

МОДЕЛИРОВАНИЕ КРИТИЧЕСКОЙ ЧАСТОТЫ СЛИЯНИЯ МЕЛЬКАНИЙ В ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЕ ЧЕЛОВЕКА

© 2023 г. С.И. Ляпунов*, #, И.И. Шошина**, ##, И.С. Ляпунов*

*Институт общей физики им. А.М. Прохорова РАН, ул. Вавилова, 38, Москва, 119991, Россия

#E-mail: dc.cetsil@gmail.com

**Институт когнитивных исследований Санкт-Петербургского государственного университета,
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

##E-mail: shoshinaii@mail.ru

Поступила в редакцию 05.03.2023 г.

После доработки 01.05.2023 г.

Принята к публикации 17.05.2023 г.

Временная разрешающая способность зрительной системы имеет важное значение для восприятия объективного мира. Наименьшая частота дискретизации последовательности изображений, при которой восприятие становится слитным, называется критической частотой слияния мельканий. Многообразие экспериментальных данных о порогах критической частоты может найти объяснение с позиций предложенной модели контрастной чувствительности зрительной системы, основанной на треморном модуляционном сигнале. Модель описывает зависимость критической частоты слияния мельканий от яркости стимула, яркости адаптации, длительности и углового размера стимула. Модель демонстрирует, что для ярких стимулов с малой длительностью и большим угловым размером значения критической частоты лежат в диапазоне до 1000 Гц; оптимальной для зрительной системы следует считать кадровую частоту 300–500 Гц; для малоразмерных угловых стимулов критическая частота лежит в области низких частот. Различия в скорости слияния мерцаний могут быть объяснены временной чувствительностью нейронов магно- и парвоцеллюлярной зрительных подсистем.

Ключевые слова: критическая частота слияния мельканий, треморный модуляционный сигнал, динамическая световая нагрузка, яркость адаптации, магноцеллюлярная система, парвоцеллюлярная система.

DOI: 10.31857/S0006302923050253, EDN: NHUUMD

Скорость, с которой мозг обрабатывает визуальную информацию, имеет важное значение для мозга, обеспечивающего построение внутренней картины внешнего мира и адаптацию к его изменениям. Зрительная система характеризуется разрешающей способностью в пространственной и временной областях. Пространственное разрешение в зрительной системе определяется как способность различать в пространстве два соседних объекта, временное разрешение – способность различать изменения яркости во времени. Наименьшая частота дискретизации (различения) последовательности изображений, при которой восприятие становится слитным, называется критической частотой слияния мельканий (КЧСМ).

В качестве теста для определения КЧСМ обычно используется диск на равномерном фоне, яркость которого модулирована меандром с амплитудой 0 и 1. Меандр – периодический сигнал прямоугольной формы (рис. 1а), у которого длительности положительной и отрицательной полу- волн равны. Аналитически меандр может быть записан с помощью функции Хевисайда, широко используемой для представления сигналов, переходящих в определенный момент времени из одного состояния в другое:

$$x(t) = 2A \sum_{n=-\infty}^{\infty} \left[h\left(\frac{t}{T} - n\right) - h\left(\frac{t}{T} - n - \frac{1}{S}\right) \right] - 1, (1)$$

где S – скважность или отношение периода следования (повторения) импульсов к длительности импульса, t – время, T – период. Меандр описывается как $S = 2$.

Функция Хевисайда – функция единичного скачка [1] (рис. 1б), равная нулю для отрицатель-

Сокращения: КЧСМ – критическая частота слияния мельканий, ТМС – треморный модуляционный сигнал.

ных значений аргумента и единице — для положительных:

$$\theta(x) = \begin{cases} 0, & x < 0; \\ 1, & x \geq 0. \end{cases} \quad (2)$$

Показано, что КЧСМ зависит от яркости адаптации, яркости стимула, углового размера стимула и локализации его проекции на сетчатке, спектрального состава излучения и скважности меандра — соотношения периода повторения световых импульсов к их длительности [2].

Регистрация КЧСМ находит приложение в медицине для оценки состояния центральной нервной системы, особенностей восприятия у лиц с различными расстройствами [3–6]. Технический аспект ее применения распространяется на области от проектирования проблесковых маячков до эргономики источников света и мониторов [7–12].

Для проблесковых источников света с яркостью до 1000 кд/м^2 КЧСМ определяется следующим выражением [7]:

$$f_c = 12 \log(Lp) + 35, \quad (3)$$

что ограничивает КЧСМ значением 71 Гц.

По мере развития техники телевизионные стандарты кадровой частоты, связанные с КЧСМ, демонстрируют увеличивающиеся значения: 25, 30, 60 и 90 Гц, а производители мониторов компьютеров и смартфонов успешно осваивают кадровые частоты 90, 120, 144, 240 и даже 360 Гц. Показано, что среди источников света глаз регистрирует мерцание ламп дневного света на частотах 100 и 120 Гц [9]. Авторы относительно недавней работы [11] продемонстрировали, что человек способен различать модулированный и постоянный свет с частотой до 500 Гц.

Многообразие экспериментальных данных может найти объяснение с позиций модели контрастной чувствительности зрительной системы, основанной на треморном модуляционном сигнале.

МОДЕЛИРОВАНИЕ КЧСМ С ПОЗИЦИЙ ТЕОРИИ ТРЕМОРНОГО МОДУЛЯЦИОННОГО СИГНАЛА

В основу модели треморного модуляционного сигнала (ТМС) положен факт исчезновения восприятия при остановке изображения на сетчатке, полученный и подробно описанный в работе [13]. Из всех движений, совершаемых глазом, в качестве основных движений в модели ТМС приняты тремор и дрейф. Есть две причины этого выбора. Во-первых, из всех движений, осуществляемых глазом, тремор и дрейф являются самыми низкоскоростными (угловая скорость до 0.4 град/с), не

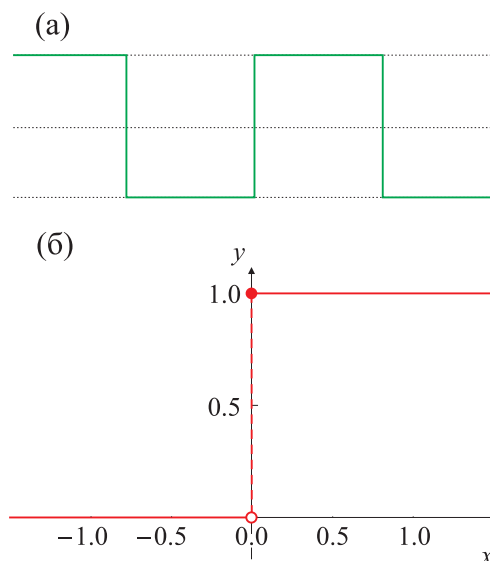


Рис. 1. Сигнал прямоугольной формы — меандр (а) и описывающая его единичная функция Хэвисайда (б), которая при $x = 0$ доопределена значением 1.

ухудшающими пространственное разрешение и контрастную чувствительность зрительной системы. Это означает, что на данных угловых скоростях зрительная система накапливает отношение сигнал/шум без потерь. Во-вторых, тремор и дрейф составляют пару ортогональных движений и имеют соизмеримую угловую скорость, что обеспечивает двухкоординатную модуляцию сигнала.

Сущность модели ТМС была подробно изложена в серии работ [14–17]. В качестве меры ТМС принята нормированная разность концентрации фотореагента в фоторецепторе в крайних точках тремора [14]. Из этого следует, что источником ТМС являются перепады и градиенты яркости. Постоянная яркость или малые ее изменения в пределах шума спонтанной генерации импульсов ганглиозными клетками или порога возбуждения нейрона дают нулевое значение сигнала. На перепаде или градиенте яркости ТМС может существовать бесконечно долго. Согласно модели именно длительный ТМС является основанием для автоформирования линий возбуждения, которые впоследствии селективируются (повторяются) в высших отделах зрительной системы. Адекватность модели была подтверждена в работах [14–17] для центрального и периферического зрения в большом диапазоне внешних условий — яркости адаптации (10^{-3} – 10^3 кд/м^2), угловых размеров (1–300 угловых минут) и формы тестовых стимулов (диски, кольца Ландольта, миры Фуко, синусоидальные решетки), времени их предъявления (10^{-5} –5 с). Модель не содержит поправочных коэффициентов и функций во всем диапазо-

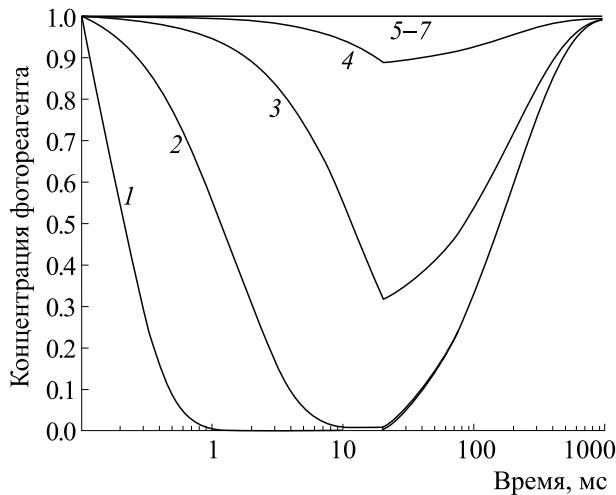


Рис. 2. Динамика переходных процессов концентрации фотореагента во время воздействия первого светового импульса и после него для яркости адаптации 0.001 кд/м^2 и длительности стимула 0.02 с . Цифрами $1-7$ обозначены кривые для яркостей стимула $L_s = [10000; 1000; 100; 10; 1; 0,1; 0,01] \text{ кд/м}^2$.

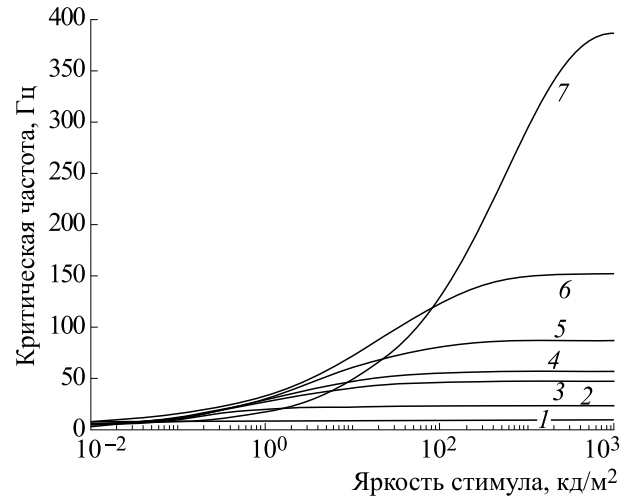


Рис. 3. Зависимость КЧСМ от яркости и длительности стимула при яркости адаптации 0.001 кд/м^2 и угловом размере стимула 1 град . Цифрами $1-7$ обозначены кривые зависимостей для длительности стимула $t_1 = [100; 40; 20; 16; 10; 5; 1] \text{ мс}$.

не внешних условий при восприятии различных тестовых стимулов в пороговых и надпороговых условиях.

Значения КЧСМ в основном определяются переходными фотохимическими процессами в рецепторе, описание которых приведено в Приложении 1. С позиций модели ТМС задача определения КЧСМ сводится к пороговой постановке, когда после окончания воздействия первого светового импульса определяется время переходного процесса концентрации фотореагента, в течение которого формируется ощущение, превышающее пороговое значение. Иначе говоря, зрительная система между первым и вторым световыми импульсами формирует пороговое ощущение прерывания (дискретизации) цельности восприятия.

Модель ТМС позволяет получить численное итерационное решение для КЧСМ:

$$f_c = 1/(t_1 + t_2), \quad (4)$$

где t_1 — длительность светового импульса; t_2 — критическая длительность паузы;

$$t_2 = \ln((1 + \sqrt{(1 - 4D)})/2)/(K_2 + K_1 E_0), \quad (5)$$

$$D = -F/N^2/((1 - c_1/c_0)(K_2 + K_1 E_0)/f_{tr}), \quad (6)$$

$$c_1 = c_0 + (c_s - c_0)(1 - \exp(-(K_2 + K_1 E_s)t_1)), \quad (7)$$

где c_0 — концентрация адаптации; c_s — установившийся уровень концентрации при воздействии первого светового импульса для $t = \infty$; c_1 — текущий уровень концентрации на момент оконча-

ния первого светового импульса длительностью t_1 ; E — значение освещенности в плоскости сетчатки; K_1 — концентрация разложения фотореагента; K_2 — концентрация восстановления фотореагента; D — диаметр; F — порог нейронного возбуждения. Более подробные пояснения к формулам (4)–(7) приведены в Приложении 1.

На рис. 2 представлена временная динамика переходных процессов концентрации фотореагента во время воздействия первого светового импульса и после него для условий темновой адаптации. Для яркостей стимула менее 1000 кд/м^2 концентрация фотореагента не достигает установившегося значения, о чем говорит отсутствие участка сглаженного приближения к постоянному уровню.

Очевидно, что при длительности стимула менее 1 мс это будет справедливо для всех приведенных на рис. 2 яркостей стимула. С точки зрения эффективного накопления сигнала в зрительной системе длительность стимула должна составлять $10-20 \text{ мс}$.

Результаты ТМС моделирования зависимости КЧСМ от яркости стимула для различных длительностей стимула в условиях темновой адаптации (при яркости адаптации 0.001 кд/м^2) приведены на рис. 3. С позиций модели ТМС оптимальная длительность стимула составляет 1 мс , что соответствует времени перехода реакции фототрансдукции в необратимое состояние.

Однако при данных длительностях для малых яркостей стимула эффективность накопления сигнала не достигает установившихся значений.

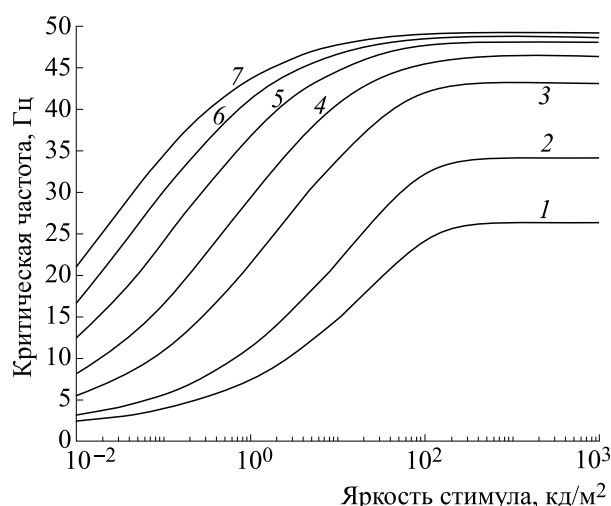


Рис. 4. Зависимость КЧСМ от яркости и углового размера стимула при яркости адаптации 0.001 кд/м^2 и длительности стимула 20 мс. Цифрами 1–7 обозначены кривые для угловых размеров стимула $N = [5; 10; 30; 60; 120; 200; 300]$ угл. мин.

Для недопущения взаимодействия с треморной модуляцией оптимальной длительностью стимула следует считать 2–3 мс (кадровая частота 300–500 Гц).

Согласно модели ТМС диапазон кадровой частоты 90 ± 20 Гц, соизмеримый с физиологической частотой тремора глаза, физиологически опасен, так как может приводить к перенапряжению зрительной системы и снижению ее контрастной чувствительности за счет высокой доступности ЦНС для внешних стимулов данной частоты и возможной принудительной внешней синхронизации альфа-мотонейронов. Результаты исследований влияния пульсирующих источников света на электрическую активность мозга человека свидетельствуют о том, что видимые низкочастотные (до 90 Гц) пульсации светового потока вызывают зрительный дискомфорт, зрительное и общее утомление, тогда как невидимые пульсации светового потока приводят к перегрузке зрительной системы и изменению естественной электрической активности мозга [18, 19].

Результаты ТМС-моделирования зависимости КЧСМ от яркости стимула для различных угловых размеров стимула в условиях темновой адаптации (при яркости адаптации 0.001 кд/м^2) приведены на рис. 4. Верхний предел моделирования ограничивается тем, что максимальный размер поля площадью суммации составляет 5 угловых градусов. Типовое значение приборных полей составляет 2–3 размера макулы (40–60 градусов). При таком угловом размере крупноразмерных стимулов будет достаточно много, и они будут

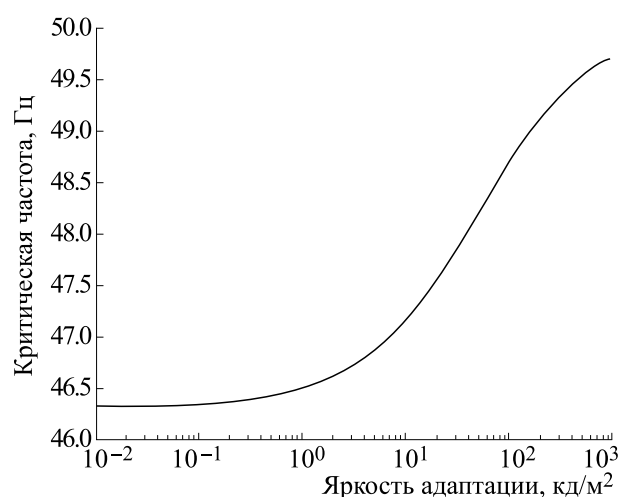


Рис. 5. Зависимость КЧСМ от яркости адаптации при яркости стимула 10000 кд/м^2 , длительности 20 мс и угловом размере 1 град.

определять значение КЧСМ. Малые угловые размеры стимула имеют существенно меньшие значения КЧСМ и могут быть исключены из рассмотрения.

При увеличении яркости адаптации уменьшается критическое время паузы (t_2 становится много меньше t_1 , см. формулу (4)) и значение КЧСМ стремится к уровню $1/t_1$ (рис. 5). Можно видеть, что значение КЧСМ практически не зависит от яркости адаптации.

Таким образом, зависимость КЧСМ от яркости стимула носит нелинейный характер; для стимулов с большими угловыми размерами максимальные значения КЧСМ лежат в диапазоне до 1000 Гц; оптимальной для зрительной системы следует считать кадровую частоту 300–500 Гц; для малоразмерных угловых стимулов КЧСМ лежит в области низких частот.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВАНИЯ КЧСМ

Различия в скорости слияния мерцания могут быть объяснены временной чувствительностью магно- и парвоцеллюлярной зрительных подсистем, берущих начало от ганглиозных клеток сетчатки и дающих проекции, соответственно, к крупноклеточным магноцеллюлярным слоям и мелкоклеточным парвоцеллюлярным слоям латерального коллатерального тела таламуса. Отростки нейронов этих слоев направляются к различным слоям первичной зрительной коры и формируют два потока информации из каудальных во фронтальные зоны коры головного мозга [20–27]. Нейроны магноцеллюлярной и парвоцеллюлярной систем отличаются физиологически и психо-

физически: чувствительностью к восприятию контраста, цвета, движения стимулов, скоростью передачи информации [24, 28, 29].

Разница в скорости слияния хроматических и ахроматических мерцаний обычно приписывается различным путям: либо медленному, чувствительному к красному/зеленому цвету парвоцеллюлярному — Р-пути, либо быстрому ахроматическому магноцеллюлярному — М-пути [22]. Показано, что пороги слияния ахроматического мерцания находятся в диапазоне от 35 до 60 Гц [30] в зависимости от глубины модуляции мерцания, в то время как слияние цветов из красного/зеленого изолюминатного мерцания происходит на гораздо более низких частотах (10–15 Гц) [31].

Исследования у приматов временной структуры корковых зрительных вызванных потенциалов с помощью псевдослучайной ахроматической стимуляции показали нелинейность отклика на изменения яркостного контраста: преобладание волнового комплекса P100–N115 при низких и средних контрастах (<60%), тогда как на высоких контрастах — комплекса N100–P120–N160 [32]. Различия во времени адаптации нейронных генераторов этих двух компонент зрительных вызванных потенциалов обуславливают разделение срезов отклика ядер второго порядка. Второй срез ядер второго порядка показывает пиковую задержку ~25 мс по сравнению с первым срезом. Эти временно отделяемые основные вклады в первый и второй срезы ядер второго порядка были идентифицированы как генерируемые нейронами М- и Р-путей на основе сходства с функциями ахроматического контрастного ответа магно- и парвоклеток, зарегистрированными в латеральном колленчатом теле (LGN) таламуса приматов [22, 33].

Авторы работы [34] исследовали взаимосвязь между частотой слияния ахроматических мерцаний и временным анализом крупноклеточного (М) и парвоцеллюлярного (Р) вклада в ахроматические нелинейные мультифокальные зрительные вызванные потенциалы (mfVEP), зарегистрированные в затылочной части головы (Oz) у 72 типично развивающихся молодых людей, использующих четырехстороннюю задачу слияния синусоидальных мерцаний с принудительным выбором. Амплитуды всех нелинейностей, которые демонстрировали компонент, генерируемый М-клетками, отрицательно коррелировали с порогами мерцания. Наиболее сильные из этих корреляций были продемонстрированы главной составляющей нелинейности М (первый срез ядер второго порядка K2.1N70–P100) как для высококонтрастных, так и для низкоконтрастных условий, что указывает на то, что более высокий порог слияния ахроматических мерцаний связан с бо-

лее эффективной (меньшие ядра второго порядка) М-системой. Ни один из пиков, связанных с активностью Р-системы, не показал значительной корреляции. Полученные результаты позволяют рассматривать пороги мерцания как функциональный коррелят функции М-пути, что можно наблюдать при нелинейном анализе потенциалов mfVEP.

Логично, что временная способность обработки и чувствительность магноцеллюлярных (М) и парвоцеллюлярных (Р) подкорковых путей должны частично зависеть от скорости восстановления нейронов после визуальной стимуляции. В соответствии с этим пороги слияния мерцаний для быстро модулированной яркости [30] уже давно используются клинически в качестве меры скорости перцептивной обработки [2]. Измерение порога КЧСМ используется для изучения визуального временного разрешения и при патологических состояниях. Авторы работы [35] показали, что КЧСМ является источником измененного зрительного восприятия при высокой склонности к аутизму. Полученные данные рассматриваются авторами, как свидетельства изменения активности магноцеллюлярной системы при аутизме. Эффективность использования метода регистрации порога КЧСМ в диагностике болезни Альцгеймера, включая ранние этапы ее развития, показана в работе [36].

Таким образом, изучение КЧСМ имеет широкое прикладное значение как в технике, так и в медицине. Понимание природы КЧСМ и ее особенностей дает возможности для изучения работы мозга не только при различных функциональных состояниях в пределах нормы, но и при разного рода патологиях; разработки методов объективной диагностики и мониторинга состояния; развития возможностей трансляционной медицины в неврологии и психиатрии.

ВЫВОДЫ

Предпринято моделирование КЧСМ с позиций теории треморного модуляционного сигнала. Модель согласуется с эмпирическими фактами и предлагает их возможное объяснение, демонстрирует, что для ярких стимулов с малой длительностью и большим угловым размером значения КЧСМ лежат в диапазоне до 1000 Гц; оптимальной для зрительной системы следует считать кадровую частоту 300–500 Гц; для малоразмерных угловых стимулов КЧСМ лежит в области низких частот. Различия в КЧСМ могут быть объяснены временной чувствительностью нейронов магно- и парвоцеллюлярной зрительных подсистем.

Приложение 1

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Скорость уменьшения концентрации (разложения) фотореагента пропорциональна освещенности E и текущей концентрации фотореагента c

$$\frac{dc}{dt} = -K_1 E c \quad (\text{п. 1})$$

(п. 1)

Скорость увеличения концентрации (восстановления) фотореагента пропорциональна его концентрации в неактивной фазе $(1 - c)$

$$\frac{dc}{dt} = K_2 (1 - c) \quad (\text{п. 2})$$

Суммарный процесс, описывающий текущую концентрацию фотореагента, как балансное состояние конкурирующих процессов распада и восстановления, имеет вид:

$$\frac{dc}{dt} = -(K_1 E + K_2) c \quad (\text{п. 3})$$

Числовые значения коэффициентов фотохимической реакции вычисляются для круглого стимула с размером, равным 1 угловой минуте, и постоянны во всех внешних условиях восприятия. Решение уравнения (п. 3) имеет вид:

$$c(t) = c_0 + (c_1 - c_0) \exp(-(K_2 + K_1 E_1)t), \quad (\text{п. 4})$$

где концентрация c определяется по формуле:

$$c = \frac{K_2}{(K_1 E + K_2)} \quad (\text{п. 5})$$

Нормированное приращение концентрации должно быть больше порога нейронного возбуждения F :

$$\frac{(c_0 - c(t))}{c_0} = (c_0 - c_1) \frac{(1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t))}{c_0} \geq F = \text{const} \quad (\text{п. 6})$$

Переход от начального значения c_0 к значению c_1 не происходит мгновенно, а требует определенного времени для достижения балансного состояния конкурирующих процессов распада и восстановления. При этом время распада фотореагента в необратимое состояние характеризуется значением порядка 1 мс и переходные процессы в основном определяются временем восстановления фотореагента.

Если соотнести приращение концентрации для бесконечно большого и текущего времени, можно получить выражение для относительного порога восприятия от времени предъявления стимула. Для сравнения представлены выражение, полученное согласно модели ТМС (п. 7), и выра-

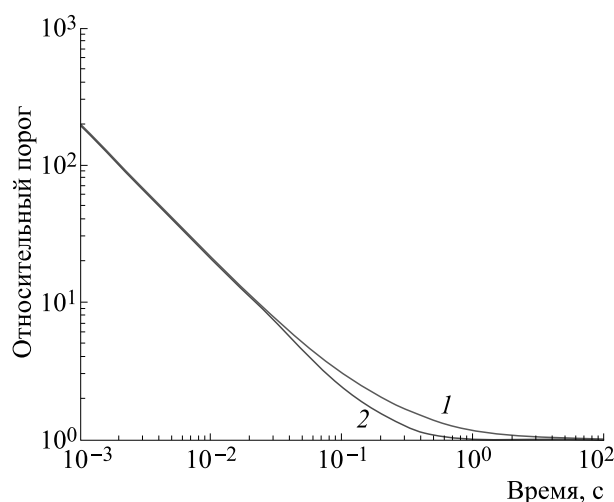


Рис. п1. Зависимость относительного порога восприятия от времени предъявления стимула. Кривые отражают: 1 — закон Блонделя-Рэя и Блоха-Шарпантье, 2 — результаты расчета по уравнению (7).

жение для закона Блонделя-Рэя и Блоха-Шарпантье (п. 8).

$$K_u = \frac{1}{(1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t))}, \quad (\text{п. 7})$$

$$K_u = \frac{t_p}{(t_p + 0,21)}, \quad (\text{п. 8})$$

где t_p — время предъявления стимула.

Значение освещенности E в плоскости сетчатки, создаваемой яркостью L находим по следующим зависимостям:

$$E = \pi L D_p^2 / 4 f^2, \quad (\text{п. 9})$$

где D_p — диаметр зрачка глаза, определяется по формуле Крауфорда:

$$D_p = 5 - 3 \text{th}(0,4 \lg L_a). \quad (\text{п. 10})$$

Результаты расчета зависимости относительного порога восприятия от времени предъявления стимула представлены на рис. п. 1.

Выражение (6) имеет важную физическую и физиологическую трактовку. Физическая трактовка проливает свет на формирование отношения сигнал/шум в зрительной системе. Преобразуем выражение следующим образом:

$$dc(t)/c_0 = dc/c_0 (1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t)), \quad (\text{п. 11})$$

$$\text{tms}(t) = \text{tms}_{\max} (1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t)). \quad (\text{п. 12})$$

Максимальное, предельное значение ТМС соответствует перепаду яркости физического стимула в крайних точках тремора, преобразованному в пространство концентрации фотореагента. Функция $SN(t)$ описывает временную динамику

накопление отношения сигнал/шум в зрительной системе:

$$SN(t) = 1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t). \quad (\text{п. 13})$$

Из формулы (п. 11) получены выражения для порогового восприятия дисков (массив Блекуэлла), мир Фуко и синусоидальных решеток (массив Маккена, Савоя, Кемпбела), колец Ландольта (массив остроты зрения). Формула (п. 11) описывает переход от точки одной яркости адаптации к точке другой яркости объекта в пространстве концентрации фотореагента в рецепторе. При этом полагается, что в точке объекта фоторецептор находится бесконечно долго. В интерпретации модели ТМС фоторецептор в процессе тремора в крайних точках попеременно экспонируется то яркостью адаптации, то яркостью объекта за время равное $1/f_{tr}$. Согласно модели, нормированная разность концентрации представляет собой треморный модуляционный сигнал. Процесс попеременного экспонирования повторяется на каждом периоде тремора и ТМС накапливается согласно выражению (п. 13).

Такая интерпретация сохраняет все ранее полученные результаты и одновременно позволяет получить выражение для площадного сигнала переходного процесса, который мы ощущаем как послеобраз.

Поскольку послеобраз пространственно связан к фоторецептору, то очевидно, что треморные колебания не формируют ТМС. При воздействии первого светового импульса длительностью t_1 концентрация в фоторецепторе будет равна:

$$c_1 = c_0 + (c_s - c_0)(1 - \exp(-(K_2 - K_1 E_s)t)). \quad (\text{п. 14})$$

В период паузы между импульсами концентрация в фоторецепторе примет вид:

$$c_2 = c_1 + (c_0 - c_1)(1 - \exp(-(K_2 - K_1 E_0)t)). \quad (\text{п. 51})$$

Но в поле послеобраза есть временная модуляция площадного сигнала, обусловленная переходным процессом от уровня c_0 к уровню c_1 . За временной интервал τ концентрация фотореагента в тестирующем поле хоть и незначительно, но меняется. Приращение сигнала переходного процесса равно произведению производной переходного процесса на время τ :

$$dc_1(t) = (c_0 - c_1)(N - 2)^2 \exp(-(K_2 + K_1 E_1)t) \times \\ \times (K_2 + K_1 E_1)\tau(1 - \exp(-(K_2 + K_1 E_1)t)). \quad (\text{п. 16})$$

Поскольку в треморном модуляционном сигнале сравниваются значения концентрации фотореагента в крайних точках тремора, то временной интервал τ для временной модуляции выбирается равным временному периоду тремора, что для нормальной частоты тремора 87 Гц составит 11.5 мс:

$$\tau = 1/f_{tr}. \quad (\text{п. 71})$$

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данное исследование не получало какого-либо специального гранта от финансирующих агентств в государственном, коммерческом или некоммерческом секторах.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. К. А. Пупков и Н. Д. Егупов, *Математические модели, динамические характеристики и анализ систем автоматического управления* (Изд-во МГТУ им. Н.Э. Баумана, М., 2004).
2. R. S. Brenton, H. S. Thompson, and C. Maxner, In *New Methods of Sensory Visual Testing* (Springer, NY, 1989), pp 29–52.
3. A. C. Brown, J. L. Peters, C. Parsons, et al., *Front. Hum. Neurosci.*, **14**, 49 (2020).
4. J. I. Thompson, C. E. Peck, G. Karvelas, et al., *Neuropsychologia*, **69**, 148 (2015).
5. Y. Chen, D. Norton, and C. Stromeyer, *Schizophrenia Res.*, **156** (2–3), 190 (2014).
6. B. D. Parsons, S. Gandhi, E. L. Aurbach, et al., *Neuropsychologia*, **51** (2), 372 (2013).
7. С. В. Кравков, *Глаз и его работа* (Изд-во АН СССР, М., 1950).
8. K. R. Boff and J. E. Lincoln, *Engineering Data Compendium: Human Perception and Performance* (Wright-Patterson AFB, OH: USAF Harry G. Armstrong Aerospace Medical Research Laboratory, 1988).
9. R. Küller and T. Laike, *Ergonomics*, **41** (4), 433 (2010).
10. O. de Bruijn and R. Spence, In *Proc. Int. Conf. on Advanced Visual Interfaces AVI-2000* (2000), p. 189.
11. J. Davis, Y.-H. Hsieh, and H.-C. Lee, *Sci. Rep.*, **5** (2015).
12. J. Melzer and C. Spitzer, *Digital avionics handbook*, **22**, 3 (2017).
13. А. Л. Ярбус, *Роль движений глаз в процессе зрения* (Наука, М., 1965).
14. S. I. Lyapunov, *J. Optic. Technol.*, **81** (6), 349 (2014).
15. S. I. Lyapunov, *J. Optic. Technol.*, **84** (9), 613 (2017a).
16. S. I. Lyapunov, *J. Optic. Technol.*, **84** (1), 16 (2017b).
17. S. I. Lyapunov, *J. Optic. Technol.*, **85** (2), 100 (2018).

18. В. А. Ильянок и В. Г. Самсонова, *Светотехника*, **5** (1963).
19. C. Herrmann, *Exp. Brain Res.*, **137**, 346 (2001).
20. L. G. Ungerleider and M. Mishkin, In *Analysis of visual behavior* (MIT Press., Cambridge, 1982).
21. V. H. Perry, R. Oehler, and A. Cowey, *Neuroscience*, **12**, 1101 (1984).
22. A. M. Derrington and P. Lennie, *J. Physiol.*, **357**, 219 (1984).
23. W. H. Merigan, L. M. Katz, and J. H. Maunsell, *J. Neurosci.*, **11**, (4), 994 (1991).
24. W. H. Merigan and J. H. R. Maunsell, *Ann. Rev. Neurosci.*, **16**, 369 (1993).
25. L. J. Croner and E. Kaplan, *Vision Res.*, **35**, 7 (1995).
26. E. H. F. de Haan, S. R. Jackson, and T. Schenk, *Cortex*, **98**, 1 (2018).
27. E. Freud, M. Behrmann, and J. C. Snow, *Open Mind: Discoveries in Cognitive Science*, **4**, 40 (2020).
28. J. J. Nassi and E. M. Callaway, *Nat. Rev. Neurosci.*, **10** (5), 360 (2009).
29. M. Edwards, S. C. Goodhew, and D. R. Badcock, *Psych. Bull. Rev.*, **28**, 1029 (2021).
30. D. H. de Lange, *JOSA*, **44**, 380 (1954).
31. P. H. Schiller, N. K. Logothetis, and E. R. Charles, *Neuropsychologia*, **29**, 433 (1991).
32. A. Klistorner, D. P. Crewther, and S. G. Crewther, *Vision Res.*, **37**, 2161 (1997).
33. E. Kaplan and R. M. Shapley, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **83**, 2755 (1986).
34. A. Brown, M. Corner, D. P. Crewther, and S. G. Crewther, *Front. Hum. Neurosci.*, **12**, 176 (2018).
35. J. I. R. Thompson, C. E. Peck, G. Karvelas, et al., *Neuropsychologia*, **69**, 148 (2015).
36. A. Abiyev, F. D. Yakaryılmaz, and Z. A. Öztürk, *Dementia & Neuropsychologia*, **16** (1), 89 (2022).

Modeling the Critical Flicker Fusion Frequency in the Human Visual System

S.I. Lyapunov*, I.I. Shoshina**, and I.S. Lyapunov*

*Prokhorov General Physics Institute, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 38, Moscow, 119991 Russia

**Institute for Cognitive Research, Saint Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

The temporal resolving power of the visual system is essential for the perception of the objective world. The lowest sampling rate of a sequence of images at which perception becomes fused is called the critical flicker fusion frequency. The variety of experimental data on critical frequency thresholds can be explained from a point of view of a model of the contrast sensitivity of the visual system that based on the tremor modulation signal. The model describes the dependence of critical frequency on stimulus brightness, adaptation brightness, duration, and the angular size of the stimulus. This model demonstrates that for bright stimuli with short duration and a large angular size, critical frequency values lie in the range up to 1000 Hz; the frame rate of 300–500 Hz should be considered optimal for the visual system; for small-sized angular stimuli, the critical frequency lies in the low-frequency region. Differences in the rate of flicker fusion can be explained by temporal sensitivity of magno- and parvocellular neurons.

Keywords: critical flicker fusion frequency, tremor modulation signal, dynamic light load, adaptation brightness, magnocellular system, parvocellular system