekcja ruchu [13,14]

Postępując się modelem sieci neuronowej z hamowaniem obocznym, można wytłumaczyć, w jaki sposób jest wykrywany ruch poszczególnych detali zawartych w obrazie rejestrowanym przez siatkówkę. Służący do tego element sieci neuronowej to tzw. detektor Hassensteina-Reichardta [XVI]. Sygnał ruchu powstaje w nim przez porównanie informacji pochodzących od sąsiadujących ze sobą receptorów po wprowadzeniu opóźnienia do jednego z kanałów łączących receptory z komórką drugiego rzędu. Taki detektor ruchu stanowi początkowy etap wizualnej percepcji ruchu.

Podstawowy schemat elementarnego detektora ruchu (ang. *Elementary Motion Detector*, EMD) opartego na zasadzie Hassensteina-Reichardta przedstawiony jest na rysunku 20.



Rys. 20. Schemat elementarnego detektora ruchu Hassensteina-Reichardta (opis w tekście, R: ruch bodźca)

Elementarny detektor ruchu służy do wykrycia ruchu na małym (elementarnym – zgodnie z nazwą) polu całego analizowanego obrazu odpowiadającym mniej więcej polu recepcyjnemu pojedynczego receptora. Jest to układ zawierający dwa wejścia \$F_A\$ i \$F_B\$, które rejestrują obraz w dwóch sąsiednich elementarnych polach \$P_A\$ i \$P_B\$ o środkach odległych o \$\Delta x\$. Funkcje opisujące rozkład jasności (czyli obraz optyczny) w obu elementarnych polach, przesyłane są do komórek \$D_A\$ i \$D_B\$ dwoma kanałami: albo drogą bezpośrednią, albo za pośrednictwem filtra \$T_F\$ wprowadzającego opóźnienie czasowe \$\tau\$. Obraz przesłany drogą bezpośrednią opisuje „stan obecny” a obraz przesłany poprzez filtr \$T_F\$ odpowiada „stanowi wcześniejszemu”. W komórkach \$D_A\$ i \$D_B\$ następuje nałożenie i porównanie tych obrazów. Jeżeli wynik porównania wykaże ich wysokie podobieństwo, a to oznacza, że w czasie równym opóźnieniu czasowemu wprowadzanemu przez filtr \$T_F\$ elementy obrazu z jednego elementarnego pola przemieściły się na pozycję drugiego elementarnego pola. Wykryty został ruch. Dzieje się to w komórce \$M\$, do której przesyłane są obrazy z obu komórek \$D_A\$ i \$D_B\$ i wyznaczana ich różnica \$D_A - D_B\$. Znak tej różnicy świadczy o kierunku ruchu: od \$F_A\$ do \$F_B\$ bądź od \$F_B\$ do \$F_A\$.

W modelu matematycznym detektora EMD wejścia \$F_A\$ i \$F_B\$ to liniowe filtry czasoprzestrzenne co oznacza, że pochodzący od nich sygnał opisujący ana-

lizowane fragmenty obrazu jest opisany unormowanymi funkcjami czasu i przestrzeni: \$f_1(x, y, t)\$ i \$f_2(x, y, t)\$. Dochodzące do komórki \$D_A\$ sygnały dwiema wspomnianymi drogami są opisane funkcjami: \$f_1(x, y, t)\$ i \$f_2(x, y, t - \tau)\$, a do komórki \$D_B\$ funkcjami \$f_1(x, y, t - \tau)\$ i \$f_2(x, y, t)\$. W komórkach \$D_A\$ i \$D_B\$ wyliczane są odpowiednie korelacje [XVII]:

$$T_A = f_1(t) * f_2(t - \tau) \quad (9a)$$

$$T_B = f_1(t - \tau) * f_2(t) \quad (9b)$$

Na końcu w komórce \$M\$ wielkości \$T_A\$ i \$T_B\$ są normalizowane i odejmowane. Znak wyniku określa kierunek (a dokładniej: zwrot) ruchu: Wynik dodatni oznacza ruch o prędkości w kierunku od \$P_A\$ do \$P_B\$, a znak ujemny w kierunku od \$P_B\$ do \$P_A\$.

Model detektora EMD ma dwa podstawowe parametry, którymi można manipulować: odstęp między dwoma receptorami \$\Delta x\$ i właściwości filtra \$T_F\$ określone przez opóźnienie czasowe \$\tau\$. Jeśli odstęp \$\Delta x\$ jest stały, duże wartości \$\tau\$ sprawiają, że detektor reaguje na stosunkowo powolny ruch, podczas gdy małe wartości \$\tau\$ sprawiają, że detektor jest wrażliwy na szybki ruch.

W tym artykule przedstawiono tylko podstawowe pojęcia związane z siecią neuronową w zastosowaniu do analizy funkcjonowania siatkówki oka. Temat ten jest bardzo obszerny, więc do jego dokładniejszego studiowania odsyłamy PT Czytelników do literatury specjalistycznej, szczególnie polecając pozycję nr 5 ze spisu literatury.

Artykuł ten jest nieco zmodyfikowaną wersją rozdziału z podręcznika dla optometrystów na temat przetwarzania informacji wzrokowej przygotowanej do druku przez Marka Zajacę i Annę Wróbel, której wydanie przez Dolnośląskie Wydawnictwo Edukacyjne jest planowane na początek roku 2026.

Piśmiennictwo

1. M. Islam, G. Chen, S. Jin. An Overview of Neural Network. *Am J Neural Netw and Appl* 2019;5(1):7–11
2. H. Abdi. A Neural Network Primer. *J Biol Syst* 1994; 2(3): 247–281
3. Ch. M. Bishop. Neural Networks and their Applications. *Rev Sci Instrum* 1994; 65(6): 1803–1832
4. M. M. Taye. Theoretical understanding of convolutional neural network: Concepts, architectures, applications, future directions. *Computation* 2023,11(3): 52
5. R. Tadeusiewicz. Modele elementów układu nerwowego w postaci sztucznych sieci neuronowych. *Neurocybernetyka teoretyczna*. (red. R. Tadeusiewicz) Wyd. Uniwersytetu Warszawskiego 2009
6. H. D. Block. The perceptron. A model for Brain Functioning. *Rev Modern Physics* 1962; 31(1): 123–135
7. M. A. El-Sayed, Y. A. Estaitia, M. A. Khafagy. Automated Edge Detection Using Convolutional Neural Network. *Int J Adv Comp Sci and Appl* 2013; 4(10): 11–45
8. J. K. Paik, A. K. Katsaggelos. Edge detection using neural network. *International Conference on Acoustics, Speech, and Signal Processing, IEEE Explore* 1990: 2145–2148
9. S. S. Patterson (i in.). An S-cone circuit for edge detection in the primate retina. *Sci Rep* 2019; 9: 11913
10. M. Yildirim, F. Kacar. Retina-Inspired Neuromorphic Edge Enhancing and Edge Detection. *Int J of Electronics and Communications* 2019
11. H. Le, A. Borji. What are the Receptive, Effective Receptive, and Projective Fields of Neurons in Convolutional Neural Networks? *Comp Vis and Pattern Recogn* 2017
12. V. Balasubramanian, P. Sterling. Receptive fields and functional architecture in the retina. *J Physiol* 2009; 587(12): 2753–2767
13. S. Hope, A. Bulling. End-to-End Eye Movement Detection Using Convolutional Neural Networks. *Computer Vision and Pattern Recognition* 2016
14. A. Fernandez-Caballero (i in.). On motion detection through a multi-layer neural network architecture. *Neural Networks* 2003; 16: 205–222

Przypisy

- I. W 1981 roku Torsten Wiesel i David Hubel otrzymali Nagrodę Nobla w dziedzinie fizjologii lub medycyny za odkrycie mechanizmu przetwarzania informacji wzrokowych.
- II. Taki kierunek przesyłania sygnałów w sieci neuronowej przyjmuje się zwykle na schematach.
- III. Mowa o synapsach chemicznych, w których sygnał jest przekazywany od jednego neuronu do drugiego za pośrednictwem specyficznego związku chemicznego zwanego neuroprzekaznikiem lub neurotransmiterem.
- IV. W rzeczywistości mogą znajdować się w dowolnym miejscu neuronu
- V. Potencjał elektrotoniczny jest zmianą potencjału błonowego, czyli różnicą potencjałów elektrycznych między wnętrzem komórki a jej środowiskiem zewnętrznym.
- VI. Potencjał czynnościowy oznacza impuls o amplitudzie dochodzącej do 100 mV i który powtarza się z częstotliwością zależną od „siły” sygnału.
- VII. Perceptron został wprowadzony w 1957 roku przez Franka Rosenblatta.
- VIII. Nie należy jej mylić z pojęciem warstwy spłotowanej w siatkówce oka.
- IX. Ścisłe biorąc, miarą podobieństwa jest korelacja, a nie spłot, jednak obie te operacje różnią się w zasadzie jedynie znakiem argumentu jednej ze spłotanych funkcji.
- X. Odkryte przez amerykańskich uczonych: fizjologa Haldana Keffera Hartline’a (laureata Nagrody Nobla w 1967 r.) i biofizyka Floyda Ratliffa podczas badań układu wzrokowego skrzyżtopca (*Limulus*).
- XI. Podobny wyjątek dotyczy także komórek amakrynowych siatkówki.
- XII. Postępujemy się definicją kontrastu według Michelsona: \$\mathcal{C} = (W_{max} - W_{min}) / (W_{max} + W_{min})\$
- XIII. Ernst Mach (ur. 1838, zm. 1916) – austriacki uczony: fizyk, filozof i historyk nauki.
- XIV. <https://radiopaedia.org/>
- XV. Organizacja pól recepcyjnych typu centrum-otoczka powtarza się także na innych piętrach układu wzrokowego, choć na ogół nie ma symetrii radialnej.
- XVI. Model ten został zaproponowany w 1956 r. na podstawie badań nad chrząszczem *Chlorophanus* przez dwóch badaczy Bernharda Hassensteina i Wernera Reichardta, założycieli Grupy Badawczej Cybernetyki w Instytucie Biologii Maxa Plancka w Tybindze. Co ciekawe pomysł założenia takiej instytucji podjęli jako bardzo młodzi (21-letni i 19-letni) żołnierze podczas wspólnej służby w czasie II Wojny Światowej [według „Models of motion detection”, A. Borst, *Nature Neuroscience* (2000), 3: 1168].
- XVII. Korelacja jest operatorem określającym podobieństwo dwóch funkcji. W przypadku jednowymiarowym oraz obu funkcji rzeczywistych wyraża się wzorem \$f * g = \int f(t) \cdot g(t - \tau) dt\$