

ПОРОГОВЫЙ КОНТРАСТ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ ТЕСТОВЫХ СТИМУЛОВ

© 2014 г. С. И. Ляпунов

Институт общей физики им. А. М. Прохорова Российской академии наук, Москва

E-mail: dc.cetsil@gmail.com

Разработана модель зависимости порогового контраста зрительной системы от внешних условий, в основу которой положен треморный модуляционный сигнал. Проведена апробация модели на экспериментальных массивах порогового восприятия дисков, синусоидальных и прямоугольных решеток, законах Рикко и Пипера для пространственного суммирования, Блоха–Шарпантье и Блонделя–Рея для временного суммирования сигнала. Показана сходимость результатов.

Предлагаемая модель описывает зависимость величины порога восприятия от яркости адаптации, углового размера стимула, времени предъявления стимула. Для конкретной формы стимула модель имеет простое аналитическое выражение, не содержит поправочные коэффициенты и функции, что делает ее удобной при проведении светотехнических расчетов и расчетов дальности действия оптических и оптико-электронных приборов.

Физиологическая трактовка модели коррелирует с селективной организацией отделов зрительной коры.

Ключевые слова: зрение, контрастная чувствительность, пороговый контраст.

Коды OCIS: 330.4060, 330.7310, 330.1800.

Поступила в редакцию 21.10.2013.

Введение

Исследование механизмов обработки информации в зрительной системе человека является весьма сложной многофакторной задачей. Крайне важно в ходе работы не потерять основной факт, состоящий в том, что между предметами реального мира и его ощущаемого изображения имеет место топологическое и энергетическое соответствие или подобие. Полученная информация позволяет человеку адекватно оценить расстояние, размеры, форму предметов, адекватно проводить координацию частей тела при движении или при выполнении определенных действий с предметами.

Исходя из этой простой мысли, следует оценивать все последующие механизмы обработки сигнала в зрительной системе человека. Если отдельные нейроны зрительной системы вырабатывают дополнительную информацию, то эта информация обязательно должна появиться в виде дополнительной, параллельной, топологически привязанной метки, маркера принад-

лежности к пространственной группе, яркости, контрасту. Весьма вероятно, что по мере продвижения по зрительному пути следует ожидать все более возрастающую систему маркеров. Ее исчезновение будет означать интеграцию всей выделенной информации конечной зоной восприятия, если таковая не является зоной параллельной обработки связанных полей маркеров. Наличие множества зрительных иллюзий, вносящих двойственную (неопределенную) трактовку информации в ту или иную систему обработки образа или сцены, скорее подтверждает данное предположение.

Кроме топологического соответствия видимого изображения реальному миру необходимо не упустить из вида энергетическое соответствие или подобие. Мы ясно различаем уровни освещенности – ясный и пасмурный день, сумерки, ночь. Следовательно, эта информация содержится как в первоначальном фоторецепторном сигнале, так и должна быть на конечном уровне обработки и осознанного восприятия изображения.

Моделирование зависимости порогового контраста зрительной системы от внешних условий опирается на совокупность хорошо известных фактов зрительного восприятия, некоторые из которых были незаслуженно забыты.

Оптика глаза

Оптика глаза включает энергетические и пространственные показатели восприятия. К энергетическим показателям относятся контраст стимула, яркость стимула, яркость адаптации, освещенность в плоскости изображения. При этом отношение сигнал/шум предъявляемого стимула ограничено только квантовым шумом.

К пространственным показателям восприятия следует отнести форму стимула, функцию рассеяния точки и сопряженную с ней оптическую передаточную функцию. В качестве пространственных стимулов, для которых получены наиболее значимые массивы данных, можно назвать круги, кольца Ландольта, миры Фуко, синусоидальные решетки.

На первом этапе моделируется пороговое восприятие круга на однородном фоне. В качестве массива сравнения теоретических и экспериментальных данных взят массив Блэкуэлла [1,2], который снимался почти двадцать лет и является самым крупным и достоверным источником. Вариации подвергались все факторы зрительного восприятия – яркость адаптации, время экспонирования стимула и угловой размер стимула. Измерения проводились для положительных и отрицательных контрастов. Основные результаты и условия проведения измерений, ставших классическими, наиболее подробно на русском языке изложены в книгах [3,4]. Эти данные представляют наибольший практический интерес и до настоящего времени составляют основу эмпирической модели Международной комиссии по освещению для описания влияния параметров освещения на зрительную работоспособность.

На втором этапе моделируется восприятие синусоидальных стимулов и прямоугольных меандров (мир Фуко) различных пространственных периодов. Используются характерные для экспериментальных массивов стимулы с равным количеством периодов (трехпальные, пятипальные миры) и стимулы, занимающие равное угловое поле.

Функция рассеяния точки, используемая в модели, взята из основополагающей базы

данных работы [5]. В качестве кванта пространственной выборки используются понятия анатомического и функционального элемента разложения [6]. Моделирование проводится для центрального зрения.

Отличительной частью модели является учет трехмерности поля фоторецепторов. Размер наружного сегмента колбочек фовеа и палочек всех участков сетчатки достигает 20–30 мкм. Такая дефокусировка для линзы с фокусом 17 мм по оптическим меркам является значимой величиной. Апертурный конус у своего основания в зависимости от диаметра зрачка может пересекать до 10 фоторецепторов, что соизмеримо с кружком рассеяния. При этом апертурный конус подвержен тремору в той же мере, что и фокальная плоскость, которая находится на окончании внешнего сегмента фоторецепторов.

Модель учитывает наличие у зрительной системы поля суммации и зоны полной суммации, как ее составной части. Психофизические и нейрофизиологические исследования [7–9] в полной мере подтверждают морфологическую способность нейронных структур различного уровня осуществлять пространственное интегрирование сигналов.

Основные формульные зависимости и определения оптики глаза приведены ниже. Пороговый контраст определяется по формуле

$$C_{th} = \frac{(L_o - L_a)}{L_a}, \quad (1)$$

где L_o – яркость стимула, L_a – яркость адаптации.

Освещенность сетчатки определяется по формуле

$$E = \pi \tau L_a D_p^2 / 4f^2, \quad (2)$$

где f – фокусное расстояние глаза, τ – пропускание глаза.

Диаметр зрачка глаза определяется по формуле Крауфорда

$$D_p = 5 - 3th(0,4lgL_a). \quad (3)$$

Фотохимическое преобразование света

Для описания фотохимического преобразования света в фоторецепторах использованы данные, изложенные в основополагающей работе [10].

В основу модели пороговых характеристик зрительной системы положено два следующие положения фотохимической реакции:

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

$$\frac{dc}{dt} = -K_1 E c; \quad (4)$$

– скорость увеличения концентрации (восстановления) фотореагента пропорциональна концентрации в неактивной фазе $(1 - c)$

$$\frac{dc}{dt} = K_2 (1 - c). \quad (5)$$

Суммарный процесс, описывающий текущую концентрацию фотореагента, как балансное состояние конкурирующих процессов распада и восстановления, описывается выражением

$$\frac{dc}{dt} = -(K_1 E + K_2) c + K_2. \quad (6)$$

Решение данного уравнения имеет аналитическую форму, численные значения коэффициентов фотохимической реакции вычисляются для круглого стимула с размером одна угловая минута. Отношение коэффициентов K_2/K_1 постоянно во всем диапазоне изменения яркости адаптации, угловых размеров стимула, времени их предъявления и для всех типов стимулов: кругов, мир Фуко, синусоидальных решеток.

Соотношение между концентрацией фотореагента и освещенностью сетчатки носит нелинейный характер

$$c(E_1 + E_2) \neq c(E_1) + c(E_2). \quad (7)$$

Фотохимические уравнения хорошо описывают адаптационные процессы. Предпринималось ряд попыток создания моделей пороговых характеристик зрительной системы на основе концентрации фотореагента, которые изложены в работах [11, 12]. Однако теоретические исследования и прямые экспериментальные исследования концентрации фотореагента с квантовой нагрузкой и чувствительностью зрительной системы привели к выводу, что механизмы фотохимических адаптационных явлений и инкрементных порогов различны, что проанализировано в работе [9].

Следуя авторитетным выводам, необходимо отметить, что в любом случае первичным полем анализа нейронной структуры зрительной

системы является концентрация фотореагента. Открытым остается лишь вопрос определения сигнальной составляющей данного первичного поля.

Тремор

Психофизические эксперименты с остановкой изображения в плоскости сетчатки с помощью оптических присосок [13] определили значимость тремора и дрейфа в самом факте восприятия изображения зрительной системой. Исследования ощущения пустого поля при полной неподвижной световой нагрузке фоторецепторов, измерение пороговых значений приращения яркости стимулов, необходимых для возникновения восприятия изображения, лежат в основе предлагаемой модели. Нейрофизиологические исследования [7, 8] также подтвердили значимость движения изображения относительно сетчатки, начиная с уровня ганглиозной клетки и заканчивая уровнем зрительной коры.

Значение градуального потенциала в фоторецепторах, лежащих на уровне яркости стимула и фона и не пересекающих контур в процессе тремора, быстро достигает своего установившегося значения (см. рис. 1). Значение градуального потенциала на фоторецепторах, пересекающих контур в процессе тремора, постоянно изменяется. Частота воздействия определяется частотой тремора f_{tr} , а эффективная длительность воздействия для on и off клеток равна $1/(2f_{tr})$, что составляет порядка 5–8 мс.

В качестве треморного модуляционного сигнала (треморного сигнала) принята разность концентраций фотореагента в крайних точках

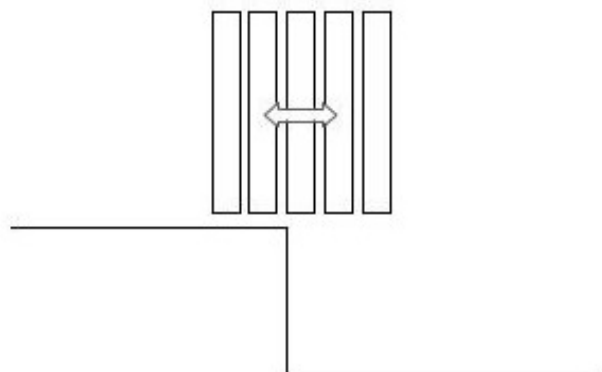


Рис. 1. Треморное движение фоторецепторов по контуру изображения.

тремора. Это положение приводит к пространственному дифференцированию нейронного изображения. Сигнал становится пропорционален не только интенсивности стимула, но и модуляционной составляющей на границе стимула. При этом следует допустить, что переходный процесс не достигает своих установившихся предельных значений и, следовательно, может кодироваться во времени с последующей суммацией. Сигнал характеризуется знакопеременностью и сколь угодно долгим существованием на границе или на градиенте распределения яркости в изображении. Важно отметить единство тремора и дрейфа, поскольку они обеспечивают ортогональное смещение в пространстве. Использование треморного модуляционного сигнала, как основного сигнального компонента, является отличительной особенностью данной модели.

В качестве исходной гипотезы полагается, что именно длительный треморный сигнал является основанием для автоформирования линий возбуждения, которые впоследствии селективируются (повторяются) в высших отделах зрительной системы. Важно отметить, что частота треморного сигнала лежит в полосе возбуждения резонансных нейронов [14], при этом нейроны зрительной коры имеют большую чувствительность к воздействиям в диапазоне частот 25–70 Гц, по сравнению с низкочастотными воздействиями [15].

Пространственные и временные интегрирующие свойства зрительной системы

В ходе многочисленных психофизических экспериментов определена способность зрительной системы осуществлять пространственное накопление сигнала. Сформулированы понятия поля суммации, зоны полной суммации, как ее составной части. В поле суммации действуют законы Пипера и Рикко, устанавливающие инварианты обмена яркости стимула и его угловых размеров. Для зоны полной суммации справедлив закон Рикко

$$L_0 S_0 = \text{const}, \quad (8)$$

где S_0 – площадь стимула, в пределах области действия которого обеспечивается инвариантный обмен яркости и углового размера стимула без потерь. Пространственные интегрирующие свойства физиологически реализуются с помощью организации нейронов в рецептивные поля,

при этом предельный размер рецептивного поля определяет поле возможной суммации сигнала, а реальная суммация определяется стимулом.

Временные интегрирующие свойства физиологически реализуются механизмом формирования спайков и спайк-последовательностей.

Пороговая функция восприятия

В предлагаемой модели сигнальная составляющая определяется разностью концентраций фотореагента в крайних точках тремора. При этом полагается, что порог нейронного возбуждения определяется параметром

$$F = \Delta c / c = \text{const}, \quad (9)$$

где Δc – разность концентрации фотореагента, величина которого постоянна во всем диапазоне изменения яркости адаптации, угловых размеров стимула и времени его предъявления.

Данная модель максимальна усечена по количеству факторов влияния, включает в себя лишь самые значимые из них. Параметры модели и коэффициенты решения дифференциального уравнения умышленно принимают постоянные значения; поправочные или согласующие коэффициенты и функции, связанные с изменениями внешних условий восприятия, отсутствуют.

Основные результаты

Вычисление сигнала, как разности концентрации в крайних точках тремора, имеет аналитическое решение. Для стимула в форме круга предлагаемая модель дает зависимость порогового контраста от яркости адаптации, углового размера стимула и времени предъявления стимула в виде

$$C_{\text{th}} = \frac{(F/N)(1 + K_2 / (K_1 E N))}{(1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t))}, \quad (10)$$

где E – освещенность в плоскости сетчатки, K_2 и K_1 – коэффициенты фотохимического уравнения, F – порог нейронного возбуждения, N – поле суммации, t – время предъявления стимула.

Результаты моделирования для угловых размеров стимула, соизмеримых с размером фовеа, совместно с экспериментальными данными [1] представлены на рис. 2.

Наблюдается высокая сходимость модельных и экспериментальных данных. Кроме того

выражение (10) содержит в себе ряд известных законов физиологической оптики.

Если пренебречь переходными процессами, приравняв знаменатель единице, то получим следующие выражение

$$C_{th}NK_1EN = F(K_1EN + K_2). \quad (11)$$

При малой яркости адаптации $K_1EN < K_2$ выражение превращается в известный закон Рикко

$$C_{th}N^2 = (FK_2)/(K_1E). \quad (12)$$

В условиях большой яркости адаптации $K_1EN > K_2$ выражение превращается в закон Пипера

$$C_{th}N = F. \quad (13)$$

При переходе от контраста к яркости стимула правая часть выражений (12) и (13) при заданной яркости адаптации становится константой, и законы принимают свой привычный вид. Выражение (11) описывает все промежуточные состояния инварианта обмена пороговой яркости стимула на его угловой размер в зависимости от значения произведения EN .

Для описания восприятия вспышки разделим пороговый контраст при воздействии вспышки заданной длительности t_f на порого-

вый контраст при воздействии вспышки бесконечной длительности $t = \infty$.

$$C_{th}(t_f)/C_{th}(\infty) = 1/(1 - \exp(-(K_2 + K_1E)t_f)). \quad (14)$$

Полученное выражение зависит от длительности вспышки и яркости адаптации. При малых значениях показателя экспоненты после разложения в ряд Маклорена получаем для порогового блеска E_p закон Блоха–Шарпантье

$$E_p t_f = \text{const}. \quad (15)$$

Для вспышек длительностью более 0,1 с выражение (14) описывает закон Блонделя–Рея. На рис. 3 приведены модельные и экспериментальные данные для яркости адаптации 0,001 кд/м².

Более подробные материалы по пороговым характеристикам зрительной системы со стимулами больших угловых размеров при использовании естественного и искусственного зрачка и абсолютной чувствительности глаза будут приведены позднее в отдельной статье.

Результат моделирования треморного сигнала для синусоидальной миры также имеет аналитическое решение.

Если для контурного стимула сигналом является перепад концентрации фотореагента на контуре, то для градиентного объекта сигналом является перепад концентрации на градиенте. Для синусоидального стимула значение тре-

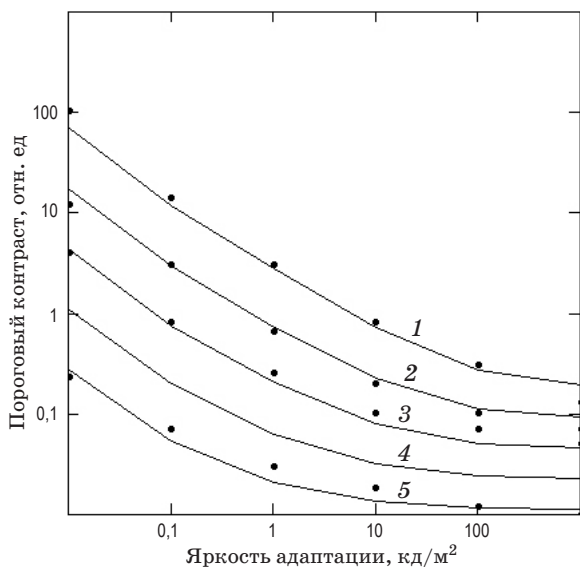


Рис. 2. Зависимость порогового контраста от яркости адаптации для различных угловых размеров стимула (угловые минуты). Данные моделирования показаны линиями 1–1' (угловая минута), 2–2', 3–3', 4–4', 5–5'. Данные работы [1] показаны точками 1–1', 2–2', 3–3', 4–4', 5–5'. $K_2 = 5$, $K_1 = 7$, $F = 0,18$.

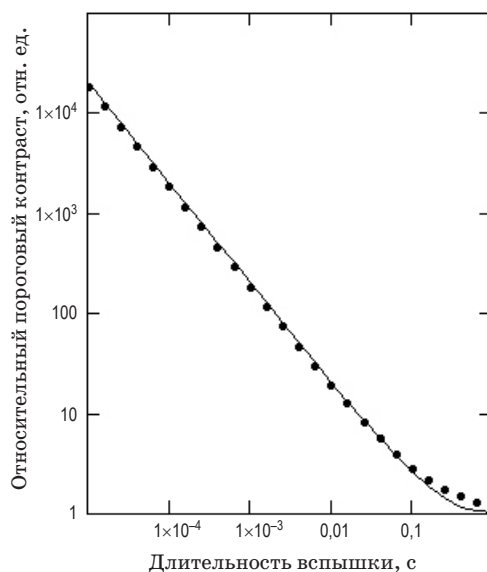


Рис. 3. Зависимость порогового контраста от времени вспышки. Данные моделирования показаны линией, законы Блоха–Шарпантье и Блонделя–Рея показаны точками.

морного модуляционного сигнала имеет аналитическое решение

$$M_{tr} = (4T/\pi) \sin(\pi a/T) \sin(\pi l/T), \quad (16)$$

где T – период синусоидальной миры, a – амплитуда тремора, l – размер фоторецептора.

Прохождение синусоидального стимула через оптическую систему глаза описывается передаточной функцией. Классические данные работы [5] аппроксимируются в модели следующим выражением

$$M_o = \sqrt{r^2 / (r^2 + (2\pi/T)^2)}; \quad (17)$$

$$r = 150 / D_p.$$

Передаточная функция зрительной системы, описываемая обратным значением пороговой глубины модуляции синусоиды, имеет следующее выражение

$$m^{-1} = \frac{M_{tr} M_o (1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t))}{(F/N)(1 + K_2 / K_1 EN)}. \quad (18)$$

Результаты моделирования и классические экспериментальные данные [16, 17] представлены на рис. 4.

Более подробно данные моделирования для различных значений яркости адаптации при восприятии синусоидальных решеток с огибающей равного углового размера, квадратных решеток равного количества периодов (трехпальные, пятипальные миры), сравнение с меандровыми решетками (мирами Фуко) будут приведены позднее в отдельной статье.

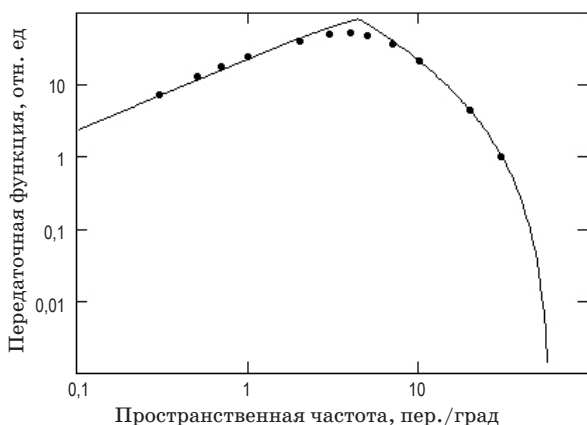


Рис. 4. Передаточная функция зрительной системы, поле зрения решетки – 10 градусов, яркость адаптации – 10 кд/м², данные моделирования показаны линией, данные из работы [16] показаны точками.

Обсуждения

Нетрудно видеть единство выражений пороговых характеристик при восприятии дисков и синусоидальных решеток. Формулы отличаются лишь модуляционным членом, в них отсутствуют поправочные коэффициенты и функции.

Конечно же предлагаемая вниманию модель не является единственной и тем более первой. Создание адекватной модели зрительной системы – крайне актуальная задача и она волновала многих ученых на протяжении столетий. Модель пороговых характеристик является важной частью общей модели, поскольку она позволяет численно описать механизмы формирования порогового ощущения. Из монографий последних лет можно назвать следующие работы [18–21]. Однако существует ряд феноменов восприятия, которые ставят ранее разработанные модели в затруднительное положение.

Первый феномен связан с остановкой изображения на сетчатке [13]. Изображение исчезает и формируется ощущение тьмы. При этом мы имеем воздействие всех первичных факторов восприятия кроме тремора и дрейфа: изображение проецируется на сетчатку, свет поглощается, фотореагент восстанавливается, формируется градуальный потенциал, но видения нет.

Второй феномен связан с восприятием равновеликих прямоугольников [3]. Наименьшими пороговыми контрастами обладает квадрат, и при изменении отношения сторон прямоугольника пропорционально данному отношению растет и пороговый контраст. Это входит в фундаментальное противоречие с классическими представлениями о зависимости порогового контраста от площади [22].

Третий феномен связан с различием восприятия синусоидальных и прямоугольных меандровых стимулов в области низких частот менее 4 циклов на градус. Разложение в ряд Фурье прямоугольного меандра дает почти равную по амплитуде первую гармонику. При этом на пространственной частоте 0,1 цикл/градус пороговые характеристики восприятия различаются более чем на порядок. Для описания данного феномена вводятся функции латерального торможения, весовые функции частотных каналов, что только усложняет систему и требует наличия соответствующих центров анализа данной информации.

Рассмотрим данные феномены с позиций предлагаемой модели в обратном порядке. На рис. 5 представлен анализ влияния составляющих передаточной функции зрительной системы.

Видно, что левая низкочастотная область передаточной функции зрительной системы формируется треморным модуляционным сигналом. Углы наклона обеих кривых совпадают. При этом в данной области два остальных компонента не вносят каких либо возмущений. Интересно отметить малую значимость оптической передаточной функции на передаточную функцию зрительной системы в целом. Она обладает наименьшей крутизной и при изменении яркости адаптации меняется незначительно. Именно треморный модуляционный сигнал формирует характерную зависимость передаточной функции зрительной системы от яркости адаптации и от расположения стимула на различных участках поля зрения.

Очевидно, что при восприятии прямоугольного меандра треморный модуляционный сигнал с точностью до оптической передаточной функции будет равен единице во всем диапазоне пространственных частот, что приводит к формированию характерной полки в области низких частот. При этом высокочастотные части кривых будут практически совпадать.

При рассмотрении феномена восприятия равновеликих прямоугольников рассмотрим умозрительный эксперимент при восприятии контура прямоугольника и двух параллельных прямых, равных длинной стороне прямоугольника. Ясно, что с увеличением длины линии пороговый контраст ее восприятия уменьшается. Но критическим для восприятия является короткая линия, как линия замыкания длинных линий в контур. Моделирование данной гипотезы дает решение, зависящее от яркости адаптации, и близкое к линейной зависимости для соотношения сторон от 1 до 10, что соответствует экспериментальным массивам, изложенным в [3].

Что же касается первого феномена, то он лежит в основе модели. Наличие световой нагрузки без тремора и дрейфа дает нулевой сигнал. Круг и мира Фуко представляют собой контурный объект. Синусоидальная решетка является градиентным объектом. Синусоида в пороговых условиях превращается в двухтоновой меандр, нарушая привычные соотношения преобразования Фурье. При этом видимый субъективно меандр имеет скважность, отличную от двух.

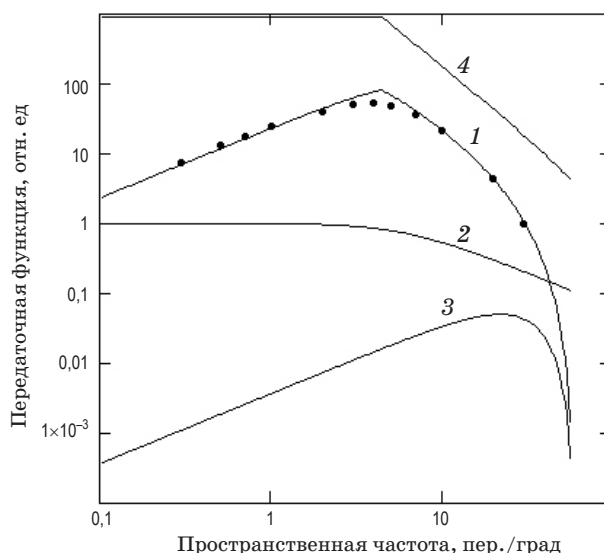


Рис. 5. Составляющие передаточной функции зрительной системы. Поле зрения решетки – 10 градусов, яркость адаптации – 10 кд/м², передаточная функция оптики глаза $M_o = 2$, треморный модуляционный сигнал $M_{tr} = 3$, величина обратная знаменателю выражения (18) – 4.

Такое положение сохраняется и в некотором диапазоне надпороговых условий восприятия. Кажется, что сама природа с улыбкой делает нам подсказку относительно того, что же для зрительной системы является сигналом.

В соответствии с моделью линии возбуждения формируются на границах или на градиентах яркости исходного изображения. В условиях порогового восприятия при замыкании линий возбуждения в замкнутый контур формируется двухтоновое ощущаемое изображение, один уровень которого принадлежит фону, второй уровень принадлежит стимулу. Данные физиологические последствия модели коррелируют с селективной организацией отделов зрительной коры [8].

Заключение

Разработана модель зависимости порогового контраста зрительной системы от внешних условий, в основу которой положен треморный модуляционный сигнал. Проведена апробация модели на экспериментальных массивах порогового восприятия дисков, синусоидальных и прямоугольных решеток, законах Рикко и Пипера для пространственного суммирования, Блоха–Шарпантье и Блонделя–Рея для временного суммирования сигнала. Показана сходимость результатов.

Предлагаемая модель описывает зависимость величины порога восприятия от яркости адаптации, углового размера стимула, времени предъявления стимула. Для конкретной формы стимула модель имеет простое аналитическое выражение, не содержит поправочные коэффициенты и функции, что делает ее удобной при проведении светотехнических расчетов и расчетов дальности действия оптических и оптико-электронных приборов.

Модель зависимости порогового контраста зрительной системы от внешних условий содержит минимально необходимое количество

факторов восприятия и может быть каркасом для последующего включения более тонких факторов влияния на пороговое и надпороговое восприятие.

Физиологическая трактовка модели коррелирует с селективной организацией отделов зрительной коры.

Введение треморной модуляции при проведении физиологических экспериментов на неподвижном глазе может оказаться полезным и позволит получить дополнительную информацию о работе различных отделов зрительной системы, начиная с сетчатки.

Приложение

Вывод формулы (10).

Решение дифференциального уравнения (6) имеет вид

$$c(t) = (c_0 - c_\infty) \exp(-(K_2 + K_1 E)t) + c_\infty, \quad (\text{п1})$$

где концентрация определяется по формуле

$$c = \frac{K_2}{K_1 E + K_2}. \quad (\text{п2})$$

Нормированное приращение концентрации должно быть больше порога F

$$\Delta c(t) = c_0 - c(t); \quad (\text{п3})$$

$$\frac{\Delta c}{c_0} = \frac{(c_0 - c_\infty)(1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t))}{c_0} \geq F. \quad (\text{п4})$$

Концентрация c_0 соответствует яркости адаптации L_a (освещенности в плоскости сетчатки E_a), концентрация c_∞ – яркости объекта L_a (E_0). Подставляя в формулу (п4) соответствующие значения концентрации из формулы (п2) получим следующие выражение

$$F = \frac{C_{\text{th}}(1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t))}{(C_{\text{th}} + 1 + K_2 / K_1 E)} \quad (\text{п5})$$

которое преобразуется к виду, соответствующему уравнению (10)

$$C_{\text{th}} = \frac{F(1 + K_2 / (K_1 E))}{1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t) - F}. \quad (\text{п6})$$

Поскольку значение коэффициента F мало, то во временном множителе в дальнейших расчетах он опускается. Следует также отметить, что при нормировке выражения (п3) на c_∞ коэффициент F во временном множителе отсутствует. Данный вопрос имеет свою физиологическую трактовку, которая будет приведена в отдельной работе.

При учете суммации формула (п6) приобретает окончательный вид

$$C_{\text{th}} = \frac{(F / N)(1 + K_2 / (K_1 EN))}{1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t)}. \quad (\text{п7})$$

* * * * *

ЛИТЕРАТУРА

1. Blackwell H.R. Contrast thresholds of the human eye // JOSA. 1946. V. 36. № 11. P. 624–643.
2. Blackwell H.R. Neural theories of simple discrimination // JOSA. 1963. V. 53. № 1. P. 129–160.
3. Мешков В.В., Матвеев А.Б. Физиологическая оптика и колориметрия. Основы светотехники. Ч. 2. М.: Энергоатомиздат, 1989. 432 с.

4. *Ллойд Дж.* Основы тепловидения. М.: Мир, 1978. 414 с.
5. *Campbell F.W., Gubisch R.W.* Optical quality of the human eye // *J. Physiology*. 1966. V. 186. P. 558–578.
6. *Альтман Я.А., Бигдай Е.В., Вартамян И.А., Говардовский В.И., Голубев В.Н., Егорова М.А., Лычаков Д.В., Островский М.А., Радионова Е.А., Самойлов В.О., Шелепин Ю.Е.* Биофизика сенсорных систем. СПб.: ИнформМед, 2007. 288 с.
7. *Хьюбел Д.* Глаз. Мозг. Зрение. Пер. с англ. / Под ред. Бызова А.Л. М.: Мир, 1990. 239 с.
8. *Николлс Дж.Г., Мартин А.Р., Валлас Б.Дж., Фукс П.А.* От нейрона к мозгу. Пер. с англ. / Под ред. Балабана П.М. и Гиниатуллина Р.А. М.: УРСС, 2003. 672 с.
9. *Глезер В.Д., Цуккерман И.И.* Информация и зрение. М.-Л.: АН СССР, 1961. 183 с.
10. *Лазарев П.П.* Ионная теория возбуждения. М.-П.: Самиздат, 1923. 175 с.
11. *Майзель С.О.* Трансформация лучистой энергии в сетчатке человеческого глаза. Центральное зрение. М.: КД Либроком, 2010. 264 с.
12. *Мешков В.В.* Основы светотехники. Ч. 1. М: Энергия, 1979. 368 с.
13. *Ярбус А.Л.* Роль движений глаз в процессе зрения. М.: Наука, 1965. 166 с.
14. *Izhikevich E.M.* Dynamical Systems in Neuroscience. Cambridge: MIT Press, 2007. P. 497.
15. *Hoch T., Volgushev S., Malyshev A., Obermayer K., Volgushev M.* Modulation of the amplitude of c-band activity by stimulus phase enhances signal encoding // *European Journal of Neuroscience*. 2011. V. 33. P. 1223–1239.
16. *Savoy R., McCann J.* Visibility of low-spatial-frequency sine-wave targets: Dependence on number of cycles // *JOSA*. 1975. V. 65. № 3. P. 343–350.
17. *Savoy R.* Low spatial frequencies and low number of cycles at low luminances // *Photogr. Sci. Eng.* 1978. V. 22. № 2. P. 76–79.
18. *Barten P.G.J.* Contrast sensitivity of the human eye and its effects on image quality. Knegsel: HV Press, 1999. 210 p.
19. *Бондарко В.М., Данилова М.В., Красильников Н.Н., Леушина Л.И., Невская А.А., Шелепин Ю.Е.* Пространственное зрение. СПб.: Наука, 1999. 211 с.
20. *Красильников Н.Н., Шелепин Ю.Е., Красильникова О.И.* Пространственно-временная функциональная модель первичных звеньев зрительной системы // *Оптический журнал*. 2004. Т. 71. № 7. С. 24–31.
21. *Herault J.* Vision: Images, Signals and Neural Networks. Models of Neural Processing in Visual Perception. Progress in Neural Processing. Singapore: World Scientific Publishing, 2010. V. 19. 287 p.
22. *Роуз А.* Зрение человека и электронное зрение. Пер. с англ. / Под ред. Вавилова В.С. М.: Мир, 1977. 216 с.