

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 Никола 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 выводящих направление взгляда 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 $20\text{--}30'$, 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 (Rolfs, 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 (десятки минут) даже в случае однородной засветки сетчатки (ganzfeld-стимуляции) (Рожкова и др., 1982; Rozhkova et al., 1982aб).

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 беспрепятственных 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 объем 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 единый 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 разнообразность 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.

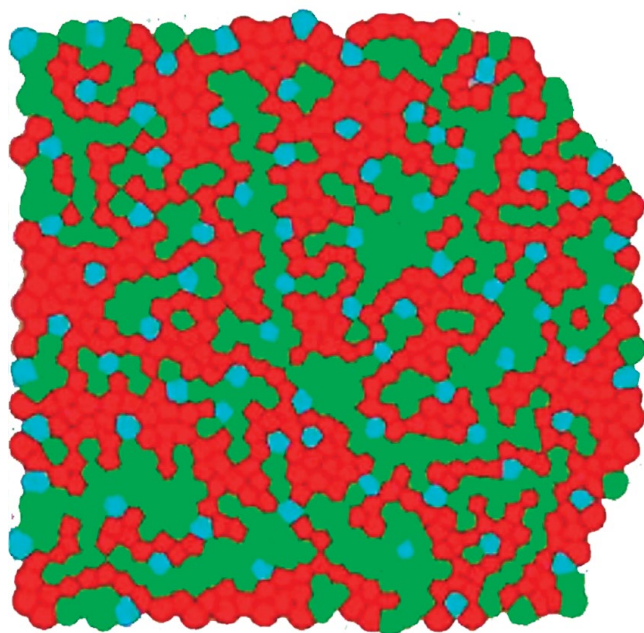


Рис. 1. Схематическое изображение фрагмента реальной мозаики колбочек из сетчатки обезьяны *Macaca fascicularis*. Рисунок сделан по данным статьи (Roorda et al., 2001). В модели механизма суммации нейронных изображений использовали список координат и спектральных типов 904 колбочек реального фрагмента 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 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

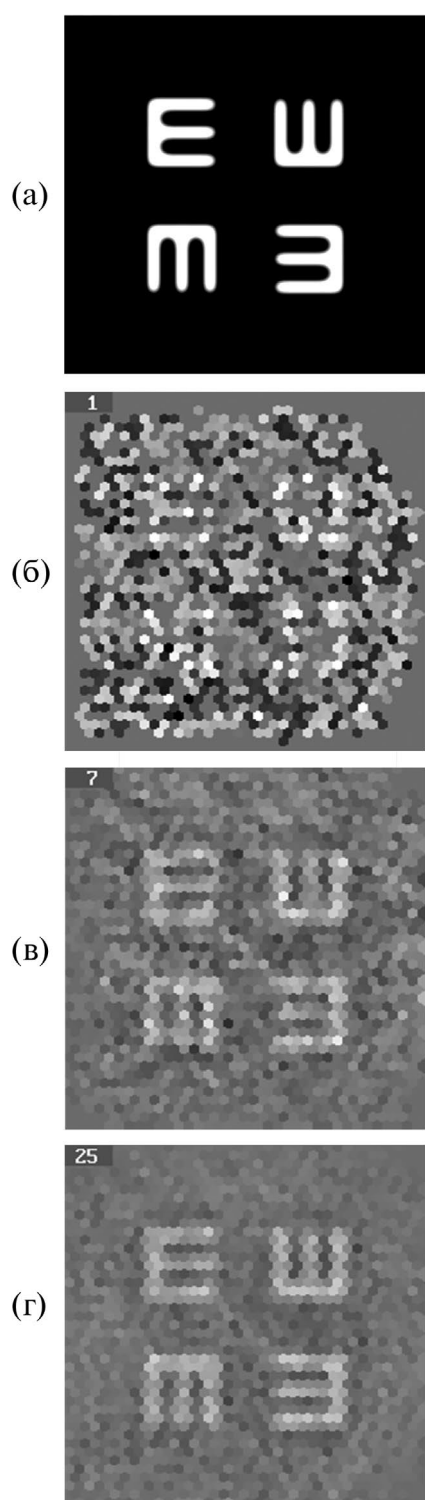


Рис. 2. Результаты расчёта Д.С. Лебедевым изображений тестовых стимулов, полученных на выходе его модели при учёте разного числа фиксационных микросаккад N , приводящих к сдвигам оптического изображения стимула на сетчатке. В каждом квадрате рисунка изображения соответствуют предъявлению четырёх тест-объектов (“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 отсчётами 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 расчета 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, Hemila, 2007). В этой публикации при помощи математического расчёта продемонстрирована возможная положительная роль микросаккад, не связанная с суммацией накладывающихся 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 вверх, вниз, 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, 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 взора 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; Rolf, 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 рассматривании 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 взора 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

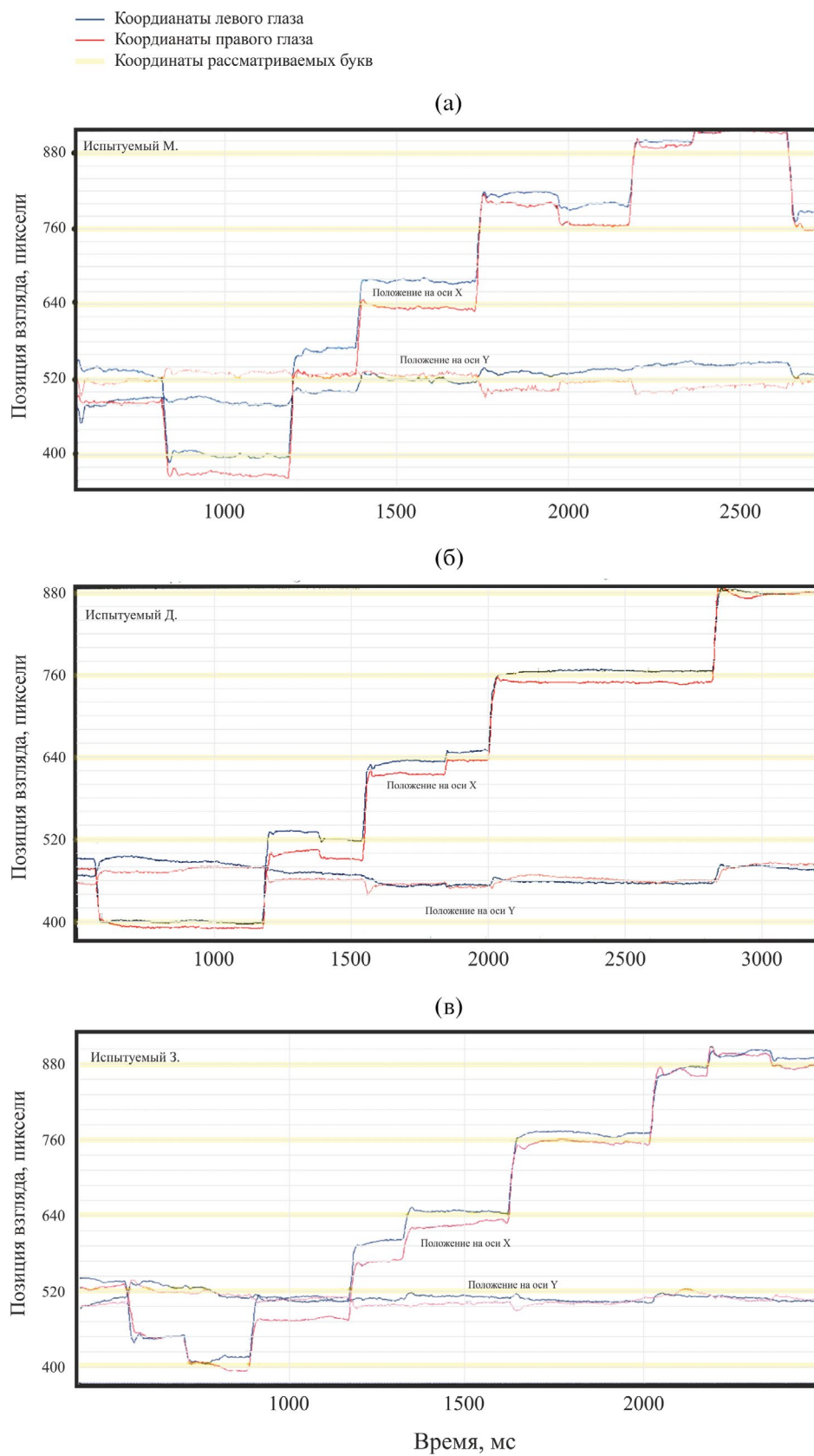


Рис. 3. Записи движений обоих глаз трех испытуемых при последовательном просмотре пяти букв околопорогового размера (а – исп. М., 7.10 лет; б – исп. Д., 17.0 лет; в – исп. З., 9.0 лет).

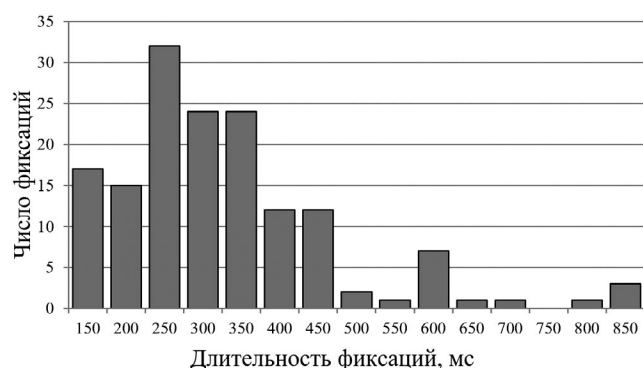


Рис. 4. Распределение значений длительности фиксации отдельных букв, построенное по всем данным, полученным в первой серии экспериментов. По оси ординат отложено суммарное число фиксаций, длительность которых попала в данный интервал, для всей выборки испытуемых. На оси абсцисс указаны значения длительности 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 оптотипов 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) оптотипов.

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 оптотипов, 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

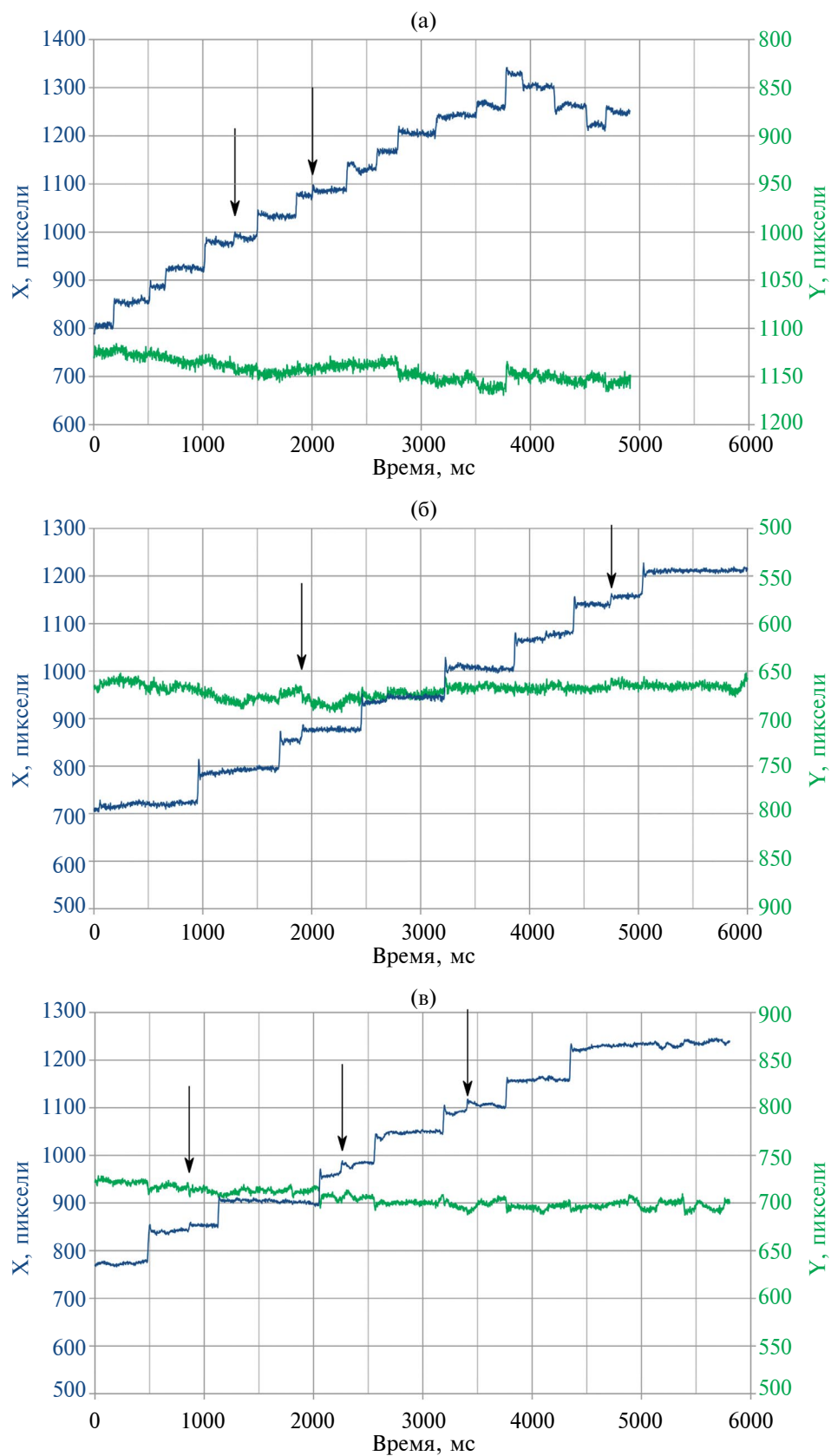


Рис. 5. Записи движений правого глаза трех испытуемых при последовательном рассматривании знаков на одной из строк таблицы для оценки остроты зрения (*а* – исп. Т.Б., строка 0.9; *б* – исп. Н.В., строка 0.4; *в* – исп. О.Б., строка 0.3).

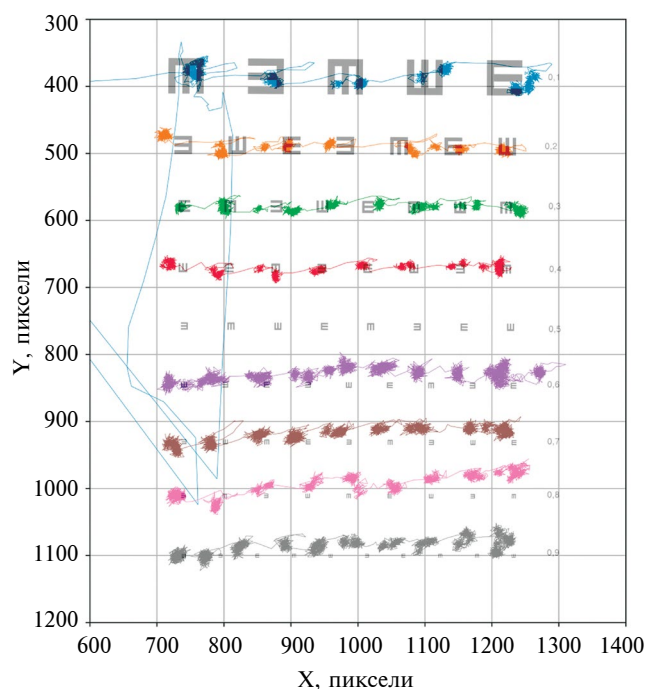


Рис. 6. Траектории движений глаз одного из испытуемых (Н.В.), наложенные на изображение рассматриваемой таблицы с оптотипами (на иллюстрации контраст знаков таблицы специально снижен).

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 (Winter-son, Collewyn, 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 измерении остроты зрения с использованием определенного вида оптотипов (“кувыркающихся” E), число генерируемых фиксационных микросаккад меняется в зависимости от степени трудности узнавания тестовых стимулов (размера оптотипов) 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

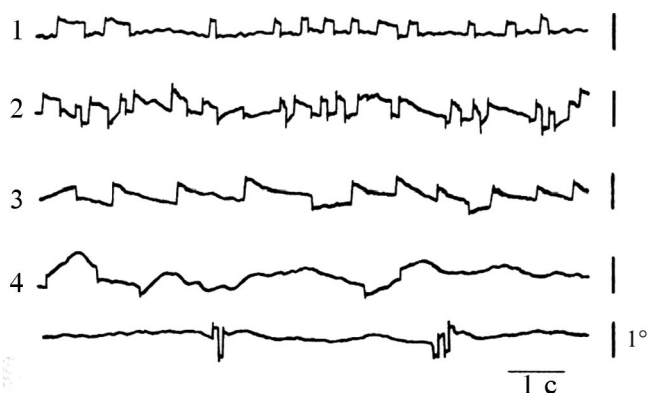


Рис. 7. Типы саккадических движений глаз пяти испытуемых при фиксации неподвижной точки. Калибровка: по амплитуде 1° , по времени 1 с. (цит. по [Филин, 2002, с. 27], с изм.).

1 — Все микросаккады сдвоенны, средняя частота 2.4/с; амплитуда $0.3-0.5^\circ$; дрейф слабый. 2 — Почти все микросаккады сдвоенны; средняя частота 3.6/с, амплитуда варьирует в диапазоне $0.1-0.6^\circ$; дрейф сильный. 3 — Половина микросаккад — сдвоенные, средняя частота 1.2/с, амплитуда варьирует в диапазоне $0.3-0.6^\circ$; дрейф сильный. 4 — Микросаккады возникают редко (на записи их всего 5 за 10 с); амплитуда $0.3-0.4^\circ$; 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 горизонтального 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 разнорядными 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., Nickolaev 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-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., De-losangeles 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 vzaimodeystviya, obespechivayushchih normal'noe videnie peremeshchayushchihsya 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 mezhdu fotoreceptorami sposobstvuyut vydeleniyu protyazhennykh granic mezhdu 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 dvizhushchihsya i nepodvizhnykh 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 setchatocnykh 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., MartinezConde 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.
- 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., Nickolaev 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., De-losangeles 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., Collewin 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.