



СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ



Журнал публикует оригинальные статьи, обзоры, краткие сообщения и хронику по всем вопросам физиологии, морфологии, биофизики, психофизики сенсорных систем, сенсорной биологии, технических сенсорных систем и биосенсоров



НАУКА
— 1727 —



СОДЕРЖАНИЕ

Т. 38. N 3

ОБЗОРЫ

Слуховая система кровососущих комаров (Diptera, Culicidae)

Д. Н. Лапшин

3

Развитие методов предварительной обработки изображений для программной компенсации аномалий рефракции глаз наблюдателя

Н. Б. Аль-Казир, М. С. Ярыкина, Д. П. Николаев, И. П. Николаев

31

СЛУХОВАЯ СИСТЕМА

Воспринимаемые траектории циклического движения звуковых образов

Л. Б. Шестопалова, Е. А. Петропавловская, Д. А. Саликова, П. И. Лелягин

51

МОДЕЛИРОВАНИЕ СЕНСОРНЫХ ПРОЦЕССОВ

О возможности использования фиксационных микросаккад для повышения качества видимых образов в фовеальной зоне

Д. С. Лебедев, А. В. Белокопытов, Г. И. Рожкова, Н. Н. Васильева, М. А. Грачева

63

Методические рекомендации по созданию сенсорных измерительных систем мониторинга частоты дыхания на основе обработки фотоплетизмографических сигналов

П. Б. Петренко

82

CONTENT

V. 38. N 3

REVIEWS

- Auditory system of blood-sucking mosquitoes (Diptera, Culicidae)
D. N. Lapshin 3
- Development of image pre-processing methods for software compensation of anomalous refraction of the observer's eyes
N. B. Alkzir, M. S. Yarykina, D. P. Nikolaev, I. P. Nikolaev 31
-

AUDITORY SYSTEM

- Perceived trajectories of cyclic sound movement
L. B. Shestopalova, E. A. Petropavlovskaya, D. A. Salikova, P. I. Letyagin 51
-

SENSORY PROCESS MODELING

- About the possibility of using fixation microsaccades to improve a quality of visible images in the foveal zone
D. S. Lebedev, A. V. Belokopytov, G. I. Rozhkova, N. N. Vasilyeva, M. A. Gracheva 63
- Methodological recommendations for the creation of sensor measurement systems for respiratory rate monitoring based on photoplethysmographic signal processing
P. B. Petrenko 82

УДК 595.771; 591.498; 591.485

СЛУХОВАЯ СИСТЕМА КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ (DIPTERA, CULICIDAE)

© 2024 г. Д. Н. Лапшин

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН 127051,
Москва, Большой Каретный переулок д. 19, стр. 1, Россия

E-mail: lapshin@iitp.ru

Поступила в редакцию 19.04.2024

После доработки 20.06.2024

Принята к публикации 23.06.2024

В обзоре приведено описание морфологии слуховых органов комаров — антенн и джонстоновых органов. Рассмотрены пространственные и частотные характеристики слуховых рецепторов в составе джонстоновых органов. Обсуждены принципы функционирования механизмов механотрансдукции в рецепторах. Приведены результаты исследования специфики восприятия комарами акустических сигналов при действии на их слуховую систему вибрации от машущих крыльев. Проанализирована роль акустической коммуникации в репродуктивном поведении комаров.

Ключевые слова: Culicidae, Aedes, Culex, комар, частотная настройка, акустическая стимуляция, диаграмма направленности, механизм слуха, брачное поведение, акустическое обнаружение прокормителей

DOI: 10.31857/S0235009224030016 EDN: BSGQLL

ВВЕДЕНИЕ

Кровососущие комары (Culicidae, Diptera) — эволюционно очень древние животные. Есть основания полагать, что эта группа насекомых сформировалась уже в юрском периоде (Borkent, Grimaldi, 2004). На современном этапе научный интерес ко всем аспектам биологии комаров определяется, в первую очередь, значением этих насекомых в качестве переносчиков опасных для человека заболеваний (Федорова и др., 2004; Васильева и др., 2019). Например, в последние годы, по-видимому, вследствие климатических изменений, в южных регионах России наблюдается распространение видов комаров, представляющих серьезную эпидемиологическую опасность (Федорова и др., 2017, 2018).

Для комаров характерно брачное поведение, основанное на одновременном излучении и восприятии акустических сигналов в процессе поиска и сближения с половым партнером. Слуховая система самцов при этом последовательно решает задачи акустического обнаружения пролетающей самки, ее локализации в пространстве и, возможно, определения видовой принадлежности. Такая модель поведения характерна для многих двукрылых, в том числе для представителей семейств Culicidae (Roth, 1948; Charlwood, Jones, 1979) и Chironomidae (Römer, 1970; Ogawa,

Sato, 1993). В связи с этим наибольший интерес исследователей был обращен к изучению возможностей самцов комаров селективно воспринимать сигналы конспецифических самок.

Есть также основания полагать, что в задачи слуховой системы комаров, помимо обеспечения внутривидовой коммуникации, входит акустическое обнаружение потенциальных объектов нападения по шуму движения или вокализации (Borkent, Belton, 2006; Bartlett-Healy et al., 2008; Menda et al., 2019; Лапшин, Воронцов, 2023; Lapshin, Vorontsov, 2023b).

Использование комарами слуховой информации в процессе поиска объектов нападения может дать им дополнительное преимущество, так как, в отличие от обоняния или зрения, восприятие низкочастотных акустических сигналов на небольших дистанциях практически не зависит от направления ветра и наличия экранирующей растительности.

АНТЕННЫ И ДЖОНСТОНОВЫ ОРГАНЫ

Восприятие звуковых колебаний у комаров осуществляется парными придатками на голове — антеннами (рис. 1) (Johnston, 1855; Roth, 1948; Tischner, Schief, 1955; Belton, 1974). Вызванные звуковыми волнами вибрации жгутика (флагеллума) антенн передаются многочисленным

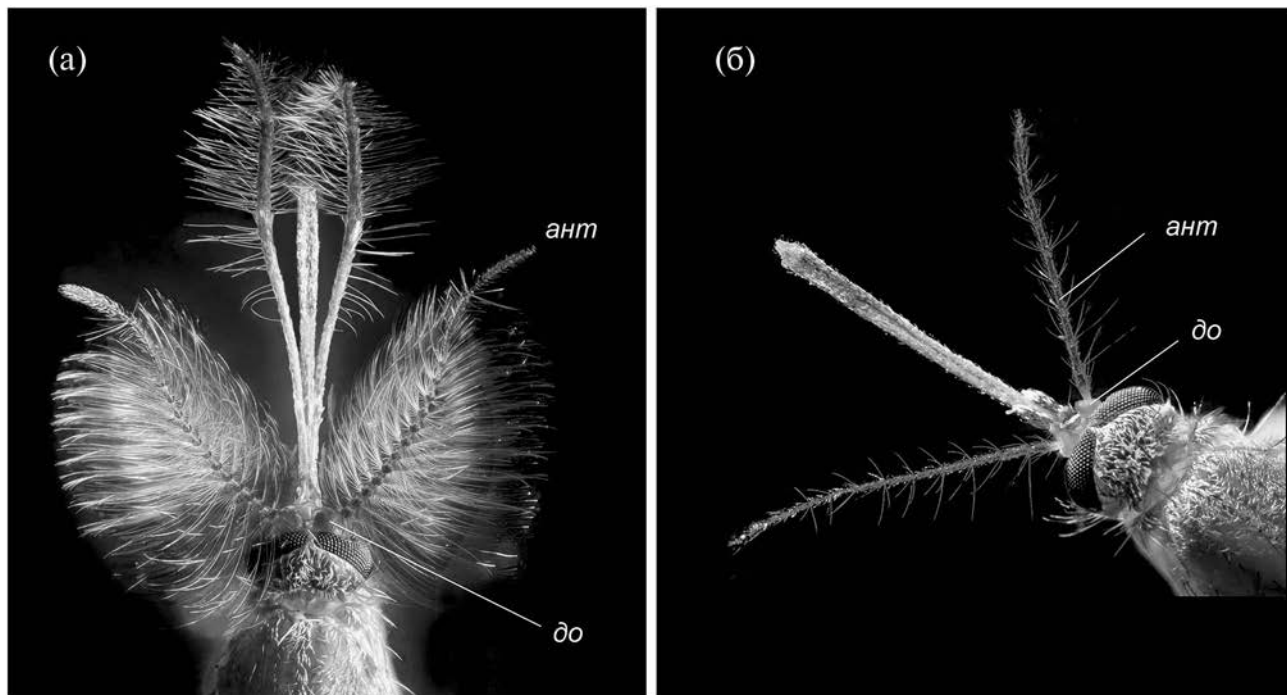


Рис. 1. Фотографии антенн и джонстоновых органов: *а* – самца, *б* – самки. Обозначения: *ант* – антенна, *до* – джонстонов орган.

сенсиллам джонстоновых органов (ДО) и затем преобразуются в переменные электрические потенциалы (Tischner, 1953; Belton, 1974). Дистальные сегменты антенн несут пучки волосков, придающие антеннам самцов характерный пушистый вид (рис. 1*а*). Такое опушение способствует увеличению эффективности антенн в качестве приемников колебаний воздуха. У самок опушение менее выражено (рис. 1*б*).

Джонстонов орган, содержащий большое количество механорецепторов (25 000 – у самцов и 7500 – у самок; Woo, Richards 1975*a, b*) расположен в основании антенны (педицеллуме). Рецепторы морфологически объединены по два или три в отдельные сенсиллы, натянутые между стенкой капсулы педицеллума и кутикулярными отростками третьего членика антенны – микроаподамами (Risler, Schmidt, 1967; Clements, 1999).

Система микроаподем числом около 70 внутри капсулы ДО напоминает каркас перевернутого зонтика (рис. 2). При действии на антенну звуковых волн колебания воздуха вызывают вибрации антенны. Эти вибрации через основание жгутика и базальную пластинку передаются микроаподамам и вызывают механическую деформацию прикрепленных к ним сенсилл. Механорецепторы в составе сенсилл при этом генерируют потенциалы (рис. 3), с некоторыми искажениями передающие форму акустической волны (Lapshin,

Vorontsov, 2017). Далее потенциалы по аксонам в составе антеннального нерва поступают в центры обработки акустической информации.

Джонстоновы органы совместно с антеннами обладают подвижностью относительно головы комара и тем самым определяют пространственное положение антенн. Особенно широк диапазон угловых регулировок у самок комаров: до 110° между антеннами и 20–60° в вертикальной плоскости (угловые данные ориентации антенн были определены у летавших комаров; Lapshin, Vorontsov, 2023*a*).

Так как физические характеристики антенн непосредственно влияют на чувствительность и частотные свойства слуховой системы в целом, в ряде работ были проведены подробные исследования механических реакций антенн на акустическую стимуляцию. Измерения с помощью лазерного виброметра показали, что антенны комаров можно представить как резонансные системы с определенной добротностью (Göpfert et al., 1999). У самок комаров *Culex pipiens pipiens* L. резонансная частота антенн $F_f = 307 \pm 8$ Гц и добротность по уровню 3 дБ $Q_3 = 1.38$, у самцов $F_m = 330$ Гц, $Q_3 = 1.92$ (Warren et al., 2009). Частотные характеристики антенн у комаров разных видов могут различаться. Например, у самцов *Culex quinquefasciatus* Say частота резонанса антенн $F_m = 382$ Гц, т.е. выше, чем у *Cx. p. pipiens* (330 Гц).

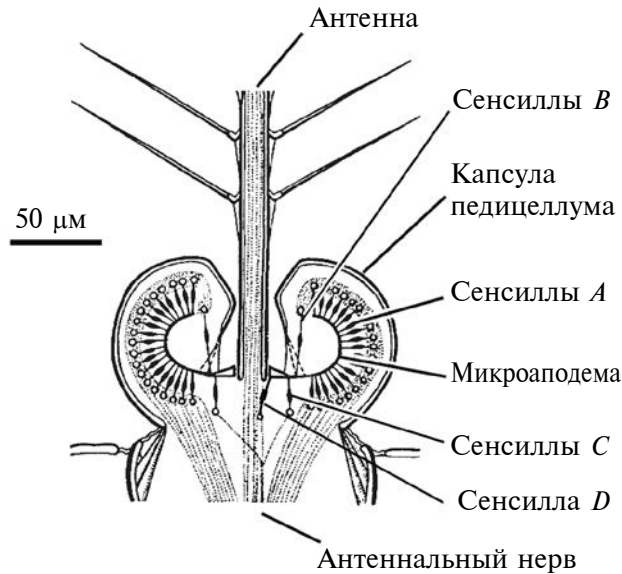


Рис. 2. Схема джонстонова органа (по Hart et al., 2011 с изменениями).

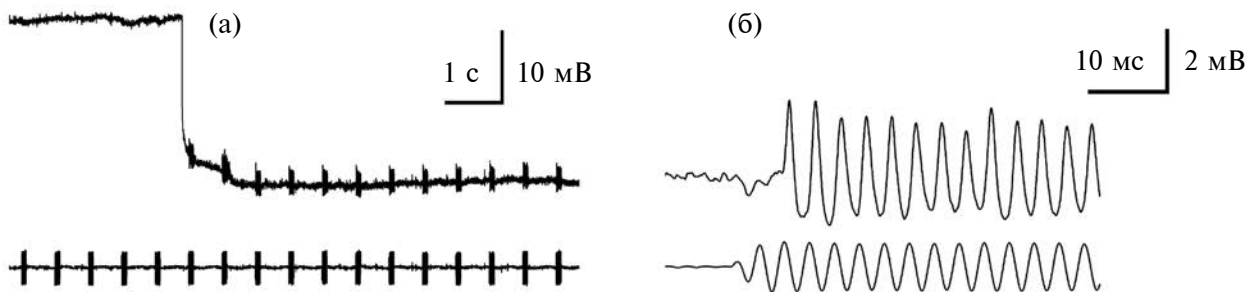


Рис. 3. Активность в аксоне антеннального нерва: момент перехода от внеклеточной регистрации к внутриклеточной (а, верхняя осциллограмма) на фоне действия тональных стимулирующих посылок (а, нижняя осциллограмма). Моменту перехода соответствует отрицательный скачок потенциала. Ответ на акустическую стимуляцию, зарегистрированный в аксоне слухового рецептора при внутриклеточном отведении (б, верхняя осциллограмма). Частота стимула 320 Гц, амплитуда 50 дБ SPVL (б, нижняя осциллограмма).

Резонансные частоты антеннальных волосков у самцов соответствуют диапазону 2600–3100 Гц, то есть существенно выше биологически значимого для комаров частотного диапазона (Görfert et al., 1999), поэтому влияние их резонансов на результирующие характеристики слуховой системы комаров несущественно.

Непосредственное измерение параметров движения микроаподем и электрофизиологической активности механорецепторов ДО затруднено из-за прочной кутикулярной оболочки педицеллума — ее частичное разрушение неизбежно должно приводить к нарушению функционирования ДО. По этой причине бо́льшая часть представлений

о работе механизмов преобразования звуковой информации в электрические потенциалы у комаров получена либо на основании результатов математического моделирования, либо по аналогии со сходными системами других животных.

Основной объем данных о частотной избирательности ДО ранее был получен на основе анализа “микрофонного” потенциала, который можно зарегистрировать с помощью металлического электрода, введенного в полость ДО (Tischner, 1953; Тамарина и др., 1980; Cator et al., 2009). На основании таких измерений был сделан вывод, что частотную характеристику слуховой системы определяют резонансные свойства

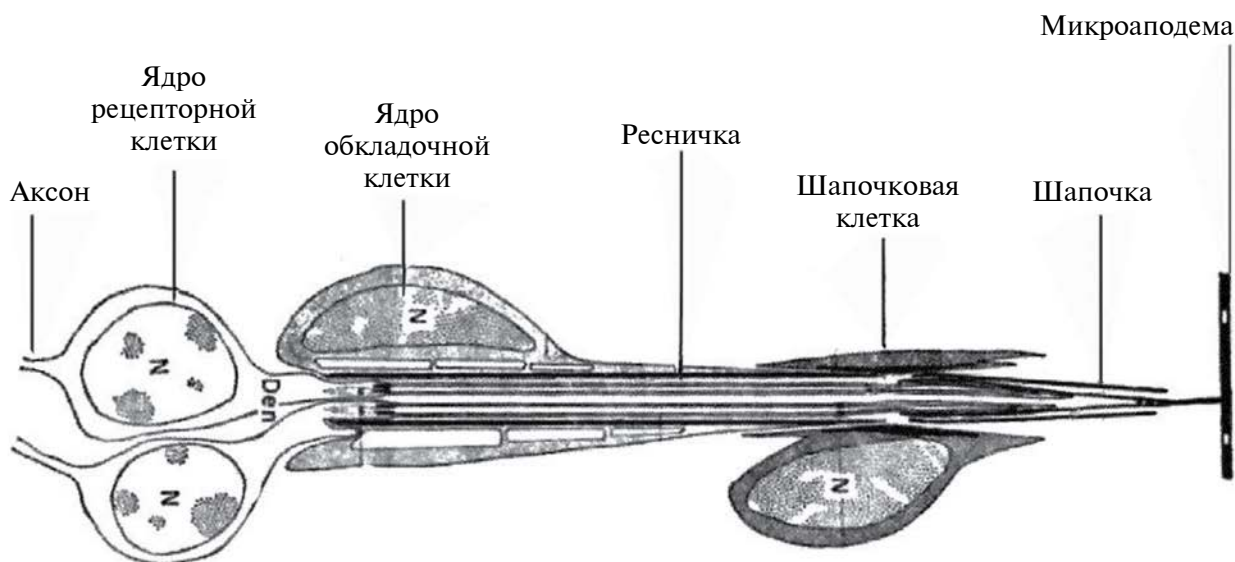


Рис 4. Схема строения сенсиллы типа А джонстонова органа самца комара (рисунок по Boo, Richards, 1975a, с изм.).

антенн и собственная настройка слуховых рецепторов джонстонова органа (Göpfert et al., 1999).

Однако последующие микроэлектродные измерения индивидуальных характеристик нейронов ДО показали, что рецепторы настроены на разные частоты, в том числе и за пределами диапазона изменчивости конспецифических сигналов (Lapshin, Vorontsov, 2013, 2017, 2021, 2023a).

Один из наиболее фундаментальных сдвигов в представлениях о работе слуховой системы комаров заключался в признании влияния нелинейности различной природы в процессах преобразования механических колебаний антенны в электрические потенциалы (Warren et al., 2009; Lapshin, 2012a, 2012b; Lapshin, 2012, 2013).

Тим Цимер и соавторы при исследовании геометрической модели деформации рецепторов в процессе синусоидального качания проксимальной части антенны и системы микроаподем показали, что уже на уровне механики возникают нелинейные искажения, причем при определенных условиях эти искажения настолько значимые, что вторая гармоника становится по амплитуде выше, чем первая (Ziemer et al., 2022). Однако эта модель была построена исходя из предположения о геометрически жесткой конструкции микроаподем, т.е. без учета влияния упругой деформации при отклонении жгутика антенны от положения равновесия. В частности, при учете изгибной деформации микроаподем можно ожидать, что основное смещение будет распространяться от основания антенны вдоль сечения микроаподем, а не поперек.

Джонстонов орган комара считается самым чувствительным приёмником механических колебаний у членистоногих животных: ДО самца реагирует на синусоидальные движения кончиков жгутиков антенн с амплитудой всего 7 нм относительно положения покоя. При длине жгутика около 3.3 мм эквивалентное угловое отклонение составляет порядка $2 \cdot 10^{-6}$ рад. Такие отклонения соответствуют смещению вершины Эйфелевой башни не более чем на 0.7 мм (Göpfert, Robert, 2000).

СТРОЕНИЕ СЛУХОВЫХ СЕНСИЛЛ ДЖОНСТОНОВА ОРГАНА

Сенсиллы ДО разделяют на четыре типа: А, В, С, D (Boo, Richards, 1975a).

Сенсиллы типа А составляет более 97% от общего числа и занимают большую часть объема ДО. Тип В представлен 200–230 сенсиллами, расположенными дистально в верхней части капсулы ДО; тип С представлен двумя клетками, расположенными центрально под основанием антеннального жгутика; тип D представлен единственным рецептором, расположенным под флагеллярным фланцем.

Сенсилла типа А состоит из двух морфологически сходных биполярных рецепторных клеток, двух вспомогательных клеток (обкладочной и шапчочковой) и двух экстрацеллюлярных структур – длинной трубчатой шапочки и так называемой кутикулярной оболочки (рис. 4). Аксоны рецепторных клеток диаметром обычно около

1 мкм включены в антеннальный нерв. В дендрите рецептора концевая часть представлена девятидублетной реснитчатой структурой. Ресничные структуры проходят через удлиненное внеклеточное пространство и заканчиваются в шапочке. Перед шапочкой в реснитчатой структуре наблюдается расширение. Концевые нити шапочек прикреплены к кутикулярным зубцам на микроаподамах.

Тип *B* отличается от типа *A* тем, что содержит три рецепторных клетки, две из которых морфологически аналогичны клеткам в сенсилле типа *A*, а третья не имеет обычного реснитчатого строения, эта часть преобразована в пакет из множества микротрубочек.

Сенсиллы *C* и *D* включают по две рецепторные клетки и отличаются от типов *A* и *B* тем, что шапочковая клетка прикрепляет сенсорные нейроны к эпидермису под базальной пластинкой (Yack, 2004). Типы *C* и *D*, скорее всего, выполняют проприоцептивную функцию.

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ СЛУХОВЫХ РЕЦЕПТОРОВ КОМАРОВ. ОБЕСПЕЧЕНИЕ ДИНАМИЧЕСКОГО ДИАПАЗОНА

Регистрируемые пороговые характеристики рецептора зависят от механической настройки антенны, диаграммы направленности и собственной частотной настройки рецептора, поэтому измерение индивидуальных порогов необходимо проводить после предварительного определения оптимальной частоты и наилучшего направления для исследуемой клетки.

По-видимому, вследствие особенностей действия адаптационных механизмов в слуховой системе комаров при измерении порогов наблюдается гистерезис: порог, измеренный при постепенном повышении уровня стимула, как правило, выше порога, измеренного при уменьшении уровня до подпороговых значений. С учетом этого обстоятельство измерения порогов надо проводить однотипно, например при постепенном увеличении уровня стимуляции от подпороговых значений (Lapshin, Vorontsov, 2013).

Частота основного резонанса антенны самца *Cx. p. pipiens* равна 328 Гц (Warren et al., 2009). Самые низкие пороги 22–27 дБ SPVL (Sound Particle Velocity Level) были зафиксированы у самцов этого вида в диапазоне от 185 до 205 Гц (Lapshin, Vorontsov, 2019), тогда как рецепторы, настроенные на более высокие частоты, оказались в среднем менее чувствительными (Lapshin, Vorontsov, 2021). Из факта несоответствия частотных оптимумов антенны и рецепторов можно сделать вывод, что результирующая настройка

ДО в основном определяется свойствами сенсорных клеток, а не механикой антенны.

В процессе сближения самца с самкой уровень звука на входе его слуховой системы возрастает во много раз (Robert, Göpfert, 2002), поэтому на заключительных этапах сближения наиболее чувствительные рецепторы могут испытывать перегрузки. Путь решения этой проблемы известен для слуховых систем других насекомых, в частности ночных чешуекрылых (Roeder, Treat, 1957) или дрозофил (Clemens et al., 2018): слуховые системы этих насекомых содержат рецепторы с различной чувствительностью, в комплексе перекрывающие потребный динамический диапазон.

В ходе тестирования комаров в электрофизиологических экспериментах также были обнаружены клетки более высокими порогами по сравнению с наиболее чувствительными нейронами (Lapshin, Vorontsov, 2019, 2021). Следует отметить, что при внеклеточной регистрации рецепторных ответов от антеннального нерва в большинстве случаев основной вклад в суммарный потенциал вносят наиболее чувствительные широкополосные рецепторы. Их активность маскирует реакции менее чувствительных клеток, поэтому последние бывает трудно обнаружить обычными электрофизиологическими методами. Это обстоятельство в итоге искажает статистику распределения характеристик исследованных рецепторов ДО.

АКТИВНОЕ УСИЛЕНИЕ В ДЕНДРИТЕ РЕЦЕПТОРА

В начале текущего века у комаров были обнаружены спонтанные колебания антенн в отсутствие внешнего звука. Антенны самок вибрировали на частоте приблизительно 250 Гц, а у самцов – около 430 Гц, причем эти колебания можно было индуцировать фармакологически (Göpfert, Robert, 2001). Возникновение автономных вибраций в отсутствие внешней акустической стимуляции, широко известно у позвоночных как спонтанная отоакустическая эмиссия, которую можно соотнести с самопроизвольной вибрацией антенн у комаров.

Подвижность волосковых клеток, действующих по принципу положительной обратной связи, усиливает механические резонансы, тем самым обеспечивает высокую чувствительность и частотную избирательность.

Для доказательства существования активного механизма в слуховой системе комаров *Toxorkimckites brevipalpis* Theobald была проведена экспериментальная проверка из четырех пунктов: 1) исследование метаболической уязвимости,

выраженное в снижении чувствительности и сдвиге частотной настройки рецепторов; 2) проявление механической нелинейности, которая также должна быть метаболически уязвима; 3) действие гипоксии на механическую реакцию и 4) наблюдение автономных вибраций в отсутствие внешней акустической стимуляции. В этих опытах одновременно измеряли с помощью сканирующего лазерного доплеровского виброметра механическую вибрацию антенны и миниатюрным дифференциальным микрофоном измеряли скорость колебаний частиц воздуха, действовавших на антенну (Göpfert, Robert, 2001).

В ходе экспериментов был обнаружен эффект нелинейности механического отклика антенны. Нелинейность была выражена в увеличении эффективности антенны в качестве приемника в области действия наиболее слабых звуков. У мертвых комаров эффект нелинейности пропал. Спектральный пик, соответствующий спонтанной вибрации антенны, после смерти насекомого также падал по амплитуде, в то время как реакции на других частотах оставалась некоторое время неизменными.

По аналогии со слуховыми системами позвоночных ожидалось, что в реакциях антенн комаров гипоксия будет вызывать обратимое подавление нелинейности (Manley et al., 1988; Köppl, Manley, 1993). Однако у самцов комаров эффект оказался иным. Пик максимальной чувствительности при гипоксии обратимо сдвигался примерно на 100 Гц в сторону более низких частот, увеличивался по амплитуде и обострялся. У самок гипоксия подавляла вибрации антенн. Причины этих эффектов остались невыясненными. По мнению авторов, вызванные гипоксией вибрации антенн самцов возбуждались эндогенным генератором (Göpfert, Robert, 2001). Тем не менее по другим признакам (метаболически зависимые спонтанные вибрации, нелинейные реакции на слабые внешние воздействия) можно было принять гипотезу о влиянии активных механизмов на процессы механотрансдукции в рецепторах ДО комаров.

Vjörn Nadrowski с соавторами опубликовал теоретическую статью, посвященную влиянию теплового шума на работу динамических систем, функционирующих вблизи бифуркации Хопфа (критической точки, в которой при изменении тех или иных параметров меняется устойчивость системы и возникают периодические колебания). Работа, в первую очередь, была посвящена активным процессам в слуховых волосковых клетках позвоночных. Однако авторы указывают, что свойства системы, работающей в области колебательной неустойчивости типа бифуркации

Хопфа, характерны для любой динамической системы, находящейся на грани устойчивости. Такая универсальность не позволяет точно определить конкретный микроскопический механизм, лежащий в основе активного процесса усиления (Nadrowski et al., 2004).

В основе активного механизма усиления, основанного на действии внутренней положительной обратной связи (рис. 5а), предполагается наличие системы механочувствительных ионных каналов, открывающихся под воздействием деформации мембраны, неких двигателей, в своем активном состоянии дополнительно повышающих вероятность активации каналов, и положительной обратной связи между механочувствительной мембраной и двигателем, например, посредством выхода ионов Ca^{2+} при открывании каналов (рис. 5б). За счет действия положительной обратной связи в системе растет усиление и частотная избирательность (рис. 5в). Усилие от двигателя должно передаваться также ретроградно в сторону антенны и вызывать ее механическую вибрацию. Такой эффект, действительно, наблюдается при измерении механических колебаний антенн комаров.

В активных системах определяющим оказалось влияние шумовых флуктуаций, возникающих, в частности, из-за броуновского движения молекул жидкости и стохастического закрытия каналов трансдукции. Шум размывает различие между активными колебаниями и случайными флуктуациями и, таким образом, скрывает бифуркацию между колебательным и неосцилляторным состояниями.

Отсутствие случайных флуктуаций в окрестностях рабочей точки на линии бифуркаций Хопфа привело бы к нарастанию до бесконечности чувствительности системы и ее частотной избирательности. Очевидно, что активный механизм очень критичен к положению рабочей точки, в которой сохраняется наиболее высокая чувствительность. Пока не ясно, какими механизмами саморегуляции достигается стабилизация режима рецепторов, особенно если учесть, что комары воспринимают звук в полете.

Основными кандидатами на роль источника эндогенных колебаний рассматриваются реснички дендритов сенсорных нейронов ДО (Göpfert, Robert, 2001). Большая часть доказательств в поддержку этой гипотезы была получена в результате измерений антенного приемника дрозофилы, ДО которых имеет сходную с комарами организацию. В этих опытах было показано, что генерация спонтанных вибраций происходит вследствие активного нелинейного процесса, связанного с ресничками слуховых нейронов

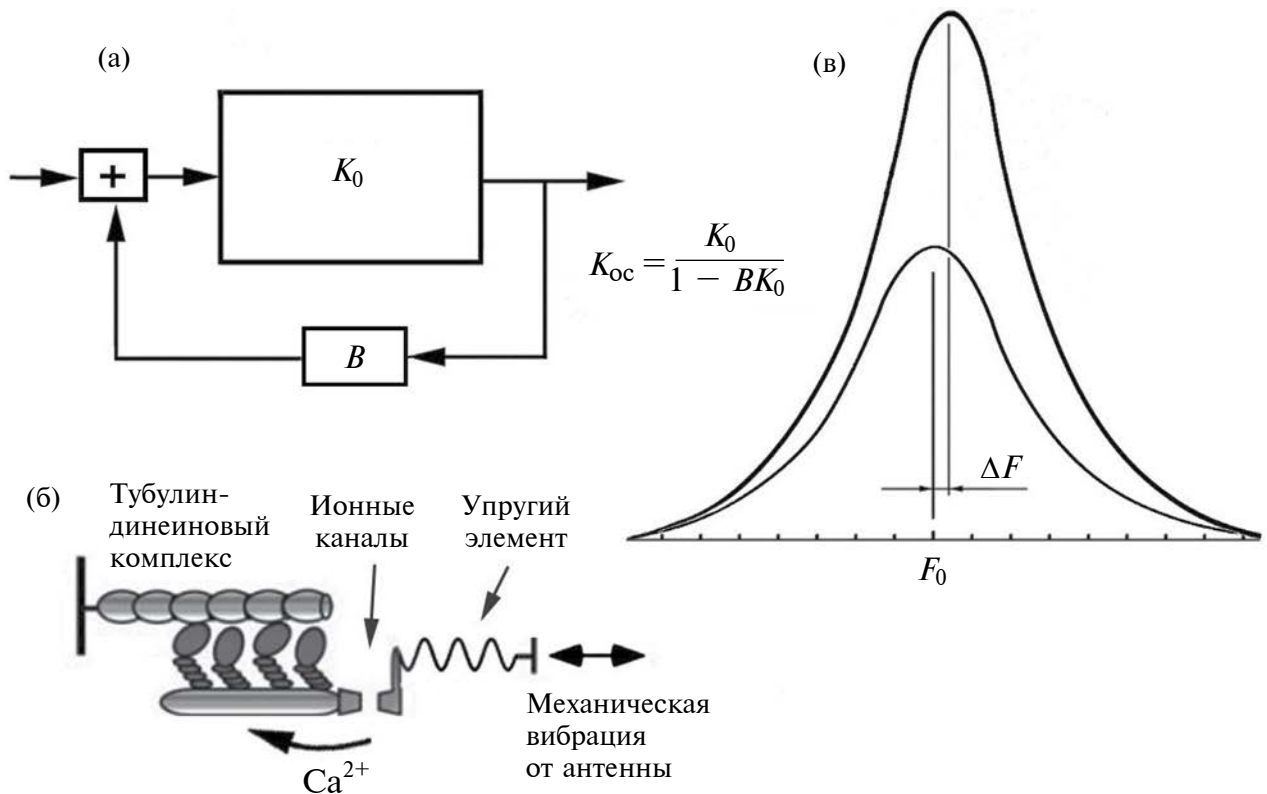


Рис. 5. Положительная обратная связь:

a – обобщенная блок-схема системы, охваченной петлей положительной обратной связи, формула коэффициента передачи такой системы приведена на рисунке справа от блок-схемы. Основной канал системы с исходным коэффициентом передачи $K_0 > 1$, сигнал с его выхода через блок положительной обратной связи с коэффициентом передачи $B < 1$ суммируется (+) с входным сигналом системы. При приближении произведения $K_0 \cdot B \rightarrow 1$ $K_{oc} \rightarrow \infty$. Этот режим соответствует переходу системы в состояние автовозбуждения;

б – упрощенная схема модуля механотрансдукции, состоящего из одного ионного канала, адаптационного молекулярного двигателя и упругого элемента (рисунок по Nadrowski et al., 2008 с изменениями); положительная обратная связь обеспечивается за счет высвобождения ионов кальция при растяжении рецепторной мембраны;

в – изменения формы кривой настройки частотно-избирательного элемента при действии положительной обратной связи: увеличение усиления на оптимальной частоте, обострение настройки (т.е. увеличение добротности) и сдвиг частоты оптимума.

(Göpfert, Robert, 2003; Göpfert et al., 2005; Nadrowski et al., 2008).

На молекулярном уровне основной двигатель в системе положительной обратной связи – это белковый комплекс динеин–тубулин (Wagren et al., 2010). В такой системе спонтанные вибрации генерируются из-за взаимодействия между кинетикой активации каналов преобразователя и адаптационным мотором на основе белкового комплекса динеин–тубулин.

Необходимо также отметить, что циклическое движение является естественным для этого комплекса. Как показали эксперименты *in vitro*, присутствия микротрубочек было достаточно для активации колебательного движения динеин-АТФазы (Kamimura, Kamiya, 1989; Shingyoji et al. 1998). По существу, динеин-тубулиновая система аналогична миозиновому адаптационному

мотору волосковых клеток позвоночных (Kernan, Zuker, 1995).

Основные принципы конструкции и специфические белки динеин-тубулинового мотора, который приводит в действие жгутики и реснички эукариот, сохранялись на протяжении всей эволюции жизни Земли от водорослей до человека. В связи с этим отдельные моменты управления и регуляции активных механизмов можно изучать на других организмах. В частности, на хламидомонадах (*Chlamydomonas*) была исследована подвижность ресничек и жгутиков в зависимости от изменений концентрации внутрифлагеллярного кальция. Авторы на основании результатов своих экспериментов показали, в частности, что кальциевая регуляция подвижности жгутиков включает управление скольжением микротрубочек (Gokhale et al., 2009).

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В АНТЕННАЛЬНОМ НЕРВЕ И АКСОНАХ РЕЦЕПТОРОВ ДЖОНСТОНОВА ОРГАНА

При электрическом контакте микроэлектрода с поверхностью кутикулы в основании ДО на фоне акустической стимуляции регистрируется периодический ответ, сильно обогащенный высшими гармониками. Такой тип реакции по спектральным параметрам близок к микрофонному потенциалу, который можно зарегистрировать металлическим электродом в полости ДО (Тамарина и др., 1980). После прокола электродом кутикулы и в процессе его дальнейшего погружения в направлении антеннального нерва ответный сигнал возрастает по амплитуде и приобретает характерную форму с отрицательными выбросами (экстраклеточное отведение).

Основные особенности такой активности – большой уровень второй гармоники в спектре и фазовая синхронизация с синусоидальным заполнением стимула. Вторая гармоника в ответе иногда настолько превышает по амплитуде первую, что создается впечатление удвоения частоты. Быстрые колебания, как правило, наблюдаются в сумме с медленной отрицательной волной, по длительности превосходящей длительность стимулирующей посылки (Lapshin, Vorontsov, 2017; Воронцов, Лапшин 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024).

При очень медленном смещении микроэлектрода иногда наблюдался переход от внеклеточного типа отведения к внутриклеточному, который начинался с отрицательного скачка потенциала с амплитудой порядка 20 мВ (рис. 3а). Форма ответных потенциалов после такого перехода резко изменялась за счет увеличения уровня первой гармоники (рис. 3б), одновременно в несколько раз возрастала амплитуда ответа (Лапшин, 2012; Lapshin, 2012; Lapshin, Vorontsov, 2017). Таким образом, в аксонах слуховых рецепторов информация об акустических сигналах передается в аналоговом виде, а не в форме спайков.

Для объяснения эффекта удвоения частоты в условиях внеклеточной регистрации электрических ответов рецепторов ДО была выдвинута гипотеза, объясняющая эффект присутствием в составе рецепторного комплекса ДО клеток, реагирующих не только на растяжение, но и на сжатие, т.е. реагирующих на один и тот же стимул взаимно противофазно (Warren et al., 2010). Эта гипотеза получила подтверждение в процессе исследования рецепторов ДО с помощью методики включения слуховой системы комаров во внешний контур положительной обратной связи. При этом в качестве стимула, управляющего динамиками, использовался

сигнал, зарегистрированный микроэлектродом в антеннальном нерве. При наличии в контуре частотно-избирательного рецептора возникала генерация на частоте, близкой к его настройке (Lapshin, Vorontsov, 2013, 2017, 2019, 2023a).

Поскольку такой метод возбуждения активности рецептора чувствителен к суммарному фазовому сдвигу в цепи обратной связи, при ее инверсии следовало ожидать перехода к режиму локального подавления шумов (т.е. к режиму отрицательной обратной связи) в том же частотном диапазоне, где до инверсии наблюдалась генерация (рис. 6).

Описанная картина оказалась справедливой для тех случаев, когда в цепи обратной связи наблюдалась активность только одного рецептора. Однако наиболее часто возникала ситуация, при которой в одном и том же отведении одновременно присутствовала активность двух рецепторов. При инверсии обратной связи помимо зоны торможения одновременно возникала генерация на другой частоте.

Таким образом, можно было сделать вывод, что оба исследуемых рецептора противофазно реагировали на один и тот же стимул. В связи с этим логично вспомнить, что наиболее многочисленными сенсиллы *A* джонстоновых органов

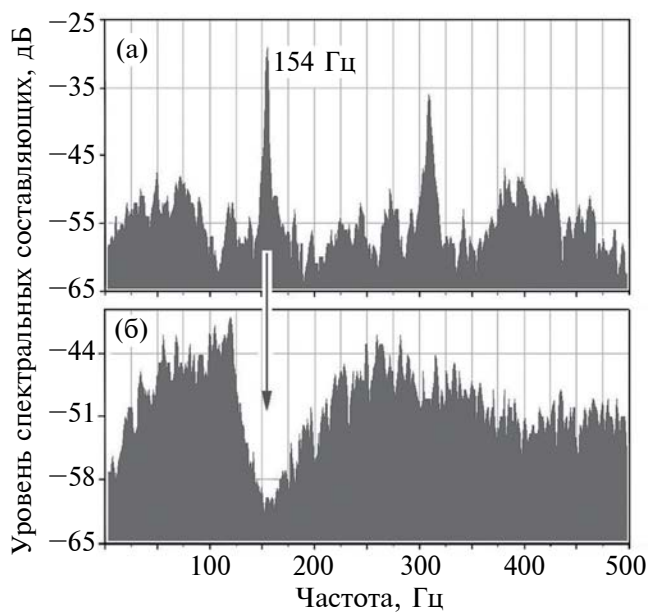


Рис. 6. Спектры электрической активности в антеннальном нерве на фоне действия обратной связи в канале акустической стимуляции: *а* – автовозбуждение на частоте 154 Гц в режиме положительной обратной связи; *б* – локальное подавление шумов при инверсии фазы сигнала обратной связи (т.е. при действии отрицательной обратной связи) на частоте, где ранее наблюдалось автовозбуждение. Самка *Aedes excrucians*, рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2013) с изменениями.

комаров как раз включают два морфологически сходных механорецептора (Boo, Richards, 1975a, 1975b).

СПОНТАННАЯ ГЕНЕРАЦИЯ

Работа рецепторного комплекса ДО в области малых сигналов базируется на принципе активного усиления. В свою очередь, механизм активного усиления включает локальную положительную обратную связь в механизме трансдукции. При использовании положительной обратной связи всегда существует вероятность того, что ее уровень достигнет критического значения, при котором система переходит в режим непрерывной высокоамплитудной генерации, которая сопровождается механической вибрацией молекулярных двигателей механорецепторов.

Подобная смена режима может возникнуть в результате действия нейромодуляторов, например октопамина (Воронцов, Лапшин, 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024), либо в условиях гипоксии (Göpfert, Robert, 2001). Было высказано предположение, что спонтанная генерация контролируется и подавляется эфферентной иннервацией слуховой системы, причем при блокировании эфферентной передачи снимается подавление генерации (Su et al., 2018).

Эта гипотеза объясняет, в частности, специфическое действие гипоксии на динамику вибрации антенн комаров (Göpfert, Robert, 2001). Анализ математической модели системы активного восприятия, учитывающей влияние инерционного звена, каким является антенна насекомого совместно со структурами ДО, показал, что частотный оптимум всей системы в целом должен сдвигаться в область более низких частот при снижении интенсивности стимуляции (Nadrowski, Göpfert, 2009). Соответственно, при увеличении амплитуды сигнала частота собственной настройки рецепторов будет возрастать. Этот вывод согласуется с экспериментальными наблюдениями, в которых спонтанная генерация, возникавшая в ДО комаров, как правило, была локализована выше по частоте по сравнению с тем диапазоном, в котором следовало ожидать значение первой гармоники звука полета конспецифической самки.

Спонтанные колебания проявляются в виде механической вибрации антенны (отклонения антенны до 400 нм; Göpfert, Robert, 2001) и в виде синхронных с механической вибрацией колебаний потенциала, регистрируемых в аксонах антеннального нерва (Lapshin, Vorontsov, 2017). Вместе с тем оптимумы чувствительности большинства слуховых рецепторов ДО расположены на более низких частотах по сравнению

с частотой спонтанной вибрации антенны, поэтому их активация на частоте спонтанных колебаний маловероятна.

Фармакологически индуцированные и спонтанно возникающие колебания выглядят сходным образом при регистрации механической вибрации антенны и при регистрации электрической активности в слуховом нерве на фоне сохранения чувствительности к внешним акустическим сигналам. Это позволяет предположить, что спонтанная генерация, возникающая в ДО комаров, представляют собой функционально значимое явление, а не патологическое состояние слуховой системы (Su et al., 2018).

Частотный диапазон колебаний, регистрируемых электродом в антеннальном нерве у самцов *Cx. p. pipiens* (400–560 Гц, в среднем 470 Гц), аналогичен диапазону изменчивости основного тона полета самцов в той же популяции, из которой были отобраны комары для исследования: 460–530 Гц (в среднем 500 Гц; Лапшин, 2012а). С учетом того, что полетная вибрация способствует улучшению слуховой чувствительности (Лапшин, 2011, 2012а; Lapshin, 2012), было высказано предположение, что у покоящегося комара спонтанно активные нейроны ДО замещают влияние полетной вибрации и позволяют сохранить, хотя бы частично, преимущества двухчастотной обработки акустического сигнала (Lapshin, Vorontsov, 2017).

Сообщалось, что в одних случаях генерация может быть подавлена внешними акустическими сигналами (Robert, Göpfert, 2002) или фиксацией антенны, тогда как в других опытах наблюдалась устойчивость генерации на фоне акустической стимуляции (Lapshin, Vorontsov, 2019). Такое разделение по устойчивости к внешнему воздействию можно объяснить степенью влияния адаптации на разные группы генерирующих клеток.

Внешняя акустическая стимуляция через эфферентные связи вызывает активацию адаптационных механизмов. Прекращение генерации происходит из-за снижения эффективности положительной обратной связи или из-за общего снижения чувствительности механизма трансдукции. В то же время клетки, генерация которых не зависит от акустической стимуляции, скорее всего, не регулируются адаптационными механизмами. Кроме того, реснички и жгутики в рецепторах ДО комаров могут независимо поддерживать как двигательные, так и сенсорные функции, а иногда и параллельно друг другу (Warren et al., 2010). За счет подобного разделения также возможна реализация механизмов генерации спонтанных колебаний с разной степенью зависимости от внешних факторов.

ДИАГРАММЫ НАПРАВЛЕННОСТИ АНТЕННЫ И РЕЦЕПТОРОВ ДЖОНСТОНОВА ОРГАНА

Для целенаправленного сближения с самкой самец должен обладать системой пространственной локализации источника акустических волн. В условиях острой конкуренции самцов комаров за самок на все звенья этой системы в процессе эволюции действовал отбор в сторону увеличения ее точности и быстродействия. Радиальное расположение механочувствительных сенсилл в капсуле джонстонова органа (Boo, Richards, 1975a, 1975b) предполагает возможность одномоментного определения направления прихода звука к соответствующей антенне.

Механическая деформация рецепторов в процессе восприятия звука наиболее выражена в плоскости качания антенны. По мере углового рассогласования пространственных оптимумов рецепторов и плоскости качания антенны выходные сигналы рецепторов будут уменьшаться пропорционально логарифму модуля косинуса угла рассогласования и стремиться к минимуму при приближении этого угла к 90° или 270° (т.е. в плоскости, перпендикулярной плоскости качания антенны).

Эти рассуждения справедливы для условия возбуждения первой гармоники в ответном сигнале слухового рецептора. Относительно второй гармоники действуют иные принципы. В частности, в плоскости, перпендикулярной плоскости качания антенны, сенсиллы ДО будут претерпевать растяжение дважды за один период синусоидального акустического стимула, т.е. отношение уровней второй и первой гармоник на этих ракурсах будет максимальным.

Диаграммы направленности слуховых рецепторов у самцов и самок *Cx. p. pipiens* были определены двумя экспериментальными методами: измерением порогов автовозбуждения в контуре положительной обратной связи (рис. 7) и порогов реакций на оптимальной частоте исследуемого рецептора на фоне варьирования пространственного положения акустического вектора (Lapshin, Vorontsov, 2019, 2023a). Так как режим стимуляции рецепторов ДО в контуре положительной обратной связи чувствителен к соотношению фаз акустического стимула и регистрируемого рецепторного ответа, в процессе измерения диаграмм направленности появилась возможность разделить активность рецепторов, противофазно реагирующих на однотипное отклонение антенны комара.

Диаграмма направленности одиночного рецептора при этом выглядит в полярных

координатах как асимметричный лепесток (рис. 7a). В противоположном направлении положительная обратная связь из-за инверсии полярности стимула преобразуется в отрицательную, и, следовательно, автогенерация в рецепторе не возникает. При тестировании двух противофазных рецепторов, активных в одном электрофизиологическом отведении, формируются два лепестка, ориентированные в противоположных направлениях (рис. 7б).

В процессе стимуляции синусоидальным сигналом диаграмма направленности получается всегда симметричной относительно центра диаграммы и по форме напоминает цифру 8. Ширина диаграмм направленности большинства рецепторов ДО составляла порядка 120° по уровню -6 дБ от максимума.

Согласно более ранним наблюдениям (Belton, 1967), самцы комаров не привлекаются акустическими сигналами, поступающими с больших расстояний, даже если эти сигналы содержат частоты, характерные для звуков полета конспецифических самок. Наиболее доступный для мелких насекомых способ оценки расстояния до источника звука – это измерение его углового положения в процессе собственных смещений в пространстве (параллактическая оценка расстояния).

В безветренную погоду самцы совершают в пределах роя зигзагообразные движения. Анализируя степень параллактического смещения звуковых источников, они, по-видимому, могут определять дальность до них. В таком случае внимание комаров в основном будет ограничено источниками звука на расстояниях, соизмеримыми с поперечным размером собственного роя.

Пространственная селективность реагирования на сигналы способствует стабилизации положения роя на местности и повышению помехоустойчивости канала связи между самками и самцами. Однако решение задачи текущей триангуляции накладывает жесткие требования на точность и быстродействие системы угловой локализации источников акустических сигналов. Этим, в частности, можно объяснить кажущуюся избыточной сложность строения ДО комаров (Lapshin, Vorontsov, 2019).

ЧАСТОТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РЕЦЕПТОРОВ

Из анализа суммарных “микрофонных” потенциалов следовало, что комары чувствительны к низкочастотным тонам, по крайней мере, до 20 Гц (пороги порядка 60 дБ SPVL) и нечувствительны к тонам выше 500 Гц (Warren et al., 2009). В поведенческих опытах также было

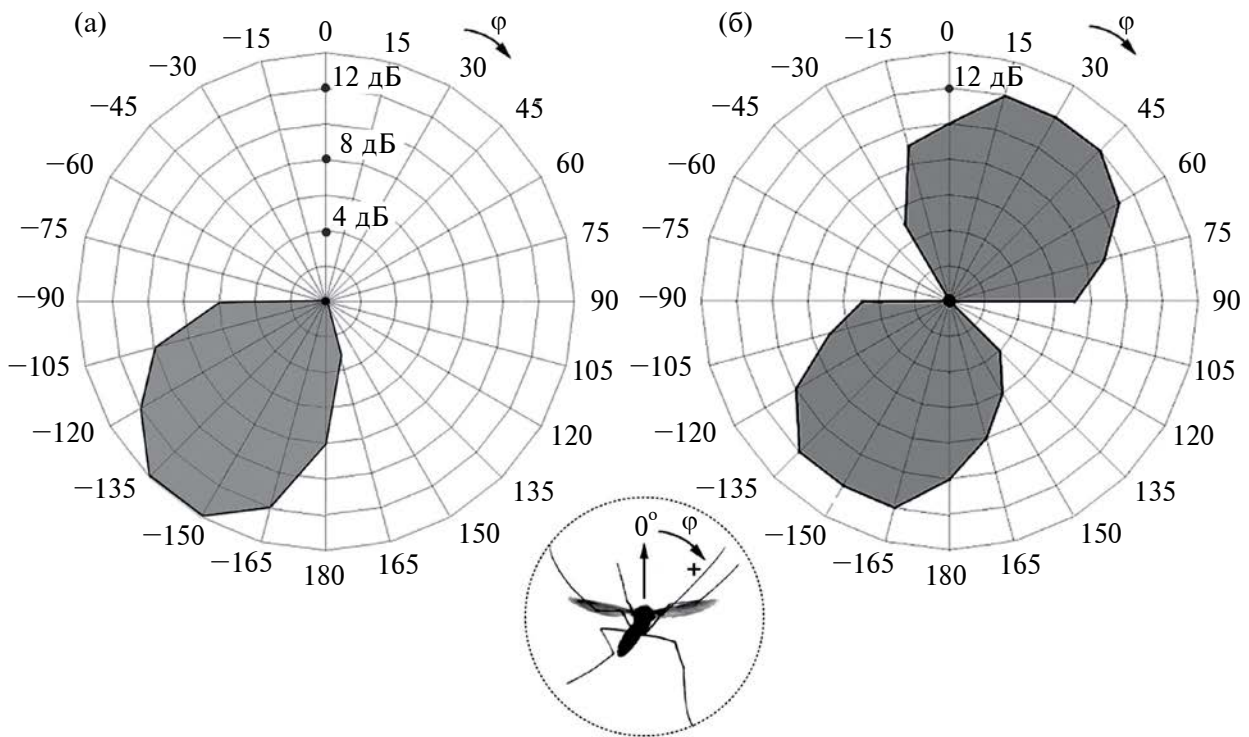


Рис. 7. Диаграммы направленности слуховых рецепторов левого ДО самок *Culex pipiens pipiens*, измеренные в процессе стимуляции в контуре обратной связи: *а* – диаграмма направленности одиночного рецептора, состоящая из одного униполярного лепестка (частота автовозбуждения 112 Гц); *б* – диаграммы двух рецепторов (частоты настройки 104 Гц и 77 Гц), активность которых одновременно была зарегистрирована в одной и той же области антеннального нерва. Рецепторы в этой паре реагировали в противофазе на акустическую стимуляцию, в режиме автовозбуждения их диаграммы направлены в противоположные стороны.

На врезке с изображением комара (вид сзади) показано нулевое положение и направление положительного отсчета угловой координаты φ . По радиусу диаграмм отложена относительная чувствительность (величина, обратная порогу автовозбуждения). Рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2023) с изменениями.

показано, что самцы и самки комаров активно реагируют на звуки полета друг друга, изменяя частоту взмахов крыльев (Gibson, Russell, 2006; Cator et al., 2009; Warren et al., 2009; Penetier et al., 2010; Aldersley et al., 2016).

Такая подстройка требует участия механизмов частотного анализа воспринимаемых сигналов как у самцов, так и у самок даже в тех случаях, когда они обнаруживают не сами исходные сигналы, а только продукты искажений, возникающие в результате смешивания на уровне ДО тонов полета самцов и самок (Warren et al., 2009; Arthur et al., 2010; Penetier et al., 2010; Simões et al., 2016).

Способность комаров к частотному анализу стала очевидной после обнаружения у самцов *Aedes diantaeus* Н. Д. К. реакции избегания в ответ на тональную стимуляцию в диапазоне частот 140–200 Гц (отрицательный фонотаксис), в то время как выше по частоте (220–320 Гц) эти же комары демонстрировали выраженный

положительный фонотаксис (Лапшин, Воронцов, 2018; Lapshin, Vorontsov, 2018).

При тестировании слуховых интернейронов головных ганглиев самцов *Cx. p. pipiens* было обнаружено, что нейронный комплекс слуховой системы образует, как минимум, две функциональные подсистемы: широкополосную и узконастроенную (Лапшин, 2011). Последние характеризовались полосой реагирования порядка 30 Гц по уровню +10 дБ от минимума аудиограммы при средней частоте оптимумов 200 Гц (эквивалентная добротность $Q_{10} = 200 : 30 = 6.7$). Эти результаты позволили предположить, что рецепторы ДО по своим частотным параметрам представляют собой гетерогенную группу.

Впоследствии гипотеза была подтверждена с помощью методики стимуляции ДО в контуре положительной обратной связи. Было показано, что слуховые органы самцов комаров включают примерно восемь групп рецепторов,

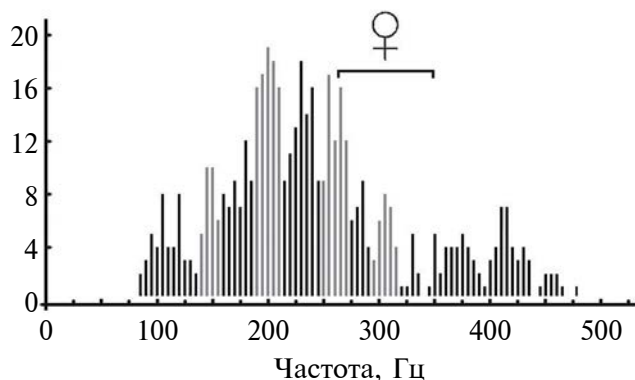


Рис. 8. Гистограмма распределения частот автовозбуждения (характеристических частот) слуховых рецепторов ДО самцов комаров *Culex pipiens pipiens*. По вертикальной оси – количество зарегистрированных рецепторов с характеристическими частотами в пределах одного бина шириной 5 Гц. Горизонтальной скобкой со знаком ♀ указан диапазон изменчивости основных тонов полета конспецифических самок. Серым цветом закрашены пики, объединяющие данные по рецепторам, которые реагировали противофазно по отношению к основной массе тестируемых клеток. Рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2017) с изменениями.

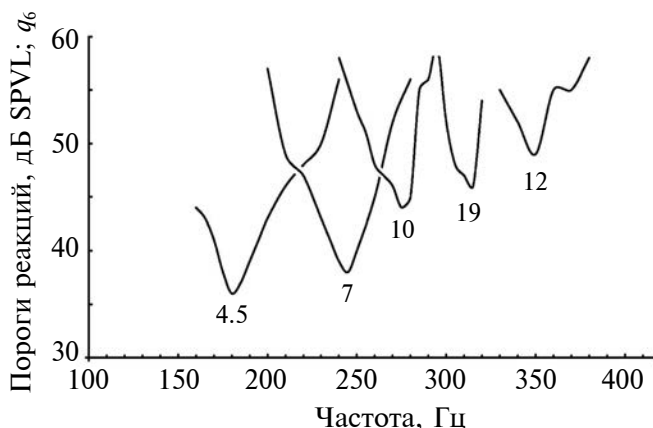


Рис. 9. Семейство аудиограмм узкополосных слуховых рецепторов. Данные электрофизиологических экспериментов с самцами *Aedes communis*. Цифрами при каждой кривой указано соответствующее значение добротности по уровню +6 дБ от порогового минимума (Q_6). Рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2019) с изменениями.

различающихся по частотной настройке (рис. 8). Диапазон восприятия всего рецепторного комплекса самцов составляет 80–470 Гц, однако большая часть рецепторов настроена в диапазоне частот 190–270 Гц (Lapshin, Vorontsov, 2017).

В последующих опытах на представителях *Aedes communis* De Geer удалось измерить частотно-пороговые характеристики отдельных рецепторов ДО (Lapshin, Vorontsov, 2021). Было подтверждено, что слуховые рецепторы образуют две функциональные группы, различающиеся

по форме частотных характеристик и минимальным порогам: узкополосные (добротность $Q_6 = 6–11$ или $Q_{10} = 4–7.6$) с оптимумами в диапазоне 180–350 Гц; рис. 9) и широкополосные. По-видимому, широкополосные рецепторы за счет высокой акустической чувствительности и широты частотного охвата обеспечивают обнаружение потенциально значимых сигналов, тогда как на узкополосных рецепторах осуществляется последующий частотный анализ, необходимый для идентификации воспринимаемых сигналов.

Экспериментальные данные о частотной настройке рецепторов ДО вошли в противоречие с результатами, полученными ранее (Cator et al., 2009). Эти исследователи зарегистрировали медленные гиперполяризационные потенциалы в ДО комаров *Aedes aegypti* L. при предъявлении тональных посылок с частотой заполнения 1.2 кГц. Однако неоднократные последующие попытки обнаружить ответы рецепторов ДО при действии столь высоких частот не дали положительных результатов (Лапшин, 2012а; Lapshin, 2012).

Реакции ДО на высокочастотные звуки лимитируются двумя факторами: прогрессирующим падением механической чувствительности антенн к внешним сигналам с ростом частоты выше резонанса антеннального комплекса (Göpfert et al., 1999) и неспособностью рецепторов ДО при стационарном состоянии насекомого реагировать на колебания с частотой выше 500 Гц (Warren et al., 2009).

Можно было бы допустить, что наблюдаемые различия определяются принадлежностью изученных комаров к двум разным родам, однако возможно и другое объяснение: медленные потенциалы формируются в головных ганглиях в ответ на информацию о внешних звуках, поступающую от альтернативных сенсорных каналов, например от волосковых сенсилл, локализованных на теле насекомого и не входящих в состав джонстоновых органов. Функционирование волосковых сенсилл не лимитируется частотными свойствами антенны, поэтому такие элементы могут сохранять высокую чувствительность в широком диапазоне частот (Shimozawa, Капоу, 1984).

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ЧАСТОТУ ОПТИМУМОВ СЛУХОВЫХ РЕЦЕПТОРОВ

В общем случае у насекомых возможна эндогенная терморегуляция, однако эффективность такой регуляции существенно зависит от размера насекомого и уровня его метаболизма. Например,

ночные бабочки-совки (Noctuidae) способны поддерживать внутреннюю температуру тела за счет большой мышечной нагрузкой во время полета (Bartholomew, Heinrich, 1973). У мелких насекомых, таких как кровососущие комары (Culicinae) или комары-звонцы (Chironomidae), возможность эндогенной терморегуляции практически отсутствует. Это выражается, в частности, в сильной зависимости частоты взмахов крыльями от температуры (Sotavalta, 1947; Römer, 1970).

Поскольку звуки полета у комаров используются в качестве коммуникационных сигналов, логично было бы предположить, что частоты взмахов крыльями и настройки слуховых нейронов самцов и самок согласованно изменяются в зависимости от температуры (Lapshin, Vorontsov, 2021).

Температурная зависимость биофизических характеристик крылового аппарата и слуховых рецепторов комаров была определена экспериментальным путем в процессе измерения частотно-пороговых характеристик роившихся в природе самцов комаров *Ae. communis* и параллельной регистрацией суммарного акустического сигнала от того же роя (Lapshin, Vorontsov, 2021). Для последующего сопоставления результатов, полученных при разных температурах воздуха, был определен коэффициент пропорциональности $k = 0.02 \text{ C}^{-1}$ в формуле

$$F_{t_2} = F_t(1 - k|\Delta t|),$$

где $|\Delta t|$ – абсолютное значение разности температур между температурой t_2 в градусах Цельсия, к которой приводят данные, и температурой t в момент пороговых измерений на частоте F_t при условии, что $t > t_2$. Для нормализации данных от более низких температур к более высоким использовалась обратная формула: $F_{t_2} = F_t/(1 - k|\Delta t|)$.

Эти формулы позволяют привести к единым условиям экспериментальные данные, полученные при разных температурах окружающего воздуха.

ЭФФЕРЕНТНАЯ И ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

Несколько десятилетий назад у комаров была обнаружена система эфферентной регуляции ДО (Andrés et al., 2016). Показано, что ДО получает октопаминергическую, серотонинергическую (Xu et al., 2022) и другие виды эфферентной иннервации.

Октопамин (ОА) модулирует слуховые характеристики самцов комаров в суточном ритме, и этот процесс коррелирует с периодом их роения

(Georgiades et al., 2022). У комаров *Ae. aegypti* для рецепторов октопамина AaOAB2-R характерна выраженная экспрессия в антеннах и роструме у взрослых самцов (Finetti et al., 2023).

Торакальная инъекция ОА вызывала увеличение жесткости жгутика антенны и, следовательно, увеличение частоты его механической настройки (Andrés et al., 2016, Georgiades et al., 2022). Последующее введение антагониста ОА-рецепторов фентоламина индуцировало почти полный возврат механики антенны к ее исходному состоянию, демонстрируя специфичность воздействия ОА на функцию слуха. Примечательно, что после введения ОА частота спонтанных осцилляций не изменялась.

В обзоре данных о слуховой эфферентной системы комаров (Loh et al., 2023) авторы обобщили эффекты различных нейротрансмиттеров, включая ОА, серотонин и гамма-аминомасляную кислоту. Все нейротрансмиттеры, которые влияли на слух, вызывали увеличение частоты механической настройки антенн.

Существует еще одна возможная цель октопаминергической модуляции: частотная настройка рецепторов, на которую ОА мог бы влиять независимо. Торакальная инъекция ОА самцам комаров приводила к сдвигу аудиограмм слуховых рецепторов в сторону более высоких частот примерно на половину октавы (рис. 10; Воронцов, Лапшин, 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024).

Математическое моделирование показало, что обнаруженный эффект нельзя объяснить только

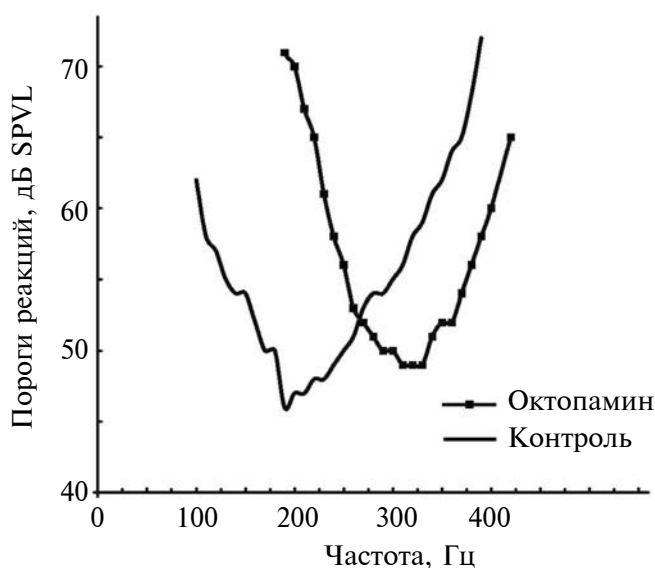


Рис. 10. Частотная перестройка слуховой системы самцов комаров *Culex pipiens pipiens* после инъекции в гемолимфу насекомого октопамина. Рисунок по (Воронцов, Лапшин, 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024) с изменениями.

увеличением частоты механической настройки антенн. В то же время анализ показал, что сдвиг кривых настройки рецепторов в сторону более высоких частот включал синергические эффекты ОА на механические свойства антенны и на избирательные свойства слуховых рецепторов ДО.

ВЛИЯНИЕ ПОЛЕТНОЙ ВИБРАЦИИ НА СЛУХОВОЕ ВОСПРИЯТИЕ КОМАРОВ

Рецепторные системы животных являются нелинейными элементами, и ДО комаров в этом смысле не составляет исключения (Jackson, Robert, 2006; Ziemer et al., 2022). Процессы, развивающиеся в нелинейных системах под воздействием сильной вибрации, подчиняются хорошо известным физическим закономерностям.

В общем случае в результате нелинейного преобразования суммы двух периодических сигналов с частотами F_1 и F_2 формируется ряд комбинационных гармоник с частотами $|mF_1 \pm nF_2|$, где m и n – целые числа (Харкевич, 1962). Под нелинейностью понимается отклонение от прямой пропорциональности между внешним воздействием на исследуемый элемент и его откликом на это воздействие. В частности, амплитуда ответов рецепторов ДО с увеличением интенсивности раздражения растет нелинейно и имеет характер, близкий к логарифмическому.

Влияние нелинейности становится особенно значимым при действии на антенны летящего комара акустической вибрации, вызванной работой собственного крылового аппарата. Как показали электрофизиологические исследования, в ответах рецепторов ДО самцов комаров на фоне имитации условий полета формируются комбинационные гармониками, действие которых вызывает специфическую активность как слуховых рецепторов (Jackson, Robert, 2006; Warren et al., 2009; Gibson et al., 2010; Лапшин, 2012а, 2012б; Lapshin, 2012, 2013), так и интернейронов (Лапшин, 2011).

Восприятие внешних сигналов на уровне рецепторов ДО в условиях имитации полета характеризуется четырьмя основными особенностями: 1) амплитудной модуляцией ответов рецепторов, параметры которой зависят от соотношения частот тестового (внешнего) стимула и имитатора полета; 2) снижением слуховых порогов в среднем на 7 дБ по сравнению с результатами измерений, выполненными в стационарных условиях; 3) возникновением дополнительной зоны акустической чувствительности в диапазоне выше частоты имитации полета (зеркальный канал); 4) наличием в ДО рецепторов, невосприимчивых к условиям имитации полета. Несмотря на то, что первые три эффекта из перечисленных

представляют разные стороны одного процесса, их можно рассматривать по отдельности в контексте основных задач слуховой системы самцов комаров – акустического обнаружения, пространственной локализации и, возможно, видовой идентификации летящей самки.

Амплитудная модуляция

Американские исследователи (Cator et al., 2009) на основании регистрации “медленных потенциалов” в ДО и наблюдений эффектов акустического взаимодействия самцов и самок комаров *Ae. aegypti* сделали вывод, что при сближении особей происходит взаимная настройка частоты взмахов крыльями. Авторы считают, что такая настройка возможна путем совмещения второй гармоники сигнала, излучаемого самцом, и третьей гармоники самки (отношение соответствующих частот взмахов 3:2).

В условиях полета при нестрогом соотношении частот взмахов ($\approx 3:2$) при взаимодействии комбинационных гармоник в ответах рецепторов ДО возникают амплитудные биения, причем весьма значительные по амплитуде (Warren et al., 2009; Лапшин, 2012а). Такие биения вполне могут выступать в качестве сигналов рассогласования в процессе подстройки частоты взмахов самца к тону полета самки. Способность к восприятию амплитудных биений фактически открывает путь к альтернативному частотному анализу входных сигналов, вернее, к оценке степени их рассогласования с ритмом собственного полета.

Следует отметить, что точное согласование частот собственных взмахов и внешнего сигнала с использованием эффекта амплитудных биений невозможно, так как в этом случае частота биений будет стремиться к нулю. Даже если рецепторный аппарат комара способен воспринимать колебания с частотой в несколько герц, последующий анализ потребовал бы недопустимо много времени (пропорционально периоду биений), поэтому в реальной обстановке согласование, скорее всего, осуществляется с некоторой расстройкой по частоте, при которой еще возможен эффективный анализ низкочастотных биений в высших отделах слуховой системы комаров.

Аналогичный эффект амплитудных биений возникает, когда частота крыловых взмахов самца в два раза выше частоты воспринимаемого сигнала (октавное соотношение сигналов или 2:1). Существуют также и другие соотношения, при небольшой расстройке которых в ответах рецепторов могут возникнуть заметные амплитудные биения.

Таким образом, критерий настройки с использованием эффекта амплитудных биений не дает однозначности в оценке частоты воспринимаемого сигнала. Снижение неопределенности, по-видимому, обеспечивается за счет характерной модуляции частоты взмахов крыльев у самцов (Simões et al., 2016) в сочетании с избирательностью рецепторов ДО и последующей обработкой слуховой информации на уровне интернейронов.

При взаимной подстройке ритмов по биениям автоматически обеспечивается температурная инвариантность канала акустической связи между самцами и самками. Это преимущество будет сохраняться при условии пропорционального изменения частоты взмахов самцов и самок на фоне изменений температуры окружающего воздуха.

Удивление вызывают обнаруженные факты невосприимчивости некоторых рецепторов ДО к действию имитации полета (Лапшин, 2012а; Lapshin, 2012). Именно эту особенность можно рассматривать как биологическое приспособление, причем механизмы обеспечения подобной невосприимчивости пока совершенно непонятны. В то же время на основании самого факта существования подобных нейронов можно сделать

вывод, что вклад механической части воспринимающего звук аппарата (в первую очередь антенн) в нелинейные преобразования мал по сравнению с рецепторами ДО.

Формирование комбинационных гармоник возможно также при восприятии сигналов других самцов в рое. Если частоты взмахов двух самцов различаются, то на выходе рецепторов ДО также возникнут характерные биения. Подобное акустическое взаимодействие теоретически позволяет поддерживать определенную плотность комаров в рое.

Снижение порогов реакций рецепторов ДО в условиях имитации полета

Общий принцип влияния имитации условий полета на восприятие внешних сигналов – это порождение дополнительных составляющих (комбинационных гармоник), которые попадают в область максимальной чувствительности рецепторов ДО (рис. 11). Энергия комбинационных гармоник определяется характером нелинейности, энергией тестового (внешнего) сигнала и, что особенно важно, энергией стимула-имитатора полета. В результате “перекачки” части энергии к комбинационным гармоникам

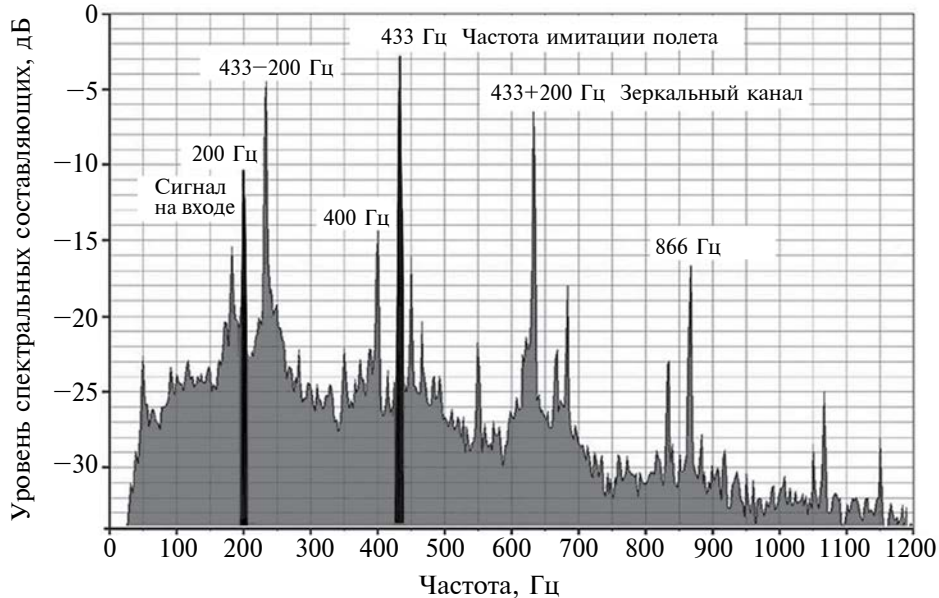


Рис. 11. Частотный спектр электрической активности, зарегистрированной в антеннальном нерве самца *Aedes communis* в ответ на синусоидальную стимуляцию (200 Гц) на фоне имитации полета (частота 433 Гц). На спектре присутствуют пики первой (200 Гц) и второй гармоник (400 Гц), составляющих ответ рецепторов непосредственно на синусоидальный стимул, 433 Гц и 866 Гц – первая и вторая гармоники, соответствующие частоте имитации полета. Помимо этих пиков в спектре присутствуют комбинационные гармоники $433 - 200 = 233$ (Гц) и $433 + 200 = 633$ (Гц), причем разностная гармоника 233 Гц на 7 дБ больше по амплитуде в сравнении с ответом на синусоидальный стимул (гармоника 200 Гц). Если бы препарат стимулировали синусоидальным сигналом с частотой 633 Гц (т.е. в области зеркального канала) на фоне имитации полета, то разностная комбинационная гармоника $633 - 433 = 200$ (Гц) сформировалась в области максимальной чувствительности слуховых рецепторов. Рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2021) с изменениями.

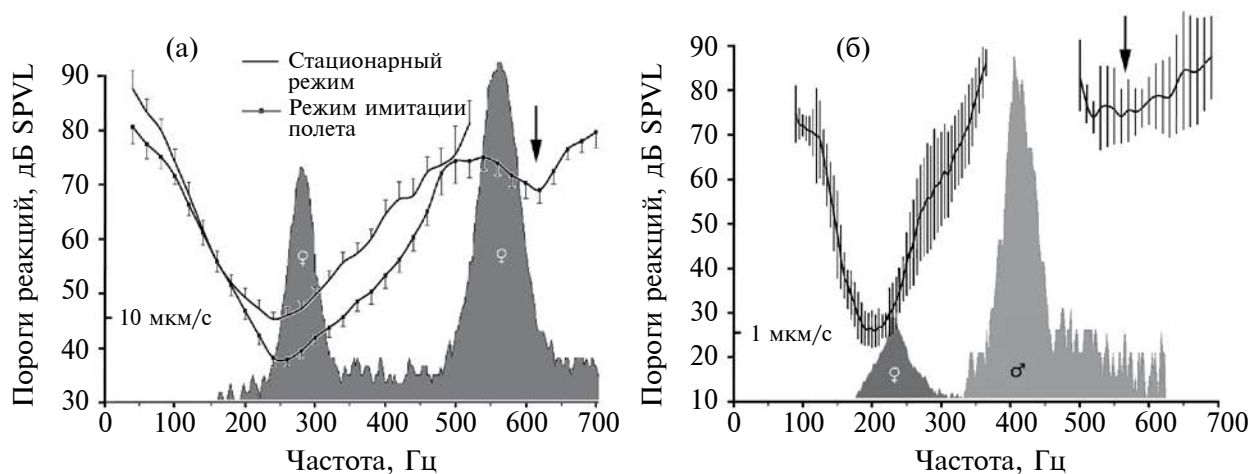


Рис. 12. Аудиограммы, построенные по данным электрофизиологических (а) и поведенческих экспериментов (б). Положение зеркального канала (в области 600 Гц) указано стрелками. На графики наложены спектры звука полета конспецифических самок (♀) и самцов (♂). а: результаты тестирования самцов *Culex pipiens pipiens* в стационарных условиях и на фоне имитации полета (Лапшин, 2012а; Lapshin, 2012); б: результаты стимуляции роя самцов *Aedes communis* в естественных условиях (Lapshin, Vorontsov, 2021). В диапазоне 350–500 Гц не было зарегистрировано поведенческих реакций на стимулы с уровнем 90 дБ SPL и менее.

от крылового аппарата во время реального полета или в процессе имитации полета амплитуда комбинационных гармоник может превышать отклик на исходный тестовый сигнал (Харкевич, 1962). При взаимодействии этих составляющих размах биений в несколько раз превышает амплитуду каждой из гармоник, что приводит к снижению результирующих порогов. У самцов *Cx. p. pipiens* такое снижение порогов составило в среднем 7 дБ, т.е. более чем в два раза (Лапшин, 2012а; Lapshin, 2012).

Зеркальный канал восприятия

Выше обсуждались случаи, когда частота крыловых взмахов или частота имитации полета была выше частоты внешнего (тестового) сигнала. Однако возможно состояние, когда частота внешнего сигнала больше частоты полета. При условии, что частоты результирующих комбинационных гармоник совпадают с областью максимальной чувствительности ДО, следует ожидать, что выше частоты полета будет наблюдаться дополнительная область акустического восприятия.

Такой эффект действительно был продемонстрирован сначала в электрофизиологических экспериментах (рис. 12а; Лапшин, 2012а; Lapshin, 2012), а затем при регистрации двигательных реакций на звук роившихся комаров (рис. 12б; Lapshin, Vorontsov, 2021). В радиопизике аналогичное явление давно известно, и дополнительная область повышенной чувствительности у комаров по аналогии со сложившейся терминологией получила название “зеркальный канал”.

У комаров *Cx. p. pipiens* выявлено соответствие положения порогового минимума в зеркальном канале самцов значению второй гармоники звука полета самок. У самок в аналогичную область попадает первая гармоника звука полета конспецифических самцов (Лапшин, 2012б; Lapshin, 2013). Участие высших гармоник звука полета в акустической коммуникации комаров может оказаться значимым, так как излучение от комаров на удвоенной или утроенной частоте более эффективно по сравнению с излучением первой гармоникой (Лепендин, 1978). Кроме того, положение минимума зеркального канала зависит от частоты взмахов воспринимающего звук насекомого. Эта особенность открывает дополнительные возможности для подстройки характеристик слуховой системы к воспринимаемому сигналу.

Следует также учитывать то обстоятельство, что по мере сближения особей требования к качеству амплитудно-частотного согласования канала связи снижаются из-за резкого увеличения уровня сигнала от летящей самки. В то же время на выходе рецепторов ДО возрастает амплитуда комбинационных составляющих и тем самым облегчается взаимная частотная настройка в паре.

Можно также предположить, что в качестве признака конспецифичности самки учитывается динамика изменения частоты ее крыловых взмахов в процессе сближения с самцом по схеме, предложенной Cator et al. (2009). Самка может в определенной степени выбирать партнера, меняя тон полета для облегчения встречи с конкретным самцом или повышать частоту взмахов,

если она хочет уклониться от встречи (например, в ситуациях, когда она уже оплодотворена).

ЦЕНТРАЛЬНЫЕ ПРОЕКЦИИ НЕЙРОНОВ ДЖОНСТОНОВА ОРГАНА

В дейтоцеребруме выявлен специфический и крупный центр в виде многодольчатой структуры, получающий входную информацию от ДО (центр ЈОС). Кроме того, внутри клубочкового массива дейтоцеребрума были обнаружены нейроны, обеспечивающие возможную цепь обратной связи с антеннальными рецепторами (Ignell, 2005).

Детальное определение угловых параметров воздушного потока или источника звука может быть выполнено сенсиллами ДО типа *A* (McIver, 1982; Clements, 1999).

Прослеживание афферентов сенсилл *A* показало, что паттерны их ветвления внутри ЈОС связаны с соматотопической организацией вдоль медиально-латеральной оси. Кроме того, внутри антеннального нерва описан специфический нейропилль, содержащий бутоноподобные ветвления рецепторных нейронов.

Все исследованные нейроны типа *B* проецировались в область дорсопроксимальной части ЈОС, состоящую из двух долей. Нейроны, происходящие из медиальной и латеральной половины ДО, проецировались в латеральную и медиальную область ЈОС соответственно; анатомические данные также позволили предположить, что ветви этих афферентов представляют собой непрерывную область, отражающую периферическую соматотопическую организацию внутри латеральной и медиальной частей ДО. Имеющиеся данные указывают на то, что специфические области афферентов типа *B* внутри парных ЈОС могут дифференциально активироваться в зависимости от происхождения стимула, так что они будут находиться либо в противофазе, либо в фазовой суперпозиции (Wishart et al., 1962; Clements, 1999).

Сенсилла типа *D* содержит единственный нейрон, который проецируется в определенную область внутри ЈОС перед отправкой парных аксонов в ипси- и контралатеральный вентролатеральный протоцеребрум, где он заканчивается; терминальные области перекрываются с областями других механосенсорных нейронов первичного и вторичного порядка. Эта область в протоцеребруме, по-видимому, представляет собой важный центр обработки механосенсорной информации, и тот факт, что первичные афференты непосредственно образуют синапсы внутри этой

области, подчеркивает важность информации, поступающей по этим каналам.

Двигательная и механосенсорная система антенн

Считается, что у насекомых, находящихся на фиксированном субстрате, динамический поток воздуха оценивается по отклонению механосенсоров антенн относительно субстрата. Такое измерение потока воздуха может быть нарушено локомоторной активностью самого насекомого, которая также будет стимулировать механорецепторы. Для того, чтобы процесс обнаружения и измерения потока работал эффективно, необходимо, чтобы организм был способен отличать поток воздуха, возникающий вследствие собственного движения, от потока, вызванного внешними причинами.

В этих случаях визуальная обратная связь может стать более надежным источником, поскольку движение можно соотнести с фиксированными точками в окружающей среде, например с рельефом местности.

Дендритные поля протоцеребральных механосенсорных афферентов и интернейронов второго порядка перекрываются с таковыми у антеннальных мотонейронов и интернейронов других сенсорных модальностей, например зрительных интернейронов. Такое перекрытие указывает на наличие мультимодальной конвергенции и допускает, что эти области являются важными центрами мультимодальной обработки информации.

Кроме того, иннервация LAL (Lateral Accessory Lobe) интернейронами АММС (Antennal Motor and Mechanosensory Center) подчеркивает жизненно важную потребность в быстрой и точной настройке конечного выходного сигнала, передаваемого нисходящими нейронами, к премоторным центрам в грудных ганглиях, которые в конечном счете контролируют полетное поведение насекомого. Таким образом, структурные данные подчеркивают сложную механосенсорную систему комаров и важность сенсорных сигналов в регуляции поведения этих насекомых (Ignell, 2005).

ИЗМЕРЕНИЕ АКУСТИЧЕСКОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ САМЦОВ КОМАРОВ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Роившиеся в природе комары *Ae. communis* демонстрировали удивительно высокую слуховую чувствительность: самый низкий зарегистрированный порог в этих опытах был равен 19 дБ УЗД (уровень звукового давления), а в среднем порог реакции составлял 26 дБ УЗД (Lapshin, Vorontsov, 2021). Это на 5 дБ ниже порогового значения

31 дБ УЗД, ранее показанного для комаров *Ae. aegypti* в звукоизолированной камере (Menda et al., 2019), но близко к результатам, полученным в электрофизиологических экспериментах на самцах *Cx. p. pipiens*: 22–27 дБ УЗД (Лапшин, Воронцов, 2019).

На интервалах между сеансами стимуляции средняя скорость комаров в рое составляла порядка 0.5 м/с. В качестве критерия реакции на акустический стимул было принят эффект увеличения на 20% средней скорости полета комаров в рое в течение 1 с от начала действия акустического стимула (Lapshin, Vorontsov, 2021). Такое ускорение полета может иметь адаптивное значение, поскольку при более высокой скорости увеличивается расстояние вдоль траектории, необходимое для оценки направления и дальности до источника звука методом триангуляции (Belton, 1974).

Реальная слуховая чувствительность роящихся в природе комаров ограничена конвективными шумами приземного слоя воздуха. Согласно данным измерений в природе уровень таких шумов (Кажан и др., 2015) соизмерим со значениями поведенческих порогов у комаров (Lapshin, Vorontsov, 2021). Частично это подтверждается результатами тестирования комаров *Anopheles coluzzii* С. W., роившихся в условиях лабораторного эксперимента, т.е. в обстановке, менее шумной по сравнению с природными условиями. Диапазон измеренных в этой работе порогов 13–20 дБ УЗД (Feugere et al., 2022) оказался примерно на 6 дБ ниже по сравнению с данными тестирования комаров в природе.

Частотный оптимум самцов *Ae. comminis* (около 200 Гц) не соответствовал среднему тону взмахов крыльев конспецифических самок (229 Гц), активных рядом с исследуемым роем самцов. Причины такого рассогласования пока не выяснены. Возможно, что неоплодотворенная самка, влетая в рой самцов, на некоторое время снижает частоту взмахов и, тем самым, повышает свою акустическую “заметность” для самцов в рое. В то же время у самцов, отловленных в тех же роях, в ходе электрофизиологических экспериментов была обнаружена популяция широкополосных нейронов, настроенных на тон полета конспецифических самок.

ХАРАКТЕРИСТИКИ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ САМОК КОМАРОВ

Морфологически антенны и джонстоновы органы у самцов и самок устроены сходным образом, но количество слуховых рецепторов у самок примерно в два раза меньше, и их антенны

не имеют такого обильного опушения, как у самцов.

Согласно современным представлениям, основная функция слуха самцов комаров состоит в том, чтобы обнаружить в пространстве конспецифическую самку и идентифицировать ее по звуку полета. Естественно, слух самок комаров первоначально также исследовали в контексте участия в репродуктивном поведении. Было обнаружено, что в процессе взаимного сближения самцы и самки комаров меняют частоту взмахов крыльями. Проявление такого взаимодействия внешне выглядело как подстройка фундаментальных частот биений крыльями к целочисленному соотношению (Cator et al., 2009; Warren et al., 2009; Gibson et al., 2010; Penner et al., 2010; Aldersley et al., 2016; Simões et al., 2016). Естественно, что реализация подобной функции подразумевает способность самок комаров к частотному анализу акустических сигналов.

Однако в последнее время появились сведения, указывающие на возможность использования самками слуха в процессе акустического обнаружения объектов для нападения (Borkent, Belton, 2006; Bartlett-Healy et al., 2008; Menda et al., 2019). В отличие от обоняния, восприятие акустических сигналов практически не зависит от направления ветра. Кроме того, в условиях густых зарослей и/или сумеречное время пеленгация животного по шуму его движения или вокализации дает очевидные преимущества в дальности обнаружения по сравнению со зрением. В связи с этим одной из функций слуховой системы самок комаров может быть акустическое обнаружение потенциальных прокормителей.

Частотная настройка слуховых рецепторов самок

Распределение характеристических частот (частотных оптимумов) рецепторов ДО самок комаров смещено в низкочастотную область и представлено двумя широкими, частично перекрывающимися пиками (рис. 13). Их положение несколько отличается у представителей разных видов комаров: у самок *Cx. p. pipiens* пики расположены в областях 80 и 120 Гц (Lapshin, Vorontsov, 2023a), *Ae. exrucians* – 65 и 110 Гц (Лапшин, Воронцов 2023; Lapshin, Vorontsov, 2023b).

Как и в слуховой системе самцов ДО самок комаров содержит набор узкополосных рецепторов, распределенных по всему частотному диапазону слухового восприятия (рис. 14). Аналогично системе самцов минимальные пороги узкополосных рецепторов самок оказались в целом выше, чем у большинства зарегистрированных широкополосных рецепторов. Из-за такой разницы

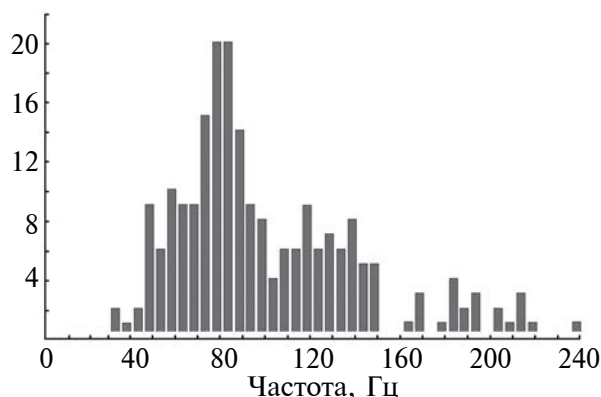


Рис. 13. Гистограмма распределения частот автовозбуждения (характеристических частот) слуховых рецепторов ДО самок комаров *Culex pipiens pipiens*. По вертикальной оси – количество зарегистрированных рецепторов с характеристическими частотами в пределах одного бина шириной 5 Гц (Lapshin, Vorontsov, 2013).

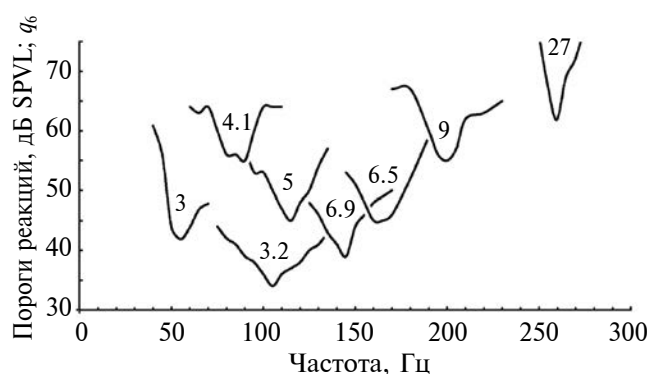


Рис. 14. Примеры аудиограмм узкополосных слуховых рецепторов самок *Culex pipiens pipiens*. Цифрами при каждой кривой указано значение добротности Q_6 . Рисунок по (Lapshin, Vorontsov, 2023) с изменениями.

в чувствительности узкополосные рецепторы регистрировались редко, т.к. их ответы маскировались активностью более чувствительных клеток. Однако в нескольких опытах удалось непосредственно измерить индивидуальные частотно-пороговые характеристики узкополосных рецепторов и, тем самым, оценить их добротность, которая варьировала у разных нейронов от 4 до 27 по уровню +6 дБ от основного минимума (Lapshin, Vorontsov, 2021).

У самок комаров были также зарегистрированы рецепторы, наиболее чувствительные к частотам 50 Гц и ниже. На фоне действия полетной вибрации у части этих клеток пороги существенно снижались, в среднем, на 26 дБ при 40 Гц (Лапшин, 2012б; Lapshin, 2013).

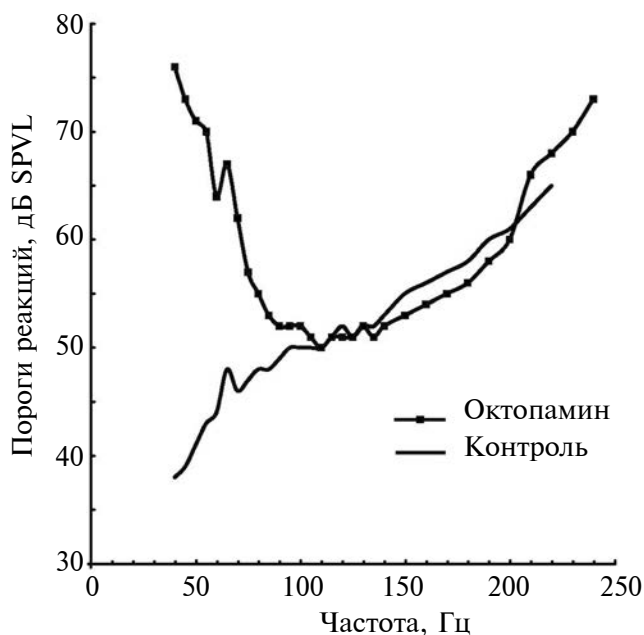


Рис. 15. Возрастание акустических порогов в диапазоне частот ниже 90 Гц после инъекции октопамина самкам комаров *Culex pipiens pipiens* (Воронцов, Лапшин, 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024).

После введения октопамина в гемолимфу самок пороги слуховых рецепторов в области частот ниже 80 Гц возрастали в среднем на 11 дБ (рис. 15), причем выше 100 Гц чувствительность сохранялась на прежнем уровне (Воронцов, Лапшин, 2023; Vorontsov, Lapshin, 2024). Причиной такого снижения чувствительности к низким частотам может быть избирательное торможение октопамином низкочастотных слуховых рецепторов.

Если предположить, что октопамин инициирует настройку слуховой системы комара на брачное поведение в рое, то потеря чувствительности к низкочастотным звукам может быть оправдана тем, что система фокусируется на акустическом взаимодействии с самцами, при одновременной фильтрации сигналов, несущественных в данном контексте. В другой поведенческой ситуации самки комаров могут использовать низкочастотный диапазон для поиска прокормителей, поскольку подобные звуки меньше затухают в атмосфере и лучше распространяются по земле и в растительности.

Диаграммы направленности слуховой системы самок комаров

Большинство рецепторов ДО, реагирующих на звук, было ориентировано в двух из четырех квадрантов (I и III для левого ДО; рис. 16). Максимумы диаграмм направленности рецепторов

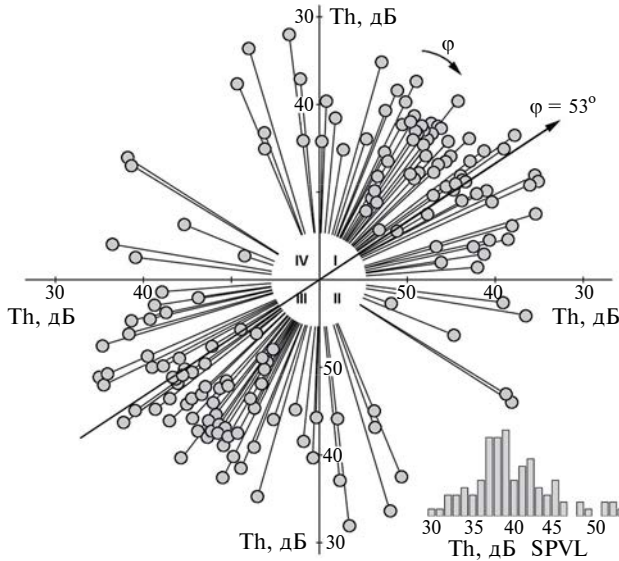


Рис. 16. Распределение параметров пространственной ориентации (угол φ) и минимальных порогов (Th, дБ) рецепторов левого ДО самок *Culex pipiens pipiens*, представленное в полярных координатах (Lapshin, Vorontsov, 2023). По радиусу диаграммы отложены значения порогов в соотношении “ниже порог – больше радиус” (мера слуховой чувствительности). Каждая пара диаметрально расположенных закрашенных кружков соответствует результатам тестирования одного рецептора (такое представление данных следует из симметрично-биполярной диаграммы направленности рецепторов при восприятии синусоидальных сигналов). Следует отметить, что сенсорные нейроны левого ДО в большинстве оказались ориентированными в I и III квадрантах (0–90 и 180–270°), среднее значение угловой ориентации наиболее чувствительных рецепторов в этих квадрантах $\varphi = 53^\circ$ (обозначено на рисунке вектором). Внизу на врезке приведена гистограмма распределения слуховых порогов рецепторов ДО самок.

контралатерального (правого) ДО оказались пространственно распределены зеркально относительно левого ДО. Вместе с тем в каждом ДО были обнаружены также рецепторы, ориентированные в двух других квадрантах (II и IV для левого ДО). Учитывая трехмерную геометрию антенн комаров, можно предположить для таких клеток функцию дублирования рецепторов контралатерального ДО (Lapshin, Vorontsov, 2023a). Повышенную концентрацию слуховых рецепторов и их более высокую чувствительность в определенных секторах ДО логично связать с информационной значимостью для комаров определенных направлений.

Пространственная диаграмма направленности рецептора ДО определяется плоской диаграммой самого рецептора с центром, совпадающим с осью антенны, и диаграммы направленности антенны, имеющей форму тора. Результирующая диаграмма рецептора состоит из двух симметрично расположенных сфероидов (рис. 17).

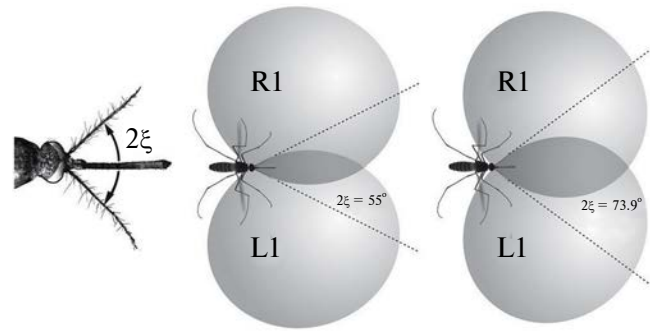


Рис. 17. Пространственная модель системы диаграмм направленности двух симметричных групп рецепторов левого (L1) и правого (R1) ДО (вид сверху), ориентированных под углом $\varphi = 53^\circ$. Аналогичные по форме симметричные области диаграмм L2 и R2 не показаны для упрощения рисунка (Lapshin, Vorontsov, 2023).

Активная зона сравнения сигналов от рецепторов правого и левого ДО изображена серым цветом в области пересечения диаграмм. Ширина этой зоны определяется углом 2ξ между антеннами комара (вставка на рисунке слева): при увеличении угла 2ξ возрастает также взаимное перекрытие зон перед насекомым. На рисунке приведены результаты моделирования зон пересечения для двух типичных значений угла между антеннами (55 и 73.9°).

Анализ математической модели показал, что наклон антенн самок относительно горизонтальной плоскости согласован со значением угла между антеннами и пространственной ориентацией наиболее чувствительных слуховых рецепторов. Результирующие 3D диаграммы направленности таких рецепторов с учетом влияния антенн ориентированы в пространстве таким образом, чтобы в дорсо-вентральном направлении формировалась зона перекрытия, в которой правая и левая системы одновременно могут воспринимать источник звука (см. рис. 17).

Такая геометрия зон чувствительности определяет возможность сравнительного анализа информации от правой и левой систем и, тем самым, разделять источники, находящиеся на разном ракурсе относительно комара. Изменяя угловое положение своих антенн, комар может регулировать направленность слуха в зависимости от поведенческого контекста, причем увеличение угла между антеннами приводит к расширению зоны взаимного перекрытия симметричных групп рецепторов (Lapshin, Vorontsov, 2023a).

Многочисленная группа рецепторов ДО самок комаров ориентирована также во фронтальной плоскости ($\varphi \approx 90^\circ$ и $\varphi \approx 270^\circ$). При разведении антенн диаграммы направленности этой группы смещаются вперед, образуя еще одну зону повышенной чувствительности в курсовом направлении непосредственно перед комаром.

Из-за симметрии диаграмм направленности рецепторов относительно антенны существует неопределенность в локализации источника звука в двух противоположных ракурсах. Ранее Питер Белтон отметил, что волны от точечного источника, расположенного под углом 40° и более к плоскости антенн, отклонит обе антенны синфазно, в то время как волны от источника звука, локализованного непосредственно перед антеннами, будут отклонять обе антенны противофазно (Belton, 1974). Вполне возможно, что для снижения неопределенности в оценке положения источника звука в мозге комара осуществляется комбинированный анализ амплитудных и фазовых соотношений сигналов, поступающих от правого и левого ДО.

Поскольку ДО морфологически выглядит осесимметричным, возник вопрос, на какие функции ориентированы большинство сенсорных нейронов, локализованных во II и IV квадрантах (для левого ДО), т.е. тех клеток, которые в экспериментах не отвечали на акустическую стимуляцию.

Исследования на дрозофилах показали, что не все нейроны ДО этих насекомых обеспечивают слуховую функцию: около половины рецепторов реагировали на вибрации антенн, тогда как другие клетки активировались при отклонениях антенн, вызванных гравитацией и ветром (Kamikouchi et al., 2009; Yorozu et al., 2009; Matsuo, Kamikouchi, 2013). Возможно, что функциональное распределение нейронов ДО комаров организовано аналогичным образом.

Роль слуха в процессе поиска прокормителей

Основываясь на результатах своих исследований, Г. Менда с соавт. (Menda et al., 2019) предположили, что самок комаров *Ae. aegypti* могут привлекать звуки, сходные по спектру с человеческой речью. Сопоставление частот оптимумов слуховых рецепторов самок комаров *Aedes excrucians* Walker, вида, обычного для лесных биотопов средней полосы России, с данными о спектральном составе типичных человеческих голосов (Fitch, Holbrook, 1970) показало, что низкочастотная часть спектра голоса мужчины в значительной части перекрывается диапазоном максимальной слуховой чувствительности самок комаров. Женский голос частично выходит за пределы этого диапазона. Однако на частотах порядка 200 Гц, соответствующих середине диапазона первых гармоник женских голосов, четверть исследованных рецепторов ДО реагировали на стимулы с уровнями, характерными для нормальной разговорной речи.

Таким образом, можно сделать вывод, что голоса людей доступны самкам комаров для восприятия и частотного анализа и потенциально могут служить дополнительными ориентирами в процессах поиска и нападения кровососов на человека (Лапшин, Воронцов, 2023; Lapshin, Vorontsov, 2023b).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Слуховое восприятие у кровососущих комаров обеспечивается сложной функциональной системой, достигшей высокой степени совершенства. Несколько тысяч рецепторов в каждом из двух слуховых органов комаров — это для насекомых очень высокая избыточность (Belton, 1974). Гипертрофированное развитие рецепторной системы самцов (15 000 нейронов в каждом ДО) можно объяснить отбором в процессе конкурентной борьбы самцов за самок, но для сложного строения слуховой системы самок такое объяснение уже не подходит, поскольку чувствительность у них сохраняются и после оплодотворения.

В естественных условиях акустическое поведение самок сложное и весьма изменчивое, что затрудняет однозначную интерпретацию результатов акустического тестирования. По-видимому, необходимость выполнения тех или иных поведенческих программ в рамках гонотрофического цикла определяет комплекс параметров слуховой системы самок комаров.

По теме реализации слуховой чувствительности у комаров осталось еще неразрешенным существенное противоречие. Как уже было отмечено, самцы при восприятии звука в полете демонстрируют очень низкие пороги реакций. В абсолютном выражении порог 20 дБ УЗД соответствует значению колебательной скорости воздуха около $0.5 \mu/s$. В то же время средняя скорость полета комаров в рое порядка 0.5 м/с (Lapshin, Vorontsov, 2021), причем летящие комары непрерывно маневрируют.

Таким образом, скорость набегающего потока воздуха, непосредственно действующего на антенны комаров, в миллион раз превышает их слуховые пороги. Пока остаются непонятными принципы обработки слуховой информации, обеспечивающие столь высокую помехозащищенность слухового канала у этих насекомых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева О. Л., Корзиков В. А., Габараева Е. А., Рогоуленко А. В., Винникова О. Н., Овсянникова Л. В. Обзор фауны кровососущих комаров (Culicidae) Калужской области — потенциальных переносчиков

- возбудителей опасных болезней человека. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2019. № 3. С. 3–9. DOI: 10.33092/0025-8326mp2019.3.3-9
- Воронцов Д. Д., Лапшин Д. Н. Влияние октопамина на частотную настройку слуховой системы комаров *Culex pipiens pipiens* (Diptera, Culicidae). *Сенсорные системы*. 2023. Т. 37. № 3. С. 244–257. DOI: 10.31857/S0235009223030071
- Кажан В. Г., Мошков П. А., Самохин В. Ф. Природный фон при проведении акустических испытательных самолетов на аэродроме базирования малой авиации. *Наука и образование. МГТУ им. Н.Э. Баумана. Электрон. журн.* 2015. № 7. С. 146–170. DOI: 10.7463/0715.0782827
- Лапшин Д. Н. Частотные характеристики слуховых интернейронов самцов комаров *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae). *Доклады Академии наук*. 2011. Т. 439. № 2. С. 279–282.
- Лапшин Д. Н. Биоакустика комаров: функционирование слуховой системы самцов *Culex pipiens pipiens* L. в условиях имитации полёта. *Энтомологическое обозрение*. 2012а. Т. 91. № 1. С. 36–57.
- Лапшин Д. Н. Слуховая система самок кровососущих комаров (Diptera, Culicidae): акустическое восприятие в условиях имитации полёта. *Энтомологическое обозрение*. 2012б. Т. 91. № 3. С. 465–484.
- Лапшин Д. Н., Воронцов Д. Д. Низкочастотные звуки отпугивают самцов комаров *Aedes diaantaeus* N.D.K. (Diptera, Culicidae). *Энтомологическое обозрение*. 2018. Т. 97. № 2. С. 194–202.
- Лапшин Д. Н., Воронцов Д. Д. Функции слуховой системы самок кровососущих комаров (Diptera, Culicidae). *Энтомологическое обозрение*. 2023. Т. 102. № 3. С. 205–221.
- Лепендин Д. Ф. *Акустика*. М.: Высшая школа, 1978. 448 с.
- Тамарина Н. А., Жантеев Р. Д., Федорова М. В. Частотные характеристики звуков полета и джонстоновых органов симпатрических комаров рода *Aedes* (Culicidae). *Паразитология*. 1980. Т. 14. С. 398–402.
- Федорова М. В., Лопатина Ю. В., Хуторецкая Н. В., Лазоренко В. В., Платонов А. Е. Изучение фауны кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) г. Волгограда в связи со вспышкой лихорадки Западного Нила в Волгоградской области в 1999 г. *Паразитология*. 2004. Т. 38. № 3. С. 209–218.
- Федорова М. В., Рябова Т. Е., Шапошникова Л. И., Лопатина Ю. В., Себенцова А. Н., Юничева Ю. В. Инвазивные виды комаров на территории г. Сочи: места развития преимагинальных стадий и методы учета численности. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2017. № 4. С. 9–15.
- Федорова М. В., Швец О. Г., Юничева Ю. В., Медяник И. М., Рябова Т. Е., Отставнова А. Д. Современные границы распространения инвазивных комаров *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L., 1762) и *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) на юге Краснодарского края России. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2018. Т. 2. С. 101–105. DOI: 10.21055/0370-1069-2018-2-101-105
- Харкевич А. А. *Основы радиотехники*. М.: Связьиздат, 1962. 350 с.
- Andrés M., Seifert M., Spalthoff C., Warren B., Weiss L., Giraldo D., Winkler M., Pauls S., Go M., Göpfert M. C. Auditory efferent system modulates mosquito hearing. *Current Biology*. 2016. V. 26. P. 1–9. DOI: 10.1016/j.cub.2016.05.077
- Aldersley A., Champneys A. R., Homer M., Robert D. Quantitative analysis of harmonic convergence in mosquito auditory interactions. *J. Royal Society Interface*. 2016. V. 13. № 117. P. 20151007. DOI: 10.1098/rsif.2015.1007
- Arthur B. J., Wytenbach R. A., Harrington L. C., Hoy R. R. Neural responses to one- and two-tone stimuli in the hearing organ of the dengue vector mosquito. *J. Experimental Biology*. 2010. V. 213. P. 1376–1385. DOI: 10.1242/jeb.033357
- Bartlett-Healy K., Crans W., Gaugler R. Phonotaxis to amphibian vocalizations in *Culex territans* (Diptera: Culicidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 2008. V. 101. P. 95–103. DOI: 10.1603/0013-8746(2008)101[95:PTAVIC]2.0.CO;2
- Bartholomew G. A., Heinrich B. A field study of flight temperatures in moths in relation to body weight and wing loading. *J. Experimental Biology*. 1973. V. 58. P. 123–135. DOI: 10.1242/jeb.58.1.123
- Belton P. Trapping mosquitoes with sound. *Proceedings California Mosquito Control Association*. 1967. V. 35. P. 98.
- Belton P. An analysis of direction finding in male mosquitoes. *Experimental Analysis of Insect Behaviour*. Ed. Browne L. B. Berlin/Heidelberg, Germany, New York, NY, USA. Springer, 1974. P. 139–148.
- Boo K. S., Richards A. G. Fine structure of the scolopidia in the Johnston's organ of male *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 1975a. V. 4. P. 549–566. DOI: 10.1016/0020-7322(75)90031-8
- Boo K. S., Richards A. G. Fine structure of scolopidia in Johnston's organ of female *Aedes aegypti* compared with that of the male. *J. Insect Physiol.* 1975b. V. 21. P. 1129–1139. DOI: 10.1016/0022-1910(75)90126-2
- Borkent A., Grimaldi D. A. The Earliest Fossil Mosquito (Diptera: Culicidae), in mid-cretaceous burmese amber. *Annals of the Entomological Society of America*. 2004. V. 97. № 5. P. 882–888. DOI: 10.1603/0013-8746(2004)097[0882:TEFMDC]2.0.CO;2
- Borkent A., Belton P. Attraction of female *Uranotaenia lowii* (Diptera: Culicidae) to frog calls in Costa Rica. *The Canadian Entomologist*. 2006. V. 138. P. 91–94. DOI: 10.4039/n04-113.
- Cator L. J., Arthur B. J., Harrington L. C., Hoy R. R. Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito. *Science*. 2009. V. 323. P. 1077–1079. DOI: 10.1126/science.1166541
- Charlwood J. D., Jones M. D.R. Mating behaviour in the mosquito, *Anopheles gambiae* s.l. Close range and contact behaviour. *Physiological Entomology*. 2008. V. 4. № 2. P. 111–120. DOI: 10.1111/j.1365-3032.1979.tb00185.x

- Clements A. N. The biology of mosquitoes Vol. 2 *Sensory Reception and Behaviour*. New York. CABI Publishing, 1999. 758 p.
- Clemens J., Ozeri-Engelhard N., Murthy M. Fast intensity adaptation enhances the encoding of sound in *Drosophila*. *Nat. Commun.* 2018. V. 9. 134. DOI: 10.1038/s41467-017-02453-9.
- Feugère L., Roux O., Gibson G. Behavioural analysis of swarming mosquitoes reveals high hearing sensitivity in *Anopheles coluzzii*. *J. Experimental Biology*. 2022. V. 225. № 5. jeb243535. DOI: 10.1242/jeb.243535
- Finetti L., Paluzzi J. P., Orchard I., Lange A. B. Octopamine and tyramine signalling in *Aedes aegypti*: Molecular characterization and insight into potential physiological roles. *PLoS one*. 2023. V. 18. № 2. e0281917. DOI: 10.1371/journal.pone.0281917
- Fitch J. L., Holbrook A. Modal vocal fundamental frequency of young adults. *Archives of Otolaryngology*. 1970. V. 92. P. 379–382. DOI: 10.1001/archotol.1970.04310040067012
- Georgiades M., Alampounti C. A., Somers J., Su M., Ellis D., Bagi J., Ntabaliba W., Moore S., Albert J. T., Andrés M. *A novel beta-adrenergic like octopamine receptor modulates the audition of malaria mosquitoes and serves as in septicide*. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2022.08.02.502538v1> (accessed 08.02.2022) (preprint). DOI: 10.1101/2022.08.02.502538
- Gibson G., Russell I. Flying in tune: sexual recognition in mosquitoes. *Current Biology*. 2006. V. 16. P. 1311–1316. DOI: 10.1016/j.cub.2006.05.053
- Gibson G., Warren B., Russell I. Humming in tune: sex and species recognition by mosquitoes on the wing. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology*. 2010. V. 11. P. 527–540. DOI: 10.1007/s10162-010-0243-2
- Gokhale A., Wirschell M., Sale W. S. Regulation of dynein-driven microtubule sliding by the axonemal protein kinase CK1 in *Chlamydomonas* flagella. *J. Cell Biol.* 2009. V. 186. № 6. P. 817–824. DOI: 10.1083/jcb.200906168
- Göpfert M. C., Robert D. Nanometre-range acoustic sensitivity in male and female mosquitoes. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2000. V. 267. P. 453–457. DOI: 10.1098/rspb.2000.1021
- Göpfert M. C., Robert D. Active auditory mechanics in mosquitoes. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2001. V. 268. P. 333–339. DOI: 10.1098/rspb.2000.1376
- Göpfert M. C., Robert D. Motion generation by *Drosophila* mechanosensory neurons. *PNAS*. 2003. V. 100. № 9. P. 5514–5519. DOI: 10.1073/pnas.0737564100
- Göpfert M. C., Briegel H., Robert D. Mosquito hearing: sound-induced antennal vibrations in male and female *Aedes aegypti*. *J. Experimental Biology*. 1999. V. 202. P. 2727–2738. DOI: 10.1242/jeb.202.20.2727
- Göpfert M. C., Humphris A. D.L., Albert J. T., Robert D., Hendrich O. Power gain exhibited by motile mechanosensory neurons in *Drosophila* ears. *PNAS*. 2005. V. 102. № 2. P. 325–330. DOI: 10.1073/pnas.0405741102
- Hart M., Belton P., Kuhn R. The Risler Manuscript. *European Mosquito Bulletin*. 2011. V. 29. P. 103–111.
- Ignell R., Dekker T., Ghaninia M., Hansson B. S. Neuronal architecture of the mosquito deutocerebrum. *J. Comparative Neurology*. 2005. V. 493. P. 207–240. DOI: 10.1002/cne.20800
- Jackson J. C., Robert D. Nonlinear auditory mechanism enhances female sounds for male mosquitoes. *PNAS*. 2006. V. 103. № 45. P. 16734–16739. DOI: 10.1073/pnas.0606319103
- Johnston C. Auditory apparatus of the *Culex* mosquito. *quart. J. Microscop. Sci.* 1855. V. 3. P. 97–102. DOI: 10.1242/jcs.sl-3.10.97
- Kamikouchi A., Inagaki H. K., Effertz T., Hendrich O., Fiala A., Göpfert M. C., Ito K. The neural basis of *Drosophila* gravity sensing and hearing. *Nature*. 2009. V. 458. P. 165–171. DOI: 10.1038/nature07810
- Kamimura S., Kamiya R. High-frequency nanometre-scale vibration in ‘quiescent’ flagellar axonemes. *Nature*. 1989. V. 340. P. 476–478. DOI: 10.1038/340476a0
- Kernan M., Zuker C. Genetic approaches to mechanosensory transduction. *Current Opinion in Neurobiology*. 1995. V. 5. № 4. P. 443–448. DOI: 10.1016/0959-4388(95)80003-4
- Köppl C., Manley G. A. Spontaneous otoacoustic emissions in the bobtail lizard. I. General characteristics. *Hear. Res.* 1993. V. 71. P. 157–169. DOI: 10.1016/0378-5955(93)90031-u
- Lapshin D. N. Mosquito bioacoustics: auditory processing in males of *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae) during flight simulation. *Entomological Review*. 2012. V. 92. № 6. P. 605–621. DOI: 10.1134/S0013873812060024
- Lapshin D. N. Auditory system of blood-sucking mosquito females (Diptera, Culicidae): acoustic perception during the flight simulation. *Entomological Review*. 2013. V. 93. № 2. P. 135–149. DOI: 10.1134/S0013873813020012
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency tuning of individual auditory receptors in female mosquitoes (Diptera, Culicidae). *J. Insect Physiol.* 2013. V. 59. № 8. P. 828–839. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2013.05.010
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency organization of the Johnston organ in male mosquitoes (Diptera, Culicidae). *J. Experimental Biology*. 2017. V. 220. P. 3927–3938. DOI: 10.1242/jeb.152017
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Low-frequency sounds repel male mosquitoes *Aedes diantaeus* N.D.K. (Diptera, Culicidae). *Entomological Review*. 2018. V. 98. № 3. P. 266–271. DOI: 10.1134/S0013873818030028
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Directional and frequency characteristics of auditory neurons in *Culex* male mosquitoes. *J. Experimental Biology*. 2019. V. 222. jeb208785. DOI: 10.1242/jeb.208785
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency tuning of swarming male mosquitoes (*Aedes communis*, Culicidae) and its neural mechanisms. *J. Insect Physiology*. 2021. V. 132. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2021.104233
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Mapping the auditory space of *Culex pipiens* female mosquitoes in 3D. *Insects*. 2023a. V. 14. № 743. P. 1–23. DOI: 10.3390/insects14090743

- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Functions of the auditory system of female mosquitoes (Diptera, Culicidae). *Entomological Review*. 2023b. V. 103. № 3, P. 251–262. DOI: 10.1134/S0013873823030016
- Loh Y. M., Su M. P., Ellis D. A. and Andrés M. The auditory efferent system in mosquitoes. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. 2023. V. 11-1123738.11. P. 1–15. DOI: 10.3389/fcell.2023.1123738
- McIver S. B. Sensilla mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Med. Entomol.* 1982. V. 19. № 5. P. 489–535. DOI: 10.1093/jmedent/19.5.489
- Manley G. A., Yates G. A., Köppl C. Auditory peripheral resonance: evidence for a simple resonance phenomenon in the lizard *Tiliqua*. *Hear. Res.* 1988. V. 33. P. 181–190. DOI: 10.1016/0378-5955(88)90031-7
- Matsuo E., Kamikouchi A. Neuronal encoding of sound, gravity, and wind in the fruit fly. *J. Comp. Physiol. A. Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol.* 2013. V. 199. P. 253–262. DOI: 10.1007/s00359-013-0806-x
- Menda G., Nitzany E. I., Shamble P. S., Wells A., Harrington L. C., Miles R. N., Hoy R. R. The long and short of hearing in the mosquito *Aedes aegypti*. *Current Biology*. 2019. V. 29. № 4. P. 709–714. DOI: 10.1016/j.cub.2019.01.026
- Nadrowski B., Martin P., Jülicher F. Active hair-bundle motility harnesses noise to operate near an optimum of mechanosensitivity. *PNAS*. 2004. V. 101. № 33. P. 12195–12200. DOI: 10.1073/pnas.0403020101
- Nadrowski B., Albert J. T., Göpfert M. C. Transducer-based force generation explains active process in *Drosophila* hearing. *Current Biology*. 2008. V. 18. P. 1365–1372. DOI: 10.1016/j.cub.2008.07.095
- Nadrowski B., Göpfert M. C. Level-dependent auditory tuning: transducer-based active processes in hearing and best-frequency shifts. *Communicative and Integrative Biology*. 2009. B. 2. Ausgabe 1. S. 7–10. DOI: 10.4161/CIB.2.1.7299
- Ogawa K., Sato H. Relationship between male acoustic response and female wingbeat frequency in a chironomid midge, *Chironomus yoshimatsui* (Diptera: Chironomidae). *Medical Entomology and Zoology*. 1993. V. 44. № 4. P. 355–360. DOI: 10.7601/mez.44.355
- Pennetier C., Warren B., Dabiré K. R., Russell I. J., Gibson G. “Singing on the wing” as a mechanism for species recognition in the malarial mosquito *Anopheles gambiae*. *Current Biology*. 2010. V. 20. P. 131–136. DOI: 10.1016/j.cub.2009.11.040
- Risler H., Schmidt K. Der Feinbau der Scolopidien im Johnstonschen Organ von *Aedes aegypti* L. *Z. Naturforschung*. 1967. B. 22b. S. 759–762.
- Robert D., Göpfert M. C. Novel schemes for hearing and orientation in insects. *Current Opinion in Neurobiology*. 2002. V. 12. P. 715–720. DOI: 10.1016/s0959-4388(02)00378-1
- Roeder K. D., Treat A. E. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths. *J. Experimental Zoology*. 1957. V.134. P.127–158. DOI: 10.1002/jez.1401340107
- Römer F. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flughöhe beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. *Rev. Suisse Zool.* 1970. Bd. 77. S. 603–616.
- Roth L. M. A study of mosquito behavior. An experimental laboratory study of the sexual behavior of *Aedes aegypti* (Linnaeus). *The American Midland Naturalist*. 1948. V. 40. P. 265–352.
- Shimozawa T., Kanou M. The aerodynamics and sensory physiology of range fractionation in the cereal filiform sensilla of the cricket *Gryllus bimaculatus*. *J. Comp. Physiol.* 1984. V. 155, № 4. P. 495–505. DOI: 10.1007/BF00611914
- Shingyoji C., Higuchi H., Yoshimura M., Katayama E., Yanagida T. Dynein arms are oscillating force generators. *Nature*. 1998. V. 393. № 6686. P. 711–714. DOI: 10.1038/31520.
- Simões P. M.V., Robert A. Ingham R. A., Gibson G., Russell I. J. A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes. *J. Experimental Biol.* 2016. V. 219. P. 2039–2047. DOI: 10.1242/jeb.135293
- Sotavalta O. The flight-tone (wing-stroke frequency) of insects. *Acta Entomol. Fenn.* 1947. V. 4. P. 1–117.
- Su M.P., Andrés M., Boyd-Gibbins N., Somers J., Albert J. T. Sex and species specific hearing mechanisms in mosquito flagellar ears. *Nature Communications*. 2018. V. 9. P. 3911. DOI: 10.1038/s41467-018-06388-7
- Tischner H. Über den Gehörsinn von Stechmücken. *Acustica Suisse*. 1953. Bd. 3. S. 335–343.
- Tischner H., Schief A. Fluggeräusch und Schallwahrnehmung bei *Aedes aegypti* L. (Culicidae). *Zool. Anz.* 1955. Bd. 18 (Suppl.). S. 453–460.
- Vorontsov D. D., Lapshin D. N. Effect of octopamine on the frequency tuning of the auditory system in *Culex pipiens pipiens* mosquito (Diptera, Culicidae). *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2024. V. 54. № 2. 10 p. DOI: 10.1007/s11055-024-01600-2
- Warren B., Gibson G., Russell I. J. Sex recognition through midflight mating duets in *Culex* mosquitoes is mediated by acoustic distortion. *Current Biology*. 2009. V. 9. P. 485–491. DOI: 10.1016/j.cub.2009.01.059
- Warren B., Lukashkin A. N., Russell I. J. The dynein–tubulin motor powers active oscillations and amplification in the hearing organ of the mosquito. *Proceedings of the Royal Society B*. 2010. V. 277. P. 1761–1769. DOI: 10.1098/rspb.2009.2355
- Wishart G., van Sickle G. R., Riordan D. F. Orientation of the males of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) to sound. *Canadian Entomologist*. 1962. V. 94. P. 613–626. DOI: 10.4039/Ent94613-6
- Xu Y.Y.J., Loh Y. M.M., Tai-Ting L., Ohashi T. S., Su M.P., Kamikouchi A. Serotonin modulation in the male *Aedes aegypti* ear influences hearing. *Frontiers in Physiology*. 2022. V. 13-931567. DOI: 10.3389/fphys.2022.931567
- Yack J. E. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. *Microscopy Research and Technology*. 2004. V. 63. № 6. P. 315–227. DOI: 10.1002/jemt.20051

- Yorozu S., Wong A., Fischer B. J., Dankert H., Kernan M. J., Kamikouchi A., Ito K., Anderson D. J. Distinct sensory representations of wind and near-field sound in the *Drosophila* brain. *Nature*. 2009. V. 458. P. 201–205. DOI: 10.1038/nature07843
- Ziemer T., Wetjen F., Herbst A. The antenna base plays a crucial role in mosquito courtship behavior. *Frontiers in Tropical Diseases*. 2022. V. 3. P. 803611. DOI: 10.3389/fitd.2022.803611

AUDITORY SYSTEM OF BLOOD-SUCKING MOSQUITOES (DIPTERA, CULICIDAE)

D. N. Lapshin

Institute for information transmission problems (Kharkevich Institute)

127051, Moscow, Bolshoy Kareny per., 19, build. 1, Russia

E-mail: lapshin@iitp.ru

This review comprehensively explores the morphology of the mosquito auditory organs – antennae and Johnston’s organs. Spatial and frequency characteristics of auditory sensory neurons within Johnston’s organs are discussed, as well as the mechanisms of mechanotransduction in these neurons. The review presents findings from studies investigating the aspects of mosquito perception of acoustic signals when their auditory system is subjected to vibrations generated by flapping wings. Additionally, the review discusses the significance of acoustic communication in the reproductive behavior of mosquitoes.

Keywords: Culicidae, Aedes, Culex, mosquito, frequency tuning, acoustic stimulation, directional diagram, hearing mechanisms, mating behavior, acoustic detection of hosts

REFERENCES

- Vasil’eva O.L., Korzikov V. A., Gabaraeva E. A., Rogulenko A. V., Vinnikova O. N., Ovsjannikova L. V. Obzor fauny krovososushchikh komarov (Culicidae) Kaluzhskoy oblasti – risk perenoschikov vzbuditeley zabolevaniy cheloveka [The review of mosquito fauna (Diptera, Culicidae) as possible vectors of dangerous diseases of humans]. *Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnyye bolezni*. 2019. V. 3. P. 3–9. DOI: 10.33092/0025-8326mp2019.3.3-9 (In Russian).
- Vorontsov D. D., Lapshin D. N. Vliyanie oktopamina na chastotnyuyu nastroyku slukhovoy sistemy komarov *Culex pipiens pipiens* (Diptera, Culicidae) [Effect of octopamine on the frequency tuning of the auditory system in *Culex pipiens pipiens* mosquito (Diptera, Culicidae)]. *Sensornyye sistemy* [Sensory systems]. 2023. V. 37(3). P. 244–257. DOI: 10.31857/S0235009223030071 (In Russian).
- Kazhan V. G., Moshkov, P. A., Samokhin, V. F. Prirodnyy fon pri provedenii akusticheskikh ispytaniy samoletov na aerodrome bazy maloy aviatsii. Nauka i obrazovaniye. [Ambient background noise under acoustic tests of aircrafts at the local aerodrome]. *Nauka i obrazovaniye. MGTU im. N.E. Baumana. Elektron. zhurn.* [Science and Education of the Bauman MSTU]. 2015. V. 7. P. 146–170. DOI: 10.7463/0715.0782827 (In Russian).
- Lapshin D. N. Chastotnyye kharakteristiki slukhovyykh interneuronov samtsov komarov *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae). [Frequency threshold curves of auditory interneurons of male mosquitoes *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae)]. *Doklady Akademii Nauk.* [Doklady Biological Sciences]. 2011. V. 439(2). P. 279–281. (In Russian).
- Lapshin D. N. Bioakustika komarov: funktsionirovaniye slukhovoy sistemy samtsov *Culex pipiens pipiens* L. v usloviyakh imitatsii poleta [Mosquito bioacoustics: auditory processing in males of *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae) during flight simulation]. *Entomologicheskoye obozreniye* [Entomological Review]. 2012a. V. 91(1). P. 36–57. (In Russian).
- Lapshin D. N. Slukhovaya sistema samok krovososushchikh komarov (Diptera, Culicidae): akusticheskoye vospriyatiye v usloviyakh imitatsii poleta [Auditory system of blood-sucking mosquito females (Diptera, Culicidae): acoustic perception during the flight simulation]. *Entomologicheskoye obozreniye* [Entomological Review]. 2012b. V. 91(3). P. 465–484. (In Russian).
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Nizkochastotnyye zvuki otpugivayut samtsov komarov *Aedes diaantaeus* N.D.K. (Diptera, Culicidae) [Low-frequency sounds repel male mosquitoes *Aedes diaantaeus* N.D.K. (Diptera, Culicidae)]. *Entomologicheskoye obozreniye* [Entomological Review]. 2018. V. 97(2). P. 194–202. (In Russian).
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Funktsii slukhovoy sistemy samok krovososushchikh komarov (Diptera, Culicidae) [Functions of the auditory system of female mosquitoes (Diptera, Culicidae)]. *Entomologicheskoye obozreniye* [Entomological Review]. 2023. V. 102(3). P. 205–221. (In Russian).
- Lependin D. F. *Akustika* [Acoustics]. Moscow. Vysshaya shkola Publ., 1978. 448 p. (In Russian).
- Tamarina N. A., Zhantiev R. D., Fyodorova M. V. Chastotnyye kharakteristiki zvukovykh poletov i dzhonstonovykh organov simpatricheskikh komarov roda *Aedes* (Culicidae). [Frequency characteristics of flight sounds and Johnston’s organs of sympatric mosquitoes of the

- genus *Aedes* (Culicidae)]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 1980. V. 14. P. 398–402. (In Russian).
- Fyodorova M. V., Lopatina Yu.V., Khutoreckaya N. V., Lazorenko V. V., Platonov A. E. Izucheniye fauny krovososushchikh komarov (Diptera, Culicidae) Volgograda v svyazi so vspyshkoy likhoradki Zapadnogo Nila v Volgogradskoy oblasti v 1999 g. [The study of mosquito fauna (Diptera, Culicidae) in Volgograd city in light of the outbreak of West Nile fever in Volgograd region, 1999]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 2004. V. 38 (3). P. 209–218. (In Russian).
- Fedorova M. V., Ryabova T. E., Shaposhnikova L. I., Lopatina Yu. V., Sebentsova A. N., Yunicheva Yu.V. Invazivnyye vidy komarov na territorii g. Sochi: mesto razvitiya preimaginal'nykh stadiy i metody ucheta [Invasive mosquito species on the territory of Sochi: larval development places and counting methods]. *Meditinskaya parazitologiya i parazitarnyye bolezni* [Medical parasitology and parasitic diseases]. 2017. V. 4. P. 9–15. (In Russian).
- Fedorova M. V., Shvets O. G., Yunicheva Yu.V., Medyanik I. M., Ryabova T. E., Otstavnova A. D. Sovremennaya granitsa rasprostraneniya invazivnykh komarov *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L., 1762) i *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) na yuge Krasnodarskogo kraya Rossii [Dissemination of invasive mosquito species, *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L., 1762) and *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) in the south of Krasnodar region, Russia]. *Problemy osobo opasnykh infektsiy* [Problems of Particularly Dangerous Infections]. 2018. T. 2. P. 101–105. DOI: 10.21055/0370-1069-2018-2-101-105 (In Russian).
- Kharkevich A. A. *Osnovy radiotekhniki*. Moscow. Svyaz'izdat Publ., 1962. 350 p. (In Russian).
- Andrés M., Seifert M., Spalthoff C., Warren B., Weiss L., Giraldo D., Winkler M., Pauls S., Go M. Göpfert M. C. Auditory efferent system modulates mosquito hearing. *Current Biology*. 2016. V. 26. P. 1–9. DOI: 10.1016/j.cub.2016.05.077
- Aldersley A., Champneys A. R., Homer M., Robert D. Quantitative analysis of harmonic convergence in mosquito auditory interactions. *J. Royal Society Interface*. 2016. V. 13. № 117. P. 20151007. DOI: 10.1098/rsif.2015.1007
- Arthur B. J., Wyttenbach R. A., Harrington L. C., Hoy R. R. Neural responses to one- and two-tone stimuli in the hearing organ of the dengue vector mosquito. *J. Experimental Biology*. 2010. V. 213. P. 1376–1385. DOI: 10.1242/jeb.033357
- Bartlett-Healy K., Crans W., Gaugler R. Phonotaxis to amphibian vocalizations in *Culex territans* (Diptera: Culicidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 2008. V. 101. P. 95–103. DOI: 10.1603/0013-8746(2008)101[95:PTAVIC]2.0.CO;2
- Bartholomew G. A., Heinrich B. A field study of flight temperatures in moths in relation to body weight and wing loading. *J. Experimental Biology*. 1973. V. 58. P. 123–135. DOI: 10.1242/jeb.58.1.123
- Belton P. Trapping mosquitoes with sound. *Proceedings California Mosquito Control Association*. 1967. V. 35. P. 98.
- Belton P. An analysis of direction finding in male mosquitoes. *Experimental Analysis of Insect Behaviour*. Ed. Browne L. B. Berlin/Heidelberg, Germany, New York, NY, USA. Springer, 1974. P. 139–148.
- Boo K. S., Richards A. G. Fine structure of the scolopidia in the Johnston's organ of male *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 1975a. V. 4. P. 549–566. DOI: 10.1016/0020-7322(75)90031-8
- Boo K. S., Richards A. G. Fine structure of scolopidia in Johnston's organ of female *Aedes aegypti* compared with that of the male. *J. Insect Physiol.* 1975b. V. 21. P. 1129–1139. DOI:10.1016/0022-1910(75)90126-2
- Borkent A., Grimaldi D. A. The Earliest Fossil Mosquito (Diptera: Culicidae), in mid-cretaceous burmese amber. *Annals of the Entomological Society of America*. 2004. V. 97. № 5. P. 882–888. DOI:10.1603/0013-8746(2004)097[0882:TEFMDC]2.0.CO;2.
- Borkent A., Belton P. Attraction of female *Uranotaenia lowii* (Diptera: Culicidae) to frog calls in Costa Rica. *The Canadian Entomologist*. 2006. V. 138. P. 91–94. DOI: 10.4039/n04-113.
- Cator L. J., Arthur B. J., Harrington L. C., Hoy R. R. Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito. *Science*. 2009. V. 323. P. 1077–1079. DOI: 10.1126/science.1166541
- Charlwood J. D., Jones M. D.R. Mating behaviour in the mosquito, *Anopheles gambiae* s.l. Close range and contact behaviour. *Physiological Entomology*. 2008. V. 4. № 2. P. 111–120. DOI: 10.1111/j.1365-3032.1979.tb00185.x
- Clements A. N. The biology of mosquitoes Vol. 2 *Sensory Reception and Behaviour*. New York. CABI Publishing, 1999. 758 p.
- Clemens J., Ozeri-Engelhard N., Murthy M. Fast intensity adaptation enhances the encoding of sound in *Drosophila*. *Nat. Commun.* 2018. V. 9. 134. DOI: 10.1038/s41467-017-02453-9.
- Feugère L., Roux O., Gibson G. Behavioural analysis of swarming mosquitoes reveals high hearing sensitivity in *Anopheles coluzzii*. *J. Experimental Biology*. 2022. V. 225. № 5. jeb243535. DOI: 10.1242/jeb.243535
- Finetti L., Paluzzi J. P., Orchard I., Lange A. B. Octopamine and tyramine signalling in *Aedes aegypti*: Molecular characterization and insight into potential physiological roles. *PLoS one*. 2023. V. 18. № 2. e0281917. DOI: 10.1371/journal.pone.0281917
- Fitch J. L., Holbrook A. Modal vocal fundamental frequency of young adults. *Archives of Otolaryngology*. 1970. V. 92. P. 379–382. DOI: 10.1001/archotol.1970.04310040067012
- Georgiades M., Alampounti C. A., Somers J., Su M., Ellis D., Bagi J., Ntabaliba W., Moore S., Albert J.T., Andrés M. A novel beta-adrenergic like octopamine receptor modulates the audition of malaria mosquitoes and serves as insecticide. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2022.08.02.502538v1> (accessed 08.02.2022) (preprint). DOI: 10.1101/2022.08.02.502538
- Gibson G., Russell I. Flying in tune: sexual recognition in mosquitoes. *Current Biology*. 2006. V. 16. P. 1311–1316. DOI: 10.1016/j.cub.2006.05.053

- Gibson G., Warren B., Russell I. Humming in tune: sex and species recognition by mosquitoes on the wing. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology*. 2010. V. 11. P. 527–540. DOI: 10.1007/s10162-010-0243-2
- Gokhale A., Wirschell M., Sale W. S. Regulation of dynein-driven microtubule sliding by the axonemal protein kinase CK1 in *Chlamydomonas* flagella. *J. Cell Biol.* 2009. V. 186. № 6. P. 817–824. DOI: 10.1083/jcb.200906168
- Göpfert M. C., Robert D. Nanometre-range acoustic sensitivity in male and female mosquitoes. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2000. V. 267. P. 453–457. DOI: 10.1098/rspb.2000.1021
- Göpfert M. C., Robert D. Active auditory mechanics in mosquitoes. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2001. V. 268. P. 333–339. DOI: 10.1098/rspb.2000.1376
- Göpfert M. C., Robert D. Motion generation by *Drosophila* mechanosensory neurons. *PNAS*. 2003. V. 100. № 9. P. 5514–5519. DOI: 10.1073/pnas.0737564100
- Göpfert M. C., Briegel H., Robert D. Mosquito hearing: sound-induced antennal vibrations in male and female *Aedes aegypti*. *J. Experimental Biology*. 1999. V. 202. P. 2727–2738. DOI: 10.1242/jeb.202.20.2727
- Göpfert M. C., Humphris A. D.L., Albert J. T., Robert D., Hendrich O. Power gain exhibited by motile mechanosensory neurons in *Drosophila* ears. *PNAS*. 2005. V. 102. № 2. P. 325–330. DOI: 10.1073/pnas.0405741102
- Hart M., Belton P., Kuhn R. The Risler Manuscript. *European Mosquito Bulletin*. 2011. V. 29. P. 103–111.
- Ignell R., Dekker T., Ghaninia M., Hansson B. S. Neuronal architecture of the mosquito deutocerebrum. *J. Comparative Neurology*. 2005. V. 493. P. 207–240. DOI: 10.1002/cne.20800
- Jackson J. C., Robert D. Nonlinear auditory mechanism enhances female sounds for male mosquitoes. *PNAS*. 2006. V. 103. № 45. P. 16734–16739. DOI: 10.1073/pnas.0606319103
- Johnston C. Auditory apparatus of the *Culex* mosquito. *quart. J. Microscop. Sci.* 1855. V. 3. P. 97–102. DOI: 10.1242/jcs.s1-3.10.97
- Kamikouchi A., Inagaki H. K., Effertz T., Hendrich O., Fiala A., Göpfert M. C., Ito K. The neural basis of *Drosophila* gravity sensing and hearing. *Nature*. 2009. V. 458, P. 165–171. DOI: 10.1038/nature07810
- Kamimura S., Kamiya R. High-frequency nanometre-scale vibration in 'quiescent' flagellar axonemes. *Nature*. 1989. V. 340. P. 476–478. DOI: 10.1038/340476a0
- Kernan M., Zuker C. Genetic approaches to mechanosensory transduction. *Current Opinion in Neurobiology*. 1995. V. 5. № 4. P. 443–448. DOI: 10.1016/0959-4388(95)80003-4
- Köppl C., Manley G. A. Spontaneous otoacoustic emissions in the bobtail lizard. I. General characteristics. *Hear. Res.* 1993. V. 71. P. 157–169. DOI: 10.1016/0378-5955(93)90031-u
- Lapshin D. N. Mosquito bioacoustics: auditory processing in males of *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae) during flight simulation. *Entomological Review*. 2012. V. 92. № 6. P. 605–621. DOI: 10.1134/S0013873812060024
- Lapshin D. N. Auditory system of blood-sucking mosquito females (Diptera, Culicidae): acoustic perception during the flight simulation. *Entomological Review*. 2013. V. 93. № 2. P. 135–149. DOI: 10.1134/S0013873813020012
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency tuning of individual auditory receptors in female mosquitoes (Diptera, Culicidae). *J. Insect Physiol.* 2013. V. 59. № 8. P. 828–839. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2013.05.010
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency organization of the Johnston organ in male mosquitoes (Diptera, Culicidae). *J. Experimental Biology*. 2017. V. 220. P. 3927–3938. DOI: 10.1242/jeb.152017
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Low-frequency sounds repel male mosquitoes *Aedes diaantaeus* N.D.K. (Diptera, Culicidae). *Entomological Review*. 2018. V. 98. № 3. P. 266–271. DOI: 10.1134/S0013873818030028
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Directional and frequency characteristics of auditory neurons in *Culex* male mosquitoes. *J. Experimental Biology*. 2019. V. 222. jeb.208785. DOI: 10.1242/jeb.208785
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Frequency tuning of swarming male mosquitoes (*Aedes communis*, Culicidae) and its neural mechanisms. *J. Insect Physiology*. 2021. V. 132. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2021.104233
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Mapping the auditory space of *Culex pipiens* female mosquitoes in 3D. *Insects*. 2023a. V. 14. № 743. P. 1–23. DOI: 10.3390/insects14090743
- Lapshin D. N., Vorontsov D. D. Functions of the auditory system of female mosquitoes (Diptera, Culicidae). *Entomological Review*. 2023b. V. 103. № 3, P. 251–262. DOI: 10.1134/S0013873823030016
- Loh Y. M., Su M. P., Ellis D. A. and Andrés M. The auditory efferent system in mosquitoes. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. 2023. V. 11-1123738.11. P. 1–15. DOI: 10.3389/fcell.2023.1123738
- McIver S. B. Sensilla mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Med. Entomol.* 1982. V. 19. № 5. P. 489–535. DOI: 10.1093/jmedent/19.5.489
- Manley G. A., Yates G. A., Köppl C. Auditory peripheral resonance: evidence for a simple resonance phenomenon in the lizard *Tiliqua*. *Hear. Res.* 1988. V. 33. P. 181–190. DOI: 10.1016/0378-5955(88)90031-7
- Matsuo E., Kamikouchi A. Neuronal encoding of sound, gravity, and wind in the fruit fly. *J. Comp. Physiol. A. Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol.* 2013. V. 199. P. 253–262. DOI: 10.1007/s00359-013-0806-x
- Menda G., Nitzany E. I., Shamble P. S., Wells A., Harrington L. C., Miles R. N., Hoy R. R. The long and short of hearing in the mosquito *Aedes aegypti*. *Current Biology*. 2019. V. 29 № 4 P. 709–714. DOI: 10.1016/j.cub.2019.01.026
- Nadrowski B., Martin P., Jülicher F. Active hair-bundle motility harnesses noise to operate near an optimum of mechanosensitivity. *PNAS*. 2004. V. 101. № 33. P. 12195–12200. DOI: 10.1073/pnas.0403020101
- Nadrowski B., Albert J. T., Göpfert M. C. Transducer-based force generation explains active process in *Drosophila* hearing. *Current Biology*. 2008. V. 18. P. 1365–1372. DOI: 10.1016/j.cub.2008.07.095

- Nadrowski B., Göpfert M. C. Level-dependent auditory tuning: transducer-based active processes in hearing and best-frequency shifts. *Communicative and Integrative Biology*. 2009. B. 2. Ausgabe 1. S. 7–10. DOI: 10.4161/CIB.2.1.7299
- Ogawa K., Sato H. Relationship between male acoustic response and female wingbeat frequency in a chironomid midge, *Chironomus yoshimatsui* (Diptera: Chironomidae). *Medical Entomology and Zoology*. 1993. V. 44. № 4. P. 355–360. DOI: 10.7601/mez.44.355
- Pennetier C., Warren B., Dabiré K. R., Russell I. J., Gibson G. “Singing on the wing” as a mechanism for species recognition in the malarial mosquito *Anopheles gambiae*. *Current Biology*. 2010. V. 20. P. 131–136. DOI: 10.1016/j.cub.2009.11.040
- Risler H., Schmidt K. Der Feinbau der Scolopidien im Johnstonschen Organ von *Aedes aegypti* L. *Z. Naturforschung*. 1967. B. 22b. S. 759–762.
- Robert D., Göpfert M. C. Novel schemes for hearing and orientation in insects. *Current Opinion in Neurobiology*. 2002. V. 12. P. 715–720. DOI: 10.1016/s0959-4388(02)00378-1
- Roeder K. D., Treat A. E. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths. *J. Experimental Zoology*. 1957. V.134. P.127–158. DOI: 10.1002/jez.1401340107
- Römer F. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flughöhe beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. *Rev. Suisse Zool*. 1970. Bd. 77. S. 603–616.
- Roth L. M. A study of mosquito behavior. An experimental laboratory study of the sexual behavior of *Aedes aegypti* (Linnaeus). *The American Midland Naturalist*. 1948. V. 40. P. 265–352.
- Shimozawa T., Kanou M. The aerodynamics and sensory physiology of range fractionation in the cereal filiform sensilla of the cricket *Gryllus bimaculatus*. *J. Comp. Physiol.* 1984. V. 155, № 4. P. 495–505. DOI: 10.1007/BF00611914
- Shingyoji C., Higuchi H., Yoshimura M., Katayama E., Yanagida T. Dynein arms are oscillating force generators. *Nature*. 1998. V. 393. № 6686. P. 711–714. DOI: 10.1038/31520.
- Simões P. M.V., Robert A. Ingham R. A., Gibson G., Russell I. J. A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes. *J. Experimental Biol.* 2016. V. 219. P. 2039–2047. DOI:10.1242/jeb.135293
- Sotavalta O. The flight-tone (wing-stroke frequency) of insects. *Acta Entomol. Fenn.* 1947. V. 4. P. 1–117.
- Su M.P., Andrés M., Boyd-Gibbins N., Somers J., Albert J. T. Sex and species specific hearing mechanisms in mosquito flagellar ears. *Nature Communications*. 2018. V. 9. P. 3911. DOI: 10.1038/s41467-018-06388-7
- Tischner H. Über den Gehörsinn von Stechmücken. *Acustica Suisse*. 1953. Bd. 3. S. 335–343.
- Tischner H., Schief A. Fluggeräusch und Schallwahrnehmung bei *Aedes aegypti* L. (Culicidae). *Zool. Anz.* 1955. Bd. 18 (Suppl.). S. 453–460.
- Vorontsov D. D., Lapshin D. N. Effect of octopamine on the frequency tuning of the auditory system in *Culex pipiens pipiens* mosquito (Diptera, Culicidae). *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2024. V. 54. №. 2. 10 p. DOI 10.1007/s11055-024-01600-2
- Warren B., Gibson G., Russell I. J. Sex recognition through midflight mating duets in *Culex* mosquitoes is mediated by acoustic distortion. *Current Biology*. 2009. V. 9. P. 485–491. DOI: 10.1016/j.cub.2009.01.059
- Warren B., Lukashkin A. N., Russell I. J. The dynein–tubulin motor powers active oscillations and amplification in the hearing organ of the mosquito. *Proceedings of the Royal Society B*. 2010. V. 277. P. 1761–1769. DOI: 10.1098/rspb.2009.2355
- Wishart G., van Sickle G. R., Riordan D. F. Orientation of the males of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) to sound. *Canadian Entomologist*. 1962. V. 94. P. 613–626. DOI: 10.4039/Ent94613-6
- Xu Y.Y.J., Loh Y. M.M., Tai-Ting L., Ohashi T. S., Su M.P., Kamikouchi A. Serotonin modulation in the male *Aedes aegypti* ear influences hearing. *Frontiers in Physiology*. 2022. V. 13. P. 931567. DOI: 10.3389/fphys.2022.931567
- Yack J. E. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. *Microscopy Research and Technology*. 2004. V. 63. № 6. P. 315–227. DOI: 10.1002/jemt.20051
- Yorozu S., Wong A., Fischer B. J., Dankert H., Kernan M. J., Kamikouchi A., Ito K., Anderson D. J. Distinct sensory representations of wind and near-field sound in the *Drosophila* brain. *Nature*. 2009. V. 458. P. 201–205. DOI: 10.1038/nature07843
- Ziemer T., Wetjen F., Herbst A. The antenna base plays a crucial role in mosquito courtship behavior. *Frontiers in Tropical Diseases*. 2022. V. 3. P. 803611. DOI: 10.3389/ftd.2022.803611

УДК: 159.938.25 + 004.05

РАЗВИТИЕ МЕТОДОВ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЙ ОБРАБОТКИ ИЗОБРАЖЕНИЙ ДЛЯ ПРОГРАММНОЙ КОМПЕНСАЦИИ АНОМАЛИЙ РЕФРАКЦИИ ГЛАЗ НАБЛЮДАТЕЛЯ

© Н. Б. Аль-Казир^{1,2,*}, М. С. Ярыкина^{2,3}, Д. П. Николаев^{3,4}, И. П. Николаев²

¹ Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики»
101000, Москва, ул. Мясницкая, д. 20, Россия

² Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича Российской академии наук
127051, Москва, Большой Каретный пер., 19, стр. 1, Россия

³ Институт системного анализа Федерального исследовательского центра
«Информатика и управление» Российской академии наук
117312, Москва, проспект 60-летия Октября, 9, Россия

⁴ Смарт Энджинс Сервис, 117312 Москва, проспект 60-летия Октября, 9, Россия

* E-mail: nafekzir@gmail.com

Поступила в редакцию 20.04.2024

После доработки 29.05.2024

Принята к публикации 06.06.2024

Вошедшие в наш обиход практики демонстрации пользователям различных статических и видео-изображений с помощью цифровых, процессорно-управляемых, чаще всего самосветящихся устройств (компьютерных мониторов, экранов смартфонов, планшетов и т. п.) подстегнули развитие различных методов улучшения восприятия таких изображений путём их компьютерной предобработки. Это касается и методов предварительной обработки изображений, демонстрируемых пользователям с различными аномалиями рефракции глаз (например, миопия или астигматизм) в ситуациях, когда они не вооружены очками или иными корректирующими устройствами. За более чем 20 лет исследователями были опубликованы десятки работ, посвященных этой задаче, называемой задачей предкомпенсации. На наш взгляд, пришло время осмыслить развитие научной мысли в данном направлении и подсветить наиболее важные вехи в осознании проблем, стоящих на пути к достижению «идеальной» предкомпенсации, и в подходах к их успешному решению. Этому посвящена первая часть данного обзора. Во второй же его части мы фокусируемся на современном состоянии исследований в заявленной области, выделяем проблемы, не решённые до сих пор, и пытаемся уловить тенденции дальнейшего развития методов предкомпенсации изображений, уделяя максимальное внимание нейросетевым подходам.

Ключевые слова: предкомпенсация изображения, винеровская фильтрация, рефракционная аномалия глаза, тоновое отображение, нейронная сеть, деконволюция изображения

DOI: 10.31857/S0235009224030027 EDN: BSFLPC

ВВЕДЕНИЕ

Большинство пользователей компьютеров, имеющих такие аномалии рефракции, как миопия (близорукость), гиперметропия (дальнозоркость) и/или астигматизм, сталкиваются с ухудшения четкости изображения, особенно если эти аномалии не корректируются очками или контактными линзами.

Такая ситуация может возникнуть, например, при использовании некоторых гарнитур виртуальной реальности, в которых нет места для стандартных очков, что может создать трудности для пользователей с аномалиями рефракции. Такие гарнитуры, как правило, имеют системы

коррекции, регулирующие положение линз относительно экрана, но они не всегда могут полностью компенсировать проблему, например, в случае астигматизма: этот вид аномалий требует более сложной оптической системы.

Довольно часто пользователи с незначительными аномалиями рефракции вообще не носят очки или контактные линзы, что приводит к дискомфорту при использовании смартфонов и других устройств, оснащенных экранами, на которых воспроизводятся изображения. За счет рефракционных аномалий чёткость воспринимаемого изображения снижается, вплоть до невозможности распознать некоторые части

изображения, особенно содержащие важные мелкие детали.

В отличие от объектов окружающего мира, а также напечатанных на бумаге, на экранах есть техническая возможность показывать измененное изображение, которое будет лучше распознаваться пользователями с аномалиями рефракции.

Исследователи рассматривают человеческий глаз как систему формирования изображения, аналогичную любой другой оптической системе, состоящей из линз. *Идеальная оптическая система* формирует идеальное изображение, то есть все лучи, вышедшие из одной точки объекта, фокусируются в одной точке на сетчатке. Однако никакая реальная оптическая система не является идеальной, то есть лучи из одной точки объекта оказываются сфокусированными не в одну точку, а в пятно некоторого размера, что приводит к потере резкости, контраста, появлению артефактов. Эти негативные явления проявляются тем сильнее, чем выше значения величин, характеризующих рефракционные аномалии оптической системы.

Изображение на сетчатке глаза называют ретинальным. Для рассматриваемого круга задач ретинальное изображение можно представить в виде двумерного массива точек различной яркости, при этом каждая из точек объекта, рассматриваемого глазом, проецируется на ретинальное изображение как некоторое пятно.

Рефракционные аномалии глаза принято описывать *функцией рассеяния точки* (ФРТ, англ. point spread function, PSF), представляющей собой двумерное отображение на сетчатке глаза рассматриваемого точечного объекта. Оптометрический рецепт (рецепт на очки), содержит достаточно информации, чтобы рассчитать ФРТ человеческого глаза в той же степени, в какой очки компенсируют рефракционные аномалии. Однако более высокой точности можно добиться с помощью специального обследования на аберрометре (см., напр., Яблоков и др., 2005), поскольку аберрометр оценивает большее число параметров ФРТ.

Название прибора отсылает нас к понятию *абберации* как конкретного вида рефракционной аномалии. К абберациям низшего порядка (в смысле их пространственного масштаба) относят *дефокусировку* (в быту ее называют близорукостью или дальновзоркостью) и *астигматизм*. Такие абберации, как, например, кома или *трилистник*, относятся к абберациям высшего порядка: их пространственная структура имеет мелкомасштабные осцилляции. Для их выявления и требуются такие специальные приборы, как аберрометры (аберроскопы).

С помощью функции рассеяния точки (ФРТ) можно удобно рассчитывать ретинальное изображение любого рассматриваемого объекта, не обязательно точечного. Для этого двумерный массив яркостей, описывающий этот объект, подвергается математической операции свёртки с ФРТ.

В процессе выполнения свёртки яркость каждого пикселя выходного изображения существенно зависит не только от яркости соответствующего пикселя входного изображения, но и от яркости пикселей, соседствующих с ним. Чем шире ФРТ, тем больше пикселей влияют на итоговую яркость, а ширина ФРТ, в свою очередь, определяется силой проявления рефракционных аномалий. В большинстве случаев свёртка с ФРТ приводит к тому, что ретинальное изображение оказывается размытым по сравнению с входным.

Деконволюцией называется обращение свёртки, восстанавливающее исходное изображение из размытого изображения или изображения низкого качества. Если ФРТ известна, задача восстановления изображения называется задачей *неслепой деконволюции*, если ФРТ неизвестна, то говорят о *слепой деконволюции*. Многие методы слепой деконволюции заключаются в начальной оценке ФРТ из каких-либо соображений и итерационном применении слепой деконволюции с параллельным улучшением оценки ФРТ.

Задача *предкомпенсации изображений* — это задача так преобразовать исходное изображение, что на сетчатке человеческого глаза с рефракционными аномалиями изображение становится близким к исходному.

Схема на рис. 1 иллюстрирует суть предкомпенсации. Здесь *прямое преобразование* — это преобразование изображения зрительной системой человека, описываемое с помощью ФРТ, а *обратное преобразование* — это преобразование, обратное ФРТ, т.е. компенсирующее размытие изображения глазом человека и создающее из исходного изображения так называемое *предкомпенсированное изображение*. В результате последовательного применения этих двух преобразований воспринимаемое наблюдателем изображение становится ближе к исходному, по сравнению со случаем, когда вместо обратного преобразования применяется тождественное.

На рисунке 2 показано несколько изображений, иллюстрирующих как работает предкомпенсация. Симулированные ретинальные изображения (в, г) моделируют зрительное восприятие миопического наблюдателя, смотрящего на изображения а и б. Обратите внимание на то, что предкомпенсированное изображение (рис. 2б) само по себе выглядит довольно

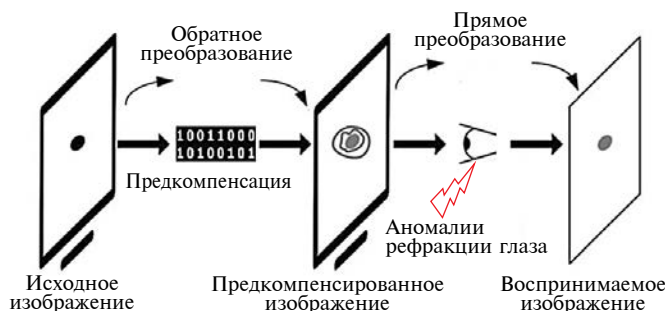


Рис. 1. Концепция предкомпенсации изображений для людей с аномалиями рефракции глаза.

странно, но становится намного ближе к исходному изображению после того, как размывается в глазу наблюдателя (рис. 2г).

Основная проблема задачи предкомпенсации связана с тем, что её точного решения, вообще говоря, не существует: например, для того, чтобы на сетчатке сформировалось идеальное изображение некоторого предмета или сцены, некоторые пиксели предкомпенсированного изображения, предъявляемого наблюдателю, должны иметь яркость, существенно превышающую максимальную яркость дисплея, а некоторые другие пиксели должны иметь отрицательную яркость, что физически невозможно. В результате реальная предкомпенсация всегда не идеальна, что проявляется прежде всего в низкой контрастности воспринимаемого человеком изображения, а также в присутствующих в нем артефактах.

В этой работе мы приведём обзор научных подходов к улучшению качества изображения для людей с аномалиями рефракции. В первых работах этого ряда решалась задача повышения разборчивости текста для людей с аномалиями рефракции, затем исследователи искали подходы к улучшению более сложных, но все еще монохромных изображений, в более поздних работах рассматривались и цветные изображения. При

этом развивалась тенденция перехода от неперсонализированных методов (то есть таких, в которых предъявляемое пользователю изображение не зависит от параметров его зрительной системы) к персонализированным. Несколько лет назад стали ожидаемо появляться работы, в которых задача предкомпенсации решается нейросетевыми методами.

ПРЕДЫСТОРИЯ И РАЗВИТИЕ МЕТОДОВ ПРЕДКОМПЕНСАЦИИ ИЗОБРАЖЕНИЙ

Первые попытки использования предобработки текста для улучшения его распознавания слабовидящими предпринимались ещё в 1980-е годы и были адресованы слабовидящим людям, зрительные аномалии которых не корректируются очками. К таким патологиям относятся катаракта, центральная скотома (часто сопровождающая возрастную макулодистрофию) и другие патологии центрального зрения, часто обнаруживаемые у пожилых пациентов с жалобами на зрение. Известно, что при центральной скотоме для фокусировки зрения начинают использоваться альтернативные участки сетчатки (Tagita-Nistor et al., 2023), однако центральным вопросом предкомпенсации является корректировка проблем оптики глаза, а не сетчатки.

Пели и др. (Peli, Lim, 1982; Peli, Peli, 1984) искали методы повышения контраста изображения, которые сохраняли бы яркость каждого пикселя в диапазоне, доступном для отображения. Они предложили алгоритм адаптивного улучшения изображений, основанный на знании функции контрастной чувствительности человека и подборе соответствующих Фурье-фильтров (в смысле пространственной, а не временной частоты).

Функция контрастной чувствительности (англ. CSF) – это функция, отображающая зависимость контрастной чувствительности зрительной системы человека от пространственной частоты. Контрастная чувствительность описывает

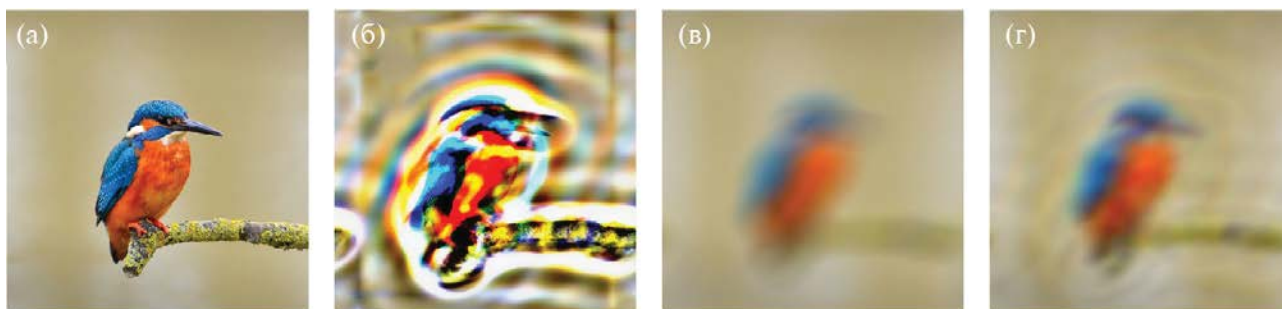


Рис. 2. Пример предварительной компенсации изображения: а) исходное изображение; б) предкомпенсированное изображение; в) исходное изображение на сетчатке при миопии глаза (симуляция); г) предкомпенсированное изображение на сетчатке миопического глаза (симуляция).

способность зрительной системы различать яркие и тусклые компоненты статического изображения (например, ахроматическую разницу яркости между соседними областями на изображении) и является одной из наиболее фундаментальных функций зрительной системы человека.

Фурье-компоненты с низкими пространственными частотами задают крупные детали на рассматриваемом изображении, а с высокими – мелкие. Идея этого алгоритма заключается в локальном усилении высокочастотных компонент изображения и смещении локальной яркости к среднему уровню (что приводит к ослаблению низкочастотных компонент). Первое позволяет улучшить видимость мелких деталей, второе расширяет динамический диапазон для визуализации этих деталей. Метод применялся к черно-белым изображениям (например, в газетах) с целью улучшить распознавание лиц и других важных фрагментов изображения. В работах Пели, Лоутон и др. (Peli, Peli, 1984; Peli et al., 1991; Peli et al., 1994; Lawton, 1988; Lawton, 1989; Lawton, 1992) было показано, что пространственная фильтрация (Фурье-фильтрация) улучшает распознавание лиц, а также восприятие деталей на изображениях и видео.

Лоутон изучала влияние пространственной фильтрации, а именно усиления средних и высоких пространственных частот, на распознавание текста. Она использовала частично персонализированные фильтры и обнаружила, что усиление некоторых пространственных частот позволяет распознавать более мелкий текст.

Исследование Пели и др. (Peli et al., 1994) показало, что слабовидящие, участвующие в исследовании, при настройке параметров алгоритма предобработки изображений для улучшения распознавания лиц имеют тенденцию выбирать схожие полосы пространственных частот и уровни их усиления, т.е. разные испытуемые выбирают схожие пространственные фильтры, что обосновывало применение в этой задаче неперсонализированных методов.

В работе Файна и Пели (Fine, Peli, 1995) авторы решили применить алгоритм адаптивного улучшения изображений (Peli, Lim, 1982) к тексту и измерить скорость чтения испытуемыми текста, представленного в виде бегущей строки. Поскольку в предыдущих исследованиях испытуемые выбирали улучшения с помощью схожих пространственных частот, от персонализации решили отказаться. Исследователи пришли к выводу, что адаптивное улучшение высококонтрастного текста (с помощью пространственной фильтрации) приводит к увеличению скорости

чтения лишь некоторыми испытуемыми со слабым зрением.

Возможно, положительный эффект частично связан с повышенной яркостью улучшенных букв (авторы адресуют этот вопрос в будущее). К сожалению, скорость чтения улучшенного текста невозможно предсказать ни по остроте зрения, ни по скорости чтения исходного текста: некоторые испытуемые читают улучшенный текст существенно быстрее, некоторые – нет. Достоверной закономерности в этих результатах выявить не удалось.

Начиная с работы Алонсо и Баррето (Alonso, Barreto, 2003) подход к улучшению изображений для лиц с плохим зрением меняется: данные авторы перенесли фокус внимания с группы людей, зрение которых не может быть скомпенсировано с помощью оптики (правильно подобранных линз), на людей с аномалиями именно рефракции, то есть с миопией, гиперметропией или астигматизмом. Дело в том, что таких людей очень много (по оценке (Holden et al., 2016) лица с миопией составляют 22,9% населения планеты), но далеко не все они (по разным причинам) носят очки или контактные линзы. Более того, для людей с нарушениями рефракции задача улучшения качества воспринимаемого изображения имеет гораздо более строгую постановку, чем для пациентов, страдающих катарактой: становится возможным рассмотреть глаз миопического (или гиперметропического) человека как оптическую систему, характеризующуюся определенной функцией размытия точки (ФРТ). В этой же работе впервые использован термин “предкомпенсация” применительно к обсуждаемому кругу задач, хотя и без четкого его определения.

Ранее мы уже дали следующее определение предкомпенсации изображения: преобразование исходного изображения такое, что на сетчатке человеческого глаза с рефракционными аномалиями изображение становится близким к исходному. По сравнению с показом исходного изображения наблюдателю, обладающему неидеальным зрением и вследствие этого неспособному воспринять изображение во всей его полноте, такое преобразование изображения чисто программными средствами, без изменения физических характеристик дисплея, позволяет приблизить восприятие изображения наблюдателем к восприятию наблюдателя с идеальным зрением. Заметим, что под данное определение подпадают как персонализированные, так и неперсонализированные методы.

Авторы пионерской работы по предкомпенсации (Alonso, Barreto, 2003) пишут, что появление таких приборов, как аберрометры (также

называемых анализаторами волнового фронта) сделало технически возможным измерение ФРТ для каждого глаза с целью компенсации глазных aberrаций, включая aberrации высших порядков, которые не компенсируются стандартными очками или контактными линзами.

Авторы используют свёрточную модель формирования изображения на сетчатке (Goodman, 1968; Thibos, 2000).

$$r(x, y) = t(x, y) * h(x, y),$$

где $r(x, y)$ – изображение на сетчатке, $t(x, y)$ – предъявленное изображение, $h(x, y)$ – ФРТ конкретного глаза. Тогда если показать на экране предварительно исправленное изображение

$$p(x, y) = t(x, y) * h^{-1}(x, y),$$

пользователь своим неидеальным глазом увидит исходное изображение. Авторы рассматривают эту задачу как в некотором смысле эквивалентную задаче обратной фильтрации/деконволюции.

В общем случае обратная функция $h^{-1}(x, y)$ не существует, поэтому приходится пользоваться регуляризацией, приводящей к известной формуле Винеровской фильтрации:

$$P(f_x, f_y) = \left[\frac{1}{H(f_x, f_y) \left(|H(f_x, f_y)|^2 + K \right)} \right] T(f_x, f_y),$$

где $P(f_x, f_y)$, $H(f_x, f_y)$ и $T(f_x, f_y)$ – Фурье-образы функций $p(x, y)$, $h(x, y)$ и $t(x, y)$, а K – константа-регуляризатор.

В обсуждаемой работе метод предкомпенсации тестировали на здоровых людях, используя в качестве имитатора нарушения рефракции рассеивающую линзу с оптической силой –6 дптр и предкомпенсируя на предъявляемом изображении влияние этой линзы.

В качестве тестового изображения была выбрана стандартная буквенная таблица для проверки зрения, а в качестве метрики успеха использовали оценку остроты зрения, сравнивая способность здоровых людей распознавать буквы сквозь линзу с оптической силой –6 диоптрий при предъявлении исходных и предкомпенсированных изображений.

Авторы установили, что предкомпенсация обеспечивает частичное восстановление остроты зрения: исходное зрение испытуемых 0.2 по шкале logMAR, зрение сквозь линзу без предкомпенсации 1.4 logMAR (самые большие

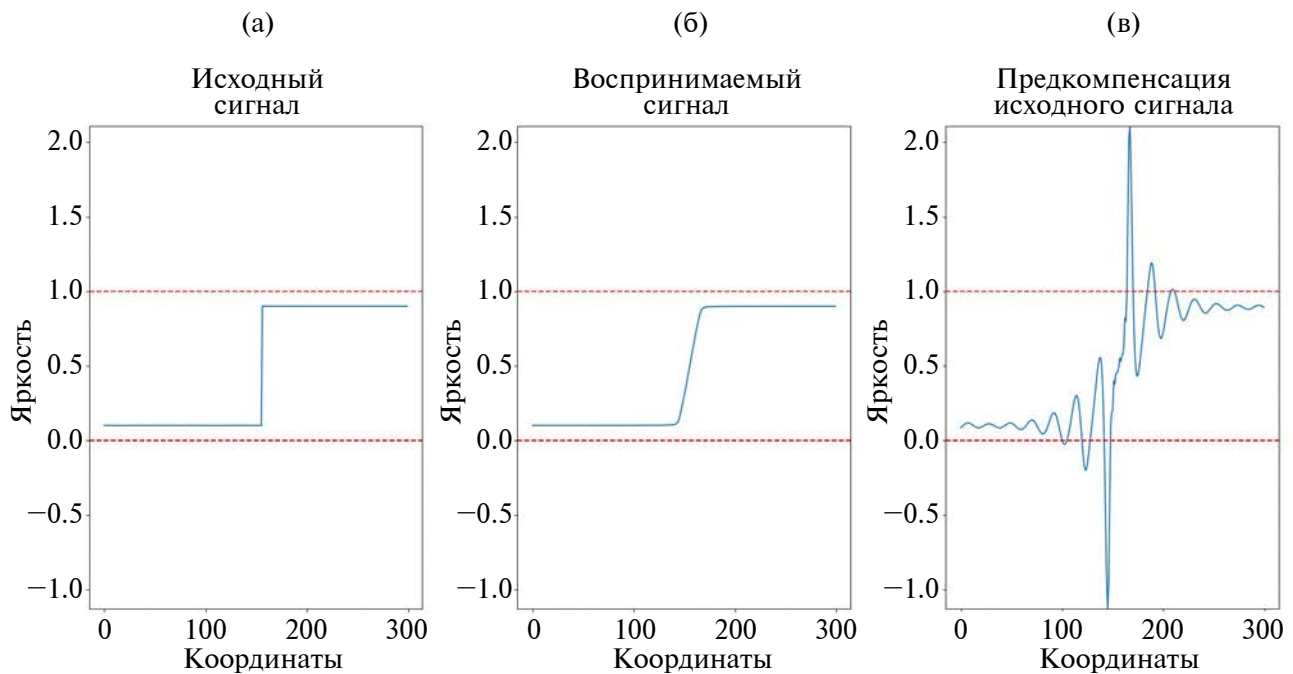


Рис. 3. Основная проблема предкомпенсации:

а) исходный сигнал; б) воспринимаемый сигнал (свертка исходного сигнала и ФРТ); в) оптимальная предкомпенсация исходного сигнала. Красные пунктирные линии обозначают диапазон яркости, который может отображаться на мониторе.

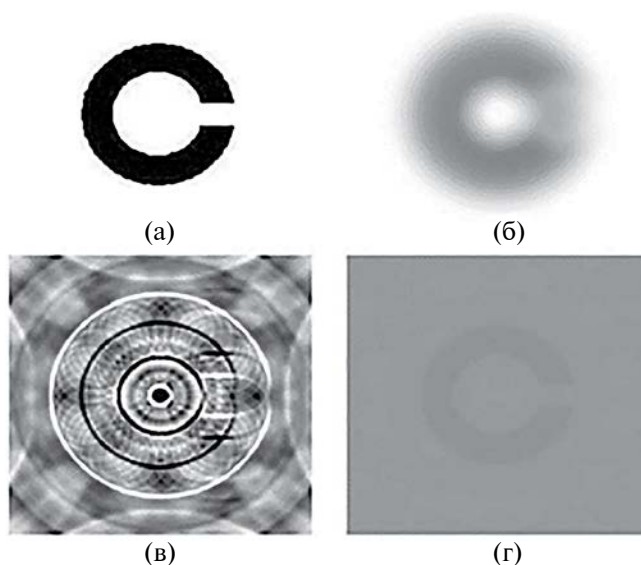


Рис. 4. Потеря контраста при предкомпенсации (Alonso et al., 2005b): а) исходное изображение; б) исходное изображение на сетчатке глаза (симуляция); в) предкомпенсированное изображение; г) предкомпенсированное изображение на сетчатке глаза (симуляция).

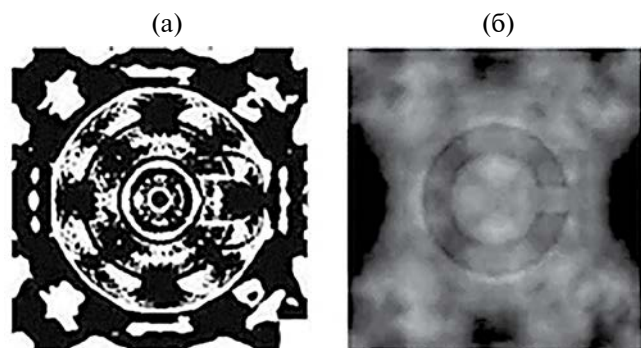


Рис. 5. Пример низкочастотных артефактов, возникающих при попытке увеличения контраста предкомпенсированного изображения (Alonso et al., 2005b): а) рассчитанное предкомпенсированное изображение; б) смоделированное ретинальное изображение.

буквы в таблице для проверки зрения с расстояния 2 м распознаются неправильно), с предкомпенсацией $0.6 \log\text{MAR}$. Хотя метод тестировали на абберациях, вызванных простой сферической линзой, теоретически сам метод подходит и для коррекции сложных нарушений зрения, вызванных в т. ч. абберациями высших порядков (такими как сферическая абберация, кома и др.).

В 2005 году Алонсо и др. (Alonso et al., 2005a; 2005b) развивают предложенный в предыдущей работе метод предкомпенсации изображений. В частности, они впервые сформулировали основную проблему, не позволяющую добиваться

идеального восприятия подобных изображений наблюдателями. Дело в том, что предкомпенсированное изображение должно иметь значительно более высокий динамический диапазон по сравнению с исходным изображением; настолько высокий, что существуют проблемы с отображением таких изображений. Например, у оптимально рассчитанного предкомпенсированного изображения некоторые пиксели должны иметь яркость, превышающую максимальную яркость монитора, а другие пиксели должны иметь отрицательную яркость, недостижимую на мониторе даже теоретически. Это иллюстрирует рис. 3. Для простоты здесь выбран одномерный сигнал, который можно воспринимать, как одну строку некоего изображения с контрастной “ступенькой” по яркости. Из рис. 3, в видно, что оптимальное предкомпенсированное изображение не может быть показано на дисплее.

Задача предъявления изображений расширенного яркостного диапазона на дисплеях и других носителях с более узким диапазоном известна в современной обработке изображений как *задача тонового отображения* (tone mapping). В алгоритмах предкомпенсации, основанных на деконволюции, приходится решать, в том числе, эту задачу. К сожалению, задача тонового отображения некорректна, и при ее решении используются приближенные методы, что приводит к искажению воспринимаемого изображения по сравнению с исходным. В частности, преобразование требуемого для деконволюции диапазона яркостей к доступному диапазону яркостей для отображения на мониторе линейной функцией приводит к потере контраста (рис. 4г), а при попытках усиления контраста возникают низкочастотные артефакты (рис. 5б).

В классическом фильтре Винера для регуляризации используется параметр K . В работе (Alonso et al., 2005b) с целью уменьшения низкочастотных артефактов предлагается улучшенный фильтр Винера, в котором параметр регуляризации K становится функцией пространственных частот в Фурье-пространстве (рис. 6). Впрочем, из того, что авторы никак не продемонстрировали в работе те преимущества, которые даёт данный подход, можно сделать вывод о том, что эти преимущества невелики.

В этой же работе для повышения контраста воспринимаемого предкомпенсированного изображения авторы предлагают следующий подход к проблеме тонового отображения:

1. Отделить букву от фона. Предкомпенсировать только букву, а фон оставить исходным.
2. Осуществить комбинацию линейного и нелинейного преобразования яркости

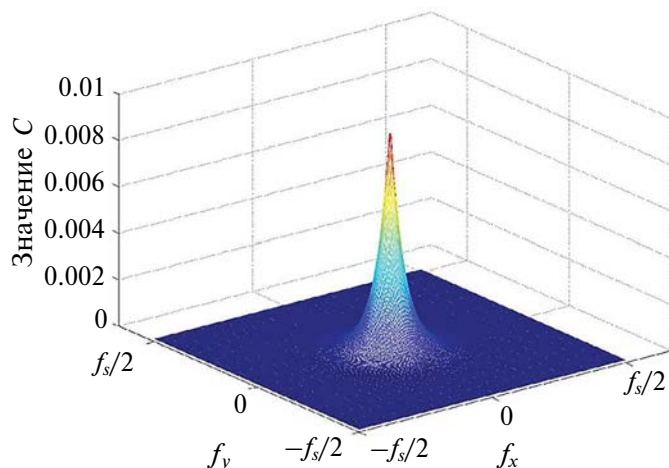


Рис. 6. Параметр регуляризации K улучшенного фильтра Винера как функция пространственных частот в Фурье-пространстве (Alonso et al., 2005b). Здесь f_s обозначает частоту дискретизации изображения. В точке $(0, 0)$ $K = 0$.

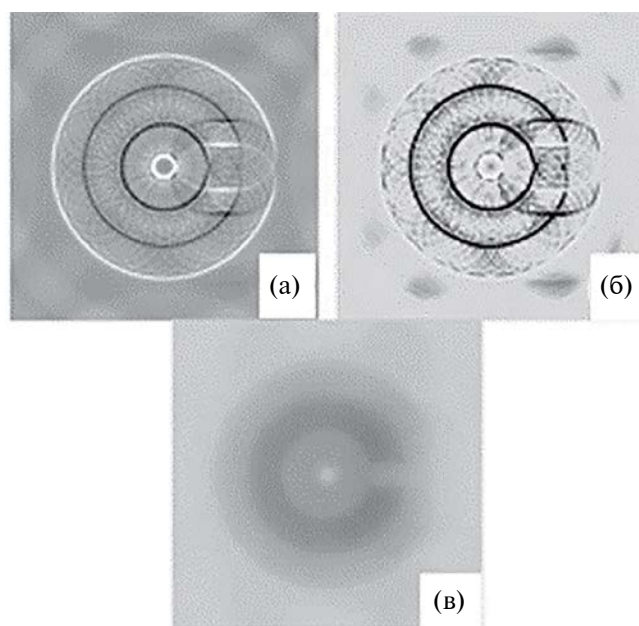


Рис. 7. Пример применения “одностороннего преобразования контраста” к предкомпенсированному изображению (Alonso et al., 2005b): а) предкомпенсированное изображение после применения улучшенного фильтра Винера; б) предкомпенсированное изображение после одностороннего усиления контраста; в) смоделированное отображение; б) на сетчатке глаза.

предкомпенсированного изображения. Линейным преобразованием обеспечить сохранение средней яркости изображения, нелинейным — преобразовать области с низкой яркостью (авторы назвали свой подход односторонним преобразованием контраста).

Впрочем, эти ухищрения не слишком помогли авторам избавиться от ореолов вокруг букв (рис. 7).

В следующей работе (Alonso et al., 2008) авторы ищут методы ослабления артефактов типа “рябь”, появляющихся в результате усиления контраста. Для решения этой проблемы они предложили на исходном изображении детектировать границы и применять предкомпенсацию только в прилегающих к ним областях.

К сожалению, авторы тестировали свой метод исключительно на бинарных изображениях. Помимо текстовых символов, они рассматривали пиктограммы, то есть изображения, упрощенные до визуальной схемы (примером могут служить “иконки” в пользовательских интерфейсах). Пиктограммы, как и символы текста, имеют четкие границы, и это существенно для метода. Однако фотореалистичные полноцветные изображения не обладают таким свойством, поэтому с учетом того, что актуальность применения предкомпенсации в 2010-е годы стали связывать с очками виртуальной реальности, в которых демонстрируются сложные многобитные изображения, дальнейшего развития эта работа не получила.

Следующий существенный шаг в развитии персонализированного подхода был сделан в 2011 году. Хуанг и др. (Huang et al., 2011) предложили динамическую предкомпенсацию изображений, учитывающую размер зрачка глаза человека в реальном времени. Суть метода заключалась в том, что предкомпенсированное изображение динамически обновлялось на основе одновременного измерения размера зрачка наблюдателя. Эта идея вытекает из двух хорошо известных фактов: рефракционные аномалии проявляют себя тем сильнее, чем шире открыт зрачок, а диаметр зрачка даже в условиях покоя испытывает у людей значительные флуктуации (Fernández, 2012).

Авторы демонстрируют, что, если учитывать текущий (а не средний во времени) размер зрачка, качество предкомпенсации заметно улучшается, что иллюстрирует рис. 8. Работа Хуанг и др. (Huang et al., 2011) интересна тем, что авторы моделировали миопию человеческого глаза с помощью расфокусированной камеры. Рис. 8г (крайний правый столбец) соответствует ситуации, когда в расчете предкомпенсированного изображения используется тот же самый размер зрачка, который выставлен в камере (его роль выполняет диафрагма объектива камеры). Рис. 8б, в (два центральных столбца) соответствуют ситуации, когда диафрагма объектива больше или меньше того значения, которое использовалось в расчете предкомпенсированного изображения.

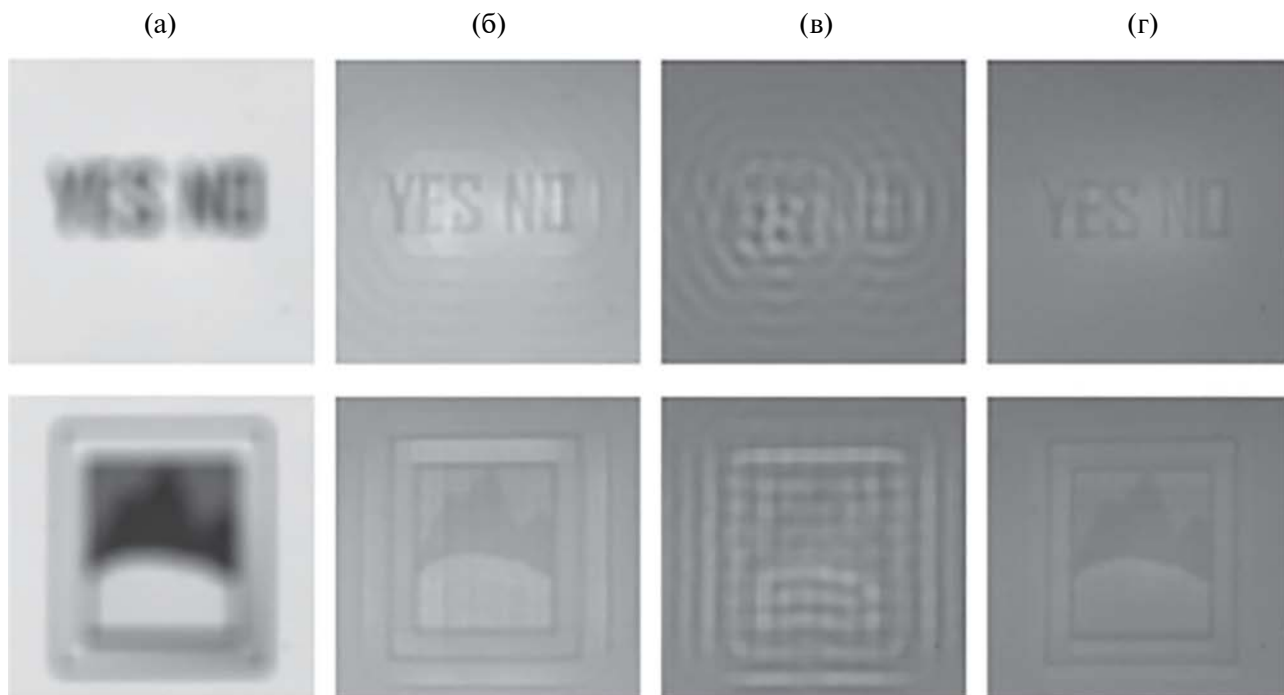


Рис. 8. Иллюстрация процесса предкомпенсации изображений, снятых расфокусированной камерой, с учетом изменений параметров диафрагмы (Huang et al., 2011): а) исходные изображения, снятые расфокусированной камерой; б) предкомпенсированные изображения, снятые расфокусированной камерой; в) предкомпенсированные изображения, снятые расфокусированной камерой после уменьшения диафрагмы, но без изменений параметров предкомпенсации; г) изображения, предкомпенсированные с параметрами, согласованными с изменившимися параметрами диафрагмы.

Чем темнее картинка, тем сильнее прикрыта диафрагма. Метод для пересчета ФРТ в зависимости от размера зрачка был предложен Кэмпбеллом в работе (Campbell, 2003).

Подход, связанный с моделированием миопии или гиперметропии человеческого глаза с помощью расфокусированной камеры, может помочь частично автоматизировать процедуру тестирования различных алгоритмов предкомпенсации, но только для сферических ошибок рефракции. Моделирование даже астигматизма уже вызывает серьезные технические проблемы, не говоря уже о более сложных аномалиях.

В работах (Huang et al., 2012b; 2012c) исследуется эффективность метода динамической предкомпенсации на людях. Испытуемым предлагается распознавать на экране бинарные (содержащие всего два цвета: белый и черный) пиктограммы, после чего исследователи сравнивают количество правильно распознанных пиктограмм в случае динамической и статической предкомпенсации. В их исследовании динамическая предкомпенсация позволила повысить частоту правильных ответов примерно в 1,5 раза по сравнению со статической. При этом, как показал опрос испытуемых, основную проблему

в распознавании пиктограмм представляет низкий контраст воспринимаемого предкомпенсированного изображения.

Пожалуй, именно в работах этого периода была в полной мере осознана основная проблема предкомпенсации изображений для пользователей с аномалиями рефракции. Согласно Хуангу и его соавторам, человеческий глаз с рефракционными аберрациями ведет себя как фильтр низких частот, ослабляя высокочастотные компоненты пространственного спектра наблюдаемых объектов, что приводит к размытию их деталей, особенно мелких. Предкомпенсация, напротив, действует как фильтр высоких частот, предварительно (на исходном изображении) увеличивая амплитуду высокочастотных гармоник, которые будут затем ослаблены глазом. Это увеличение неизбежно приводит к тому, что на идеально предкомпенсированном изображении должны быть области с яркостью, значительно превышающей максимальной яркостью исходного изображения, а также области с яркостью, значительно меньшей, чем исходная минимальная яркость. В случае, когда исходное изображение высококонтрастно, это создает проблемы. И если увеличение максимальной яркости теоретически возможно за счет разработки всё более ярких

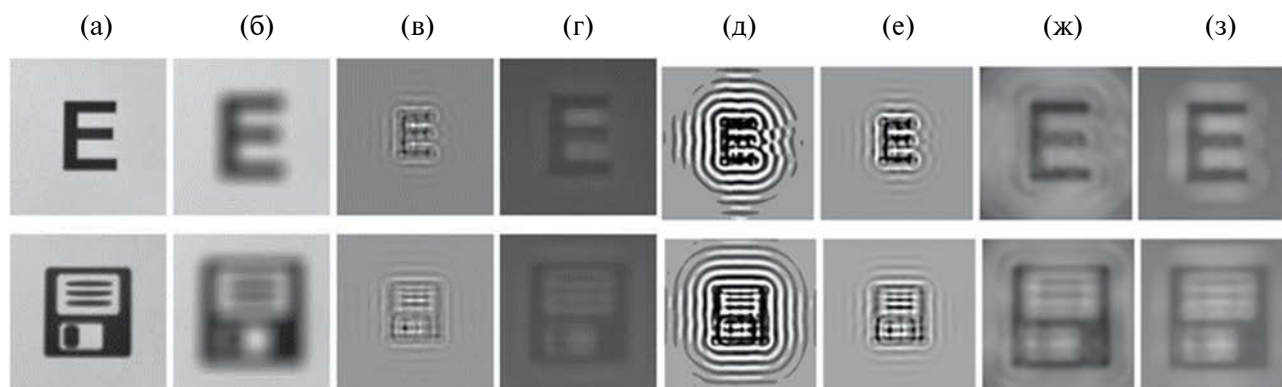


Рис. 9. Иллюстрация различных методов предкомпенсации изображений, снятых с разной степенью расфокусировки камеры (Huang et al., 2012d): а) исходные изображения, снятые хорошо сфокусированной камерой; б) исходные изображения, снятые камерой с дефокусировкой в -5 дптр; в) предкомпенсированные изображения без улучшения контраста; г) предкомпенсированные изображения (в), снятые расфокусированной камерой; д) предкомпенсированные изображения, полученные с помощью выравнивания гистограммы; е) предкомпенсированные изображения, полученные с помощью обрезания гистограммы; ж) предкомпенсированные изображения (д), снятые расфокусированной камерой; з) предкомпенсированные изображения (е), снятые расфокусированной камерой.

экранов, то отображение отрицательной яркости невыполнимо даже теоретически.

В итоге приходится подвергать идеальное предкомпенсированное изображение линейному или нелинейному тоновому отображению (преобразованию шкалы яркости), что, с одной стороны, делает возможной его демонстрацию на компьютерном мониторе, но, с другой – искажает объекты на изображении, причём тем более существенно, чем сильнее пришлось модифицировать шкалу.

Следует заметить, что даже сдвиг шкалы яркости является тоновым отображением, причем если линейное уменьшение яркости в отсутствие более ярких участков сцены компенсируется зрительной системой человека (воспринимаясь как изменение освещенности сцены при ее неизменности), то превращение черного в серое воспринимается как наблюдение сцены через завесу тумана. То есть сдвиг шкалы может приводить к существенному ухудшению воспринимаемого качества изображения. Такое отображение сохраняет почти все его детали (кроме самых мелких, которые вообще не могут передаваться неидеальной оптической системой глаза), но существенно понижают контраст этих деталей, вплоть до полной нечитаемости.

В работе (Huang et al., 2012d) Хуанг и др. предложили увеличивать контраст методом обрезания гистограммы яркостей: у предкомпенсированного изображения перед сдвигом и масштабированием в диапазон $[0, 255]$ (доступный для показа на мониторе диапазон яркостей) обрезаются $0,1\%$ экстремальных значений яркостей. Авторы статьи рассчитывают, что эффект расширения

диапазона яркости при предкомпенсации затрагивает совсем небольшую площадь. В случае, если изображение содержит умеренное число границ (и не содержит высококонтрастных текстур), это позволяет сузить диапазон яркостей и, следовательно, повысить контрастность воспринимаемого изображения (рис. 9).

Мохаммадпур и др. (Mohammadpour et al., 2012) также работали над повышением контраста воспринимаемых предкомпенсированных изображений и предложили метод размытия периферии изображения с целью повышения контраста в центральной части изображения. Авторы сначала использовали улучшенный фильтр Винера, как и в работах ранее, а затем размывали периферию предкомпенсированного изображения с помощью гауссова фильтра.

На изображениях, представленных в статье, пиксели с минимальной и максимальной яркостью находятся на краях изображения, поэтому размытие периферии позволяет уменьшить диапазон яркостей предкомпенсированного изображения. По всей видимости, авторы наблюдали краевые эффекты, возникающие при использовании винеровского фильтра. Опираясь на субъективный анализ симуляций воспринимаемых предкомпенсированных изображений, авторы утверждают, что в результате периферия такого изображения размывается, зато в центральной его части контраст существенно повышается. В своих симуляциях авторы использовали ФРТ, отвечающие восьми типам aberrаций, в т. ч. высших порядков: комы и трилистника.

В 2014 году Цзи и др. (Ji et al., 2014) провели первое серьезное исследование тонового

отображения в качестве постпроцессинга винеровской фильтрации в задаче предкомпенсации изображений. Основное внимание в исследовании было уделено анализу влияния характеристик тонового отображения на контрастность и появление артефактов типа “звон” на предкомпенсированных изображениях. Более того, это была первая работа, в которой предкомпенсация аномалий рефракции была опробована на цветных изображениях.

Одним из ключевых нововведений данной работы является разработка новых метрик для количественной оценки контраста изображений, на которых присутствует эффект “звона”. Эффект “звона” — это полужаргонный термин, которым часто описывают ложное оконтуривание, или осцилляции Гиббса. Авторы предложили метод определения “эквивалентного изображения без звона”, соответствующего гистограмме яркости исходного изображения, и использовали его контраст в качестве меры для сравнения различных функций тонового отображения.

Для нахождения функции тонового отображения, которая обеспечивает желаемый контраст при контролируемом уровне “звона”, исследователи использовали кривые Безье. Задача была сформулирована как оптимизация целевой функции, включающей параметры, отвечающие за “звон” и контраст. Для минимизации этой функции применялся алгоритм Левенберга—Марквардта, что позволяло варьировать весовые коэффициенты так, чтобы находить оптимальный баланс между контрастом и “звоном”. К сожалению, авторы уделили мало внимания экспериментам на людях, при том что привели убедительные доказательства работоспособности их метода, протестировав его на проекторе с дефокусировкой.

Вообще стоит отметить, что работы по предкомпенсации дефокусировки проектора появились раньше работ по предкомпенсации рефракционных аномалий человеческого глаза. Поэтому многие подходы, такие как, например, винеровская фильтрация, как бы переоткрывались заново в новой, по постановке, задаче. В частности, Цзи с соавторами (Ji et al., 2014) сравнили качество получаемых ими изображений с результатами гораздо более ранней работы по предкомпенсации дефокусировки проектора (Zhang, Nayak, 2006) и получили близкий результат.

В отличие от упомянутых предшественников, которые сначала решали задачу деконволюции (большинство — посредством винеровской фильтрации), а затем использовали какой-либо алгоритм приведения предкомпенсированного изображения к диапазону яркостей, который

может отобразить монитор, Монтальто и соавторы (Montalto et al., 2015) предлагают сразу решать задачу ограниченной деконволюции, т.е. при решении задачи деконволюции ограничивают значения яркости пикселей выходного изображения диапазоном $[0,1]$ (в некоторой относительной шкале).

Задачу ограниченной деконволюции авторы решают как оптимизационную, причём в качестве регуляризатора используют полную вариацию предкомпенсированного изображения для повышения его контраста и уменьшения артефактов. Кроме того, пользователям была предложена шкала, позволяющая выбирать параметр ограничения шкалы яркости. При малых значениях потери контраста малы, а артефакты типа “звон” явно выражены, при больших же — наоборот. Пользователи отдали предпочтение изображениям с небольшой потерей контраста.

Для объективного измерения уровня контраста Монтальто и соавторы используют коэффициент контрастности Майкельсона и сравнивают по контрастности свой чисто программный метод с подходом Хуанга и др. (Huang et al., 2012a), использующих сложные технические средства — двухслойные дисплеи, достигаая при этом сравнимого качества. Авторы валидировали свои результаты на здоровых людях, используя очковые линзы оптической силой -2.75 дптр, а тестовые изображения выбирали из общедоступного корпуса данных USC-SIPI Image Database.

Ключевые аспекты подхода Монтальто и др. заключаются в следующем:

1. Решается задача минимизации функционала, при этом винеровская фильтрация не используется, а применяется градиентный спуск, внутри которого варьируют яркость всех пикселей оптимизируемого изображения.

2. Функционал состоит из трёх частей: первая штрафует расхождение между эталонным изображением и симуляцией ретинального предкомпенсированного изображения, вторая является регуляризатором, а третья обеспечивает ограничение значений яркости пикселей предкомпенсированного изображения: все яркости должны находиться в допустимом диапазоне $[0, 1]$.

3. В качестве штрафующей части функционала используется расстояние, вычисляемое по метрике L_2 , а в качестве регуляризатора используется полная вариация предкомпенсированного изображения.

4. В итоге алгоритм Монтальто и др. не требует дальнейшего применения тонового отображения.

Математически, подход Монтальто и др. сводится к решению следующей задачи оптимизации:

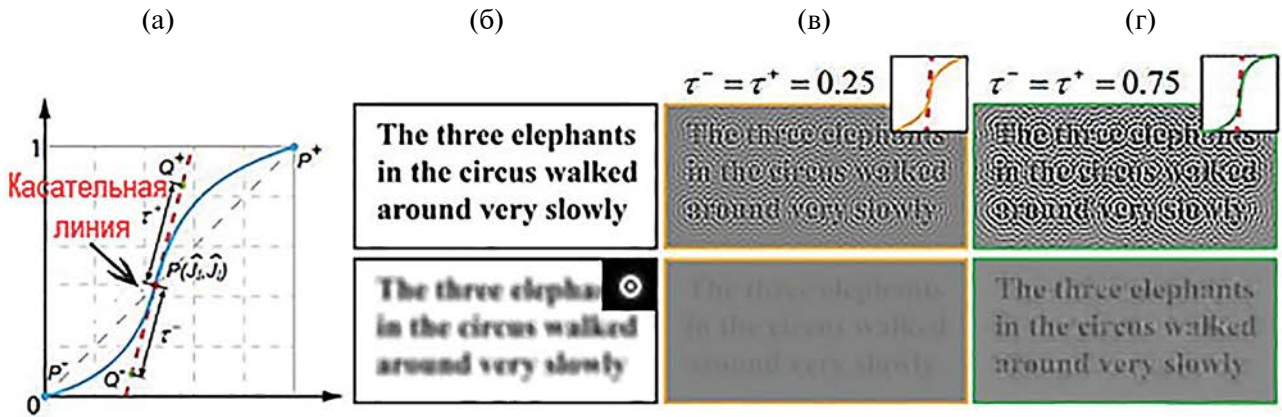


Рис. 10. Иллюстрация использования S-образной кривой тонового отображения для предкомпенсации изображений с различными параметрами, а также их симуляции в условиях расфокусировки (Ye et al., 2018): а) S-образная кривая тонового отображения; б) исходное изображение (сверху) и симуляция его расфокусированной проекции на сетчатке (снизу); в) и г) предкомпенсированные изображения, полученные с различными параметрами S-функции (сверху) и симуляции их расфокусированных проекций на сетчатке (снизу). τ используется для регулировки формы кривых Безье, которые формируют S-образную функцию.

$$p(\theta, t) = \operatorname{argmin}_{0 \leq \|p\|_{\infty} \leq 1} (\|h * p - t\|_2 + \theta \|\nabla p\|_1),$$

где θ – относительный вес регуляризации. С помощью этого параметра авторы предлагают контролировать компромисс между подавлением артефактов и увеличением контраста на воспринимаемых предкомпенсированных изображениях.

В 2018 году Сюй и Ли (Xu, Li, 2018), приняв метод Монтальто за текущий мировой уровень, предложили его улучшить в смысле производительности вычислений. Дело в том, что регуляризация с использованием полной вариации (Montalto et al., 2015) не позволяет решить задачу оптимизации аналитически (как это делает винеровская фильтрация), что приводит к необходимости использовать итерационный процесс градиентного спуска. В качестве регуляризатора, вместо полной вариации предкомпенсированного изображения, Сюй и Ли предложили использовать гиперлапласовское априорное распределение, характерное для градиентов изображений (Krishnan, Fergus, 2009). Предложенная ими регуляризация позволила получить аналитическое решение задачи оптимизации и, соответственно, избежать итераций градиентного спуска.

Учитывая достигнутое таким образом ускорение оптимизации при вычислении предкомпенсированного изображения, авторы предложили внедрить эту технологию в очки виртуальной реальности для проигрывания видео. К сожалению, они не сообщили ничего относительно того, как при этом предлагается учесть неизбежные изменения размера зрачка в процессе просмотра

видео, особенно в результате резких изменений средней яркости кадра. Как мы уже упоминали, ширина ФРТ глаза прямо пропорциональна текущему размеру зрачка.

Метод вычисления предкомпенсированного изображения $p(x, y)$ описывает следующая формула:

$$p(x, y) = \mathcal{F}^{-1} \left[\frac{\lambda H(f_x, f_y)^* T(f_x, f_y)}{F_1^* F_1 + F_2^* F_2 + \lambda H(f_x, f_y)} \right].$$

Здесь λ – весовой коэффициент; F_j – Фурье-образы фильтров первого порядка f_j (в данном случае $f_1 = [1 - 1]$ и $f_2 = [1 - 1]^T$); * – операция комплексного сопряжения; а \mathcal{F}^{-1} – обратное преобразование Фурье.

В 2018 году Йе и соавторы (Ye et al., 2018), продолжили исследование (Ji et al., 2014) и предложили метод, который учитывает визуальную значимость (saliency) различных областей изображения и отдает приоритет сохранению контраста в наиболее значимых областях, допуская при этом большую размытость в менее важных частях. Помимо этого, ученые описали в работе, как использовать S-образную кривую тонового отображения для достижения желаемого уровня контраста при минимизации “звона”. Это проиллюстрировано на рис. 10, из которого видно, что параметры тонового отображения существенно влияют на ретинальную проекцию предкомпенсированного изображения, позволяя настраивать баланс между его контрастом и чёткостью и тем самым добиваться, например, читаемости

некоторого текста. Также авторы провели обширную оценку, включая пользовательское исследование, где сравнивали свой улучшенный метод с исходным и показали предпочтения пользователей в сторону нового метода.

В 2021 году к задаче предкомпенсации обратилась никогда прежде ей не занимавшаяся группа во главе с Джамбо (Jumbo et al., 2021). Их статья написана нечетко, что затрудняет ее анализ, а также игнорирует проблемы, поставленные в работах более ранних исследователей, хотя формально и содержит ссылки на них. Так, авторы вообще не обсуждают ключевую проблему предкомпенсации: принципиальную необходимость тонового отображения, приводящего математически рассчитанное предкомпенсированное изображение к диапазону возможных значений яркости на мониторе. Возможно, они пользовались библиотеками визуализации, осуществляющими автоматическое контрастирование или обрезание шкалы. К сожалению, иллюстрации (а никаких других данных в работе не представлено) не позволяют сделать однозначный вывод и оценить вклад авторов в развитие методов предкомпенсации.

СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ НЕЙРОСЕТЕВОЙ ПРЕДКОМПЕНСАЦИИ ИЗОБРАЖЕНИЙ

Итак, почти 20 лет персонализированные методы предкомпенсации развивались в ключе классических алгоритмов и методов оптимизации. А недавно в литературе стали появляться и нейросетевые методы предкомпенсации, впрочем, их число пока невелико. Но, судя по тенденциям в компьютерном зрении и цифровой обработке изображений в целом, переход к нейросетевым методам — закономерный процесс, и дальнейшее развитие методов предкомпенсации будет идти в парадигме искусственного интеллекта.

В связи с этим интересно обратить внимание на смежную область — деконволюцию изображений, где переход к нейросетевым методам прошел несколько раньше. Как уже упоминалось, задачи деконволюции и предкомпенсации отличаются математической постановкой, однако они не различаются по типу входных (изображение и искажающая ФРТ) и выходных (изображение) данных. Это позволяет надеяться, что при решении этих двух задач могут быть использованы одинаковые или хотя бы близкородственные нейросетевые архитектуры.

Прежде чем переходить к собственно нейросетевым моделям неслепой деконволюции, коротко

пройдемся по основным вехам в истории развития классических методов решения этой задачи.

В 1949 году Норберт Винер опубликовал свою монографию “Интерполяция, экстраполяция и сглаживание стационарных временных рядов” (Wiener, 1949), в которой изложил общую теорию оптимальной линейной фильтрации, одним из частных результатов которой стал прямой метод решения задачи деконволюции, получивший впоследствии название винеровской фильтрации.

Следующей важной точкой стало появление метода неслепой деконволюции Ричардсона—Люси — итерационного метода, предложенного независимо двумя авторами в начале 1970-х (Richardson, 1972; Lucy, 1974). Наконец, в 1995 году в этой задаче было предложено использование регуляризации полной вариации (Vogel, Oman, 1995).

Нейросетевые технологии начали применять в задаче деконволюции в 2010–2020-х годах. Так, в 2013 году было предложено использовать шумоподавляющую нейросеть в качестве постобработчика результатов классического неслепого метода (Schuler et al., 2013), а уже в 2014 году была предложена нейросетевая архитектура, решающая задачу от начала и до конца (Xu et al., 2014). В последующих работах, вышедших в двадцатые годы, исследователи стремились достичь более высокой точности деконволюции, а также предлагали архитектуры, пригодные для более широкого класса задач восстановления изображений, в том числе — задачи повышения разрешения.

В этих исследованиях можно выделить два интересных направления. Первое из них касается совершенствования методов регуляризации. Так, в работе (Casarano et al., 2021) используется предложенный ранее метод глубокой априорной модели изображения (Deep Image Prior, DIP) совместно с регуляризацией полной вариации.

Второе направление, представленное гораздо шире, касается использования итерационных нейросетевых методов. Исследователи, предлагающие глубокие итерационные методы, как правило, опираются на тот или иной классический алгоритм и строят обобщающую его архитектуру. В работе Гонга с соавторами (Gong et al., 2020) предлагается рекуррентная сеть градиентного спуска (Recurrent Gradient Descent Network, RGDN), применяемая затем к задаче деконволюции, поставленной как оптимизационная.

В работе Агарвала с соавторами (Agarwal et al., 2020), вышедшей в том же году, предлагается метод глубокого развертывания алгоритма Ричардсона—Люси (Deep Unfolded Richardson—Lucy, Deep-URL), прямо обобщающий классический

алгоритм деконволюции (впрочем, следует заметить, что в работе (Agarwal et al., 2020) решается задача слепой деконволюции, хотя исходный алгоритм создавался в предположении об известной ФРТ). В качестве общего подхода к построению итерационных нейросетевых архитектур несколько лет используется глубокое развертывание (Deep Unfolding) (Zhang et al., 2020; Mou et al., 2022).

В исследовании (Chaganova et al., 2024) среди всех нейросетевых методов неслепой деконволюции были выделены три работы, определяющие современное состояние науки в этой области. Приведем здесь их краткое описание.

USRNet (Zhang et al., 2020). Модель изначально была разработана для повышения разрешения одиночного изображения, но она пригодна и для решения задачи неслепой деконволюции.

Архитектура модели включает три модуля:

- модуль оценки гиперпараметров – трехслойная полносвязная сеть, принимающая на вход значение уровня шума и коэффициент уменьшения размерности. Параметры, определенные этим модулем, передаются на вход остальным двум;
- модуль восстановления изображения не содержит обучаемых параметров и имеет аналитическую форму, использующую преобразование Фурье;
- модуль шумоподавления – нейронная сеть архитектуры ResUNet, которая помимо оценки восстановленного изображения принимает также на вход оценку уровня шума.

Последние два модуля, согласно подходу глубокого развертывания, применяются к изображению неоднократно, чередуясь при этом.

В качестве функции потерь используется метрика L1. Модель обучена восстанавливать как размытие в результате движения, так и гауссово размытие изображений.

DWDN (Dong et al., 2020). Основная идея глубокой винеровской деконволюционной сети (Deep Wiener Deconvolution Network, DWDN) – объединить классический фильтр Винера с обучаемой нейросетевой моделью.

Модель DWDN состоит из трех модулей:

- модуль извлечения локальных признаков – сверточная нейронная сеть;
- модуль фильтрации – классический фильтр Винера, применяющийся к выходу сверточной сети;
- модуль реконструкции – сверточный автоэнкодер, восстанавливающий изображение в виде пирамиды разномасштабных изображений.

При обучении DWDN используется взвешенная сумма потерь L1 над пирамидой масштабов. Разные веса соответствуют изображениям, реконструированным в разных масштабах. Авторы рассчитывают, что в результате обучения пространственно распределенные признаки, извлеченные сверточной сетью, будут содержать больше полезной информации, чем интенсивность пикселей исходного изображения, но при этом образуют схожую пространственно-частотную картину. Модель обучена восстанавливать изображения, размытые из-за движения.

KerUnc (Nan, Ji, 2020). Нейросетевая модель KerUnc разрабатывалась с целью повышения устойчивости к шуму и ошибкам в оценках ФРТ. Авторы модифицировали классическую задачу деконволюции изображения в оптимизационной постановке, явно введя величину ошибки и добавив соответствующие операторы регуляризации.

Модель KerUnc состоит из трех модулей:

- модуль восстановления изображения не содержит обучаемых параметров и имеет аналитическую форму, использующую преобразование Фурье;
- модуль оценки ошибки – модификация нейросети UNet с двумя входами (dual-path UNet);
- модуль оценки шума – комбинация сверточной сети и набора вейвлет-фильтров верхних частот.

Модель применяется к изображению неоднократно, следуя подходу градиентного спуска. В качестве функции потерь при обучении используется взвешенная сумма MSE между восстановленным и истинным изображениями на протяжении всех итераций. Модель обучена восстанавливать изображения, размытые из-за движения. Устойчивость модели к ошибкам в оценках ФРТ обеспечивается методикой построения обучающего набора данных. При обучении, наряду с истинными, используются искаженные ФРТ (не вполне соответствующие ядру размытия изображения).

В работе (Chaganova et al., 2024) эти методы подробно сравнивают в различных сценариях. Показано, что в отсутствие графических ускорителей использование любой из указанных нейросетевых архитектур вряд ли оправдано, поскольку фильтр Винера несопоставимо производительнее и при этом обеспечивает приемлемую точность. Отмечается также, что нейросетевые архитектуры дают ощутимый прирост точности относительного винеровской фильтрации только в присутствии шума. Можно, конечно, заметить, что наличие дробового шума в задаче деконволюции практически неизбежно. Но нас интересует

задача предкомпенсации, где входное изображение считается идеальным, а дробовой шум на сетчатке содержательно не влияет на постановку, и в таком контексте данный вывод весьма интересен.

Наконец, отмечается, что модели KerUnc и DWDN показывают значительную (в том числе по отношению к фильтру Винера) устойчивость к ошибкам в оценке ФРТ. Подобная устойчивость весьма желательна при решении задачи деконволюции, поскольку позволила бы нивелировать изменения расстояния между глазом и экраном, а также вариации радиуса зрачка. Но, к сожалению, нет достаточных оснований считать, что в двух рассматриваемых задачах поведение моделей будет схожим.

Дело в том, что в задаче деконволюции входное изображение содержит информацию об истинной ФРТ (именно поэтому возможна слепая деконволюция), а в задаче предкомпенсации — нет. Впрочем, обучение с искаженной ФРТ (что предлагается для модели KerUnc) возможно и при решении задачи предкомпенсации и должно приводить к решению, “неплохому в среднем” на множестве ожидаемых ФРТ.

Рассмотрим теперь статьи, в которых предлагаются нейросетевые модели для решения задачи предкомпенсации глазных aberrаций. На сегодня известно всего две такие работы.

В работе Танаки и Ковано (Tanaka, Kawano, 2021) предложен метод предкомпенсации на базе сверточной нейронной сети архитектуры VDSR, первоначально разработанной для решения задачи повышения разрешения изображения. Входными данными для нейросетевой модели служат оригинальные изображения, а также ожидаемая ФРТ глаза.

Авторы утверждают, что их метод позволяет корректировать различные типы изображений при помощи одной обученной модели без существенной потери контраста. Однако для текстовых изображений качество коррекции оказалось ниже, что может быть обусловлено отсутствием или малым представительством подобных изображений в обучающей выборке. Кроме того, все исследование в обсуждаемой работе проводится всего на трех вариантах ФРТ, что несколько снижает ценность исследования, поскольку вопрос об универсальности метода по отношению к различным ФРТ остается открытым.

В 2023 году Гюзель и соавторы предложили нейросетевой метод ChromaCorrect (Güzel et al., 2023) предкомпенсации изображений в шлеме виртуальной реальности. В своей работе они опираются на метод градиентного спуска для

оптимизации предкомпенсированного изображения, а в ФРТ учитывают структуру отдельных пикселей. В качестве средства ускорения они предлагают аппроксимацию данного метода сверточной нейронной сетью архитектуры UNet. Авторы сравнивают эффективность своего метода с традиционными алгоритмами, используя разнообразные метрики качества изображений, такие как PSNR, SSIM и FLIP.

Заметно, что развитие нейросетевых методов в двух обсуждаемых задачах движется в схожих направлениях. За основу берутся как прямые, так и итерационные классические алгоритмы, а результаты их работы или сама последовательность их действий аппроксимируются либо нейросетевыми моделями известных архитектур, либо нейросетями, составленными из ранее известных модулей. Довольно часто архитектуры заимствуются из хорошо проработанной ранее области повышения разрешения изображений.

При всем сходстве область нейросетевой предкомпенсации выглядит существенно отстающей в развитии от области нейросетевой деконволюции. Можно сделать предположение как минимум об одной причине такого положения дел. Задача деконволюции в отсутствие шума и нулей в спектре ФРТ может быть решена сколь угодно точно, а в реалистичных сценариях — с отклонениями, несоразмерно малыми по сравнению с нормой идеального изображения. Напротив, физические ограничения в задаче предкомпенсации приводят к тому, что ищется решение, наилучшее среди прочих, но все рано существенно отличное от идеального. Это означает, что вопрос метрики, по которой производится оптимизация (а соответственно, и вопрос функции потерь) является в первой задаче малосущественным, а во второй — ключевым.

Действительно, все метрики (в математическом смысле) достигают нуля одновременно, при решении, строго совпадающем с идеальным, поэтому их различия проявляются существенно только для решений, далеких от идеального. Поэтому успешность нейросетевого метода предкомпенсации зависит не только от выбранной архитектуры и использованного набора обучающих данных, но и от оптимизируемой метрики.

Рассмотрим теперь, какие метрики и способы оценки качества уже применяются в задаче предкомпенсации. В работах Лоутон (Lawton, 1992), а также Файна и Пели (Fine, Peli, 1995) в качестве метрики используется скорость чтения текста. Такой подход требует длительных экспериментов с испытуемыми и вряд ли может быть полезен для обучения нейросетей. Алонсо и Баррето (Alonso, Barreto, 2003) в качестве метрики использовали

оценку остроты зрения (LogMar) при просмотре оригинальных и предкомпенсированных изображений, что также требует исследований на людях.

Работа Хуанга и др. (Huang et al., 2012d) характерна тем, что в ней миопический человеческий глаз моделируется с помощью расфокусированной камеры. Это может помочь частично автоматизировать процедуру тестирования различных алгоритмов предкомпенсации, но только для единственного типа рефракционных аномалий, а именно дефокусировки (которая выражается симптомами миопии или гиперметропии). Моделирование даже астигматизма таким способом уже вызывает серьезные технические проблемы, не говоря о более сложных аномалиях.

Работа Йе с соавторами (Ye et al., 2018) интересна тем, что в ней, по-видимому впервые, методы предкомпенсации сравниваются по метрике качества SSIM, что не требует исследований на людях. Изображения для сравнения в этой работе взяты из общедоступного набора данных BSDS500 database, а вот параметры глаз “виртуальных испытуемых” были сгенерированы способом, который, к сожалению, не приведен в статье.

Аль-Казир и соавторы (Alkzir et al., 2023) предложили новый корпус данных SCA-2023 для сравнительной оценки различных методов предкомпенсации изображений. Корпус SCA-2023 состоит из двух частей: категоризированные эталонные изображения (тексты, пиктограммы и реальные изображения) и характерные ФРТ человеческих глаз, моделирующие различные степени и типы рефракционных аномалий. Авторы воспроизвели три известных алгоритма предкомпенсации изображений и оценили их с помощью пяти метрик: 1-NRMSE, 1-STRESS, CORR, SSIM и MS-SSIM. Ученые подчеркивают, что выбор подходящей метрики оценки качества предкомпенсированных изображений требует дополнительных исследований, включая эксперименты с участием людей.

Исследование, представленное в статье (Alkzir et al., 2024), направлено на выявление метрик, наиболее точно коррелирующих с человеческим восприятием качества предкомпенсированных изображений. В ходе изыскания был использован уже упомянутый корпус данных SCA-2023. Авторы выбрали подмножество из 18 исходных изображений и 3 варианта ФРТ, а также 5 вариантов предкомпенсации с различным соотношением контрастности и точности воспроизведения деталей. Эти изображения были представлены 24 участникам эксперимента для парного сравнения, в результате чего было собрано более 2000

оценок. Эти результаты сопоставляли с результатами популярных метрик качества изображений, таких как NRMSE, SSIM и др.

Исследование показало, что большинство из этих метрик неадекватно отражают человеческое восприятие в рассматриваемой задаче, что подчеркивает необходимость дальнейших исследований в данной области. Основным результатом работы стало выявление коэффициента корреляции (CORR) как наиболее соответствующей метрики для оценки качества предкомпенсированных изображений в рассмотренном диапазоне параметров предкомпенсации. На основе полученных данных авторы предложили методологию для оптимизации предкомпенсации изображений, показывая, как правильный выбор метрик может улучшить качество восприятия.

Реализация визуально различных вариантов предкомпенсации в работе (Alkzir et al., 2024) обеспечивается применением глобального тонового отображения (global tone mapping) к результатам винеровской фильтрации. Авторы использовали S-образную функцию, изменение параметров которой позволяет плавно регулировать вид результата между высококонтрастными изображениями, но с наличием артефактов, и низкоконтрастными, но с хорошей детализацией. Такой подход позволяет (при использовании метрики, адекватно моделирующей человеческое восприятие) оптимально балансировать упомянутые эффекты. Но для достижения результатов, существенно превосходящих по качеству уже известные решения, глобального тонового отображения, по-видимому, недостаточно.

Следует заметить, что основной мотивацией развития методов тонового отображения является актуальная для практики некорректно поставленная задача оптимального отображения изображений на устройствах с динамическим диапазоном яркостей, недостаточным для точного воспроизведения. Эта задача имеет очевидную связь с главной проблемой предкомпенсации, но описание соответствующей области очевидно выходит за рамки данного обзора. Здесь же упомянем, что современные методы тонового отображения являются не глобальными, а локальными (при таком отображении объекты исходно одной яркости могут визуализироваться как имеющие разную, поскольку разные участки преобразуются с разными параметрами). Считается, что локальный подход позволяет существенно повысить воспринимаемый контраст выходного изображения. Современные методы локального тонового отображения являются, как правило, нейросетевыми, а их обучение ведется в том числе с помощью метрик, моделирующих

человеческое восприятие. Использование упомянутых методов выглядит логичным дальнейшим развитием методов предкомпенсации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из изложенного следует, что задача предкомпенсации по-прежнему актуальна. Её практическая значимость связана с тем, что число людей с небольшими рефракционными аномалиями продолжает расти, и многие из них не хотят носить очки или линзы для коррекции зрения. Известно множество методов предкомпенсации, однако ни один из них не может претендовать на то, чтобы называться оптимальным, поскольку поставленная задача не имеет точного решения, а проблема качественного сравнения этих методов до сих пор не решена в полной мере.

Вполне вероятно, что дальнейшее развитие области будет идти путями, аналогичными пройденным в области неслепой деконволюции. Тогда будут развиваться нейросетевые подходы, опирающиеся на известные аналитические решения (в частности, на винеровскую фильтрацию). Впрочем, для достижения на этом пути значительных успехов потребуется решить проблему выбора (или построения) метрики, адекватно моделирующей человеческие предпочтения по отношению к контрастности, разборчивости и детализации изображений. Вероятно, потребуется также увеличение объемов и разнообразия открытых корпусов данных, в том числе аннотированных через предпочтения реальных испытуемых.

Если же касаться не методических, а алгоритмических аспектов, то наиболее перспективным и при этом практически не исследованным является подход с использованием локального тонового отображения. Этот подход, по крайней мере в теории, позволит перейти от балансирования между контрастностью и детализацией к решениям, в которых оба требуемых свойства будут проявлены в большей мере.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы статьи подтвердили отсутствие конфликта интересов, о котором необходимо сообщить.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Яблоков М. Г., Мачехин В. А., Дога А. В., Колотов М. Г., Вартапетов С. К., Ларичев А. В., Ирошников Н. Г. Результаты исследований волнового фронта на первом отечественном aberрометре “Мультипот-250”. *Офтальмохирургия*. 2005. № 2. С. 4–8.

- Agarwal C., Khobahi S., Bose A., Soltanian M., Schonfeld D. Deep-URL: A model-aware approach to blind deconvolution based on deep unfolded Richardson-Lucy network. *2020 IEEE international conference on image processing (ICIP)*. 2020. P. 3299–3303. DOI: 10.1109/ICIP40778.2020.9190825
- Alkzir N., Nikolaev I., Nikolaev D. SCA-2023: A two-part dataset for benchmarking the methods of image precompensation for users with refractive errors. *ECMS*. 2023. P. 298–305. DOI: 10.7148/2023-0298
- Alkzir N. B., Nikolaev I. P., Nikolaev D. P. Search for image quality metrics suitable for assessing images specially precompensated for users with refractive errors. *Sixteenth international conference on machine vision (ICMV 2023)*. 2024. V. 13072. P. 230–238. DOI: 10.1117/12.3023509
- Alonso M. Jr, Barreto A., Cremades J. G., Jacko J. A., Adjouadi M. Image pre-compensation to facilitate computer access for users with refractive errors. *Behaviour Information Technology*. 2005a. 24(3). P. 161–173. DOI: 10.1080/01449290412331327456
- Alonso M. Jr, Barreto A., Jacko J. A., Adjouadi M., Choudhury M. Improving computer interaction for users with visual acuity deficiencies through inverse point spread function processing. *Proceedings IEEE southeastcon*. 2005b. P. 421–427. DOI: 10.1109/SECON.2005.1423281
- Alonso M. Jr, Barreto A. B. Pre-compensation for high-order aberrations of the human eye using on-screen image deconvolution. *Proceedings of the 25th annual international conference of the IEEE engineering in medicine and biology society (IEEE cat. no. 03ch37439)*. 2003. V. 1. P. 556–559. DOI: 10.1109/IEMBS.2003.1279804
- Alonso M. Jr, Barreto A., Adjouadi M. Digital image inverse filtering for improving visual acuity for computer users with visual aberrations. *Inverse Problems in Science and Engineering*. 2008. V. 16(8). P. 957–966. DOI: 10.1080/17415970802082823
- Campbell C. E. Matrix method to find a new set of Zernike coefficients from an original set when the aperture radius is changed. *JOSA A*. 2003. V. 20(2). P. 209–217. DOI: 10.1364/JOSAA.20.000209
- Cascarano P., Sebastiani A., Comes M. C., Franchini G., Porta F. Combining weighted total variation and deep image prior for natural and medical image restoration via admm. *12021 21st international conference on computational science and its applications (ICCSA)*. 2021. P. 39–46. DOI: 10.1109/ICCSA54496.2021.00016
- Chaganova O., Grigoryev A., Nikolaev D., Nikolaev I. Applied aspects of modern non-blind image deconvolution methods. *Компьютерная оптика*. 2024. V. 48(4). DOI: 10.18287/2412-6179-CO-1409
- Dong J., Roth S., Schiele B. Deep wiener deconvolution: Wiener meets deep learning for image deblurring. *Advances in Neural Information Processing Systems*. 2020. V. 33. P. 1048–1059.
- Fernández E. J. Adaptive optics for visual simulation. *International Scholarly Research Notices*. 2012. V. 2012(1). P. 104870. DOI: 10.5402/2012/104870

- Fine E. M., Peli E. Enhancement of text for the visually impaired. *JOSA A*. 1995. V. 12(7). P. 1439–1447. DOI: 10.1364/JOSAA.12.001439
- Gong D., Zhang Z., Shi Q., van den Hengel A., Shen C., Zhang Y. Learning deep gradient descent optimization for image deconvolution. *IEEE transactions on neural networks and learning systems*. 2020. V. 31 (12). P. 5468–5482. DOI: 10.1109/TNNLS.2020.2968289
- Goodman J. W. *Introduction to Fourier optics*. McGraw-Hill, 1968.
- Güzel A. H., Beyazian J., Chakravarthula P., AKS, it K. Chromacorrect: prescription correction in virtual reality headsets through perceptual guidance. *Biomedical Optics Express*. 2023. V. 14(5). P. 2166–2180. DOI: 10.1364/BOE.485776
- Holden B. A., Fricke T. R., Wilson D. A., Jong M., Naidoo K. S., Sankaridurg P., Wong T. Y., Naduvilath T. J., Resnikoff S. Global prevalence of myopia and high myopia and temporal trends from 2000 through 2050. *Ophthalmology*. 2016. V. 123(5). P. 1036–1042. DOI: 10.1016/j.ophtha.2016.01.006
- Huang F.-C., Lanman D., Barsky B. A., Raskar R. Correcting for optical aberrations using multilayer displays. *ACM transactions on graphics (TOG)*. 2012a. V. 31(6). P. 1–12. DOI: 10.1145/2366145.2366204
- Huang J., Barreto A., Adjouadi M. Dynamic image pre-compensation for computer access by individuals with ocular aberrations. *2012 annual international conference of the IEEE engineering in medicine and biology society*. 2012c. P. 3320–3323. DOI: 10.1109/EMBC.2012.6346675
- Huang J., Barreto A., Adjouadi M. Evaluation of dynamic image pre-compensation for computer users with severe refractive error. *Proceedings of the 14th international ACM SIGACCESS conference on Computers and accessibility*. 2012b. P. 175–182. DOI: 10.1145/2384916.238494
- Huang J., Barreto A., Alonso M. Jr, Adjouadi M. Vision correction for computer users based on image pre-compensation with changing pupil size. *2011 annual international conference of the IEEE engineering in medicine and biology society*. 2011. P. 4868–4871. DOI: 10.1109/IEMBS.2011.6091206
- Huang J., Barreto A., Alonso M. Jr, Adjouadi M. Contrast improvement in pre-compensation of ocular aberrations for computer users. *Biomedical sciences instrumentation*. 2012d. V. 48. P. 179–186. DOI: 10.1007/978-1-4614-3535-8_32
- Ji Y., Ye J., Bing Kang S., Yu J. Image pre-compensation: Balancing contrast and ringing. *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition*. 2014. P. 3350–3357. DOI: 10.1109/CVPR.2014.428
- Jumbo O. E., Asfour S., Sayed A. M., Abdel-Mottaleb M. Correcting higher order aberrations using image processing. *IEEE Transactions on Image Processing*. 2021. V. 30. P. 2276–2287. DOI: 10.1109/TIP.2021.3051499
- Krishnan D., Fergus R. Fast image deconvolution using hyper-Laplacian priors. *Advances in neural information processing Systems*. 2009. V. 22. <https://proceedings.neurips.cc/paper/2009/file/3dd48ab31d016ffcbf3314df2b3cb9ce-Paper.pdf> DOI:10.1145/1531326.1531402
- Lawton T. B. Improved word recognition for observers with age-related maculopathies using compensation filters. *Clinical Vision Sciences*. 1988. V. 3(2, 19). P. 125–135. <https://ntrs.nasa.gov/citations/19890037275>
- Lawton T. B. Improved reading performance using individualized compensation filters for observers with losses in central vision. *Ophthalmology*. 1989. V. 96(1). P. 115–126. DOI: 10.1016/S0161-6420(89)32935-6
- Lawton T. B. Image enhancement filters significantly improve reading performance for low vision observers. *Ophthalmic and Physiological Optics*. 1992. V. 12(2). P. 193–200. DOI: 10.1111/j.1475-1313.1992.tb00289.x
- Lucy L. B. An iterative technique for the rectification of observed distributions. *Astronomical Journal*. 1974. V. 79. P. 745. DOI: 10.1086/111605
- Mohammadpour S., Mehridehnavi A., Rabbani H., Lakshminarayanan V. A pre-compensation algorithm for different optical aberrations using an enhanced wiener filter and edge tapering. *2012 11th international conference on information science, signal processing and their applications (ISSPA)*. 2012. P. 935–939. DOI: 10.1109/ISSPA.2012.6310689
- Montalto C., Garcia-Dorado I., Aliaga D., Oliveira M. M., Meng F. A total variation approach for customizing imagery to improve visual acuity. *ACM Transactions on Graphics (TOG)*. 2015. V. 34(3). P. 1–16. DOI: 10.1145/2717307
- Mou C., Wang Q., Zhang J. Deep generalized unfolding networks for image restoration. *Proceedings of the IEEE/CVF conference on computer vision and pattern recognition*. 2022. P. 17399–17410. DOI: 10.48550/arXiv.2204.13348
- Nan Y., Ji H. Deep learning for handling kernel/model uncertainty in image deconvolution. *Proceedings of the IEEE/CVF conference on computer vision and pattern recognition*. 2020. P. 2388–2397. DOI: 10.1109/CVPR42600.2020.00246
- Peli E., Goldstein R. B., Young G. M., Trempe C. L., Buzney S. M. Image enhancement for the visually impaired. simulations and experimental results. *Investigative ophthalmology visual science*. 1991. V.32 (8). P. 2337–2350. DOI: 10.1109/NEBC.1989.36690
- Peli E., Lee E., Trempe C. L., Buzney S. Image enhancement for the visually impaired: the effects of enhancement on face recognition. *JOSA A*. 1994. V. 11(7). P. 1929–1939. DOI: 10.1364/JOSAA.11.001929
- Peli E., Peli T. Image enhancement for the visually impaired. *Optical engineering*. 1984. V. 23(1). P. 47–51. DOI: 10.1117/12.7973251
- Peli T., Lim J. S. Adaptive filtering for image enhancement. *Optical Engineering*. 1982. V. 21(1). P. 108–112. DOI: 10.1117/12.7972868
- Richardson W. H. Bayesian-based iterative method of image restoration. *JOSA*. 1972. V. 62(1). P. 55–59. DOI: 10.1364/JOSA.62.000055
- Schuler C. J., Christopher Burger H., Harmeling S., Scholkopf B. A machine learning approach for non-blind image deconvolution. *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition*. 2013. P. 1067–1074. DOI: 10.1109/CVPR.2013.142

- Tanaka H., Kawano H. Image correction for improving visual acuity using Zernike-based vision simulation. *2021 20th international symposium on communications and information technologies (ISCIT)*. 2021. P. 32–36. DOI: 10.1109/ISCIT52804.2021.9590607
- Thibos L. N. Formation and sampling of the retinal image. *Seeing*. Academic Press, 2000. P. 1–54. DOI: 10.1016/B978-012443760-9/50003-9
- Vogel C. R., Oman M. E. Fast total variation-based image reconstruction. *International Design Engineering Technical Conferences and Computers and Information in Engineering Conference*. American Society of Mechanical Engineers, 1995. V. 97669. P. 1009–1015. DOI: 10.1115/DETC1995-0672
- Wiener N. *Extrapolation, interpolation, and smoothing of stationary time series: With engineering applications*. The MIT Press, 1949. DOI: 10.7551/mitpress/2946.001.0001
- Xu F., Li D. Software based visual aberration correction for hmds. *2018 IEEE conference on virtual reality and 3d user interfaces (VR)*. 2018. P. 246–250. DOI: 10.1109/VR.2018.8447557
- Xu L., Ren J. S., Liu C., Jia J. Deep convolutional neural network for image deconvolution. *Advances in neural information processing systems*. 2014. V. 27.
- Ye J., Ji Y., Zhou M., Kang S. B., Yu J. Content aware image pre-compensation. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*. 2018. V. 41(7). P. 1545–1558. DOI: 10.1109/TPAMI.2018.2839115
- Zhang K., Gool L. V., Timofte R. Deep unfolding network for image super-resolution. *Proceedings of the IEEE/CVF conference on computer vision and pattern recognition*. 2020. P. 3217–3226. DOI: 10.1109/CVPR42600.2020.00328
- Zhang L., Nayar S. Projection defocus analysis for scene capture and image display. *ACM siggraph 2006 papers*. 2006. P. 907–915. DOI: 10.1145/1179352.1141974

DEVELOPMENT OF IMAGE PRE-PROCESSING METHODS FOR SOFTWARE COMPENSATION OF ANOMAL REFRACTION OF THE OBSERVER'S EYES

N. B. Alkzir^{1,2,#}, M. S. Yarykina^{2,3}, D. P. Nikolaev^{1,4}, I. P. Nikolaev²

¹ HSE University, 20 Myasnitskaya Ulitsa, Moscow, 101000, Russia

² Institute for Information Transmission Problems, RAS, Bolshoy Karetny per., 19, build. 1, Moscow, 127051, Russia

³ Federal Research Center “Computer Science and Control” of the Russian Academy of Sciences. Prospekt 60 let Oktyabrya, Moscow, 117312, Russia

⁴ Smart Engines Service LLC, 117312, Moscow, Russia

E-mail: nafekzir@gmail.com

In recent decades, the practice of demonstrating various static and video images to users using digital, processor-controlled, most often self-luminous devices (computer monitors, smartphone and tablet screens, etc.) has spurred the development of various methods to improve the perception of such images by means of computerized image preprocessing. This also applies to methods of preprocessing images shown to users with various refractive anomalies of the eye(s) (e.g., myopia or astigmatism) in situations where they are not armed with glasses or other corrective devices. Over the past 20+ years, researchers have published dozens of papers on this task, referred to as the precompensation task. In our opinion, the time has come to reflect on the development of scientific thought in this direction and to highlight the most important milestones in realizing the problems on the way to achieving “ideal” precompensation and in approaches to their successful solution. This is the focus of the first part of this review. In the second part, we focus on the current state of research in the stated area, highlight the problems not solved so far, and try to catch the trends of further development of image precompensation methods, paying maximum attention to neural network approaches.

Keywords: Image precompensation, Wiener filtering, refractive error, tone mapping, neural network, image deconvolution

REFERENCES

- Yablokov M. G., Machekhin V. A., Doga A. V., Kolotov M. G., Vartapetov S. K., Larichev A. V., Iroshnikov N. G. Results of wavefront studies on the first Russia aberrometer “Multispot-250”. *Oftal'mokhirurgiya*. 2005. V. 2. P. 4–8. (In Russian).
- Agarwal C., Khobahi S., Bose A., Soltanalian M., Schonfeld D. Deep-URL: A model-aware approach to blind deconvolution based on deep unfolded Richardson–Lucy network. *2020 IEEE international conference on image processing (ICIP)*. IEEE, 2020. P. 3299–3303. DOI: 10.1109/ICIP40778.2020.9190825
- Alkzir N., Nikolaev I., Nikolaev D. SCA-2023: A two-part dataset for benchmarking the methods of image precompensation for users with refractive errors. *ECMS*. 2023. P. 298–305. DOI: 10.7148/2023-0298
- Alkzir N. B., Nikolaev I. P., Nikolaev D. P. Search for image quality metrics suitable for assessing images specially precompensated for users with refractive errors. *Sixteenth international conference on machine vision (ICMV 2023)*. 2024. V. 13072. P. 230–238. DOI: 10.1117/12.3023509

- Alonso M. Jr, Barreto A., Cremades J. G., Jacko J. A., Adjouadi M. Image pre-compensation to facilitate computer access for users with refractive errors. *Behaviour Information Technology*. 2005a. 24(3). P. 161–173. DOI: 10.1080/01449290412331327456
- Alonso M. Jr, Barreto A., Jacko J. A., Adjouadi M., Choudhury M. Improving computer interaction for users with visual acuity deficiencies through inverse point spread function processing. *Proceedings IEEE southeastcon*. 2005b. P. 421–427. DOI: 10.1109/SECON.2005.1423281
- Alonso M. Jr, Barreto A. B. Pre-compensation for high-order aberrations of the human eye using on-screen image deconvolution. *Proceedings of the 25th annual international conference of the IEEE engineering in medicine and biology society (IEEE cat. no. 03ch37439)*. 2003. V. 1. P. 556–559. DOI: 10.1109/IEMBS.2003.1279804
- Alonso M. Jr, Barreto A., Adjouadi M. Digital image inverse filtering for improving visual acuity for computer users with visual aberrations. *Inverse Problems in Science and Engineering*. 2008. V. 16(8). P. 957–966. DOI: 10.1080/17415970802082823
- Campbell C. E. Matrix method to find a new set of zernike coefficients from an original set when the aperture radius is changed. *JOSA A*. 2003. V. 20(2). P. 209–217. DOI: 10.1364/JOSAA.20.000209
- Cascarano P., Sebastiani A., Comes M. C., Franchini G., Porta F. Combining weighted total variation and deep image prior for natural and medical image restoration via admm. *I2021 21st international conference on computational science and its applications (ICCSA)*. IEEE, 2021. P. 39–46. DOI: 10.1109/ICCSA54496.2021.00016
- Chaganova O., Grigoryev A., Nikolaev D., Nikolaev I. (2024). Applied aspects of modern non-blind image deconvolution methods. *Computer Optics*. 2024. V. 48(4). to be published. DOI: 10.18287/2412-6179-CO-1409
- Dong J., Roth S., Schiele B. Deep wiener deconvolution: Wiener meets deep learning for image deblurring. *Advances in Neural Information Processing Systems*. 2020. V. 33. P. 1048–1059.
- Fernández E. J. Adaptive optics for visual simulation. *International Scholarly Research Notices*. 2012. V. 2012(1). P. 104870. DOI: 10.5402/2012/104870
- Fine E. M., Peli E. Enhancement of text for the visually impaired. *JOSA A*. 1995. V. 12(7). P. 1439–1447. DOI: 10.1364/JOSAA.12.001439
- Gong D., Zhang Z., Shi Q., van den Hengel A., Shen C., Zhang Y. Learning deep gradient descent optimization for image deconvolution. *IEEE transactions on neural networks and learning systems*. 2020. V. 31(12). P. 5468–5482. DOI: 10.1109/TNNLS.2020.2968289
- Goodman J. W. *Introduction to fourier optics*. McGraw-Hill, 1968.
- Güzel A. H., Beyazian J., Chakravarthula P., AKS, it K. Chromacorrect: prescription correction in virtual reality headsets through perceptual guidance. *Biomedical Optics Express*. 2023. V. 14(5). P. 2166–2180. DOI: 10.1364/BOE.485776
- Holden B. A., Fricke T. R., Wilson D. A., Jong M., Naidoo K. S., Sankaridurg P., Wong T. Y., Naduvilath T. J., Resnikoff S. Global prevalence of myopia and high myopia and temporal trends from 2000 through 2050. *Ophthalmology*. 2016. V. 123(5). P. 1036–1042. DOI: 10.1016/j.ophtha.2016.01.006
- Huang F.-C., Lanman D., Barsky B. A., Raskar R. Correcting for optical aberrations using multilayer displays. *ACM transactions on graphics (TOG)*. 2012a. V. 31(6). P. 1–12. DOI: 10.1145/2366145.2366204
- Huang J., Barreto A., Adjouadi M. Dynamic image pre-compensation for computer access by individuals with ocular aberrations. *2012 annual international conference of the IEEE engineering in medicine and biology society*. 2012c. P. 3320–3323. DOI: 10.1109/EMBC.2012.6346675
- Huang J., Barreto A., Adjouadi M. Evaluation of dynamic image pre-compensation for computer users with severe refractive error. *Proceedings of the 14th international ACM SIGACCESS conference on Computers and accessibility*. 2012b. P. 175–182. DOI: 10.1145/2384916.238494
- Huang J., Barreto A., Alonso M. Jr, Adjouadi M. Vision correction for computer users based on image pre-compensation with changing pupil size. *2011 annual international conference of the IEEE engineering in medicine and biology society*. 2011. P. 4868–4871. DOI: 10.1109/IEMBS.2011.6091206
- Huang J., Barreto A., Alonso M. Jr, Adjouadi M. Contrast improvement in pre-compensation of ocular aberrations for computer users. *Biomedical sciences instrumentation*. 2012d. V. 48. P. 179–186. DOI: 10.1007/978-1-4614-3535-8_32
- Ji Y., Ye J., Bing Kang S., Yu J. Image pre-compensation: Balancing contrast and ringing. *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition*. 2014. P. 3350–3357. DOI: 10.1109/CVPR.2014.428
- Jumbo O. E., Asfour S., Sayed A. M., Abdel-Mottaleb M. Correcting higher order aberrations using image processing. *IEEE Transactions on Image Processing*. 2021. V. 30. P. 2276–2287. DOI: 10.1109/TIP.2021.3051499
- Krishnan D., Fergus R. Fast image deconvolution using hyper-Laplacian priors. *Advances in neural information processing Systems*. 2009. V. 22. <https://proceedings.neurips.cc/paper/2009/file/3dd48ab31d016ffcbf3314df2b3cb9ce-Paper.pdf> DOI:10.1145/1531326.1531402
- Lawton T. B. Improved word recognition for observers with age-related maculopathies using compensation filters. *Clinical Vision Sciences*. 1988. V. 3(2, 19). P. 125–135. <https://ntrs.nasa.gov/citations/19890037275>
- Lawton T. B. Improved reading performance using individualized compensation filters for observers with losses in central vision. *Ophthalmology*. 1989. V. 96 (1). P. 115–126. DOI:10.1016/S0161-6420(89)32935-6
- Lawton T. B. Image enhancement filters significantly improve reading performance for low vision observers. *Ophthalmic and Physiological Optics*. 1992. V. 12(2). P. 193–200. DOI: 10.1111/j.1475-1313.1992.tb00289.x
- Lucy L. B. An iterative technique for the rectification of observed distributions. *Astronomical Journal*. 1974. V. 79. P. 745. DOI: 10.1086/111605

- Mohammadpour S., Mehridehnavi A., Rabbani H., Lakshminarayanan V. A pre-compensation algorithm for different optical aberrations using an enhanced wiener filter and edge tapering. *2012 11th international conference on information science, signal processing and their applications (ISSPA)*. IEEE, 2012. P. 935–939. DOI: 10.1109/ISSPA.2012.6310689
- Montalto C., Garcia-Dorado I., Aliaga D., Oliveira M. M., Meng F. A total variation approach for customizing imagery to improve visual acuity. *ACM Transactions on Graphics (TOG)*. 2015. V. 34(3). P. 1–16. DOI: 10.1145/2717307
- Mou C., Wang Q., Zhang J. Deep generalized unfolding networks for image restoration. *Proceedings of the IEEE/CVF conference on computer vision and pattern recognition*. 2022. P. 17399–17410. DOI: 10.48550/arXiv.2204.13348
- Nan Y., Ji H. Deep learning for handling kernel/model uncertainty in image deconvolution. *Proceedings of the IEEE/CVF conference on computer vision and pattern recognition*. 2020. P. 2388–2397. DOI: 10.1109/CVPR42600.2020.00246
- Peli E., Goldstein R. B., Young G. M., Trempe C. L., Buzney S. M. Image enhancement for the visually impaired. simulations and experimental results. *Investigative ophthalmology visual science*. 1991. V. 32(8). P. 2337–2350. DOI: 10.1109/NEBC.1989.36690
- Peli E., Lee E., Trempe C. L., Buzney, S. Image enhancement for the visually impaired: the effects of enhancement on face recognition. *JOSA A*. 1994. V. 11(7). P. 1929–1939. DOI: 10.1364/JOSAA.11.001929
- Peli E., Peli T. Image enhancement for the visually impaired. *Optical engineering*. 1984. V. 23(1). P. 47–51. DOI: 10.1117/12.7973251
- Peli T., Lim J. S. Adaptive filtering for image enhancement. *Optical Engineering*. 1982. V. 21(1). P. 108–112. DOI: 10.1117/12.7972868
- Richardson W. H. Bayesian-based iterative method of image restoration. *JOSA*. 1972. V. 62(1). P. 55–59. DOI: 10.1364/JOSA.62.000055
- Schuler C. J., Christopher Burger H., Harmeling S., Scholkopf B. A machine learning approach for non-blind image deconvolution. *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition*. 2013. P. 1067–1074. DOI: 10.1109/CVPR.2013.142
- Tanaka H., Kawano H. Image correction for improving visual acuity using Zernike-based vision simulation. *2021 20th international symposium on communications and information technologies (ISCIT)*. 2021. P. 32–36. DOI: 10.1109/ISCIT52804.2021.9590607
- Thibos L. N. Formation and sampling of the retinal image. *Seeing*. Academic Press, 2000. P. 1–54. DOI: 10.1016/B978-012443760-9/50003-9
- Vogel C. R., Oman M. E. Fast total variation-based image reconstruction. *International Design Engineering Technical Conferences and Computers and Information in Engineering Conference*. American Society of Mechanical Engineers, 1995. V. 97669. P. 1009–1015. DOI: 10.1115/DETC1995-0672
- Wiener N. *Extrapolation, interpolation, and smoothing of stationary time series: With engineering applications*. The MIT Press, 1949. DOI: 10.7551/mitpress/2946.001.0001
- Xu F., Li D. Software based visual aberration correction for hmds. *2018 IEEE conference on virtual reality and 3d user interfaces (VR)*. 2018. P. 246–250. DOI: 10.1109/VR.2018.8447557
- Xu L., Ren J. S., Liu C., Jia J. Deep convolutional neural network for image deconvolution. *Advances in neural information processing systems*. 2014. V. 27.
- Ye J., Ji Y., Zhou M., Kang S. B., Yu J. Content aware image pre-compensation. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*. 2018. V. 41(7). P. 1545–1558. DOI: 10.1109/TPAMI.2018.2839115
- Zhang K., Gool L. V., Timofte R. Deep unfolding network for image super-resolution. *Proceedings of the IEEE/CVF conference on computer vision and pattern recognition*. 2020. P. 3217–3226. DOI: 10.1109/CVPR42600.2020.00328
- Zhang L., Nayar S. Projection defocus analysis for scene capture and image display. *ACM siggraph 2006 papers*. 2006. P. 907–915. DOI: 10.1145/1179352.1141974

ВОСПРИНИМАЕМЫЕ ТРАЕКТОРИИ ЦИКЛИЧЕСКОГО ДВИЖЕНИЯ ЗВУКОВЫХ ОБРАЗОВ

© Л. Б. Шестопалова*, Е. А. Петропавловская, Д. А. Саликова, П. И. Летягин

*Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН,
199034, Санкт-Петербург, набережная Макарова, д. 6, Россия*

* E-mail: shestopalovalb@infran.ru; shestolido@mail.ru

Поступила в редакцию 12.04.2024

После доработки 28.05.2024

Принята к публикации 02.06.2024

Бинауральные биения – это феномен, возникающий при дихотической стимуляции вследствие бинауральной интеграции. Он проявляется как циклическое движение звукового образа в субъективном пространстве, когда диапазон частот биений лежит ниже 3 Гц. Испытуемым подавались шумовые стимулы, создающие ощущение движения за счет линейного или ступенчатого паттерна изменений междушумной задержки (ΔT). Диапазоны изменений ΔT определяли положение траекторий движения в центральном или латеральном секторах пространства. Результаты подтверждают, что оба паттерна ΔT создавали эффект бинауральных биений. Влияние пространственного положения на воспринимаемую длину траекторий интерпретируется с точки зрения нелинейных свойств латерализации. Влияние паттерна ΔT на воспринимаемую длину траекторий предположительно опосредовано механизмами временной интеграции в бинауральном слухе.

Ключевые слова: бинауральные биения, пространственный слух, бинауральная интеграция, междушумные различия по времени

DOI: 10.31857/S0235009224030033 EDN: BSBTFP

ВВЕДЕНИЕ

Феномен бинауральных биений известен уже более ста лет. Он возникает в условиях дихотической подачи звуковых сигналов и состоит в периодических изменениях громкости или в циклическом движении звукового образа от одного уха к другому. Если подать на два уха тональные сигналы с небольшим отличием по частоте, то у слушателя возникает иллюзия тона промежуточной частоты и пульсирующей громкости, причем частота пульсаций равна разности частот предъявляемых основных тонов.

В общем случае бинауральные биения возникают в области низких частот основного тона (около 1000 Гц или ниже) при разнице частот обоих тонов не более 35 Гц (Licklider et al., 1950). При уменьшении междушумной разности частот до 3 Гц и ниже возникает новое ощущение – слитный звуковой образ движется от одного уха к другому и обратно, создавая иллюзию циклического движения по азимуту. Это явление получило название вращающихся тонов. Важно, что периодические изменения стимула отсутствуют в предъявляемых на каждое из ушей сигналах.

Воспринимаемые биения возникают исключительно за счет бинауральной интеграции, причем их частотный диапазон (ниже 35 Гц) лежит в основном за пределами чувствительности человеческого слуха, но совпадает с диапазоном основных колебаний нейрональной активности мозга (дельта-, тета-, альфа-, бета- и гамма-ритмы).

В классических работах на эту тему эффекты биений создавали посредством динамических изменений бинауральных характеристик звуковых сигналов, задаваемых междушумными различиями по фазе ΔP (Perrott, Nelson, 1969; Perrott, Musicant, 1977), по времени ΔT (Blauert, 1972; Grantham, Wightman, 1978), по интенсивности ΔI (Blauert, 1972, Grantham, 1984) или междушумной корреляции сигналов (Grantham, 1982). Бинауральные биения воспринимаются как циклические перемещения звукового образа только при небольших различиях между частотами двух тонов, порядка 1–3 Гц (Perrott, Musicant, 1977).

Большинство работ по исследованию бинауральных биений были выполнены на тональных стимулах. Однако реальная акустическая среда содержит преимущественно сложные сигналы с широким спектром частот. Бинауральные

биения широкополосных сигналов также были описаны в нескольких психофизических работах (напр., Grantham, Wightman, 1978; McFadden, Pasanen, 1975; Saberi, 1995; Bernstein, Trahiotis, 1996; Akeroyd, 2010).

В частности, в работе Akeroyd (2010) циклическое движение широкополосного сигнала создавалось посредством частотного сдвига каждого компонента Фурье-спектра исходного шума. Было обнаружено более отчетливое восприятие перемещения шумового сигнала, чем в случае тональных сигналов. Следует отметить, что в методическом отношении эти работы были ограничены только задачами различения, и вопросы величины углового смещения звукового образа, длины воспринимаемых траекторий или скорости циклического движения стимула в них не затрагивались. Настоящее исследование нацелено на восполнение этого пробела.

В контексте изучения инерционных свойств бинаурального слуха необходимо различать понятия частоты биений и скорости циклического перемещения звукового образа. Частота биений — это количество циклов в секунду, показывающее, сколько раз в течение секунды звуковой образ возвращается к одному и тому же положению. В пределах одного цикла звуковой образ может перемещаться быстрее или медленнее, в зависимости от паттерна изменений межшумных различий. Паттерн теоретически может быть задан либо линейной, либо нелинейной (в том числе классической синусоидальной) или ступенчатой функцией времени. Настоящая работа предполагает использование плавного движения, создаваемого за счет линейных изменений ΔT , и мгновенного перемещения звукового образа, создаваемого за счет ступенчатых изменений ΔT .

С учетом инерционности бинауральной интеграции (binaural sluggishness), обработка движущихся звуковых стимулов в слуховой системе может рассматриваться в рамках концепции интегратора утечки (leaky integrator: Carlile, Leung, 2016). Эта концепция описывает сглаживающую функцию бинауральной системы и предполагает, что ее отклик на слуховое событие основан на временной интеграции информации, получаемой от обеих ушей (Kollmeier, Gilkey, 1990; Culling, Summerfield, 1998; Bernstein et al., 2001). Сглаживающее действие интегратора утечки приводит к тому, что при малой длительности звуковых сигналов (до 200 мс) психофизическое различение плавного и мгновенного смещения становится возможным только при больших значениях ΔT (600–800 мкс) (Shestopalova et al., 2012), соответствующих перемещению стимула на большие угловые расстояния, а вызванные

потенциалы на мгновенное перемещение и быстрое движение стимула весьма схожи структурно и топографически (Getzmann, Lewald, 2012; Shestopalova et al., 2021).

Таким образом, мгновенное перемещение адекватно моделирует движение с очень высокой скоростью, и эти два паттерна изменений ΔT можно рассматривать как качественно подобные для бинаурального слуха. Применение разных паттернов ΔT в нашем эксперименте позволит исследовать взаимосвязанные эффекты — скорость перемещения между крайними точками и длительность нахождения в них, моделируя плавное и мгновенное циклическое перемещение звукового образа при одной и той же частоте биений.

Задачи данной работы состояли в том, чтобы 1) показать возможность получения эффекта биений шумового сигнала в форме циклического движения, траектории которого расположены в разных областях акустического пространства; 2) исследовать зависимость размаха биений от положения в пространстве и от паттерна циклического движения. Мы предполагали, что вследствие усреднения динамической бинауральной информации в непрерывном сигнале воспринимаемая длина траектории (размах биений) плавного движения может быть меньше, чем в случае мгновенного перемещения.

ОПИСАНИЕ МЕТОДИКИ

Этические нормы. Все исследования проведены в соответствии с принципами биомедицинской этики, сформулированными в Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующих обновлениях, и одобрены комиссией по этике Института физиологии им. И.П. Павлова РАН (протокол № 22-05). Каждый участник исследования предоставил добровольное письменное информированное согласие, подписанное им после разъяснения ему потенциальных рисков и преимуществ, а также характера предстоящего исследования.

Условия эксперимента и испытуемые. В экспериментах приняли участие 22 праворуких испытуемых в возрасте от 18 до 45 лет с нормальным слухом (по данным тональной аудиометрии) и без истории неврологических заболеваний (по отчетам испытуемых). Группа включала в себя 12 мужчин и 10 женщин, средний возраст 27 ± 7 лет; 17 слушателей были наивными, а пятеро имели опыт участия в слуховых экспериментах.

Во время экспериментов испытуемые располагались в кресле внутри экранированной звукоизолированной камеры, и им дихотическим

способом предъявлялись звуковые сигналы. Эксперимент проводился за 3-4 визита испытуемого. В течение опыта по просьбе испытуемых им предоставлялись перерывы для отдыха.

Стимуляция. Создание эффекта циклического движения широкополосных стимулов предъявляет определенные требования к звуковым сигналам. Поскольку бинауральные биения возникают только при использовании низкочастотных сигналов (Mills, 1960; Альтман, 2011), пространственные эффекты в нашем эксперименте создавались при помощи циклического изменения ΔT с частотой 1 Гц. Следует обратить внимание, что хотя сигнал возвращается в исходную точку один раз в секунду, фактически каждый цикл движения содержит по два слуховых события, соответствующих поворотам в двух крайних точках траектории – исходной и максимально удалённой от неё.

Стимулы содержали начальный и конечный стационарные участки и участок циклического движения между ними (рис. 1, вверху). На начальном и конечном участке величина ΔT принимала одно из постоянных значений ± 800 мкс, ± 400 мкс или 0 мкс в разных стимулах. Движение каждого стимула начиналось в месте расположения начального стационарного фрагмента, достигало максимального удаления от него – точки поворота, в которой величина ΔT отличалась от исходной на 800 мкс. Затем стимул возвращался к началу, цикл повторялся несколько раз, и завершался стационарным фрагментом там же, где начинался. Для того, чтобы оценить влияние положения стационарных участков на воспринимаемую длину траекторий, были созданы три пары траекторий (табл. 1): левосторонние ЛЦ и ЦЛ, центральные ЛП и ПЛ, правосторонние ПЦ и ЦП. В каждой паре траектории различались только по положению начальной/конечной точки и точки поворота.

Исходным сигналом служил отрезок белого шума, синтезированного с частотой дискретизации 96 кГц и фильтрованного в полосе 100–1300 Гц. На его основе созданы следующие виды дихотических стимулов:

1) стимулы, моделирующие плавное циклическое движение по азимуту (см. рис. 1, вверху). Эти стимулы состояли из трех фрагментов, следующих друг за другом без пауз: двух стационарных участков в начале и в конце сигнала, и участка движения между ними. Длительность начального и конечного участков с постоянной величиной ΔT составляла 500 мс. Интенсивность сигнала на начальном участке плавно нарастала, а на конечном участке плавно спадала по косинусоидальному закону в течение всех 500 мс, чтобы

уменьшить влияние реакции на включение и выключение сигнала. В средней части стимула интенсивность была постоянной, а величина ΔT изменялась линейно на 800 мкс (относительно ΔT начального участка) за 500 мс, а затем возвращалась к исходному значению за следующие 500 мс (рис. 1, внизу). Такой цикл изменений ΔT с периодом 1000 мс повторялся 8 раз. Полная длительность стимула составила 9000 мс. Тем самым моделировалось циклическое плавное движение по дуге азимута между двумя фиксированными положениями. Смена направления движения на противоположное происходила каждые 500 мс. Данный сигнал обозначается в дальнейшем как “линейный”;

2) стимулы, моделирующие циклическое мгновенное смещение звукового образа (рис. 1, вверху). В этом случае, в средней части сигнала величина ΔT изменялась мгновенно на 800 мкс (относительно ΔT начального участка) и оставалась постоянной в течение 500 мс, а затем мгновенно возвращалась к исходному значению и снова оставалась постоянной в течение 500 мс. Величина ΔT начального и конечного участка принимала те же постоянные значения ± 800 мкс, ± 400 мкс или 0 мкс, как и в случае плавного движения. Полный цикл также длился 1000 мс и повторялся 8 раз. В этом сигнале положение звукового образа скачкообразно менялось каждые 500 мс между двумя крайними точками. Начальный и конечный стационарные участки полностью соответствовали условиям, описанным для первого типа сигнала. Полная длительность стимула составила 9000 мс. Такой сигнал обозначается в дальнейшем как “ступенчатый”;

3) в качестве реперов каждому испытуемому предъявлялись стимулы, моделирующие неподвижные звуковые образы, расположенные в разных точках левой и правой полусферы субъективного акустического пространства. Межушная задержка в этих стимулах принимала значения ± 800 мкс, ± 600 мкс, ± 400 мкс, ± 200 мкс и 0 мкс. Стимулы с $\Delta T = \pm 600$ мкс и ± 200 мкс, не соответствовавшие крайним значениям ΔT стимулов с циклическим движением, были введены в серию для того, чтобы у слушателя не создавалось ощущение ограниченного набора возможных положений, которое можно запомнить и затем воспроизводить при последующей оценке положения движущихся стимулов. Ответы на дополнительные неподвижные стимулы не брали в анализ. Длительность одного неподвижного стимула составляла 2000 мс, включая фронты нарастания и спада по 500 мс, сглаженные косинусоидальной функцией. При каждом из предъявлений реперного стимула он повторялся по три раза с интервалами 1000 мс. После

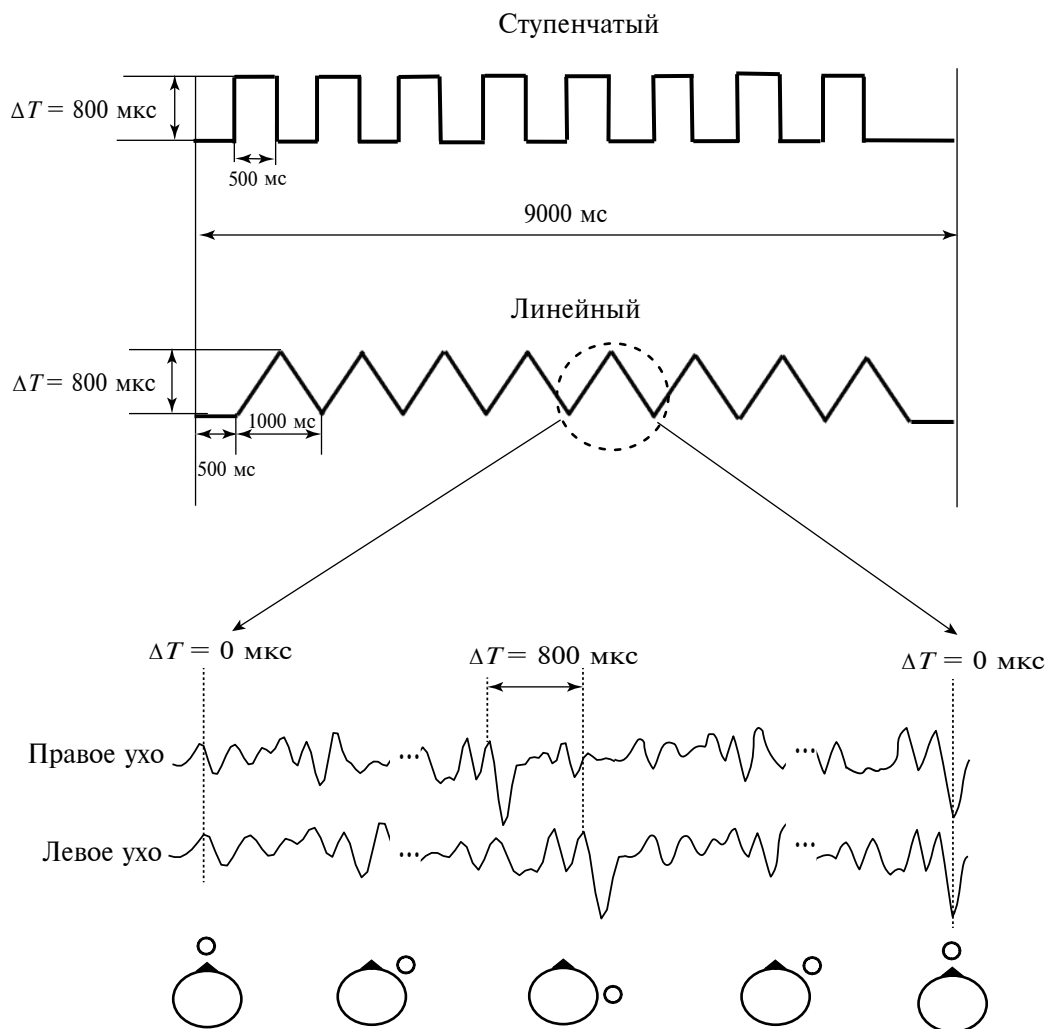


Рис. 1. Изменения величины межшной задержки в бинауральных звуковых стимулах, моделирующих плавное и ступенчатое циклическое движение. Вверху: временная структура стимулов в пределах одной пробы. По горизонтали – время (мс), по вертикали – величина межшной задержки (ΔT , мкс). Разные начальные значения ΔT определяют разные положения траекторий циклического движения в субъективном слуховом пространстве. Внизу: схема дихотической стимуляции в одном цикле линейного паттерна (от 0 мкс до 800 мкс и обратно к 0 мкс). На схемах головы условно изображено последовательное изменение положения звукового образа в соответствии с изменениями ΔT .

этого регистрировали ответ испытуемого о положении звукового образа. Общая длительность эпохи стимуляции от начала первого стимула до конца последнего составила 8000 мс.

Сигналы преобразовывались в аналоговую форму при помощи многоканальной звуковой карты Gina24 (Echo Audio, США) и предъявлялись дихотически с помощью звукоизлучателей Etymotic ER-2 (Etymotic Research Inc., США). Звуководы излучателей фиксировались в слуховых проходах с помощью ушных вкладышей, которые обеспечивали подавление внешних шумов на 30 дБ. Неравномерность амплитудно-частотных характеристик звукоизлучателей в диапазоне 0.1–10 кГц составляла ± 3 дБ.

Процедура эксперимента. На предварительном этапе каждого эксперимента у всех испытуемых измеряли монауральные пороги слышимости с использованием шумовых посылок полосой 100–1300 Гц и длительностью 700 мс. Разница порогов левого и правого уха не превышала 10 дБ. Далее устанавливали уровень интенсивности 50 дБ над порогом на обоих каналах, дихотически предъявляли идентичные шумовые посылки и проводили центрирование звукового образа.

Процедура центрирования состояла в том, что испытуемый сообщал нажатием клавиш на клавиатуре, ощущал ли он при равной интенсивности в правом и левом каналах положение звука как “центральное” (звуковой образ расположен

по средней линии головы) или правее/левее центра. В зависимости от отчётов испытуемого, интенсивность корректировали в пределах 1–3 дБ таким образом, чтобы стимул занял центральное положение. В дальнейшем интенсивность сигналов устанавливалась на уровне 50 дБ над скорректированным порогом слышимости испытуемого.

Во время эксперимента звуковые стимулы были сгруппированы в серии. Тип серии определялся паттерном стимула (линейный, ступенчатый, репер). Испытуемый получал инструкцию прослушать каждый стимул от начала до конца, а затем указать при помощи графического планшета Genius G-pen 450 положение крайних точек, между которыми перемещался звуковой образ, или положение неподвижного репера в контрольных сериях. Для этого на рабочей поверхности планшета была изображена дуга, на которую испытуемый должен был спроецировать воспринимаемое положение звуковых сигналов.

Межстимульный интервал не был фиксирован и подбирался индивидуально, как удобный для работы слушателя промежуток между его ответом и подачей следующего стимула. В ходе одной серии стимулы каждого вида повторялись по 8 раз в псевдослучайном порядке, а каждая серия в полной программе исследования предъявлялась 3 раза. Таким образом, каждый из видов стимулов (движущихся и неподвижных) предъявлялся испытуемому 24 раза. Чередование серий рандомизировали индивидуально и по всей группе испытуемых. Длительность серии – 12–15 минут, в зависимости от темпа работы испытуемого.

Анализ данных. Воспринимаемое угловое положение концов траекторий движущихся стимулов регистрировали в градусах относительно средней линии головы, а затем вычисляли длину воспринимаемых траекторий. Аналогично вычисляли расстояние между воспринимаемыми положениями неподвижных реперных стимулов с $\Delta T = \pm 800$ мкс и 0 мкс, а также между положениями стимулов с $\Delta T = -400$ мкс и 400 мкс. Затем для каждого типа стимулов полученные значения усредняли по данным каждого испытуемого отдельно, а также по всей группе в целом.

После исключения случайных ошибок каждое индивидуальное значение соответствовало усреднению 20–24 измерений. Измеренные величины подвергали 2-факторному дисперсионному анализу (repeated measures ANOVA, rmANOVA) с факторами Паттерн (репер, линейный, ступенчатый) и Положение (ЦЛ, ЦП, ПЦ, ЛЦ, ПЛ, ЛП). При парных сравнениях по фактору Положение использовали поправку Шидака, а для фактора

Паттерн – поправку Бонферрони. Все сравнения проводили с уровнем значимости $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Все слушатели уверенно определяли положение концов траекторий как быстрого, так и медленного движения. Воспринимаемые положения реперов и траекторий движения приведены на рис. 2.

Статистические сравнения при помощи rmANOVA (Паттерн (репер, линейный, ступенчатый) \times Положение (ЦЛ, ЦП, ПЦ, ЛЦ, ПЛ, ЛП)) подтвердили высокую значимость обоих факторов (Паттерн: $F(1.69, 35.45) = 69.18$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.77$; Положение: $F(1.73, 36.42) = 102.34$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.83$) и их взаимодействия ($F(4.69, 98.47) = 11.73$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.36$).

Результаты попарных сравнений приведены на рис. 3. Сравнения по фактору Паттерн показали, что для всех положений траектория плавного движения была значимо короче, чем ступенчатого движения и чем расстояние между неподвижными реперами ($p < 0.001$), при отсутствии других различий ($p > 0.05$). Длина латеральных траекторий составила в среднем 54 ± 3 град для плавного движения, 71 ± 3 град для ступенчатого движения, а расстояние между реперами – 70 ± 2 град. Длина центральных траекторий – 72 ± 4 град для плавного движения и 99 ± 5 град для ступенчатого, при расстоянии между реперами 109 ± 4 град. Кроме того, для положения ПЛ траектория ступенчатого движения также была меньше расстояния между реперами ($p < 0.05$).

Согласно сравнениям по фактору Положение, для всех типов сигналов траектории ПЛ и ЛП не отличались друг от друга ($p > 0.05$), но были длиннее остальных ($p < 0.001$), при отсутствии других различий ($p > 0.05$). Таким образом, анализ показал отсутствие различий внутри пар траекторий ЦЛ и ЛЦ, ЦП и ПЦ, ПЛ и ЛП ($p > 0.05$). Это равносильно отсутствию влияния положения стационарного участка на длину левосторонних, правосторонних и центральных траекторий.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В условиях циклического движения интернализированных шумовых сигналов впервые исследовали влияние паттерна движения и пространственного положения траекторий на их длину. Согласно полученным данным, как плавное, так и ступенчатое движение создавало четкий эффект бинауральных биений у всех слушателей. Разные паттерны изменений ΔT позволили

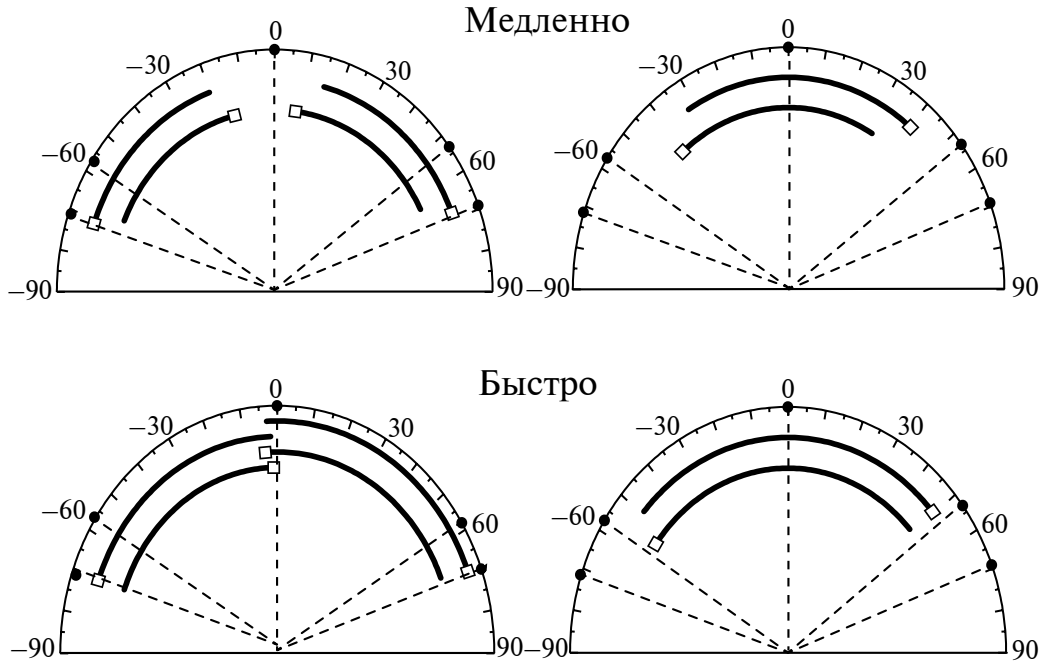


Рис. 2. Воспринимаемое угловое положение траекторий движущихся стимулов и неподвижных реперных стимулов. Дуги соответствуют траекториям движущихся стимулов. Черные точки и пунктирные линии соответствуют положению реперных стимулов. Квадратами на дугах отмечено положение стационарного участка в стимуле. На схемах слева показаны две пары латеральных траекторий – левосторонние (ЛЦ и ЦЛ) и правосторонние (ПЦ и ЦП), на схемах справа – пара центральных траекторий (ПЛ и ЛП).

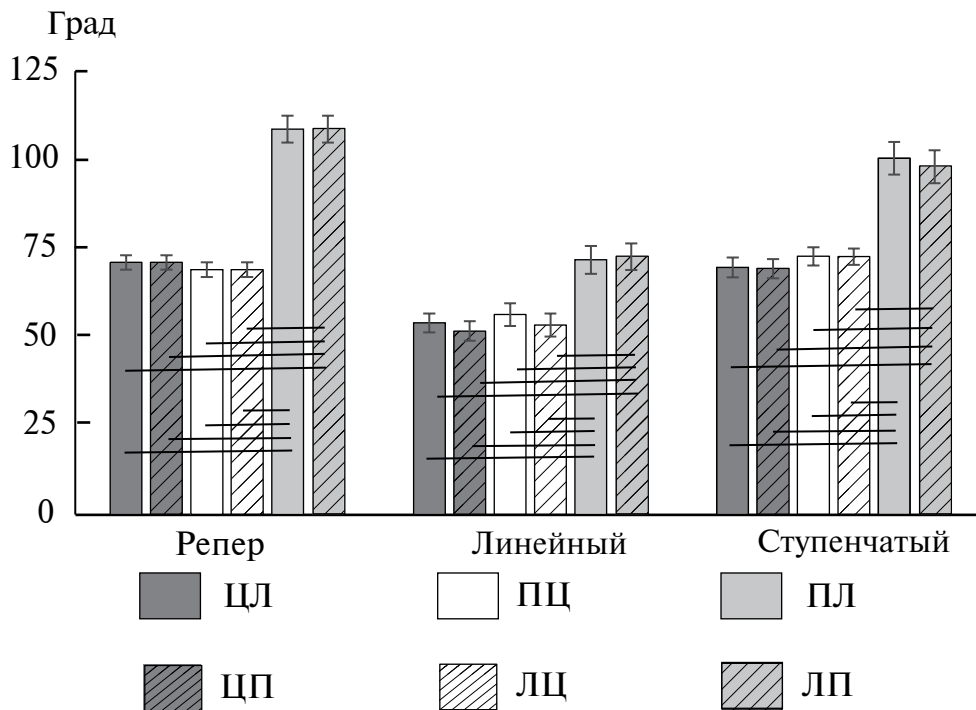


Рис. 3. Угловое расстояние между неподвижными реперами и длины траекторий циклического движения. Горизонтальные линии – достоверные различия при попарных сравнениях ($p < 0.001$). Вертикальными черточками обозначена стандартная ошибка среднего. По вертикали – угловые расстояния в градусах, по горизонтали – тип стимула.

впервые получить и измерить траектории биений, расположенные в разных частях субъективного акустического пространства.

Влияние пространственного положения на длину траекторий. Для обоих паттернов движения центральные траектории оказались длиннее латеральных. Важно отметить, что расстояние между неподвижными реперами с $\Delta T = -400$ мкс и 400 мкс также оказалось больше, чем между стимулами с $\Delta T = \pm 800$ мкс и 0 мкс, хотя разница между крайними величинами ΔT была одинакова и равна 800 мкс. Следовательно, причина различий в длинах центральных и латеральных траекторий не связана с движением. Вероятно, различия в длинах обусловлены нелинейностью связи между ΔT и воспринимаемым положением стимула, особенно характерной для латеральных областей.

S-образные кривые латерализации стимулов с ΔT были приведены в классической работе Блауэрта (1979) и в более современном исследовании Dingle et al. (2013). Зависимости воспринимаемого положения конечной точки траектории при перемещении коротких стимулов от центра к периферии описаны в работе Петропавловской и др. (2011). По данным последних авторов, при $\Delta T = \pm 400$ мкс неподвижный звуковой образ был смещен почти на 60 град азимута, а дальнейшее увеличение ΔT с шагом 100 мкс позволило достичь смещения всего в 70 град при $\Delta T = \pm 800$ мкс, причем при $\Delta T = \pm 600, \pm 700$ и ± 800 мкс положения неподвижных звуковых образов достоверно не различались.

Очевидно, в рамках настоящего эксперимента траектории движущихся стимулов с $\Delta T = \pm 400$ мкс перекрывали линейную область кривых латерализации, где одинаковым приращением ΔT соответствуют одинаковые приращения азимута, а лево- и правосторонние траектории выходили за пределы линейной области. Максимальная латерализация на периферии составляла не более 70 град, как и в работе Петропавловской и др. (2011), и поэтому латеральные траектории воспринимались как более короткие по сравнению с центральными.

По всей видимости, нелинейная зависимость воспринимаемого положения от ΔT являлась определяющим свойством локализации, действовавшим в равной степени на неподвижные стимулы и на траектории циклического движения. С учетом этого, при ограниченном диапазоне возможных ΔT для создания биений с максимальным размахом следует выбирать траектории в центральном секторе акустического пространства, пересекающие среднюю линию головы.

Влияние положения стационарного фрагмента на длину траекторий. Стимулы каждой пары (ЛП и ПЛ, ЛЦ и ЦЛ, ПЦ и ЦП) различались между собой только положением стационарного фрагмента. Влияние стационарного фрагмента на восприятие последующего за ним движения целесообразно рассматривать с точки зрения избирательной пространственной адаптации (Getzmann, Lewald, 2011).

Известно, что длительное воздействие адаптирующего стимула приводит к снижению чувствительности нейронов, специфичных к его признакам (Barlow and Hill, 1963; Movshon, Lennie, 1979; Maffei et al., 1973; Barlow, 1990). Тем самым избирательная адаптация (т.е. адаптация к определенным признакам стимула) приводит к смещению паттернов последующих ответов популяции нейронов по направлению от паттернов активации, исходно вызываемых адаптером (Clifford et al., 2000; Gutschalk et al., 2008).

Продолжительность воздействия адаптирующего стимула может варьировать в широких пределах, от нескольких секунд до сотен миллисекунд (Getzmann, Lewald, 2011; Андреева, 2015; Шестопалова и др., 2023). Применительно к пространственному слуху избирательная адаптация на уровне восприятия чаще всего проявляется как смещение воспринимаемого положения целевого стимула по направлению от адаптера (Salminen et al., 2012 (обзор); Carlile et al., 2001; Dingle et al., 2012, 2013; Шестопалова и др., 2023). В парадигме отсроченного движения начальный стационарный фрагмент стимула можно рассматривать как неподвижный адаптер, а реакцию на начало движения – как результат освобождения от избирательной адаптации и вовлечения в ответ новых групп нейронов (Getzmann, Lewald, 2011).

Предположительно центральный и латеральные стационарные фрагменты могли оказывать разное влияние на воспринимаемую длину траектории. Расширение воспринимаемой траектории в сторону от центрального адаптера (по сравнению с гипотетической траекторией без адаптации) ограничено пределом максимальной латерализации в области уха. Возможное расширение от латерального адаптера, при движении от периферии к центру, могло пересекать среднюю линию и распространяться вплоть до предела максимальной латерализации с противоположной стороны, поэтому траектории ЛЦ и ПЦ могли бы быть длиннее, чем ЦЛ и ЦП. Однако, различий между ними не обнаружено. Следовательно, влияние центрального и латеральных стационарных фрагментов на размах биений было одинаковым.

Влияние паттерна движения на длину траекторий. Согласно литературным данным (обзоры Garcia-Argibay et al., 2018; Basu, Banerjee, 2022), при изучении влияния бинауральных биений на память, внимание и психофизиологические состояния человека, биения принято характеризовать исключительно их частотным диапазоном, по аналогии с частотами ритмов мозга. Главным образом используются тета-, альфа-, бета- и гамма-полосы. При частотах от тета-полосы и выше бинауральные биения воспринимаются как пульсация, а не как циклическое движение. В целом, данных о влиянии скорости циклического движения на восприятие пространственных признаков звука в литературе нет.

С точки зрения пространственного слуха принципиально важно, что скорость циклического движения не обязательно связана с частотой биений, то есть с количеством циклов в секунду. В нашей работе разные скорости реализованы при одной и той же частоте биений (1 Гц), исключительно за счет паттерна междушумных различий. Проведенный нами эксперимент показал, что длина траектории, определявшая размах биений в субъективном пространстве, сильно зависела от паттерна изменений междушумной задержки ΔT , которым соответствуют разные скорости воспринимаемого движения.

Траектории медленного (плавного) движения были значимо короче, чем быстрого (ступенчатого) движения и чем расстояние между соответствующими неподвижными реперами. Эта закономерность справедлива как для центральных, так и для латеральных траекторий. Длина траекторий ступенчатого движения совпадала с расстоянием между неподвижными стимулами. Это значит, что усреднение бинауральной информации интегратором утечки не приводит к сокращению размаха биений, созданных посредством ступенчатой функции ΔT , по сравнению с расстоянием между неподвижными стимулами.

Описанные результаты кардинально отличаются от результатов недавней работы, в которой участок поступательного (нециклического) движения, создаваемого за счет междушумных различий по интенсивности ΔI , был заключен между двумя стационарными фрагментами (Саликова и др., 2023). По данным этой работы, скорость стимула не влияла на воспринимаемое положение траекторий движения. Можно предположить, что в цитированном исследовании скорость поступательного движения в среднем фрагменте не была значимым фактором из-за того, что начальный и конечный стационарные фрагменты были расположены на разных сторонах траектории, и именно они определяли локализацию движущихся сигналов в целом. Кроме того, в этой работе скорости моделировали как два разных наклона линейного изменения ΔI , что давало меньшую разницу между скоростями движения, чем в нашем эксперименте с плавным и мгновенным смещением.

Принципиальным отличием настоящего исследования является использование циклического движения. Это позволило расположить стационарные фрагменты в начале и конце стимула таким образом, что они совпадали по пространственным признакам, а воспринимаемое положение другого края траектории полностью определялось паттерном изменений ΔT в точке поворота. Если изменение ΔT в стимуле происходило бесконечно быстро, то в следующий интервал времени, соответствующий половине периода бинаурального биения, ΔT было постоянным. Если ширина временного окна интеграции была меньше этого интервала, усреднение бинауральной информации интегратором утечки не приводило к сокращению размаха биений. И наоборот, если изменение ΔT занимало весь полупериод биений, то нахождению в точке поворота соответствовал значительно меньший интервал времени. В таком случае уменьшение длины воспринимаемой траектории может объясняться усреднением

Таблица 1. Условные обозначения и расчетные положения траекторий движения дихотических звуковых стимулов

Код стимула	ΔT начальная и конечная, мкс	ΔT в точке поворота, мкс	Расчетная траектория движения
ЛЦ	-800	0	Слева к центру и обратно
ЦЛ	0	-800	От центра влево и обратно
ЛП	-400	+400	Слева направо и обратно
ПЛ	+400	-400	Справа налево и обратно
ЦП	0	+800	От центра вправо и обратно
ПЦ	+800	0	Справа к центру и обратно

бинауральной информации, предшествующей моменту поворота и следующей сразу после него.

Таким образом, при циклическом движении, длящемся 8 с, влияние положения начального и конечного стационарных фрагментов на воспринимаемую длину траектории движущегося стимула оказывается сведено к минимуму, а значимым фактором становится паттерн изменений ΔT . В основе эффекта паттерна лежат механизмы временной интеграции бинауральных признаков. Очевидно, что временная интеграция дает разные результаты при линейном изменении ΔT , моделирующем медленное движение, и при ступенчатом изменении, т.е. при мгновенном переключении между участками с постоянными ΔT , моделирующем быстрое движение. Эти аспекты слуховой обработки циклического движения требуют более подробного анализа на основе данных не только о длинах траекторий, но и о воспринимаемом положении начальных/конечных точек и точек поворота.

ВЫВОДЫ:

- использование шумовых стимулов как с линейным, так и скачкообразным паттерном междушумных различий позволяет получить выраженный эффект бинауральных биений в форме циклического движения;
- траектории циклического движения могут располагаться в разных частях субъективного пространства, в зависимости от диапазона значений междушумной задержки;
- размах биений зависит от диапазона изменений междушумных задержек. В центральном секторе субъективного слухового пространства размах биений больше, чем с левой или с правой стороны при тех же пределах изменения ΔT ;
- при фиксированной частоте биений их размах зависит от паттерна изменений междушумных задержек. При линейном паттерне воспринимаемые траектории были короче, чем при ступенчатом.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ № 24-25-00106.

УЧАСТИЕ АВТОРОВ

Шестопалова Лидия Борисовна – синтез звуковых стимулов, предварительная обработка данных, анализ результатов, подготовка публикации.

Петропавловская Екатерина Алексеевна – организация эксперимента, разработка скриптов

MatLab для регистрации и обработки данных, анализ результатов, подготовка публикации.

Саликова Диана Алиевна – проведение эксперимента, предварительная обработка данных, работа с источниками.

Летягин Павел Игоревич – проведение эксперимента, визуализация результатов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной статьи подтвердили отсутствие конфликта интересов, о котором необходимо сообщить.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альтман Я. А. *Пространственный слух*. СПб: Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, 2011. 311 с.
- Андреева И. Г. Последствие движения как универсальное явление для сенсорных систем, участвующих в ориентации в пространстве. II. Слуховое последствие. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 2015. Т. 51. № 3. С. 145–153.
- Блауэрт И. *Пространственный слух*. М.: Энергия, 1979. 225 с.
- Петропавловская Е. А., Шестопалова Л. Б., Вайтулевич С. Ф. Предсказательная способность слуховой системы при плавном движении и скачкообразном перемещении звуковых образов малой длительности. *Журнал ВНД*. 2011. Т. 61. № 3. С. 293–305.
- Саликова Д. А., Петропавловская Е. А., Шестопалова Л. Б. Искажение субъективного пространства в динамической акустической среде. *Интегративная физиология*. 2023. Т. 4. № 2. С. 198–212. DOI: 10.33910/2687-1270-2023-4-2-198-212
- Шестопалова Л. Б., Саликова Д. А., Петропавловская Е. А. Слуховое последствие: влияние неподвижного адаптера на восприятие движущегося стимула. *Журнал ВНД*. 2023. Т. 73. № 2. С. 256–270. DOI: 10.31857/S0044467723020107
- Barlow H. B. Vision: Coding and Efficiency. *A theory about the functional role and synaptic mechanism of visual after-effects*. New York. Ed. Cambridge University Press, 1990. P. 363–375.
- Akeroyd M. A. A binaural beat constructed from noise. *J. Acoust. Soc. Am.* 2010. V. 128. P. 3301–3304. DOI: 10.1121/1.3505122
- Barlow H. B., Hill R. M. Evidence for a physiological explanation of the waterfall phenomenon and figural after-effects. *Nature*. 1963. V. 28. P. 1345–1347. DOI: 10.1038/2001345a0
- Basu S., Banerjee B. Potential of binaural beats intervention for improving memory and attention: insights from meta-analysis and systematic review. *Psychol. Res.* 2022. V. 87(4). P. 951–963. DOI: 10.1007/s00426-022-01706-7
- Bernstein L. R., Trahiotis C. Binaural beats at high frequencies: listeners' use of envelope-based interaural temporal

- and intensity disparities. *J. Acoust. Soc. Am.* 1996. V. 99. P. 1670–1679. DOI: 10.1121/1.414689
- Bernstein L. R., Trahiotis C., Akeroyd M. A., Hartung K. Sensitivity to brief changes of interaural time and interaural intensity. *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 109. P. 1604–1615. DOI: 10.1121/1.1354203
- Blauert J. On the lag of lateralization caused by interaural time and intensity differences. *Audiology.* 1972. V. 11(5). P. 265–270. DOI: 10.3109/00206097209072591
- Carlile S., Leung J. The perception of auditory motion. *Trends Hear.* 2016. V. 20. P. 1–19. DOI: 10.1177/2331216516644254
- Carlile S., Hyams S., Delaney S. Systematic distortions of auditory space perception following prolonged exposure to broadband noise. *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 110. P. 416–424. DOI: 10.1121/1.1375843
- Clifford C. W., Wenderoth P., Spehar B. A functional angle on some after-effects in cortical vision. *Proc. Biol. Sci.* 2000. V. 267. P. 1705–1710. DOI: 10.1098/rspb.2000.1198
- Culling J. F., Summerfield Q. Measurements of the binaural temporal window using a detection task. *J. Acoust. Soc. Am.* 1998. V. 103. P. 3540–3553. DOI: 10.1121/1.423061
- Dingle R. N., Hall S. E., Phillips D. P. The three-channel model of sound localization mechanisms: Interaural level differences. *J. Acoust. Soc. Am.* 2012. V. 131(5). P. 4023–4029. DOI: 10.1121/1.3701877
- Dingle R. N., Hall S. E., Phillips D. P. The three-channel model of sound localization mechanisms: Interaural time differences. *J. Acoust. Soc. Am.* 2013. V. 133(1). P. 417–424. DOI: 10.1121/1.4768799
- Garcia-Argibay M., Santed M. A., Reales J. M. Efficacy of binaural auditory beats in cognition, anxiety, and pain perception: a meta-analysis. *Psychol. Res.* 2019. V. 83(2). P. 357–372. DOI:10.1007/s00426-018-1066-8
- Getzmann S., Lewald J. The effect of spatial adaptation on auditory motion processing. *Hear. Res.* 2011. V. 272(1-2). P. 21–29. DOI: 10.1016/j.heares.2010.11.005
- Getzmann S., Lewald J. Cortical processing of change in sound location: smooth motion versus discontinuous displacement. *Brain Res.* 2012. V. 1466. P. 119–127. DOI: 10.1016/j.brainres.2012.05.033
- Grantham D. W. Detectability of time-varying interaural correlation in narrow-band noise stimuli. *J. Acoust. Soc. Am.* 1982. V. 72(4). P. 1178–1184. DOI: 10.1121/1.388326
- Grantham D. W. Discrimination of dynamic interaural intensity differences. *J. Acoust. Soc. Am.* 1984. V. 76(1). P. 71–76. DOI:10.1121/1.391009
- Grantham D. W., Wightman F. L. Detectability of varying interaural temporal differences. *J. Acoust. Soc. Am.* 1978. V. 63(2). P. 511–523. DOI: 10.1121/1.381751
- Gutschalk A., Micheyl C., Oxenham A. J. The pulse-train auditory aftereffect and the perception of rapid amplitude modulations. *J. Acoust. Soc. Am.* 2008. V. 123(2). P. 935–945. DOI: 10.1121/1.2828057
- Kollmeier B., Gilkey R. H. Binaural forward and backward masking: evidence for sluggishness in binaural detection. *J. Acoust. Soc. Am.* 1990. V. 87. P. 1709–1719. DOI: 10.1121/1.399419
- Licklider J. C.R., Webster J. C., Hedlun J. M. On the frequency limits of binaural beats. *J. Acoust. Soc. Am.* 1950. V. 22. 468–473. DOI: 10.1121/1.1906629
- Maffei L., Fiorentini A., Bisti S. Neural correlates of perceptual adaptation to gratings. *Science.* 1973. V. 182. P. 1036–1038. DOI: 10.1126/science.182.4116.1036
- McFadden D., Pasanen E. G. Binaural beats at high frequencies. *Science.* 1975. V. 190(4212). P. 394–396. DOI: 10.1126/science.1179219
- Mills A. W. Lateralization of high-frequency tones. *JASA.* 1960. V. 32. P. 132–134
- Movshon J. A., Lennie P. Pattern-selective adaptation in visual cortical neurons. *Nature.* 1979. V. 278. P. 850–852. DOI: 10.1038/278850a0
- Perrott D. R., & Musicant A. D. Rotating tones and binaural beats. *J. Acoust. Soc. Am.* 1977. V. 61(5). P. 1288–1292. DOI: 10.1121/1.381430
- Perrott D. R., Nelson M. A. Limits for the detection of binaural beats. *J. Acoust. Soc. Am.* 1969. V. 46(6). P. 1477–1481. DOI: 10.1121/1.1911890
- Saberi K. Lateralization of comodulated complex waveforms. *J. Acoust. Soc. Am.* 1995. V. 98. P. 3146–3156. DOI: 10.1121/1.413804
- Salminen N. H., Tiitinen H., May P. J. Auditory spatial processing in the human cortex. *The Neuroscientist.* 2012. V. 18(6). P. 602–612. doi:10.1177/1073858411434209
- Shestopalova L., Petropavlovskaja E., Semenova V., Nikitin N. Brain oscillations evoked by sound motion. *Brain Res.* 2021. V. 1752. p. 147232. DOI: 10.1016/j.brainres.2020.147232
- Shestopalova L., Petropavlovskaja E., Vaitulevich S., Vasilenko Yu., Nikitin N., Altman J. Discrimination of auditory motion patterns: mismatch negativity study. *Neuropsychologia.* 2012. V. 50. P. 2720–2729. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2012.07.043

PERCEIVED TRAJECTORIES OF CYCLIC SOUND MOVEMENT

L. B. Shestopalova[#], E. A. Petropavlovskaja, D. A. Salikova, P. I. Letyagin

Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 199034 St.-Petersburg, Makarova embankment, 6, Russia

[#] *E-mail: shestopalovalb@infran.ru; shestolido@mail.ru*

Binaural beats are a phenomenon that occurs during dichotic stimulation due to binaural integration. It takes the form of cyclic movement of the sound image in the listener's acoustic space when the beat frequency range is below 3 Hz. Our subjects used the inserted earphones to listen to the stimuli that created a sense of sound movement due

to changes in the interaural time difference (ITD). We used three types of dichotic stimuli which simulated smooth azimuthal cyclic movement and cyclic abrupt shifts. The ITD changes determined central or lateral positions of movement trajectories. The results confirm that both types of movement created the effect of binaural beats. The range of beats depended on the spatial position of the trajectory: in the frontal sector of acoustic space, the range of beats was greater than on the left or right. The perceived trajectories of smooth motion were shorter than the trajectories of abrupt shift. The influence of spatial position on the perceived trajectory length is interpreted from the standpoint of nonlinear features of lateralization. It is suggested that the effect of ITD pattern on the perceived trajectory length is mediated by temporal integration mechanisms of binaural hearing.

Keywords: binaural beat, spatial hearing, binaural integration, interaural time difference

REFERENCES

- Altman Ya. A. *Prostranstvennyi slukh*. SPb: Institut fiziologii im. I.P. Pavlova RAN, 2011. 311 s. (In Russian).
- Andreeva I. G. Posledeystvie dvizheniya kak universal'noe yavlenie dlya sensorynykh sistem, uchastvuyushchikh v orientatsii v prostranstve. II. Slukhovoje posledeystvie. *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii*. 2015. V. 51(3). P. 145–153 (In Russian).
- Blauert I. *Prostranstvennyi slukh* [Spatial Hearing]. Moscow: Energiya, 1979. 225 p. (In Russian).
- Petropavlovskaja E. A., Shestopalova L. B., Vaitulevich S. F. Predictive ability of the auditory system during smooth and abrupt movements of low-intensity sound images. *Journal of higher nervous activity*. 2023. V. 61(3). P. 293–305. (In Russian).
- Salikova D., Petropavlovskaja E., Shestopalova L. Distortion of human auditory space in a dynamic acoustic environment. *Integrative Physiology*. 2023. V. 4(2). P. 198–212. DOI: 10.33910/2687-1270-2023-4-2-198-212. (In Russian).
- Shestopalova L., Salikova D., Petropavlovskaja E. Auditory after-effect: stationary adapter changes the perceived trajectories of moving sounds. *Journal of higher nervous activity*. 2023. V. 73(2). P. 256–270. (In Russian).
- Barlow H. B. Vision: Coding and Efficiency. *A theory about the functional role and synaptic mechanism of visual after-effects*. New York. Ed. Cambridge University Press, 1990. P. 363–375.
- Akeroyd M. A. A binaural beat constructed from noise. *J. Acoust. Soc. Am.* 2010. V. 128. P. 3301–3304. DOI: 10.1121/1.3505122
- Barlow H. B., Hill R. M. Evidence for a physiological explanation of the waterfall phenomenon and figural after-effects. *Nature*. 1963. V. 28. P. 1345–1347. DOI: 10.1038/2001345a0
- Basu S., Banerjee B. Potential of binaural beats intervention for improving memory and attention: insights from meta-analysis and systematic review. *Psychol. Res.* 2022. V. 87(4). P. 951–963. DOI: 10.1007/s00426-022-01706-7
- Bernstein L. R., Trahiotis C. Binaural beats at high frequencies: listeners' use of envelope-based interaural temporal and intensity disparities. *J. Acoust. Soc. Am.* 1996. V. 99. P. 1670–1679. DOI: 10.1121/1.414689
- Bernstein L. R., Trahiotis C., Akeroyd M. A., Hartung K. Sensitivity to brief changes of interaural time and interaural intensity. *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 109. P. 1604–1615. DOI: 10.1121/1.1354203
- Blauert J. On the lag of lateralization caused by interaural time and intensity differences. *Audiology*. 1972. V. 11(5). P. 265–270. DOI: 10.3109/00206097209072591
- Carlile S., Leung J. The perception of auditory motion. *Trends Hear.* 2016. V. 20. P. 1–19. DOI: 10.1177/2331216516644254
- Carlile S., Hyams S., Delaney S. Systematic distortions of auditory space perception following prolonged exposure to broadband noise. *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 110. P. 416–424. DOI: 10.1121/1.1375843
- Clifford C. W., Wenderoth P., Spehar B. A functional angle on some after-effects in cortical vision. *Proc. Biol. Sci.* 2000. V. 267. P. 1705–1710. DOI: 10.1098/rspb.2000.1198
- Culling J. F., Summerfield Q. Measurements of the binaural temporal window using a detection task. *J. Acoust. Soc. Am.* 1998. V. 103. P. 3540–3553. DOI: 10.1121/1.423061
- Dingle R. N., Hall S. E., Phillips D. P. The three-channel model of sound localization mechanisms: Interaural level differences. *J. Acoust. Soc. Am.* 2012. V. 131(5). P. 4023–4029. DOI: 10.1121/1.3701877
- Dingle R. N., Hall S. E., Phillips D. P. The three-channel model of sound localization mechanisms: Interaural time differences. *J. Acoust. Soc. Am.* 2013. V. 133(1). P. 417–424. DOI: 10.1121/1.4768799
- Garcia-Argibay M., Santed M. A., Reales J. M. Efficacy of binaural auditory beats in cognition, anxiety, and pain perception: a meta-analysis. *Psychol. Res.* 2019. V. 83(2). P. 357–372. DOI:10.1007/s00426-018-1066-8
- Getzmann S., Lewald J. The effect of spatial adaptation on auditory motion processing. *Hear. Res.* 2011. V. 272(1-2). P. 21–29. DOI: 10.1016/j.heares.2010.11.005
- Getzmann S., Lewald J. Cortical processing of change in sound location: smooth motion versus discontinuous displacement. *Brain Res.* 2012. V. 1466. P. 119–127. DOI: 10.1016/j.brainres.2012.05.033
- Grantham D. W. Detectability of time-varying interaural correlation in narrow-band noise stimuli. *J. Acoust. Soc. Am.* 1982. V. 72(4). P. 1178–1184. DOI: 10.1121/1.388326
- Grantham D. W. Discrimination of dynamic interaural intensity differences. *J. Acoust. Soc. Am.* 1984. V. 76(1). P. 71–76. DOI:10.1121/1.391009
- Grantham D. W., Wightman F. L. Detectability of varying interaural temporal differences. *J. Acoust. Soc. Am.* 1978. V. 63(2). P. 511–523. DOI: 10.1121/1.381751

- Gutschalk A., Micheyl C., Oxenham A. J. The pulse-train auditory aftereffect and the perception of rapid amplitude modulations. *J. Acoust. Soc. Am.* 2008. V. 123(2). P. 935–945. DOI: 10.1121/1.2828057
- Kollmeier B., Gilkey R. H. Binaural forward and backward masking: evidence for sluggishness in binaural detection. *J. Acoust. Soc. Am.* 1990. V. 87. P. 1709–1719. DOI: 10.1121/1.399419
- Licklider J. C.R., Webster J. C., Hedlun J. M. On the frequency limits of binaural beats. *J. Acoust. Soc. Am.* 1950. V. 22. 468–473. DOI: 10.1121/1.1906629
- Maffei L., Fiorentini A., Bisti S. Neural correlates of perceptual adaptation to gratings. *Science*. 1973. V. 182. P. 1036–1038. DOI: 10.1126/science.182.4116.1036
- McFadden D., Pasanen E. G. Binaural beats at high frequencies. *Science*. 1975. V. 190(4212). P. 394–396. DOI: 10.1126/science.1179219
- Mills A. W. Lateralization of high-frequency tones. *JASA*. 1960. V. 32. P. 132–134.
- Movshon J. A., Lennie P. Pattern-selective adaptation in visual cortical neurons. *Nature*. 1979. V. 278. P. 850–852. DOI: 10.1038/278850a0
- Perrott D. R., Musicant A. D. Rotating tones and binaural beats. *J. Acoust. Soc. Am.* 1977. V. 61(5). P. 1288–1292. DOI: 10.1121/1.381430
- Perrott D. R., Nelson M. A. Limits for the detection of binaural beats. *J. Acoust. Soc. Am.* 1969. V. 46(6). P. 1477–1481. DOI: 10.1121/1.1911890
- Saberi K. Lateralization of comodulated complex waveforms. *J. Acoust. Soc. Am.* 1995. V. 98. P. 3146–3156. DOI: 10.1121/1.413804
- Salminen N. H., Tiitinen H., May P. J. Auditory spatial processing in the human cortex. *The Neuroscientist*. 2012. V. 18(6). P. 602–612. DOI: 10.1177/1073858411434209
- Shestopalova L., Petropavlovskaja E., Semenova V., Nikitin N. Brain oscillations evoked by sound motion. *Brain Res.* 2021. V. 1752. P. 147232. DOI: 10.1016/j.brainres.2020.147232
- Shestopalova L., Petropavlovskaja E., 2012 Vaitulevich S., Vasilenko Yu., Nikitin N., Altman J. Discrimination of auditory motion patterns: mismatch negativity study. *Neuropsychologia*. V. 50. P. 2720–2729. DOI:10.1016/j.neuropsychologia.2012.07.043

О ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФИКСАЦИОННЫХ МИКРОСАККАД ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ КАЧЕСТВА ВИДИМЫХ ОБРАЗОВ В ФОВЕАЛЬНОЙ ЗОНЕ

© 2024 г. Д. С. Лебедев¹, А. В. Белокопытов¹, Г. И. Рожкова^{1,*},
Н. Н. Васильева¹, М. А. Грачева¹

¹ Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН,
127051, Москва, Большой Каретный переулок, д. 19, стр. 1, Россия

* E-mail: gir@iitp.ru

Поступила в редакцию 01.03.2024

После доработки 07.04.2024

Принята к публикации 18.04.2024

Статья посвящена описанию и анализу компьютерной модели, которая была создана Д. С. Лебедевым для демонстрации возможности положительного влияния фиксационных микросаккадических движений глаза на восприятие мелких стимулов. Модель основана на предположении о том, что в процессе фиксации взгляда на рассматриваемом тестовом стимуле осуществляется суммация в мозгу нескольких “нейронных изображений” этого стимула, возникающих в результате микросаккад. Серии суммируемых “нейронных изображений” соответствуют последовательности смещенных позиций оптического изображения на сетчатке. Для точного наложения “нейронных изображений” друг на друга в модель введен механизм компенсации фиксационных саккадических микродвигов, идентичный механизму, обеспечивающему константность пространственного восприятия в случае макросаккад, т.е. при поворотах глаз для осмотра больших объектов или сцен. Автор модели оценивал возможность улучшения качества видимых образов за счёт увеличения отношения сигнал/шум, которое может быть достигнуто при использовании реалистичных пространственно-временных параметров тестовых изображений, нейронного шума и микродвижений глаз, выбранных на основе анализа литературы. Результаты расчёта модели, полученные для использованных конкретных параметров сетчатки и движений глаз, показали, что рассмотренный механизм суммации с компенсацией саккадических сдвигов может прогрессивно улучшать качество видимых тестовых стимулов при увеличении числа суммируемых нейронных изображений примерно до семи-восьми, после чего позитивный эффект практически не увеличивается. В статье на материале записей движений глаз в соответствующих экспериментах обсуждается степень реалистичности данной модели.

Ключевые слова: зрительное восприятие, фовеальное зрение, фиксационная микросаккада, моделирование, процесс зрения, айтрекинг

DOI: 10.31857/S0235009224030044 EDN: BRYHFS

ВВЕДЕНИЕ

С первых попыток исследования и регистрации движений глаз стало ясно, что процесс зрения состоит из фаз фиксации взгляда на небольших фрагментах рассматриваемой сцены (зонах внимания) и быстрых перемещений взгляда (скачков – саккад) от одной зоны внимания к другой. Любопытные детали истории соответствующих исследований отмечены в обзорной статье Николаса Вейда (Wade, 2015), который описал вклад в эти исследования многих учёных, более известных благодаря своим достижениям в других областях – Эразма Дарвина, Игнаца Трокслера, Яна Пуркинью, Чарльза Уитстона, Джорджа Стреттона, Чарльза Джадда и других.

Однако только благодаря повышению точности регистрации удалось описать характер фиксационных микродвижений глаз, не выходящих за пределы фовеальной зоны. Согласно современным представлениям, фиксационные микродвижения глаз включают медленный дрейф (с типичными скоростями от нескольких единиц до нескольких десятков угловых минут в секунду), высокочастотный тремор (с амплитудой 20–40 угл. с и частотным спектром, простирающимся выше 150 Гц) и быстрые малоамплитудные скачки – микросаккады, относительно параметров которых в литературе приводятся существенно различающиеся сведения из-за сильного влияния

условий эксперимента на результаты, а также из-за несовпадения критериев проведения границы между микро- и макросаккадами в непрерывных функциях распределения получаемых значений. В частности, для максимальной амплитуды микросаккад приводят значения и 20–30', и 1.5°, и даже 2°, коррелирующие с размерами фовеолы и фовеа, за пределы которых микросаккады не должны выводить взгляд по мнению разных авторов. Эта ситуация обсуждается во множестве статей и обзоров по фиксационным движениям глаз, из которых для начала достаточно указать лишь сравнительно недавние (Rofls, 2009; Kowler, 2011; Rucci, Poletti, 2015; Poletti, Rucci, 2016).

Все фигурирующие в публикациях цифры по фиксационным движениям глаз следует рассматривать только как ориентировочные, так как консенсуса относительно критериев и наиболее адекватных условий измерений пока достичь не удалось. Кроме того, есть мнение, что существующая современная аппаратура для бесконтактной записи движений глаз пока не может обеспечить то качество регистрации, которое необходимо для получения достоверных точных показателей (Holmqvist, Blignaut, 2020).

Изучение роли движений глаз в процессе зрения — одно из самых интригующих и активно развивающихся направлений исследования зрительного восприятия, причем такие работы важны не только в научном, но и в клиническом плане — для диагностики зрительной, глазодвигательной и неврологической патологии.

Первый пик концептуальных работ этого направления пришелся на 60–70-е годы XX в., когда макродвижения глаз обсуждались, главным образом, в аспекте организации просмотра всех информативных участков зрительной сцены, а микродвижения глаз рассматривались как средство предотвращения угасания неподвижных сетчаточных изображений в контексте теорий образования и заполнения так называемого пустого поля. Согласно наиболее радикальной концепции А.Л. Ярбуса, получившей широкое признание (*но не достоверное подтверждение*), никакие неподвижные изображения рассматриваемых объектов на сетчатке глаза не могут восприниматься человеком как видимые образы: если оптическое изображение зрительного стимула (тест-объекта) искусственно стабилизируют относительно сетчатки, его видимый образ в считанные секунды (или даже за доли секунды) замещается бесструктурным пустым полем, не зависящим от оптических параметров стимуляции.

В середине 60-х годов прошлого века эта концепция и лежащие в её основе оригинальные

эксперименты были подробно изложены в монографии А.Л. Ярбуса (Ярбус, 1965), вскоре переведенной на английский язык (Yarbus, 1967). Такая идеология была порождена влиянием бурно развивавшейся в те годы теории информации, одно из основополагающих утверждений которой состоит в том, что постоянный сигнал не несет никакой информации. Соответственно, в преломлении к зрительной системе, делалось заключение, что сетчатка должна передавать в мозг только сигналы об изменениях внешнего воздействия, а в мозгу на основе разностных сигналов должно происходить “восстановление” полных исходных сетчаточных изображений и затем — формирование видимых образов тех внешних объектов, которые на сетчатке отображены.

Большое число исследований было посвящено механизмам образования пустого поля, получения разностных сигналов, и “восстановления” внешних стимулов, породивших данное сетчаточное изображение. Экспериментальные и теоретические работы по исследованию механизмов образования и заполнения пустого поля проводились не только в лаборатории, где ставил свои эксперименты А.Л. Ярбус (Бонгард, Голубцов, 1970; Лосев, Шура-Бура, 1981; и другие), но и во многих зарубежных лабораториях: в Великобритании, Голландии, США, Турции и других странах (примеры: Riggs et al, 1953; Ditchburn et al., 1959; Gerrits, Vendrik, 1970; Arend, 1973; Ditchburn, 1973; Kelly, 1979; Tulunay-Keese, 1960, 1982). Однако вопреки обоснованным ожиданиям, однозначных и перспективных результатов такие работы не дали. Отчасти это связано с тем, что при постановке экспериментов исследователи не до конца понимали принципиальные трудности установления связи между результатами, получаемыми в создаваемых ими искусственных условиях зрительного восприятия, и феноменами, наблюдаемыми в естественных условиях функционирования зрительной системы. Расхождения между экспериментальными парадигмами и реальными задачами, для решения которых “предназначена” зрительная система, осложняют интерпретацию результатов лабораторных опытов в терминах реальных свойств и нейронных механизмов зрительной системы.

Впоследствии было показано, что утверждения Ярбуса справедливы лишь в определённых условиях зрения: угасание и пропадание видимых образов с быстрым образованием пустого поля наблюдается при стабилизации сетчаточных изображений только в случаях небольших стимулов малой интенсивности при их монокулярном предъявлении.

Постепенно становилось очевидным, что часто отмечаемое экспериментаторами несоответствие наблюдаемых феноменов предсказаниям теории Ярбуса далеко не всегда можно объяснить недостаточно хорошей стабилизацией, как это пытались делать на этапе увлечения данной теорией. Было признано, что *при большой интенсивности стабилизированных на сетчатке изображений видимые образы не пропадают*, а в промежуточном диапазоне интенсивностей флуктуируют, то исчезая, то вновь появляясь — либо целиком, либо по частям (Ditchburn et al., 1959; Ditchburn, 1973; Wade, 1978).

Такие флуктуации видимых образов были описаны во многих работах. Более того, обнаружилось, что начиная с относительно небольших уровней светового воздействия, *в бинокулярных условиях стабилизации парных зрительных стимулов пустое поле совсем не образуется* за время эксперимента (десять минут) даже в случае однородной засветки сетчатки (ganzfeld-стимуляции) (Рожкова и др., 1982; Rozhkova et al., 1982аб).

Не останавливаясь на других опубликованных данных, не согласующихся с предсказаниями о невозможности видеть неподвижный окружающий мир неподвижным глазом, упомянем только сравнительно недавнюю работу (Whitham et al., 2011), в которой описано отсутствие угасания видимого образа окружения при полном параличе.

Критический анализ явлений, наблюдающихся при стабилизации сетчаточных изображений с разными параметрами в различных условиях эксперимента, привел к заключению, что *описываемые Ярбусом феномены не могут быть интерпретированы единообразно: они объясняются целым комплексом разнородных факторов*. Исчезновение и флуктуации видимых образов определяются несколькими механизмами, действующими на разных уровнях переработки сигналов в зрительной системе человека — от рецепторного до когнитивного (Рожкова и др., 1982; Rozhkova, Nikolaev, 2015). Из-за непрерывных движений глаз, имеющих место в естественных условиях зрительного восприятия даже при попытках строго фиксировать взгляд на одной точке объекта внешнего мира, проекции рассматриваемого окружения на сетчатку непрерывно смещаются. В естественных условиях зрения стабилизированными на сетчатке могут быть только “изображения” объектов, движущихся вместе с глазом — таких, как ветвящиеся по поверхности сетчатки и мешающие видеть внешний мир кровеносные сосуды, которые зрительная система человека искусно исключает из видимой картины.

В последующие годы подход к выяснению роли движений глаз в процессе зрения у многих

исследователей изменился: основное внимание переключилось на выяснение и моделирование перцептивных функций. Учитывая огромный объём существующей по этому вопросу литературы, мы не будем останавливаться на роли тремора и дрейфа, ограничившись итогами исследования саккад. Из отечественных ученых саккадические движения глаз наиболее активно исследовал В.А. Филин, считавший, что за большую часть всех произвольных саккад любой амплитуды ответствен единичный мозговой механизм (Филин, 2002).

Не вызывающая ни у кого сомнения наиболее явная функция макросаккад состоит в переводе взора (внимания, направления зрительной оси) в различные участки поля зрения для последовательного рассматривания различных деталей и объектов протяженной зрительной сцены при помощи небольшой зоны наилучшего видения (фовеа) в центре сетчатки. Управление такими движениями может осуществляться как произвольно, так и непроизвольно.

При совершении каждой саккады зрительная система должна делать перекартирование (remapping) в мозговых отделах для обеспечения константности пространственного восприятия, т. е. инвариантности воспринимаемой картины по отношению к движениям глаз (феномен “стояния кадра”: при переводе взора окружающая сцена не прыгает, как, например, это происходит при резких движениях видеокамеры, а остается неподвижной для воспринимающего наблюдателя). Такое перекартирование проводится путем учета амплитуды и направления скачков глаз, так что информация о каждом неподвижном объекте сцены, поступающая в мозг в разные моменты с разных участков сетчатки из-за скачков глаз, после соответствующих преобразований мозговыми механизмами попадает в пространстве воспринимаемых образов в одно и то же место видимой картины.

В связи с указанным перекартированием, много исследований было посвящено эффекту так называемого саккадического подавления — отсутствию видимых ощущений от быстро меняющейся на сетчатке картины при перемещении взора во время саккад как таковых. В видимом образе стационарного окружения соответствующих переходных “мимолётных” изменений нет, присутствует лишь суммарная неподвижная картина, соответствующая информации, поступающей в фазы фиксации взора.

Возможное участие фиксационных микро-саккад в обеспечении константности пространственного восприятия из-за микромасштаба изучать проблематично, но есть исследования,

демонстрирующие, что микросаккады могут быть индикаторами скрытого перемещения внимания (Hafed, Clark, 2002; Engbert, Kliegl, 2003; Engbert, 2006).

При выяснении перцептивной роли фиксационных микросаккад в процессе зрения основной целью был ответ на вопрос об их влиянии на качество видимых образов, определяющее обнаружение, различение, опознание рассматриваемых объектов. Проводились как работы теоретического плана с математическим анализом и моделированием реакций фовеальных фоторецепторов во время микросаккад (Donner, Hemila, 2007), так и прямые измерения влияния наличия/отсутствия микросаккад на остроту зрения (Rucci, 2006, 2008; Rucci, Poletti, 2015; Ratnam et al., 2017; Intoy, Rucci, 2020).

Естественно предполагать, что суммирование соответствующих “нейронных изображений” одного и того же объекта, полученных на разных участках сетчатки при помощи разных кластеров фоторецепторов, может играть существенную роль в повышении разрешающей способности и контрастной чувствительности. Дело в том, что в каждый момент времени даже однотипные фоторецепторы сетчатки могут сильно отличаться друг от друга по своей чувствительности (в частности, из-за различия в локальных уровнях адаптации, определяемых различиями предыдущих внешних оптических воздействий на разные точки сетчаточной поверхности). В связи с этим электрическое “изображение”, формирующееся на уровне выходных сигналов фоторецепторов, может быть сильно “зашумлено” даже в случае идеального оптического изображения. (Напомним, что в технике устранением проблем, связанных с разной чувствительностью фотосенсоров, — элементов, составляющих светочувствительную поверхность, которая воспринимает/воспроизводит оптические изображения — занимаются уже давно, и она актуальна даже для смартфонов (Басова, 2022)).

Кроме того, в последующих мозговых отделах зрительной системы, где перерабатываются сигналы, поступающие из сетчатки, к этим сигналам могут добавляться нейронные шумы другого происхождения. В таких случаях, как показывает теория и практика приема слабых сигналов на фоне шума, наложение нескольких изображений одного и того же объекта на разном шумовом фоне может значительно повысить отношение сигнал/шум, подобно другим вариантам метода накопления, используемым в технике для обнаружения слабых сигналов в присутствии помех (Харкевич, 1965).

В течение ряда лет Д.С. Лебедев, имевший большой опыт работы с радиосигналами и телевизионными изображениями, анализировал структуру сетчатки человеческого глаза и принципы переработки изображений в зрительной системе человека, создавая математические и компьютерные модели работы сетчатки и центральных механизмов зрительного восприятия (Лебедев, Бызов, 1998; Лебедев, 2003; 2015; Lebedev et al., 1998; 2009; Lebedev, Marshak, 2007; и др.). Параллельно он участвовал в соответствующих экспериментальных нейрофизиологических, психофизических и офтальмологических исследованиях своих коллег, что обеспечивало возможность проверки и совершенствования разрабатываемых моделей. Разные модели были доведены до разных уровней проверки их реалистичности и использования на практике. К настоящему времени наибольшее применение в офтальмологической практике нашли результаты работ по созданию тестовых изображений для оценки остроты зрения (Лебедев и др., 2012; Рожкова и др., 2014; Терехин и др., 2015; Rozhkova et al., 2017).

Одной из моделей, которой Д. С. Лебедев посвятил немало времени, была модель улучшения качества видимых образов за счёт суммации последовательности нейронных изображений, создающихся в зрительной системе при наличии фиксационных микросаккад. Автором были получены наглядные конкретные результаты, однако проверки модели в психофизиологических экспериментах проведено не было.

Статья посвящена обсуждению реалистичности, достоинств и недостатков модели Д.С. Лебедева. В статье приводятся фрагменты авторского текста Д.С. Лебедева с изложением его взглядов и результатов его работы с краткими пояснениями. При обсуждении модели учтены более поздние публикации и изложены результаты, полученные соавторами в соответствующих экспериментах с регистрацией фиксационных движений глаз.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ Д.С. ЛЕБЕДЕВА

Общее описание идеи

В серии своих работ, посвященных моделированию механизмов зрительного восприятия человека, Д.С. Лебедев опирался на общепринятую среди специалистов такого профиля схему переработки информации в зрительной системе, включающую следующие основные блоки: (1) оптический аппарат глаза, (2) фоторецепторный аппарат сетчатки, на которой формируется оптическое изображение рассматриваемого

объекта и которая преобразует оптические сигналы в электрические, создавая дискретное поточечное описание объекта; (3) комплекс нейронных мозговых механизмов низшего уровня, переводящих это поточечное описание в форму “нейронного изображения” и (4) комплекс мозговых механизмов высшего уровня, использующих сопутствующую информацию из глазодвигательной и других вспомогательных систем, а также информацию, хранящуюся в памяти.

Учитывая невероятную сложность процесса зрительного восприятия и неполноту имеющихся сведений практически о всех аспектах структурно-функциональной организации зрительной системы, легко понять, что на данном этапе развития науки о зрении моделировать можно только отдельные частные механизмы и функции, в отношении которых получено достаточно много количественной информации.

Дополнительные трудности создаёт разнородность требующейся информации. Каждому исследователю зрительных механизмов информацию для создаваемой модели приходится добывать, анализируя большое количество литературы из разных областей науки о зрении: оптики глаза, морфологии, нейрофизиологии, психофизики, неврологии, офтальмологии и др.

В основе модели, созданной Д.С. Лебедевым для демонстрации возможной роли микросаккад в улучшении качества видимых образов, лежит идея Роберта Дитчбёрна, высказанная им в книге *Eye-movements and visual perception* (Ditchburn, 1973). Дитчбёрн выдвинул гипотезу о том, что при рассматривании неподвижных объектов в зрительной системе человека может осуществляться временное суммирование сигналов, соответствующих нескольким сетчаточным изображениям объекта, сменяющим друг друга вследствие фиксационных саккадических сдвигов зрительной оси.

От других микродвижений глаз — дрейфа и тремора — микросаккады отличаются своей дискретностью и малой длительностью. Каждая микросаккада приводит к быстрому перескоку проецируемого изображения объекта на новое место сетчатки, в результате чего за время фиксации от одного и того же объекта в мозг поступают не вполне идентичные сигналы из нескольких локусов. Согласно гипотезе Дитчбёрна, с помощью некоторой нейронной сети в мозгу происходит *компенсация* сдвигов этих изображений (посредством переключения соединений между нейронами), и на некотором уровне обработки зрительных сигналов разные “нейронные изображения” объекта совмещаются друг с другом.

Дитчбёрн предположил, что использование микродвижений глаз с последующей компенсацией сдвигов сетчаточных изображений позволяет при анализе этих изображений снизить негативное влияние дефектов, обусловленных нерегулярностью мозаики фовеальных колбочек и зазорами между их светочувствительными элементами. Поскольку такие дефекты приводят к искажению поступающих сигналов, их влияние можно представить как специфическую помеху, или шум, затрудняющий восприятие. Имея опыт работы с такого рода шумами в системах связи, Д.С. Лебедев решил создать модель, которая позволила бы оценить возможность действия механизма компенсации сдвигов и суммации нейронных изображений в зрительной системе человека. При создании модели была проанализирована и использована имеющаяся в литературе информация о передаточной функции оптики глаза, о пространственно-временных характеристиках рецепторного аппарата, центральных механизмах зрения и движениях глаз человека и приматов. Если в публикациях по зрительной системе человека нужной информации не было, использовалась информация, полученная на приматах. Критерием отбора такой информации была детальность и надёжность сведений, содержащихся в исходной публикации, и схожесть с данными по человеку.

Выбирая параметры моделируемой сетчатки, Д.С. Лебедев остановился на публикации (Roorda et al., 2001), взяв оттуда сведения по фрагменту фовеальной мозаики обезьяны (рис. 1), которая (как и у человека) содержит колбочковые фоторецепторы трёх типов: длинноволновые (L, long-wave), средневолновые (M, middle-wave) и коротковолновые (S, short-wave). Этот фрагмент сетчатки относится к фовеа обезьяны *Macaca fascicularis*, но не к самой центральной её части (фовеоле), которая обеспечивает наибольшую остроту зрения и в которой синечувствительные колбочки отсутствуют). Изложения оснований для выбора именно этого фрагмента в текстах Д.С. Лебедева мы не нашли.

Временное суммирование изображений, падающих из-за скачков глаз в разные моменты времени на разные участки сетчатки и совмещающихся друг с другом (на более высоком уровне обработки) в результате перекартирования, может решить проблему формирования ахроматических сигналов тонкого пространственного зрения: нейронный сигнал, соответствующий данному участку наблюдаемой сцены, формируется на основе нескольких разных наборов колбочек, имеющих в разных задействованных участках сетчатки.

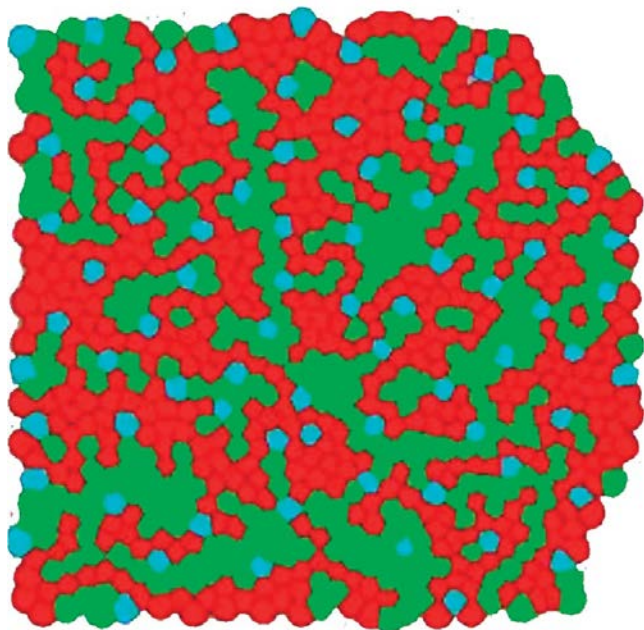


Рис. 1. Схематическое изображение фрагмента реальной мозаики колбочек из сетчатки обезьяны *Macaca fascicularis*. Рисунок сделан по данным статьи (Roorda et al., 2001). В модели механизма суммации нейронных изображений использовали список координат и спектральных типов 904 колбочек реального фрагмента сетчатки. Фрагмент расположен на расстоянии 1.5 угл. град. от центра фovea. Его размер — 36×36 угл. мин (0.125×0.125 мм). Плотность колбочек — около 70 000 на мм²; среднее расстояние между ними приблизительно равно 1.2 угл. мин (4 мкм).

В исследовании Д.С. Лебедева целью компьютерного моделирования была демонстрация возможности положительного влияния микросаккад на различимость околопороговых зрительных стимулов, т.е. улучшения контрастности и резкости формирующихся изображений, ведущего к повышению остроты зрения.

За основу была взята разработанная ранее компьютерная модель центральной сетчатки, которая позволяет вычислять установившуюся реакцию около 1000 ганглиозных клеток на любой стимул (Лебедев, 2003). Модель была дополнена программным блоком, с помощью которого можно было имитировать естественные движения оптических изображений рассматриваемых стимулов по сетчатке и совмещать их нейронные изображения, соответствующие серии саккад. (Были разработаны программы для имитации перемещения изображений по сетчатке, обусловленного движениями глаз, и для совмещения последовательности “нейронных изображений”, соответствующих сдвинутым сетчаточным проекциям.)

Важной особенностью разработанной компьютерной модели центральной сетчатки было

то, что она максимально учитывала имеющуюся на момент разработки информацию об общей структуре сетчатки и известных свойствах ее элементов.

Модель механизма суммации нейронных изображений с использованием компенсации микросаккад

В модели Д.С. Лебедева выходные сигналы ганглиозных клеток через коммутатор соединяются с гипотетическими нейронами “зрительной коры”. Д.С. Лебедев не конкретизировал анатомические структуры (кроме сетчатки), в которых осуществляются описываемые им в модели операции по обеспечению константности. В модели эти структуры носят название “константный экран”. На мозаику модельных колбочек “проецировали” тестовые стимулы — оптоотипы в виде знаков Шеллена (“кувыркающихся” Е), — часто используемые в офтальмологии для проверки остроты зрения. Затем имитировали саккадические сдвиги сетчаточного изображения этих оптоотипов. Величины сдвигов по осям X и Y выбирались в диапазоне, соответствующем амплитудам микросаккад. Команда на сдвиг сопровождалась командой на коммутатор, который переключал связи ганглиозных клеток с нейронами константного экрана на таким образом, чтобы “изображение” на константном экране оставалось неподвижным.

На монитор компьютера выводили изображения знаков, полученные в результате суммации варьируемого числа по-разному сдвинутых и затем совмещённых “нейронных изображений”. Изменения дискретной структуры изображений при передаче сигналов из сетчатки в мозг не учитывались, поскольку необходимая для этого информация о параметрах и свойствах гипотетического константного экрана, на котором осуществляется моделируемая операция, отсутствует.

На выходе ганглиозных клеток сетчатки дискретность нейронного изображения считалась соответствующей уровню фоторецепторов, так как в моделируемой области соотношение числа фоторецепторов и ганглиозных клеток 1:1, т.е. каждый рецептор передает свой сигнал отдельной ганглиозной клетке.

Оптико-физиологические данные, использованные при расчёте

Оптическая система глаза ограничивает решающую способность зрительной системы человека пространственными частотами близкими к 60 цикл/град. При прохождении светового потока, несущего изображение, через

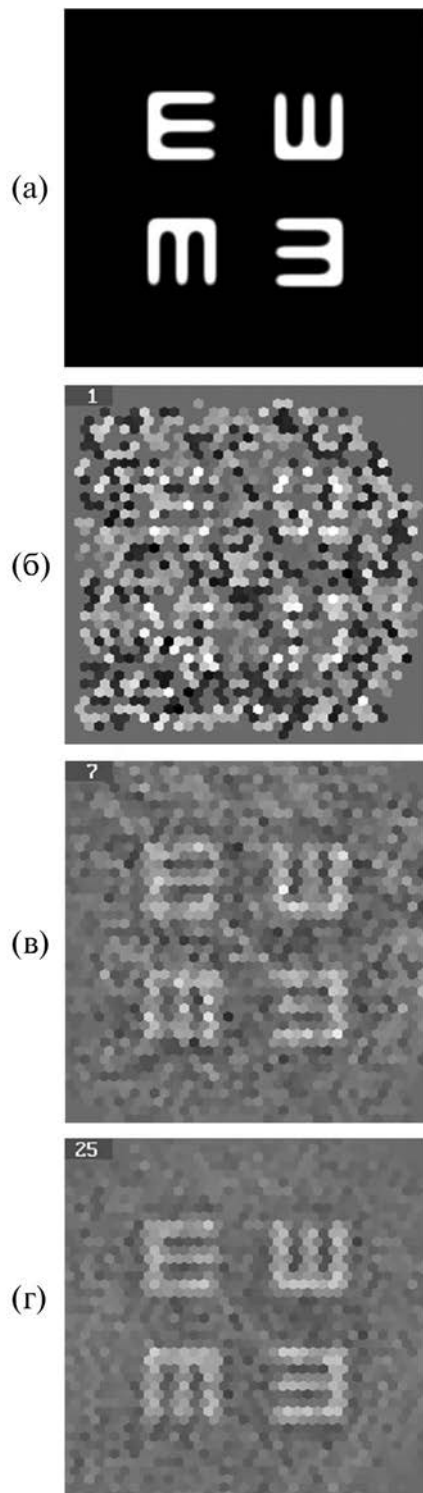


Рис. 2. Результаты расчёта Д.С. Лебедевым изображений тестовых стимулов, полученных на выходе его модели при учёте разного числа фиксационных микросаккад N , приводящих к сдвигам оптического изображения стимула на сетчатке. В каждом квадрате рисунка изображения соответствуют предъявлению четырёх тест-объектов (“кувыркающихся” Е), показанных на рис. 2а. Далее на рис 2б–г показаны нейронные изображения на выходе модели для $N = 1$; $N = 7$ и $N = 25$ соответственно.

оптику глаза, контраст составляющих пространственно-частотного спектра изображения с частотами 55–60 период/угл. град. снижается в 10 раз, а составляющие с пространственными частотами выше 70–75 период/угл. град. вообще не воспроизводятся.

Если за наивысшую пространственную частоту, пропускаемую оптикой глаза, принять $F_c = 60$ цикл/град., то, согласно теореме Котельникова, минимальный интервал между отсчётами при дискретизации оптического изображения на сетчатке глаза (соответствующий двум отсчётам на волну) может достигать $1/2F_c$ угл. град = 0.5 угл. мин. Фокусное расстояние стандартного глаза принято примерно равным 17 мм. Следовательно, наименьшее расстояние между отсчетами составляет около 2.5 мкм, что примерно соответствует расстоянию между колбочками в центре сетчатки человека. В модели Д.С. Лебедева использованы именно эти ориентировочные данные, но у разных людей значения плотности фoveальных фоторецепторов могут различаться весьма значительно (Curcio et al., 1990), что может сказываться на результатах экспериментальной проверки модели.

ТЕСТИРОВАНИЕ МОДЕЛИ: КОМПЬЮТЕРНЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ

Результаты компьютерного эксперимента

Результаты расчёта Д.С. Лебедевым изображений на выходе описанной выше модели при разном числе суммированных нейронных изображений, полученных после N саккад, приведены на рис. 2. Для расчёта была использована мозаика рецепторов, показанная ранее на рис. 1.

Светлота точечных пятен, условно представляющих мозаику выходных элементов модели, соответствует нормированной величине их реакций. В каждом квадрате рисунка изображения соответствуют предъявлению четырёх тест-объектов (“кувыркающихся” Е), показанных на рис. 2а. Ниже, на рис 2б–г, показаны выходные изображения для случаев $N = 1$; $N = 7$ и $N = 25$ соответственно. В случае 2б микросаккады отсутствуют, имеется только одна реализация сетчаточной проекции стимула; в случае 2в смоделировано 7 микросаккад и суммировано 7 реализаций; в случае 2г смоделировано 25 микросаккад, породивших 25 реализаций.

Как видно из рис. 2, тестовые стимулы, которые совершенно неразличимы на нейронном изображении в случае одиночной реализации, становятся хорошо различимыми при моделировании семи микросаккад. При увеличении числа микросаккад от семи до двадцати пяти добавочный эффект суммации, безусловно, есть, но он менее

заметен, а поскольку с увеличением числа саккад время суммации увеличивается, можно заключить, что целесообразность столь большого числа фиксационных микросаккад сомнительна хотя бы из-за снижения скорости переработки информации и требующейся слишком большой продолжительности фаз фиксации взора.

Обсуждение результатов моделирования

На модельном уровне возможная связь наличия микросаккад с улучшением различимости тестовых стимулов и повышением разрешающей способности кажется весьма правдоподобной. Однако относительно самого механизма влияния микросаккад на разрешающую способность остается немало вопросов.

К сожалению, публикаций, посвященных моделированию перцептивной роли микросаккад, мало. Одно из заслуживающих внимания исключений составляет основательная работа финских авторов (Donner, Niemela, 2007). В этой публикации при помощи математического расчёта продемонстрирована возможная положительная роль микросаккад, не связанная с суммацией накладываемых изображений. В её основе лежит идея повышения четкости контуров сетчаточного изображения на уровне фоторецепторов за счет перевода пространственной структуры стимулов в более четкую временную структуру фоторецепторных реакций при подходящих движениях глаз. Авторы утверждают, что микросаккады могут существенно улучшать чувствительность к границам, и что более интересно — улучшать разрешение двух близко расположенных линий за счет того, что при движении с подходящими скоростями тонкая пространственная структура сетчаточного изображения переводится в коррелирующую с ней временную структуру реакций колбочек и ганглиозных клеток, которую легче анализировать.

Как и модель Д.С. Лебедева, эта модель имеет свои недостатки и ограничения. По мнению самих авторов, наиболее проблематичным является удачный выбор формы и временной шкалы колбочковых реакций для естественных условий наблюдения.

Дальнейшие исследования должны оценить степень соответствия обеих моделей реальности и прояснить перспективность их уточнения и усложнения.

ПРОВЕРКА МОДЕЛИ В ОПЫТАХ С РЕГИСТРАЦИЕЙ ДВИЖЕНИЙ ГЛАЗ

Поскольку в литературе недостаточно информации о числе микросаккад, наблюдающихся в фазах фиксации взора при восприятии

околопороговых стимулов, для которых повышение качества нейронных изображений актуально, нами были проведены две серии экспериментов с регистрацией движений глаз в соответствующих условиях.

Методика экспериментов

В экспериментах была использована установка для записи движений глаз фирмы SMI (SensoMotoric Instruments GmbH) Hi-Speed 1250, основанная на инфракрасном освещении и компьютерной обработке изображений глаз в реальном масштабе времени. Записи движений глаз проводили с частотой 500 кадров в секунду в бинокулярном и монокулярном режимах работы установки. Положение головы испытуемого фиксировали при помощи подбородника и лобного упора. Каждый эксперимент начинали с процедуры калибровки установки. Для анализа данных использовали программу BeGaze. Записи движений глаз получали в форме графиков смещения зрительной оси по x - и y -координатам в зависимости от времени с шагом 2 мс.

Организация исследования соответствовала принципам биомедицинской этики, представленным в Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующих обновлениях (Declaration of Helsinki, 2013). Участие в исследованиях было добровольным. От совершеннолетних испытуемых было получено информированное согласие на проведение процедуры измерений. Родители (законные представители) несовершеннолетних были проинформированы о проводившемся исследовании и дали письменное согласие на участие в нем детей.

В *первой серии* экспериментов бинокулярно регистрировали движения глаз в процессе узнавания слов, предъявляемых на экране монитора. Слова состояли из пяти мелких букв, равномерно распределенных по горизонтальной строке на экране шириной 52.5 см. Во всех случаях высота каждой буквы составляла 5 пикселей, а интервал между буквами — 120 пикселей. Монитор располагался на расстоянии 50 см от глаз испытуемого. В этих условиях видимые угловые размеры одного пикселя в центре экрана составляли 2 угл. мин, а с удалением от центра постепенно уменьшались из-за увеличения расстояния до глаза и изменения наклона зрительной оси по отношению к плоскости экрана дисплея.

В исследовании участвовали 32 испытуемых в возрасте от 7 до 28 лет (средний возраст 14.3 лет, 23 чел. женского пола и 9 чел. мужского пола).

Зрительная задача состояла в однократном просматривании слева направо предъявляемого

для узнавания слова с последующим его называнием с целью контроля экспериментатором качества выполнения задания по правильности/ошибочности ответа.

Во *второй серии* экспериментов использовали монокулярный режим регистрации движения правого глаза при бинокулярном восприятии пороговых и околопороговых тестовых знаков (оптотипов), расположенных построчно в оптометрической таблице. Таблица содержала 10 строк оптотипов разного размера, соответствующих уровням остроты зрения в диапазоне от 0.1 до 1.0 по десятичной шкале с шагом 0.1. и была предназначена для проверки остроты зрения на расстоянии наблюдения 1.0 м. Оптотипами служили “кувыркающиеся” Е, изображенные в четырех ориентациях (с соединительной полосой вверху, внизу, справа, слева) и приблизительно равномерно распределенные по строкам. Число тестовых знаков в строках варьировало: в верхней строке было 5 самых крупных оптотипов, в последующих – 7, 8, 8, 8, 9, 9, 9, 10 и 10 оптотипов уменьшающегося размера соответственно. Таблица была распечатана с высоким разрешением (1200 точек на дюйм) на белой бумаге формата А4, ее располагали вплотную к калибровочному экрану на расстоянии 1.0 м от глаз испытуемого.

В эксперименте участвовали 8 человек в возрасте от 20 до 77 лет (средний возраст 45.2 лет, 7 чел. женского пола и 1 чел. мужского пола). Перед исследованием у испытуемых определяли бинокулярную остроту зрения при помощи описанной таблицы. Пороговым значением считали уровень остроты зрения для соответствующей строки с наименьшими знаками, которые испытуемый смог узнать, не допустив ни одной ошибки.

Зрительная задача состояла в последовательном рассматривании оптотипов слева направо в каждой строке, не задерживая взгляд на стимуле после его узнавания. Полная программа тестирования включала регистрацию движений правого глаза испытуемого при восприятии десяти строк таблицы. Калибровка установки и запись движений глаз испытуемого проводились для каждой строки таблицы отдельно.

Результаты первой серии экспериментов

Типичные записи движений обоих глаз испытуемых при однократном просмотре букв слева направо и узнавании предъявляемого слова, представлены на рис. 3. Это данные регистрации движений глаз трех испытуемых школьного возраста. Желтые горизонтальные линии на рисунке указывают положение центров букв

(Х-координаты) на экране монитора. Макроскачки от буквы к букве и фазы фиксации взгляда на каждой из букв хорошо выделяются на записях. На протяжении этих фаз видны небольшие плавные смещения глаз по горизонтали и вертикали. Согласно полученным данным, характерным для фазы фиксации одной буквы было наличие одной-двух микросаккад. Во многих фазах фиксации букв микросаккады отсутствовали. В единичных случаях их число достигало трех.

По данным, полученным на всех испытуемых, продолжительность фиксации одной буквы находилась в диапазоне от 150 до 900 мс. Гистограмма значений продолжительности фиксаций для задачи опознания мелких букв в условиях эксперимента приведена на рис. 4. Типичные значения длительности фиксаций составляли 250–350 мс, что согласуется с приводимыми в литературе данными (Филин, 2002; Rolfs, 2009).

Результаты второй серии экспериментов

Записи движений глаз в монокулярном режиме регистрации при восприятии крупных и околопороговых стимулов в целом хорошо согласуются с записями, полученными в первой серии экспериментов. На рис. 5. для примера приведены типичные записи движений правого глаза трех испытуемых при последовательном рассмотрении знаков одной из строк таблицы. Стрелками отмечены микросаккады.

На рис. 5а показана запись восприятия десяти оптотипов, расположенных на строке, соответствующей остроте зрения 0.9 в десятичных единицах; измеренное значение остроты зрения данного испытуемого равно 1.0. Рис. 5б – это запись восприятия восьми оптотипов, расположенных на строке, соответствующей остроте зрения 0.4; измеренное значение остроты зрения данного испытуемого равно 0.8. На рис. 5в – запись восприятия восьми символов, расположенных на строке, соответствующей остроте зрения 0.3; измеренное значение остроты зрения данного испытуемого равно 0.9.

Анализ полученных в этой серии экспериментов записей движений правого глаза показывает, что в фазах фиксации взгляда при восприятии околопороговых стимулов, как и в первой серии, лишь в некоторых случаях наблюдаются 1-2 микросаккады, а для многих знаков узнавание происходит без микросаккад, в условиях стабильной фиксации.

Явного изменения числа микросаккад при рассматривании одного знака с переходом от крупных оптотипов к мелким замечено не было. На рис. 6 для одного испытуемого

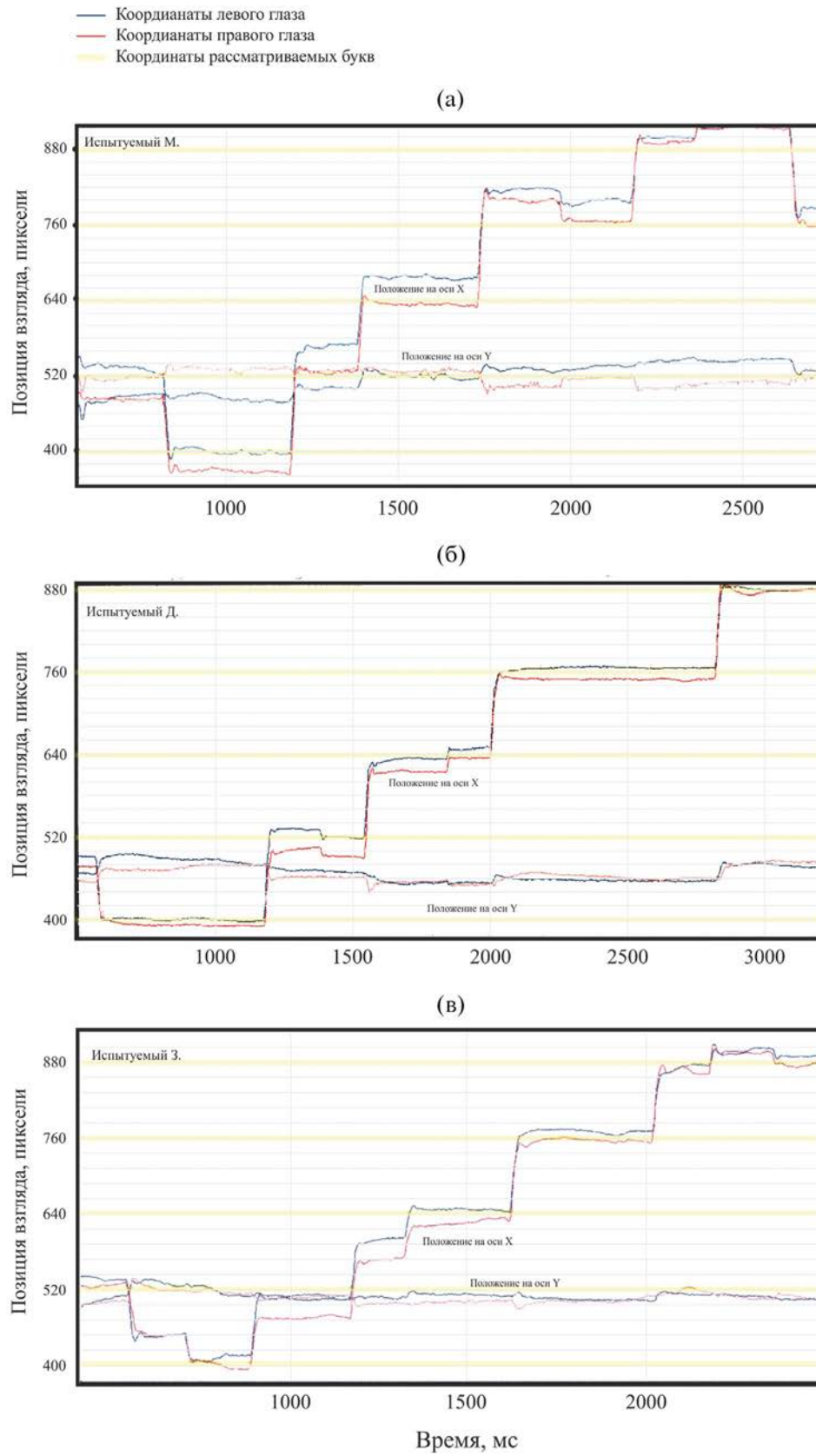


Рис. 3. Записи движений обоих глаз трех испытуемых при последовательном просмотре пяти букв околопорогового размера (а – исп. М., 7.10 лет; б – исп. Д., 17.0 лет; в – исп. З., 9.0 лет).

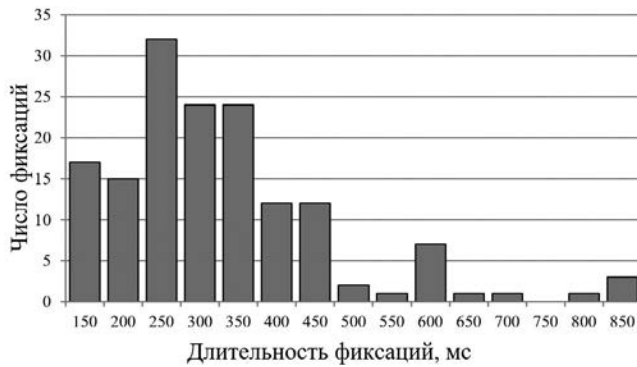


Рис. 4. Распределение значений длительности фиксации отдельных букв, построенное по всем данным, полученным в первой серии экспериментов. По оси ординат отложено суммарное число фиксаций, длительность которых попала в данный интервал, для всей выборки испытуемых. На оси абсцисс указаны значения длительности фиксации в середине интервалов, выбранных для анализа с шагом 50 мс.

(Н.В. с остротой зрения 0.8) приведены данные полного эксперимента, включающего просмотр почти всех строк таблицы от самой верхней до уровня 0.9, превышающего измеренное значение остроты зрения данного испытуемого. Для удобства анализа записи движений глаза наложены на изображение таблицы (контраст знаков таблицы снижен) и удалена запись восприятия опто типов на строке, соответствующей остроте зрения 0.5, чтобы сделать более наглядной разницу между паттернами движений глаз в случае крупных (4 верхних строки) и мелких (4 нижних строки) опто типов.

Анализируя представленные на рис. 6 записи, можно видеть, что при фиксации крупных знаков области фиксационных движений были по площади меньше, чем при фиксации мелких знаков. С уменьшением размера опто типов, время их просмотра заметно увеличивалось, чем отчасти может объясняться увеличение площадей, покрытых траекториями движений глаз в процессе фиксации отдельных тестовых знаков. Кроме того, это увеличение может быть связано с увеличением амплитуды микродвижений глаз в условиях затрудненного узнавания.

В итоге общего анализа результатов двух серий экспериментов с регистрацией движений глаз при восприятии пороговых и околопороговых стимулов было установлено, что у школьников и взрослых во многих фазах фиксации мелких тестовых знаков для их узнавания микросаккады отсутствуют, а если присутствуют, то обычно в количестве одной-двух микросаккад на фиксацию, изредка — трёх. Больше трёх микросаккад в фазах фиксации взгляда на отдельном

тестовом стимуле в проведённых экспериментах не встречалось.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что фиксационные микросаккады изучаются уже много десятилетий, относительно их функций ещё не сложилось единого мнения, и представления об их назначении претерпевают со временем радикальные изменения.

Одной из первых функций, приписываемых микросаккадам, была коррекционная функция, выражающаяся в быстром устранении ошибок фиксации, возникающих в результате фиксационного дрейфа — постоянно присутствующих случайных медленных и плавных “блужданий” взгляда в окрестности рассматриваемой точки. Согласно выдвинутой естественной гипотезе, при значительном удалении зрительной оси от направления на эту точку, мозг подавал на мышцы глаза команду скачком вернуться к нужному направлению (Cornsweet, 1956). Еще одна часто приписываемая микросаккадам гипотетическая функция — борьба с перцептивным угасанием видимого образа при стабилизации (обездвиживании) сетчаточного изображения объекта, которое имеет место во время длительной точной фиксации (Ярбус, 1965; Ditchburn et al., 1959; Yarbus, 1967).

Постепенно стали доминировать гипотезы о позитивной роли микросаккад в зрительном анализе рассматриваемых сцен и начали появляться подтверждения такой роли. Например, Вестхаймер в своих работах показал положительное влияние микросаккад на стереоскопическую гиперостроту зрения (Westheimer, 1979), а Дитчбёрн — на различение низкоконтрастных стимулов по цветовому тону (Ditchburn, 1980). Как уже упоминалось выше, именно Дитчбёрн в своей книге (Ditchburn, 1973) высказал гипотезу о возможности улучшения качества формирующихся зрительных образов путем увеличения отношения сигнал/шум на основе “саккадического” суммационного механизма. Эта гипотеза опиралась на предположение о возможности компенсации саккадических сдвигов сетчаточных изображений и суммации серии соответствующих накладываемых нейронных изображений, получаемых в результате нескольких фиксационных микросаккад, для создания нейронного образа более высокого качества, обеспечивающего лучшее распознавание.

Модель, основанная на гипотезе Дитчбёрна, была реализована Д.С. Лебедевым и успешно прошла этап вычислительного компьютерного эксперимента. Действительно, при учете реальных

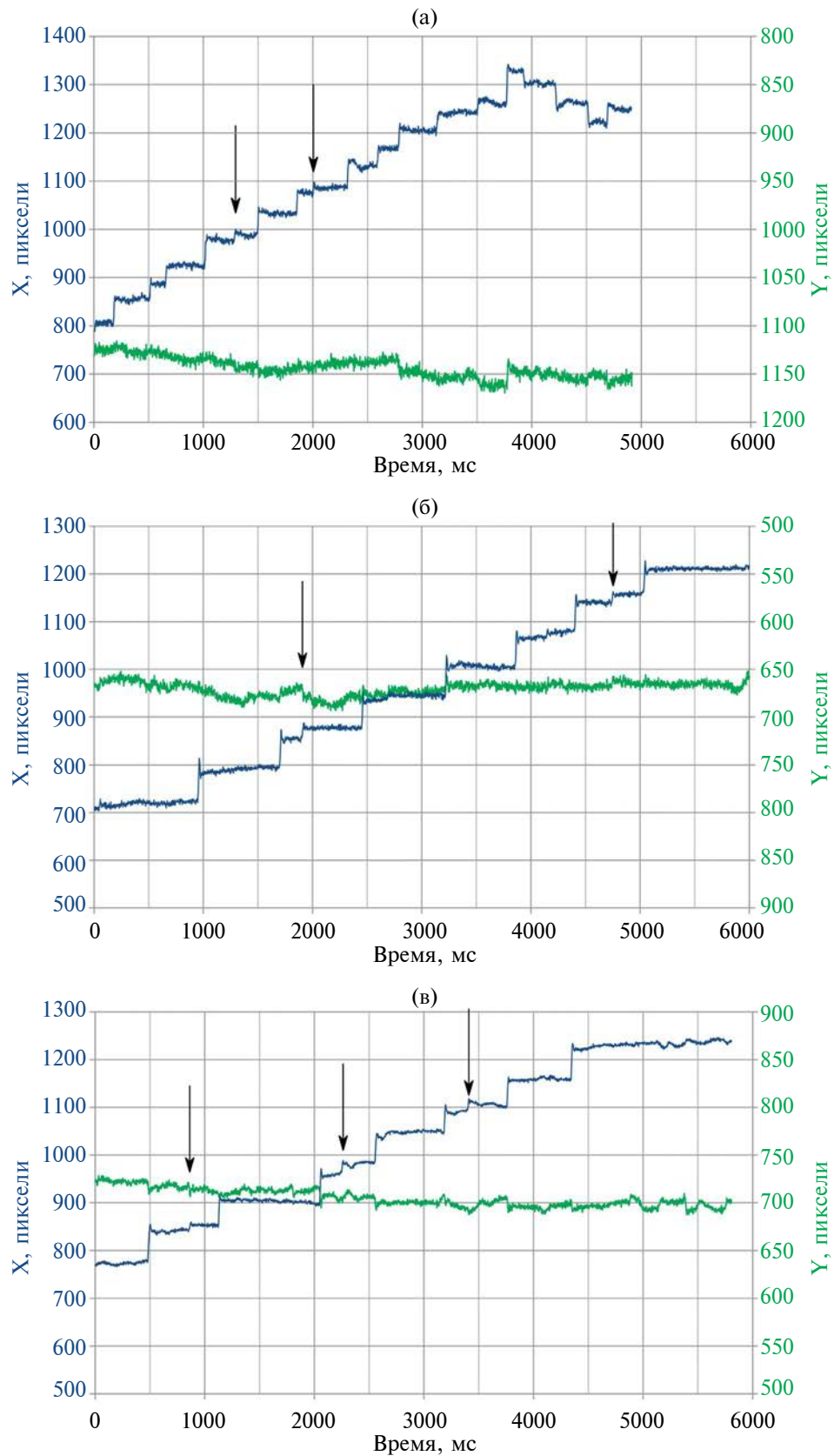


Рис. 5. Записи движений правого глаза трех испытуемых при последовательном рассматривании знаков на одной из строк таблицы для оценки остроты зрения (*а* – исп. Т.Б., строка 0.9; *б* – исп. Н.В., строка 0.4; *в* – исп. О.Б., строка 0.3).

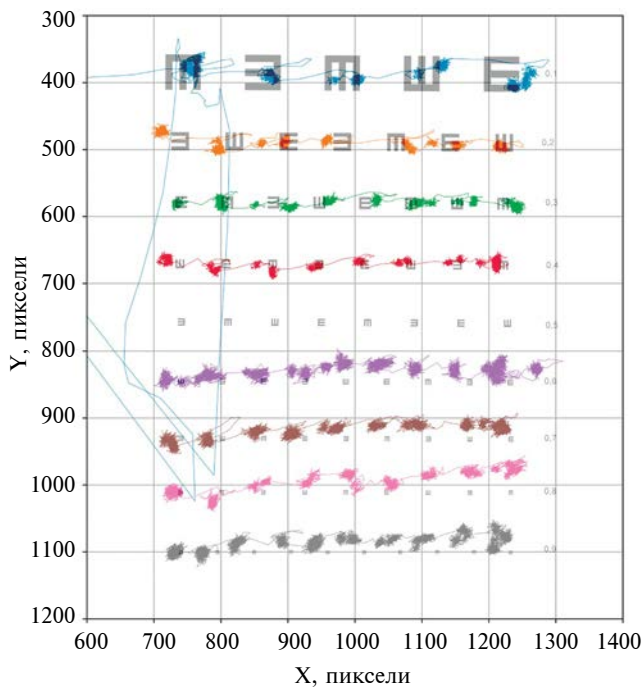


Рис. 6. Траектории движений глаз одного из испытуемых (Н.В.), наложенные на изображение рассматриваемой таблицы с оптотипами (на иллюстрации контраст знаков таблицы специально снижен).

особенностей строения сетчатки, реалистичных значений шумов на уровне рецепторных реакций и параметров микросаккад было показано, что суммация нескольких “нейронных изображений” тест-объекта на некотором гипотетическом константном экране после компенсации саккадических сдвигов оптического изображения на сетчатке может значительно улучшить качество формируемого образа.

На сегодня во многих смартфонах реализована близкая технология: используя несколько объективов, производители суммируют изображения с нескольких камер, например, для получения более контрастного изображения и снижения уровня шумов при съемке в плохо освещенном помещении (замечая использование длительной выдержки, которая не позволяет снимать быстро движущиеся объекты).

Однако очевидно, что проверка адекватности моделей, подобных модели Д.С. Лебедева, в экспериментах на зрительной системе человека — очень сложная задача со многими неизвестными. Прежде всего ясно, что не приходится ожидать точного количественного соответствия между результатами компьютерного моделирования некоторого гипотетического зрительного механизма на основе фрагментарных сведений общего характера и результатами, полученными

в психофизиологических экспериментах с регистрацией успешности узнавания стимулов и движений глаз человека в конкретных условиях зрительного восприятия.

Напомним, что по замыслу автора, модель должна была создаваться на основе реалистичных количественных данных о структуре и функциональных характеристиках составляющих её элементов. Всем исследователям зрительной системы очевидно, что это — несбыточная мечта, ведь в нужном объеме таких данных никогда не бывает. Модель была создана на основе реально имевшихся и доступных для использования неполных и разнокачественных сведений о зрительной системе, взятых из публикаций разных авторов и не только по человеку.

Автор модели нашел, что заметное улучшение качества видимых образов достигается при 7-8 микросаккадах. Однако представленные в работе эксперименты с регистрацией движений глаз испытуемых показали, что во многих случаях для узнавания тестового знака даже околопорогового размера достаточно одной фиксации, без микросаккад или с одной-двумя микросаккадами.

В ряде работ и вовсе было показано, что для некоторых высокоточных зрительных задач характерно подавление микросаккад (Winterston, Collewijn, 1976; Kowler, Steinman, 1977; 1979; Bridgeman, Palca, 1980). (Правда, в упоминавшихся нами ранее статьях по стереоостроте и гиперостроте зрения есть и противоположные свидетельства). Однако нужно ли использовать для суммации именно микросаккады? Возможно, аналогичную роль могут в некоторой степени выполнять дрейф или даже тремор. К тому же фигурирующее у автора “целесообразное” количество микросаккад (7-8) может не быть необходимым для распознавания, поскольку зрительная система человека не всегда нуждается в узнавании всех мельчайших деталей: например, в случае тестирования с оптотипами в виде “кувыркающихся” Е испытуемому требуется узнать знак из четырех возможных вариантов, и зачастую это можно сделать даже если тонкие детали изображения не видны (в англоязычной литературе это называется остротой узнавания, recognition acuity, в отличие от остроты разрешения, resolution acuity).

При узнавании букв также не требуется идеального различения мелких деталей: во-первых, букв также существует ограниченное число; во-вторых, многие буквы имеют сильно отличные от остальных элементы, что еще более упрощает узнавание по общему контуру, а не по мелким деталям; в-третьих, при узнавании слова

некоторые буквы и вовсе не требуют узнавания, если испытуемый уже узнал само слово.

Для дополнительного тестирования данной модели было бы интересно провести эксперимент, при котором испытуемый должен был бы рассматривать малознакомые стимулы с большим числом вариантов ответа и большим числом мелких деталей, например, такими стимулами могли бы быть иероглифы для людей, незнакомых с иероглифическим письмом. Такой эксперимент помог бы в будущем уточнить и расширить наше представление о возможности использования микросаккад для улучшения качества воспринимаемого изображения.

Анализ результатов моделирования (см. рис. 2) показывает, что суммация нейронных изображений, помимо потенциального повышения разрешающей способности зрительной системы в обмен на увеличение времени анализа, дает значительное улучшение видимого контраста. Аналогичное применение суммации имеет и в технических зрительных системах. Поэтому еще одним ограничением проведенных нами экспериментов на испытуемых можно считать использование только одного уровня контраста (использовался высокий контраст: черные символы на белом фоне). Вероятно, перспективным направлением дальнейшего исследования моделей суммации можно назвать проведение экспериментов на низкоконтрастных стимулах.

В рассматриваемой модели есть еще немало дискуссионных моментов, на которых можно было бы остановиться, но обсуждение этих моментов не входило в задачу данной работы. Эта работа была предпринята нами в связи с наблюдающейся в последнее время новой волной интереса к выяснению роли фиксационных микродвижений глаз в процессе зрения с использованием экспериментальных парадигм, подразумевающих регистрацию микродвижений глаз в естественных условиях наблюдения тестовых стимулов.

В проведенных нами экспериментах не было обнаружено явных признаков того, что при изменении остроты зрения с использованием определенного вида оптопиков (“кувыркающихся” E), число генерируемых фиксационных микросаккад меняется в зависимости от степени трудности узнавания тестовых стимулов (размера оптопиков) для того, чтобы способствовать облегчению их различения.

Таким образом, в своем исходном виде модель не получила подтверждения в наших экспериментах на испытуемых. Это может объясняться следующими обстоятельствами: (1) отсутствием механизма, соответствующего обсуждаемой

модели, в зрительной системе человека; (2) неудачным выбором параметров модели по литературным источникам; (3) неадекватностью экспериментальной парадигмы и выбранных тестовых стимулов; (4) неудачными условиями проведения эксперимента. Все эти возможности нужно учитывать при планировании следующих экспериментов.

Сама идея суммации нейронных изображений выглядит реалистичной и в будущем может пролить свет на функции фиксационных микродвижений глаз, исследования которых и по сей день остаются одной из самых актуальных областей в зрительной науке. К сожалению, такие исследования затрудняет не только сложность общей организации зрительной системы человека, но и существеннейшая индивидуальная вариабельность функционирования и взаимодействия зрительных и глазодвигательных механизмов в одних и тех же условиях эксперимента (Филин, 2002; Martinez-Conde et al., 2004; Otero-Millan et al., 2008; Cherici et al., 2012). Для иллюстрации этой вариабельности касательно микродвижений глаз на рис. 7 показаны разные типы фиксационных движений глаз, полученные в условиях фиксации точечного стимула несколькими испытуемыми.

Разнообразие паттернов микросаккадических движений глаз, частоты их появления и характера их наложения на медленный дрейф зрительной

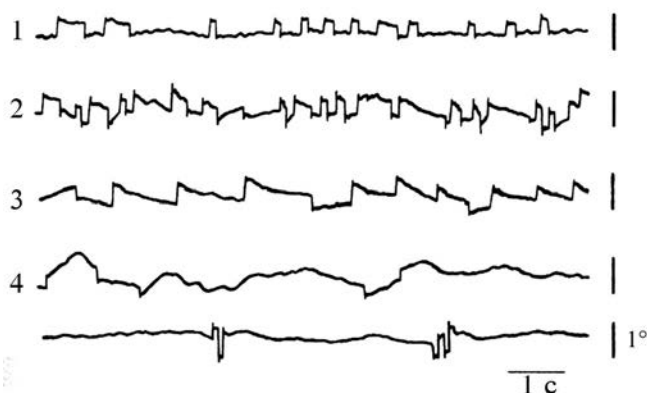


Рис. 7. Типы саккадических движений глаз пяти испытуемых при фиксации неподвижной точки. Калибровка: по амплитуде 1° , по времени 1 с. (цит. по [Филин, 2002, с. 27], с изм.).

1 – Все микросаккады двояны, средняя частота 2.4/с; амплитуда $0.3\text{--}0.5^\circ$; дрейф слабый. 2 – Почти все микросаккады двояны; средняя частота 3.6/с, амплитуда варьирует в диапазоне $0.1\text{--}0.6^\circ$; дрейф сильный. 3 – Половина микросаккад – двоянные, средняя частота 1.2/с, амплитуда варьирует в диапазоне $0.3\text{--}0.6^\circ$; дрейф сильный. 4 – Микросаккады возникают редко (на записи их всего 5 за 10 с); амплитуда $0.3\text{--}0.4^\circ$; дрейф сильный. 5 – Микросаккады возникают редко, но группами (по 3–5 штук) с интервалами в несколько секунд; дрейф слабый.

оси, зарегистрированное в случае простейшей зрительной задачи, позволяет понять, насколько сложно найти оптимальную парадигму и дизайн для проведения удачного проверочного эксперимента и получить однозначные выводы.

Подводя итог анализа модели Д.С. Лебедева и проведенных экспериментов, можно сделать вывод, что для оценки предполагаемой и продемонстрированной в модельных экспериментах возможной роли микросаккад в повышении пространственной разрешающей способности всё ещё необходима прямая экспериментальная проверка. До настоящего времени не появилось публикаций, в которых данная проблема была бы проработана конкретно и последовательно, а постановка экспериментов давала бы возможность получить необходимые количественные данные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В компьютерном эксперименте разработанная Д.С. Лебедевым модель улучшения качества видимых образов за счёт микросаккад продемонстрировала принципиальную возможность успешной работы при реалистичных параметрах её компонентов, выбранных на основании анализа публикаций с количественными данными, содержащих результаты морфологических, нейрофизиологических и психофизических исследований зрительной системы.

Как и прочие модели частных, но многокомпонентных механизмов, вычлняемых из сложнейшей многоуровневой и гетерархической схемы функционирования зрительной системы человека, модель не может претендовать на точное подтверждение её предсказаний в результатах экспериментов на человеке, так как (в конечном счёте) эти результаты обычно определяются суммарным итогом работы многих параллельно работающих и взаимодействующих механизмов, вклад которых не всегда можно предусмотреть, исключить или учесть.

В экспериментах с регистрацией фиксационных микродвижений глаз человека, проведенных соавторами для проверки реалистичности модели Д.С. Лебедева, не было обнаружено явных комплексов микросаккад, свидетельствующих о функционировании гипотетических механизмов компенсации сдвигов сетчаточных изображений и суммации нескольких нейронных изображений. Модель предсказывает заметный положительный эффект при наличии семи-восьми микросаккад, а в условиях проведенных экспериментов число микросаккад в фазах фиксации взора на отдельном тестовом стимуле

не превышало трёх. Более того, в большинстве фаз фиксации микросаккады совсем отсутствовали, а характерным было наличие одной-двух микросаккад на фиксацию.

Однако проведенных экспериментов явно недостаточно для окончательного заключения о реалистичности модели. Указанные расхождения между результатами расчётов и экспериментальными данными могут объясняться как не вполне удачным выбором параметров модели, так и не вполне подходящими условиями экспериментов или недостатками использованной техники айтрекинга. Полученные в представленных экспериментах результаты и сделанные наблюдения полезны в том отношении, что позволяют надеяться на возможность улучшения парадигм и дизайна экспериментов для получения более однозначных и детальных выводов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы статьи подтвердили отсутствие конфликта интересов, о котором необходимо сообщить.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Басова О. А. *Модели дефектов матрицы фотоэмиссионных дисплеев и методы их камуфлирования*. Дис. канд. технич. наук. М., 2022. 120 с.
- Бонгард М. М., Голубцов К. В. О типах горизонтально-взаимодействия, обеспечивающих нормальное видение перемещающихся по сетчатке изображений (моделирование некоторых функций зрения человека). *Биофизика*. 1970. Т. 15. № 2. С. 361–373.
- Лебедев Д. С. Компьютерная модель сети карликовых нейронов в центральной сетчатке. *Сенсорные системы*. 2003. Т. 17. № 2 С. 91–106.
- Лебедев Д. С. Модель механизма распознавания ориентации 3-полосных двухградационных оптоотипов. *Сенсорные системы*. 2015. Т. 29. № 4. С. 309–320.
- Лебедев Д. С., Белозеров А. Е., Рожкова Г. И. *Оптоотипы для точной оценки остроты зрения*. Пат. 2447826 РФ, МПК А61В 3/00. Заявитель и патентообладатель ИППИ РАН. № 2010146806 от 20.04.2012.
- Лебедев Д. С., Бызов А. Л. Электрические связи между фоторецепторами способствуют выделению протяженных границ между разнояркими полями. (Модель сети фоторецепторов на гексагональной решетке). *Сенсорные системы*. 1998. Т. 12. № 3. С. 329–342.
- Лосев И. С., Шура-Бура Т. М. Модель восприятия движущихся и неподвижных объектов. *Биофизика*. 1981. Т. 26. № 5. С. 854–859.
- Рожкова Г. И., Грачева М. А., Лебедев Д. С. Оптимизация тестовых знаков и таблиц для измерения остроты зрения. *Невские горизонты-2014. Материалы*

- научной конференции офтальмологов. СПб: Политехника-сервис. 2014. С. 563–567.
- Рожкова Г. И., Николаев П. П., Щадрин В. Е. О факторах, определяющих особенности восприятия стабилизированных сетчаточных изображений. *Физиология человека*. 1982. Т.8. № 4. С. 564–571.
- Терехин А. П., Грачева М. А., Рожкова Г. И., Лебедев Д. С. *Интерактивная программа для оценки остроты зрения на основе точного измерения порогов с использованием трёх опто типов “Туп-Топ”*. Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2015616714 от 19.06.15.
- Филин В. А. *Автоматия саккад*. М.: Изд-во МГУ, 2002. 240 с.
- Харкевич А. А. *Борьба с помехами*. М.: Наука, 1965. 276 с.
- Ярбус А. Л. *Роль движений глаз в процессе зрения*. М.: Наука, 1965. 166 с.
- Arend L. E. Spatial differential and integral operations in human vision: implications of stabilized retinal image fading. *Psychol. Rev.* 1973. V. 80. P. 374–395.
- Bridgeman B., Palca J. The role of microsaccades in high acuity observational tasks. *Vision Res.* 1980. V. 20. P. 813–817.
- Cherici C., Kuang X., Poletti M., Rucci M. Precision of sustained fixation in trained and untrained observers. *J. Vis.* 2012. V. 12(6). P. 1–16. <https://doi.org/10.1167/12.6.31>
- Cornsweet T. N. Determination of the stimuli for involuntary drifts and saccadic eye movements. *J. Opt. Soc. Am.* 1956. V. 46. P. 987–988.
- Curcio C. A., Sloan K. R., Kalina R. E., Hendrickson A. E. Human photoreceptor topography. *J. Comp. Neurol.* 1990. V. 292(4). P. 497–523. <https://doi.org/10.1002/cne.902920402>
- Ditchburn R. W. *Eye-movements and visual perception*. Oxford. Clarendon Press, 1973.
- Ditchburn R. W. The function of small saccades. *Vision Res.* 1980. V. 20. P. 271–272.
- Ditchburn R. W., Fender D. H., Mayne S. Vision with controlled movements of the retinal image. *J. Physiol.* 1959. V. 145(1). P. 98–107. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1959.sp006130>.
- Donner K., Hemilä S. Modelling the effect of microsaccades on retinal responses to stationary contrast patterns. *Vision Research*. 2007. V. 47. P. 1166–1177. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2006.11.024>
- Engbert R. Microsaccades: A microcosm for research on oculomotor control, attention, and visual perception. In S. Martinez-Conde S. L. Macknik J.-M. Alonso P. U. Tse. *Progress in Brain Research*. 2006. V. 154. P. 172–192. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(06\)54009-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(06)54009-9)
- Engbert R., Kliegel R. Microsaccades uncover the orientation of covert attention. *Vision Research*. 2003. V. 43. P. 1035–1045. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(03\)00084-1](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(03)00084-1)
- Gerrits H. J., Vendrik A. J. Artificial movements of a stabilized image. *Vision Research*. 1970. V. 10. P. 1443–1456. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(70\)90094-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(70)90094-5)
- Hafed Z. M., Clark J. J. Microsaccades as an overt measure of covert attention shifts. *Vision Research*. 2002. V. 42. P. 2533–2545. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(02\)00263-8](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(02)00263-8)
- Holmqvist K., Blignaut P. Small eye movements cannot be reliably measured by video-based P-CR eye-trackers. *Behav. Res.* 2020. V. 52. P. 2098–2121. <https://doi.org/10.3758/s13428-020-01363-x>
- Intoy J., Rucci M. Finely tuned eye movements enhance visual acuity. *Nat Commun*. 2020. 11. 795. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14616-2>
- Kelly D. H. Motion and vision. I. Stabilized images of stationary gratings. *J. Opt. Soc. Am.* 1979. V. 69(9). P. 1266–1274. <https://doi.org/10.1364/JOSA.69.001266>
- Kowler E. Eye movements: the past 25 years. *Vision Res.* 2011. V. 51. P. 1457–1483. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2010.12.014>
- Kowler E., Steinman R. M. Miniature saccades: eye movements that do not count. *Vision Res.* 1979. V. 19. P. 105–108.
- Kowler E., Steinman R. M. The role of small saccades in counting. *Vision Res.* 1977. V. 17. P. 141–146. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(77\)90212-7](https://doi.org/10.1016/0042-6989(77)90212-7)
- Lebedev D. S., Byzov A. L., Govardovskii V. I. Photoreceptor coupling and boundary detection. *Vision Research*. 1998. V. 38. P. 3161–3169.
- Lebedev D. S., Marshak D. W. Amacrine cell contributions to red-green color opponency in central primate retina: A model study. *Visual Neuroscience*. 2007. V. 24(40). P. 1–13. <https://doi.org/10.1017/S0952523807070502>
- Lebedev D. S., Rozhkova G. I., Bastakov V. A., Kim C.-Y., Lee S.-D. Local contrast enhancement for improving screen images exposed to intensive external light. *GraphiCon'2009. Conference Proceedings. 19th International Conference on Computer Graphics and Vision*. Moscow State University. 2009. P. 112–116.
- Martinez-Conde S., Macknik S. L., Hubel D. H. The role of fixational eye movements in visual perception. *Nature Reviews Neuroscience*. 2004. V. 5. 229–240. <https://doi.org/10.1038/nrn1348>
- Otero-Millan J., Troncoso X. G., Macknik S. L., Serrano-Pedraza I., Martinez Conde S. Saccades and microsaccades during visual fixation, exploration and search: Foundations for a common saccadic generator. *Journal of Vision*. 2008. V. 8(14). P. 1–18. <https://doi.org/10.1167/8.14.21>
- Poletti M., Rucci M. A compact field guide to the study of microsaccades: challenges and functions. *Vis. Res.* 2016. V. 118. P. 83–97. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2015.01.018>
- Ratnam K., Domdei N., Harmening W. M., Roorda A. Benefits of retinal image motion at the limits of spatial vision. *J. Vis.* 2017. 17(1): 30. P. 1–11. <https://doi.org/10.1167/17.1.30>
- Riggs L. A., Ratliff F., Cornsweat J. C., Cornsweat T. N. The disappearance of steadily fixated visual test objects. *J. Opt. Soc. Am.* 1953. V. 43. P. 495–501.

- Rolfs M. Microsaccades: small steps on a long way. *Vision Res.* 2009. V. 49. P. 2415–2441. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2009.08.010>
- Roorda A., Metha A. B., Lennie P., Williams D. R. Packing arrangement of the three cone classes in primate retina. *Vis. Res.* 2001. V. 41. P. 1291–1306. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00043-8](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00043-8).
- Rozhkova G., Lebedev D., Gracheva M., Rychkova S. Optimal optotype structure for monitoring visual acuity. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences.* 2017. V. 71. No. 5(710). P. 327–338. <https://doi.org/10.1515/prolas-2017-0057>
- Rozhkova G. I., Nikolaev P. P. Visual percepts in the cases of binocular and monocular viewing stabilized test objects, Ganzfeld stimuli, and prolonged afterimages. *Perception.* 2015. V. 44(8-9). P. 952–972. <https://doi.org/10.1177/0301006615594957>
- Rozhkova G. I., Nickolayev P. P., Shchadrin V. E. On the factors that determine the peculiarities of stabilized retinal image perception. *Human Physiology.* 1982a. No. 8. P. 564–571.
- Rozhkova G. I., Nikolaev P. P., Shchadrin V. E. Perception of stabilized retinal stimuli in dichoptic viewing conditions. *Vision Res.* 1982 b. V. 22. N 2. P. 293–302.
- Rucci M. Fixational eye movements, natural image statistics, and fine spatial vision. *Network: Computation in Neural Systems.* 2008. V. 19(4). 253–285. <https://doi.org/10.1080/09548980802520992>
- Rucci M. Visual encoding with jittering eyes. In Y. Weiss, B. Scholkopf, J. Platt (Eds.). *Advances in neural information processing system.* 2006. V. 18. P. 1137–1144.
- Rucci M., Poletti M. Control and function of fixational eye movements. *Annu. Rev. Vis. Sci.* 2015. V. 1. P. 499–518. <https://doi.org/10.1146/annurev-vision-082114-035742>
- Tulunay-Keeseey U. Effects of involuntary eye movements on visual acuity. *J. Opt. Soc. Am.* 1960. V. 50. P. 769–774. <https://doi.org/10.1364/JOSA.50.000769>
- Tulunay-Keeseey U. Fading of stabilized retinal images. *J. Opt. Soc. Am.* 1982. V. 72. P. 440–447. <https://doi.org/10.1364/JOSA.72.000440>
- Wade N. How Were Eye Movements Recorded Before Yarbus? *Perception.* 2015. V. 44(8-9). P. 851–883. <https://doi.org/10.1177/0301006615594947>
- Wade N. J. Why do patterned afterimages fluctuate in visibility? *Psychological Bulletin.* 1978. V. 85(2). P. 338–352. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.85.2.338>
- Westheimer G. The spatial sense of the eye. Proctor lecture. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 1979. V. 18. P. 893–912.
- Whitham E. M., Fitzgibbon S. P., Lewis T. W., Pope K. J., Delosangeles D. et al. Visual experiences during paralysis. *Front. Hum. Neurosci.* 2011. V. 5. № 160. P. 1–7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2011.00160>
- Winterson B. J., Collewijn H. Microsaccades during finely guided visuomotor tasks. *Vision Res.* 1976. V. 16. P. 1387–1390. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(76\)90156-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(76)90156-5)
- World Medical Association. Declaration of Helsinki ethical principles for medical research involving human subjects. *JAMA.* 2013. V. 310(20). P. 2191–2194. <https://doi.org/10.1001/jama.2013.281053>
- Yarbus A. L. *Eye movements and vision.* New York: Plenum Press. 1967.

ABOUT THE POSSIBILITY OF USING FIXATION MICROSACCADES TO IMPROVE A QUALITY OF VISIBLE IMAGES IN THE FOVEAL ZONE

D. S. Lebedev^a, A. V. Belokopytov^a, G. I. Rozhkova^{a, #},
N. N. Vasilyeva^a, M. A. Gracheva^a

^a Institute for Information Transmission Problems (Kharkevich Institute), Russian Academy of Sciences, 127051, Moscow, B. Karetny per., 19, Build. 1, Russia

[#] E-mail: gir@iitp.ru

The article is devoted to the description and analysis of a computer model that was created by D. S. Lebedev to demonstrate the possibility of a positive effect of fixation microsaccadic eye movements on the perception of small stimuli. The model is based on the assumption that in the process of fixing the gaze on the test stimulus, several “neural images” of this stimulus, resulting from microsaccades, are summed up in the brain. The series of summed neural images correspond to a sequence of shifted positions of the optical image of a stimulus on the retina. To accurately superimpose neural images on each other, a mechanism for compensating fixation saccadic microshifts is introduced into the model, identical to the mechanism that ensures the constancy of spatial perception in the case of macrosaccades, i.e. when turning the eyes to view large objects or scenes. The author of the model assessed the possibility of improving the quality of visible images by increasing the signal-to-noise ratio, which can be achieved using realistic spatiotemporal parameters of test images, neural noise and eye micromovements, selected by means of literature analysis. Results of model calculation obtained for the specific parameters of the retina and eye movements showed that the considered summation mechanism with compensation for saccadic shifts can progressively improve the quality of visible test stimuli when the number of summed neural images increases to approximately seven or eight, after which the positive effect practically does not increase. In this article, based on the material of recordings of eye movements in relevant experiments, the degree of realism of this model is discussed.

Keywords: visual perception, foveal vision, fixation microsaccade, modeling, vision process, eye tracking

REFERENCES

- Basova O. A. *Modeli defektov matricy fotoemissionnykh displeev i metody ih kamuflirovaniya*. Diss. kand. tekhn. nauk [Models of defects in the matrix of photoemissive displays and methods for their camouflage. PhD thesis]. Moscow. 2022. 120 p. (In Russian).
- Bongard M. M., Golubtsov K. V. O tipah gorizontal'nogo vzaimodejstviya, obespechivayushchih normal'noe videnie peremeshchayushchih po setchatke izobrazhenij (modelirovanie nekotorykh funkcij zreniya cheloveka) [On some types of horizontal interactions providing normal vision of images moving along the retina (modeling of some human visual functions)]. *Biofizika* [Biophysics]. 1970. V. 15(2). P. 361–373. (In Russian).
- Lebedev D. S. Komp'yuternaya model' seti karlikovykh nejronov v central'noj setchatke [Computer model of a network of dwarf neurons in the central retina]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2003. V. 17(2). P. 91–106. (In Russian).
- Lebedev D. S. Model' mekhanizma raspoznavaniya orientacii 3-polosnykh dvuhgradacionnykh optotipov [A model of orientation recognition mechanisms for the 3-bar two-grade optotypes]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2015. V. 29(4). P. 309–320. (In Russian).
- Lebedev D. S., Belozerov A. E., Rozhkova G. I. *Optotipy dlya tochnoj ocenki ostroty zreniya* [The optotypes for an accurate assessment of visual acuity]. Patent RF. No. 2010146806.2012.
- Lebedev D. S., Byzov A. L. Elektricheskie svyazi mezhdru fotoreceptorami sposobstvuyut vydeleniyu protyazhennykh granic mezhdru raznoyarkimi polyami (Model' seti fotoreceptorov na geksagonal'noj reshetke) [Electrical connections between photoreceptors contribute to the identification of extended boundaries between fields of different brightness. (Model of a photoreceptor network on a hexagonal lattice)]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 1998. V. 12(3). P. 329–342. (In Russian).
- Losev I. S., Shura-Bura T. M. Model' vospriyatiya dvizhushchih i nepodviznykh ob'ektov [The model of perception of moving and stationary objects]. *Biofizika* [Biophysics]. 1981. V. 26 (5). P. 854–859. (In Russian).
- Rozhkova G. I., Gracheva M. A., Lebedev D. S. Optimizaciya testovykh znakov i tablic dlya izmereniya ostroty zreniya [Optimization of test signs and tables for measuring visual acuity]. *Conference proceedings "Nevskie gorizonty – 2014"*. Saint-Petersburg. 2014. P. 563–567. (In Russian).
- Rozhkova G. I., Nickolayev P. P., Shchadrin V. E. O faktorah, opredelyayushchih osobennosti vospriyatiya stabilizirovannykh setchatochnykh izobrazhenij [On the factors that determine the peculiarities of stabilized retinal image perception]. *Fiziologiya cheloveka* [Human Physiology]. 1982. V. 8(4). P. 564–571. (In Russian).
- Terekhin A. P., Gracheva M. A., Rozhkova G. I., Lebedev D. S. *Interaktivnaya programma dlya ocenki ostroty zreniya na osnove tochnogo izmereniya porogov s ispol'zovaniem trykh optotipov "Tip-Top"* [An interactive program for assessing visual acuity based on precise measurement of thresholds using three Tip-Top optotypes]. State registration certificate № 2015616714. 19.06.2015.
- Filin V. A. *Avtomatiya sakkad* [Automaticity of saccades]. Moscow. MSU Press. 2002. 240 p. (In Russian).
- Kharkevich A. A. *Bor'ba s pomekhami* [Anti-interference]. Moscow. Nauka. 1965. 276 p. (In Russian).
- Yarbus A. L. *Rol' dvizhenij glaz v processe zreniya* [Eye movements and vision]. Moscow. Nauka. 1965. 166 p. (In Russian).
- Arend L. E. Spatial differential and integral operations in human vision: implications of stabilized retinal image fading. *Psychol. Rev.* 1973. V. 80. P. 374–395.
- Bridgeman B., Palca J. The role of microsaccades in high acuity observational tasks. *Vision Res.* 1980. V. 20. P. 813–817.
- Cherici C., Kuang X., Poletti M., Rucci, M. Precision of sustained fixation in trained and untrained observers. *J. Vis.* 2012. V. 12(6). P. 1–16. <https://doi.org/10.1167/12.6.31>
- Cornsweet T. N. Determination of the stimuli for involuntary drifts and saccadic eye movements. *J. Opt. Soc. Am.* 1956. V. 46. P. 987–988.
- Curcio C. A., Sloan K. R., Kalina R. E., Hendrickson A. E. Human photoreceptor topography. *J. Comp. Neurol.* 1990. V. 292(4). P. 497–523. <https://doi.org/10.1002/cne.902920402>
- Ditchburn R. W. *Eye-movements and visual perception*. Oxford. Clarendon Press, 1973.
- Ditchburn R. W. The function of small saccades. *Vision Res.* 1980. V. 20. P. 271–272.
- Ditchburn R. W., Fender D. H., Mayne S. Vision with controlled movements of the retinal image. *J. Physiol.* 1959. V. 145(1). P. 98–107. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1959.sp006130>
- Donner K., Hemilä S. Modelling the effect of microsaccades on retinal responses to stationary contrast patterns. *Vision Research.* 2007. V. 47. P. 1166–1177. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2006.11.024>
- Engbert R. Microsaccades: A microcosm for research on oculomotor control, attention, and visual perception. In S. Martinez-Conde, S. L. Macknik, J.-M. Alonso, P. U. Tse. *Progress in Brain Research.* 2006. V. 154. P. 172–192. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(06\)54009-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(06)54009-9)
- Engbert R., Kliegel R. Microsaccades uncover the orientation of covert attention. *Vision Research.* 2003. V. 43. P. 1035–1045. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(03\)00084-1](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(03)00084-1)
- Gerrits H. J., Vendrik A. J. Artificial movements of a stabilized image. *Vision Research.* 1970. V. 10. P. 1443–1456. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(70\)90094-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(70)90094-5)
- Hafed Z. M., Clark J. J. Microsaccades as an overt measure of covert attention shifts. *Vision Research.* 2002. V. 42. P. 2533–2545. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(02\)00263-8](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(02)00263-8)
- Holmqvist K., Blignaut P. Small eye movements cannot be reliably measured by video-based P-CR eye-trackers. *Behav Res.* 2020. V. 52. P. 2098–2121. <https://doi.org/10.3758/s13428-020-01363-x>

- Intoy J., Rucci M. Finely tuned eye movements enhance visual acuity. *Nat Commun.* 2020. 11. 795. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14616-2>
- Kelly D. H. Motion and vision. I. Stabilized images of stationary gratings. *J. Opt. Soc. Am.* 1979. V. 69(9). P. 1266–1274. <https://doi.org/10.1364/JOSA.69.001266>
- Kowler E. Eye movements: the past 25 years. *Vision Res.* 2011. V. 51. P. 1457–1483. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2010.12.014>
- Kowler E., Steinman R. M. Miniature saccades: eye movements that do not count. *Vision Res.* 1979. V. 19. P. 105–108.
- Kowler E., Steinman R. M. The role of small saccades in counting. *Vision Res.* 1977. V. 17. P. 141–146. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(77\)90212-7](https://doi.org/10.1016/0042-6989(77)90212-7)
- Lebedev D. S., Byzov A. L., Govardovskii V. I. Photoreceptor coupling and boundary detection. *Vision Research.* 1998. V. 38. P. 3161–3169.
- Lebedev D. S., Marshak D. W. Amacrine cell contributions to red-green color opponency in central primate retina: A model study. *Visual Neuroscience.* 2007. V. 24(40). P. 1–13. <https://doi.org/10.1017/S0952523807070502>
- Lebedev D. S., Rozhkova G. I., Bastakov V. A., Kim C.-Y., Lee S.-D. Local contrast enhancement for improving screen images exposed to intensive external light. GraphiCon'2009. Conference Proceedings. 19th International Conference on Computer Graphics and Vision. Moscow State University. 2009. P. 112–116.
- Martinez-Conde S., Macknik S. L., Hubel D. H. The role of fixational eye movements in visual perception. *Nature Reviews Neuroscience.* 2004. V. 5. 229–240. <https://doi.org/10.1038/nrn1348>
- Otero-Millan J., Troncoso X. G., Macknik S. L., Serrano-Pedraza I., Martinez-Conde S. Saccades and microsaccades during visual fixation, exploration and search: Foundations for a common saccadic generator. *Journal of Vision.* 2008. V. 8(14). P. 1–18. <https://doi.org/10.1167/8.14.21>
- Poletti M., Rucci M. A compact field guide to the study of microsaccades: challenges and functions. *Vis. Res.* 2016. V. 118. P. 83–97. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2015.01.018>
- Ratnam K., Domdei N., Harmening W. M., Roorda A. Benefits of retinal image motion at the limits of spatial vision. *J. Vis.* 2017. 17(1): 30. P. 1–11. <https://doi.org/10.1167/17.1.30>
- Riggs L. A., Ratliff F., Cornsweet J. C., Cornsweet T. N. The disappearance of steadily fixated visual test objects. *J. Opt. Soc. Am.* 1953. V. 43. P. 495–501.
- Rolf s M. Microsaccades: small steps on a long way. *Vision Res.* 2009. V. 49. P. 2415–2441. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2009.08.010>
- Roorda A., Metha A. B., Lennie P., Williams D. R. Packing arrangement of the three cone classes in primate retina. *Vis. Res.* 2001. V. 41. P. 1291–1306. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00043-8](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00043-8)
- Rozhkova G., Lebedev D., Gracheva M., Rychkova S. Optimal optotype structure for monitoring visual acuity. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences.* 2017. V. 71. No. 5(710). P. 327–338. <https://doi.org/10.1515/prolas-2017-0057>
- Rozhkova G. I., Nikolaev P. P. Visual percepts in the cases of binocular and monocular viewing stabilized test objects, Ganzfeld stimuli, and prolonged afterimages. *Perception.* 2015. V. 44(8-9). P. 952–972. <https://doi.org/10.1177/0301006615594957>
- Rozhkova G. I., Nickolayev P. P., Shchadrin V. E. On the factors that determine the peculiarities of stabilized retinal image perception. *Human Physiology.* 1982a. No. 8. P. 564–571.
- Rozhkova G. I., Nickolayev P. P., Shchadrin V. E. Perception of stabilized retinal stimuli in dichoptic viewing conditions. *Vision Res.* 1982 b. V. 22. N 2. P. 293–302.
- Rucci M. Fixational eye movements, natural image statistics, and fine spatial vision. *Network: Computation in Neural Systems.* 2008. V. 19(4). P. 253–285. <https://doi.org/10.1080/09548980802520992>
- Rucci M. Visual encoding with jittering eyes. In Y. Weiss, B. Scholkopf, J. Platt (Eds.). *Advances in neural information processing system.* 2006. V. 18. P. 1137–1144.
- Rucci M., Poletti M. Control and function of fixational eye movements. *Annu. Rev. Vis. Sci.* 2015. V. 1. P. 499–518. <https://doi.org/10.1146/annurev-vision-082114-035742>
- Tulunay-Keesey U. Effects of involuntary eye movements on visual acuity. *J. Opt. Soc. Am.* 1960. V. 50. P. 769–774. <https://doi.org/10.1364/JOSA.50.000769>
- Tulunay-Keesey U. Fading of stabilized retinal images. *J. Opt. Soc. Am.* 1982. V. 72. P. 440–447. <https://doi.org/10.1364/JOSA.72.000440>
- Wade N. How Were Eye Movements Recorded Before Yarbus? *Perception.* 2015. V. 44(8-9). P. 851–883. <https://doi.org/10.1177/0301006615594947>
- Wade N. J. Why do patterned afterimages fluctuate in visibility? *Psychological Bulletin.* 1978. V. 85(2). P. 338–352. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.85.2.338>
- Westheimer G. The spatial sense of the eye. Proctor lecture. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 1979. V. 18. P. 893–912.
- Whitham E. M., Fitzgibbon S. P., Lewis T. W., Pope K. J., DeLosangeles D. et al. Visual experiences during paralysis. *Front. Hum. Neurosci.* 2011. V. 5. № 160. P. 1–7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2011.00160>
- Winterson B. J., Collewijn H. Microsaccades during finely guided visuomotor tasks. *Vision Res.* 1976. V. 16. P. 1387–1390. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(76\)90156-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(76)90156-5)
- World Medical Association. Declaration of Helsinki ethical principles for medical research involving human subjects. *JAMA.* 2013. V. 310(20). P. 2191–2194. <https://doi.org/10.1001/jama.2013.281053>
- Yarbus A. L. *Eye movements and vision.* New York: Plenum Press. 1967.

МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО СОЗДАНИЮ СЕНСОРНЫХ ИЗМЕРИТЕЛЬНЫХ СИСТЕМ МОНИТОРИНГА ЧАСТОТЫ ДЫХАНИЯ НА ОСНОВЕ ОБРАБОТКИ ФОТОПЛЕТИЗМОГРАФИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ

© 2024 г. П.Б. Петренко

КБ “Синергия”, Центр обработки сигналов,
191014, г. Санкт-Петербург, Лиговский проспект, 108, Россия

E-mail: prof.petrenko54@gmail.com

Поступила в редакцию 27.03.2024

После доработки 05.06.2024

Принята к публикации 13.06.2024

Предложен методический аппарат для создания сенсорных измерительных систем мониторинга частоты дыхания человека. Он включает метод оценки частоты дыхания на основе статистического анализа фотоплетизмографических сигналов (пульсовой волны человека), методику выбора приоритетных регионов для оценки частоты дыхания и критерий определения требуемого натяжения браслета при измерениях. Применение методики оценки частоты дыхания предполагает вычисление коррентропной спектральной плотности сигнала пульсовой волны. Отличительной особенностью методики является применение алгоритма выбора приоритетной эмпирической моды разложения Гильберта–Хуанга, в наибольшей степени связанной с частотой дыхания. Экспериментальная проверка методики показала, что среднее значение абсолютной погрешности для 58.8% выборки вычисленных значений частоты дыхания не превысило 1 вдох/мин, а 95% доверительный интервал для средней абсолютной погрешности всей выборки составил [0.72–2.2] вдохов/мин.

Ключевые слова: пульсовая волна фотоплетизмограммы, частота дыхательных движений, функция коррентропии с оптимальным ядром, эмпирическое распределение Гильберта–Хуанга, мгновенная частота Гильберта, дискретное преобразование Фурье

DOI: 10.31857/S0235009224030057 EDN: BRXSED

I. ВВЕДЕНИЕ

Частота дыхательных движений (ЧДД) – это динамический показатель вентиляции лёгких, который выражается как число циклов дыхательных движений в единицу времени. Глубина, ритм и частота дыхательных движений регулируются корой головного мозга и дыхательным центром. Проблемы эффективного контроля частоты дыхания постоянно находятся в поле зрения зарубежных и отечественных ученых, о чем свидетельствует большое число публикаций, где предложено многообразие методов определения ЧДД и проведен анализ проблем, влияющих на точность измерений.

В медицинской практике используется большое разнообразие методов и устройств измерения частоты дыхания. В настоящее время для практического определения частоты дыхания в основном применяются аппараты с датчиками дыхания, которые крепятся к коже пациента.

Недостатки их применения связаны с раздражением кожи, воспалительными и аллергическими реакциями, вызывающими дискомфорт у обследуемого.

Проблема поиска метода для эффективной оценки частоты дыхания сегодня является по-прежнему актуальной, так как нужны более высокоточные приборы в сочетании с доступным соотношением цены и качества.

Наряду с подсчетом вручную и использованием грудных электродов для измерения частоты дыхания используются пульсометры и бесконтактные методы. Известно об использовании в Европе пульсометра Masimo MightySat Rx (фирмы Masimo SET), в котором для вычисления ЧДД используется сигнал от венозной крови в отличие от традиционной пульсоксиметрии, которая предполагает, что на участке, где проводится измерение, пульсирует только артериальная кровь. Принцип работы прибора основан на обработке

плетизмограммы, отражающей изменения пульсовой волны в реальном времени. Отмечается, что этот прибор обеспечивает высокую точность измерений, но конкретные показатели точности не указаны.

Из наиболее точных приборов следует отметить респираторный достаточно дорогой монитор частоты пульса и частоты дыхания Capnostream-35 и портативный монитор пациента Kernel KN601M, назначение которого состоит в определении сатурации артериальной крови, частоты пульса на периферических сосудах и получения фотоплетизмографических сигналов с точностью определения частоты дыхания ± 2 вдоха/мин (Tiara Medical, 2013).

Из бесконтактных методов известно использование устройств (Гаранин и др., 2023) на основе видеомониторинга, тепловизионной камеры (тепловизора), доплеровского и ультрашироковолнового радаров, тензодатчиков. Наряду с преимуществами этих устройств – точностью измерений, возможностью длительного мониторинга, измерения частоты дыхания через одежду – известны и недостатки, связанные с зависимостью от температуры окружающей среды, чувствительностью к окружающим предметам в кадре, освещенности, особенностями пациента и сложностями обработки данных.

В ряде исследований подтверждается, что частота дыхания может быть достоверно определена с помощью фотоплетизмографического сигнала (ФПГ), отражающего наполнение капилляров кровью и состояние микроциркуляторного русла. В работе (Lázaro et al., 2011) представлен метод, основанный на вариабельности пульса и использовании скорости и дисперсии пульсовой волны. Частота дыхания оценивалась по месту нахождения наибольшего пика в скользящем среднем спектра мощности. Расчетная ошибка оценки частоты дыхания составляет $1,3 \pm 7,8\%$, а погрешность оценки частоты дыхания достигает $6,7\%$.

Устойчивая мера отличия субъектов с различной частотой дыхания предложена в (Garde et al., 2014), где алгоритм мониторинга основан на обобщенной спектральной корреляции, содержащей информацию о статистической и временной структуре пульсовых волн. В работе (Shelley et al., 2006) изучается частотный спектр сигнала пульсового оксиметра, его изменение во времени. На основе изменения частоты, интенсивности и амплитуды, извлекаемых из ФПГ сигнала, предложен совместный частотно-временной анализ формы сигнала пульсового оксиметра, который используется для определения частоты дыхания пациентов, находящихся на искусственной вентиляции легких.

В статье (Johansson et al., 2003) показано, что применение нейронной сети (НС) позволяет повысить точность измерения частоты дыхания. Был использован простейший вариант НС, а сигналы ФПГ в эксперименте регистрировались со лба у 15 здоровых людей. Из этих сигналов были извлечены форма систолической волны, форма диастолической волны и амплитуда пульса. Общий уровень ошибок измерения ЧДД при этом составлял $9,5\text{--}9,6\%$.

В исследовании (DeKorte et al., 2018) рассмотрен частотно-временной подход для определения мгновенной частоты дыхания (IRR). При этом на первом этапе реализовано частотно-временное преобразование, на основе вейвлет-анализа, для извлечения сигналов интенсивности, амплитуды и частоты (синхросжатое преобразование (SST)), на втором – преобразование SST применялось для каждого извлеченного сигнала вариации, вызванной дыханием, для оценки соответствующей IRR, и на третьем этапе проводился расчет окончательного значения IRR. Этот метод обеспечил наиболее точные оценки амплитуды и явился одним из лучших методов извлечения информации о частоте дыхания из сигналов ФПГ. Однако его сложность реализации состоит в четырехкратном применении SST-преобразования, что увеличивает время получения оценки ЧДД.

В статье (Chang et al., 2018) представлен эффективный подход к извлечению частоты дыхания из ФПГ на запястье, основанный на спектральном анализе Голо-Гильберта (Holo-Hilbert spectral analysis – HNSA)¹.

В 2016 году Хуанг (Huang et al., 2016) предложил спектральный анализ Голо-Гильберта для выявления совместной частотной и амплитудной модуляции. По сравнению с традиционным преобразованием Гильберта–Хуанга, который использует однослойный вариант эмпирической модовой декомпозиции (EMD) для учета изменений внутри волновой частотной модуляции, HNSA использует вложенный подход EMD для организации межмасштабного умножения сигналов амплитудной модуляции. HNSA позволяет расширить возможности существующего спектрального анализа и создает полное спектральное представление о нелинейных и нестационарных данных со всеми возможными режимами амплитудной и частотной модуляциями, как аддитивными, так и мультипликативными. Этот метод обеспечивает получение реализаций высокоразмерного спектра.

¹ Префикс Holo в HNSA обозначает многомерное представление как с аддитивными, так и с мультипликативными возможностями.

В статье (Chang et al., 2018) отмечается высокая точность метода, но вместе с тем указано на проблему использования ННСА, связанную с тяжелыми вычислениями при выполнении вложенного EMD. Его реализация для компактных и быстродействующих сенсорных устройств будет представлять значительные трудности и увеличивает стоимость устройств.

По этой причине в статье предложено для оценки частоты дыхания использовать преобразование Гильберта–Хуанга (ННТ), которое хорошо описывает нелинейные и нестационарные характеристики сигнала, а реализуемо проще, чем ННСА.

Вклад этой статьи видится следующим образом:

- в дополнение к модовой декомпозиции преобразования Гильберта–Хуанга разработан и добавлен алгоритм определения моды, которая в наибольшей степени связана с искомой частотой дыхания;
- разработана методика выбора приоритетных регионов для оценки частоты дыхания;
- предложен критерий определения требуемого натяжения браслета при измерениях.

Оставшаяся часть статьи построена следующим образом: в разделе II представлена методика оценки частоты дыхания на основе ННТ с выбором приоритетной моды, в разделе III представлены результаты исследований, в разделе IV дается обсуждение результатов, в разделе V – выводы. В приложении рассмотрены методика выбора приоритетных регионов для оценки частоты дыхания и критерий определения требуемого натяжения браслета при измерениях.

II. МЕТОДИКА ОЦЕНКИ ЧАСТОТЫ ДЫХАНИЯ НА ОСНОВЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ГИЛЬБЕРТА–ХУАНГА С ОПРЕДЕЛЕНИЕМ КОНТРОЛЬНОЙ МОДЫ

Методика предполагает:

- предварительную цифровую обработку фотоплетизмографических сигналов, – фильтрацию и аппроксимацию;
- модовую декомпозицию сигналов на основе преобразования Гильберта–Хуанга;
- определение из набора вычисленных мод наиболее связанной с частотой дыхания;
- вычисление функции коррентропии для указанной приоритетной (контрольной) моды;
- вычисление спектральной плотности функции коррентропии для оценки частоты дыхания.

Необходимость в выполнении фильтрации, как в случае других биологических сигналов (Кубланов и др., 2020), связана с требованием уменьшения воздействия шумов (артефактов и помех) на вычисляемые параметры сигналов. Наличие помех при обработке фотоплетизмографических сигналов является следствием влияния движенья рукой, на которой закреплен датчик (в том числе плохого натяжения браслета с датчиком на запястье), мышечных сокращений, изменений температуры в помещении при измерениях, воздействия прямых солнечных лучей и яркого освещения.

На точность измерений могут оказывать влияние принятые перед измерениями физические процедуры, прием лекарственных средств, методические ошибки и погрешности измерительной аппаратуры. При устранении артефактов при цифровой обработке сигналов применяются известные методы фильтрации (Рангайян, 2007; Айфичер и др., 2008). Интерполяция проводится путем повышения частоты дискретизации сигнала, исходя из предположения об ограничении исходного спектра, а также для необходимости сопряжения и совместного анализа различных источников сигналов. Так как указанные статистические процедуры широко известны, они применительно к данной методике не рассматриваются.

Для повышения точности оценки частоты дыхания и уменьшения влияния артефактов и помех при измерениях разработаны методика выбора приоритетных регионов для оценки ЧДД и критерий определения допустимого натяжения браслета при измерениях. Они рассмотрены в приложении.

Использование в методике преобразования Гильберта–Хуанга (ННТ) объясняется тем, что пульсовые сигналы содержат нелинейные или несинусоидальные характеристики, которые сложно выделить и количественно оценить. Разложение на эмпирические моды предлагает потенциальное решение, разделяющих сигнал на набор эмпирических мод (IMF), которые допускают физически интерпретируемое преобразование Гильберта (Huang et al., 1998) и последующий анализ.

Преобразования Гильберта–Хуанга (Huang et al., 1998; Huang et al., 2003) является эффективным методом обработки нестационарных сигналов. Оно позволяет выявить скрытые в шумах амплитудные и частотные модуляции, устранить перекрывающиеся колебания сигнала для увеличения значимости мгновенных частот и неравномерность амплитуды, когда соседние по спектру колебания сильно отличаются друг от друга.

В соответствии с этим преобразованием обработка данных проводится итеративным алгоритмом в два этапа.

На первом этапе исходные данные с помощью эмпирической модовой декомпозиции разлагаются в ряд отдельных компонентов (процесс “просеивания”), называемых эмпирическими модами (IMD) (Huang et al., 1998). Эмпирическая модовая декомпозиция (EMD) проводит разложение сигнала на несколько модовых функций (IMF), которые раскрывают нестационарные и стационарные компоненты, а также фиксируют респираторные особенности.

Задача процесса “просеивания”, во временной области, состоит в изолировании самых быстрых колебаний во временном ряду путем итеративного отсеивания более медленных. Медленные колебания удаляются путем вычитания среднего значения огибающей верхней и нижней амплитуды сигнала до тех пор, пока среднее не станет достаточно близким к нулю. Этот изолированный компонент сигнала известен как эмпирическая мода; он вычитается из исходного сигнала, и процесс просеивания повторяется для определения следующей модовой функции, которая будет содержать более медленную составляющую. Этот процесс повторяется до тех пор, пока в сигнале останется только тренд.

Необходимо отметить преимущество преобразования, состоящее в том, что разложение данных происходит по базису, который получается из самих данных, а не выбирается из заранее известного набора. После работы алгоритма EMD сигнал $x(t)$ может быть определен как

$$x(t) = \sum_{i=1}^{n_c-1} c_i(t) + r_{n_c}(t),$$

где n_c — общее количество IMF, $c_i(t)$ — эмпирические моды, $r_{n_c}(t)$ — остаток разложения.

Критерий остановки процесса “просеивания” (Ш.Ч. Кан и др., 2010) может состоять в ограничении нормированной величины L , которая вычисляется из двух последовательных результатов “просеивания”, при этом остаток r_n становится монотонной функцией

$$L = \sum_{i=1}^T \left[\frac{|h_{1(k-1)}(t) - h_{1(k)}(t)|}{h_{1(k-1)}^2(t)} \right] \in [0.2, 0.3],$$

где $h_{1(k)}(t)$ — разность при “просеивании” на k -м шаге.

Далее методика предполагает применение к эмпирическим модам преобразования Гильберта для сохранения временных локальных особенностей анализируемых временных рядов. Это позволяет оценить нестационарность сигнала за счет определения мгновенной частоты (Huang et al., 2009) и мгновенной амплитуды:

$$H[c_i(t)] = \frac{1}{\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{c_i(t)}{t - \tau} d\tau.$$

Для аналитического сигнала $z_i(t) = c_i(t) + jH[c_i(t)] = a_i(t)e^{i\theta_i(t)}$, для заданного момента времени, мгновенная частота может быть определена в виде

$$f_i(t) = \frac{1}{2\pi} \frac{d\theta_i(t)}{dt}.$$

Следует заметить, что извлечение мгновенных частот зависит не от свертки (как в модели Фурье), а от производных по времени. Мгновенная частота представляет собой однозначную функцию времени, — каждому заданному моменту времени соответствует только одно значение мгновенной частоты.

Ключевым отличием от ранее известных вариантов применения преобразования Гильберта—Хуанга и особенностью настоящей методики является использование разработанного алгоритма нахождения моды $c_k(t)$, которая наиболее связана с частотой дыхания. Назовем эту моду *контрольной* или *приоритетной*. Для ее определения должны быть вычислены мгновенные частоты $\{f_k(t)\}_D$, в диапазоне дыхания $D \in (0.2, \dots, 0.3)$ Гц, который свойственен взрослому человеку в покое (в том числе и во сне), что соответствует (12–18) вд./мин (Гуцол и др., 2014). Контрольная мода является наиболее связанной с частотой дыхания в том смысле, что она обеспечивает большую площадь под кривой плотности вероятности для соответствующих мгновенных частот в D -диапазоне.

Оценим распределение плотности вероятности мгновенных частот $f_k(t)$, соответствующих контрольной моде. Для построения гистограммы найдем границы частных непересекающихся интервалов $\Delta = f_{k_j} - f_{k_{j-1}}$ мгновенных частот $f_{k_1}, f_{k_2}, \dots, f_{k_n}$, удовлетворяющие следующему уравнению: $P(f \leq f_j) = \frac{j}{k}$, где $k = \left\lfloor \frac{N}{5} \right\rfloor$, при $N < 100$, где N — объем выборки мгновенных частот.

Далее вычислим частоту попадания множества мгновенных частот в каждый из интервалов. Тогда гистограмма определится в соответствии с известной классической процедурой:

$$F_k(f_k) = \begin{cases} 0, & \text{при } f_k \leq f_{k_{\min}}, \\ \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{j-1} \frac{s_i}{\Delta}, & \text{при } f_{k_{j-1}} < f_k < f_{k_j}, \\ 1, & \text{при } f_k \leq f_{k_{\max}} \end{cases}$$

где $s_i = \frac{n_i}{\Delta N}$ – количество значений, попавших в i -й интервал, F_k – функция мгновенных частот, соответствующая контрольной моде $c_k(t)$.

Тогда площадь под кривой гистограммы в диапазоне D частот дыхания имеет вид

$$S_{f_k} = F_k(a \leq f_k \leq b) = \sum_{f_k=a}^{f_k=b} F_k(f_k),$$

где $a = 0.2$, $b = 0.33$.

Для определения контрольной моды необходимо вычислить функцию плотности вероятности для каждой моды из всех найденных мод (обычно их 7–10). Контрольная мода определяется путем сравнения площадей S_{f_j} под кривой плотности вероятности, для всех мод в указанном диапазоне частот. При этом контрольная мода определяется после вычисления площади $S_{f_k} = \left\{ \max(S_{f_j}) \right\}$, где $j = 1, \dots, N$, N – общее количество рассматриваемых мод. Результат выполнения этого процесса наглядно представлен в разделе III.

После нахождения контрольной моды вычисляется соответствующая ей функция коррентропной спектральной плотности (коррентропия), по которой в дальнейшем вычисляется оценка частоты дыхания. Коррентропия содержит информацию о временной структуре процесса и его функции распределения.

Коррентропия вычисляется в виде формулы с учетом разложения в ряд Тейлора гауссова ядра $k(x(n), x(n-m))$ и содержит все моменты четного порядка случайной величины $(x(n) - x(n-m))$ (Weifeng et al., 2007; Santamaria et al., 2006):

$$V(m) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(-1)^k}{2\sigma^{2k} k!} E \left[(x(n) - x(n-m))^{2k} \right],$$

где

$$k(x(n) - x(n-m)) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} \exp \left[-\frac{(x(n) - x(n-m))^2}{2\sigma^2} \right]$$

функция гауссова ядра, σ – размер ядра, определяемый правилом плотности Сильвермана (Silverman, 1986; Herawati et al., 2017). Различные функции ядра дают различные спектральные разрешения, но так как ядра нелинейные, то они обеспечивают статистические оценки более высокого порядка для информации о случайном процессе. Если объем исходных данных мал, то размер ядра должен выбираться как компромисс между эффективностью оценки (малая дисперсия) и наличием выбросов. Необходимо задавать размер ядра в соответствии с сигналом ошибки каждой итерации (Weifeng et al., 2007; Silverman, 1986), тогда $\sigma_{SM} = 1.06 \min \left\{ \sigma_E, \frac{R}{1.34} \right\} N^{-\frac{1}{5}}$, где σ_E – мощность ошибки, а R – квартильный размах ошибки. Величина σ_{SM} изменятся в пределах 1.8...3, что находится в окрестности ее наилучших значений (Weifeng et al., 2007).

Смысл использования в методике ядерных оценок для вычисления функции коррентропии состоит в том, что коррентропия с ядром содержит полную информацию для однозначного нахождения квадратичной энтропии Реньи, которая определяет меру информации при отклонении (временного ряда) от равновесного состояния во времени.

Для стационарного случайного процесса допустимо записать оценку коррентропии в виде (Weifeng et al., 2007)

$$V(m) = \frac{1}{N-m+1} \sum_{n=m}^N [k(x(n) - x(n-m))].$$

Как указано ранее, частота дыхания определяется в диапазоне частот (0.2–0.3) Гц по коррентропии контрольной моды. Для этого вычисляется спектральная плотность функции коррентропии на основе представления дискретным преобразованием Фурье с корреляционным окном $W(m)$:

$$P_{Sp}(f) = \sum_{m=-L}^L W(m) V(m) \exp(-j2\pi f m T),$$

где частота $-\frac{1}{2T} \leq f \leq \frac{1}{2T}$, $L \approx N/10$.

III. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При проведении исследований использовались следующие наборы фотоплетизмограмм:

- выборка из 15 записей сигналов ФПГ с частотой дискретизации 50 Гц для здоровых людей, средний возраст которых 32 года. Измерения

амплитудных значений пульсовых волн выполнено сенсором Biofy SFH7072. Для получения контрольных значений частоты давления использован прибор Вiorac MP100;

- ограниченная выборка из баз данных (Real-World PPG dataset, 2019; PPG-BP Database, 2022; Elgendi et al., 2022). В первом наборе из них были сигналы ФПГ от 35 здоровых людей с частотой дискретизации 50 Гц. Данные из базы PPG-BP записей данных содержали сигналы для 19 испытуемых и были записаны с помощью прибора Вiorac RES.

Обработка сигналов ФПГ проводилась в соответствии с методикой, представленной в разделе II. Предварительный этап обработки сигналов для уменьшения влияния артефактов и помех, основан на известных методах цифровой обработки сигналов. Для улучшения разрешения вокруг пика частоты дыхания, пики, соответствующие частоте сердечных сокращений (ЧСС), отфильтровываются с использованием фильтра нижних частот в диапазоне (0,5–3) Гц. Сигналы ФПГ сегментировались с помощью временных окон (Марпл.-мл., 1980), длительностью (7–10) с с перекрытием 50%. Оценка погрешности вычисления частоты проводится путем сравнения с контрольным значением частот дыхания.

В ходе проведения исследований проводился анализ сигналов, снятых с различных регионов, например, со лба испытуемого или с кисти руки. Определение наиболее приемлемого региона, который обеспечивает сигнал с большей амплитудой, было основано на использовании методики выбора приоритетных регионов для оценки ЧДД (см. приложение А).

Более точные результаты определения частоты дыхания получены при снятии пульсовой волны с кисти руки. Это обусловлено тем, что колебания стенок сосудов, связанные с изменением

их кровенаполнения в течение сердечного цикла, лучше всего ощущаются на крупных артериях: на запястье, висках, шее и с внутренней стороны локтевой ямки. Кроме того, перед проведением измерений проводилась настройка натяжения браслета с датчиком, согласно критерию, рассмотренному в приложении В. Это позволило компенсировать главный источник погрешностей измерений.

В качестве примера оценки ЧДД рассмотрим результаты обработки ФПГ сигналов согласно методики раздела II. Аналогичный алгоритм обработки был применён и к другим сигналам ФПГ. На рис. 1, в качестве примера, показаны графики сигналов двух пульсовых волн, после предварительной обработки, снятых с кисти руки с помощью сенсора Biofy SFH7072. Рассмотрим результаты обработки этих сигналов.

Результаты модовой декомпозиции разложения Гильберта–Хуанга для 1-й волны имеют вид, изображенный на рис. 2.

Рассмотрим процесс получения контрольной моды. Для этого необходимо вычислить мгновенные частоты и соответствующие им гистограммы для оценки распределение плотности вероятности мгновенных частот.

На рис. 3 показаны графики плотностей вероятности для двух пульсовых волн, в виде огибающих гистограмм мгновенных частот. Вычислены площади под кривыми плотностей вероятности, соответствующие всем модам в диапазоне D частот (0,2...0,3) Гц (на графиках показаны кривые только для трех мод, так как для других мод кривые проходят в стороне от указанного диапазона частот дыхания).

Из графиков видно, что для 1-й волны площадь S_k под кривой, которая соответствует 3-й моде (PSD[3]) в диапазоне частот дыхания,

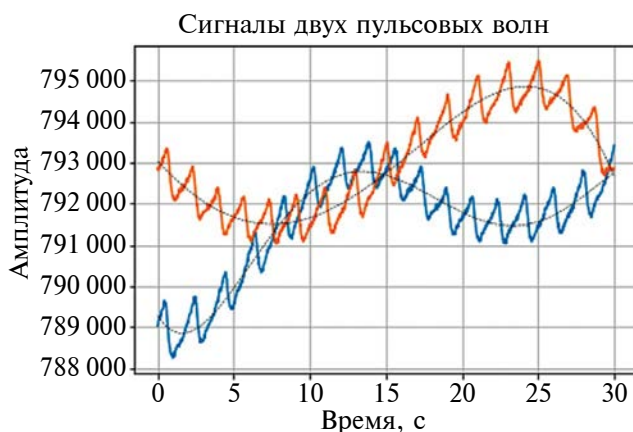


Рис. 1. Графики двух пульсовых волн на 30 с интервале (пунктиром показаны тренды пульсовых волн).

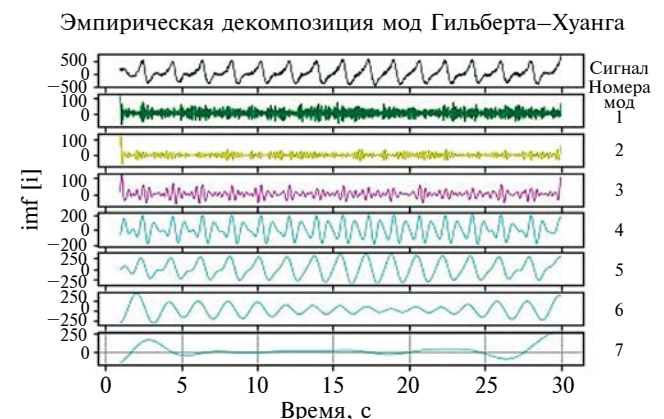


Рис. 2. Моды (IMD) разложения Гильберта–Хуанга (вверху графика показана кривая пульсовой волны).

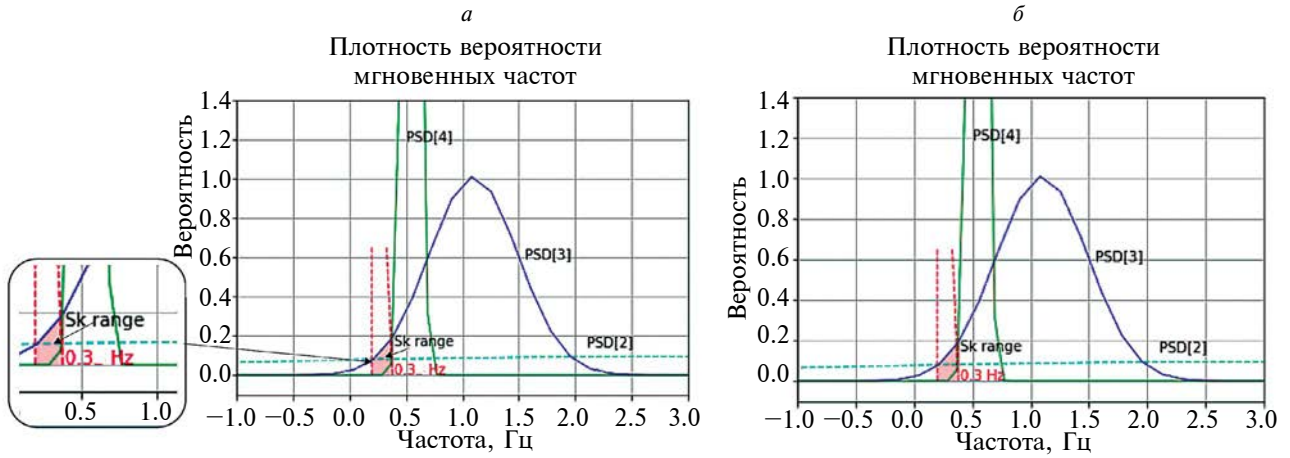


Рис. 3. Графики плотностей вероятности для двух пульсовых волн, показаны 2-я, 3-я и 4-я моды с отмеченным диапазоном дыхания S_k , 3-й моде соответствует кривая, отмеченная синим цветом. Графики (a) соответствуют 1-й пульсовой волне, графики (b) – второй волне.

больше, чем соответствующая площадь для 2-й моды, и тем более чем для 4-й, что говорит о том, что третья мода в наибольшей степени связана с частотой дыхания. По этим причинам 3-я мода является контрольной и выбрана для проведения дальнейшего расчета частоты дыхания. Для второй пульсовой волны 4-я мода (PSD[4]) является контрольной, именно она определяет частоту дыхания.

После этого должна быть вычислена функция коррентропии, соответствующая контрольной моде. В качестве примера, на рис. 4 показан график коррентропии для контрольной моды 1-й волны.

Спектральная плотность функции коррентропии вычисляется на основе дискретного

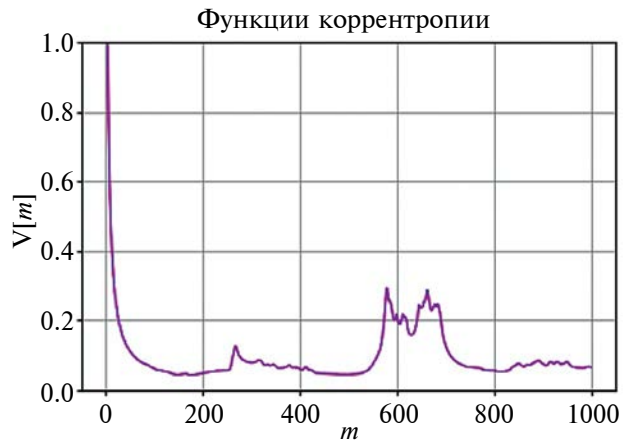


Рис. 4. График коррентропии для контрольной моды 1-й волны.

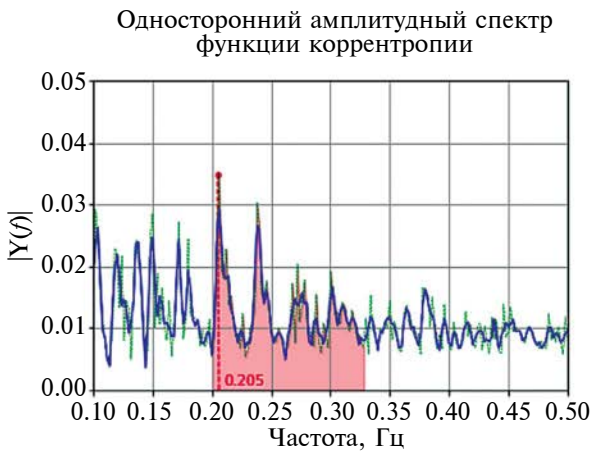


Рис. 5. Графики спектров функции коррентропии двух пульсовых волн (слева спектр для 1-й волны, справа – для 2-й) с отмеченным значением измеренной частоты дыхания (синим цветом показана кривая сглаженных значений, красным цветом закрашен диапазон частот дыхания D).

преобразования Фурье. На рис. 5 показаны графики спектров для двух пульсовых волн, которые изображены на рис.1.

Как видно из рис. 5, частота дыхания для первой пульсовой волны равна 0.205 Гц, что соответствует 12.30 вд./мин, а для второй 0.208 Гц – 12.48 вд./мин. Абсолютная погрешность относительно контрольного значения частоты составила для первой волны 1.2 вд./мин, а для второй – 0.8 вд./мин.

В ходе исследования проведена обработка большого набора пульсовых волн, соответствующих мужчинам и женщинам с группировкой по возрастам. При этом получена величина среднего значения абсолютной погрешности², которая для 58.8% всей обработанной выборки не превышала порога в 1 вд./мин., а 95% доверительный интервал для средней абсолютной погрешности всей выборки составил [0.72–2.2] вдохов/мин.

Проведен анализ влияния длительности интервала пульсовой волны на точность вычисления частоты дыхания, результаты сведены в табл. 1 на примере 2-й волны.

Таблица 1. Оценка точности вычисления частоты дыхания от длительности интервала обработки

№	Длительность интервала, с	Частоты дыхания, Гц	Частота дыхания, вд./мин	Погрешность относительно интервала 30 с, вд./мин
1	30	0.208	12.48	-
2	29	0.212	12.72	0.24
3	28	0.221	13.26	0.78
4	27	0.231	13.86	1.38
5	25	0.255	15.30	2.82

IV. ОБСУЖДЕНИЕ

Пульсовые сигналы могут быть зарегистрированы только на ограниченных интервалах и являются нелинейными и нестационарными. В связи с этим следует отметить значительные преимущества преобразования Гильберта–Хуанга (ННТ) для их обработки в сравнении с классическими спектральными методами, основанными на анализе Фурье. В этих условиях спектральный анализ Фурье имеет ограниченное применение.

² Абсолютная погрешность – разность между вычисленными значениями и контрольными значениями ЧДД, получены с использованием прибора Вюрас МР100.

Значимые преимущества ННТ детально обсуждены в статье (Huang et al., 1996). “Основными концептуальными нововведениями являются введение “собственных модовых функций”, основанных на локальных свойствах сигнала, что делает мгновенную частоту значимой; введение мгновенных частот для сложных наборов данных устраняет необходимость в побочных гармониках для представления нелинейных и нестационарных сигналов”.

Помимо стационарности, спектральный анализ Фурье также требует линейности временных рядов. Применение этих методов в случае отхода от линейности и стационарности приводит к ошибочным результатам – заблуждению в распределении энергии и частот для нелинейных и нестационарных данных.

В методе ННТ декомпозиция является адаптивным и высокоэффективным процессом, это разложение применимо к нелинейным и нестационарным процессам. На основе преобразования Гильберта вычисляют мгновенные частоты как функции времени, что обеспечивает представление результатов в виде спектра Гильберта, как распределение энергии, частоты, времени.

Дополнение преобразования ННТ предложенной процедурой анализа распределения плотности вероятности мгновенных частот в области диапазона дыхания позволяет извлечь контрольную моду, которая наиболее связана с искомой частотой дыхания и дает ее оценку.

Кроме того, процедуру оценки частоты дыхания усиливает применение коррентропной спектральной плотности, которая усиливает пики на частотах модуляции сигнала дыхания, в то время как для обычной спектральной плотности они обычно размазаны. Коррентропия использует больше информации о случайном процессе, чем обычная спектральная плотность, содержит информацию о статистиках более высокого порядка, что позволяет использовать ее в качестве меры для обнаружения нелинейных характеристик ФПГ-сигналов. Выбор оптимальной функции ядра коррентропии задает ширину “окна” для лучшего спектрального разрешения.

Критичным параметром методики является величина длительности интервала обработки пульсовой волны. Анализ результатов влияния длительности интервала пульсовой волны на точность вычисления частоты дыхания показывает, что длительность интервала обработки пульсовой волны не должна быть меньше периода колебания тренда пульсовой волны. Для информации, приведенной в табл. 1, величина периода составляла 30 с. Точность оценки может быть улучшена при осреднении результатов

нескольких измерений частоты дыхания на различных интервалах пульсовой волны.

Выбора приоритетных регионов для оценки частоты дыхания основан на вычислении спектрального эксцесса. Известно, что сигнал, имеющий гауссово распределение имеет эксцесс, равный нулю в то время, как при наличии нестационарной составляющей в сигнале, эксцесс становится больше нуля. Достоинством использования спектрального эксцесса являются его высокая чувствительность к изменению спектра сигнала под действием скрытых нестационарностей. Спектральный эксцесс принимает большие значения в полосе частот, где на интервале сигнала присутствуют нестационарности и, равен нулю в полосе частот, где в спектре нестационарности отсутствуют. Однако следует учитывать: если изменения спектра становятся значительными, эксцесс может уменьшаться. Чтобы этого избежать, рекомендуется вычислять среднеквадратическое значение эксцесса на исследуемых интервалах и следить за изменениями этой величины.

Важным дополнением к методике является использование критерия определения допустимого натяжения браслета при измерениях. Критерий основан на анализе пороговой статистики и сравнении значений корреляций Пирсона между волнами инфракрасного и красного излучателей датчика биомониторинга. По результатам экспериментов найдены пороговые значения критерия и коэффициенты натяжения браслета, которые позволяют регулировать положение браслета на руке перед проведением измерений и избежать сопутствующих погрешностей.

Проведенные исследования показали эффективность применения преобразования Гильберта–Хуанга с нахождением контрольной моды и вычислением коррентропной спектральной плотности для определения частоты дыхания по нестационарным реализациям фотоплетизмографических сигналов. В дальнейших исследованиях необходимо рассмотреть возможность получения из пульсовых волн других статистических и динамических характеристик дыхания.

V. ВЫВОДЫ

В статье предложен методический аппарат для создания сенсорных измерительных систем мониторинга частоты дыхания человека. Он включает методику оценки частоты дыхания на основе преобразования Гильберта–Хуанга с определением контрольной моды, методику выбора приоритетных регионов для оценки частоты дыхания на основе вычисления функции спектрального эксцесса и критерий определения требуемого натяжения браслета, основанный на использовании значений корреляции Пирсона между

волнами инфракрасного и красного излучателей датчика биомониторинга.

Отличительной особенностью методики является применение алгоритма анализа распределения плотности вероятности мгновенных частот в области диапазона дыхания. По результатам применения преобразования Гильберта–Хуанга показано как определять контрольную эмпирическую моду, которая в наибольшей степени связана с искомой частотой дыхания и использовать ее для оценки частоты дыхания.

Экспериментальная проверка разработанной методики на большом объеме данных показала, что среднее значение абсолютной погрешности для 58.8% выборки не превышало порога в 1 вд./мин, а 95% доверительный интервал для средней абсолютной погрешности всей выборки составил [0.72–2.2] вд./мин.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории Российского исследовательского центра LG Electronics Ltd. (г. Москва) за организацию и проведение измерений частоты дыхания.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор статьи подтвердил отсутствие конфликта интересов, о котором необходимо сообщить.

ПРИЛОЖЕНИЯ

A. Методика выбора приоритетных регионов для оценки ЧДД

В статье для оценки частоты дыхания использовалась пульсовая волна, снятая с кисти руки (рис. 1). Но для анализа ЧДД могут быть использованы волны, снятые не только с кисти, но и с других участков, например со лба пациента. В этом случае должны быть определены рекомендации по выбору приоритетного региона для снятия пульсовой волны.

В результате исследований этого вопроса предлагается выбирать приоритетные регионы на основе вычисления функции спектрального эксцесса (СЭ) (Nita, 2007). Он является нормированным кумулянтном четвертого порядка преобразования Фурье и используется для отображения отклонения от гауссовости спектральных составляющих сигнала. СЭ позволяет обнаружить наличие в сигнале скрытых нестационарностей и указать, в каких полосах частот они расположены. Идея предлагаемого метода состоит в сравнении скрытых нестационарностей для нескольких пульсовых волн.

Предлагается следующий алгоритм.

1. Вычислить для каждой k -пульсовой волны значение несмещенной оценки СЭ (Nita, 2007; Vrabie, 2003):

$$SK_Y(f_k) = \frac{M}{M-1} \left[\frac{(M+1) \sum_{i=1}^M (P_{ki}(f_k))^4}{\left(\sum_{i=1}^M P_{ki}(f_k)^2 \right)^2} - 2 \right],$$

где $P_k(f_k) = \frac{2}{N \sum w_n^2} |X_k|^2$ – оценка спектральной плотность мощности (СПМ) сигнала пульсовой волны, $f_k = \frac{2k}{N} f_c$, $f_c = 1 / 2\Delta f$ – частота Найквиста, Δf – частота дискретизации сигнала, при вычислении СПМ $k = 0, \dots, N/2$.

$$X_k = \sum_{n=0}^{N-1} w_n x_n e^{-\frac{2\pi i k n}{N}}$$

– комплексные коэффициенты дискретного преобразования Фурье (ДПФ), $\{x_n\}$ – дискретные значения пульсовой волны, $\{w_n\}$ – набор из N действительных коэффициентов временного окна n (Хеннинга или Хэмминга), при вычислении ДПФ, $k = 0, \dots, N-1, i = 0, \dots, M$, M – общее число спектральных окон.

2. Вычислить площади под кривой СЭ в диапазоне частот дыхания (0.2–0.3) Гц.

3. Вычислить значения площадей (п. 2) для всех пульсовых волн сессии. Найти регион с наименьшими значениями площади. Этот регион и будет приоритетным для вычисления оценки частоты дыхания.

4. При вычислении частоты дыхания применяется усреднение по перекрывающимся сегментам.

В. Критерий определения допустимого натяжения браслета при измерениях

Точность оценки частоты дыхания зависит от натяжения браслета на кисти руки. Влияние величины натяжения браслета исследовалось применительно к двум задачам: оценки ЧДД и исследованию сатурации. Для анализа натяжения браслета предложено использовать значения корреляции Пирсона (Pir) между волнами IR и Red (инфракрасного и красного) излучателей датчика биомониторинга, а также значения корреляции Пирсона между значениями соседних 15 с скользящих окон волн IR и Red (Pir1 и Pir2). При этом критерий основан на оценке не превышения функциями корреляции порогов, соответствующих допустимому натяжению браслета (в данном случае показаны пороги: 0.9, 0.8, 0.8) на рис. 6.

В качестве критерия принято отношение суммы значений функции Pir , которые расположены ниже порога (Pir_n) к сумме значений, которые выше порога Pir_m : $Pir_{sumratio} = Pir_n / Pir_m$.

На рис. 7 показаны графики коэффициента натяжения браслета и значения параметра критерия R относительно вычисленных величин сатурации S . Номера у точек от 1 до 4 на рис. 7а соответствуют увеличению натяжения браслета, причем коэффициент натяжения обратно пропорционален величине натяжения. Увеличению натяжения браслета соответствует возрастание значений сатурации.

Достоверные значения R соответствуют вычисленному значению сатурации, которое равно референсному значению сатурации (Ref, %), для рассматриваемого варианта (на графике красная пунктирная линия). На рис. 7б показано поведение функции $Pir_{sumratio}$. С увеличением натяжения браслета значения параметра критерия уменьшаются. Выброс точек 1 и 2, находящихся на рисунке в окружностях на рис. 7б, и соответствующие им $Pir_{sumratio}$ не соответствуют требуемому натяжению браслета.

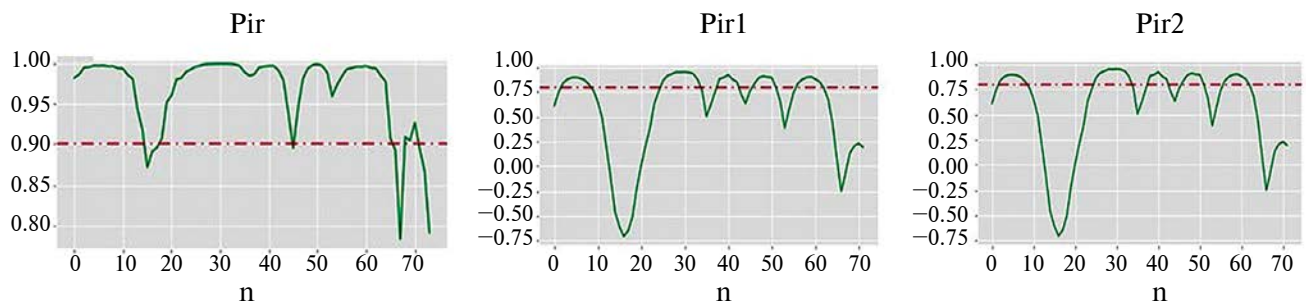


Рис. 6. Графики функций корреляций Пирсона волн IR и Red (n – номер скользящего окна).

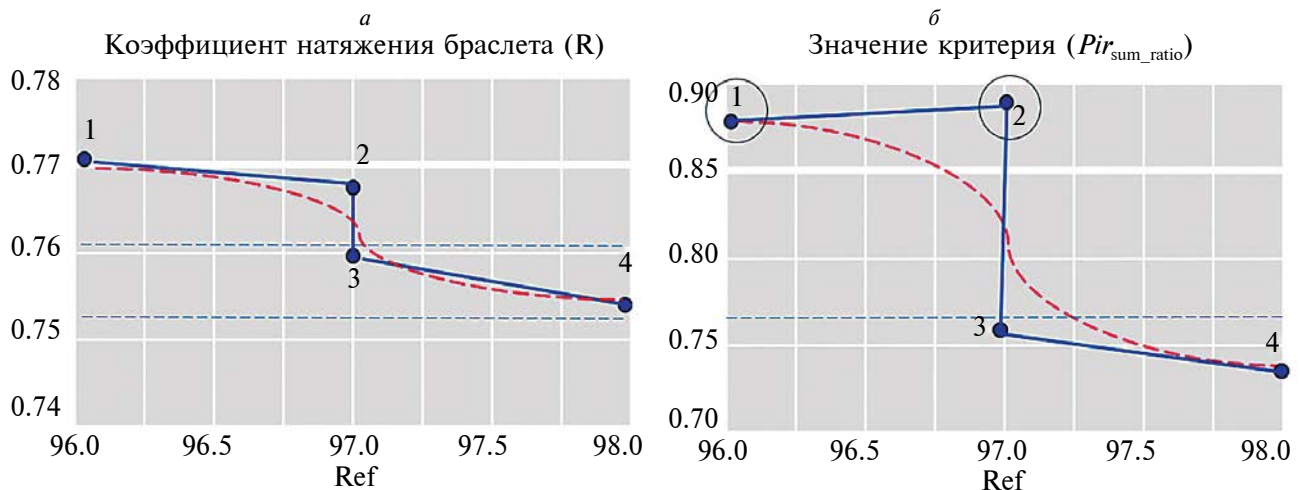


Рис. 7. Графики коэффициента натяжения браслета и коэффициента корреляции относительно референсного значения (точка 1 соответствует слабому натяжению, точка 4 – сильному).

В данном случае порогом достоверных значений является величина $Pir_{sumratio} = 0.775$ (рис. 7б). Таким образом, для определения допустимого натяжения браслета надо предварительно вычислить корреляции Пирсона для волн IR и Red и значения порогов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айфичер Э. С., Джервис Б. У. *Цифровая обработка сигналов: практический подход*, 2 изд.: пер. с англ. М., Вильямс, 2008. 992 с.
- Гаранин А. А., Шипунов И. Д., Рубаненко А. О., Санникова Н. О. Бесконтактные методы измерения частоты дыхания (обзор литературы). *Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание*. 2023. № 5. С. 64–72. <http://doi.org/10.24412/2075-4094-2023-5-1-9>.
- Гуцол Л. О., Непомнящих С. Ф., Корытов Л. И., Губина М. И., Цыбиков Н. Н., Витковский Ю. А. *Физиологические и патофизиологические аспекты внешнего дыхания*. ГБОУ ВПО ИГМУ Минздрава России, Кафедра патологической физиологии с курсом клинической иммунологии, кафедра нормальной физиологии. Иркутск, ИГМУ, 2014. 116 с.
- Кан Ш. Ч., Микулович А. В., Микулович В. И. Анализ нестационарных сигналов на основе преобразования Гильберта–Хуанга. *Информатика*. 2010. № 2. С. 25–35.
- Кубланов В. С., Долганов А. Ю., Костоусов В. Б. Немирко А. П., Манило Л. А., Петренко Т. С., Gamboa H., Rodrigues J. *Биомедицинские сигналы и изображения в цифровом здравоохранении: хранение, обработка и анализ: учебное пособие* / Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2020. 240 с.
- Марпл.-мл. С. Л. *Цифровой спектральный анализ и его приложения*. Пер. с англ. М.: Мир, 1980. 584 с.
- Рангайян Р. М. *Анализ биомедицинских сигналов. Практический подход*. Пер. с англ. под ред. А. П. Немирко. М., ФИЗМАТЛИТ, 2007. 440 с.
- Chang H.-H., Hsu C. C., Chen C.-Y., Lee W.-K., Hsu H.-T., Shyu K.-K., Yeh J.-R., Lin P.-J., Lee P.-L. A Method for Respiration Rate Detection in Wrist PPG Signal Using Holo-Hilbert Spectrum. *IEEE Sensors Journal*. 2018. V.18(18), September 15. P. 11. <http://doi.org/10.1109/JSEN.2018.2855974>
- Dehkordi P., Garde A., Molavi B., Ansermino J. M., Dumont G. A. Extracting Instantaneous Respiratory Rate from Multiple Photoplethysmogram Respiratory-Induced Variations. *Front. in Physiol*. 2018. V. 9. P. 10. <http://doi.org/10.3389/fphys.2018.00948>
- Elgendi M., Galli V., Ahmadizadeh C., Menon C. Dataset of Psychological Scales and Physiological Signals Collected for Anxiety Assessment Using a Portable Device. *Data Descriptor*. 2022. V. 7(9). № 132. P. 12. <https://doi.org/10.3390/data7090132>
- Garde A., Karlen W., Ansermino J. M., Dumont G. A. Estimating Respiratory and Heart Rates from the Correntropy Spectral Density of the Photoplethysmogram. *PLOS ONE*. 2014. V. 9(1). P. 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086427>
- Herawati N. E., Nisa K., Setiawan E. The Optimal Bandwidth for Kernel Density Estimation of Skewed. Distributional: A Case Study on Survival Time Data of Cancer Patients. *Presiding Seminar Nasional Metode Quantitative*. 2017. P. 380–388.
- Huang N. E., Hu K., Yang A. C., Chang H.-C., Jia D., Liang W.-K., Yeh J. R., Kao C.-L., Juan C.-H., Peng C.K., Meijer J. H., Wang Y.-H., Long S. R., Wu Z. On Holo-Hilbert spectral analysis: a full informational spectral representation for nonlinear and non-stationary data. *Philosophical Transactions Series A. Mathematical, physical, and engineering sciences*. 374 (2065): 201502062016. 2016. P. 21. <http://dx.doi.org/10.1098/rsta.2015.0206>
- Huang N. E., Shen Z., Long S. R., Wu M.L.C. The empirical mode decomposition and the Hilbert spectrum

- for nonlinear and non-stationary time series analysis. *Proc. Ro. Soc. Lond. A*. 1998. V. 454. P. 903–995. <http://dx.doi.org/10.1098/rspa.1998.0193>
- Huang N. E., Wu M.-C., Long S. R., Shen S. S. P., Qu W., Gloersen P., Fan K. L. A confidence limit for empirical mode decomposition and Hilbert spectral analysis. *Proc. R. Soc.: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 2003. V. 459. P. 2317–23425. <http://dx.doi.org/10.1098/rspa.2003.1123>
- Huang N. E., Wu Z., Long S. R., Arnold K. C., Chen X., Blank K. On instantaneous frequency. *Advances in Adaptive Data Analysis*. 2009. V. 1(2). P. 177–229. <http://dx.doi.org/10.1142/S1793536909000096>
- Huang N. E., Wu. Z. A review on Hilbert-Huang transform: Method and its applications to geophysical studies. *Reviews of Geophysics*. 2008. V. 46(2): RG2008. P. 23. <http://dx.doi.org/10.1029/2007RG000228>
- Johansson A. Neural network for photoplethysmographic respiratory rate monitoring. *Med. Biol. Eng. Computing*. 2003. V. 41(3). P. 242–248. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02348427>
- Lázaro J., Gil E., Bailón R., Laguna P. Deriving Respiration from the pulse photoplethysmographic signal. *Computing in Cardiology*. 2011. V. 38. P. 713–716. <https://www.researchgate.net/publication/254019768>
- Nita G. M., Gary D. E., Liu Z., Hurford G. J., White S. M. Radio Frequency Interference Excision Using Spectral-Domain Statistics. *The Astronomical Society of the Pacific*. 2007. V. 119. P. 805–827. <http://dx.doi.org/10.1086/520938>
- PPG-BP Database. 2022. https://figshare.com/articles/dataset/PPG-BP_Database_zip/5459299?file=9441097
- Real-World PPG dataset. 2019. <https://data.mendeley.com/datasets/yynb8t9x3d/1>
- Santamaria I., Pokharel P. P., Principe J. C. Generalized correlation function: definition, properties, and application to blind equalization. *IEEE Transactions on Signal Processing*. 2006, V. 54(6). P. 2187–2197. <http://dx.doi.org/10.1109/TSP.2006.872524>
- Shelley K. H., Awad A. A., Stout R. G., Silverman D. G. https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/?term=Silverman+DG&cauthor_id=16779621 The use of joint time frequency analysis to quantify the effect of ventilation on the pulse oximeter waveform. *J. Clin. Monit. Compute*. 2006. № 20(2). P. 81–87. <http://dx.doi.org/10.1007/s10877-006-9010-7>
- Silverman B. W. *Density Estimation for Statistics and Data Analysis*. London. Chapman & Hall/CRC. 1998. P. 176. <https://doi.org/10.1201/9781315140919>
- Tiara Medical. Kernel KN-601M. 2013. <http://www.kernel-medical.ru/monitor/kn-601m>
- Vrabie V. D., Granjon P., Serviere C. Spectral Kurtosis: from Definition to Application. *6th IEEE International Workshop on Nonlinear Signal and Image Processing (NSIP 2003)*. 2003. P. 5. Grado-Trieste, Italy. hal-00021302. <http://Hal.Science/hal-00021302>
- Weifeng L., Pokharel P. P., Principe J. C. Correntropy: Properties and Applications in Non-Gaussian Signal Processing. *IEEE Transactions on Signal Processing*. 2007. V. 55(11). P. 5286–5298. <https://doi.org/10.1109/TSP.2007.896065>

METHODOLOGICAL RECOMMENDATIONS FOR THE CREATION OF SENSOR MEASUREMENT SYSTEMS FOR RESPIRATORY RATE MONITORING BASED ON PHOTOPLETHYSMOGRAPHIC SIGNAL PROCESSING

P. B. Petrenko

*Synergy Design Bureau, Signal Processing Center
108, Ligovsky Avenue, St. Petersburg, Russia
E-mail: prof.petrenko54@gmail.com*

A methodical apparatus for creating sensor measurement systems for monitoring human respiration rate is proposed. It includes a method for estimating respiratory rate based on statistical analysis of photoplethysmographic signals (human pulse wave), a method for selecting priority regions for estimating respiratory rate, and a criterion for determining the required bracelet tension during measurements. The application of the respiratory rate estimation method involves calculating the Correntropy spectral density of the pulse wave signal. A distinctive feature of the method is the use of an algorithm for selecting the priority empirical mode of the Hilbert-Huang decomposition, which is most closely related to the respiratory rate. Experimental verification of the method showed that the mean value of the absolute error for 58.8% of the sample of calculated respiratory rate values did not exceed 1 breath/min, and the 95% confidence interval for the mean absolute error of the entire sample was [0.72–2.2] breaths/min.

Keywords: photoplethysmogram pulse wave, respiratory motion frequency, optimal kernel Correntropy function, empirical Hilbert-Huang distribution, instantaneous Hilbert frequency, discrete Fourier transform

REFERENCES

- Aificher E. S., Dzhervis B. U. *Tsifrovaya obrabotka signalov: prakticheskii podkhod*: per. s angl. [Digital Signal Processing: A Practical Approach]. Moscow. Williams Publishers, 2008. 992 p. (In Russian).
- Garanin A. A., Shipunov I. D., Rubanenko A. O., Sannikova N. O. Beskontaknyye metody izmereniya chastoty dykhaniya: (obzor literatury). *Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologii*. [Non-contact methods of respiratory rate measurement: (literature review). Bulletin of new medical technologies]. Electronic edition.

2023. № 5. P. 64–72. <http://doi.org/10.24412/2075-4094-2023-5-1-9> (In Russian).
- Gutsol L. O., Nepomnyashchikh S. F., Korytov L. I., Gubina M. I., Tsybikov N. N., Vitkovskii Yu. A. *Fiziologicheskie i patofiziologicheskie aspekty vneshnego dykhaniya*. [Physiologic and pathophysiologic aspects of external respiration]. State Budgetary Educational Institution of Higher Professional Education of State Medical University of Russia, Department of Pathologic Physiology with a Course of Clinical Immunology, Department of Normal Physiology. Irkutsk, IGMU, 2014. 116 p. (In Russian).
- Kan S. C., Mikulovich A. V., Mikulovich V. I. Analiz nestatsionarnykh signalov na osnove preobrazovaniya Gil'berta-Khuanga [Analysis of non-stationary signals on the basis of Hilbert-Huang transform. Informatics]. *Informatics* [Informatika]. 2010. № 2. P. 25–35. (In Russian).
- Kublanov V. S., Dolganov A. Yu., Kostousov V. B., Nemirko A. P., Manilo L. A., Petrenko T. S., Gamboa H., Rodrigues J. *Biomeditsinskie signaly i izobrazheniya v tsifrovom zdravookhranении: khranenie, obrabotka i analiz*. [Biomedical signals and images in digital health care: storage, processing and analysis: textbook]. Yekaterinburg. Publ. of the Ural Univ. 2020. 240 p. (In Russian).
- Marple Jr. S. L. *Digital spectral analysis and its applications*. Moscow. Mir Publ. 1980. 584 p. (In Russian).
- Rangaian R. M. *Biomedical Signal Analysis. A Case-Study Approach*. Edited by A.P. Nemirko. Moscow. FIZMATLIT, 2007. 44 p. (In Russian).
- Chang H.-H., Hsu C. C., Chen C.-Y., Lee W.-K., Hsu H.-T., Shyu K.-K., Yeh J.-R., Lin P.-J., Lee P.-L. A Method for Respiration Rate Detection in Wrist PPG Signal Using Holo-Hilbert Spectrum. *IEEE Sensors Journal*. 2018. V. 18(18), September 15. P. 11. <http://doi.org/10.1109/JSEN.2018.2855974>
- Dehkordi P., Garde A., Molavi B., Ansermino J. M., Dumont G. A. Extracting Instantaneous Respiratory Rate from Multiple Photoplethysmogram Respiratory-Induced Variations. *Front. in Physiol*. 2018. V. 9. P. 10. <http://doi.org/10.3389/fphys.2018.00948>
- Elgendi M., Galli V., Ahmadzadeh C., Menon C. Dataset of Psychological Scales and Physiological Signals Collected for Anxiety Assessment Using a Portable Device. *Data Descriptor*. 2022. V. 7. № 132. P. 12. <https://doi.org/10.3390/data7090132>
- Garde A., Karlen W., Ansermino J. M., Dumont G. A. Estimating Respiratory and Heart Rates from the Correntropy Spectral Density of the Photoplethysmogram. *PLOS ONE*. 2014. V. 9(1). P. 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086427>
- Herawati N. E., Nisa K., Setiawan E. The Optimal Bandwidth for Kernel Density Estimation of Skewed. Distributional: A Case Study on Survival Time Data of Cancer Patients. *Presiding Seminar Nasional Metode Quantitative*. 2017. P. 380–388.
- Huang N. E., Hu K., Yang A. C., Chang H.-C., Jia D., Liang W.-K., Yeh J. R., Kao C.-L., Juan C.-H., Peng C.K., Meijer J. H., Wang Y.-H., Long S. R., Wu Z. On Holo-Hilbert spectral analysis: a full informational spectral representation for nonlinear and non-stationary data. *Philosophical Transactions Series A, Mathematical, physical, and engineering sciences* 374 (2065): 201502062016. 2016. P. 21. <http://dx.doi.org/10.1098/rsta.2015.0206>
- Huang N. E., Shen Z., Long S. R., Wu M.L.C. The empirical mode decomposition and the Hilbert spectrum for nonlinear and non-stationary time series analysis. *Proc. Ro. Soc. Lond. A*. 1998. V. 454. P. 903–995. <http://dx.doi.org/10.1098/rspa.1998.0193>
- Huang N. E., Wu M.-C., Long S. R., Shen S. S.P., Qu W., Gloersen P., Fan K. L. A confidence limit for empirical mode decomposition and Hilbert spectral analysis. *Proc. R. Soc.: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 2003. V. 459. P. 2317–23425. <http://dx.doi.org/10.1098/rspa.2003.1123>
- Huang, N. E., Wu, Z., Long, S. R., Arnold K. C., Chen, X., Blank, K. On instantaneous frequency. *Advances in Adaptive Data Analysis*. 2009. V. 1(2). P. 177–229. <http://dx.doi.org/10.1142/S1793536909000096>
- Huang N. E., Wu. Z. A review on Hilbert-Huang transform: Method and its applications to geophysical studies. *Reviews of Geophysics*. 2008. V. 46(2): RG2008. P. 23. <http://dx.doi.org/10.1029/2007RG000228>
- Johansson A. Neural network for photoplethysmographic respiratory rate monitoring. *Med. Biol. Eng. Computing*. 2003. V. 41(3). P. 242–248. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02348427>
- Lazaro J., Gil E., Bailon R., Laguna P. Deriving Respiration from the pulse photoplethysmographic signal. *Computing in Cardiology*. 2011. V. 38. P. 713–716. <https://www.researchgate.net/publication/254019768>
- Nita G. M., Gary D. E., Liu Z., Hurford G. J., White S. M. Radio Frequency Interference Excision Using Spectral-Domain Statistics. *The Astronomical Society of the Pacific*. 2007. V. 119. P. 805–827. <http://dx.doi.org/10.1086/520938>
- PPG-BP Database. 2022. https://figshare.com/articles/dataset/PPG-BP_Database_zip/5459299?file=9441097
- Real-World PPG dataset. 2019. <https://data.mendeley.com/datasets/yynb8t9x3d/1>
- Santamaria I., Pokharel P. P., Principe J. C. Generalized correlation function: definition, properties, and application to blind equalization. *IEEE Transactions on Signal Processing*. 2006. V. 54(6). P. 2187–2197. <http://dx.doi.org/10.1109/TSP.2006.872524>
- Shelley K. H., Awad A. A., Stout R. G., Silverman D. G. The use of joint time frequency analysis to quantify the effect of ventilation on the pulse oximeter waveform. *J. Clin. Monit. Compute*. 2006. № 20(2). P. 81–87. <http://dx.doi.org/10.1007/s10877-006-9010-7>
- Silverman B. W. *Density Estimation for Statistics and Data Analysis*. London. Chapman & Hall/CRC, 1998. P. 176. <https://doi.org/10.1201/9781315140919>
- Tiara Medical. Kernel KN-601M. 2013. <http://www.kernel-medical.ru/monitor/kn-601m>
- Vrabie V. D., Granjon P., Serviere C. Spectral Kurtosis: from Definition to Application. *6th IEEE International Workshop on Nonlinear Signal and Image Processing (NSIP 2003)*. 2003. P. 5. Grado-Trieste, Italy. hal-00021302. <http://Hal. Science/ hal-00021302>
- Weifeng L., Pokharel P. P., Principe J. C. Correntropy: Properties and Applications in Non-Gaussian Signal Processing. *IEEE Transactions on Signal Processing*. 2007. V. 55(11). P. 5286–5298. <https://doi.org/10.1109/TSP.2007.896065>