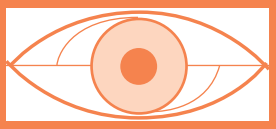
ISSN 0235-0092

Том 37, Номер 2 Апрель - Май - Июнь 2023

ЖУРНАЛ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ



www.sciencejournals.ru

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

300 лет Российская Академия Наук

СОДЕРЖАНИЕ

Том 37, номер 2, 2023

Обзоры

Проблемы и перспективы новых методов световой стимуляции в зрительной реабилитации
М. В. Зуева, В. И. Котелин, Н. В. Нероева, Д. В. Фадеев, О. М. Манько 93

Компрессия в слуховой системе
Д. И. Нечаев 119

Зрительная система

Реакция имаго огневки *Ostrinia scapulalis* на световые стимулы в ветровом тоннеле
М. И. Жуковская, О. Г. Селицкая, А. В. Щеникова, А. А. Мильцын, И. В. Грушевая, А. Г. Кончук, А. Н. Фролов 130

Анализ движений глаз при выполнении задачи мысленного воспроизведения маршрута на карте городской местности. Влияние типа меток и пола
А. Б. Кушнир, Е. С. Михайлова, Н. Ю. Герасименко, И. А. Казарезова 138

Электроретинографические исследования экипажа 8-месячного международного эксперимента SIRIUS 20/21
В. В. Нероев, И. В. Цапенко, В. И. Котелин, М. В. Зуева, О. М. Манько, А. М. Алескеров, Д. А. Подъянов 152

Слуховая система

Последовательная маскировка слуховых вызванных потенциалов у дельфина при монауральной и дихотической звуковой стимуляции: значение для эффекта предшествования и биосонара
А. Я. Супин, Е. В. Сысуева, Д. И. Нечаев, М. Б. Тараканов, В. В. Попов 162

Техническое зрение

Классификация сельскохозяйственных культур на основе анализа временных рядов вегетационного индекса с понижением их размерности
М. А. Павлова, Д. С. Сидорчук, Д. А. Бочаров 171

Contents

Vol. 37, No. 2, 2023

Review

Problems and prospects of new methods of light stimulation in visual rehabilitation
M. V. Zueva, V. I. Kotelin, N. V. Neroeva, D. V. Fadeev, O. M. Manko 93

Compression in the auditory system
D. I. Nechaev 119

Vizual system

The response of adult adzuki been borer *Ostrinia scapulalis* to light stimuli in a wind tunnel
M. I. Zhukovskaya, O. G. Selitskaya, A. V. Schenikova, A. A. Miltsyn, I. V. Grushevaya, A. G. Kononchuk, A. N. Frolov 130

Analysis of the gaze fixations in performance of mental recall of the route on a city map. Effects of landmark type and gender
A. B. Kushnir, E. S. Mikhailova, N. Yu. Gerasimenko, I. A. Kazarezova 138

Electroretinographic examinations of the crew members of the 8-month international experiment SIRIUS 20/21
V. V. Neroev, I. V. Tsapenko, V. I. Kotelin, M. V. Zueva, O. M. Manko, A. M. Aleskerov, D. A. Podyanov 152

Auditory system

Forward masking of the auditory evoked potentials in a dolphin at monaural and dichotic auditory stimulation: implications for the preceding effect and biosonar
A. Ya. Supin, E. V. Sysueva, D. I. Nechaev, M. B. Tarakanov, V. V. Popov 162

Technical vision

Classification of crops by NDVI time series of reduced dimensionality
M. A. Pavlova, D. S. Sidorchuk, D. A. Bocharov 171

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ, 2023, том 37, № 2, с. 93–118

ОБЗОРЫ

УДК 617.7-001.15:615.831

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ НОВЫХ МЕТОДОВ СВЕТОВОЙ СТИМУЛЯЦИИ В ЗРИТЕЛЬНОЙ РЕАБИЛИТАЦИИ

© 2023 г. М. В. Зуева[1,*], В. И. Котелин[1], Н. В. Нероева[1], Д. В. Фадеев[1], О. М. Манько[2]

[1] ФГБУ "Национальный медицинский исследовательский центр глазных болезней им. Гельмгольца" Минздрава России
105062 Москва, ул. Садовая-Черногрязская 14/19, Россия
[2] ФГБУН ГНЦ РФ "Институт медико-биологических проблем" РАН
123007 Москва, Хорошевское ш., 76А, Россия
**E-mail: visionlab@yandex.ru*

Поступила в редакцию 27.12.2022 г.
После доработки 14.03.2023 г.
Принята к публикации 24.03.2023 г.

Нейродегенеративные заболевания сетчатки, такие как возрастная макулярная дегенерация, глаукома, диабетическая ретинопатия остаются ведущими причинами слабовидения и слепоты в мире. Зрительная реабилитация больных, слабовидящих вследствие нейродегенеративных заболеваний сетчатки, требует решения проблем, связанных с нарушением структуры нейронных сетей и дефицитом, обеспечиваемых этими сетями зрительных функций. Несмотря на определенные успехи в применении инновационных методов терапии, актуальна разработка новых подходов к зрительной реабилитации для повышения качества жизни слабовидящих пациентов. В зрительной реабилитации широко применяют не только медикаментозные, но и разнообразные нефармакологические стратегии терапии для защиты и восстановления структуры сетчатки и ее функции. Среди них отдельную нишу занимают технологии зрительной стимуляционной терапии (фототерапии), анализ основных аспектов которых является задачей данного обзора. Вектор новых исследований в области фототерапии направлен на разработку методов, способных максимизировать пластичность зрительной системы для повышения эффективности ее защиты и восстановления при нейродегенеративной патологии. В этой связи большой потенциал в зрительной реабилитации имеют новые технологии фрактальной фототерапии.

Ключевые слова: нейродегенеративные заболевания, связанные с возрастом заболевания сетчатки, слабовидение, зрительная реабилитация, нейропластичность, фототерапия, фотобиомодуляция, биоритмы, фрактальная динамика

DOI: 10.31857/S0235009223020075, **EDN:** QTGBIU

ВВЕДЕНИЕ

Нейродегенеративные заболевания центральной нервной системы (ЦНС) нередко характеризуются глазными симптомами, предшествующими клиническим проявлениям нейродегенеративных состояний. Связанные с возрастом дегенеративные заболевания сетчатки, являющиеся ведущими причинами слепоты, такие как возрастная макулярная дегенерация (ВМД), глаукома и диабетическая ретинопатия (ДР), характеризуются признаками вовлечения в патологический процесс головного мозга и разделяют с мозгом некоторые общие механизмы нейродегенерации. Отсутствие эффективной лекарственной терапии этих заболеваний делает особенно актуальным совершенствование методов зрительной реабилитации (и нейрореабилитации) для улучшения зрительных функций, от которых зависит повышение качества жизни, физической самостоятельности и социализации слабовидящих пациентов.

При нейродегенеративных заболеваниях сетчатки и мозга для зрительной реабилитации широко используют не только лекарственные, но также немедикаментозные способы нейропротекции и нейрореабилитации. Разрабатываются методы терапии, основанные на внутренне присущем мозгу свойстве пластичности – его способности меняться при изменении входных сигналов от внутренней или внешней среды. Эти методы направлены на максимизацию пластичности и стимулирование репаративных способностей головного мозга и сетчатки с целью восстановления поврежденных нейронных сетей или построения новых путей для компенсации функционального и когнитивного дефицита. Среди них отдельный интерес представляют технологии зрительной сенсорной стимуляционной терапии,

основные аспекты которых обсуждаются в данном обзоре.

РИТМИЧЕСКАЯ ЭКЗОГЕННАЯ СТИМУЛЯЦИЯ И УВЛЕЧЕНИЕ МОЗГОВЫХ ВОЛН

Известна высокая чувствительность головного мозга к ритмическим воздействиям. Мозг улавливает экзогенные ритмы окружающей среды и искусственные ритмы, используемые в стимулирующей терапии, получая представления об окружающей среде и адаптируясь к ней. После первого описания Хансом Бергером электроэнцефалограммы (ЭЭГ) в 1929 г. (Berger, 1929), последующие многочисленные исследования документировали синхронизацию доминирующего ритма электрической активности головного мозга с ритмом внешнего воздействия (Barlow, 1957; 1960; Lazarev et al., 2001; Huang, Charyton, 2008; Tang et al., 2014; Zhang et al., 2016; Хараузов и др., 2021). Влияние внешнего ритма на ЭЭГ связывают с феноменом "увлечения мозговых волн" (Tang et al., 2014; Zhang et al., 2016; Srinivasan et al., 2020). Воздействие светового ритма на ЭЭГ может быть опосредовано первичным воздействием света на фоторецепторы с последующим влиянием на временную структуру и паттерн активности нейронов на всем зрительном пути.

Ритмы активности мозга, нарушенные в определенных диапазонах, могут служить селективной мишенью стимуляционной терапии. Известно, например, что клинические симптомы болезни Паркинсона (БП) и поведенческие нарушения связаны с изменением активности мозга в бета-диапазоне (Heinrichs-Graham et al., 2014; Herz et al., 2014). Изменения активности в альфа-диапазоне отмечают после инсульта и черепно-мозговой травмы (Westlake et al., 2012; Laaksonen et al., 2013). При шизофрении ослабление рабочей памяти и других когнитивных функций связано с аномальным ритмом осцилляций в гамма-диапазоне (Shin et al., 2011; Uhlhaas et al., 2008). Гамма-ритм в диапазоне 25–100 Гц имеет ключевое значение для здоровой активности головного мозга и когнитивных функций, включая память (Babiloni et al., 2004; Roux et al., 2012), зрительное восприятие (Rodriguez et al. 1999), контроль зрительного внимания (Baldauf, Desimone, 2014) и многое другое. У пациентов с болезнью Альцгеймера (БА) мощность и частота гамма-ритма снижены по сравнению с когнитивно здоровыми пожилыми людьми (Koenig et al., 2005; Basar et al., 2016).

В технологиях неинвазивной стимуляции мозга ритмические режимы разделяют на две группы ("прямой" и "косвенный" режимы), в зависимости от эффекта, оказываемого ими на ЭЭГ (Siebner et al., 2010). "Прямым" называют частотный режим, соответствующий диапазону нарушенного ритма ЭЭГ, который связан с прямой интерференцией частоты стимуляции и частоты генератора (Zaehle et al., 2010; Thut et al., 2011; Pogosyan et al., 2009). Примером "косвенного" режима является непрерывная стимуляция тета-всплеска, которая в ЭЭГ покоя усиливает активность в тэта-диапазоне и снижает в бета-диапазоне (Thut et al., 2011). Однако различные режимы магнитной и электрической транскраниальной стимуляции мозга не относятся к полностью безопасным методам стимулирующей терапии, что ограничивает их применение определенными клиническими состояниями. В то же время зрительные, слуховые, комбинированные аудиовизуальные ритмы и сенсорные стимулы других модальностей являются адекватными раздражителями для сенсорных систем и при низких безопасных интенсивностях легко увлекают колебательную активность головного мозга. Прерывистую сенсорную стимуляцию применяют при заболеваниях и травматических повреждениях головного мозга, в терапии нарушений сна, депрессии, для улучшения настроения и когнитивных функций (Siever, Collura, 2017; Srinivasan et al., 2020; Pino, 2022).

Показано, что у пациентов с БА и у животных моделей БА захват гамма-ритма при помощи экзогенной ритмической сенсорной стимуляции может эффективно ослаблять проявления БА (Iaccarino et al., 2016; Martorell et al., 2019; Adaikkan et al., 2019). Фотостимуляция трансгенных мышей с БА мелькающим светом с частотой 40 Гц снижала уровень бета-амилоида (Aβ) и фосфорилированного тау-белка в мозге и улучшала когнитивные функции. Недавние клинические испытания у пациентов с БА также показали, что фотостимуляция в гамма-диапазоне частот может уменьшить потерю функциональной связности и атрофию головного мозга, улучшить когнитивные функции и некоторые патологические маркеры БА, и этот эффект зависим от параметров стимуляции (McDermott et al., 2018; Traikapi, Konstantinou, 2021; Lee et al., 2021; Park et al., 2022).

Известно, что низкочастотная сенсорная стимуляция оказывает физиологические эффекты в диапазоне 3–30 Гц, причем низкоинтенсивные прерывистые (организованные во времени) сенсорные стимулы способны усиливать терапевтические эффекты по сравнению с непрерывными стимулами (цит. по Salansky et al., 1998). Низкоинтенсивная световая стимуляция может изменять корковую активность и улучшать эпизодическую память, как у молодых, так и пожилых взрослых при использовании определенных частот стимуляции. Мелькающие зрительные стимулы с частотой 9.5–11.0 Гц модулировали корковую активность и улучшали эпизодическую память и у молодых, и у пожилых лиц (Williams, 2001; Williams et al., 2006). Этот эффект чувствителен к частоте стимуляции: у когнитивно здоровых

пожилых людей достоверно улучшалось припоминание слов в отдаленные сроки после их запоминания только после предъявления вспышек с частотой, близкой к 10.2 Гц, но эффект исчезал при частоте ниже 9.0 и выше 11.0 Гц (Williams et al., 2006).

В работах А.И. Федотчева, А.Т. Бондаря и соавторов отмечается, что низкоинтенсивные прерывистые стимулы могут вызывать значительные физиологические реакции, которые авторы связывают с неспецифическими механизмам адаптации ЦНС и резонансным взаимодействием параметров прерывистой стимуляции с собственными ритмами мозга (цит. по Федотчев, 2001; Федотчев, Бондарь, Акоев, 2001). Показано, что при низкой интенсивности ритмичные сенсорные стимулы при определенных параметрах вызывают резонансную активацию доминирующих в состоянии покоя спектральных компонент ЭЭГ, собственного генератора альфа-ритма (Федотчев, Бондарь, 1993; 1996; Федотчев, 2001; Федотчев, Бондарь, Акоев, 2001), а при высокой интенсивности стимулов – выраженную резонансную реакцию для многих ритмов ЭЭГ. В обзорах (Федотчев, Бондарь, 1996; Salansky et al., 1998) резонансные явления в системах организма и взаимодействие внешней стимуляции с эндогенными ритмическими процессами рассматриваются как факторы, имеющие решающее значение для опосредования терапевтических эффектов. Авторы отмечают, что синхронизация параметров сенсорной стимуляции частотами, соответствующими ритмам собственных генераторов ЭЭГ, может лежать в основе терапевтических эффектов при сенсорной стимуляционной терапии. Описываются методы использования резонансной терапии, основанные на биологической обратной связи: сенсорной стимуляции, параметры которой модулируются по внутренним частотам ЭЭГ и эндогенным ритмам организма (Salansky et al., 1998).

Следует также отметить, что в критическом обзоре (Guevara Erra et al., 2017), посвященном нейральной синхронизации и нелинейной динамике, обращается специальное внимание на условность применяемых в нейробиологии терминов. Например, понятие увлечения (уноса, захвата) колебаний обычно ограничивают фазовой синхронизацией, но не блокировкой частоты, хотя синхронизация проявляется и в фазовой, и в частотной синхронизации (Pikovsky et al., 2003). Рамон Гевара Эрра и соавт. (Guevara Erra et al., 2017) также подчеркивают, что увлечение можно легко спутать с резонансом – откликом пассивной системы на внешнее ритмическое воздействие и рекомендуют осторожнее использовать этот термин нелинейной динамики в нейробиологии.

Несмотря на то что экзогенные ритмичные сигналы любой модальности эффективно захватывают определенные биоритмы организма, свет относится к ключевым синхронизирующим сигналам среды. Ритмичность функций организма и регуляция эндогенных биологических ритмов играют важную роль в адаптации к окружающей среде, влияют на заболеваемость, продолжительность жизни и когнитивные функции (обзор von Gall, 2022). Клетки мозга и периферические клетки демонстрируют циркадное колебательное поведение, регулируемое молекулярным часовым механизмом. Нарушения циркадной регуляции ритмической активности головного мозга могут быть одним из сопутствующих факторов патогенеза некоторых заболеваний, связанных с нарушением циркадианных ритмов (Hastings et al., 2003). Многие молекулярные пути, участвующие в нейродегенерации, находятся под циркадной регуляцией, зависящей от супрахиазматического ядра гипоталамуса (СХЯ) – основного циркадного водителя ритма. Показано, что СХЯ претерпевает высокопластические изменения на клеточном и сетевом уровнях при различных условиях освещения (Porcu et al., 2018).

Нарушение передачи сигналов внутриклеточного часового механизма и центральной регуляции ритма сна и бодрствования (и других биоритмов) обнаружено при старении и связанных с возрастом нейродегенеративных заболеваниях мозга и сетчатки, включая БП и БА (Pantazopoulos et al., 2018), шизофрению (Bonaconsa et al., 2013), глаукому и другие состояния (Jean-Louis et al., 2008). Показана высокая чувствительность к световым стимулам циркадной системы человека, перезагрузка которой возможна даже при кратковременном воздействии (в течение 15 с) очень короткими, миллисекундными вспышками света (Najjar, Zeitzer, 2016; Rahman et al., 2017; Kaladchibachi, Fernandez, 2018). При повторном применении светостимуляции эффекты быстрых мельканий сохраняются (Najjar, Zeitzer, 2016), поэтому повторяющиеся световые воздействия увеличивают вероятность индуцированных светом изменений в головном мозге (Kaladchibachi, Fernandez, 2018).

Важно отметить, что безопасность ритмичной стимуляции периодическими импульсами для мозга и сетчатки еще недостаточно изучена. Слабый интерес к этой теме объясняется тем, что во всех исследованиях применяются заведомо низкие, безопасные для сетчатки мощности стимулов, которые намного ниже предельно допустимых для повреждения сетчатки уровней мощности. Исключением является широко изученная тема по опасности прерывистой световой стимуляции у фоточувствительных субъектов, у которых она вызывает пароксизмальную реакцию, выявляемую на ЭЭГ (Verotti et al., 2005). У некото-

рых пациентов судороги также возникают в ответ на высококонтрастные изображения и полоски (Wilkins et al., 2004). Мелькающие зрительные стимулы вызывают пароксизмы у людей со светочувствительной эпилепсией. Потенциальный риск представляет прерывистое изменение параметров зрительного стимула в диапазоне от 3 до 70 Гц при наибольшей вероятности судорог при частоте стимула в диапазоне от 15 до 20 Гц (Wilkins et al., 2010).

ФОТОТЕРАПИЯ В ОФТАЛЬМОЛОГИИ

Фототерапия имеет давние традиции в медицине. Во многих странах Древнего Мира использовали различные виды гелиотерапии (Ellinger, 1957; McDonagh, 2002; Ingold, 2015). Научно-технический проект по использованию электрических ламп в фотобиологических экспериментах и клинических испытаниях начался в 19 веке после новаторской работы Нильса Риберга Финсена, который разработал первый искусственный источник света и считается основателем современной фототерапии (Finsen, 1899; Ingold, 2015). В России светолечение в течение многих лет также широко использовалось в различных областях медицины (Gamaleya, 1977) и продолжает использоваться в настоящее время. Исторический экскурс в проблему фототерапии не входит в задачи нашего исследования. Отметим только, что в последнее десятилетие 20 века и первое десятилетие 21 века активно развивались новые устройства и технологии электростимуляции и фотостимуляции для лечения заболеваний органа зрения. Среди них отдельный интерес вызывают аппараты для так называемой “биоуправляемой хронофизиотерапии”, учитывающие индивидуальные особенности пациента. Терапевтическое воздействие таких приборов проводится стимулами (световыми или электрическими), синхронизированными по принципу обратной связи с фазами увеличения кровенаполнения ткани, ритмов вдоха и систолы сердца пациента (Комаров и др., 1994; Загускин, 2018). Предполагается, что методы биоуправляемой хронофизиотерапии исключают побочные эффекты и привыкание, и повышают эффективность профилактики и лечения. В своей работе (Загускин, 2010) автор полагает, что в механизмах наблюдаемых эффектов играют роль эндогенные ритмы золь-гель переходов в жизнедеятельности клетки, которые могут синхронизироваться и изменять фазу при внешних воздействиях, влияя на концентрацию кальция в цитозоле, агрегацию митохондрий и эндоплазматического ретикулюма, и таким образом регулировать уровни энергетического обмена и биосинтеза.

После изобретения лазера в клинической практике сразу начали применять низкоинтенсивную лазерную терапию (Mester et al., 1968; Москвин, 2008; Rojas, Gonzalez-Lima, 2011; Chung et al., 2012). В дальнейшем большое внимание стало привлекать лечение заболеваний сетчатки видимым светом в дальней красной и ближней инфракрасной области (БИК) спектра при помощи светодиодных (СД) ламп и других широкополосных источников света (Heiskanen, Hamblin, 2018). Фототерапию красным и БИК светом низкой интенсивности, формируемым любыми источниками света, называют фотобиомодуляцией (ФБМ). Фотобиомодуляцию определяют как “механизм, при помощи которого неионизирующее оптическое излучение в видимом или ближнем инфракрасном спектральном диапазоне поглощается эндогенными хромофорами, вызывая фотофизические и фотохимические процессы, не вызывая термического повреждения, что приводит к физиологическим изменениям и терапевтическим преимуществам” (Anders et al., 2019; Klausner et al., 2022). В многочисленных исследованиях показан терапевтический и нейропротекторный эффект ФМБ при самых различных видах офтальмопатологии: ВМД (Begum et al., 2013), ДР (Tang, Herda, Kern, 2014; Cheng et al., 2018), пигментном ретините (Ivandic, Ivandic, 2014; Eells et al., 2004; Albarracin, Valter, 2012), ретинопатии недоношенных (Natoli et al., 2013; Albarracin et al., 2013), оптических нейропатиях разного генеза (Eells et al., 2003; Giacci et al., 2014) и других заболеваниях (Quirk et al., 2012; Johnstone et al., 2016; Geneva, 2016).

Терапия низкоинтенсивным лазерным светом в длинноволновом диапазоне спектра (600–1000 нм) защищает от повреждения нейроны и другие клетки сетчатки (Rojas et al., 2008; Eells et al., 2004) и модулирует экспрессию генов, связанных с воспалением, окислительным метаболизмом и апоптозом (Natoli et al., 2010). ФБМ может останавливать или замедлять гибель нейронов при гипоксии, токсическом поражении нервной ткани, при генетических мутациях и митохондриальной дисфункции (Johnstone et al., 2016). Реализует свои эффекты ФБМ через фотохимическое преобразование красного и БИК света низкой интенсивности (Karu 1999; 2005). В многочисленных исследованиях обсуждаются механизмы ФБМ, которые могут лежать в основе защитных и терапевтических эффектов низкоинтенсивной лазерной и СД терапии (Карy, Афанасьева, 1995; Silveira et al., 2007; Москвин, 2008; Chung et al., 2012). Предполагается, что ФБМ перспективна как неинвазивный терапевтический подход к лечению заболеваний сетчатки, угрожающих зрению, таких как токсическая дегенерация сетчатки, вызванная метанолом, ретинопатия недоношенных, ДР, наследственная оптическая нейропатия Лебера, ВМД, амблиопия и другие (цит. по Bergandi et al., 2021).

Отметим также, что слабый красный свет наряду с кратковременной ишемией относится к самым известным пред-кондиционирующим стимулам (Das, Das, 2008; Agrawal et al., 2014; Gidday, 2018; Зуева и др., 2020). Кондиционирующим называют не повреждающее сетчатку, ограниченное по силе и продолжительности воздействие потенциально повреждающих факторов, которое защищает ее от тяжелого повреждения, вызванного последующим более длительным или мощным стрессорным воздействием (Gidday, 2018). Обнаружено, что повреждение сетчатки можно смягчить, если ее предварительно подвергнуть экспозиции к низким уровням яркого света или кратковременной ишемии, которое активирует адаптивную реакцию сетчатки (Agrawal et al., 2014; Gidday, 2018; Das, Das, 2008; Koch et al., 2014). Защита сетчатки обеспечивается адаптивными эпигенетическими реакциями на кондиционирующий стресс.

Сопоставить эффективность применяемых сегодня методов фототерапии для зрительной реабилитации, к сожалению, не представляется возможным в связи с отсутствием сравнительных исследований с объективными методами доказательной медицины. Обсуждаемые исследования резко различаются по дизайну и задачам, а также методам оценки (субъективным и объективным) результатов терапии. Отметим, однако, что для повышения качества жизни пациента может быть существенным даже незначительное с точки зрения исследователя (и статистики) улучшение зрительных функций. Поэтому все подходы к зрительной реабилитации при помощи разнообразных методов ритмической фотостимуляции достойны внимания и дальнейших исследований.

РОЛЬ ВРЕМЕННОЙ СТРУКТУРЫ СВЕТОВОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ В ФОТОТЕРАПИИ

Физические и физиологические динамические системы по наличию случайных параметров разделяют на стохастические, детерминированные или детерминированно-хаотические, или фрактальные (Анищенко, 1997). Под “случайностью” понимают непредсказуемость изменений либо предсказуемость с определенной вероятностью. В детерминированных процессах состояние системы полностью определяется начальными значениями и может быть предсказано для любого момента времени. Для стохастических процессов знание их поведения в некотором интервале времени позволяет определить лишь вероятностные характеристики поведения системы вне изученного интервала. Состояние детерминированно-хаотических процессов определяет ограниченное количество факторов.

Цитируя работу В.С. Анищенко (Анищенко, 1997), под “динамической системой” (механической, физической, химической и биологической) мы понимаем “любой объект или процесс, для которого однозначно определено понятие состояния как совокупности некоторых величин в данный момент времени и задан закон, который описывает изменение (эволюцию) начального состояния с течением времени”. Физиологические процессы также относят к динамическим системам. Их можно рассматривать как процессы с детерминированными параметрами (например, колебания с неизменным периодом и амплитудой), стохастические (такие, как “белый шум”), и процессы, называемые детерминированно-хаотическими (“розовый”, фрактальный или фликкер-шум), что подчеркивает наличие некоторой повторяемости случайных величин. Для обозначения таких сложных процессов, математическим образом которых служит странный аттрактор, также используются термины “динамическая стохастичность” и “детерминированный хаос”” (Анищенко, 1997; Шустер, 1988; Неймарк, Ланда, 1987).

Поскольку в физиологии термин “система” традиционно используется в другом значении, а под “динамической системой” часто понимают ее математическую модель, мы будем говорить о флуктуации физиологических параметров – динамике физиологических процессов. Сложные флуктуации физиологических параметров, основываясь на определении Бенуа Мандельброта “Фракталом называется структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому” (Mandelbrot, 1982; Федер, 1991), можно представлять, пользуясь математическим аппаратом теории фракталов. Установлено, что понятие фрактала может быть применено не только к неправильным геометрическим формам, но и к сложным процессам (Mandelbrot, 1982; Peng et al., 1993; Yamamoto, Hughson, 1994). Фрактальные процессы генерируют нерегулярные колебания в различных временных масштабах, т.е. являются инвариантными во времени аналогично геометрическим фракталам, обладающим пространственной инвариантностью. Качественное представление о самоподобной природе фрактальных процессов может быть получено путем построения графиков их флуктуаций при различном временном разрешении (Goldberger, 1996; 2002).

Спектральная плотность шумов (распределение мощности сигнала по частотам) описывается функцией $1/f^{\beta}$. Белым шумом называют абсолютно случайные, не коррелированные флуктуации со спектральной плотностью $1/f^{0}$, равномерной на всех частотах и с дисперсией, равной бесконечности. Коричневый (или броуновский) шум характеризуется слабо коррелированной нели-

нейной динамикой и спектральной плотностью, пропорциональной $1/f^2$. Фрактальным является только розовый шум с обратно пропорциональной зависимостью спектральной плотности мощности от частоты $1/f^1$ (Chen, 2012). Розовый шум $1/f$ доминирует в природе и описывает динамику разливов рек, флуктуации интенсивности дорожного движения, космических излучений и климатических данных, звуки человеческой речи, музыку и многие другие процессы (Lowen, Teich, 1993; Storch et al., 2002; Halley, Inchausti, 2004; Vasseur, Yodzis, 2004).

Значения физиологических параметров всегда флуктуируют во времени. В многочисленных исследованиях документированы свидетельства наличия самоподобной фрактальной структуры (масштабной инвариантности) природных объектов, а также анатомических структур и физиологических ритмов в теле здорового человека (Mandelbrot, 1982; Goldberger et al., 2002; Taylor et al., 2005, 2011; Zueva, 2015; Зуева, 2018б; Di Ieva et al., 2014; 2015). Отмечено, что фрактальные структуры часто проявляют фрактальную динамику. В силу своей избыточности и нерегулярности, фрактальные структуры прочны и устойчивы к повреждениям, и играют жизненно важную роль в здоровых физиологических функциях (Goldberger, Ridney, West, 1990; Goldberger, 1996; Goldberger, 2002).

Фрактальный анализ временных рядов показывает, что флуктуации параметров многих физиологических процессов здорового организма, такие как сердцебиение, дыхание, походка человека, ритмы ЭЭГ колеблются сложным образом даже в состоянии покоя, генерируют статистически самоподобные флуктуации в разных временных масштабах (Goldberger, Ridney, West, 1990; Goldberger et al., 2002; Lipsitz, 2006). При этом фрактальная сложность, самоподобная временная структура различных физиологических процессов, теряется при заболеваниях и старении, снижая адаптивные способности человека (Goldberger, 1997; 2002; Hausdorff et al., 2001).

Важно отметить, что многие нейроны в СХЯ, главных биологических часах млекопитающих, автономно производят сложные паттерны спайков. При этом около 90% нейронов СХЯ демонстрируют истинно фрактальные паттерны флуктуаций межимпульсных интервалов (Kim et al., 2005). Фрактальный анализ выявил наличие степенного закона типа $1/f$ в последовательностях (флуктуациях) межимпульсных интервалов. Эта фрактальная динамика сохранялась после применения бикукуллина, антагониста ГАМК-рецепторов, доказывая, что фрактальная детерминированно-хаотическая активность является неотъемлемым свойством популяции нейронов СХЯ.

С одной стороны, документированы фрактальные паттерны не только геометрии нейронных сетей, ветвления отростков, но и активности здорового мозга (Teich et al., 1997; Rabinovich, Abarbanel, 1998; Di Ieva et al., 2014, 2015). С другой стороны, упрощение структуры нейронных сетей (Geula, 1998) и ритмов активности головного мозга характеризуют дегенеративные заболевания (Li et al., 2008; Zhang et al., 2015; Liu et al., 2016; Yuvaraj, Murugappan, 2016). Описано нарушение динамки разрядов нейронов в зрительной системе при дегенерации сетчатки (Teich et al., 1997; Lowen et al., 2001; Zeck, 2016), упрощение сложности ветвления сосудов сетчатки при диабетической ретинопатии (Cheung et al., 2009) и дендритного ветвления в латеральном коленчатом теле при экспериментальной глаукоме (Ly et al., 2011). Сложность структуры любого объекта или системы количественно описывает ее фрактальная (или дробная) размерность (D) (Mandelbrot, 1983).

Поскольку в процессе эволюции зрительная система человека адаптировалась к обработке информации фракталов среднего диапазона D, которые преобладают в природе (Taylor, 2011; 2021), пространственная и временная структуры входящей сенсорной информации могут быть ключевым фактором, от которого зависит здоровье мозга (Zueva, 2015). Исследования показывают, что для наблюдателя эстетическая привлекательность естественных и искусственных геометрических фракталов зависит от визуальной сложности фракталов, и большинство наблюдателей предпочитают фрактальные изображения средней сложности 1.3–1.4 (Ask, Sprott, 1996; Taylor et al., 2005; Taylor, Sprott, 2008; Taylor et al., 2011; Пьянкова, 2016; 2019). Отмечено также, что наиболее приятная для слуха музыка имеет фрактальное измерение, близкое к 1.4 (Hazard et al., 1998–1999). Поэтому логично использовать фрактальные сигналы для синхронизации ритмов физиологических колебаний с экзогенными ритмами (естественными и искусственными) для сохранения, поддержания и восстановления сложной динамики, типичной для здорового организма. Предполагается, что при фотостимуляции использование оптических сигналов с фрактальной структурой изменения интенсивности во времени будет способствовать восстановлению зрительной системы и функции мозга посредством активации нейропластичности (Zueva, 2013; 2015; Зуева и др., 2018а,б). Динамические зрительные фракталы, такие как реализующие фрактальное изменение яркости во времени, могут использоваться в методах диагностики и лечения заболеваний головного мозга, и сетчатки, и зрительной реабилитации (Zueva, 2013; 2015; 2018а,б; Cheng et al., 2014). Учитывая данные литературы, сигналы со средними значениями D (от 1.3 до 1.5) наиболее

перспективны для фрактальной фототерапии (Зуева и др., 2018б; 2019; Нероев и др., 2022в).

Несмотря на снижение потенциала нейропластичности по сравнению с периодом детства, зрелый головной мозг обладает достаточно высокой пластичностью, чтобы обеспечивать его адаптацию к изменяющимся условиям среды (Gilbert, Li, 2012). Однако при старении происходит дальнейшее снижение адаптивной пластичности, зависимое от индивидуальных генетических и эпигенетических факторов (Gilbert, Li, 2012), которое ограничивает у пожилых людей способность адаптироваться к новым вызовам среды и восстанавливать структуру нейрональных сетей и функцию зрительной системы и всего мозга после повреждений различной этиологии. Более того, потенциал нейропластичности существенно снижается при нейродегенеративных заболеваниях (Pascual-Leone et al., 2011), еще более сужая внутренне присущие ЦНС возможности нейровосстановления.

Поэтому сложно ожидать высоких клинических результатов для любых (медикаментозных и нефармакологических) подходов к нейрореабилитации, которые адресуются к сниженной нейропластичности. Кроме того, вызванное возрастными заболеваниями упрощение пространственной и временной структуры воспринимаемых сигналов окружающей среды (например, вследствие катаракты или снижения временной, или пространственной контрастной чувствительности) может усугублять уже имеющиеся нарушения структуры и активности головного мозга. Для усиления положительного результата любых стратегий восстановления структуры и функции сетчатки необходимо сначала максимизировать нейропластичность ЦНС. Мы полагаем, что комбинированное применение методов, направленных на усиление пластичности, и традиционных методов зрительной реабилитации должно существенно повысить ее результативность.

Особое внимание заслуживает факт параллельности нарушений при нейродегенеративных заболеваниях потенциала нейропластичности и динамики флуктуаций физиологических ритмов. Параллельность процессов сама по себе еще не доказывает их причинно-следственную связь, но она, несомненно, связывает эти процессы и позволяет ожидать их возможного взаимного влияния при стратегиях зрительной реабилитации и нейрореабилитации, направленных на максимизацию нейропластичности.

ФРАКТАЛЬНАЯ ФОТОТЕРАПИЯ

В первом СД фрактальном фотостимуляторе, воздействие которого на сетчатку изучалось в экспериментальных исследованиях, программа управляла флуктуациями интервалов между световыми вспышками (Зуева и др., 2015). Излучатель создавал самоподобный паттерн сигнала, в котором прогрессивно сокращался временной интервал между соседними импульсами, а каждый световой стимул в свою очередь представлял собой пачку импульсов с такой же схемой сокращения межимпульсных интервалов (излучатель реализовал четыре таких вложения) (рис. 1). Блок вспышек обеспечивал усредненную яркость излучения в ганцфельд сфере, равную 30 кд/м^2 $\pm$ $\pm$ 10%.

После двухнедельного курса фотостимуляции кроликов при помощи этого устройства (один сеанс в день в течение 5 мин) электроретинографическое исследование показало возрастание амплитуды *b*-волны скотопической ЭРГ, измеренной от пика волны-а, и укорочение пиковой латентности *b*-волны, что авторы связывают с ускорением трансмиссии сигнала между нейронами первого и второго порядка (Zueva et al., 2017). В дальнейшем применяемая в аппаратуре фрактальной фототерапии программа, обеспечивающая изменение интенсивности излучения $I(t)$ гомогенного экрана стимулятора, была усовершенствована – в настоящее время вместо последовательных включений засветки экрана интенсивность $I(t)$ формируется в соответствии с фрактальной функцией, как указано в работах (Зуева, Каранкевич, 2018; Зуева и др., 2019; Нероев и др., 2022а,б) (рис. 2).

Поскольку самоподобие и дробная (топологическая) размерность являются определяющими свойствами фрактала, задать фрактальную структуру означает задать закон изменения формы. Многочисленная литература демонстрирует, что при помощи самоподобия можно сконструировать фрактальный объект и процесс наиболее простым образом (Смирнов, Спиридонов, 2013). Функция Вейерштрасса является одним из примеров аналитического задания фрактала. По мере изменения масштаба профиль фрактальной функции повторяет сам себя (Смирнов, Спиридонов, 2013). В идеализированной модели свойство самоподобия сохраняется на всех масштабах. Однако учитывая ограничения дискретной техники, в нашем устройстве сигнал, безусловно, представляет собой лишь приближение к строго определенному аналитическому фракталу. Известно, что и физиологические системы не являются инвариантными во всех масштабах, и имеются верхние и нижние границы флуктуаций параметров биологических систем, в пределах которых применимо масштабно-инвариантное поведение (Goldberger, Ridney, West, 1990; Goldberger, 1996).

В нашем устройстве для фрактальной фотостимуляции паттерн сигнала на следующем уровне самоподобия повторяет паттерн на предыду-

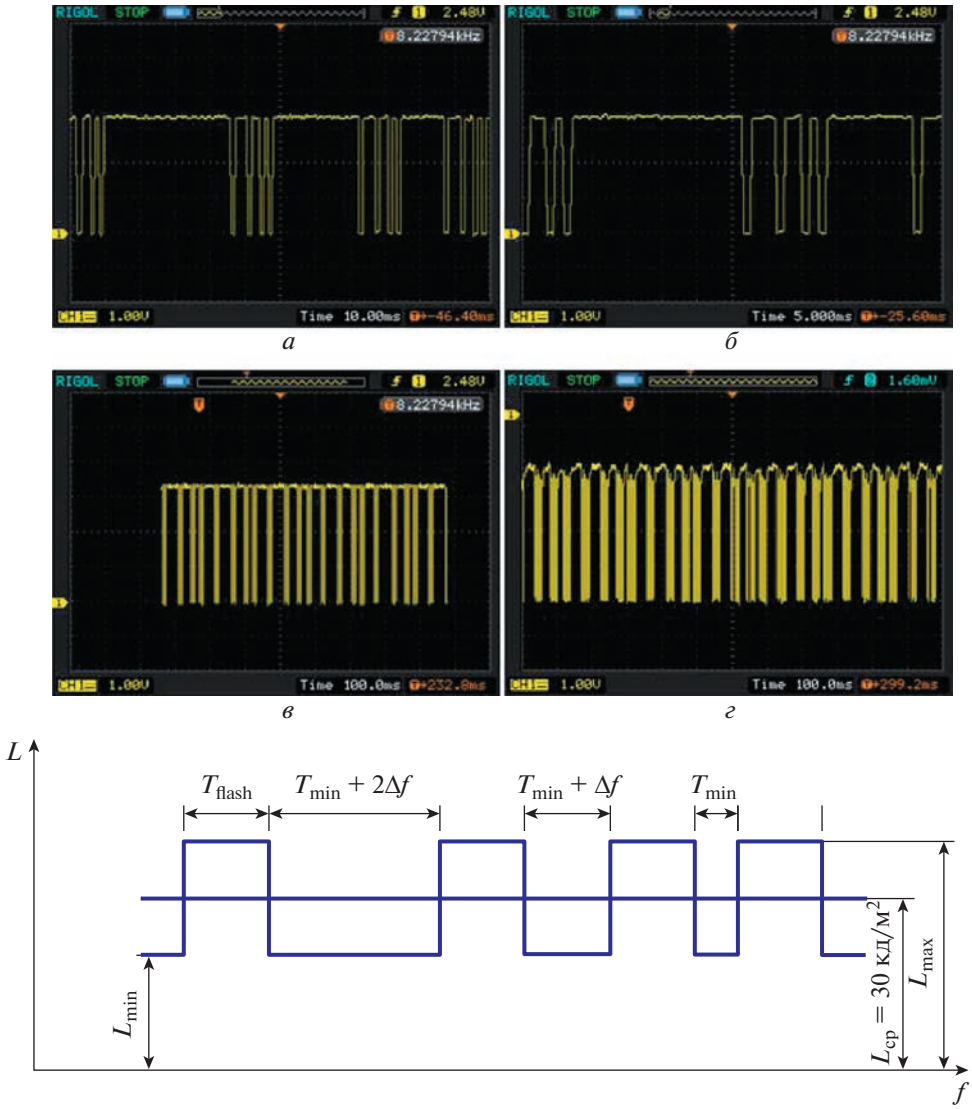


Рис. 1. Осциллограммы, демонстрирующие временную структуру паттерна, состоящего из световых стимулов с вложенными импульсами, сформированными в соответствии с правилами (Зуева и др., 2015; Zueva et al., 2017), внизу – объяснение принципа изменения интервала между вспышками. В первом шаге имеется n вспышек, длительность каждой вспышки есть Tflash, интервал между вспышками последовательно сокращается по линейному закону $y = (a - i)^*x$ до минимального значения tmin, где y – величина интервала между вспышками, a – количество вспышек в первом шаге, i – номер интервала, x – минимальное значение интервала. Последующие шаги повторяют данную последовательность в других масштабах времени, вместо каждой вспышки размещается последовательность предыдущего шага. Значение минимального интервала T_{min} рассчитывалось исходя длительности вспышки T_{flash}, отношения $m = T_{flash}/T_{min}$, количества вкладок n и максимального времени $T_{min} + 2\Delta t$. За максимальное время принято $t = 1/25$ с = 40 мс, где $\nu = 25$ Гц – частота киносъемки. Этой частоты достаточно, чтобы создать эффект движения без заметных глазу остановок.

щем уровне самоподобия с более высокой частотой. Частота паттернов каждого следующего уровня самоподобия увеличивалась в 2.5 раза. Измеренная фактическая максимальная освещенность на уровне роговицы, на расстоянии 10–15 см от излучателей, составляла 8–12 люкс (собственно величина освещенности варьировалась в диапазоне от 0 до 8–12 люкс). В пилотном исследовании (Zueva et al., 2018; Зуева и др., 2019) было оценено влияние фрактальной фотостимуляции на светочувствительность по изменениям периметрических индексов MD (mean deviation) при проведении коротковолновой автоматизированной периметрии у 147 человек с подозрением на глаукому и различными стадиями первичной открытоугольной глаукомы (ПОУГ). Курс фотостимуляции состоял из десяти сеансов длительностью 10 мин каждый. Контрольная группа получала терапию, включающую просмотр лечебного видеоизображения, предназначенного для сня-

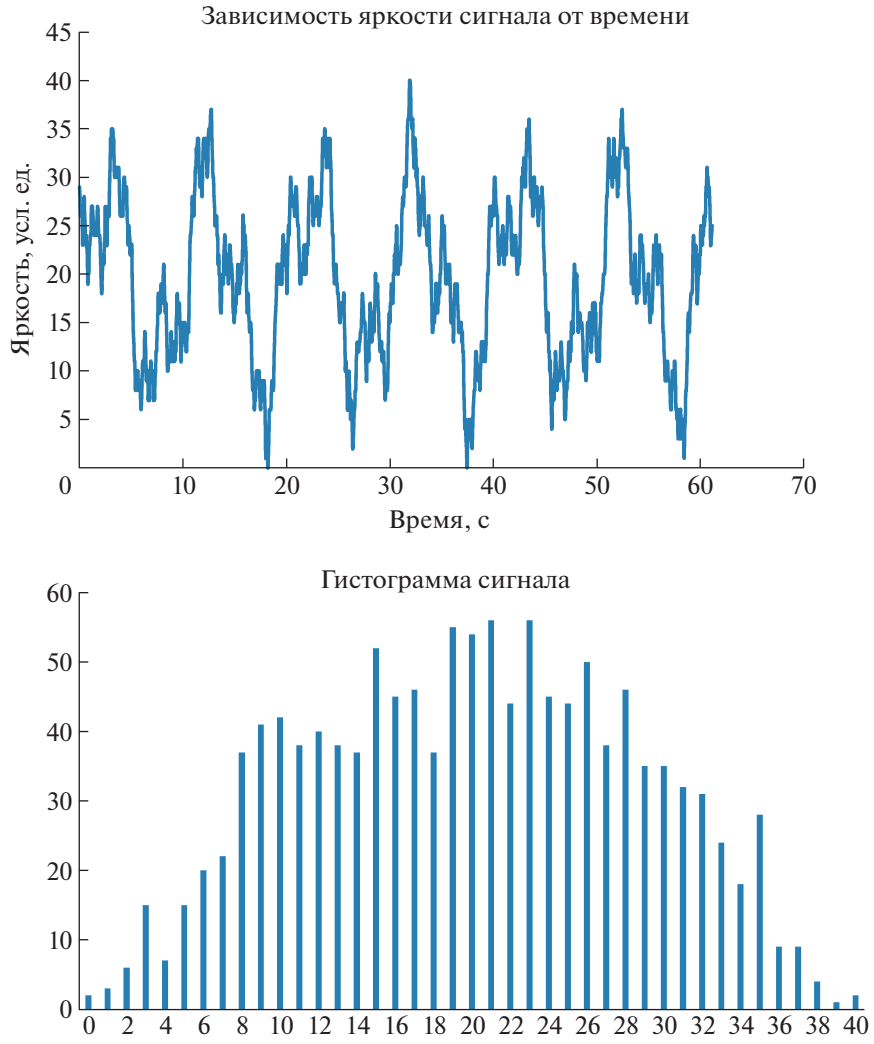


Рис. 2. Зависимость яркости сигнала от времени (вверху) и гистограмма яркости сигнала в условных единицах прибора (внизу) в устройстве для фрактальной фототерапии по методу (Зуева, Каранкевич, 2018).

тия зрительного напряжения. Фрактальная фотостимуляция в отличие от плацебо-терапии оказала положительный эффект на периметрические индексы MD у лиц с подозрением на ПОУГ и у больных с ПОУГ начальной и продвинутых стадий. Важно отметить, что метод фрактальной фототерапии глаукомы может быть использован не только в качестве метода нейропротекции, но также как средство профилактики в группе риска или при подозрении на глаукому. В отличие от медикаментозной терапии этот метод не имеет этических ограничений к использованию у лиц с неподтвержденным диагнозом глаукомы, поскольку не является медикаментозным методом лечения и не способен принести вред зрительной системе. Однако имеется возможность остановить первичные события в развитии глаукомной нейрооптикопатии на ее пластической стадии и предотвратить потерю зрения.

ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЭФФЕКТОВ РИТМИЧЕСКОЙ ФОТОТЕРАПИИ

За исключением механизмов ФБМ низкоинтенсивным красным и БИК светом, механизмы воздействия прерывистой фототерапии гораздо менее изучены. Однако к эффектам фотостимуляции могут быть применимы некоторые из хорошо описанных механизмов воздействия на ЦНС не сенсорных ритмических стимулов, например, при магнитостимуляции (МС) и стимуляции электрическим током (электростимуляция – ЭС).

В экспериментальных и клинических исследованиях показано, что неинвазивная ЭС (в режимах транскорнеальной, трансорбитальной и транспальпебральной стимуляций) вызывает повышенное производство нейротрофических факторов, улучшение хориоретинального кровообращения и ингибирование провоспалительных цитокинов (Sehic et al., 2016). Акцентируется важная

роль нейропластичности в механизмах транскорнеальной ЭС, а также нейропротекторное, противовоспалительное и вазодилататорное действие ЭС и другие механизмы (Yu et al., 2021).

Повторяющаяся трансорбитальная стимуляция переменным током улучшает зрение у пациентов с хроническими нарушениями зрения, а в острых случаях, как показано у грызунов с моделью повреждения зрительного нерва, ЭС повышает выживаемость нейронов сетчатки (Henrich-Noack et al., 2017). Считается, что трансорбитальная ЭС низкой интенсивности активирует жизнеспособные, но плохо функционирующие ганглиозные клетки сетчатки (ГКС), улучшая структуру их связей и функциональную активность. Положительный эффект, наблюдаемый для сетчатки, зрительного нерва и зрительных структур мозга связывают с повышением синаптической эффективности клеток, у которых снижена функция, и синхронизацией активности нейронных ансамблей. При повторяющемся воздействии эндогенные осцилляции нейронных сетей постепенно синхронизируются в поврежденных ретинофугальных путях экзогенным ритмом. Недавний систематический обзор (Liu et al., 2021) подтверждает положительное влияние ЭС на сохранность нейронов сетчатки и зрительных функций при оптической нейропатии и массивной дегенерации сетчатки, но отмечает невысокий уровень доказательной базы и необходимость более широких клинических исследований.

Неинвазивная ЭС активирует нейроны сетчатки. Механизм активации нейронов определяется потенциал-зависимыми ионными каналами. Кратковременные электрические стимулы приводят к деполяризации мембраны нейронов, повышая трансмембранный поток ионов за счет увеличения вероятности открывания различных типов потенциал-зависимых каналов. Показано, что у спайковых нейронов происходит активация потенциал-зависимых натриевых каналов, приводящая к генерации потенциала действия, а неспайковые амакриновые клетки проявляют большое разнообразие ответов на стимуляцию, обусловленную различными подтипами калиевых каналов (Cameron et al., 2017).

В отличие от ЭС световые стимулы непосредственно возбуждают нейроны сетчатки и зрительной системы. Ритмическая стимуляция осуществляется в форме импульсных воздействий (коротких стимулов, повторяющихся через равные промежутки времени) или в форме непрерывных изменений параметров стимула, например, при синусоидальном изменении его интенсивности. У методов сенсорной стимуляции и транскраниальной МС и ЭС общим является то, что они взаимодействуют с мозгом в масштабе больших популяций нейронов и позволяют проводить неинвазивную стимуляцию человеческого мозга на соответствующих конкретным задачам частотах (Thut et al., 2011). Однако механизмы ритмической стимуляции сенсорными стимулами, включая фотостимуляцию, имеют механизмы, не полностью идентичные ЭС.

К наиболее вероятным механизмам, опосредующим эффекты фототерапии, по нашему мнению, следует отнести следующие взаимосвязанные механизмы:

• влияние фотостимуляции на нейропластичность сетчатки и мозга;

• восстановление нарушенной динамики нейрональной активности (спонтанной и вызванной) через механизмы вовлечения мозговых волн;

• воздействие на супрахиазматическое ядро и эпифиз – структуры, участвующие в управлении биологическими ритмами организма;

• воздействие на внутренний (темновой) шум в сетчатке и статистические свойства спонтанной активности в структурах головного мозга, важные для настройки чувствительности и надлежащего функционирования зрительной системы.

Синаптическая пластичность служит основным механизмом, посредством которого связанная с опытом нейронная активность изменяет функции мозга. Известно, что электрическая активность мозга изменяется при действии слабых световых мельканий в диапазоне от 1 до 20 Гц (Bell et al., 1992). Низкоинтенсивная прерывистая световая стимуляция возбуждает нейроны и индуцирует расширение диаметра сосудов сетчатки, вызывая усиление ретинального кровотока (Polak et al., 2002) и кровотока в диске зрительного нерва (Riva et al., 2001). Мелькающий свет провоцирует кратковременное возрастание клеточного метаболизма нейронов, увеличивающее их потребность в кровоснабжении, которое регулируется глиальными клетками Мюллера (Reichenbach and Bringmann, 2013). Известно, что изменение активности ретинальных нейронов всегда ассоциируется с изменениями кровотока в сосудистой сети сетчатки (Falsini et al., 2002; Riva et al., 2004; Noonan et al., 2015). Можно предположить, что этот механизм регуляции кровотока в сетчатке больных ДР, ВМД и глаукомы будет также способствовать замедлению прогрессирования сосудистых изменений и нейродегенеративного процесса.

При всех возрастных заболеваниях сетчатки, характеризующихся нейродегенеративными изменениями на уровне сетчатки (включая глаукому, ВМД и ДР), в развитых стадиях происходит вовлечение всех структур зрительной системы (Chan et al., 2021; Zhuang et al., 2021; Zafar et al., 2019). Важно, что на каждой стадии заболевания (даже в далекозашедших случаях) имеются ней-

роны, находящиеся на пластической стадии дисфункции, которая обратима (Porciatti, Ventura, 2012), и именно на нее направлены стратегии нейропротекции и нейрореабилитации. Поэтому, если остановить первичные события в развитии нейродегенеративных изменений на уровне сетчатки (для отдельных популяций нейронов, находящихся на стадии пластических изменений), это остановит и нейродегенеративный процесс в высших зрительных центрах, характеризующий развитые стадии. Основной целью сенсорной стимуляционной терапии является повышение жизнеспособности ГКС для поддержания их функции (Bergandi et al., 2021). Рост и паттерн разветвления дендритов, определяющие получаемые нейроном входы, чрезвычайно важны для обеспечения нормального функционирования ЦНС. Накоплены многочисленные свидетельства того, что рост и ветвление дендритов чрезвычайно чувствительны к сигналам окружающей среды, включая уровень возбуждения и паттерны активности нейронов (цит. по Mcallister, 2020). Мы связываем восстановительные эффекты фрактальной ритмической фотостимуляции с ее способностью активировать пластичность в сетчатке и зависящей от активности синаптической и дендритной пластичности на всех звеньях зрительного пути, включая высшие отделы мозга, индуцировать усложнение ветвления дендритов и другие пластические события в сетчатке. Изменение паттерна спонтанного возбуждения нейронов в сетчатке и структурах мозга, влияя на мембранный потенциал клеток, будет воздействовать также и на эндогенные ритмы головного мозга. Известно, что долговременные изменения уровня нейронной активности приводят к изменениям активности возбуждающих и тормозных синапсов – гомеостатической синаптической пластичности (Turrigiano, 2008; Балашова и др., 2013). Пластические изменения возникают в результате изменения количества рецепторов нейротрансмиттеров, расположенных в синапсе, изменения реакции клеток на эти нейротрансмиттеры, постсинаптического высвобождения кальция (Gaiarsa et al., 2002; Gerrow, Triller, 2010). Повторяющаяся активация нейронной пластичности модулирует множество сигнальных путей. Основными регуляторами процессов нейропротекции и нейропластичности являются нейротрофические факторы. Фрактальная фотостимуляция может воздействовать на нейротрофические факторы и усиливать экспрессию генов, контролирующих синтез белка и нейронную сигнализацию, так, например, как это было показано ранее для электростимуляции (Sehic et al., 2016).

Световая терапия сегодня может рассматриваться как эффективный инструмент для коррекции поведения и облегчения симптомов различных заболеваний головного мозга, включая депрессию (Kim et al., 2016). Документировано, что прерывистая фотостимуляция на альфа-частотах от 9 до 11 Гц может способствовать улучшению качества жизни пациентов с депрессией (Kim et al., 2016), облегчать нарушения сна, когнитивных функций и другие клинические симптомы при нейродегенеративных заболеваниях, однако, положительные результаты наблюдаются не у всех пациентов (Liu et al., 2021). Исследователи отмечают необходимость проведения масштабных клинических исследований для изучения истинной эффективности фототерапии и поиска новых, более эффективных подходов к нейрореабилитации.

По нашему мнению, различие в эффектах фотостимуляции с периодическим (детерминированным) и фрактальным (детерминированно-хаотическим) ритмами будет определяться именно различием в статистических свойствах световых стимулов. Говоря о механизме эффектов фотостимуляции, связанном с увлечением волн нейрональной активности головного мозга, важно отметить, что использование детерминированных колебаний световых сигналов, предъявляемых с постоянной частотой, хотя и может локально улучшить электрическую активность в выбранном диапазоне ЭЭГ, но не способно восстановить сложную фрактальную динамику активности мозга, свойственную здоровому человеку.

Поскольку низкоинтенсивные ритмичные сенсорные стимулы вызывают резонансную активацию доминирующих в состоянии покоя спектральных компонентов ЭЭГ, предполагается, что для лучшего терапевтического эффекта следует использовать частоты стимуляции, совпадающие с собственными ритмами организма, согласовывать параметры стимуляции и индивидуальные характеристики центральных регуляторных систем организма (Федотчев, Бондарь, 1993; Федотчев, 2001; Федотчев и др., 2001). Ожидается, что такая обратная связь обеспечит прямое стимулирование функциональных систем организма за счет автоматического согласования параметров стимуляции с резонансными свойствами ЦНС пациента. В других исследованиях в фотостимуляции (и ЭС) с биологической обратной связью (хронофизиотерапии) предлагается согласовывать ритмы стимуляции с ритмами дыхания и сердцебиения пациента (Загускин, 2010; 2018).

Действительно, согласование ритмов внешнего ритмического сенсорного воздействия с внутренними частотами ЭЭГ и других биоритмов, автоматическая модуляция параметров стимуляции по эндогенным ритмам может быть эффективной стратегией при расстройствах, сопровождающихся рассогласованием биологических ритмов орга-

низма, нарушением синхронизации нейронной активности. Однако кроме нарушения циркадной регуляции биоритмов и синхронизации активности нейронных ансамблей нейродегенеративные заболевания сетчатки и ЦНС могут сопровождаться изменением временной структуры биологических ритмов, т.е. динамики колебаний физиологических параметров. Это относится и к ритмам ЭЭГ, которые в норме, как указано выше, носят фрактальный характер, но теряют детерминированно-хаотическую динамику при патологии. Следует принимать во внимание тот факт, что биологическая обратная связь в случаях наличия патологии будет неизбежно замыкаться на патологические, а не на здоровые ритмы в плане их статистических свойств. Необходимы тщательные исследования безопасности и действительной эффективности автоматической модуляции параметров стимуляции по собственным эндогенным ритмам пациента.

Мы полагаем, что синхронизация волн мозговой активности внешним ритмом светового воздействия будет более эффективной, если применять сенсорные стимулы, адекватно раздражающие зрительную систему. Примечательно, что в исследованиях воздействия ритмической фотостимуляции на мозг замечено, что на всех уровнях зрительной системы имеется нелинейный характер ответных реакций (Bondar, Shubina, 2018).

Здесь также необходимо отметить интересный факт, установленный в исследовании (Notbohm, Herrmann, 2016): альфа-колебания (8–13 Гц) увлекаются серией световых вспышек, только если они предъявляются с четкой временной регулярностью, т.е. с постоянным периодом. При этом ритмическая и аритмическая зрительные стимуляции оказывают принципиально разные эффекты. Только периодический ритм, но не аритмическая стимуляция, взаимодействовали с продолжающимися альфа-колебаниями посредством увлечения (Notbohm, Herrmann, 2016). Важно отметить, что в данной работе, говоря об аритмических стимулах, авторы имели в виду применявшийся в их исследовании так называемый “дрожащий стимул”, который скорее соответствует стохастическим мельканиям (“белому шуму”), но не фрактальным, детерминированно-хаотическим колебаниям (“розовому шуму”). Таким образом, влияние фрактальной фотостимуляции на увлечение колебаний мозга и синхронизацию нейрональной активности еще подлежит изучению в будущих исследованиях.

Следует учитывать возможное влияние фрактальной фотостимуляции на статистические свойства шума в системе – спонтанную активность в сетчатке и головном мозге. Известно, что спонтанные флуктуации электрических сигналов в фоторецепторах ограничивают зрительную чувствительность (Rieke, Baylor, 2000). Внутренний шум сетчатки по-разному влияет на контрастную чувствительность при различных уровнях яркости (Silvestre et al., 2018) и участвует в регуляции чувствительности зрительной системы, обеспечивающей ее правильное функционирование (Passaglia, Troy, 2004). Важно, что изменение статистических свойств шума характеризует патологические состояния. При массивной дегенерации фоторецепторов в спонтанной активности ГКС и локальном потенциале поля вместо фрактальной динамики, характеризующей темновой шум здоровой сетчатки, появляется аберрантный периодический низкочастотный ритм (с частотой 5–15 Гц у разных животных), затрудняющий обработку зрительной информации (Menzler et al., 2014; Ivanova et al., 2016; Zeck, 2016).

Учитывая это, можно ожидать, что воздействие внешним ритмом фрактальной динамики будет способствовать восстановлению статистических свойств и спонтанной активности здоровой сетчатки и всей зрительной системы, и динамики вызванных ответов на свет, повышая эффективность стратегий зрительной реабилитации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В многочисленных исследованиях показан клинический потенциал разнообразных технологий светостимуляции в лечении различных патологий сетчатки. Особое внимание направлено на определение оптимальных параметров ритмической фотостимуляции и на разработку терапевтических стратегий, способных максимизировать потенциал пластичности зрительной системы, ослабленный при нейродегенеративных состояниях. Для улучшения зрения пациентов, слабовидящих вследствие возрастных дегенеративных заболеваний сетчатки, физиологически обоснованы методы стимуляционной терапии, влияющие на адаптивную пластичность зрительной системы, среди которых – фототерапия с использованием световых стимулов фрактальной динамики. Результаты первых экспериментальных и клинических исследований показывают безопасность и высокий потенциал применения фрактальной фототерапии в зрительной реабилитации.

Предполагается, что нейропротекторный эффект фрактальной стимуляционной терапии определяет активация синаптической и дендритной пластичности, связанная с изменением продукции нейротрофических факторов, модифицирующих сложность дендритного ветвления и возбудимость нейронов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анищенко В.С. Динамические системы. *Соросовский образовательный журнал*. 1997. Вып. 11. С. 77. http://www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9711_077.pdf

Балашова А.Н., Дитяев А.Э., Мухина И.В. Формы и механизмы гомеостатической синаптической пластичности. *Современные технологии в медицине*. 2013. Т. 5 (2). С. 98–107.

Загускин С.Л. Методы и устройства хронодиагностики и биоуправляемой хронофизиотерапии. *Современные вопросы биомедицины*. 2018. Т. 2. № 3. С. 71–78.

Загускин С.Л. Ритмы клетки и здоровье человека. *Хронобиология и хрономедицина*. Ростов н/Д: изд-во ЮФУ, 2010. 292 с.

Зуева М.В. Перспективность применения нелинейной стимуляционной терапии в лечении травматических повреждений головного мозга и поддержании когнитивных функций у пожилых лиц. *Обозрение психиатрии и медицинской психологии им. В.М. Бехтерева*. 2018а. № 2. С. 36–43. https://doi.org/10.31363/2313-7053-2018-2-36-43

Зуева М.В. Технологии нелинейной стимуляции: роль в терапии заболеваний головного мозга и потенциал применения у здоровых лиц. *Физиология человека*. 2018б. Т. 44. № 3. С. 62–73. https://doi.org/10.7868/S0131164618030074

Зуева М.В., Каранкевич А.И. *Стимулятор сложноструктурированными оптическими сигналами и способ его использования*. Патент РФ 2680185. 2018.

Зуева М.В., Ковалевская М.А., Донкарева О.В., Каранкевич А.И., Цапенко И.В., Таранов А.А., Антонян В.Б. Фрактальная фототерапия в нейропротекции глаукомы. *Офтальмология*. 2019. Т. 16. № 3. С. 317–328. https://doi.org/10.18008/1816-5095-2019-3-317-328

Зуева М.В., Коголева Л.В., Катаргина Л.А. Пластичность сетчатки при ретинопатии недоношенных и перспективы фототерапии. *Российский офтальмологический журнал*. 2020. Т. 13. № 1. С. 77–84. https://doi.org/10.21516/2072-0076-2020-13-1-77-84

Зуева М.В., Спиридонов И.Н., Семенова Н.А., Резвых С.В. *Генератор фрактальных мельканий для биомедицинских исследований*. Патент РФ 2014107497А. 2015.

Кару Т.И., Афанасьева Н.И. Цитохром-с-оксидаза как первичный фотоакцептор при лазерном воздействии света видимого и ближнего ИК-диапазона на культуру клеток. *Доклады АН*. 1995. Т. 342 (5). С. 693–695.

Комаров Ф.И., Загускин С.Л., Рапопорт С.И. Хронобиологическое направление в медицине: биоуправляемая хронофизиотерапия. *Терапевтический архив*. 1994. Т. 8. С. 3–6.

Москвин С.В. К вопросу о механизмах терапевтического действия низкоинтенсивного лазерного излучения (НИЛИ). *Вестник новых медицинских технологий*. 2008. № 1. С. 42–45.

Нероев В.В., Зуева М.В., Манахов П.А., Нероева Н.В., Шан А.В., Чуйкин Н.К., Фадеев Д.В. *Способ улучшения функциональной активности зрительной системы с помощью фрактальной фототерапии с использованием стереоскопического дисплея*. Патент РФ № 2773684. 2022а.

Нероев В.В., Зуева М.В., Нероева Н.В., Фадеев Д.В., Котелин В.И., Сумин С.Л., Бурый Е.В. *Устройство для фрактальной фотостимуляции зрительной системы*. Патент РФ № 211969. 2022б.

Нероев В.В., Зуева М.В., Нероева Н.В., Фадеев Д.В., Цапенко И.В., Охоцимская Т.Д., Котелин В.И., Павленко Т.А., Чеснокова Н.Б. Воздействие фрактальной зрительной стимуляции на здоровую сетчатку кролика: функциональные, морфометрические и биохимические исследования. *Российский офтальмологический журнал*. 2022в. Т. 15. № 3. С. 99–111. https://doi.org/10.21516/2072-0076-2022-15-3-99-111

Неймарк Ю.И., Ланда П.С. *Стохастические и хаотические колебания*. М.: Наука, 1987.

Пьянкова С.Д. Субъективные оценки визуальной сложности и эстетической привлекательности фрактальных изображений: индивидуальные различия и генетические влияния. *Психологические исследования*. 2019. Т. 12. № 63. С. 12. https://doi.org/10.54359/ps.v12i63.238

Пьянкова С.Д. Фрактально аналитические исследования в психологии: особенности восприятия самоподобных объектов. *Психологические исследования*. 2016. Т. 9. № 46. С. 12.

Смирнов В.В., Спиридонов Ф.Ф. Фрактальные модели стохастических процессов. *Южносибирский научный вестник*. 2013. № 1 (3). С. 99–102.

Федер Е. *Фракталы*. М.: Мир, 1991. 254 с.

Федотчев А.И. Фотоиндуцированные резонансные явления в электроэнцефалограмме человека как функция частоты, интенсивности и продолжительности стимуляции. *Биофизика*. 2001. Т. 46 (1). С. 112–117.

Федотчев А.И., Бондарь А.Т. Тонкая структура ЭЭГ человека при разных частотах сенсорной стимуляции. *Сенсорные системы*. 1993. Т. 7 (2). С. 59–66.

Федотчев А.И., Бондарь А.Т. Неспецифические механизмы адаптации ЦНС к прерывистым раздражениям, спектральная структура ЭЭГ и оптимальные параметры ритмических сенсорных воздействий. *Успехи физиологических наук*. 1996. Т. 27. № 4. С. 44–62.

Федотчев А.И., Бондарь А.Т., Акоев И.Г. Резонансные явления ритмической световой стимуляции с различной интенсивностью и частотой в ЭЭГ человека. *Журнал Высшая нервная деятельность им. И.П. Павлова*. 2001. Т. 51 (1). С. 17–23.

Хараузов А.К., Климук М.А., Пономарев В.А., Иванова Л.Е., Подвигина Д.Н. Электрофизиологическое исследование осцилляторной активности мозга обезьян *tacaca mulatta*. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 2021. Т. 57. № 3. С. 257–271. https://doi.org/10.31857/S0044452921030050

Шустер Г. *Детерминированный хаос*. М.: Мир, 1988.

Adaikkan C., Middleton S.J., Marco A., Pao P.C., Mathys H., Kim D.N.W. Gamma entrainment binds higher-order brain regions and offers neuroprotection. *Neuron*. 2019. V. 102. P. 929–943. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.04.011

Agrawal T., Gupta G.K., Rai V., Carroll J.D., Hamblin M.R. Pre-conditioning with low-level laser (light) therapy: light before the storm. *Dose Response*. 2014. V. 12 (4).

P. 619–649.
https://doi.org/10.2203/dose-response.14-032.Agrawal
Aks D., Sprott J. Quantifying aesthetic preference for chaotic patterns. *Empir Stud Arts*. 1996. V. 14 (1). P. 1–16.
Albarracin R., Natoli R., Rutar M., Valter K., Provis J. 670 nm light mitigates oxygen-induced degeneration in C57BL/6J mouse retina. *BMC Neurosci*. 2013. V. 14. P. 125.
https://doi.org/10.1186/1471-2202-14-125
Albarracin R., Valter K. 670 nm Red Light Preconditioning Supports Muller Cell Function: Evidence from the White Light-induced Damage Model in the Rat Retina. Photochem. *Photobiol*. 2012. V. 88 (6). P. 1418–1427.
https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2012.01130.x
Anders J.J., Arany P.R., Baxter G.D., Lanzafame R.J. Lightemitting diode therapy and low-level light therapy are photobiomodulation therapy. *Photobiomodul Photomed Laser Surg*. 2019. V. 37. P. 63–65.
https://doi.org/10.1089/PHOTOB.2018.4600
Babiloni C., Babiloni F., Carducci F., Cincotti F., Vecchio F., Cola B., Rossi S., Miniussi C., Rossini P.M. Functional frontoparietal connectivity during short-term memory as revealed by high-resolution EEG coherence analysis. *Behav. Neurosci*. 2004. V. 118. P. 687–697.
https://doi.org/10.1037/0735-7044.118.4.687
Baldauf D., Desimone R. Neural mechanisms of object-based attention. *Science*. 2014. V. 344. P. 424–427.
https://doi.org/10.1126/science.1247003
Barlow J.S. An electronic method for detecting evoked responses of the brain and for reproducing their average waveforms. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1957. V. 9 (2). P. 340–343.
https://doi.org/10.1016/0013-4694(57)90068-8
Barlow J.S. Rhythmic activity induced by photic stimulation in relation to intrinsic alpha activity of the brain in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1960. V. 12 (2). P. 317-326.
https://doi.org/10.1016/0013-4694(60)90005-5
Basar E., Emek-Savaş D.D., Guntekin B., Yener G. Delay of cognitive gamma responses in Alzheimer's disease. *NeuroImage Clin*. 2016. V. 11. P. 106–115.
https://doi.org/10.1016/j.nicl.2016.01.015
Begum R., Powner M.B., Hudson N., Hogg C., Jeffery G. Treatment with 670 nm light upregulates cytochrome C oxidase expression and reduces inflammation in an age-related macular degeneration model. *PLoS ONE*. 2013. V. 8. P. e57828.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057828
Bell G., Marino A., Chesson A., Struve F. Electrical states in the rabbit brain can be altered by light and electromagnetic fields. *Brain Res*. 1992. V. 570 (1–2). P. 307–15.
https://doi.org/10.1016/0006-8993(92)90595-z
Bergandi L., Silvagno F., Grisolia G., Ponzetto A., Rapetti E., Astori M., Vercesi A., Lucia U. The Potential of Visible and Far-Red to Near-Infrared Light in Glaucoma Neuroprotection. *Appl. Sci*. 2021. V. 11. P. 5872.
https://doi.org/10.3390/app11135872
Berger H. Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. *Arch Psychiatr Nervenkr*. 1929. V. 87. P. 527–570.
https://doi.org/10.1007/BF01797193
Bonaconsa M., Colavito V., Pifferi F., Aujard F., Schenker E., Dix S., Grassi-Zucconi G., Bentivoglio M., Bertini G. Cell clocks and neuronal networks: neuron ticking and synchronization in aging and aging-related neurodegenerative disease. *Curr. Alzheimer Res*. 2013. V. 10 (6). P. 597–608.
https://doi.org/10.2174/15672050113109990004
Bondar A., Shubina L. Nonlinear reactions of limbic structure electrical activity in response to rhythmical photostimulation in guinea pigs. *Brain Research Bulletin*. 2018. V. 143. P. 73–82.
https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2018.10.002
Cameron M.A., Al Abed A., Buskila Y., Dokos S., Lovell N.H., Morley J.W. Differential effect of brief electrical stimulation on voltage-gated potassium channels. *J Neurophysiol*. 2017. V. 117 (5). P. 2014–2024.
https://doi.org/10.1152/jn.00915.2016
Chan J.W., Chan N.C., Sadun A.A. Glaucoma as Neurodegeneration in the Brain. *Eye Brain*. 2021. V. 13. P. 21–28.
https://doi.org/10.2147/EB.S293765
Chen Y. Zipf's law, 1/f noise, and fractal hierarchy. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2012. V. 45 (1). P. 63–73.
https://doi.org/10.1016/j.chaos.2011.10.001
Cheng W., Law P.K., Kwan H.C., Cheng R.S. Stimulation Therapies and the Relevance of Fractal Dynamics to the Treatment of Diseases. *OJRM*. 2014. V. 3. P. 73–94.
https://doi.org/10.4236/ojrm.2014.34009
Cheng Y., Du Y., Liu H., Tang J., Veenstra A., Kern T.S. Photobiomodulation Inhibits Long-term Structural and Functional Lesions of Diabetic Retinopathy. *Diabetes*. 2018. V. 67 (2). P. 291–298.
https://doi.org/10.2337/db17-0803
Cheung N., Donaghue K.C., Liew G., Rogers S.L., Wang J.J., Lim S.W., Jenkins A.J., Hsu W., Li Lee M., Wong T.Y. Quantitative assessment of early diabetic retinopathy using fractal analysis. *Diabetes Care*. 2009. V. 32 (1). P. 106–110.
https://doi.org/10.2337/dc08-1233
Chung H., Dai T., Sharma S.K., Huang Y.-Y., Carroll J.D., Hamblin M.R. The nuts and bolts of low-level laser (light) therapy. *Ann Biomed Eng*. 2012. V. 40. P. 516–533.
https://doi.org/10.1007/s10439- 011- 0454-7
Das M., Das D.K. Molecular mechanism of preconditioning. *IUBMB Life*. 2008. V. 60 (4). P. 199–203.
https://doi.org/10.1002/iub.31
Di Ieva A., Esteban F.J., Grizzi F., Klonowski W., Martín-Landrove M. Fractals in the neurosciences, part II: clinical applications and future perspectives. *Neuroscientist*. 2015. V. 21 (1). P. 30–43.
https://doi.org/10.1177/1073858413513928
Di Ieva A., Grizzi F., Jelinek H., Pellionisz A.J., Losa G.A. Fractals in the neurosciences, part I: general principles and basic neurosciences. *Neuroscientist*. 2014. V. 20 (4). P. 403–417.
https://doi.org/10.1177/1073858413513927
Eells J.T., Wong-Riley M.T., VerHoeve J., Henry M., Buchman E.V., Kane M.P., Gould L.J., Das R., Jett M., Hodgson B.D., Margolis D., Whelan H.T. Mitochondrial signal transduction in accelerated wound and retinal healing by near-infrared light therapy. *Mitochondrion*. 2004. V. 4. P. 559–567.
https://doi.org/10.1016/j.mito.2004.07.033
Eells J.T., Henry M.M., Summerfelt P., Wong-Riley M.T., Buchmann E.V., Kane M., Whelan N.T., Whelan H.T.

Therapeutic photobiomodulation for methanol-induced retinal toxicity. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2003. V. 100 (6). P. 3439–3444. https://doi.org/10.1073/pnas.0534746100

Ellinger F. *Medical Radiation Biology*. Springfield, 1957.

Falsini B., Riva C.E., Logean E. Flicker-evoked changes in human optic nerve blood flow: relationship with retinal neural activity. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci*. 2002. V. 43. P. 2309–2316.

Finsen N. *La Phototherapie*. Paris: Carre ed Naud, Finsen Medicinske Lysinstitut de Copenhague, 1899.

Gamaleya N.F., Laser Biomedical Research in the USSR. *Laser Applications in Medicine and Biology*. Springer US: Boston, MA, 1977. P. 1–173.

Gaiarsa J.L., Caillard O., Ben-Ari Y. Long-term plasticity at GABAergic and glycinergic synapses: mechanisms and functional significance. *Trends Neurosci*. 2002. V. 25 (11). P. 564–70. https://doi.org/10.1016/s0166-2236(02)02269-5

Geneva I.I. Photobiomodulation for the treatment of retinal diseases: a review. *Int J Ophthalmol*. 2016. V. 9 (1). P. 145–152. https://doi.org/10.18240/ijo.2016.01.24

Gerrow K., Triller A. Synaptic stability and plasticity in a floating world. *Curr Opin Neurobiol*. 2010. V. 20 (5). P. 631–9. https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.06.010

Geula C. Abnormalities of neural circuitry in Alzheimer's disease: hippocampus and cortical cholinergic innervation. *Neurology*. 1998. V. 51 (1). P. S18. https://doi.org/10.1212/wnl.51.1_suppl_1.s18

Giacci M., Wheeler L., Lovett S., Dishington E., Majda B., Bartlett C., Thornton E., Harford-Wright E., Leonard A., Vink R., Harvey A.R., Provis J., Dunlop S. Differential effects of 670 and 830 nm red near infrared irradiation therapy: a comparative study of optic nerve injury, retinal degeneration, traumatic brain and spinal cord injury. *PLoS ONE*. 2014. V. 9 (8). P. e104565. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104565

Gidday J.M. Adaptive plasticity in the retina: protection against acute injury and neurodegenerative disease by conditioning stimuli. *Cond. Med*. 2018. V. 1 (2). P. 85–97.

Gilbert C.D., Li W. Adult Visual Cortical Plasticity. *Neuron*. 2012. V. 75 (2). P. 250–264. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.06.030

Goldberger A.L. Non-linear dynamics for clinicians: chaos theory, fractals, and complexity at the bedside. *The Lancet*. 1996; V. 347 (9011). P. 1312–1314. https://doi.org/10.1016/s0140-6736(96)90948-4

Goldberger A.L. Fractal variability versus pathologic periodicity: complexity loss and stereotypy in disease. *Perspect. Biol. Med*. 1997. V. 40. P. 543–561. https://doi.org/10.1353/pbm.1997.0063

Goldberger A.L., Amaral L.A.N., Harsdorf J.M., Ivanov P.Ch., Peng C.-K., Stanley H.E. Fractal dynamics in physiology: Alterations with disease and aging. *Proc. Nat. Acad. Sci*. 2002. V. 99 (1). P. 2466–2472. https://doi.org/10.1073/pnas.012579499

Goldberger A.L., Ridney D.R., West B.J. Chaos and fractals in human physiology. Sci. Am. 1990. V. 262 (2). P. 42–49. https://doi.org/10.1038/scientificamerican0290-42

Guevara Erra R., Perez Velazquez J.L., Rosenblum M. Neural Synchronization from the Perspective of Nonlinear Dynamics. *Front Comput Neurosci*. 2017. V. 11. P. 98. https://doi.org/10.3389/fncom.2017.00098

Halley J.M., Inchausti P. The increasing importance of 1/f noise as models of ecological variability. *Fluctuation and Noise Letters*. 2004. V. 4 (2). R1–R26. https://doi.org/10.1142/S0219477504001884

Hastings M.H., Reddy A.B., Maywood E.S. A clockwork web: circadian timing in brain and periphery, in health and disease. *Nat. Rev. Neurosci*. 2003. V. 4 (8). P. 649–661. https://doi.org/10.1038/nrn1177

Hausdorff J.M., Ashkenazy Y., Peng C.K., Ivanov P.C., Stanley H.E., Goldberger A.L. When human walking becomes random walking: fractal analysis and modeling of gait rhythm fluctuations. *Physica A*. 2001. V. 302. P. 138–147. https://doi.org/10.1016/s0378-4371(01)00460-5

Hazard C., Kimport C., and Johnson D. (1998–1999). *Fractal Music. Research Project*. Available 1 December 2015 at: http://www.tursiops.cc/fm/

Heinrichs-Graham E., Kurz M.J., Becker K.M., Santamaria P.M., Gendelman H.E., Wilson T.W. Hypersynchrony despite pathologically reduced beta oscillations in patients with Parkinson's disease: a pharmaco-magnetoencephalography study. *J. Neurophysiol*. 2014. V. 112. P. 1739–1747. https://doi.org/10.1152/jn.00383.2014

Heiskanen V., Hamblin M.R. Photobiomodulation: lasers vs. light emitting diodes? *Photochem Photobiol Sci*. 2018. V. 17. P. 1003–1017. https://doi.org/10.1039/c8pp9 0049c

Henrich-Noack P., Sergeeva E.G., Eber T., You Q., Voigt N., Köhler Y., Wagner S., Lazik S., Mawrin Ch., Xu G., Biswas S., Sabel B.A., Kai-Shun Leung Ch. Electrical brain stimulation induces dendritic stripping but improves survival of silent neurons after optic nerve damage. *Scientific Reports*. 2017. V. 7. P. 627. https://doi.org/10.1038/s41598-017-00487-z

Herz D.M., Florin E., Christensen M.S., Reck C., Barbe M.T., Tscheuschler M.K. Dopamine replacement modulates oscillatory coupling between premotor and motor cortical areas in Parkinson's disease. *Cereb Cortex*. 2014. V. 24 (11). P. 2873. https://doi.org/10.1093/cercor/bht140

Huang T.L., Charyton C. A comprehensive review of the psychological effects of brainwave entrainment. *Altern Ther Health Med*. 2008. V. 14 (5). P. 38–50.

Iaccarino H.F., Singer A.C., Martorell A.J., Rudenko A., Gao F., Gillingham T.Z. Gamma frequency entrainment attenuates amyloid load and modifies microglia. *Nature*. 2016. V. 540. P. 230–235. https://doi.org/10.1038/nature20587

Ingold N. *Lichtduschen: geschichte einer gesundheitstechnik*. 1890–1975. Zürich. Switzerland: Chronos Verlag, 2015. 280 p. URL: library.oapen.org/handle/20.500.12657/31817.

Ivandic B.T., Ivandic T. Low-level laser therapy improves vision in a patient with retinitis pigmentosa. *Photomed Laser Surg*. 2014. V. 32 (3). P. 181–184. https://doi.org/10.1089/pho.2013.3535

Ivanova E., Yee C.W., Baldoni R., Sagdullaev B.T. Aberrant activity in retinal degeneration impairs central visual processing and relies on Cx36- containing gap junctions. *Exp Eye Res.* 2016. V. 150. P. 81–89. https://doi.org/10.1016/j.exer.2015.05.013

Jean-Louis G., Zizi F., Lazzaro D.R., Wolintz A.H. Circadian rhythm dysfunction in glaucoma: A hypothesis. *J Circadian Rhythms*. 2008; 6: 1. https://doi.org/10.1186/1740-3391-6-1

Johnstone D.M., Moro C., Stone J., Benabid A.-L., Mitrofanis J. Turning on lights to stop neurodegeneration: the potential of near infrared light therapy in Alzheimer's and Parkinson's disease. *Front. Neurosci*. 2016. V. 9. Art. № 500. https://doi.org/10.3389/fnins.2015.00500

Kaladchibachi S., Fernandez F. Precision Light for the Treatment of Psychiatric Disorders. *Neural Plast*. 2018. V. 2018. P. 5868570. https://doi.org/10.1155/2018/5868570

Karu T. Primary and secondary mechanisms of action of visible to near-IR radiation on cells. *J. Photochem. Photobiol. B. Biol*. 1999. V. 49 (1). P. 1–17. https://doi.org/10.1016/S1011-1344(98)00219-X

Karu T.I., Pyatibrat L.V., Kolyakov S.F., Afanasyeva N.I. Absorption measurements of a cell monolayer relevant to phototherapy: reduction of cytochrome c oxidase under near IR radiation. *J Photochem Photobiol B.* 2005. V. 81 (2). P. 98–106. https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2005.07.002

Kim S., Kim S., Khalid A., Jeong Y., Jeong B., Lee S.T., Jung K.H., Chu K., Lee S.K., Jeon D. Rhythmical Photic Stimulation at Alpha Frequencies Produces Antidepressant-Like Effects in a Mouse Model of Depression. *PLoS One*. 2016. V. 4. 11 (1). P. e0145374. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145374

Kim S.I., Jeong J., Kwak Y., Kim Y.I., Jung S.H., Lee K. J. Fractal Stochastic Modeling of Spiking Activity in Suprachiasmatic Nucleus Neurons. *J Comput Neurosci*. 2005. V. 19. P. 39–51. https://doi.org/10.1007/s10827-005-0149-x

Klausner G., Troussier I., Canova CH., Bensadoun R.-J. Clinical use of photobiomodulation as a supportive care during radiation therapy. *Support Care Cancer*. 2022. V. 30. P. 13–19. https://doi.org/10.1007/s00520-021-06518-w

Klimesch W., Sauseng P., Gerloff C. Enhancing Cognitive Performance with Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation at Human Individual Alpha Frequency. *Eur J Neurosci*. 2003. V. 17 (5). P. 1129–1133. https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2003.02517.x

Koenig T., Prichep L., Dierks T., Hubl D., Wahlund L.O., John E.R., Jelic V. Decreased EEG synchronization in Alzheimer's disease and mild cognitive impairment. *Neurobiol Aging*. 2005. V. 26 (2). P. 165–171. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2004.03.008

Koch S., Della-Morte D., Dave K.R., Sacco R.L., Perez-Pinzon M.A. Biomarkers for ischemic preconditioning: finding the responders. *J. Cereb. Blood. Flow Metab*. 2014. V. 34 (6). P. 933–941. https://doi.org/10.1038/jcbfm.2014.42

Laaksonen K., Helle L., Parkkonen L., Kirveskari E., Mäkelä J.P., Mustanoja S., Tatlisumak T., Kaste M., Forss N. Alterations in spontaneous brain oscillations during stroke recovery. *PLoS One*. 2013. V. 8. P. e61146. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061146

Lazarev V.V., Simpson D.M., Schubsky B.M., Deazevedo L.C. Photic driving in the electroencephalogram of children and adolescents: harmonic structure and relation to the resting state. *Braz J Med Biol Res*. 2001. V. 34 (12). P. 1573–1584. https://doi.org/10.1590/s0100-879x2001001200010

Lee K., Park Y., Suh S.W. Optimal flickering light stimulation for entraining gamma waves in the human brain. *Sci Rep*. 2021. V. 11. P. 16206. https://doi.org/10.1038/s41598-021-95550-1

Li Y., Tong Sh., Liu D., Gai Y., Wang X., Wang J., Qui Y., Zhu Y. Abnormal EEG complexity in patients with schizophrenia and depression. *Clin. Neurophysiol*. 2008. V. 119. P. 1232–1241. https://doi.org/10.1016/j.clinph.2008.01.104

Lipsitz L.A. Aging as a Process of Complexity Loss. In: Deisboeck, T.S., Kresh, J.Y. (eds) Complex Systems Science in Biomedicine. *Topics in Biomedical Engineering International Book Series*. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-0-387-33532-2_28

Liu J., Tong K., Lin Y., Lee V.W.H., So K.F., Shih K.C., Lai J.S.M., Chiu K. Effectiveness of Microcurrent Stimulation in Preserving Retinal Function of Blind Leading Retinal Degeneration and Optic Neuropathy: A Systematic Review. *Neuromodulation*. 2021. V. 24 (6). P. 992–1002. https://doi.org/10.1111/ner.13414

Liu X., Zhang C., Ji Z., Ma Y., Shang X., Zhang Q., Zheng W., Zheng W., Li X., Gao J., Wang R., Wang J., Yu H. Multiple characteristics analysis of Alzheimer's electroencephalogram by power spectral density and Lempel–Ziv complexity. *Cogn. Neurodyn*. 2016. V. 10 (2). P. 121–133. https://doi.org/10.1007/s11571-015-9367-8

Liu Y.L., Gong S.Y., Xia S.T., Wang Y.L., Peng H., Shen Y., Liu C.F. Light therapy: a new option for neurodegenerative diseases. *Chinese Medical Journal*. 2021. V. 134 (6). P. 634–645. https://doi.org/10.1097/CM9.0000000000001301

Lowen S.B., Teich V.C. Fractal renewal processes generate 1/f noise. *Physical review A. Atomic, molecular, and optical physics*. 1993. V. 47 (2). P. 992–1001. https://doi.org/10.1103/PhysRevE.47.992

Lowen S.B., Ozaki T., Kaplan E., Saleh B.E.A., Teich M.C. Fractal features of dark, maintained, and driven neural discharges in the cat visual system. *Methods*. 2001. V. 24. P. 377–394. https://doi.org/10.1006/meth.2001.1207

Ly T., Gupta N., Weinreb R.N. Kaufman P.L., Yücel Y.H. Dendrite plasticity in the lateral geniculate nucleus in primate glaucoma. *Vis. Res*. 2011. V. 51 (2). P. 243–250. https://doi.org/10.1016/j.visres.2010.08.003

Mandelbrot B.B. *The Fractal Geometry of Nature.* Freeman: New York, 1982.

Martorell A., Paulson A.L., Suk H.J., Abdurrob F., Drummond G., Guan W., Young J., Kim D., Kritskiy O., Barker S., Mangena V., Prince S., Brown E., Chung K., Boyden E.S., Singer A.C., Tsai L.H. Multi-sensory Gamma Stimulation Ameliorates Alzheimer's-Associated Pathology and Improves Cognition. *Cell*. 2019.

V. 177 (2). P. 256–271.
https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.02.014

McDermott B., Porter E., Hughes D., McGinley B., Lang M., O'Halloran M., Jones M. Gamma Band Neural Stimulation in Humans and the Promise of a New Modality to Prevent and Treat Alzheimer's Disease. *J Alzheimers Dis*. 2018. V. 65 (2). P. 363–392.
https://doi.org/10.3233/JAD-180391

McDonagh A.F. Phototherapy: From Ancient Egypt to the New Millennium. *J. Perinatol*. 2002. V. 21 (1). P. S7–S12.
https://doi.org/10.1038/sj.jp.7210625

Menzler J., Channappa L., Zeck G. Rhythmic ganglion cell activity in bleached and blind adult mouse retinas. *PLoS One*. 2014. V. 9 (8). P. e106047.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106047

Mester E., Ludany G., Selyei M., Szende B., Total G.J. The stimulating effect of low power laser rays on biological systems. *Laser Rev*. 1968. V. 1. P. 3.

Mcallister A.K. Cellular and molecular mechanisms of dendrite growth. *Cerebral Cortex*. 2000. V. 10 (10). P. 963–973.
https://doi.org/10.1093/cercor/10.10.963

Najjar R.P., Zeitzer J.M. Temporal integration of light flashes by the human circadian system. *J. Clin. Invest*. 2016. V. 126 (3). P. 938–947.
https://doi.org/10.1172/JCI82306

Natoli R., Valter K., Barbosa M., Dahlstrom J., Rutar M., Kent A., Provis J. 670nm Photobiomodulation as a Novel Protection against Retinopathy of Prematurity: Evidence from Oxygen Induced Retinopathy Models. *PLoS ONE*. 2013. V. 8 (8). P. e72135.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072135

Natoli R., Zhu Y., Valter K., Bisti S., Eells J., Stone J. Gene and noncoding RNA regulation underlying photoreceptor protection: microarray study of dietary antioxidant saffron and photobiomodulation in rat retina. *Mol. Vis*. 2010. V. 16. P. 1801–1822.

Noonan J.E., Lamoureux E.L., Sarossy M. Neuronal activity-dependent regulation of retinal blood flow. *Clin. Exp. Ophthalmol*. 2015. V. 43. P. 673–682.
https://doi.org/10.1111/ceo.12530

Notbohm A., Herrmann C.S. Flicker regularity is crucial for entrainment of alpha oscillations. Front. *Human Neurosci*. 2016. V. 10. P. 503.
https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00503

Pantazopoulos H., Gamble K., Stork O., Amir S. Circadian Rhythms in Regulation of Brain Processes and Role in Psychiatric Disorders. *Neural Plast.* 2018. V. 2018. P. 5892657.
https://doi.org/10.1155/2018/5892657

Park Y., Lee K., Park J., Bae J.B., Kim S.-S., Kim D.-W., Woo S.J., Yoo S., Kim K.W. Optimal flickering light stimulation for entraining gamma rhythms in older adults. *Sci Rep*. 2022. V. 12. P. 15550.
https://doi.org/10.1038/S41598-022-19464-2

Passaglia C.L., Troy J.B. Impact of Noise on Retinal Coding of Visual Signals. *J. Neurophysiol*. 2004. V. 92. P. 1023–1033.
https://doi.org/10.1152/jn.01089.2003

Pascual-Leone A., Freitas C., Oberman L., Horvath J.C., Halko M., Eldaief M., Bashir S., Vernet M., Shafi M., Westover B., Vahabzadeh-Hagh A.M., Rotenberg A. Characterizing brain cortical plasticity and network dynamics across the age-span in health and disease with TMS-EEG and TMS-fMRI. *Brain Topogr*. 2011. V. 24. P. 302–315.
https://doi.org/10.1007/s10548-011-0196-8

Peng C.-K., Mietus J., Hausdorff J.M., Havlin S., Stanley H.E., Goldberger A.L. Long-range anticorrelations and non-Gaussian behavior of the heartbeat. *Phys. Rev. Lett*. 1993. V. 70. P. 1343–1346.
https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.70.1343

Pikovsky A., Rosenblum M., Kurths J. *Synchronization*: *A universal concept in nonlinear sciences*. Cambridge, Cambridge University Press, 2003.
https://doi.org/10.1017/CBO9780511755743

Pino O. A randomized controlled trial (RCT) to explore the effect of audio-visual entrainment among psychological disorders. *Acta Biomed*. 2022. V. 92 (6). P. e2021408.
https://doi.org/10.23750/abm.v92i6.12089

Pogosyan A., Gaynor L.D., Eusebio A., Brown P. Boosting cortical activity at Beta-band frequencies slows movement in humans. *Curr Biol*. 2009. V. 19 (19). P. 1637–1641.
https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.07.074

Polak K., Schmetterer L., Riva C.E. Influence of flicker frequency on flicker-induced changes of retinal vessel diameter. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci*. 2002. V. 43 (8). P. 2721–2726.

Porcu A., Riddle M., Dulcis D., Welsh D.K. Photoperiod-Induced Neuroplasticity in the Circadian System. *Neural Plast*. 2018. V. 2018. P. 5147585.
https://doi.org/10.1155/2018/5147585

Porciatti V., Ventura L.M. Retinal ganglion cell functional plasticity and optic neuropathy: a comprehensive model. *J Neuroophthalmol*. 2012. V. 32 (4). P. 354–358.
https://doi.org/10.1097/WNO.0b013e3182745600

Quirk B.J., Desmet K.D., Henry M. Therapeutic effect of near infrared (NIR) light on Parkinson's disease models. *Front. Biosci*. 2012. V. 4. P. 818–823.
https://doi.org/10.2741/E421

Rabinovich M.I., Abarbanel H.D. The role of chaos in neural systems. *Neuroscience*. 1998. V. 87 (1). P. 5–14.
https://doi.org/10.1016/s0306-4522(98)00091-8

Rahman S.A., St Hilaire M.A., Chang A.M. Circadian phase resetting by a single short-duration light exposure. *JCI Insight*. 2017. V. 2 (7). P. e89494.
https://doi.org/10.1172/jci.insight.89494

Reichenbach A., Bringmann A. New functions of muller cells. *Glia*. 2013. V. 61 (5). P. 651–678.
https://doi.org/10.1002/glia.22477

Rieke F., Baylor D.A. Origin and functional impact of dark noise in retinal cones. *Neuron*. 2000. V. 26 (1). P. 181–186.
https://doi.org/10.1016/s0896-6273(00)81148-4

Riva C.E., Falsini B., Logean E. Flicker-evoked responses of human optic nerve head blood flow: luminance versus chromatic modulation. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci*. 2001. V. 42 (3). P. 756–762.

Riva C.E., Logean E., Falsini B. Temporal dynamics and magnitude of the blood flow response at the optic disk in normal subjects during functional retinal flicker-stimulation. *Neurosci. Lett*. 2004. V. 356 (2). P. 75–78.
https://doi.org/10.1016/j.neulet.2003.08.069

Rodriguez E., George N., Lachaux J.P., Martinerie J., Renault B., Varela F.J. Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity. *Nature*. 1999. V. 397 (6718). P. 430–433. https://doi.org/10.1038/17120

Rojas J.C., Lee J., John J.M., Gonzalez-Lima F. Neuroprotective effects of near-infrared light in an in vivo model of mitochondrial optic neuropathy. *J Neurosci*. 2008. V. 28. P. 13511–13521. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3457-08.2008

Rojas J.C., Gonzalez-Lima F. Low-level light therapy of the eye and brain. *Eye & Brain*. 2011. V. 3. P. 49–67. https://doi.org/10.2147/EB.S21391

Roux F., Wibral M., Mohr H.M., Singer W., Uhlhaas P.J. Gamma-band activity in human prefrontal cortex codes for the number of relevant items maintained in working memory. *J. Neurosc*i. 2012. V. 32. P. 12411–12420. https://doi.org/10.1523/jneurosci.0421-12.2012

Salansky N., Fedotchev A., Bondar A. Responses of the nervous system to low frequency stimulation and EEG rhythms: clinical implications. *Neurosci Biobehav Rev*. 1998. V. 22 (3). P. 395–409. https://doi.org/10.1016/s0149-7634(97)00029-8

Sehic A., Guo S., Cho K.-S., Corraya R.M., Chen D.F., Utheim T.P. Electrical stimulation as a means for improving vision. *Am J Pathol*. 2016. V. 186. № 11. P. 2783–2797. https://doi.org/10.1016/j.ajpath.2016.07.017

Shin Y.W., O'Donnell B.F., Youn S., Kwon J.S. Gamma oscillation in schizophrenia. *Psychiatry Investig*. 2011. V. 8 (4). P. 288–296. https://doi.org/10.4306/pi.2011.8.4.288

Siebner H.R., Ziemann U. Rippling the cortex with high-frequency (>100 Hz) alternating current stimulation. *J. Physiol*. 2010. V. 588 (Pt. 24). P. 4851. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.200857

Siever D., Collura T. Audio–Visual Entrainment: Physiological Mechanisms and Clinical Outcomes. In: *Rhythmic Stimulation Procedures in Neuromodulation*. Ed. by J.R. Evans and R.R. Turner. Academic Press, 2017. P. 51–95.

Silvestre D., Arleo A., Allard R. Internal noise sources limiting contrast sensitivity. *Sci Rep.* 2018. V. 8 (1). P. 2596. https://doi.org/10.1038/s41598-018-20619-3

Srinivasan A., Karuppathal E., Venkatesan K.R., Kalpana R. Brainwave Entrainment through External Sensory Stimulus: A Therapy for Insomnia (1784). *Neurology*. 2020. V. 94 (15).

Storch D., Gaston K.J., Cepák J. Pink landscapes: 1/f spectra of spatial environmental variability and bird community composition. *Proc Biol Sci*. 2002. V. 269. P. 1791–1796. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2076

Tang H., Vitiello M.V., Perlis M., Mao J.J., Riegel B. A pilot study of audio-visual stimulation as a self-care treatment for insomnia in adults with insomnia and chronic pain. *Appl Psychophysiol Biofeedback*. 2014. V. 39 (3–4). P. 219–225. https://doi.org/10.1007/s10484-014-9263-8

Tang J., Herda A.A., Kern T.S. Photobiomodulation in the treatment of patients with non-center-involving diabetic macular oedema. *Br J Ophthalmol.* 2014. V. 98. P. 1013–1015. https://doi.org/10.1136/bjophthalmol-2013-304477

Taylor R.P., Spehar B., Donkelaar P.V., Hagerhall C.M. Perceptual and physiological responses to Jackson Pollock's fractals. *Front Hum Neurosci*. 2011. V. 5. P. 60. https://doi.org/10.3389/fnhum.2011.00060

Taylor R.P., Spehar B., Wise J.A., Clifford C.W., Newell B.R., Hagerhall C.M., Purcell T., Martin T.P. Perceptual and physiological responses to the visual complexity of fractal patterns. *Nonlinear Dynamics Psychol Life Sci*. 2005. V. 9. P. 89–114.

Taylor R.P., Sprott J.C. Biophilic fractals and the visual journey of organic Screen-savers. *J Non-Linear Dyn Psychol Life Sci*. 2008. V. 12. P. 117–129.

Taylor R.P. The Potential of Biophilic Fractal Designs to Promote Health and Performance: A Review of Experiments and Applications. *Sustainability*. 2021. V. 13. P. 823. https://doi.org/10.3390/su13020823

Teich M.C., Heneghan C., Lowen S.B., Ozaki T., Kaplan E. Fractal character of the neural spike train in the visual system of the cat. *J Opt Soc Am A*. 1997. V. 14. P. 529–546. https://doi.org/10.1364/josaa.14.000529

Thut G., Veniero D., Romei V., Miniussi C., Schyns P., Gross J. Rhythmic TMS causes local entrainment of natural oscillatory signatures. *Curr Biol*. 2011. V. 21 (14). P. 1176–1185. https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.05.049

Traikapi A., Konstantinou N. Gamma Oscillations in Alzheimer's Disease and Their Potential Therapeutic Role. *Front. Syst. Neurosci*. 2021. V. 15. P. 782399. https://doi.org/10.3389/fnsys.2021.782399

Turrigiano G.G. The self-tuning neuron: synaptic scaling of excitatory synapses. *Cell.* 2008. V. 135 (3). P: 422–435. https://doi.org/10.1016/j.cell.2008.10.008

Uhlhaas P.J., Singer W. Abnormal neural oscillations and synchrony in schizophrenia. *Nat Rev Neurosci*. 2010. V. 11 (2). P. 100–113. https://doi.org/10.1038/nrn2774

Vasseur D.A., Yodzis P. The color of environmental noise. *Ecology*. 2004. V. 85(4). P. 1146–1152. https://doi.org/10.1890/02-3122

Verrotti A., Tocco A.M., Salladini C., Latini G., Chiarelli F. Human photosensitivity: from pathophysiology to treatment. *Eur J Neurol*. 2005. V. 12 (11). P. 828–841. https://doi.org/10.1111/j.1468-1331.2005.01085.x

Von Gall C. The Effects of Light and the Circadian System on Rhythmic Brain Function. *Int. J. Mol*. Sci. 2022. V. 23. P. 2778. https://doi.org/10.3390/ijms23052778

Westlake K.P., Hinkley L.B., Bucci M., Guggisberg A.G., Byl N., Findlay A.M., Henry R.G., Nagarajan S.S. Resting state alpha-band functional connectivity and recovery after stroke. *Exp Neurol*. 2012. V. 237. P. 160–169. https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2012.06.020

Wilkins A., Veitch J., Lehman B. LED lighting flicker and potential health concerns: IEEE standard PAR1789 update 2010. *IEEE Energy Conversion Congress and Exposition*, 2010. P. 171–178. https://doi.org/10.1109/ECCE.2010.5618050

Wilkins A.J., Bonanni P., Porciatti V., Guerrini R. Physiology of human photosensitivity. *Epilepsia*. 2004. V. 45 (1). P. 7–13. https://doi.org/10.1111/j.0013-9580.2004.451009x

Williams J., Ramaswamy D., Oulhaj A. 10 Hz flicker improves recognition memory in older people. *BMC Neurosci*. 2006. V. 7 (5). P. 21. https://doi.org/10.1186/1471-2202-7-21

Williams J.H. Frequency-specific effects of flicker on recognition memory. *Neuroscience*. 2001. V. 104. P. 283–286. https://doi.org/10.1016/s0306-4522(00)00579-0

Yamamoto Y., Hughson R.L. On the fractal nature of heart rate variability in humans: effects of data length and β-adrenergic blockade. *Am. J. Physiol.* 1994. V. 266. R40–R49. https://doi.org/10.1152/ajpregu.1994.266.1.r40

Yu W.-S., Kwon S.-H., Agadagba S.K., Chan L.-L.-H., Wong K.-H., Lim L.-W. Neuroprotective effects and therapeutic potential of transcorneal electrical stimulation for depression. *Cells*. 2021. V. 10. P. 2492. https://doi.org/10.3390/cells10092492

Yuvaraj R., Murugappan M. Hemispheric asymmetry nonlinear analysis of EEG during emotional responses from idiopathic Parkinson's disease patients. *Cogn. Neurodyn*. 2016. V. 10 (3). P. 225. https://doi.org/10.1007/s11571-016-9375-3

Zaehle T., Rach S., Herrmann C.S. Transcranial alternating current stimulation enhances individual alpha activity in human EEG. *PLoS One*. 2010. V. 5. P. e13766. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013766

Zafar S., Sachdeva M., Frankfort B.J., Channa R. Retinal neurodegeneration as an early manifestation of diabetic eye disease and potential neuroprotective therapies. *Curr. Diabetes Rep*. 2019. V. 19 (4). P. 17. https://doi.org/10.1007/s11892-019-1134-5

Zeck G. Aberrant activity in degenerated retinas revealed by electrical imaging. *Front Cell Neurosci*. 2016. V. 10. P. 25. https://doi.org/10.3389/FNCEL.2016.00025

Zhang Y., Wang C., Sun C., Zhang X., Wang Y., Qi H., He F., Zhao X., Wan B., Du J., Ming D. Neural complexity in patients with poststroke depression: A resting EEG study. *J Affect Disord*. 2015. V. 188. P. 310–318. https://doi.org/10.1016/j.jad.2015.09.017

Zhang Y.S., Guo D., Xu P., Zhang Y., Yao D. Robust frequency recognition for SSVEP-based BCI with temporally local multivariate synchronization index. *Cogn. Neurodyn*. 2016. V. 10. P. 505–511. https://doi.org/10.1007/s11571-016-9398-9

Zhuang J., Madden D.J., Cunha P., Badea A., Davis S.W., Potter G.G., Lad E.M., Cousins S.W., Chen N.-K., Allen K., Maciejewski A.J., Fernandez X.D., Diaz M.T., Whitson H.E. Cerebral white matter connectivity, cognition, and age-related macular degeneration. *NeuroImage: Clinical*. 2021. V. 30. P. 102594. https://doi.org/10.1016/j.nicl.2021.102594

Zueva M., Spiridonov I., Semenova N., Tsapenko I., Maglakelidze N., Stadelman J. The LED fractal stimulator and first evidence of its application in electroretinography. *Doc. Ophthalmologica*. 2017. V. 135 (Suppl 1). P. 35–36. https://doi.org/10.1007/s10633-017-9609-7

Zueva M.V. Dynamic fractal flickering as a tool in research of non- linear dynamics of the evoked activity of a visual system and the possible basis for new diagnostics and treatment of neurodegenerative diseases of the retina and brain. *World Appl Sci J*. 2013. V. 4 (27). P. 462–468. https://doi.org/10.5829/idosi.wasj.2013.27.04.13657

Zueva M.V. Fractality of sensations and the brain health: the theory linking neurodegenerative disorder with distortion of spatial and temporal scale-invariance and fractal complexity of the visible world. *Front Aging Neurosci*. 2015. V. 7. P. 135. https://doi.org/10.3389/fnagi.2015.00135

Zueva M.V., Kovalevskaya M.A., Donkareva O.V., Starikova M.A., Karankevitch A.I., Taranov A.A., Antonyan V.B. The impact of complex-structured optical signals on color perception and light sensitivity in patients with suspicion of glaucoma and primary open-angle glaucoma. *J Clin Exp Ophthalmol*. 2018. V. 9. P. 74. https://doi.org/10.4172/2155-9570-C8-100

Problems and prospects of new methods of light stimulation in visual rehabilitation

M. V. Zueva[a,#], V. I. Kotelin[a], N. V. Neroeva[a], D. V. Fadeev[a], and O. M. Manko[b]

[a] *Helmholtz Medical Research Center of Eye Diseases 105062 Moscow, St. Sadovaya-Chernogryazskaya 14/19, Russia*

[b] *Institute of Biomedical Problems RAS 123007 Moscow, Khoroshevskoe sh., 76A, Russia*

[#] *E-mail: visionlab@yandex.ru*

Neurodegenerative retinal diseases such as age-related macular degeneration, glaucoma, and diabetic retinopathy remain the leading causes of low vision and blindness worldwide. Visual rehabilitation of patients who are visually impaired due to neurodegenerative diseases of the retina requires solving problems associated with a violation of the structure of neural networks and a deficiency of visual functions provided by these networks. Despite certain successes in the application of innovative methods of therapy, it is important to develop new approaches to visual rehabilitation to improve the quality of life of visually impaired patients. In visual rehabilitation, not only medical, but also various non-pharmacological therapy strategies are widely used to protect and restore the structure of the retina and its function. Among them, a separate niche is occupied by the technologies of vision stimulation therapy (phototherapy), the analysis of the main aspects of which is the task of this review. The vector of new research in the field of phototherapy is aimed at developing methods

that can maximize the plasticity of the visual system to increase the effectiveness of its protection and recovery in neurodegenerative pathology. In this regard, new technologies of fractal phototherapy have great potential in visual rehabilitation.

Keywords: neurodegenerative diseases, age-related retina diseases, low vision, visual rehabilitation, neuroplasticity, phototherapy, photobiomodulation, biorhythms, fractal dynamics

REFERENCES

Anishchenko V.S. Dinamicheskie sistemy [Dynamic systems]. *Sorosovskij obrazovatel'nyj zhurnal [Soros Educational Journal]*. 1997. (11). P. 77. (In Russian) Available at http://www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9711_077.pdf

Balashova A.N., Dityaev A.E., Mukhina I.V. Formy i mekhanizmy gomeostaticheskoj sinapticheskoj plastichnosti. [Forms and Mechanisms of Homeostatic Synaptic Plasticity]. *Sovremennye tekhnologii v medicine [Modern Technologies in Medicine]*. 2013. T. 5 (2). P. 98–107. (in Russian).

Zaguskin S.L. Metody i ustroystva khronodiagnostiki i bioupravlyayemoy khronofizioterapii [Methods and devices for chronodiagnostics and biocontrolled chronophysiotherapy]. *Sovremennyye voprosy biomeditsiny* [*Modern issues of biomedicine*]. 2018. V. 2 (3). P. 71–78 (in Russian).

Zaguskin S.L. Ritmy kletki i zdorovye cheloveka. [Cell rhythms and human health] *Khronobiologiya i khronomeditsina*. [*Chronobiology and chronomedicine*]. Rostov n/D: publishing house of the Southern Federal University. 2010. 292 p. (in Russian).

Zueva M.V. Perspektivnost primeneniya nelineynoy stimulyatsionnoy terapii v lechenii travmaticheskikh povrezhdeniy golovnogo mozga i podderzhanii kognitivnykh funktsiy u pozhilykh lits [Prospects for the use of non-linear stimulation therapy in the treatment of traumatic brain injuries and maintaining cognitive functions in the elderly]. *Obozreniye psikhiatrii i meditsinskoy psikhologii im. V.M. Bekhtereva* [Review of Psychiatry and Medical Psychology. V.M. Bekhterev]. 2018. № 2. P. 36–43. https://doi.org/10.31363/2313-7053-2018-2-36-43 (in Russian).

Zueva M.V. Technologies of nonlinear stimulation: role in the treatment of diseases of the brain and the potential applications in healthy individuals. *Human Physiology*. 2018. V. 44. № 3. P. 289–299. https://doi.org/10.1134/S0362119718030180 (translated in English).

Zueva M.V., Karankevich A.I. *Stimulyator slozhnostrukturirovannymi opticheskimi signalami i sposob yego ispol'zovaniya [Stimulator with complex-structured optical signals and method for operation thereof]*. Patent RF No. 2680185. 2018 c.

Zueva M.V., Kovalevskaya M.A., Donkareva O.V., Karankevich A.I., Tsapenko I.V., Taranov A.A., Antonyan V.B. Fraktal'naya fototerapiya v neyroprotektsii glaukomy [Fractal phototherapy in the neuroprotection of glaucoma]. *Oftalmologiya [Ophthalmology in Russia]*. 2019. V. 16 (3). P. 317–328 (in Russian) https://doi.org/10.18008/1816-5095-2019-3-317-328

Zueva M.V., Kogoleva L.V., Katargina L.A. Plastichnost' setchatki pri retinopatii nedonoshennykh i perspektivy fototerapii [Retinal plasticity in retinopathy of prematurity and prospects for phototherapy]. *Rossiyskiy oftal'mologicheskiy zhurnal [Russian ophthalmological journal]*. 2020. V. 13 (1). P. 77–84 (in Russian). https://doi.org/10.21516/2072-0076-2020-13-1-77-84

Zueva M.V., Rapoport S.I., Tsapenko I.V., Bubeev Yu.A., Manko O.M., Smoleevskiy A.E. Narusheniya fiziologicheskikh ritmov pri neyrodegenerativnykh zabolevaniyakh: problemy i perspektivy svetovoy terapii [Disorders of physiological rhythms in neurodegenerative diseases: problems and prospects of light therapy]. *Klinicheskaya meditsina [Clinical medicine]*. 2016. V. 94 (6). P. 427–432 (in Russian) https://doi.org/10.18821/0023-2149-2016-94-6-427-432

Zueva M.V., Spiridonov I.N., Semenova N.A., Rezvykh S.V. *Generator fraktal'nykh mel'kaniy dlya biomeditsinskikh issledovaniy [Fractal flicker generator for biomedical research]*. Patent RF No. 2014107497A. 2015.

Karu T.I., Afanaseva N.I. Tsitokhrom-s-oksidaza kak pervichnyy fotoaktseptor pri lazernom vozdeystvii sveta vidimogo i blizhnego IK-diapazona na kul'turu kletok [Cytochrome c-oxidase as a primary photoacceptor during laser action of visible and near-IR light on cell culture]. *Doklady AN* [AN reports]. 1995. V. 342 (5). P. 693–695 (in Russian).

Komarov F.I., Zaguskin S.L., Rapoport S.I. Khronobiologicheskoye napravleniye v meditsine: bioupravlyayemaya khronofizioterapiya [Chronobiological direction in medicine: biocontrolled chronophysiotherapy]. *Terapevticheskiy arkhiv [Therapeutic archive]*. 1994. V. 8. P. 3–6 (in Russian).

Moskvin S.V. K voprosu o mekhanizmah terapevticheskogo dejstviya nizkointensivnogo lazernogo izlucheniya (NILI) [Forms and mechanisms of homeostatic synaptic plasticity]. *Vestnik novyh medicinskih tekhnologij [Modern technologies in medicine]*. 2008. (1). P. 42–45 (In Russian).

Neroev V.V., Zueva M.V., Manakhov P.A., Neroeva N.V., Shan A.V., Chuykin N.K., Fadeev D.V. *Sposob uluchsheniya funktsional'noy aktivnosti zritel'noy sistemy s pomoshch'yu fraktal'noy fototerapii s ispol'zovaniyem stereoskopicheskogo displeya [A method for improving the functional activity of the visual system using fractal phototherapy using a stereoscopic display]*. Patent RF No. 2773684. 2022.

Neroev V.V., Zueva M.V., Neroeva N.V., Fadeev D.V., Kotelin V.I., Sumin S.L., Buryi E.V. *Ustroystvo dlya fraktal'noy fotostimulyatsii zritelnoy sistemy [Device for fractal photostimulation of the visual system]*. Patent RF No. 211969. 2022.

Neroev V.V., Zueva M.V., Neroeva N.V., Fadeev D.V., Tsapenko I.V., Okhotsimskaya T.D., Kotelin V.I., Pavlenko T.A., Chesnokova N.B. Vozdeystviye fraktal'noy zritel'noy stimulyatsii na zdorovuyu setchatku krolika: funktsional'nyye, morfometricheskiye i biokhimicheskiye issledovaniya [Effect of fractal visual stimulation on healthy rabbit retina: functional, morphometric and biochemical studies]. *Rossiyskiy oftalmologicheskiy*

zhurnal [Russian ophthalmological journal]. 2022. V. 15 (3). P. 99–111 (in Russian). https://doi.org/10.21516/2072-0076-2022-15-3-99-111

Neimark Yu.I., Landa P.S. *Stohasticheskie i haoticheskie kolebaniya [Stochastic and chaotic oscillations]*. Moskva: Nauka, 1987.

Pyankova S.D. Subyektivnyye otsenki vizual'noy slozhnosti i esteticheskoy privlekatel'nosti fraktal'nykh izobrazheniy: individual'nyye razlichiya i geneticheskiye vliyaniya [Subjective assessments of the visual complexity and aesthetic appeal of fractal images: individual differences and genetic influences]. *Psikhologicheskiye issledovaniya [Psychological research]*. 2019. V. 12 (63). P. 12. (in Russian). https://doi.org/10.54359/ps.v12i63.238

Pyankova S.D. Fraktalno analiticheskiye issledovaniya v psikhologii: osobennosti vospriyatiya samopodobnykh obyektov [Fractal-analytical research in psychology: features of perception of self-similar objects]. *Psikhologicheskiye issledovaniya [Psychological research]*. 2016. V. 9 (46). P. 12 (in Russian).

Smirnov V.V., Spiridonov F.F. Fraktal'nye modeli stohasticheskih processov [Fractal models of stochastic processes]. Yuzhnosibirskij nauchnyj vestnik *[South Siberian Scientific Bulletin]*. 2013. No. 1 (3). P. 99–102.

Feder E. *Fraktaly [Fractals]*. Moskva: Mir, 1991. 254 p.

Fedotchev A.I. Fotoinducirovannye rezonansnye yavleniya v elektroencefalogramme cheloveka kak funkciya chastoty, intensivnosti i prodolzhitel'nosti stimulyacii [Photoinduced resonance phenomena in the human electroencephalogram as a function of frequency, intensity and duration of stimulation]. *Biofizika [Biophysics]*.2001. T. 46 (1). C. 112–117.

Fedotchev A.I., Bondar A.T. Tonkaya struktura EEG cheloveka pri raznyh chastotah sensornoj stimulyacii [Fine structure of human EEG at different frequencies of sensory stimulation]. *Sensornye sistemy [Sensory systems]*. 1993. T. 7 (2). C. 59–66 (in Russian).

Fedotchev A.I., Bondar A.T. Nespetsificheskiye mekhanizmy adaptatsii TSNS k preryvistym razdrazheniyam, spektral'naya struktura EEG i optimal'nyye parametry ritmicheskikh sensornykh vozdeystviy [Nonspecific mechanisms of CNS adaptation to intermittent stimuli, EEG spectral structure and optimal parameters of rhythmic sensory influences]. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk [Advances in the physiological sciences]*. 1996. V. 27 (4). P. 44–62 (in Russian).

Fedotchev A.I., Bondar A.T., Akoev I.G. Rezonansnye yavleniya ritmicheskoj svetovoj stimulyacii s razlichnoj intensivnost'yu i chastotoj v EEG cheloveka. [Resonance phenomena of rhythmic light stimulation with different intensity and frequency in human EEG]. *Zhurnal Vysshaya nervnaya deyatel'nost' im. I.P. Pavlova [Journal of Higher Nervous Activity. I.P. Pavlova]*. 2001. T. 51 (1). C. 17–23 (in Russian).

Kharauzov A.K., Klimuk M.A., Ponomarev V.A., Ivanova L.E., Podvigina D.N. Elektrofiziologicheskoye issledovaniye ostsillyatornoy aktivnosti mozga obez'yan macaca mulatta [Electrophysiological study of the oscillatory activity of the brain of macaca mulatta monkeys]. *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii [Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology]*. 2021. V. 57 (3). P. 257–271. https://doi.org/10.31857/S0044452921030050 (in Russian).

Shuster G. *Determinirovannyj haos [Deterministic chaos]*. Moskva: Mir, 1988.

Adaikkan C., Middleton S.J., Marco A., Pao P.C., Mathys H., Kim D.N.W. Gamma entrainment binds higher-order brain regions and offers neuroprotection. *Neuron*. 2019. V. 102. P. 929–943. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.04.011

Agrawal T., Gupta G.K., Rai V., Carroll J.D., Hamblin M.R. Pre-conditioning with low-level laser (light) therapy: light before the storm. *Dose Response*. 2014. V. 12 (4). P. 619–649. https://doi.org/10.2203/dose-response.14-032.Agrawal

Aks D., Sprott J. Quantifying aesthetic preference for chaotic patterns. *Empir Stud Arts*. 1996. V. 14 (1). P. 1–16.

Albarracin R., Natoli R., Rutar M., Valter K., Provis J. 670 nm light mitigates oxygen-induced degeneration in C57BL/6J mouse retina. *BMC Neurosci*. 2013. V. 14. P. 125. https://doi.org/10.1186/1471-2202-14-125

Albarracin R., Valter K. 670 nm Red Light Preconditioning Supports Muller Cell Function: Evidence from the White Light-induced Damage Model in the Rat Retina. Photochem. *Photobiol*. 2012. V. 88 (6). P. 1418–1427. https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2012.01130.x

Anders J.J., Arany P.R., Baxter G.D., Lanzafame R.J. Lightemitting diode therapy and low-level light therapy are photobiomodulation therapy. *Photobiomodul Photomed Laser Surg*. 2019. V. 37. P. 63–65. https://doi.org/10.1089/PHOTOB.2018.4600

Babiloni C., Babiloni F., Carducci F., Cincotti F., Vecchio F., Cola B., Rossi S., Miniussi C., Rossini P.M. Functional frontoparietal connectivity during short-term memory as revealed by high-resolution EEG coherence analysis. *Behav. Neurosci*. 2004. V. 118. P. 687–697. https://doi.org/10.1037/0735-7044.118.4.687

Baldauf D., Desimone R. Neural mechanisms of object-based attention. *Science*. 2014. V. 344. P. 424–427. https://doi.org/10.1126/science.1247003

Barlow J.S. An electronic method for detecting evoked responses of the brain and for reproducing their average waveforms. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1957. V. 9 (2). P. 340–343. https://doi.org/10.1016/0013-4694(57)90068-8

Barlow J.S. Rhythmic activity induced by photic stimulation in relation to intrinsic alpha activity of the brain in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 1960. V. 12 (2). P. 31–326. https://doi.org/10.1016/0013-4694(60)90005-5

Basar E., Emek-Savaş D.D., Guntekin B., Yener G. Delay of cognitive gamma responses in Alzheimer's disease. *NeuroImage Clin*. 2016. V. 11. P. 106–115. https://doi.org/10.1016/j.nicl.2016.01.015

Begum R., Powner M.B., Hudson N., Hogg C., Jeffery G. Treatment with 670 nm light upregulates cytochrome C oxidase expression and reduces inflammation in an age-related macular degeneration model. *PLoS ONE*. 2013. V. 8. P. e57828. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057828

Bell G., Marino A., Chesson A., Struve F. Electrical states in the rabbit brain can be altered by light and electromagnetic fields. *Brain Res*. 1992. V. 570 (1–2). P. 307–15. https://doi.org/10.1016/0006-8993(92)90595-z

Bergandi L., Silvagno F., Grisolia G., Ponzetto A., Rapetti E., Astori M., Vercesi A., Lucia U. The Potential of Visible and Far-Red to Near-Infrared Light in Glaucoma

Neuroprotection. *Appl. Sci.* 2021. V. 11. P. 5872. https://doi.org/10.3390/app11135872

Berger H. Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. *Arch Psychiatr Nervenkr*. 1929. V. 87. P. 527–570. https://doi.org/10.1007/BF01797193

Bonaconsa M., Colavito V., Pifferi F., Aujard F., Schenker E., Dix S., Grassi-Zucconi G., Bentivoglio M., Bertini G. Cell clocks and neuronal networks: neuron ticking and synchronization in aging and aging-related neurodegenerative disease. *Curr. Alzheimer Res*. 2013. V. 10 (6). P. 597–608. https://doi.org/10.2174/15672050113109990004

Bondar A., Shubina L. Nonlinear reactions of limbic structure electrical activity in response to rhythmical photostimulation in guinea pigs. *Brain Research Bulletin*. 2018. V. 143.P. 73–82. https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2018.10.002

Cameron M.A., Al Abed A., Buskila Y., Dokos S., Lovell N.H., Morley J.W. Differential effect of brief electrical stimulation on voltage-gated potassium channels. *J Neurophysiol*. 2017. V. 117 (5). P. 2014–2024. https://doi.org/10.1152/jn.00915.2016

Chan J.W., Chan N.C., Sadun A.A. Glaucoma as Neurodegeneration in the Brain. *Eye Brain*. 2021. V. 13. P. 21–28. https://doi.org/10.2147/EB.S293765

Chen Y. Zipf's law, 1/f noise, and fractal hierarchy. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2012. V. 45 (1). P. 63–73. https://doi.org/10.1016/j.chaos.2011.10.001

Cheng W., Law P.K., Kwan H.C., Cheng R.S. Stimulation Therapies and the Relevance of Fractal Dynamics to the Treatment of Diseases. *OJRM*. 2014. V. 3. P. 73–94. https://doi.org/10.4236/ojrm.2014.34009

Cheng Y., Du Y., Liu H., Tang J., Veenstra A., Kern T.S. Photobiomodulation Inhibits Long-term Structural and Functional Lesions of Diabetic Retinopathy. *Diabetes*. 2018. V. 67 (2). P. 291–298. https://doi.org/10.2337/db17-0803

Cheung N., Donaghue K.C., Liew G., Rogers S.L., Wang J.J., Lim S.W., Jenkins A.J., Hsu W., Li Lee M., Wong T.Y. Quantitative assessment of early diabetic retinopathy using fractal analysis. *Diabetes Care*. 2009. V. 32 (1). P. 106–110. https://doi.org/10.2337/dc08-1233

Chung H., Dai T., Sharma S.K., Huang Y.-Y., Carroll J.D., Hamblin M.R. The nuts and bolts of low-level laser (light) therapy. *Ann Biomed Eng*. 2012. V. 40. P. 516–533. https://doi.org/10.1007/s10439- 011- 0454-7

Das M., Das D.K. Molecular mechanism of preconditioning. *IUBMB Life*. 2008. V. 60 (4). P. 199–203. https://doi.org/10.1002/iub.31

Di Ieva A., Esteban F.J., Grizzi F., Klonowski W., Martín-Landrove M. Fractals in the neurosciences, part II: clinical applications and future perspectives. *Neuroscientist*. 2015. V. 21 (1). P. 30–43. https://doi.org/10.1177/1073858413513928

Di Ieva A., Grizzi F., Jelinek H., Pellionisz A.J., Losa G.A. Fractals in the neurosciences, part I: general principles and basic neurosciences. *Neuroscientist*. 2014. V. 20 (4). P. 403–417. https://doi.org/10.1177/1073858413513927

Eells J.T., Wong-Riley M.T., VerHoeve J., Henry M., Buchman E.V., Kane M.P., Gould L.J., Das R., Jett M., Hodgson B.D., Margolis D., Whelan H.T. Mitochondrial signal transduction in accelerated wound and retinal healing by near-infrared light therapy. *Mitochondrion*. 2004. V. 4. P. 559–567. https://doi.org/10.1016/j.mito.2004.07.033

Eells J.T., Henry M.M., Summerfelt P., Wong-Riley M.T., Buchmann E.V., Kane M., Whelan N.T., Whelan H.T. Therapeutic photobiomodulation for methanol-induced retinal toxicity. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2003. V. 100 (6). P. 3439–3444. https://doi.org/10.1073/pnas.0534746100

Ellinger F. *Medical Radiation Biology*. Springfield, 1957.

Falsini B., Riva C.E., Logean E. Flicker-evoked changes in human optic nerve blood flow: relationship with retinal neural activity. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci*. 2002. V. 43. P. 2309–2316.

Finsen N. *La Phototherapie*. Paris: Carre ed Naud, Finsen Medicinske Lysinstitut de Copenhague, 1899.

Gamaleya N.F., Laser Biomedical Research in the USSR. *Laser Applications in Medicine and Biology*. Springer US: Boston, MA, 1977. P. 1–173.

Gaiarsa J.L., Caillard O., Ben-Ari Y. Long-term plasticity at GABAergic and glycinergic synapses: mechanisms and functional significance. *Trends Neurosci*. 2002. V. 25 (11). P. 564–70. https://doi.org/10.1016/s0166-2236(02)02269-5

Geneva I.I. Photobiomodulation for the treatment of retinal diseases: a review. *Int J Ophthalmol*. 2016. V. 9 (1). P. 145–152. https://doi.org/10.18240/ijo.2016.01.24

Gerrow K., Triller A. Synaptic stability and plasticity in a floating world. *Curr Opin Neurobiol*. 2010. V. 20 (5). P. 631–9. https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.06.010

Geula C. Abnormalities of neural circuitry in Alzheimer's disease: hippocampus and cortical cholinergic innervation. *Neurology*. 1998. V. 51 (1). P. S18. https://doi.org/10.1212/wnl.51.1_suppl_1.s18

Giacci M., Wheeler L., Lovett S., Dishington E., Majda B., Bartlett C., Thornton E., Harford-Wright E., Leonard A., Vink R., Harvey A.R., Provis J., Dunlop S. Differential effects of 670 and 830 nm red near infrared irradiation therapy: a comparative study of optic nerve injury, retinal degeneration, traumatic brain and spinal cord injury. *PLoS ONE*. 2014. V. 9 (8). P. e104565. https://doi.org/10.1371/journal.pone. 0104565

Gidday J.M. Adaptive plasticity in the retina: protection against acute injury and neurodegenerative disease by conditioning stimuli. *Cond. Med*. 2018. V. 1 (2). P. 85–97.

Gilbert C.D., Li W. Adult Visual Cortical Plasticity. *Neuron*. 2012. V. 75 (2). P. 250–264. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.06.030

Goldberger A.L. Non-linear dynamics for clinicians: chaos theory, fractals, and complexity at the bedside. *The Lancet*. 1996; V. 347 (9011). P. 1312–1314. https://doi.org/10.1016/s0140-6736(96)90948-4

Goldberger A.L. Fractal variability versus pathologic periodicity: complexity loss and stereotypy in disease. *Perspect. Biol. Med*. 1997. V. 40. P. 543–561. https://doi.org/10.1353/pbm.1997.0063

Goldberger A.L., Amaral L.A.N., Harsdorf J.M., Ivanov P.Ch., Peng C.-K., Stanley H.E. Fractal dynamics in physiology: Alterations with disease and aging. *Proc. Nat. Acad. Sci*. 2002. V. 99 (1). P. 2466–2472. https://doi.org/10.1073/pnas.012579499

Goldberger A.L., Ridney D.R., West B.J. Chaos and fractals in human physiology. Sci. Am. 1990. V. 262 (2). P. 42–49. https://doi.org/10.1038/scientificamerican0290-42

Guevara Erra R., Perez Velazquez J.L., Rosenblum M. Neural Synchronization from the Perspective of Nonlinear Dynamics. *Front Comput Neurosci*. 2017. V. 11. P. 98. https://doi.org/10.3389/fncom.2017.00098

Halley J.M., Inchausti P. The increasing importance of 1/f noise as models of ecological variability. *Fluctuation and Noise Letters*. 2004. V. 4 (2). R1–R26. http://dx.doi.org/10.1142/S0219477504001884

Hastings M.H., Reddy A.B., Maywood E.S. A clockwork web: circadian timing in brain and periphery, in health and disease. *Nat. Rev. Neurosci*. 2003. V. 4 (8). P. 649–661. https://doi.org/10.1038/nrn1177

Hausdorff J.M., Ashkenazy Y., Peng C.K., Ivanov P.C., Stanley H.E., Goldberger A.L. When human walking becomes random walking: fractal analysis and modeling of gait rhythm fluctuations. *Physica A*. 2001. V. 302. P. 138–147. https://doi.org/10.1016/s0378-4371(01)00460-5

Hazard C., Kimport C., and Johnson D. (1998–1999). *Fractal Music. Research Project.* Available 1 December 2015 at: http://www.tursiops.cc/fm/

Heinrichs-Graham E., Kurz M.J., Becker K.M., Santamaria P.M., Gendelman H.E., Wilson T.W. Hypersynchrony despite pathologically reduced beta oscillations in patients with Parkinson's disease: a pharmaco-magnetoencephalography study. *J. Neurophysiol*. 2014. V. 112. P. 1739–1747. https://doi.org/10.1152/jn.00383.2014

Heiskanen V., Hamblin M.R. Photobiomodulation: lasers vs. light emitting diodes? *Photochem Photobiol Sci*. 2018. V. 17. P. 1003–1017. https://doi.org/10.1039/c8pp9 0049c

Henrich-Noack P., Sergeeva E.G., Eber T., You Q., Voigt N., Köhler Y., Wagner S., Lazik S., Mawrin Ch., Xu G., Biswas S., Sabel B.A., Kai-Shun Leung Ch. Electrical brain stimulation induces dendritic stripping but improves survival of silent neurons after optic nerve damage. *Scientific Reports*. 2017. V. 7. P. 627. https://doi.org/10.1038/s41598-017-00487-z

Herz D.M., Florin E., Christensen M.S., Reck C., Barbe M.T., Tscheuschler M.K. Dopamine replacement modulates oscillatory coupling between premotor and motor cortical areas in Parkinson's disease. *Cereb Cortex*. 2014. V. 24 (11). P. 2873. https://doi.org/10.1093/cercor/bht140

Huang T.L., Charyton C. A comprehensive review of the psychological effects of brainwave entrainment. *Altern Ther Health Med*. 2008. V. 14 (5). P. 38–50.

Iaccarino H.F., Singer A.C., Martorell A.J., Rudenko A., Gao F., Gillingham T.Z. Gamma frequency entrainment attenuates amyloid load and modifies microglia. *Nature*. 2016. V. 540. P. 230–235. https://doi.org/10.1038/nature20587

Ingold N. *Lichtduschen: geschichte einer gesundheitstechnik*. 1890–1975. Zürich. Switzerland: Chronos Verlag, 2015. 280 p. URL: library.oapen.org/handle/20.500.12657/31817

Ivandic B.T., Ivandic T. Low-level laser therapy improves vision in a patient with retinitis pigmentosa. *Photomed Laser Surg*. 2014. V. 32 (3). P. 181–184. https://doi.org/10.1089/pho.2013.3535

Ivanova E., Yee C.W., Baldoni R., Sagdullaev B.T. Aberrant activity in retinal degeneration impairs central visual processing and relies on Cx36- containing gap junctions. *Exp Eye Res*. 2016. V. 150. P. 81–89. https://doi.org/10.1016/j.exer.2015.05.013

Jean-Louis G., Zizi F., Lazzaro D.R., Wolintz A.H. Circadian rhythm dysfunction in glaucoma: A hypothesis. *J Circadian Rhythms*. 2008; 6:1. https://doi.org/10.1186/1740-3391-6-1

Johnstone D.M., Moro C., Stone J., Benabid A.-L., Mitrofanis J. Turning on lights to stop neurodegeneration: the potential of near infrared light therapy in Alzheimer's and Parkinson's disease. *Front. Neurosci*. 2016. V. 9. Art. No 500. https://doi.org/10.3389/fnins.2015.00500

Kaladchibachi S., Fernandez F. Precision Light for the Treatment of Psychiatric Disorders. *Neural Plast*. 2018. V. 2018. P. 5868570. https://doi.org/10.1155/2018/5868570

Karu T. Primary and secondary mechanisms of action of visible to near-IR radiation on cells. *J. Photochem. Photobiol. B. Biol*. 1999. V. 49 (1). P. 1–17. https://doi.org/10.1016/S1011-1344(98)00219-X

Karu T.I., Pyatibrat L.V., Kolyakov S.F., Afanasyeva N.I. Absorption measurements of a cell monolayer relevant to phototherapy: reduction of cytochrome c oxidase under near IR radiation. *J Photochem Photobiol B*. 2005. V. 81 (2). P. 98–106. https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2005.07.002

Kim S., Kim S., Khalid A., Jeong Y., Jeong B., Lee S.T., Jung K.H., Chu K., Lee S.K., Jeon D. Rhythmical Photic Stimulation at Alpha Frequencies Produces Antidepressant-Like Effects in a Mouse Model of Depression. *PLoS One*. 2016. V. 4. 11 (1). P. e0145374. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145374

Kim S.I., Jeong J., Kwak Y., Kim Y.I., Jung S.H., Lee K.J. Fractal Stochastic Modeling of Spiking Activity in Suprachiasmatic Nucleus Neurons. *J Comput Neurosci*. 2005. V. 19. P. 39–51. https://doi.org/10.1007/s10827-005-0149-x

Klausner G., Troussier I., Canova C.H., Bensadoun R.-J. Clinical use of photobiomodulation as a supportive care during radiation therapy. *Support Care Cancer*. 2022. V. 30. P. 13–19. https://doi.org/10.1007/s00520-021-06518-w

Koenig T., Prichep L., Dierks T., Hubl D., Wahlund L.O., John E.R., Jelic V. Decreased EEG synchronization in Alzheimer's disease and mild cognitive impairment. *Neurobiol Aging*. 2005. V. 26 (2). P. 165–171. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2004.03.008

Koch S., Della-Morte D., Dave K.R., Sacco R.L., Perez-Pinzon M.A. Biomarkers for ischemic preconditioning: finding the responders. *J. Cereb. Blood. Flow Metab*. 2014. V. 34 (6). P. 933–941. https://doi.org/10.1038/jcbfm.2014.42

Laaksonen K., Helle L., Parkkonen L., Kirveskari E., Mäkelä J.P., Mustanoja S., Tatlisumak T., Kaste M., Forss N. Alterations in spontaneous brain oscillations during stroke recovery. *PLoS One*. 2013. V. 8. P. e61146. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061146

Lazarev V.V., Simpson D.M., Schubsky B.M., Deazevedo L.C. Photic driving in the electroencephalogram of children and adolescents: harmonic structure and relation to the resting state. *Braz J Med Biol Res*. 2001. V. 34 (12). P. 1573–1584. https://doi.org/10.1590/s0100-879x2001001200010

Lee K., Park Y., Suh S.W. Optimal flickering light stimulation for entraining gamma waves in the human brain.

Sci Rep. 2021. V. 11. P. 16206. https://doi.org/10.1038/s41598-021-95550-1

Li Y., Tong Sh., Liu D., Gai Y., Wang X., Wang J., Qui Y., Zhu Y. Abnormal EEG complexity in patients with schizophrenia and depression. *Clin. Neurophysiol.* 2008. V. 119. P. 1232–1241. https://doi.org/10.1016/j.clinph.2008.01.104

Lipsitz L.A. Aging as a Process of Complexity Loss. In: Deisboeck T.S., Kresh J.Y. (eds) Complex Systems Science in Biomedicine. *Topics in Biomedical Engineering International Book Series*. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-0-387-33532-2_28

Liu J., Tong K., Lin Y., Lee V.W.H., So K.F., Shih K.C., Lai J.S.M., Chiu K. Effectiveness of Microcurrent Stimulation in Preserving Retinal Function of Blind Leading Retinal Degeneration and Optic Neuropathy: A Systematic Review. *Neuromodulation*. 2021. V. 24 (6). P. 992–1002. https://doi.org/10.1111/ner.13414

Liu X., Zhang C., Ji Z., Ma Y., Shang X., Zhang Q., Zheng W., Zheng W., Li X., Gao J., Wang R., Wang J., Yu H. Multiple characteristics analysis of Alzheimer's electroencephalogram by power spectral density and Lempel–Ziv complexity. *Cogn. Neurodyn*. 2016. V. 10 (2). P. 121–133. https://doi.org/10.1007/s11571-015-9367-8

Liu Y.L., Gong S.Y., Xia S.T., Wang Y.L., Peng H., Shen Y., Liu C.F. Light therapy: a new option for neurodegenerative diseases. *Chinese Medical Journal*. 2021. V. 134 (6). P. 634–645. https://doi.org/10.1097/CM9.0000000000001301

Lowen S.B., Teich V.C. Fractal renewal processes generate 1/f noise. *Physical review A. Atomic, molecular, and optical physics*. 1993. V. 47 (2). P. 992–1001. https://doi.org/10.1103/PhysRevE.47.992

Lowen S.B., Ozaki T., Kaplan E., Saleh B.E.A., Teich M.C. Fractal?features of dark, maintained, and driven neural discharges in the cat visual system.?*Methods*. 2001. V. 24. P. 377–394. https://doi.org/10.1006/meth.2001.1207

Ly T., Gupta N., Weinreb R.N. Kaufman P.L., Yücel Y.H. Dendrite plasticity in the lateral geniculate nucleus in primate glaucoma. *Vis. Res*. 2011. V. 51 (2). P. 243–250. https://doi.org/10.1016/j.visres.2010.08.003

Mandelbrot B.B. *The Fractal Geometry of Nature*. Freeman: Ney York, 1983.

Martorell A., Paulson A.L., Suk H.J., Abdurrob F., Drummond G., Guan W., Young J., Kim D., Kritskiy O., Barker S., Mangena V., Prince S., Brown E., Chung K., Boyden E.S., Singer A.C., Tsai L.H. Multi-sensory Gamma Stimulation Ameliorates Alzheimer's-Associated Pathology and Improves Cognition. *Cell*. 2019. V. 177 (2). P. 256–271. https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.02.014

McDermott B., Porter E., Hughes D., McGinley B., Lang M., O'Halloran M., Jones M. Gamma Band Neural Stimulation in Humans and the Promise of a New Modality to Prevent and Treat Alzheimer's Disease. *J Alzheimers Dis*. 2018. V. 65 (2). P. 363–392. https://doi.org/10.3233/JAD-180391

McDonagh A.F. Phototherapy: From Ancient Egypt to the New Millennium. *J. Perinatol*. 2002. V. 21 (1). P. S7–S12. https://doi.org/10.1038/sj.jp.7210625

Menzler J., Channappa L., Zeck G. Rhythmic ganglion cell activity in bleached and blind adult mouse retinas. *PLoS One*. 2014. V. 9 (8). P. e106047. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106047

Mester E., Ludany G., Selyei M., Szende B., Total G.J. The stimulating effect of low power laser rays on biological systems. *Laser Rev*. 1968. V. 1. P. 3.

Mcallister A.K. Cellular and molecular mechanisms of dendrite growth. *Cerebral Cortex*. 2000. V. 10 (10). P. 963–973. https://doi.org/10.1093/cercor/10.10.963

Najjar R.P., Zeitzer J.M. Temporal integration of light flashes by the human circadian system. *J. Clin. Invest*. 2016. V. 126 (3). P. 938–947. https://doi.org/10.1172/JCI82306

Natoli R., Valter K., Barbosa M., Dahlstrom J., Rutar M., Kent A., Provis J. 670nm Photobiomodulation as a Novel Protection against Retinopathy of Prematurity: Evidence from Oxygen Induced Retinopathy Models. *PLoS ONE*. 2013. V. 8 (8). P. e72135. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072135

Natoli R., Zhu Y., Valter K., Bisti S., Eells J., Stone J. Gene and noncoding RNA regulation underlying photoreceptor protection: microarray study of dietary antioxidant saffron and photobiomodulation in rat retina. *Mol. Vis*. 2010. V. 16. P. 1801–1822.

Noonan J.E., Lamoureux E.L., Sarossy M. Neuronal activity-dependent regulation of retinal blood flow. *Clin. Exp. Ophthalmol*. 2015. V. 43. P. 673–682. https://doi.org/10.1111/ceo.12530

Notbohm A., Herrmann C.S. Flicker regularity is crucial for entrainment of alpha oscillations. Front. *Human Neurosci*. 2016. V. 10. P. 503. https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00503

Pantazopoulos H., Gamble K., Stork O., Amir S. Circadian Rhythms in Regulation of Brain Processes and Role in Psychiatric Disorders. *Neural Plast.* 2018. V. 2018. P. 5892657. https://doi.org/10.1155/2018/5892657

Park Y., Lee K., Park J., Bae J.B., Kim S.-S., Kim D.-W., Woo S.J., Yoo S., Kim K.W. Optimal flickering light stimulation for entraining gamma rhythms in older adults. *Sci Rep*. 2022. V. 12. P. 15550. https://doi.org/10.1038/S41598-022-19464-2

Passaglia C.L., Troy J.B. Impact of Noise on Retinal Coding of Visual Signals. *J. Neurophysiol*. 2004. V. 92. P. 1023–1033. https://doi.org/10.1152/jn.01089.2003

Pascual-Leone A., Freitas C., Oberman L., Horvath J.C., Halko M., Eldaief M., Bashir S., Vernet M., Shafi M., Westover B., Vahabzadeh-Hagh A.M., Rotenberg A. Characterizing brain cortical plasticity and network dynamics across the age-span in health and disease with TMS-EEG and TMS-fMRI. *Brain Topogr*. 2011. V. 24. P. 302–315. https://doi.org/10.1007/s10548-011-0196-8

Peng C.-K., Mietus J., Hausdorff J.M., Havlin S., Stanley H.E., Goldberger A.L. Long-range anticorrelations and non-Gaussian behavior of the heartbeat. *Phys. Rev. Lett*. 1993. V. 70. P. 1343–1346. https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.70.1343

Pikovsky A., Rosenblum M., Kurths J. *Synchronization*: *A universal concept in nonlinear sciences*. Cambridge, Cambridge University Press, 2003. https://doi.org/doi.org/10.1017/CBO9780511755743

Pino O. A randomized controlled trial (RCT) to explore the effect of audio-visual entrainment among psychologi-

cal disorders. *Acta Biomed*. 2022. V. 92 (6). P. e2021408. https://doi.org/10.23750/abm.v92i6.12089

Pogosyan A., Gaynor L.D., Eusebio A., Brown P. Boosting cortical activity at Beta-band frequencies slows movement in humans. *Curr Biol*. 2009. V. 19 (19). P. 1637–1641. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.07.074

Polak K., Schmetterer L., Riva C.E. Influence of flicker frequency on flicker-induced changes of retinal vessel diameter. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci*. 2002. V. 43 (8). P. 2721–2726.

Porcu A., Riddle M., Dulcis D., Welsh D.K. Photoperiod-Induced Neuroplasticity in the Circadian System. *Neural Plast*. 2018. V. 2018. P. 5147585. https://doi.org/10.1155/2018/5147585

Porciatti V., Ventura L.M. Retinal ganglion cell functional plasticity and optic neuropathy: a comprehensive model. *J Neuroophthalmol*. 2012. V. 32 (4). P. 354–358. https://doi.org/10.1097/WNO.0b013e3182745600

Quirk B.J., Desmet K.D., Henry M. Therapeutic effect of near infrared (NIR) light on Parkinson's disease models. *Front. Biosci*. 2012. V. 4. P. 818–823. https://doi.org/10.2741/E421

Rabinovich M.I., Abarbanel H.D. The role of chaos in neural systems. *Neuroscience*. 1998. V. 87 (1). P. 5–14. https://doi.org/10.1016/s0306-4522(98)00091-8

Rahman S.A., St Hilaire M.A., Chang A.M. Circadian phase resetting by a single short-duration light exposure. *JCI Insight*. 2017. V. 2 (7). P. e89494. https://doi.org/10.1172/jci.insight.89494

Reichenbach A., Bringmann A. New functions of muller cells. *Glia*. 2013. V. 61 (5). P. 651–678. https://doi.org/10.1002/glia.22477

Rieke F., Baylor D.A. Origin and functional impact of dark noise in retinal cones. *Neuron*. 2000. V. 26 (1). P. 181–186. https://doi.org/10.1016/s0896-6273(00)81148-4

Riva C.E., Falsini B., Logean E. Flicker-evoked responses of human optic nerve head blood flow: luminance versus chromatic modulation. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci*. 2001. V. 42 (3). P. 756–762.

Riva C.E., Logean E., Falsini B. Temporal dynamics and magnitude of the blood flow response at the optic disk in normal subjects during functional retinal flicker-stimulation. *Neurosci. Lett*. 2004. V. 356 (2). P. 75–78. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2003.08.069

Rodriguez E., George N., Lachaux J.P., Martinerie J., Renault B., Varela F.J. Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity. *Nature*. 1999. V. 397 (6718). P. 430–433. https://doi.org/10.1038/17120

Rojas J.C., Lee J., John J.M., Gonzalez-Lima F. Neuroprotective effects of near-infrared light in an in vivo model of mitochondrial optic neuropathy. *J Neurosci*. 2008. V. 28. P. 13511–13521. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3457-08.2008

Rojas J.C., Gonzalez-Lima F. Low-level light therapy of the eye and brain. *Eye & Brain*. 2011. V. 3. P. 49–67. https://doi.org/10.2147/EB.S21391

Roux F., Wibral M., Mohr H.M., Singer W., Uhlhaas P.J. Gamma-band activity in human prefrontal cortex codes for the number of relevant items maintained in working memory. *J. Neurosc*i. 2012. V. 32. P. 12411–12420. https://doi.org/10.1523/jneurosci.0421-12.2012

Salansky N., Fedotchev A., Bondar A. Responses of the nervous system to low frequency stimulation and EEG rhythms: clinical implications. *Neurosci Biobehav Rev*. 1998. V. 22 (3). P. 395–409. https://doi.org/10.1016/s0149-7634(97)00029-8

Sehic A., Guo S., Cho K.-S., Corraya R.M., Chen D.F., Utheim T.P. Electrical stimulation as a means for improving vision. *Am J Pathol*. 2016. V. 186. № 11. P. 2783–2797. https://doi.org/10.1016/j.ajpath.2016.07.017

Shin Y.W., O'Donnell B.F., Youn S., Kwon J.S. Gamma oscillation in schizophrenia. *Psychiatry Investig*. 2011. V. 8 (4). P. 288–296. https://doi.org/10.4306/pi.2011.8.4.288

Siebner H.R., Ziemann U. Rippling the cortex with high-frequency (>100 Hz) alternating current stimulation. *J. Physiol*. 2010. V. 588 (Pt. 24). P. 4851. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.200857

Siever D., Collura T. Audio–Visual Entrainment: Physiological Mechanisms and Clinical Outcomes. In: *Rhythmic Stimulation Procedures in Neuromodulation*. Ed. by J.R. Evans and R.R. Turner. Academic Press, 2017. P. 51–95.

Silvestre D., Arleo A., Allard R. Internal noise sources limiting contrast sensitivity. *Sci Rep*. 2018. V. 8 (1). P. 2596. https://doi.org/10.1038/s41598-018-20619-3

Srinivasan A., Karuppathal E., Venkatesan K.R., Kalpana R. Brainwave Entrainment through External Sensory Stimulus: A Therapy for Insomnia (1784). *Neurology*. 2020. V. 94 (15).

Storch D., Gaston K.J., Cepák J. Pink landscapes: 1/f spectra of spatial environmental variability and bird community composition. *Proc Biol Sci*. 2002. V. 269. P. 1791–1796. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2076

Tang H., Vitiello M.V., Perlis M., Mao J.J., Riegel B. A pilot study of audio-visual stimulation as a self-care treatment for insomnia in adults with insomnia and chronic pain. *Appl Psychophysiol Biofeedback*. 2014. V. 39 (3–4). P. 219–225. https://doi.org/10.1007/s10484-014-9263-8

Tang J., Herda A.A., Kern T.S. Photobiomodulation in the treatment of patients with non-center-involving diabetic macular oedema. *Br J Ophthalmol*. 2014. V. 98. P. 1013–1015. https://doi.org/10.1136/bjophthalmol-2013-304477

Taylor R.P., Spehar B., Donkelaar P.V., Hagerhall C.M. Perceptual and physiological responses to Jackson Pollock's fractals. *Front Hum Neurosci*. 2011. V. 5. P. 60. https://doi.org/10.3389/fnhum.2011.00060

Taylor R.P., Spehar B., Wise J.A., Clifford C.W., Newell B.R., Hagerhall C.M., Purcell T., Martin T.P. Perceptual and physiological responses to the visual complexity of fractal patterns. *Nonlinear Dynamics Psychol Life Sci*. 2005. V. 9. P. 89–114.

Taylor R.P., Sprott J.C. Biophilic fractals and the visual journey of organic Screen-savers. *J Non-Linear Dyn Psychol Life Sci*. 2008. V. 12. P. 117–129.

Taylor R.P. The Potential of Biophilic Fractal Designs to Promote Health and Performance: A Review of Experiments and Applications. *Sustainability*. 2021. V. 13. P. 823. https://doi.org/10.3390/su13020823

Teich M.C., Heneghan C., Lowen S.B., Ozaki T., Kaplan E. Fractal character of the neural spike train in the visual system of the cat. *J Opt Soc Am A*. 1997. V. 14. P. 529–546. https://doi.org/10.1364/josaa.14.000529

Thut G., Veniero D., Romei V., Miniussi C., Schyns P., Gross J. Rhythmic TMS causes local entrainment of

natural oscillatory signatures. *Curr Biol*. 2011. V. 21 (14). P. 1176–1185. https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.05.049

Traikapi A., Konstantinou N. Gamma Oscillations in Alzheimer's Disease and Their Potential Therapeutic Role. *Front. Syst. Neurosci*. 2021. V. 15. P. 782399. https://doi.org/10.3389/fnsys.2021.782399

Turrigiano G.G. The self-tuning neuron: synaptic scaling of excitatory synapses. *Cell*. 2008. V. 135 (3). P. 422–435. https://doi.org/10.1016/j.cell.2008.10.008

Uhlhaas P.J., Singer W. Abnormal neural oscillations and synchrony in schizophrenia. *Nat Rev Neurosci*. 2010. V. 11 (2). P. 100–113. https://doi.org/10.1038/nrn2774

Vasseur D.A., Yodzis P. The color of environmental noise. *Ecology*. 2004. V. 85(4). P. 1146–1152. https://doi.org/10.1890/02-3122

Verrotti A., Tocco A.M., Salladini C., Latini G., Chiarelli F. Human photosensitivity: from pathophysiology to treatment. *Eur J Neurol*. 2005. V. 12 (11). P. 828–841. https://doi.org/10.1111/j.1468-1331.2005.01085.x

Von Gall C. The Effects of Light and the Circadian System on Rhythmic Brain Function. *Int. J. Mol*. Sci. 2022. V. 23. P. 2778. https://doi.org/10.3390/ijms23052778

Westlake K.P., Hinkley L.B., Bucci M., Guggisberg A.G., Byl N., Findlay A.M., Henry R.G., Nagarajan S.S. Resting state alpha-band functional connectivity and recovery after stroke. *Exp Neurol*. 2012. V. 237. P. 160–169. https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2012.06.020

Wilkins A., Veitch J., Lehman B. LED lighting flicker and potential health concerns: IEEE standard PAR1789 update 2010. *IEEE Energy Conversion Congress and Exposition*, 2010. P. 171–178. https://doi.org/10.1109/ECCE.2010.5618050

Wilkins A.J., Bonanni P., Porciatti V., Guerrini R. Physiology of human photosensitivity. *Epilepsia*. 2004. V. 45 (1). P. 7–13. http://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.0013-9580.2004.451009x

Williams J., Ramaswamy D., Oulhaj A. 10 Hz flicker improves recognition memory in older people. *BMC Neurosci*. 2006. V. 7 (5). P. 21. https://doi.org/10.1186/1471-2202-7-21

Williams J.H. Frequency-specific effects of flicker on recognition memory. *Neuroscience*. 2001. V. 104. P. 283–286. https://doi.org/10.1016/s0306-4522(00)00579-0

Yamamoto Y., Hughson R.L. On the fractal nature of heart rate variability in humans: effects of data length and β-adrenergic blockade. *Am. J. Physiol*. 1994. V. 266. R40–R49. https://doi.org/10.1152/ajpregu.1994.266.1.r40

Yu W.-S., Kwon S.-H., Agadagba S.K., Chan L.-L.-H., Wong K.-H., Lim L.-W. Neuroprotective effects and therapeutic potential of transcorneal electrical stimulation for depression. *Cells*. 2021. V. 10. P. 2492. https://doi.org/10.3390/cells10092492

Yuvaraj R., Murugappan M. Hemispheric asymmetry nonlinear analysis of EEG during emotional responses from idiopathic Parkinson's disease patients. *Cogn. Neurodyn*. 2016. V. 10 (3). P. 225. https://doi.org/10.1007/s11571-016-9375-3

Zaehle T., Rach S., Herrmann C.S. Transcranial alternating current stimulation enhances individual alpha activity in human EEG. *PLoS One*. 2010. V. 5. P. e13766. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013766

Zafar S., Sachdeva M., Frankfort B.J., Channa R. Retinal neurodegeneration as an early manifestation of diabetic eye disease and potential neuroprotective therapies. *Curr. Diabetes Rep*. 2019. V. 19 (4). P. 17. https://doi.org/10.1007/s11892-019-1134-5

Zeck G. Aberrant activity in degenerated retinas revealed by electrical imaging. *Front Cell Neurosci*. 2016. V. 10. P. 25. https://doi.org/10.3389/FNCEL.2016.00025

Zhang Y., Wang C., Sun C., Zhang X., Wang Y., Qi H., He F., Zhao X., Wan B., Du J., Ming D. Neural complexity in patients with poststroke depression: A resting EEG study. *J Affect Disord*. 2015. V. 188. P. 310–318. https://doi.org/10.1016/j.jad.2015.09.017

Zhang Y.S., Guo D., Xu P., Zhang Y., Yao D. Robust frequency recognition for SSVEP-based BCI with temporally local multivariate synchronization index. *Cogn. Neurodyn*. 2016. V. 10. P. 505–511. https://doi.org/10.1007/s11571-016-9398-9

Zhuang J., Madden D.J., Cunha P., Badea A., Davis S.W., Potter G.G., Lad E.M., Cousins S.W., Chen N.-K., Allen K., Maciejewski A.J., Fernandez X.D., Diaz M.T., Whitson H.E. Cerebral white matter connectivity, cognition, and age-related macular degeneration. *NeuroImage: Clinical*. 2021. V. 30. P. 102594. https://doi.org/10.1016/j.nicl.2021.102594

Zueva M., Spiridonov I., Semenova N., Tsapenko I., Maglakelidze N., Stadelman J. The LED fractal stimulator and first evidence of its application in electroretinography. *Doc. Ophthalmologica*. 2017. V. 135 (Suppl 1). P. 35–36. https://doi.org/10.1007/s10633-017-9609-7

Zueva M.V. Dynamic fractal flickering as a tool in research of non- linear dynamics of the evoked activity of a visual system and the possible basis for new diagnostics and treatment of neurodegenerative diseases of the retina and brain. *World Appl Sci J*. 2013. V. 4 (27). P. 462–468. https://doi.org/10.5829/idosi.wasj.2013.27.04.13657

Zueva M.V. Fractality of sensations and the brain health: the theory linking neurodegenerative disorder with distortion of spatial and temporal scale-invariance and fractal complexity of the visible world. *Front Aging Neurosci*. 2015. V. 7. P. 135. https://doi.org/10.3389/fnagi.2015.00135

Zueva M.V., Kovalevskaya M.A., Donkareva O.V., Starikova M.A., Karankevitch A.I., Taranov A.A., Antonyan V.B. The impact of complex-structured optical signals on color perception and light sensitivity in patients with suspicion of glaucoma and primary open-angle glaucoma. *J Clin Exp Ophthalmol*. 2018. V. 9. P. 74. https://doi.org/10.4172/2155-9570-C8-100

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ, 2023, том 37, № 2, с. 119–129

ОБЗОРЫ

УДК 612.85

КОМПРЕССИЯ В СЛУХОВОЙ СИСТЕМЕ

© 2023 г. Д. И. Нечаев[1,*]

[1] Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33, Россия

**E-mail: dm.nechaev@yandex.ru*

Поступила в редакцию 03.10.2022 г.
После доработки 28.10.2022 г.
Принята к публикации 04.11.2022 г.

Обзор посвящен механизму компрессии в слуховой системе млекопитающих. Данный механизм обеспечивает высокую чувствительность при широком динамическом диапазоне системы, а также обостряет частотную настройку. В обзоре обсуждаются три основных способа выявить компрессию: прямая регистрация колебаний базилярной мембраны; регистрация слухового нерва; психоакустические исследования. В конце обзора будет кратко затронут вопрос морфофункциональной основы компрессии в слуховой улитке

Ключевые слова: слух, слуховая система, компрессия
DOI: 10.31857/S0235009223010067, **EDN:** XZTJZE

ПЕРВЫЕ ШАГИ

Слуховая система млекопитающих способна анализировать звуковые сигналы в широком диапазоне частот и интенсивностей. Например, у человека динамический диапазон слуховой системы (диапазон уровней звукового давления (УЗД) от порога слышимости до болевых ощущений) достигает 120 дБ (от 0.00002 до 20 Па), что соответствует диапазону интенсивностей в 10^{12}. Во всем этом диапазоне интенсивностей слуховая система способна различать изменения уровня звука порядка 1 дБ.

Такие свойства в значительной степени определяются механикой и биофизикой слуховой улитки. Комбинация большой чувствительности с большим динамическим диапазоном достигается за счет сочетания механизмов усиления и компрессии.

Первые измерения колебаний базилярной мембраны в ответ на звуковой сигнал были сделаны фон Бекеши (Bekesy, 1960), за что в 1961 г. он был удостоен Нобелевской премии. Бекеши показал, что улитка выполняет своего рода пространственный спектральный анализ звукового сигнала: частоты, составляющие звук, распределяются вдоль базилярной мембраны (БМ). Согласно Бекеши, при воздействии звука в улитке возникает бегущая волна, которая движется вдоль БМ от основания к вершине улитки (Bekesy, 1960). По мере продвижения вдоль БМ амплитуда бегущей волны постепенно нарастает, а после достижения максимума резко падает. Положение максимума бегущей волны на БМ зависит от частоты звука: при высоких частотах звука пик бегущей волны возникает ближе к основанию улитки, в то время как при низких частотах бегущая волна проходит весь путь вдоль БМ и достигает максимума в районе вершины улитки. Работы Бекеши были сделаны на посмертных препаратах с использованием светового микроскопа и стробоскопа. Такая система регистрации имела разрешение только до 1 мкм, из-за этого Бекеши приходилось использовать большие уровни звука. При УЗД 100 дБ получалось смещение БМ на пределе разрешения системы регистрации. Это привело к возникновению одной из загадок: если экстраполировать результаты измерений Бекеши до уровня звука на пороге слышимости, получаем, что смещение составит 10^{-11} м, т.е. 0.1 ангстрем, что меньше диаметра атома водорода. Решение этой загадки пришло лишь спустя 20 лет, когда была открыта компрессия в улитке. Хотя стоит отметить, что Голд (Gold, 1948) выдвигал предположение, что в слуховой системе должен работать некий активный механизм усиления; но эти идеи на тот момент не были признаны.

Следующим шагом в прямом измерении колебаний БМ можно считать применение метода, основанного на эффекте Мессбауэра. Для этого использовали радиоактивный источник, который располагался на БМ, и детектор гамма излучения. Вызванные колебания БМ приводили к колебаниям радиоактивного источника и возникнове-

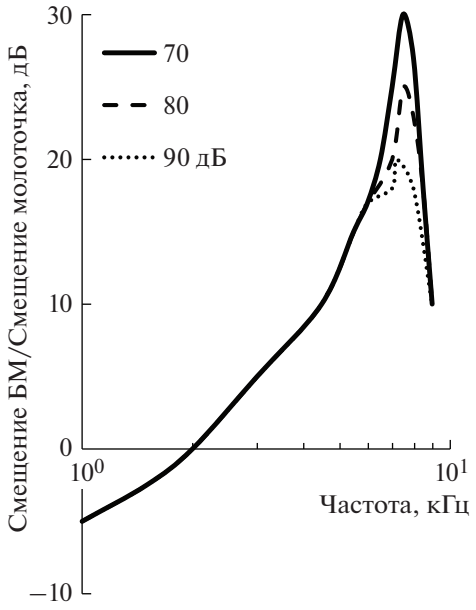


Рис. 1. Нормализованное относительно смещения молоточка смещение БМ в зависимости от частоты стимула у саймири для разных УЗД звукового сигнала. Регистрация ответа БМ в области 2 мм от основания улитки, что соответствует ХЧ между 6.5 и 7.5 кГц (по Rhode, 1971).

нию частотной модуляции гамма излучения, что регистрировалось детектором. В 1971 г. Род (Rhode, 1971), работая уже на живом объекте, продемонстрировал, что величина смещения БМ связана с интенсивностью звукового стимула нелинейно с коэффициентом меньше 1 дБ/дБ. Если бы зависимость была линейной, кривые для разных УЗД совпали бы, но в реальности на характеристической частоте (ХЧ) (точка максимальной амплитуды ответа БМ на данную частоту) сигнал с меньшим УЗД вызывает относительно большее смещение (рис. 1).

Почти одновременно была зарегистрирована отоакустическая эмиссия (Kemp, 1978) – слабый звук, регистрируемый в слуховом проходе в отсутствие или при звуковой стимуляции (соответственно, спонтанная или вызванная отоакустическая эмиссия). Это явление стало дополнительным подтверждением существования некоторых активных процессов в улитке. Источник, вызывающий отоакустическую эмиссию и участвующий в электромеханической обратной связи, был обнаружен только несколько лет спустя – это наружные волосковые клетки (Brownell et al., 1985; Zenner et al., 1985).

Поскольку методика с использованием эффекта Мессбауэра имела ряд недостатков, на ее место пришли различные оптические методы, основанные на лазерной интерферометрии. Суть подхода состоит в том, что лазерный луч разделяется на два луча. Один из них отражается от вибрирующей цели (микроскопическое плоское зеркало, стекло или полистирол, покрытый золотым налетом), расположенной на БМ. После отражения лучи сводятся на детекторе, где образуется интерференционный узор. Вибрация цели изменяет длину пути отраженного луча и, следовательно, происходит изменение узора биения.

Другой более современный метод – измерение колебания БМ с использованием оптоволокна. Одно волокно посылает свет на участок БМ, а другое принимает отражение. Количество света, получаемое волокном, будет пропорционально смещению цели. В качестве цели, как и в лазерной интерферометрии, используется или микроскопическое плоское зеркало – стекло, или полистирол, покрытый золотым налетом. Цель может располагаться либо на БМ, либо на покровной мембране (ПМ).

Большая часть прямых измерений колебаний БМ была проведена на ограниченном наборе видов: морская свинка, шиншилла, обезьяна саймири, песчанка и кошка. Данные методы требуют свободного доступа к месту измерения колебаний, при этом объект должен оставаться живым, поэтому доступ к БМ или ПМ осуществляется через разные отделы улитки, в зависимости от интересующей частотной области. Например, доступ к БМ у основания улитки возможен через барабанную лестницу, но доступ к ПМ невозможен; доступ к области 2 мм от стремечка (“hook”) осуществляется через круглое окно. Более апикальные области (3–5 мм от стремечка) БМ доступны после перфорации *otic capsule*. Доступ к еще более апикальным областям сложнее и требует удаления части тканей мозга и перфорации височной кости (temporal bone) вблизи наружного слухового прохода. Доступ к БМ у вершины улитки требует перфорации Рейсснеровой мембраны, что изменяет состав эндолимфы и, возможно, нарушает гидромеханику улитки.

ПРЯМОЕ ИЗМЕРЕНИЕ КОЛЕБАНИЙ БАЗИЛЯРНОЙ МЕМБРАНЫ

Итак, самый простой способ проиллюстрировать компрессию – это измерить скорость смещения (рис. 2) или амплитуду колебаний (рис. 3) БМ в зависимости от интенсивности звукового сигнала.

Степень компрессии завит как от частоты, так и от УЗД тона. При стимуляции тоном с частотой, соответствующей ХЧ данной области, наблюдается наибольшая компрессия. При частоте звука ниже или выше ХЧ зависимость смещения БМ от интенсивности звука приобретает линейный вид. Наиболее сильная компрессия наблюдается при средних значениях УЗД сигнала (между 40 и 90 дБ),

тогда как при очень низких и очень высоких УЗД кривая имеет линейный вид (рис. 2). Коэффициент компрессии составляет в среднем 0.2 дБ/дБ.

На рис. 3 каждая панель соответствует определенному участку базилярной мембраны у определенного вида животного. На панелях *а*, *б*, *в*, *г*, как и на рис. 2, видно, что при повышении УЗД тона наклон кривой, соответствующей ХЧ, сначала линеен, далее после некоторого момента наклон уменьшается (наблюдается компрессия). При очень больших УЗД зависимость снова становится линейной. В большинстве исследований точка перехода к компрессии наблюдается при интенсивности тона 20–25 дБ над порогом слышимости, а переход обратно к линейной зависимости соответствует УЗД в 100 дБ.

Таким образом, при повышении УЗД входного сигнала ответ на него будет расти медленнее, и больший диапазон интенсивностей входного сигнала будет укладываться в меньший диапазон амплитуд ответа. Например, на панели *в* на рис. 3 при 30 дБ УЗД входного сигнала смещение составляет 3 нм, а при УЗД 90 дБ меньше 30 нм, т.е. увеличение уровня входного сигнала на 60 дБ приводит к увеличению выходного сигнала всего на 20 дБ. Однако это действительно только для тона с частотой, соответствующей ХЧ данной области. Тон с частотой ниже и выше ХЧ в области ХЧ будут давать ответ с намного меньшей степенью компрессии.

Все сказанное применимо к областям, соответствующим основанию улитки. Что происходит в вершине улитки, т.е. области представительства низких частот, остается под вопросом. Например, данные на панели *д*, *е* на рис. 3 относятся к области вершины улитки, по этим данным компрессия если и есть, то она минимальна (Cooper, Rhode, 1997; Cooper, Dong, 2001).

Другой способ представления эффекта компрессии – кривые равной интенсивности (iso-intensity functions) (рис. 4).

При невысоких УЗД тона кривые имеют острую частотную настройку (ответ максимален на частоте 10 кГц), а при понижении или повышении частоты и при том же УЗД ответ резко падает. При повышении УЗД кривые становятся шире, увеличивается асимметрия и пик сдвигается с ХЧ в сторону низких частот.

Из кривых равной интенсивности путем дифференцирования можно получить функцию степени роста (rate of grow function), это позволяет оценить степень компрессии количественно. Компрессия начинает проявляться приблизительно на частотах на пол октавы ниже ХЧ. Коэффициент компрессии растет при приближении к ХЧ, выше ХЧ коэффициент компрессии стремительно возвращается к 1 дБ/дБ (Ruggero et al., 1997), но есть предположения, что зависимость

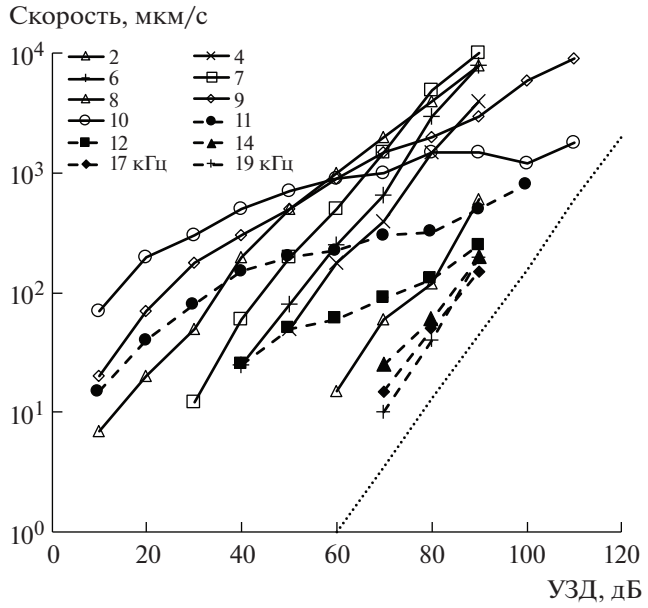


Рис. 2. Зависимость скорости колебания БМ от УЗД тонального звукового сигнала. Данные получены на базилярной мембране слуховой улитки шиншиллы в области 3.5 мм от овального окна, что соответствует ХЧ 10 кГц. Сплошные линии ответы на частоты ниже ХЧ, штриховые линии ответы на частоты выше ХЧ. Пунктир соответствует линейной зависимости (по Ruggero et al., 1997).

может и превышать 1 дБ/дБ (Cooper, Rhode, 1992; Rhode, Recio, 2000).

Еще один наглядный способ демонстрации компрессии – представление отношения чувствительности БМ (отношение смещения БМ к звуковому давлению тона) к частоте тона (рис. 5).

Если бы ответ БМ изменялся линейно с изменением УЗД тона, кривые бы совпадали, но, на самом деле, в области ХЧ, чувствительность растет с уменьшением УЗД тона. При больших значениях УЗД тона (90–100 дБ) максимальный ответ достигается при частоте приблизительно на пол октавы ниже, чем при стимуляции тоном с меньшим УЗД. По данным кривым можно оценить изменение остроты частотной настройки. Острота настройки возрастает при средних значениях УЗД, это удобно выразить в значениях добротности Q_{10} (отношение значения частоты, на которой находится пик, к ширине кривой на 10 дБ ниже пика): при УЗД тона 10 дБ Q_{10} составляет 5, при УЗД тона 90 дБ Q_{10} составляет 1.4.

ОЦЕНКА КОМПРЕССИИ В УЛИТКЕ ПРИ РЕГИСТРАЦИИ ОТВЕТОВ СЛУХОВОГО НЕРВА

Каждая внутренняя волосковая клетка (ВВК) имеет синапсы с несколькими волокнами слухо-

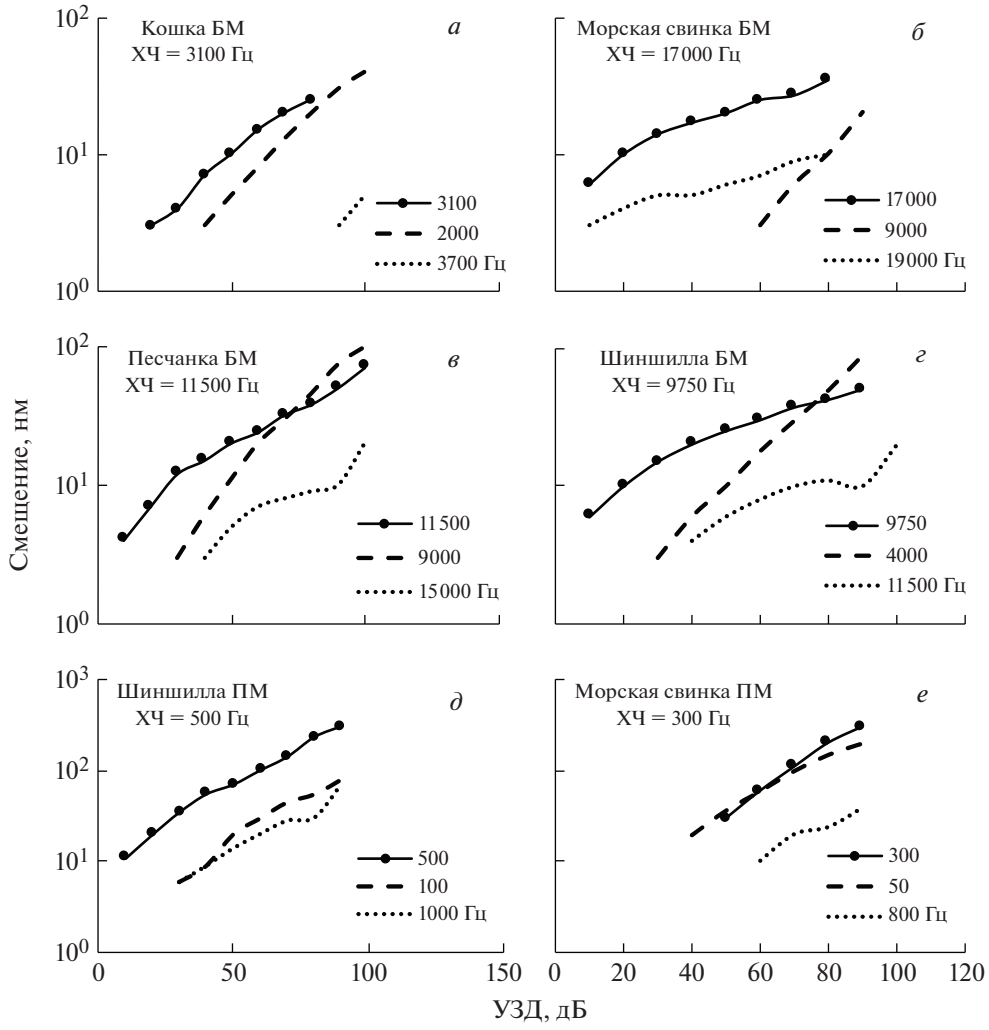


Рис. 3. График зависимости смещения БМ от УЗД тонального сигнала. Разные панели соответствуют регистрации из разных областей улитки разных видов. Жирная линия соответствует ответу на тон частотой, соответствующей ХЧ (по Cooper, 2004).

вого нерва, но каждое волокно иннервирует только одну ВВК (Spoendlin, 1967; Liberman, 1982). При изменении интенсивности звукового сигнала волокна слухового нерва отвечают изменением частоты спайков. Исходя из этого было выделено три типа волокон (рис. 6).

Первый тип волокон имеет низкие пороги (ответ возникает при небольших уровнях звука) и высокую спонтанную активность (спайки могут возникать без стимуляции). Такие волокна имеют крутую динамическую характеристику и быстрое насыщение (частота спайков перестает изменяться). Частота спайков изменяется приблизительно в диапазоне уровней от 20 до 30 дБ над порогом. Вторая популяция волокон имеет более высокие пороги и меньшую спонтанную активность. Их динамическая характеристика состоит из крутой части, которая занимает диапазон в 10–15 дБ, и пологой части. Третья популяция имеет низкую спонтанную активность, почти линейную динамическую характеристику и еще более высокие пороги.

Было сделано предположение (Yates, 1990), что каждый из типов волокон связан с определенной частью входной-выходной функции. Наиболее чувствительные волокна с высокой спонтанной активностью связаны с началом функции, где еще отсутствует компрессия. Вторая группа волокон связана с частью функции, которая подвержена компрессии, а точка перегиба в динамической характеристике этой группы соответствует точке перегиба на входной-выходной функции. Линейная динамическая характеристика третьей группы волокон как раз соответствует большей части диапазона, подверженного компрессии (рис. 7).

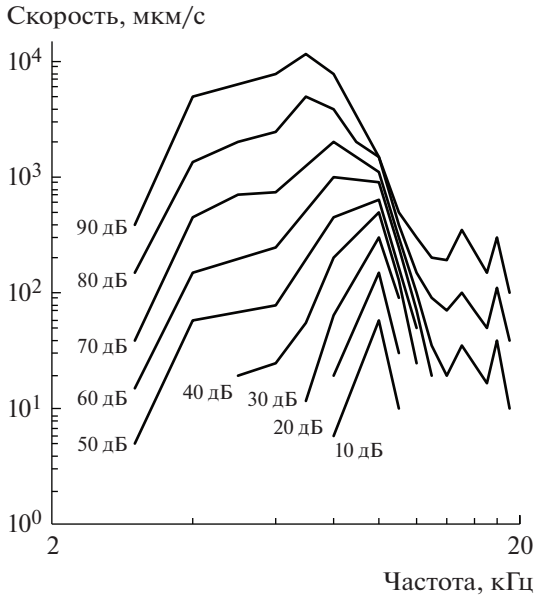


Рис. 4. Кривые зависимости скорости смещения БМ от частоты тона для разных УЗД тона. Данные получены из области 3.5 мм от овального окна, что соответствует ХЧ в 10 кГц (по Ruggero et al., 1997).

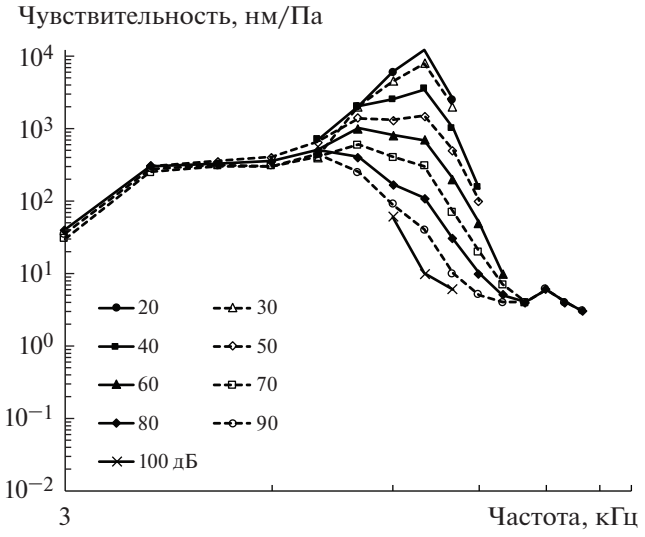


Рис. 5. Отношение чувствительности БМ (величина смещения/звуковое давление) от частоты тона для разных УЗД тона. Записи сделаны в области основания улитки шиншиллы (ХЧ 10 кГц) (по Ruggero et al., 1997).

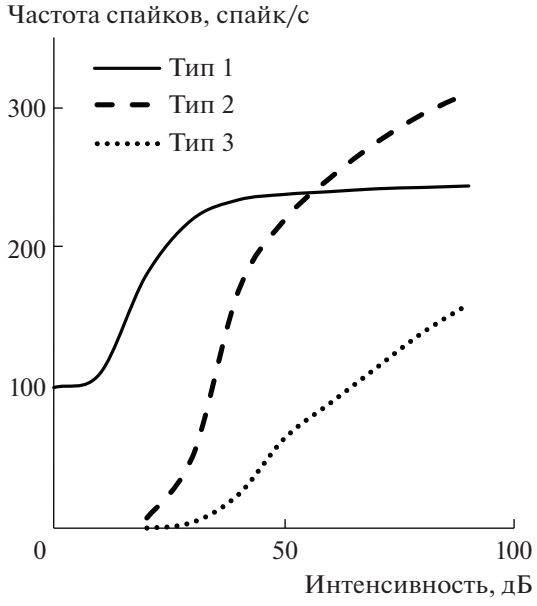


Рис. 6. Зависимость частоты спайков от уровня звукового сигнала для трех типов волокон (по Cooper, 2004).

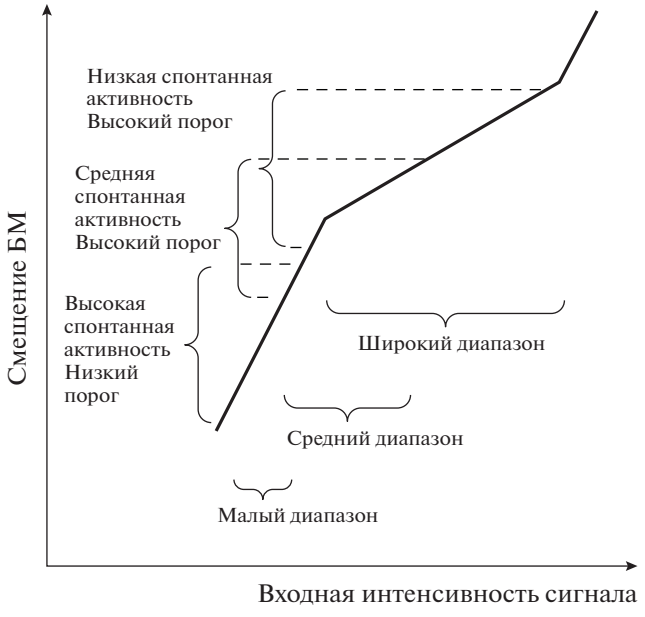


Рис. 7. Гипотетическое распределение ответов трех типов волокон слухового нерва по входной-выходной функции БМ (по Yates, 1990).

Для того чтобы количественно оценить компрессию, было предложено сравнить зависимость частоты спайков трех типов волокон слухового нерва от УЗД звукового сигнала с ХЧ и с частотой ниже ХЧ (рис. 8).

Для первого типа волокон кривые будут сходными *а*. Для второго типа волокон начальный ход кривых будет сходным в первой части, но далее кривая для стимула с ХЧ становится более пологой *б*, *в*. Для третьего типа волокон соответствия в ходе кривых почти нет (*г*) (Yates et al., 1990).

Данный подход требует предположения, что ответы волокон слухового нерва зависят только от пассивного процесса стимуляции волосковых

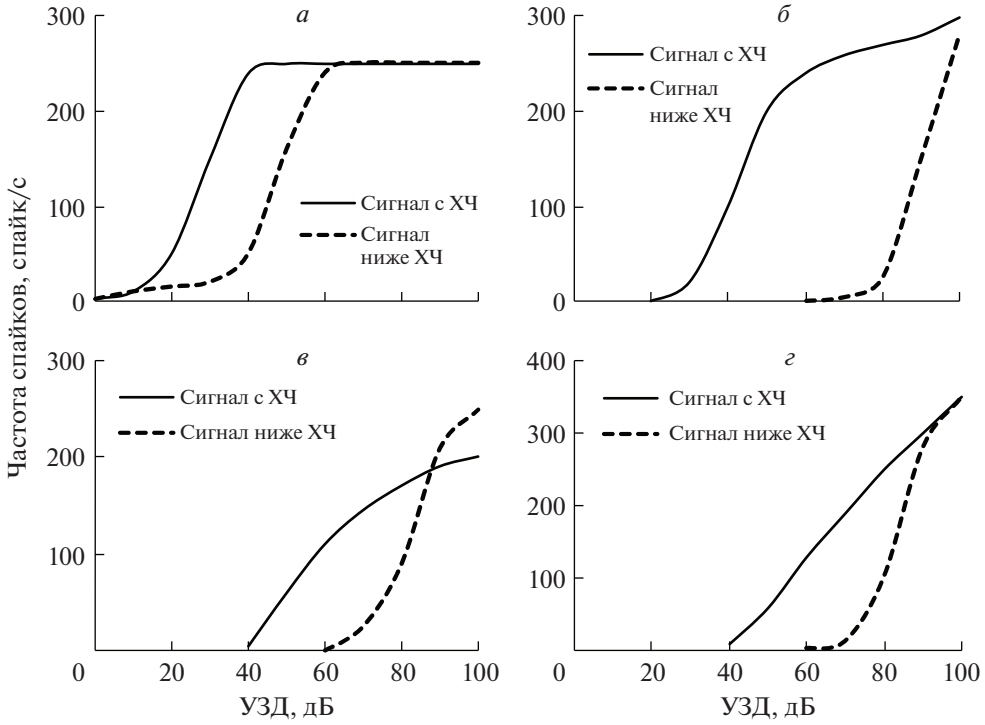


Рис. 8. Зависимость частоты спайков (ордината) от УЗД звукового сигнала (абсцисс). Кривая из темных точек соответствует сигналу с ХЧ, кривая из светлых точек соответствует сигналу с частотой ниже ХЧ (по Yates et al., 1990).

клеток, а сами кривые характеризуют диапазон, при котором генерируются спайки, когда БМ смещается с различной амплитудой. Соответственно, можно выбрать некоторую частоту спайков и вычислить УЗД, необходимое для смещения БМ. Для того чтобы получить входную-выходную функцию, необходимо сопоставить УЗД, при которых звуковой сигнал с ХЧ и частотой ниже ХЧ вызывают одинаковую частоту спайков (рис. 9).

Полученные таким методом входные-выходные функции хорошо согласуются с результатами прямых измерений колебаний базилярной мембраны. Коэффициент наклона компрессионной части составил 0.2–0.25 дБ/дБ (Yates et al., 1990). С использованием такого подхода были проведены оценки изменения наклона входной-выходной функции от ХЧ волокна слухового нерва. Для волокон с ХЧ от 1.5 до 3.6 кГц наклон составлял 0.5 дБ/дБ. Для волокон с ХЧ выше 4 кГц коэффициент наклона уменьшался до 0.13 дБ/дБ. Для волокон с ХЧ ниже 1 кГц нелинейность входной-выходной функции была минимальна (Cooper, Yates, 1994).

ОЦЕНКА ОТВЕТА БМ В ПСИХОАКУСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Прямые исследования механики БМ и регистрация ответов слухового нерва возможны только на ограниченном наборе видов и, безусловно, невозможны на человеке.

Один из способов получить информацию об анализе звукового сигнала на периферии слуховой системы – это использовать звуковую маскировку. Самый первый психоакустический подход для оценки степени компрессии – построение кривой роста одновременной маскировки (growth of simultaneous masking). Одновременная маскировка подразумевает, что маскирующий (маскер) и тестовый звук (тот, который необходимо обнаружить) подаются одновременно.

Когда маскер и тест-сигнал имеют одинаковую частоту, интенсивность тестового сигнала на пороге маскировки приблизительно пропорциональна интенсивности маскера, т.е. уровень сигнала на пороге маскировки растет линейно с уровнем маскера. Если же частота тестового сигнала будет выше частоты маскера, то зависимость оказывается нелинейной. На рис. 10 представлены кривые одновременной маскировки для разных уровней маскера.

Частотная полоса маскера остается постоянной, а изменяется частота тестового сигнала и подбирается его уровень.

Полученные кривые маскировки имеют разную форму в зависимости от УЗД маскера. С увеличением УЗД маскера увеличивается асимметрия кривой, возникает эффект распространения маскировки на высокие частоты (upward spread of masking).

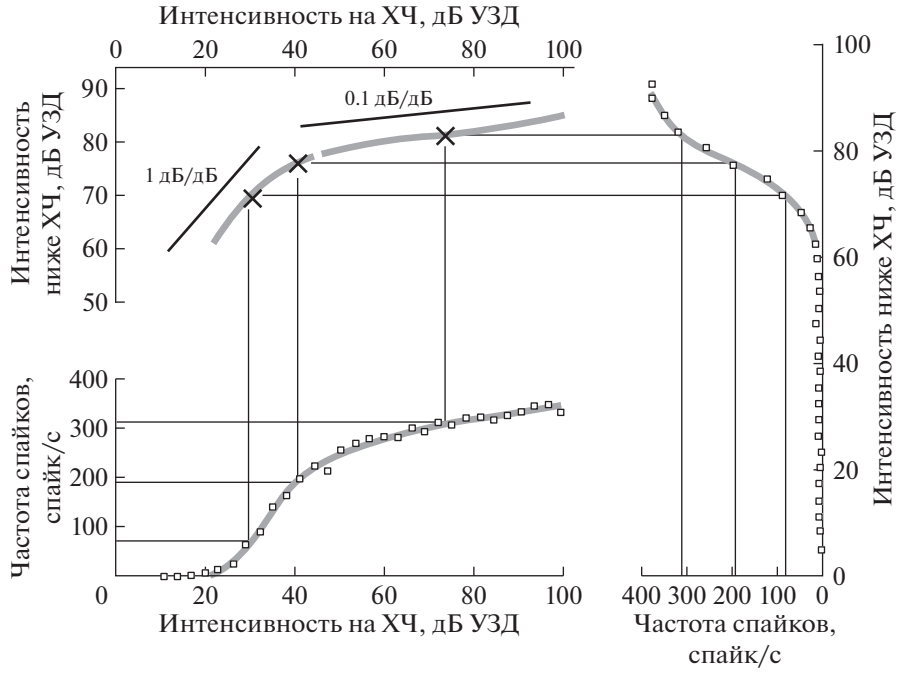


Рис. 9. Сопоставление зависимости частоты спайков от УЗД сигнала с ХЧ (внизу) и с частотой ниже ХЧ (справа). Сверху получаемая входная-выходная функция (по Cooper, 2004).

Благодаря физиологическим данным появилось объяснение эффекта распространения маскировки на высокие частоты. Это явление прежде всего связано с частотной избирательностью и компрессивными свойствами БМ. Предполагается, что порог маскировки соответствует фиксированному соотношению уровней ответа БМ для сигнала и маскера, т.е. порог достигается тогда, когда маскер и тест-сигнал вызывают одинаковый ответ в месте ХЧ тест-сигнала.

Ответ как на тестовый сигнал, так и на маскер, когда их частоты совпадают (on-частотная маскировка), нелинеен и подвержен компрессии (сплошная линия). Тогда, согласно принятому предположению о том, что соотношение уровней маскера и сигнала на пороге одинаково, кривая роста маскировки для on-частотного маскера будет линейной, несмотря на нелинейную входную-выходную функцию для маскера и тест-сигнала (рис. 11).

В случае если частоты тест-сигнала и маскера не совпадают (off-частотная маскировка), ответ на маскер в области БМ для тест-сигнала будет линеен (соответствует пунктирной линии), а ответ на тест-сигнал подвержен компрессии (сплошная линия). Таким образом, если УЗД тест-сигнала 50 дБ, ответ БМ будет порядка 90 дБ. Для того чтобы ответ на низкочастотный маскер был такой же величины, его уровень должен быть 90 дБ УЗД. Если уровень сигнала увеличить на 20 дБ (до 70 дБ), то ответ БМ увеличится на 4 дБ. Тогда, чтобы снова замаскировать тест-сигнал, надо уровень маскера также увеличить на 4 дБ (УЗД маскера 94 дБ). Получаем, что каждый дБ off-маскера увеличивает маскированный порог

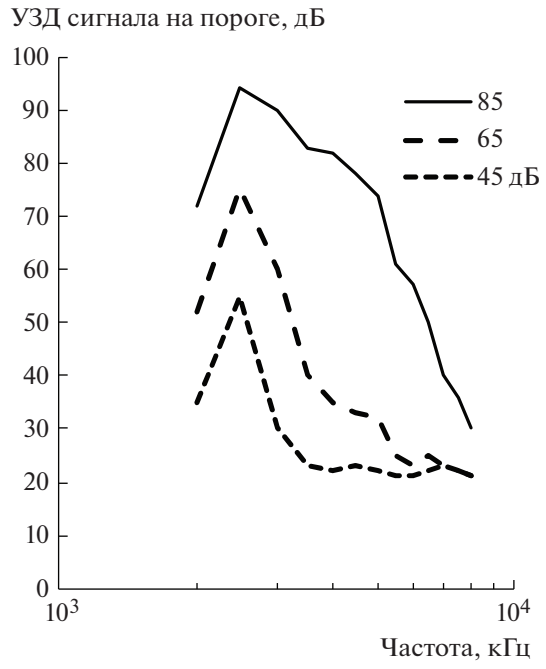


Рис. 10. Пример кривых маскировки. Зависимость уровня тест-сигнала на пороге маскировки от частоты тест-сигнала для трех уровней маскера. Ширина частотной полосы маскера составляет 500 Гц с центром в 2400 Гц, а тест-сигнал – синусоидальный тон, длительностью 10 мс (по Oxenham, Bacon, 2004).

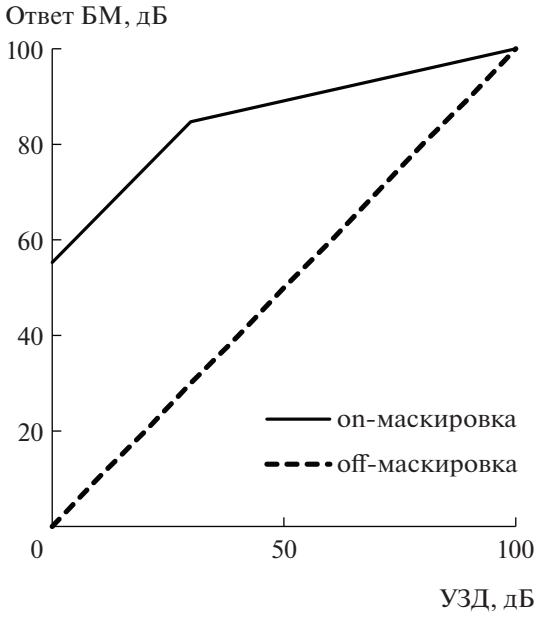


Рис. 11. Модель ответа БМ на тон при on- и off-частотной маскировке. По оси абсцисс УЗД сигнала, по оси ординат ответ в дБ в области БМ, соответствующей частоте тест-сигнала (по Oxenham, Bacon, 2004).

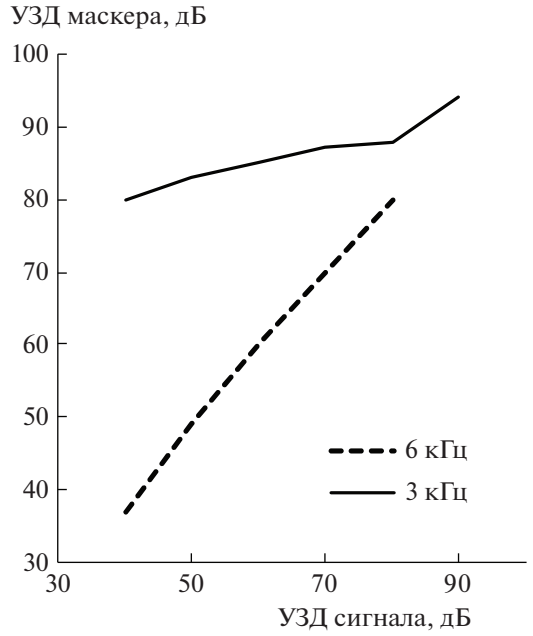


Рис. 12. Зависимость уровня маскера, необходимого для маскировки тест-сигнала с частотой 6 кГц, от уровня тест-сигнала (по Oxenham, Plack, 1997).

на 5 дБ, т.е. коэффициент роста маскировки 1/5 = = 0.2.

Нелинейные свойства БМ качественно объясняют эффект распространения маскировки на высокие частоты. При одновременной маскировке рост составляет приблизительно 1:2 (Bacon et al., 1999). Это не соответствует данным прямой регистрации механических колебаний БМ, где компрессия составляет приблизительно 0.2. Такое расхождение объясняется дополнительными эффектами, возникающими при использовании одновременной маскировки.

Одно из важных отличий между физиологическим и поведенческим исследованием заключается в том, какие звуковые стимулы используются в одном и в другом случаях. При прямом исследовании механических колебаний БМ регистрируется ответ на один звуковой сигнал, и по этим ответам выстраивается входная-выходная функция. В поведенческих исследованиях используется не менее двух сигналов (маскер и тест-сигнал). Дополнительные взаимодействия между этими сигналами будут влиять на результат. Первый из известных феноменов – двухтоновое подавление (two-tone suppression): когда ответ системы на один звуковой сигнал может быть уменьшен дополнительным звуковым сигналом. Впервые данный эффект был описан при регистрации ответов слухового нерва (Sachs, Kiang, 1968). Было показано, что дополнительный тон-супрессор не только уменьшает ответ на основной тон, но и делает входную-выходную функцию более линейной (Ruggero et al., 1992). Это первая причина, по которой входная-выходная функция из кривой роста одновременной маскировки более линейна.

Вторая причина – феномен, известный как прослушивание на боковых частотах (off-frequency listening). При прямых измерениях механических колебаний регистрируется ответ в конкретной области БМ, а при психоакустических измерениях экспериментатор такой возможности не имеет. Области наилучшего ответа на тест-сигнал и на тест-сигнал плюс маскер могут не совпадать. Кроме того, при повышении интенсивности может происходить смещение пика бегущей волны.

Влияние этих дополнительных эффектов возможно исключить. Один из способов состоит в том, чтобы разнести во времени маскер и тест-сигнал: тест-сигнал подается через короткое время после окончания маскера (последовательная маскировка). Таким образом, можно исключить эффект двухтонового подавления. Чтобы исключить эффект прослушивания на боковых частотах, можно добавить дополнительный маскирующий шум. То и другое было применено в психоакустических экспериментах на человеке для оценки нелинейности ответа БМ (Oxenham, Plack, 1997). Был измерен уровень маскера в последовательной маскировке (маскер 6 кГц при on-частотной маскировке и 3 кГц при off-частотной маскировке), необходимый для того, чтобы замаскировать короткий тест-сигнал с частотой 6 кГц (рис. 12).

В данной серии зависимой переменной был уровень маскера. Из кривых видно, что рост для

on-маскировки линейный, как и предсказывалось. Маскер и тест-сигнал попадают в одну область на БМ, одинаково подвергаются компрессии, и на выходе получается линейная функция. Результат off-частотной маскировки отличается кардинально. Уровень маскера на пороге медленно растет с ростом уровня сигнала. Согласно гипотезам, описанным ранее, наклон кривой off-частотной маскировки соответствует наклону входной-выходной функции для БМ. Для уровня входного сигнала между 50 и 80 дБ УЗД наклон кривой составляет 0.16. Такой результат согласуется с результатами экспериментов с прямой регистрацией колебаний на БМ. На высоких и низких уровнях рост кривой становится более линейным.

Однако есть некоторое несоответствие представленных психоакустических и физиологических данных. Несоответствие возникает при высоких уровнях сигнала, когда рост возвращается к линейному. При повышении уровня сигнала пик бегущей волны на базилярной мембране сдвигается в сторону основания улитки, т.е. максимальный ответ происходит в области, соответствующей более высокой характеристической частоте, из-за чего ответ становится линейным. Это и наблюдается в психоакустическом эксперименте: ответ на тест-сигнал определяется исходя из максимального ответа уже не на своей характеристической частоте. В физиологическом эксперименте область регистрации все время постоянная, в этой области компрессия сохраняется.

Несколько другой экспериментальный подход для оценки нелинейности был предложен в работе (Nelson et al., 2001), в которой использован тестовый сигнал с частотой 1 кГц и с очень низким уровнем (10 дБ над порогом слышимости). Низкий уровень сигнала – способ исключить эффект прослушивания на боковых частотах. Как и в предыдущих экспериментах, использовалась последовательная маскировка. Задача состояла в том, чтобы измерить уровень маскера разных частот при разных временных интервалах между маскером и тест-сигналом. Предполагалось, что ответ на маскер, частота которого ниже частоты тест-сигнала, линеен в точке тест-сигнала, поэтому форму компрессионной кривой для частоты тест-сигнала можно оценить, сравнив, как уровень маскера зависит от временного интервала между маскером и сигналом. Например, если увеличение интервала между маскером и тест-сигналом на 10 мс при off-частотной маскировке требует увеличения уровня маскера на 2 дБ, а при on-частотной маскировке на 10 дБ, то компрессия на частоте сигнала составляет 0.2. Это исследование продемонстрировало, что компрессия наблюдается между $0.7f$ и $1.05f$, где f – характеристическая частота. Оказалось, что возврат входной-выходной функции к линейному росту происходит при тех же уровнях, что и в предыдущих исследованиях (80 дБ), хотя можно было ожидать, что точка перехода будет соответствовать физиологическим данным, поскольку использовался очень тихий тестовый сигнал.

Используя данный метод в сочетании с регистрацией слуховых стволовых вызванных потенциалов мозга, удалось оценить степень компрессии в высокочастотной области (45 и 64 кГц) у дельфина. Оказалось, что коэффициент компрессии сохраняет свои значения в районе 0.2 на таких высоких частотах (Popov et al., 2020).

Остается открытым вопрос, как нелинейность ответа БМ меняется с изменением ХЧ. Как уже говорилось, оценка нелинейности в апикальной части улитки прямым измерением механических колебаний технически сложна. Имеющиеся данные говорят о том, что нелинейность и компрессия уменьшаются с уменьшением характеристической частоты. В нескольких психоакустических работах была проведена оценка коэффициента нелинейности при изменении ХЧ (Hicks, Bacon, 1999; Bacon et al., 1999). Обе работы показали, что наклон кривой роста маскировки увеличивается с ростом частоты сигнала.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОСНОВА УСИЛЕНИЯ В УЛИТКЕ

В 1985 г. было показано, что наружные волосковые клетки (НВК) способны изменять свою длину при изменении мембранного потенциала: гиперполяризация приводит к удлинению клетки, деполяризация приводит к сокращению (Brownell et al., 1985; Zenner et al., 1985). Это явление было названо мотильностью НВК. Чтобы мотильность была возможна, НВК должна содержать некий белок, который изменяет свою конформацию при изменении мембранного потенциала. Результатом исследований стало открытие уникального для млекопитающих моторного белка престина (Zheng et al., 2000), конфигурация которого зависит от мембранного потенциала НВК и концентрации анионов (особенно Cl^-). Согласованное действие молекул престина приводит к изменению длины клетки и развитию усилия, приложенного к БМ.

Второй возможный механизм усиления в улитке – работа стереоцилий НВК. На БМ песчанки *in vitro* было показано, что стереоцилии НВК активно генерируют силу, способную обострить настройку (Chan, Hudspeth, 2005).

Важно, что усиление происходит на каждом цикле бегущей волны, т.е. на каждом периоде стимулирующей частоты. Верхняя частотная граница, до которой наружные волосковые клетки сохраняют свою сократительную способность до конца, неизвестна, но она выше 80 кГц (Frank et al.,

1999; Johnson et al., 2011), а исходя из работ на дельфинах можно предполагать, что мотильность должна работать и на частоте 90 кГц (Popov et al., 2020).

Роль белка престина в усилении колебаний БМ была подтверждена в генетических экспериментах. У мышей с нокаутом по гену престина наблюдаются потеря частотной избирательности и снижение чувствительности слуха (Liberman et al., 2002; Cheatham et al., 2004). В этих исследованиях есть существенный момент – у нокаутных мышей длина клетки изменялась почти на 60%. Поэтому в следующем эксперименте были получены мыши с нокаутом только по двум аминокислотам, входящим в белок (Dallos et al., 2008). В этом случае длина НВК не изменялась, но терялось свойство мотильности. Кроме того, чувствительность и частотная избирательность пропорциональны количеству наружных волосковых клеток, экспрессирущих престин (Cheatham et al., 2009). Таким образом, престин необходим для усиления колебаний.

Хотя до конца не ясно, как работает усиливающий механизм, можно выстроить приблизительную схему. Движение БМ, вызванное звуковым стимулом, приводит к движению кортиевого органа относительно внутренней колонны (inner pillar), и ретикулярная пластинка (РП) движется по направлению к центру улитки. Сдвиг между РП и ПМ вызывает отклонение стереоцилий НВК. Отклонение стереоцилий приводит к открытию ионных каналов и деполяризации клетки. Важно, что стереоциилии НВК погружены в ПМ, и являются детекторами смещения, в то время как ВВК не погружены в ПМ и чувствительны к скорости смещения. При этом в области НВК РП движется вниз, а область с ВВК, наоборот, движется вверх. Деполяризация НВК приводит к изменению конформации молекул престина, что вызывает уменьшение длины клетки и сокращение расстояния между БМ и РП. Если этот сдвиг совпадает по фазе с колебаниями, вызванными звуковым стимулом, происходит усиление колебаний (Guinan et al., 2012). Причем усиление, вызываемое НВК, зависит от амплитуды колебаний, при значительной амплитуде колебаний усиление ослабевает. Временные интервалы всех этих процессов до конца не известны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Усиление и компрессия в слуховой системе в первую очередь обеспечиваются сократительной способностью НВК, работающих как усилитель колебаний БМ. Усиление повышает чувствительность и обостряет частотную настройку слуховой системы.

Нелинейность активного усиления (компрессия) приводит к увеличению динамического диапазона системы.

Проявление компрессии зарегистрировано с использованием разных подходов. В области частот, представленной в основании улитки, коэффициент компрессии в среднем составляет 0.2 дБ/дБ. Наличие компрессии на низких частотах, соответствующих вершине улитки, остается под вопросом.

Compression in the auditory system

D. I. Nechaev[a,#]

[a] *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the The Russian Academy of Science*
119071 Moscow, Leninskij prosp, 33, Russia
[#] *E-mail: dm.nechaev@yandex.ru*

The review is devoted to the mechanism of compression in the mammals auditory system. The compression provides the high sensitivity with a wide dynamic range of the auditory system, and sharpness of the frequency tuning. In this review, three main methods for detecting compression were observed: the direct registration of basilar membrane vibrations, the registration of the auditory nerve, and the psychoacoustic studies. At the end of the review, the question of the morphofunctional basis of compression in the cochlea briefly was observed.

Keywords: hearing, auditory system, compression

REFERENCES

Bacon S.P., Boden L.N., Lee J., Repovsch J.L. Growth of simultaneous masking for $f < f$ effects of overall frequency and level. *J. Acoust. Soc. Am*. 1999. V. 106. P. 341–350.

Bekesy G. *Experiments in Hearing*, Columbus, OH: McGraw-Hill. 1960.

Brownell W.E., Bader C.R., Bertrand D., Ribaupierre Y.D. Evoked mechanical responses of isolated cochlear outer hair cells. *Science*. 1985. V. 227. P. 194–196.

Chan D.K., Hudspeth A.J. Ca^{2+} current-driven nonlinear amplification by the mammalian cochlear in vitro. *Nat. Neurosci*. 2005. V. 8. P. 149–155.

Cheatham M.A., Huynh K.H., Gao J., Zuo J., Dallos P. Cochlear function in prestin knockout mice. *J. Physiol*. 2004. V. 560. P. 821–830.

Cheatham M.A., Low-Zeddies S., Naik K., Edge R., Zheng J., Anderson C.T., Dallos P. A chimera analysis of prestin knock-out mice. *J. Neurosci*. 2009. V. 29. P. 12000–12008.

Cooper N.P. Compression in the peripheral auditory system. *Compression: From Cochlea to Cochlear Implants*. New York. Springer-Verlag. 2004. P. 62–106.

Cooper N.P., Yates G.K. Nonlinear input-output function derived from the responses of guinea-pig cochlear nerve fibers: variations with characteristic frequency. *Hearing Research*. 1994. V. 78. P. 221–234.

Cooper N.P., Dong W. Sound-evoked shifts in the baseline position of the apical cochlear partition. *Assoc. Res. Otolaryngol Abstr*. 2001. V. 24. P. 228.

Cooper N.P., Rhode W.S. Basilar membrane mechanics in the hook region of cat and guinea-pig cochleae: sharp tuning and nonlinearity in the absence of baseline position shifts. *Hearing Research*. 1992. V. 63. P. 163–190.

Cooper N.P., Rhode W.S. Mechanical responses to two-tone distortion products in the apical and basal turns of the mammalian cochlea. *J. Neurophysiol*. 1997. V. 78. P. 261–270.

Dallos P., Wu X., Cheatham M.A., Gao J., Zheng J., Anderson C.T., Jia S., Wang X., Cheng W.H., Sengupta S., He D.Z., Zuo J. Prestin-based outer hair cell motility is necessary for mammalian cochlear amplification. *Neuron*. 2008. V. 58. P. 333–339.

Frank G., Hemmert W., Gummer A.W. Limiting dynamics of high-frequency electromechanical transduction of outer hair cells. *Proc. Natl. Acad. Sci*. 1999. V.96. P. 4420–4425.

Gold T. Hearing. II. The physical basis of the action of the cochlea. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 1948. V. 135. P. 1386–1391.

Guinan Jr J.J., Salt A., Cheathnam M.A. Progress in cochlear physiology after Bekesy. *Hearing research*. 2012. V. 293. P. 12–20.

Hicks M.L., Bacon S.P. Psychophysical measures of auditory nonlinearities as a function of frequency in individuals with normal hearing. *J. Acoust. Soc. Am*. 1999. V. 105. P. 326–338.

Johnson S.L., Beurg M., Marcotti W., Fettiplace R. Prestin-driven cochlear amplification is not limited by the outer hair cell membrane time constant. *Neuron*. 2011. V. 70. P. 1143–1154.

Kemp D.T. Stimulated acoustic emissions from within the human auditory system. *J. Acoust. Soc. Am*. 1978. V. 64. P. 1368–1391.

Liberman M.C. The cochlear frequency map for the cat: labeling auditory nerve fibers of known characteristic frequency. *J. Acoust. Soc. Am*. 1982. V. 72. P. 1441–1449.

Liberman M.C., Gao J., He D.Z., Wu X., Jai S., Zuo J. Prestin is required for electromotility of the outer hair cell and for the cochlear amplifier. *Nature*. 2002. V. 419. P. 300–304.

Nelson D.A., Schroder A.C., Wojtczak M. A new procedure for measuring peripheral compression in normal-hearing and hearing-impaired listeners. *J. Acoust. Soc. Am*. 2001. V. 110. P. 2045–2064.

Oxenham A.J., Plack C.J. A behavioral measure of basilar-membrane nonlinearity in listeners with normal and impaired hearing. *J. Acoust. Soc. Am*. 1997. V. 101. P. 3666–3675.

Oxenham J., Bacon S.P. Psychophysical manifestations of compression: normal-hearing listeners. *Compression: From Cochlea to Cochlear Implants*. New York. Springer-Verlag. 2004. P. 18–61.

Popov V.V., Nechaev D.I., Sysueva E.V., Supin A.Ya. The rate of cochlear compression in a dolphin: a forward-masking evoked-potential study. *J. Comparative Physiology A*. 2020. V. 206. P. 757–766.

Rhode W.S. Observations of the vibration of the basilar membrane in squirrel monkeys using the Mossbauer technique. *J. Acoust. Soc. Am*. 1971. V. 49. P. 1218–1231.

Rhode W.S., Recio A. Study of mechanical motions in the basal region of the chinchilla cochlear. *J. Acoust. Soc. Am*. 2000. V. 107. P. 3317–3332.

Ruggero M.A., Rich N.C., Recio A., Narayan S.S., Robleas L. Basilar membrane response to tones at the base of the chinchilla cochlea. *J. Acoust. Soc. Am*. 1997. V. 101. P. 2151–2163.

Ruggero M.A., Robles L., Rich N.C., Recio A. Basilar membrane responses to two-tone and broadband stimuli. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci*. 1992. V. 226. P. 307–315.

Sachs M.B., Kiang N.Y.S. Two-tone inhibition in auditory nerve fibers. *J. Acoust. Soc. Am*. 1968. V. 43. P. 1120–1128.

Spoendlin H. The innervation of the organ of Corti. *J. Laryngol. Otol*. 1967. V. 81. P. 717–738.

Yates G.K. Basilar membrane nonlinearity and its influence on auditory nerve rate-intensity functions. *Hearing Research*. 1990. V. 50. P. 145–162.

Yates G.K., Winter I.M., Robertson D. Basilar membrane nonlinearity determines auditory nerve rate-intensity function and cochlear dynamic range. *Hearing Research*. 1990. V. 45. P. 203–220.

Zenner H.P., Zimmermann U., Schmitt U. Reversible contraction of isolated mammalian cochlear hair cells. *Hearing Research*. 1985. V. 18. P. 127–133.

Zheng J., Shen W., He D.Z., Long K.B., Madison L.D., Dallos P. Prestin is the motor protein of cochlear outer hair cells. *Nature*. 2000. V. 405. P. 149–155.

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ, 2023, том 37, № 2, с. 130–137

ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

УДК 591.185.6

РЕАКЦИЯ ИМАГО ОГНЕВКИ *OSTRINIA SCAPULALIS* НА СВЕТОВЫЕ СТИМУЛЫ В ВЕТРОВОМ ТОННЕЛЕ

© 2023 г. М. И. Жуковская[1,*], О. Г. Селицкая[2], А. В. Щеникова[2], А. А. Мильцын[2], И. В. Грушевая[2], А. Г. Конончук[2], А. Н. Фролов[2]

[1] Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН
194223 Санкт-Петербург, пр. Тореза, 44, Россия

[2] Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
196608 Санкт-Петербург, г. Пушкин, ш. Подбельского, д. 3, Россия

**E-mail: mzhukovskaya@yahoo.com*

Поступила в редакцию 19.01.2023 г.
После доработки 13.02.2023 г.
Принята к публикации 16.03.2023 г.

Привлечение ночных насекомых светом – известный феномен с неизвестными физиологическими механизмами. Бабочки из надсемейства огневкообразных Pyraloidea характеризуются наиболее выраженной реакцией на свет, однако спектральные предпочтения этих насекомых не изучены. Огневка *Ostrinia scapulalis*, обитающая на двудольных растениях, вредитель конопли и хмеля, является предковой формой для восточного и европейского кукурузных мотыльков, широко распространенных вредителей кукурузы. При помощи ветрового тоннеля, модифицированного для подачи света, тестировали ответы самцов и самок на световые стимулы с максимумами эмиссии 532, 440 и 365 нм и освещенностью 2 лк, создаваемой в месте выпуска насекомого, способных стимулировать как фоторецепторы сложных глаз (с максимумами чувствительности 352, 413, 480 и 530 нм), так и простых глазков – оцеллей, чувствительность которых имеет главный пик в ультрафиолете и дополнительный в зеленой области спектра (360 и 520 нм). Оказалось, что наиболее привлекательным стимулом был ультрафиолет. На зеленый свет реагировал небольшой процент насекомых, при этом демонстрировавших реакцию замирания вблизи источника света. Наименее привлекательным был синий свет, который также вызывал замирания. Таким образом, лёт *O. scapulalis* вызывается коротковолновым светом. Эта реакция больше соответствует чувствительности оцеллей, чем сложных глаз. Синее или зеленое излучение приводит к реакции маскинга.

Ключевые слова: щетконогий мотылек, *Ostrinia scapulalis*, реакция на свет, ультрафиолет, фоторецепция

DOI: 10.31857/S0235009223020063, **EDN:** QTCPSV

ВВЕДЕНИЕ

Щетконогий мотылек *Ostrinia scapulalis* (Wlk.) – ночное насекомое семейства огневок-травянок (Crambidae), ближайшими родственниками которого являются такие широко распространенные вредители сельскохозяйственных культур, как европейский *O. nubilalis* (Hbn.) и восточный *O. furnacalis* (Gn.) стеблевые кукурузные мотыльки (Mutuura, Munroe, 1970). Так, *O. nubilalis* является серьезным вредителем кукурузы в Европе, Северной Африке и Северной Америке, *O. furnacalis* повреждает ее в Азии и Австралазии, в то время как *O. scapulalis* питается различными видами двудольных растений-хозяев в Европе и Азии, повреждая возделываемые бобовые культуры *Vigna spp.*, хмель *Humulus lupulus* L., коноплю *Cannabis sativa* L., а также ряд дикорастущих и сорных видов, таких как полынь обыкновенная *Artemisia vulgaris* L., дурнишник зобовидный *Xanthium strumarium* L., циклахена дурнишниколистная *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen, амброзия полыннолистная *Ambrosia artemisiifolia* L. и многих других (Mutuura, Munroe, 1970; Фролов, 1984; Ishikawa et al., 1999; Frolov et al., 2007). Питание на двудольных видах кормовых растений – анцестральный признак в роде *Ostrinia* (Yang et al., 2021). Результаты поведенческих и электрофизиологических экспериментов дают основание предполагать наличие сенсорных преадаптаций к освоению злаковых растений-хозяев у сохранившего предковые трофические связи с двудольными растениями-хозяевами *O. scapulalis* (Щеникова и др., 2020). Хотя *O. nubilalis* и *O. scapulalis* характеризуются идентичным полиморфизмом феромонного сигнала у самок (Huang et al., 2002; Takanashi et al., 2005), в условиях симпатрии оба

вида сохраняют свою идентичность, несмотря на то, что межвидовые гибриды вполне жизнеспособны и способны в условиях лаборатории производить плодовитое потомство (Фролов, 1984). Морфологически эти виды очень схожи, и их до сих пор путают (Frolov et al., 2007), поэтому неудивительно, что хотя *O. scapulalis* является весьма опасным вредителем, поведение и сенсорные системы этого насекомого все еще остаются практически неизученными.

Привлечение светом насекомых, ведущих сумеречно-ночной образ жизни, широко используется для их сбора, хотя механизмы такого поведения до сих пор слабо изучены (Жуковская и др., 2022; Фролов, 2022), что во многом обусловлено сложностью создания источников света с заданными характеристиками.

Мотыльки обладают глазами двух типов – парой больших фасеточных сложных глаз и парой простых глазков – оцеллей (Belušič et al., 2017). Сложные глаза *Ostrinia* относятся к суперпозиционному типу, характерному для многих ночных насекомых, и способны увеличивать чувствительность за счет уменьшения разрешающей способности глаза посредством миграции экранирующего пигмента вдоль оси омматидия. Омматидии сложного глаза состоят из 12 фоторецепторных клеток, относящихся к четырем спектральным классам с максимумами чувствительности 352, 413, 480 и 530 нм, при этом две клетки нижнего яруса имеют черты поляризационных детекторов (Belušič et al., 2017; Chen et al., 2019). Суммарная чувствительность глаза, измеренная при помощи электроретинографии, имеет наибольшее значение в зеленой части спектра (Belušič et al., 2017). Парные оцелли, расположенные на темени, вблизи дорзального края сложных глаз показывают главный пик чувствительности в ультрафиолетовой и небольшой – в зеленой области спектра (Belušič et al., 2017). Такое строение фоторецепторных органов указывает на существенную роль света разных длин волн в поведении этих насекомых, однако, ранее полученные данные указывают лишь на привлечение имаго УФ-светом (Грушевая и др., 2019; Фролов и др., 2021). Вероятно, разнообразие зрительных пигментов и фоторецепторов было унаследовано ими от предковых форм, поскольку в надсемействе Pyraloidea, к которому относится щетконогий мотылек, встречаются виды с дневной активностью (Kawahara et al., 2018), более того, сообщается, что брачное поведение некоторых видов рода *Ostrinia,* а именно, *O. marginalis* Wlk. и *O. peregrinalis* (Ev.), обитающих в высоких широтах, а также *O. orientalis* Mutuura et Munroe из *Японии*, происходит в дневное время (Ishikawa et al., 1999). Не исключено, что ведущие ночной образ жизни мотыльки могут использовать цветовое зрение и в сумеречное, и ночное время, как ранее было показано для бражников *Deilephila elpenor* L., *Hyles galii* (Rott.) и *H. lineata* (F.), и пчелы-плотника *Xylocopa tranquebarica* (F.), причем не только для поиска цветов с нектаром, но и для ориентации при перелетах (Kelber et al., 2002, 2003; Somanathan et al., 2008; Warrant, Somanathan, 2022). Щетконогий мотылек, как и кукурузные мотыльки, ведет, в основном, ночной образ жизни (Huang et al., 1997), хотя наблюдения, сделанные на островах Амами, расположенных южнее острова Кюсю, свидетельствуют, что мотыльки этого вида спаривались в дневное время (Ishikawa et al., 1999). Известно, что имаго чешуекрылых при поиске пригодных для развития своего потомства растений-хозяев ориентируются помимо запаховых стимулов на зрительные сигналы (Jakobsson et al., 2017).

Цель настоящей работы – изучение поведенческих ответов имаго щетконогого мотылька *O. scapulalis* на световые сигналы разных спектральных диапазонов в лабораторных экспериментах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Перезимовавших пронимф (неактивных гусениц последнего возраста) *O. scapulalis* собирали весной 2022 г. в растительных остатках полыни в окр. пос. Заря (ранее Жарынь) Смоленской области. Собранный живой материал помещали в 0.5 л стеклянные сосуды с гофрированными листами писчей бумаги. Для постдиапаузной реактивации пронимф бумажные вкладыши с насекомыми в сосудах обильно смачивали дистиллированной водой, а затем переносили в климатическую камеру MLR-352, Sanyo (Panasonic), где поддерживали температуру 25 ± 2°C и фоторежим 18:6 ч, освещение включалось ежедневно в 18:00 ч. В опытах использовали девственных самцов и самок в возрасте 3–5 дней. За час до начала эксперимента бабочек рассаживали поодиночке в чашки Петри стандартного размера и держали до проведения экспериментов в полной темноте. Эксперименты проводили с одиночными насекомыми. Первыми тестировали самцов и лишь затем самок с целью предотвращения возможного влияния полового феромона самок на самцов.

Внутри изготовленного из плексигласа ветрового тоннеля (150 × 70 × 70 см) создавался поток воздуха со скоростью 0.2–0.3 м/с (рис. 1) (Royer, McNeil, 1993).

Для обеспечения ламинарности течения воздуха в туннеле размещена прозрачная труба длиной 1.00 м и диаметром 0.40 м. Источник света помещали в начале трубы, чашку Петри с насекомым – в конце на высоте 0.1 м от пола трубы. Освещенность начального месторасположения насекомых в туннеле обеспечивалась светодиодами с максимумами излучения 532, 440 и 365 нм на

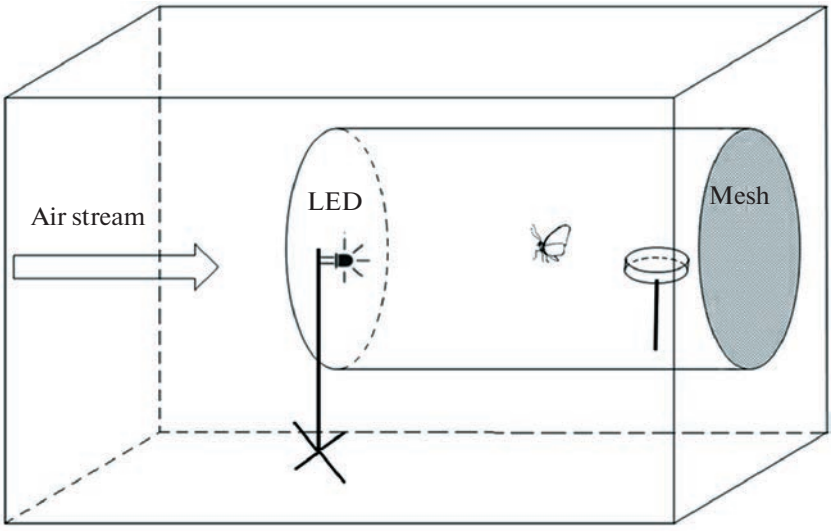


Рис. 1. Схема установки.
Направление потока воздуха обозначено стрелкой. LED – светодиод, mesh – сетчатая стенка, через которую отсасывается воздух.

уровне 2.0 лк (контроль освещенности обеспечивали при помощи люксметра Ю16 с фотоэлементом Ф102). В контрольных экспериментах эти светодиоды не включали. Эксперименты проводили во время темновой фазы суточного цикла – времени максимальной активности этих насекомых. После периода адаптации (3 мин) верхнюю крышку чашки с насекомым осторожно снимали и включали световой стимул. Наблюдения проводили при красном (650 нм) освещении 0.7 люкс, температуре воздуха 25 ± 2°C в течение 10 мин. Регистрировали время взлета; направленность движения в сторону источника света или от него; посадку у источника света. Каждое насекомое в эксперименте использовали только однократно.

Полученные данные статистически обрабатывали с использованием параметрических (критерий Стьюдента) и непараметрических (точный тест Фишера, критерий Манна–Уитни, Хи-квадрат) методов в программе MS Excel и при помощи онлайн-калькулятора http://vassarstats.net/.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ответные реакции на свет самцов и самок щетконогого мотылька статистически не отличались (критерий Хи-квадрат, $p > 0.05$ для всех случаев, табл. 1), поэтому в дальнейшем данные анализировали без учета пола особей.

Оказалось, что ответы бабочек на УФ-излучение существенно превосходят ответы как на зеленый, так и на синий свет (рис. 2), а именно, 57% от общего количества протестированных особей отвечали взлетом на УФ-свет, что существенно больше, чем на зеленый и синий свет (в обоих случаях $p < 0.001$, точный критерий Фишера).

Таблица 1. Количества прореагировавших и непрореагировавших самцов и самок *Ostrinia scapulalis* на свет в ветровом тоннеле

Свет	Реакция насекомых	Количество	
		Самки	Самцы
Зеленый	Взлет	4	8
	Полет к источнику	4	8
	Посадка у источника	3	4
	Полет от источника	0	0
	Нет реакции	16	22
	Всего имаго в опыте	20	30
Синий	Взлет	1	2
	Полет к источнику	1	1
	Посадка у источника	0	0
	Полет от источника	0	1
	Нет реакции	11	10
	Всего имаго в опыте	12	12
Ультрафиолет	Взлет	20	19
	Полет к источнику	20	18
	Посадка у источника	13	14
	Полет от источника	0	1
	Нет реакции	12	17
	Всего имаго в опыте	32	36
Контроль	Взлет	1	1
	Полет к источнику	1	1
	Посадка у источника	0	0
	Полет от источника	0	0
	Нет реакции	9	11
	Всего имаго в опыте	10	12

Реакции самцов и самок не различались ни для одного из параметров (критерий Хи-квадрат, $p > 0.05$).

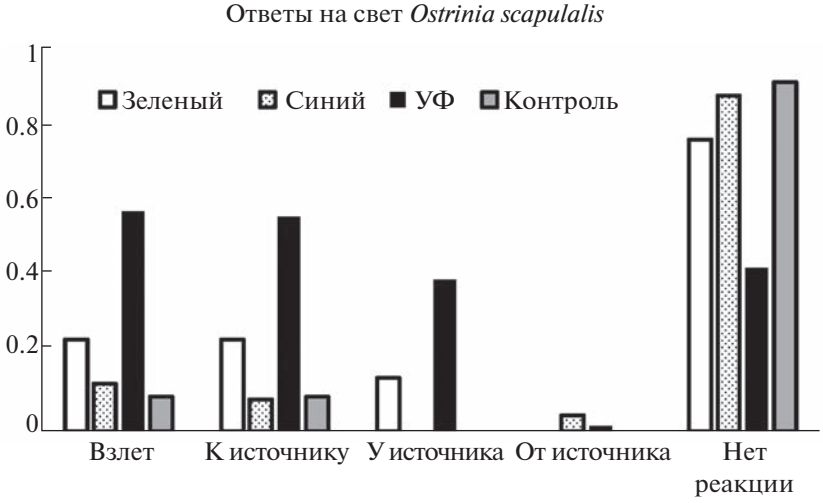


Рис. 2. Доли имаго, прореагировавших на свет разных спектральных характеристик.
Статистически достоверные различия (точный критерий Фишера, $p < 0.001$) обнаружены между реакциями на УФ vs зеленый УФ и vs синий свет.

Пропорции особей, реагирующих на синий и зеленый свет, не различались между собой ($p > 0.05$, точный критерий Фишера). Большинство взлетевших насекомых направлялись к источнику света. При предъявлении синего или зеленого света особи, садившиеся на освещенные поверхности, часто демонстрировали полную неподвижность, в ответ на ультрафиолет насекомые ненадолго останавливались у источника, многократно взлетали, кружа над источником.

Латентный период ответов также различался для УФ и видимого освещения. Так, время взлета для зеленого света было значительно больше, чем для УФ ($p < 0.05$, критерий Манна–Уитни) (рис. 3).

Поскольку на синий свет прореагировали только три мотылька, статистическое сравнение этой серии с остальными оказалось невозможным.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что свет привлекает многих насекомых, принадлежащих к различным таксономическим группам (Pachkin et al., 2022). Однако расширение видового состава исследуемых видов приводит к накоплению данных о значительном разнообразии в спектральных характеристиках света, привлекающего насекомых. Так, восточная луговая совка, *Mythimna separata* (Wlk.), предпочитает зеленый свет (520 нм) (Kim et al., 2018). Стеблевая рисовая огневка *Scirpophaga incertulas* (Wlk.) лучше всего летит на УФ-свет (365 нм), а рисовая листовертка *Cnaphalocrocis medinalis* (Gn.) предпочитала более фиолетовый 400 нм свет (Chiranjeevi, Velmathi, 2021). Зеленая рисовая цикадка *Nephotettix cincticeps* (Uhler) демонстрирует положительный фототаксис в пределах широкого диапазона длин волн, от 480 до 740 нм, который, по-видимому, обеспечивается зеленочувствительным зрительным пигментом с максимумом поглощения около 520 нм (Wakakuwa et al., 2014).

Ветровой тоннель издавна используется для изучения поведенческих реакций насекомых на ольфакторные стимулы (Miller, Roelofs, 1978; Cardé, Hagaman, 1979; Baker, Linn, 1984; Colvin et al., 1989; Charlton et al., 1993). Очевидно, что направленный поток воздуха в наших экспериментах облегчает запуск полета вследствие стимуляции ветрочувствительных рецепторов (Свидерский, 1980; Möhl, 1989) и позволяет моделировать условия тестирования в лаборатории, приближенные к естественным. Изучение аттрактивности зрительных стимулов чаще всего проводится в лабораторных условиях без потока воздуха (Wakakuwa et al., 2014; Kim et al., 2018; Chiranjeevi, Velmathi, 2021), однако, показано, что ветер облегчает ответы на зеленый свет у белокрылки *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Isaacs et al., 1999).

Полученные нами данные свидетельствуют о высокой аттрактивности УФ-света для имаго *O. scapulalis* по сравнению с более длинноволновым светом, воспринимаемым их фоторецепторами. Синий и зеленый свет не вызывали достоверного положительного фототаксиса, несмотря на присутствие фоторецепторов, воспринимающих такое излучение (Belušič et al., 2017). Синий и зеленый световые стимулы, хоть и вызывали у небольшой части мотыльков полет к источнику света, но их поведение при этом кардинально отличалось, а именно, насекомые садились на освещенные поверхности и оставались неподвижными. Такое поведение говорит в пользу реакции маскинга, т.е. проявлении поведения, ха-

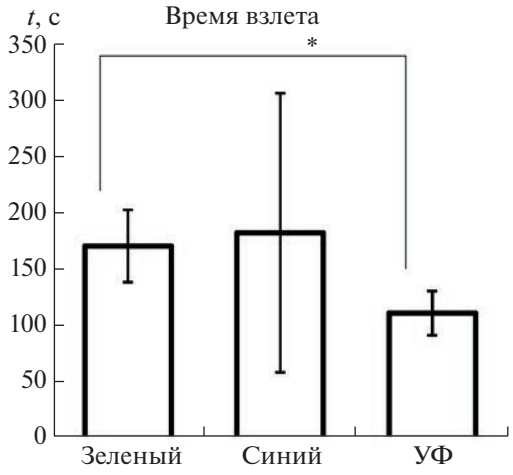


Рис. 3. Латентный период реакции на свет разных частей спектра (с) у мотыльков *O. scapulalis*.
Звездочкой обозначены достоверные различия ($p < 0.05$, критерий Манна–Уитни).

рактерного для дневной фазы цикла при освещении ночью (Mrosovsky, 1999; Новикова, Жуковская, 2017) и может быть связано с механизмами биологических часов. К сожалению, в литературе отсутствуют данные о спектральных характеристиках света, синхронизирующего суточные ритмы у мотыльков рода *Ostrinia*, однако известно, что по крайней мере у некоторых Lepidoptera циркадным фоторецептором служит пигмент криптохром в клетках мозга (Brady et al., 2021), активируемый голубым светом.

Поскольку ультрафиолет оказался наиболее привлекательным стимулом, можно предположить существенную роль оцеллей в лёте мотыльков на свет в ночных условиях, в которых суммация сигнала с большого числа фоторецепторов позволяет инициировать ответ на свет низкой интенсивности, такие как лунный свет под пологом растительности или свет звезд (Mizunami, 1995). В экспериментах с закрашиванием и удалением оцеллей было показано, что эти органы позволяют оценивать пороговую освещенность для начала летной активности у имаго совки *Trichoplusia ni* (Hbn.) (Eaton et al., 1983). Кроме того, более быстрая, чем от фоторецепторов сложных глаз, обработка сигнала от оцеллярных нейронов и передача информации в грудные ганглии позволяют насекомому выравнивать положение тела в полете при слабом освещении (Van Kleef et al., 2008).

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 22-26-00199).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грушевая И.В., Кончук А.Г., Малыш С.М., Мильцын А.А., Фролов А.Н. Светодиодная ловушка для мониторинга кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis*: результаты испытания в Краснодарском крае. *Вестник защиты растений*. 2019. Т. 102. № 4. С. 49–54. https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-4-102-49-54

Жуковская М.И., Северина И.Ю., Новикова Е.С. Световое антропогенное загрязнение: действие на насекомых. *Биосфера*. 2022. Т. 14. № 2. С. 126–136. https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i2.669

Новикова Е.С., Жуковская М.И. Реакция замирания под действием яркого света у американского таракана, *Periplaneta americana*. *Сенсорные системы*. 2017. Т. 31. № 1. С. 44–50.

Свидерский В.Л. *Полет насекомого.* М.: Наука, 1980. С. 136.

Фролов А.Н. Биотаксономический анализ вредных видов рода *Ostrinia* Hbn. *Этология насекомых*. Труды Всесоюзного энтомологического общества. Л.: Наука, 1984. Т. 66. С. 4–100.

Фролов А.Н. Управление поведением вредных насекомых: световые, химические сигналы и их совместное действие. *Энтомологическое обозрение*. 2022. Т. 101. № 3. С. 453–502. https://doi.org/10.31857/S0367144522030017

Фролов А.Н., Грушевая И.В., Кончук А.Г. Современные типы ловушек для мониторинга чешуекрылых на примере кукурузного мотылька. Монография. СПб. Наукоемкие технологии, 2021. С. 120.

Щеникова А.В., Жуковская М.И., Селицкая О.Г., Грушевая И.В., Фролов А.Н. Чувствительность обонятельной системы у видов-двойников рода *Ostrinia*: преадаптация к освоению нового растения-хозяина? *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 2020. Т. 56. № 7. С. 723–729. https://doi.org/10.31857/S004445292007253x

Baker T.C., Linn C.E. Jr. Wind tunnels in pheromone research. *Techniques in pheromone research*. Eds Hummel H.E., Miller T.A. New York. Springer, 1984. Ch. 3. P. 75–110. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5220-7_3

Belušič G., Šporar K., Meglič A. Extreme polarisation sensitivity in the retina of the corn borer moth *Ostrinia*. *J. Exp. Biol.* 2017. V. 220. № 11. P. 2047–2056. https://doi.org/10.1242/jeb.153718

Brady D., Saviane A., Cappellozza S., Sandrelli F. The circadian clock in Lepidoptera. *Front. Physiol.* 2021. V. 12. https://doi.org/10.3389/fphys.2021.776826

Cardé R.T., Hagaman T.E. Behavioral responses of the gypsy moth in a wind tunnel to air-borne enantiomers of disparlure. *Environ. Entomol.* 1979. V. 8. № 3. P. 475–484. https://doi.org/10.1093/ee/8.3.475

Charlton R.E., Kanno H., Collins R.D., Cardé R.T. Influence of pheromone concentration and ambient temperature on flight of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L), in a sustained-flight wind tunnel. *Physiol. Entomol.* 1993. V. 18 № 4. P. 349–362. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1993.tb00608.x

Chen Q.X., Chen Y.W., Li W.L. Ultrastructural comparison of the compound eyes of the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae) under light/dark adaptation. *Arthropod Struct. Dev.* 2019. V. 53. P. 100901.
https://doi.org/10.1016/j.asd.2019.100901

Chiranjeevi M., Velmathi G. Phototactic behavior of yellow stemborer and rice leaf folder moths to surface mount device-light emitting diodes of various wavelengths. *Int. J. Appl. Sci.* 2021. V. 19. № 1. P. 1–9.
https://doi.org/10.6703/IJASE.202203_19(1).005

Colvin J., Brady J., Gibson G. Visually-guided, upwind turning behaviour of free-flying tsetse flies in odour-laden wind: a wind-tunnel study. *Physiol. Entomol.* 1989. V. 14. № 1. P. 31–39.
https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1989.tb00934.x

Eaton J.L., Tignor K.R., Holtzman G.I. Role of moth ocelli in timing flight initiation at dusk. *Physiol. Entomol.* 1983. V. 8. № 4. P. 371–375.
https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1983. tb00370.x

Frolov A.N., Bourguet D., Ponsard S. Reconsidering the taxomony of several *Ostrinia* species in the light of reproductive isolation: a tale for Ernst Mayr. *Biol. J. Linn. Soc.* 2007. V. 91. № 1. P. 49–72.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00779.x

Huang Y., Tatsuki S., Kim C.G., Hoshizaki S., Yoshiyasu Y., Honda H., Ishikawa Y. Identification of sex pheromone of adzuki bean borer, *Ostrinia scapulalis*. *J. Chem. Ecol.* 1997. V. 23. № 12. P. 2791–2802.
https://doi.org/10.1023/A:1022567111508

Huang Y., Takanashi T., Hoshizaki S., Tatsuki S., Ishikawa Y. Female sex pheromone polymorphism in adzuki bean borer, *Ostrinia scapulalis*, is similar to that in European corn borer, *O. nubilalis*. *J. Chem. Ecol.* 2002. V. 28. № 3. P. 533–539.
https://doi.org/10.1023/A:1014540011854

Ishikawa Y., Takanashi T., Kim C.G., Hoshizaki S., Tatsuki S., Huang Y. *Ostrinia spp*. in Japan: their host plants and sex pheromones. *Entomol. Exp. Appl.* 1999. V. 91. P. 237–244.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-1890-5_30

Isaacs R., Willis M.A., Byrne D.N. Modulation of whitefly take-off and flight orientation by wind speed and visual cues. *Physiol. Entomol.* 1999.V. 24 № 4. P. 311–318.
https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.00144.x

Jakobsson J., Henze M.J., Svensson G.P., Lind O., Anderbrant O. Visual cues of oviposition sites and spectral sensitivity of *Cydia strobilella* L. Journal of Insect Physiology. 2017. V. 101. P. 161–168.
https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.06.006

Kawahara A.Y., Plotkin D., Hamilton C.A., Gough H., St Laurent R., Owens H.L., Homziak N.T., Barber J.R. Diel behavior in moths and butterflies: a synthesis of data illuminates the evolution of temporal activity. *Org. Divers. Evol.* 2018. V. 18. № 1. P. 13–27.
https://doi.org/10.1007/s13127-017-0350-6

Kelber A., Balkenius A., Warrant E.J. Scotopic colour vision in nocturnal hawkmoths. *Nature.* 2002. V. 419. P. 922–925.
https://doi.org/10.1038/nature01065

Kelber A., Balkenius A., Warrant E.J. Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Integr. Comp. Biol.* 2003. V. 43. P. 571–579.
https://doi.org/10.1093/icb/43.4.571

Kim K.N., Song H.S., Li C.S., Huang Q.Y., Lei C.L. Effect of several factors on the phototactic response of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Asia Pac. Entomol.* 2018. V. 21. P. 952–957.
https://doi.org/10.1016/j.aspen.2018.07.010

Miller J.R., Roelofs W.L. Sustained-flight tunnel for measuring insect responses to wind-borne sex pheromones. *J. Chem. Ecol.* 1978. V. 4. № 2. P. 187–198.
https://doi.org/10.1007/BF00988054

Mizunami M. Functional diversity of neural organization in insect ocellar systems. *Vision Res.* 1995. V. 35 № 4. P. 443–452.
https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)00192-O

Möhl B. Sense organs and the control of flight. *Insect flight*. Ed. G. J. Goldsworthy. New York. CRC Press London, 1989. P. 75–97.

Mrosovsky N. Masking: history, definitions, and measurement. *Chronobiol. Int.* 1999. V. 16. № 4. P. 415–429.
https://doi.org/10.3109/07420529908998717

Mutuura A., Munroe E. Taxonomy and distribution of the European corn borer and allied species: genus *Ostrinia* (Lepidoptera: Pyralidae). *Mem. Ent. Soc. Can.* 1970. V. 102. S71. P. 1–112.
https://doi.org/10.4039/entm10271fv

Pachkin A., Kremneva O., Leptyagin D., Ponomarev A., Danilov R. Light traps to study insect species diversity in soybean crops. *Agronomy*. 2022. V. 12. № 10.
https://doi.org/10.3390/agronomy12102337

Royer L., McNeil J.N. Effect of relative humidity conditions on responsiveness of European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) males to female sex pheromone in a wind tunnel. *J. Chem. Ecol.* 1993. V. 19. P. 61–69.

Somanathan H., Borges R.M., Warrant E.J., Kelber A. Nocturnal bees learn landmark colours in starlight. *Curr. Biol.* 2008. V. 18. № 21.
https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.023

Takanashi T., Huang Y., Takahasi K.R., Hoshizaki S., Tatsuki S., Ishikawa Y. Genetic analysis and population survey of sex pheromone variation in the adzuki bean borer moth, *Ostrinia scapulalis*. *Biol. J. Linn. Soc.* 2005.V. 84. № 1. P. 143–160.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00421.x

Wakakuwa M., Stewart F., Matsumoto Y., Matsunaga S., Arikawa K. Physiological basis of phototaxis to near-infrared light in *Nephotettix cincticeps*. *J. Comp. Physiol. A*. 2014. V. 200. P. 527–536.
https://doi.org/10.1007/s00359-014-0892-4

Van Kleef J., Berry R., Stange G. Directional selectivity in the simple eye of an insect. *J. Neurosci.* 2008. V. 28 (11). P. 2845–2855.
https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5556-07.2008

Warrant E., Somanathan H. Colour vision in nocturnal insects. *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* 2022. V. 377. № 1862.
https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0285

Yang Z., Plotkin D., Landry J.F., Storer C., Kawahara A.Y. Revisiting the evolution of *Ostrinia* moths with phylogenomics (Pyraloidea: Crambidae: Pyraustinae). *Syst. Entomol.* 2021. V. 46. № 4. P. 827–838.
https://doi.org/10.1111/syen.12491

The response of adult adzuki been borer *Ostrinia scapulalis* to light stimuli in a wind tunnel

M. I. Zhukovskaya[a,#], O. G. Selitskaya[b], A. V. Schenikova[b], A. A. Miltsyn[b], I. V. Grushevaya[b], A. G. Kononchuk[b], and A. N. Frolov[b]

[a] *I.M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, RAS*
194223 St. Petersburg, Tores ave., 44, Russia
[b] *All-Russian Research Institute for Plant Protection*
196608 St. Petersburg, Pushkin, Podbelskogo st., 3, Russia
[#] *E-mail: mzhukovskaya@yahoo.com*

The attraction of nocturnal insects to light is a known phenomenon with unknown physiological mechanisms. Moths of the pyralid family are characterized by the most pronounced response to light, but the spectral preferences of these insects have not been studied. The adzuki been borers *Ostrinia scapulalis*, which live on dicotyledonous plants, are the ancestral form for the Asian and European corn borers, widespread pests of corn. Using a wind tunnel modified to deliver light stimuli, we tested the responses of males and females to light stimuli with wavelengths of 532, 440 and 365 nm at 2 lux, capable of stimulating photoreceptors of compound eyes (with maximum sensitivity of 352, 413, 480 and 530 nm) as well as simple ocelli, whose sensitivity had the main peak in ultraviolet and additional one in the green spectrum (360 and 520 nm). It turned out that ultraviolet was the most attractive stimulus. A small percentage of insects responded to green light, but showed a freezing reaction near the light source. The least attractive was blue light, which also caused freezes. Thus, the flight of *O. scapulalis* adults is induced by short-wavelength light, the response is more consistent with the sensitivity of the ocelli than the compound eyes; blue and green light leads to a masking effect.

Keywords: adzuki been borer, Ostrinia scapulalis, response to light, ultraviolet, photoreception

REFERENCES

Grushevaya I., Kononchuk A., Malysh S., Miltsyn A., Frolov A. Svetodiodnaya lovushka dlya monitoringa kukuruznogo motyl'ka Ostrinia nubilalis: rezul'taty ispytaniya v Krasnodarskom kraye [Led trap for monitoring of the european corn borer, Ostrinia nubilalis: the results of trials in Krasnodar territory]. Plant Protection News [Vestnik zashchity rasteniy]. 2019. V. 102 (4). P. 49–54 (in Russian). https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-4-102-49-54

Zhukovskaya M.I., Severina I.Y., Novikova E.S. Svetovoye antropogennoye zagryazneniye: deystviye na nasekomykh [Anthropogenic light pollution: Impact on insects] Biosphera [Biosphere]. 2022. V. 14 (2). P. 126–136 (in Russian). https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i2.669

Novikova E.S., Severina I.Y., Isavnina I.L., Zhukovskaya M.I. Down-regulation of the ultraviolet-sensitive visual pigment of the cockroach decreases the masking effect in short-wavelength illumination. Neurosci. Behav. Physiol. 2021. V. 51. P. 1002–1007. https://doi.org/10.1007/S11055-021-01158-3

Svidersky V.L. Polet nasekomogo [Insect flight]. Moscow. Nauka Publ, 1980. P. 136. (in Russian).

Frolov A.N. Biotaksonomicheskii analiz vrednykh vidov roda Ostrinia Hbn. [Biotaxonomic analysis of harmful species of the genus Ostrinia Hbn.] Etologiya nasekomykh [Ethology of insects] Trudy Vsesoyuznogo entomologicheskogo obshchestva. Leningrad. Nauka, 1984. P. 4–100 (in Russian).

Frolov A.N. Upravlenie povedeniem vrednykh nasekomykh: svetovye, khimicheskie signaly i ikh sovmestnoe deistvie. [Control of the harmful insect behaviour: light, chemical signals and their combined action]. Entomologicheskoje Obozrenije. 2022. V. 101 (3). P. 453–502 (in Russian). https://doi.org/10.31857/S0367144522030017

Frolov A.N., Grushevaya I.V., Kononchuk A.G. Sovremennye tipy lovushek dlya monitoringa cheshuekrylykh na primere kukuruznogo motyl'ka. [Modern types of traps for monitoring Lepidoptera using the example of the corn borer.] SPb Naukoemkie tekhnologii, 2021. P. 120. (in Russian).

Shchenikova A.V., Zhukovskaya M.I., Selitskaya O.G., Grushevaya I.V., Frolov A.N. Chuvstvitel'nost' obonyatel'noi sistemy u vidov-dvoinikov roda Ostrinia: pre-adaptatsiya k osvoeniyu novogo rasteniya-khozyaina? [Sensitivity of the olfactory system in twin species of the genus Ostrinia: pre-adaptation to the development of a new host plant?]. Zhurnal evolyutsionnoi biokhimii i fiziologii. [Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology]. 2020. V. 56 (7). P. 723-729 (in Russian). https://doi.org/10.31857/S004445292007253X

Baker T.C., Linn C.E.Jr. Wind tunnels in pheromone research. *Techniques in pheromone research*. Eds Hummel H.E., Miller T.A. New York. Springer, 1984. Ch. 3. P. 75–110. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5220-7_3

Belušič G., Šporar K., Meglič A. Extreme polarisation sensitivity in the retina of the corn borer moth *Ostrinia*. *J. Exp. Biol.* 2017. V. 220. № 11. P. 2047–2056. https://doi.org/10.1242/jeb.153718

Brady D., Saviane A., Cappellozza S., Sandrelli F. The circadian clock in Lepidoptera. *Front. Physiol.* 2021. V. 12. https://doi.org/10.3389/fphys.2021.776826

Cardé R.T., Hagaman T.E. Behavioral responses of the gypsy moth in a wind tunnel to air-borne enantiomers of disparlure. *Environ. Entomol.* 1979. V. 8. № 3. P. 475–484. https://doi.org/10.1093/ee/8.3.475

Charlton R.E., Kanno H., Collins R.D., Cardé R.T. Influence of pheromone concentration and ambient temperature on flight of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L), in a sustained-flight wind tunnel. *Physiol. Entomol.* 1993. V. 18. № 4. P. 349–362. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1993. tb00608.x

Chen Q.X., Chen Y.W., Li W.L. Ultrastructural comparison of the compound eyes of the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae) under light/dark adaptation. *Arthropod Struct. Dev.* 2019. V. 53. 100901. https://doi.org/10.1016/j.asd.2019.100901

Chiranjeevi M., Velmathi G. Phototactic behavior of yellow stemborer and rice leaf folder moths to surface mount device-light emitting diodes of various wavelengths. *Int. J. Appl. Sci.* 2021. V. 19. № 1. P. 1–9. https://doi.org/10.6703/IJASE.202203_19(1).005

Colvin J., Brady J., Gibson G. Visually-guided, upwind turning behaviour of free-flying tsetse flies in odour-laden wind: a wind-tunnel study. *Physiol. Entomol.* 1989. V. 14. № 1. P. 31–39. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1989.tb00934.x

Eaton J.L., Tignor K.R., Holtzman G.I. Role of moth ocelli in timing flight initiation at dusk. *Physiol. Entomol.* 1983. V. 8. № 4. P. 371–375. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1983. tb00370.x

Frolov A.N., Bourguet D., Ponsard S. Reconsidering the taxomony of several *Ostrinia* species in the light of reproductive isolation: a tale for Ernst Mayr. *Biol. J. Linn. Soc.* 2007. V. 91. № 1. P. 49–72. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00779.x

Huang Y., Tatsuki S., Kim C.G., Hoshizaki S., Yoshiyasu Y., Honda H., Ishikawa Y. Identification of sex pheromone of adzuki bean borer, *Ostrinia scapulalis*. *J. Chem. Ecol.* 1997. V. 23. № 12. P. 2791–2802. https://doi.org/10.1023/A:1022567111508

Huang Y., Takanashi T., Hoshizaki S., Tatsuki S., Ishikawa Y. Female sex pheromone polymorphism in adzuki bean borer, *Ostrinia scapulalis*, is similar to that in European corn borer, *O. nubilalis*. *J. Chem. Ecol.* 2002. V. 28. № 3. P. 533–539. https://doi.org/10.1023/A:1014540011854

Ishikawa Y., Takanashi T., Kim C.G., Hoshizaki S., Tatsuki S., Huang Y. *Ostrinia spp*. in Japan: their host plants and sex pheromones. *Entomol. Exp. Appl.* 1999. V. 91. P. 237–244. https://doi.org/10.1007/978-94-017-1890-5_30

Isaacs R., Willis M.A., Byrne D.N. Modulation of whitefly take-off and flight orientation by wind speed and visual cues. *Physiol. Entomol.* 1999. V. 24. № 4. P. 311–318. https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.00144.x

Jakobsson J., Henze M.J., Svensson G.P., Lind O., Anderbrant O. Visual cues of oviposition sites and spectral sensitivity of *Cydia strobilella* L. Journal of Insect Physiology. 2017. V. 101. P. 161–168. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.06.006

Kawahara A.Y., Plotkin D., Hamilton C.A., Gough H., St Laurent R., Owens H.L., Homziak N.T., Barber J.R. Diel behavior in moths and butterflies: a synthesis of data illuminates the evolution of temporal activity. *Org. Divers. Evol.* 2018. V. 18. № 1. P. 13–27. https://doi.org/10.1007/s13127-017-0350-6

Kelber A., Balkenius A., Warrant E.J. Scotopic colour vision in nocturnal hawkmoths. *Nature.* 2002. V. 419. P. 922–925. https://doi.org/10.1038/nature01065

Kelber A., Balkenius A., Warrant E.J. Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Integr. Comp. Biol.* 2003. V. 43. P. 571–579. https://doi.org/10.1093/icb/43.4.571

Kim K.N., Song H.S., Li C.S., Huang Q.Y., Lei C.L. Effect of several factors on the phototactic response of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Asia Pac. Entomol.* 2018. V. 21. P. 952–957. https://doi.org/10.1016/j.aspen.2018.07.010

Miller J.R., Roelofs W.L. Sustained-flight tunnel for measuring insect responses to wind-borne sex pheromones. *J. Chem. Ecol.* 1978. V. 4. № 2. P. 187–198. https://doi.org/10.1007/BF00988054

Mizunami M. Functional diversity of neural organization in insect ocellar systems. *Vision Res.* 1995. V. 35. № 4. P. 443–452. https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)00192-O

Möhl B. Sense organs and the control of flight. *Insect flight*. Ed. G. J. Goldsworthy. New York. CRC Press London, 1989. P. 75–97.

Mrosovsky N. Masking: history, definitions, and measurement. *Chronobiol. Int.* 1999. V. 16. № 4. P. 415–429. https://doi.org/10.3109/07420529908998717

Mutuura A., Munroe E. Taxonomy and distribution of the European corn borer and allied species: genus *Ostrinia* (Lepidoptera: Pyralidae). *Mem. Ent. Soc. Can.* 1970. V. 102. S71. P. 1–112. https://doi.org/10.4039/entm10271fv

Pachkin A., Kremneva O., Leptyagin D., Ponomarev A., Danilov R. Light traps to study insect species diversity in soybean crops. *Agronomy*. 2022. V. 12. № 10. https://doi.org/10.3390/agronomy12102337

Royer L., McNeil J.N. Effect of relative humidity conditions on responsiveness of European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) males to female sex pheromone in a wind tunnel. *J. Chem. Ecol.* 1993. V. 19. P. 61–69.

Somanathan H., Borges R.M., Warrant E.J., Kelber A. Nocturnal bees learn landmark colours in starlight. *Curr. Biol.* 2008. V. 18. № 21. https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.023

Takanashi T., Huang Y., Takahasi K.R., Hoshizaki S., Tatsuki S., Ishikawa Y. Genetic analysis and population survey of sex pheromone variation in the adzuki bean borer moth, *Ostrinia scapulalis*. *Biol. J. Linn. Soc.* 2005. V. 84. № 1. P. 143–160. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00421.x

Wakakuwa M., Stewart F., Matsumoto Y., Matsunaga S., Arikawa K. Physiological basis of phototaxis to near-infrared light in *Nephotettix cincticeps*. *J. Comp. Physiol. A.* 2014. V. 200. P. 527–536. https://doi.org/10.1007/s00359-014-0892-4

Warrant E., Somanathan H. Colour vision in nocturnal insects. *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* 2022. V. 377. № 1862. https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0285

Yang Z., Plotkin D., Landry J.F., Storer C., Kawahara A.Y. Revisiting the evolution of *Ostrinia* moths with phylogenomics (Pyraloidea: Crambidae: Pyraustinae). *Syst. Entomol.* 2021. V. 46. № 4. P. 827–838. https://doi.org/10.1111/syen.12491

Van Kleef J., Berry R., Stange G. Directional selectivity in the simple eye of an insect. *J. Neurosci.* 2008. V. 28 (11). P. 2845–2855. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5556-07.2008

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ, 2023, том 37, № 2, с. 138–151

ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

УДК 159.938.25 + 612.821

АНАЛИЗ ДВИЖЕНИЙ ГЛАЗ ПРИ ВЫПОЛНЕНИИ ЗАДАЧИ МЫСЛЕННОГО ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ МАРШРУТА НА КАРТЕ ГОРОДСКОЙ МЕСТНОСТИ. ВЛИЯНИЕ ТИПА МЕТОК И ПОЛА

© 2023 г. А. Б. Кушнир[1,*], Е. С. Михайлова[1], Н. Ю. Герасименко[1], И. А. Казарезова[1]

[1] ФГБУН Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, 117485, Москва, ул. Бутлерова, 5А, Россия

**E-mail: naya.kushnir@gmail.com*

Поступила в редакцию 17.02.2023 г.
После доработки 10.03.2023 г.
Принята к публикации 21.03.2023 г.

В психофизиологическом эксперименте с регистрацией движений глаз исследовали особенности навигации по карте (ознакомление с картой, запоминание и воспроизведение маршрута) в зависимости от типа меток на местности (отсутствие меток, с объектными метками, с вербальными метками, с двумя типами меток) и пола. Показаны снижение количества фиксаций и нарастание их длительности при воспроизведении маршрута по сравнению с ознакомлением и запоминанием. Зависимость глазодвигательных реакций от выполняемой задачи неодинакова в зонах карты, отличающихся степенью близости к маршруту. В более близких к маршруту зонах количество фиксаций при воспроизведении снижается по сравнению с запоминанием. Напротив, в отдаленной от него "зоне вне маршрута" количество фиксаций при воспроизведении увеличивается. Эти изменения отчетливы у мужчин и не достигают уровня значимости у женщин. Мужчины при запоминании совершают больше переходов из ближней зоны в "зону вне маршрута", тем самым формируя связь маршрута с отдаленным пространством. Женщины, напротив, чаще посещают отдаленные от маршрута участки пространства при воспроизведении. Карта с объектными метками отличается от других типов карт меньшим количеством фиксаций и большей их длительностью, что указывает на преимущество объектных меток и, как предположение, на использование испытуемыми при выполнении задания объектного визуального когнитивного стиля.

Ключевые слова: человек, пол, зрение, навигация, движения глаз

DOI: 10.31857/S0235009223020026, **EDN:** QSWNUU

ВВЕДЕНИЕ

Навигационные способности лежат в основе множества действий, связанных с планированием и осуществлением движения в пространстве. Это и регулярное следование по известному маршруту от дома на работу, и путешествие в совершенно незнакомой местности с предварительным изучением карты и составлением на ней маршрута. В целом карты, представленные в различных форматах (например, бумажном или цифровом, двумерном или трехмерном), являются наиболее распространенным вспомогательным инструментом для поиска пути. Обычно на них представлена информация об улицах, дорогах и возможных ориентирах, необходимых для успешной навигации по местности (Klippel et al., 2010). Тем не менее фокус внимания к этим элементам может различаться у отдельных людей. Так, например, есть те, кто предпочитает в основном рассматривать словесные обозначения, другие могут сосредоточиться на визуальных характеристиках карты и направить свое внимание и ресурсы обработки информации на объекты, специфически выделенные на карте. Однако кто-то и вовсе сосредотачивается на пространственных свойствах карты, мысленно создавая схематическое представление местности в целом (Pazzaglia, Moè, 2013).

В основе таких различий лежит использование людьми разных когнитивных стилей (Pazzaglia, Moè, 2013; Piccardi et al., 2015; Bocchi et al., 2018). В соответствии с многими работами (Blajenkova et al., 2006; Blazhenkova, Kozhevnikov, 2009; Kozhevnikov, 2007) выделяют вербальный и визуальный когнитивный стили. Последний также принято разделять отдельно на пространственный и объектный стили (Blajenkova et al., 2006). Ряд авторов считают, что вербальный стиль является более успешным ввиду того, что ориентиры на местности зачастую либо исходно имеют название, либо сам человек присваивает им назва-

ние, которое использует при навигации, что в свою очередь способствует лучшему выполнению задачи (Piccardi et al., 2015). Другие авторы полагают, что более успешным вариантом для навигационного поведения может быть или пространственный когнитивный стиль (за счет отсутствия привязки к определенным ориентирам), или же смешанный вариант за счет кодирования информации одновременно по двум каналам (Höffler et al., 2017). В своей работе (Pazzaglia, Moè, 2013) авторы показали, что люди с вербальным стилем практически игнорируют не свойственные этому стилю метки. Используются и другие разделения на когнитивные стили. Так, например, Нори и Гусберти использовали разделение на такие стили, как “survey”, “route” и “landmark” (Nori, Giusberti, 2006). Показано, что используемый когнитивный стиль влияет на успешность решения задачи запоминания–воспроизведения маршрута (Pazzaglia, De Beni, 2001), время изучения маршрута, запоминания расположения объектов (Mitolo et al., 2015).

Помимо сведений о влиянии когнитивного стиля на выполнение навигационных задач, в литературе широко представлены сведения о влиянии пола, в том числе при навигации с использованием карт местности (Gagnon et al., 2018; Harris et al., 2019; Nazareth et al., 2019). Из литературы известно, что мужчины совершают меньше ошибок при воспроизведении ранее виденного маршрута, хотя женщины запоминают больше меток на маршруте (Yagi, Galea, 2019) и при наличии большого количества меток на местности могут даже опережать мужчин в нахождении пути (Saucier et al., 2002). Преимущество мужчин возрастает при выполнении навигационных задач с высокой нагрузкой на рабочую память (Nazareth et al., 2019). Такой уровень нагрузки достигается за счет включения дополнительного компонента задачи, например, когда необходимо не просто вспомнить местоположение объекта, а определить последовательность расположения нескольких объектов, или пройти по маршруту, включающему ряд поворотов, или разворотов, где необходимо следовать в обратном направлении относительно первоначального направления движения, а также в задачах со значительным ограничением времени (Voyer et al., 2017; Nazareth et al., 2019). Следует выделить исследования, в которых при решении определенных навигационных задач половые различия не были выявлены. К таким задачам относят реальную и виртуальную навигацию в знакомой или новой среде, богатой ориентирами, при наличии неограниченного времени на изучение незнакомой окружающей среды (Nori et al., 2018; Harris et al., 2019; Nazareth et al., 2019). В недавнем исследовании с применением ПЭТ в процессе демонстрации навигации в реальном пространстве, несмотря на отсутствие половых различий на поведенческом уровне, было показано увеличение регионального метаболизма глюкозы в левом гиппокампе и правой средней височной извилине у женщин, и в черве мозжечка у мужчин (Irving et al., 2018).

В литературе есть сведения о связи когнитивных стилей с полом. В исследовании (Merrill et al., 2016) показано, что мужчины в большей степени используют пространственный когнитивный стиль, а женщины – вербальный. По данным других авторов, женщины преимущественно используют объектный визуальный стиль (Bocchi et al., 2018). Предположительно данное несоответствие в результатах исследований о предпочтении стилей у женщин может быть связано с культурными особенностями.

Несмотря на большое число исследований по навигации у человека, объем работ с регистрацией движений глаз сравнительно невелик (Mueller et al., 2008; Piccardi et al., 2016; Кушнир и др., 2019). Так, например, в работе (Mueller et al., 2008) было обнаружено, что мужчины в процессе выполнения задачи навигации в виртуальном водном лабиринте на этапе изучения пространства охватывали взором значительно более обширную область по сравнению с женщинами, в то время как женщины по сравнению с мужчинами демонстрировали бóльшую длительность фиксаций и увеличение диаметра зрачка, связанное с обработкой информации в памяти. В исследовании Пиккарди с коллегами была показана зависимость выполнения задач запоминания и воспроизведения маршрута на схематической карте от используемого когнитивного стиля, при котором учитываются визуальные характеристики пространства (Piccardi et al., 2016). Так, при использовании стиля “landmark” хорошо запоминаются метки на местности, но объединение их в единую систему не происходит; при использовании стиля “route” так же хорошо запоминаемая последовательность меток формируется в единую систему, благодаря чему запоминается маршрут, а при использовании стиля “survey” создается мысленная глобальная карта местности с учетом кардинальных направлений и метрических характеристик без акцента на отдельные метки. При воспроизведении маршрута более успешная “survey style” группа характеризовалась большим количеством фиксаций в зоне самого маршрута при воспроизведении, а менее успешная “landmark style” группа отличалась более короткими фиксациями и снижением общего времени фиксации на маршруте относительно зон вне его (Piccardi et al., 2016). В нашей предыдущей работе (Кушнир и др., 2019) были показаны сходные результаты в группах мужчин и женщин. При воспроизведении маршрута мужчины по сравнению с женщинами больше времени уделяли участкам карты, связанным с маршрутом. Нами были отмечены более

высокие показатели общего времени, количества фиксаций и их длительности у мужчин по сравнению с женщинами.

Цель настоящего исследования – по показателям глазодвигательной активности оценить особенности навигационного поведения в зависимости от типа карт местности (без меток и с различными типами меток на местности, а именно с условными обозначениями (объектные метки) и названиями улиц (вербальные метки)), а также выявить особенности выполнения задачи у мужчин и женщин.

ОПИСАНИЕ МЕТОДИКИ

Испытуемые

В эксперименте с регистрацией движений глаз приняли участие 40 здоровых испытуемых (20 мужчин, 20 женщин) с нормальным или скорректированным до нормы зрением, имеющих высшее образование. Средний возраст испытуемых составил 24.25 ± 0.79 года, у мужчин – 23.45 ± 0.21 года, у женщин – 25.05 ± 0.28 года (здесь и далее, в качестве разброса значений приведена стандартная ошибка среднего). Согласно информации, полученной от испытуемых, 34 из них были правшами, четверо – левшами, один – переученный левша и один – амбидекстр. По проведении теста Долмана (Cheng et al., 2004) установлено, что 26 испытуемых имели правый ведущий глаз, 14 – левый. От всех испытуемых было получено письменное согласие на проведение исследования, согласно протоколу, утвержденному этической комиссией ИВНД и НФ РАН (протокол № 4 от 26.10.2021).

Условия эксперимента, оборудование, программное обеспечение

В ходе исследования испытуемые сидели в кресле в звукозаглушенной камере перед экраном монитора MultiSync EA193mi (разрешение экрана 1280 × 1024, размер экрана 37.7 × 30.1 см, частота 60 Гц). Светимость в камере составляла 10 лк. Голова была зафиксирована на подбородочной опоре на расстоянии 57 см от экрана. Движения глаз регистрировали при помощи айтрекера SmartEyePro 5.9 (пространственное разрешение 0.5 град, частота 60 Гц, SMART EYE AB, Швеция) и программного обеспечения GazeTracker 9.0 (Eyetellect, LLC, США). Перед началом исследования для каждого испытуемого проводили калибровку оборудования при просмотре стимульного изображения на мониторе.

Стимульный материал

В качестве стимулов использовали четыре самостоятельно нарисованные цветные карты городской местности, основанные на карте города Limburg an der Lahn (Германия) и его окрестностей. Цвета, в которые были окрашены структурные элементы, взяты на основании цветовой гаммы, используемой в цифровых и бумажных картах (https://yandex.ru/maps). Угловой размер каждого стимула соответствовал 37.5 × 30 град. Для каждой карты городской местности было создано четыре варианта карт: без меток; с объектными метками; с вербальными метками; с двумя типами меток. Для вариантов карт с объектными метками (карты 2 и 4) – в качестве меток использовали самостоятельно нарисованные условные обозначения таких мест, как “музей”, “информационный пункт”, “аптека” и другие. На каждую карту было нанесено по десять меток. Для вариантов карт с вербальными метками (карты 3 и 4) – в качестве вербальных меток использовали нейтральные названия улиц, такие как “Озерная”, “Школьная”, “Северная” и другие. На каждую карту нанесено по 20 названий улиц. Представленные названия были записаны на русском языке. Такой тип карт используется во многих экспериментальных исследованиях по анализу карт местности (Wolbers, Wiener, 2014; Piccardi et al., 2016; Pazzaglia et al., 2018). Всего в эксперименте использовали четыре варианта карт городской местности, каждая с четырьмя типами меток. Таким образом, вся библиотека стимулов состояла из 16 карт. Карты приведены на рис. 1.

На каждую карту был нанесен маршрут для последующего выполнения задачи запоминания маршрута. Маршрут представлял собой контрастную голубую пунктирную линию, нарисованную от одного края карты до другого. Так как перед нами стояла задача оценить возможные различия в зависимости от типа меток, точки начала и конца маршрута специально не выделялись, чтобы не создавать дополнительные ориентиры. Каждый представленный маршрут имел от 10 до 14 поворотов, и не имел пересечений с самим собой. Средняя протяженность маршрута составляла 3337 px.

Ход эксперимента

В эксперименте каждый испытуемый выполнял четыре блока зрительно-пространственных задач навигации по карте. Блоки различались по типу меток на карте: без меток; с объектными метками; с вербальными метками; с двумя типами меток. Последовательность выполнения блоков задач с разными вариантами меток на карте была псевдорандомизирована. Всего использовались четыре схемы предъявления карт, при этом каждый испытуемый выполнял только одну из них. Группа испытуемых была разделена случайным образом так, чтобы каждую из четырех схем выполняли по десять испытуемых из группы

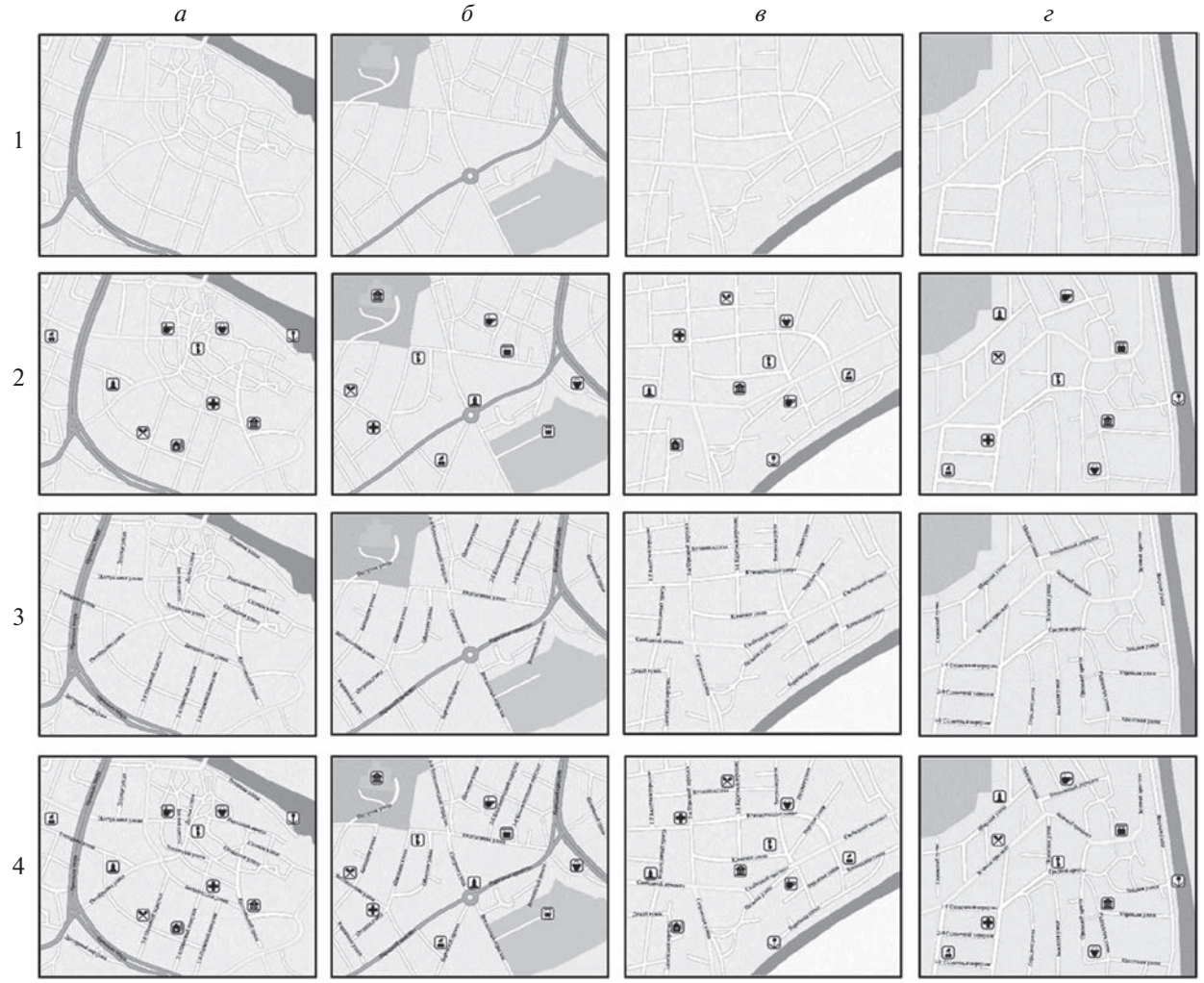


Рис. 1. Стимулы, используемые в эксперименте.
Буквами (*а, б, в, г*) обозначены варианты городской местности. Цифрами обозначен тип карт по характеру меток: 1 – без меток; 2 – с объектными метками; 3 – с вербальными метками; 4 – с двумя типами меток.

(пять мужчин, пять женщин). Ниже приведены варианты схем предъявления блоков (в круглых скобках использованы обозначения из рис. 1).

Первый вариант схемы предъявления: *первая карта* предъявляется без меток (1*а*), *вторая* – только с объектными метками (2*б*), *третья* – только с вербальными метками (3*в*), *четвертая* – с двумя типами меток (4*г*).

Второй вариант схемы: *первая карта* предъявляется только с объектными метками (2*а*), *вторая* – только с вербальными метками (3*б*), *третья* – с двумя типами меток (4*в*), *четвертая* – без меток (1*г*).

Третий вариант схемы: *первая карта* предъявляется только с вербальными метками (3*а*), *вторая* – с двумя типами меток (4*б*), *третья* – без меток (1*в*), *четвертая* – только с объектными метками (2*г*).

Четвертый вариант схемы: *первая карта* предъявляется с двумя типами меток (4*а*), *вторая* – без меток (1*б*), *третья* – только с объектными метками (2*в*), *четвертая* – только с вербальными метками (3*г*).

Каждый блок состоял из трех последовательно выполняемых задач: изучение карты городской местности без нанесенного маршрута; запоминание маршрута, нанесенного пунктирной линией контрастного цвета на эту карту; зрительное воспроизведение маршрута на ней же, но уже без нанесенного маршрута. При этом испытуемый должен был проследить на карте запоминаемый маршрут взглядом от начальной до конечной точки. На выполнение задачи каждого типа отводилось 30 с. Перед каждым предъявлением карты в центре экрана на 3 с предъявлялась фиксационная точка, на которой испытуемый фиксировал взгляд. Между блоками на экране появлялось со-

общение с предложением отдохнуть, в процессе чего испытуемые могли снять голову с подбородочной опоры, размять шейный и плечевой отделы, а также глазодвигательные мышцы. Эксперимент продолжался по возвращении головы на подбородочную опору и нажатии испытуемым кнопки на клавиатуре, которая располагалась перед испытуемым.

Испытуемые были заранее проинструктированы о ходе эксперимента, также в процессе эксперимента непосредственно перед выполнением задачи ознакомления с картой на экране предъявляли инструкции с предложением изучить условные обозначения (на картах 2 и 4), а затем – изучить карту городской местности; а перед выполнением задач запоминания и воспроизведения маршрута – запомнить и затем максимально точно взглядом воспроизвести изученный маршрут на карте. Общее время эксперимента составляло около 10 мин.

Обработка показателей движений глаз

При помощи программного обеспечения OGAMA (open source software, http://www.ogama.net) измеряли параметры движений глаз для каждой карты без учета зон интереса и внутри зон интереса, выделенных в зависимости от степени отдаленности от маршрута: “ближняя зона” включала сам маршрут и зону вокруг него, ширина которой составляла 2 угл. град.; “дальняя зона” включала интервал, который начинался от внешней границы “ближней зоны”, и завершался на расстоянии 1 угл. град. от ее края; “зона вне маршрута” – интервал от границы “дальней зоны” до края карты (рис. 2).

Выделение зон интереса выполняли в программе “Photoshop 6.0”, опции “выделение” и “уточнение края”. Данный метод выделения зон интереса относительно маршрута был использован в нашей предыдущей работе (Кушнир и др., 2019) и показал свою эффективность для анализа различий между мужчинами и женщинами. Для проведения статистического анализа были отобраны следующие характеристики движений глаз: количество фиксаций (n, fixation count/number of fixations), длительность фиксаций (мс, fixation duration mean) для каждой карты без учета зон интереса и внутри описанных выше зон интереса. Для зон интереса измеряли общее время фиксаций в зоне (мс, complete fixation time) и количество переходов из одной зоны интереса в другую (n, transition count between AOI).

Статистический анализ

При использовании программного обеспечения STATISTICA 12 был проведен дисперсионный анализ с повторными измерениями, с факторами внутригрупповой вариабельности – Карта (четыре уровня: карта без меток; с объектными метками; с вербальными метками; с двумя типами меток), Задача – (три уровня: ознакомление с картой; запоминание маршрута; воспроизведение маршрута) и фактором межгрупповой вариабельности – Пол. Для анализа post–hoc сопоставлений использовали Тьюки–тест.

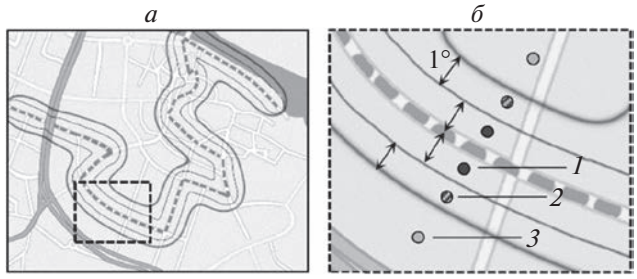


Рис. 2. Зоны, в которых проводили анализ движений глаз.

а – представлены зоны на всей карте; *б* – увеличенный фрагмент карты. Пунктирной линией отмечен маршрут. Цифрами обозначены зоны: *1* – ближняя зона; *2* – дальняя зона; *3* – зона вне маршрута.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ характеристик движений глаз по всей карте

Количество фиксаций (КФ). Дисперсионный анализ КФ выявил значимые эффекты факторов Карта, Задача и их взаимодействие. Результаты ANOVA RM приведены в табл. 1, диаграммы средних значений КФ – на рис. 3, *а*.

Влияние фактора Карта ($p < 0.0001$) проявлялось в меньшем КФ для карт без меток и карт с объектными метками по сравнению с картами с вербальными метками ($p = 0.008$ – карты 1 и 3, $p = 0.0001$ – карты 2 и 3) и с двумя типами меток ($p = 0.02$ – карты 1 и 3, $p = 0.0001$– карты 2 и 3). Эффект Задачи ($p < 0.0001$) проявлялся как уменьшение КФ при воспроизведении маршрута по сравнению с ознакомлением ($p = 0.003$) и запоминанием ($p = 0.0001$), что характерно для всех типов карт(рис. 3, *а*). Эффект Задачи зависел от типа Карты: Карта × Задача ($p = 0.05$). Это проявлялось как увеличение КФ при запоминании по сравнению с ознакомлением ($p = 0.0009$) только для карты с объектными метками (рис. 3, *в*). В свою очередь различия между типами карт были неодинаковыми в разных задачах. При ознакомлении и при воспроизведении КФ меньше для карт с объектными метками по сравнению с картами с вербальными метками ($p = 0.008$ – при ознакомлении, $p = 0.03$ – при воспроизведении) и с двумя типами меток ($p = 0.007$ – при ознакомлении, $p = 0.004$ – при воспроизведении); при запо-

Таблица 1. Результаты ANOVA RM характеристик движений глаз (количество, длительность и общее время фиксаций)

Параметр	Зона интереса	Фактор	df	F	p	η_p^2
Количество фиксаций	Вся карта	Карта	3.108	11.97	<0.0001	0.25
		Задача	2.72	16.65	<0.0001	0.32
		Задача × Пол	2.72	3.79	0.03	0.09
		Карта × Задача	6.216	2.12	0.05	0.05
	Ближняя зона	Карта	3.105	9.29	<0.0001	0.21
		Задача	1.35	46.5	<0.0001	0.57
		Задача × Пол	1.35	4.5	0.04	0.11
	Дальняя зона	Задача	1.37	12.37	0.001	0.25
	Зона вне маршрута	Задача	1.37	11.84	0.001	0.24
Длительность фиксаций	Вся карта	Карта	3.108	4.67	0.004	0.11
		Задача	2.72	12.28	<0.0001	0.25
	Ближняя зона	Карта	3.105	4.68	0.004	0.12
		Задача	1.35	18.16	0.0001	0.34
		Задача × Пол	1.35	3.86	0.057	0.1
	Дальняя зона	Карта	3.111	5.23	0.002	0.12
		Задача	1.37	28.19	<0.0001	0.43
		Карта × Задача	3.111	5.97	0.0008	0.13
	Зона вне маршрута	Пол	1.37	3.78	0.059	0.09
		Задача	1.37	9.43	0.004	0.2
Общее время фиксаций	Ближняя зона	Задача	1.37	15.32	0.0004	0.29
	Дальняя зона	Карта	3.111	3.13	0.03	0.08
	Зона вне маршрута	Задача	1.37	24.98	<0.0001	0.4
		Карта × Задача × Пол	3.111	2.86	0.04	0.07

минании различия не обнаружены (рис. 3, *в*). Влияние Пола проявлялось в виде взаимодействия Задача × Пол ($p = 0.03$). Только в группе мужчин отмечено значимое уменьшение КФ при воспроизведении по сравнению с ознакомлением ($p = 0.004$) и запоминанием маршрута ($p = 0.0001$) (рис. 3, *г*).

Длительность фиксаций (ДФ). Для ДФ выявлено значимое влияние Карты ($p = 0.004$): большая ДФ характерна для карт с объектными метками по сравнению с картами с вербальными метками ($p = 0.01$) и двумя типами меток ($p = 0.007$). Эффект Задачи ($p < 0.0001$) проявлялся в виде увеличения ДФ при воспроизведении по сравнению с ознакомлением ($p = 0.002$) и запоминанием ($p = 0.0001$) (рис. 3, *б*).

Анализ характеристик движений глаз в зонах интереса

Нами был проведен дисперсионной анализ (ANOVA RM) с факторами Карта (без меток; с объектными метками; с вербальными метками; с двумя типами меток), Задача (запоминание маршрута; воспроизведение маршрута), Зона (ближняя зона; дальняя зона; зона вне маршрута) и Пол для параметров движений глаз. Был выявлен высокозначимый эффект Зоны для КФ – $F(2.70) = 523.95$, $p < 0.0001$, $\eta_p^2 = 0.93$, и общего времени фиксаций (ОВФ) – $F(2.74) = 415.34$, $p < 0.0001$, $\eta_p^2 = 0.92$, ввиду чего дальнейший анализ всех параметров проводили отдельно для каждой зоны.

Количество фиксаций. Дисперсионный анализ КФ в *ближней зоне* выявил влияние фактора Карта ($p < 0.0001$): КФ для карт с объектными метками меньше по сравнению с картами с вербальными метками ($p = 0.0001$) и с двумя типами меток ($p = 0.002$). Сходно, уменьшение КФ показано для карт без меток по сравнению с картами с вербальными метками ($p = 0.004$), рис. 4, *а*.

Эффект Задачи ($p < 0.0001$) проявлялся как бóльшее КФ при запоминании по сравнению с воспроизведением, что отчетливо видно на рис. 4, *а* для всех типов карт. Отмечено взаимодействие Задача × Пол ($p = 0.04$). Так, наблюдаемые различия между задачами более отчетливы у мужчин

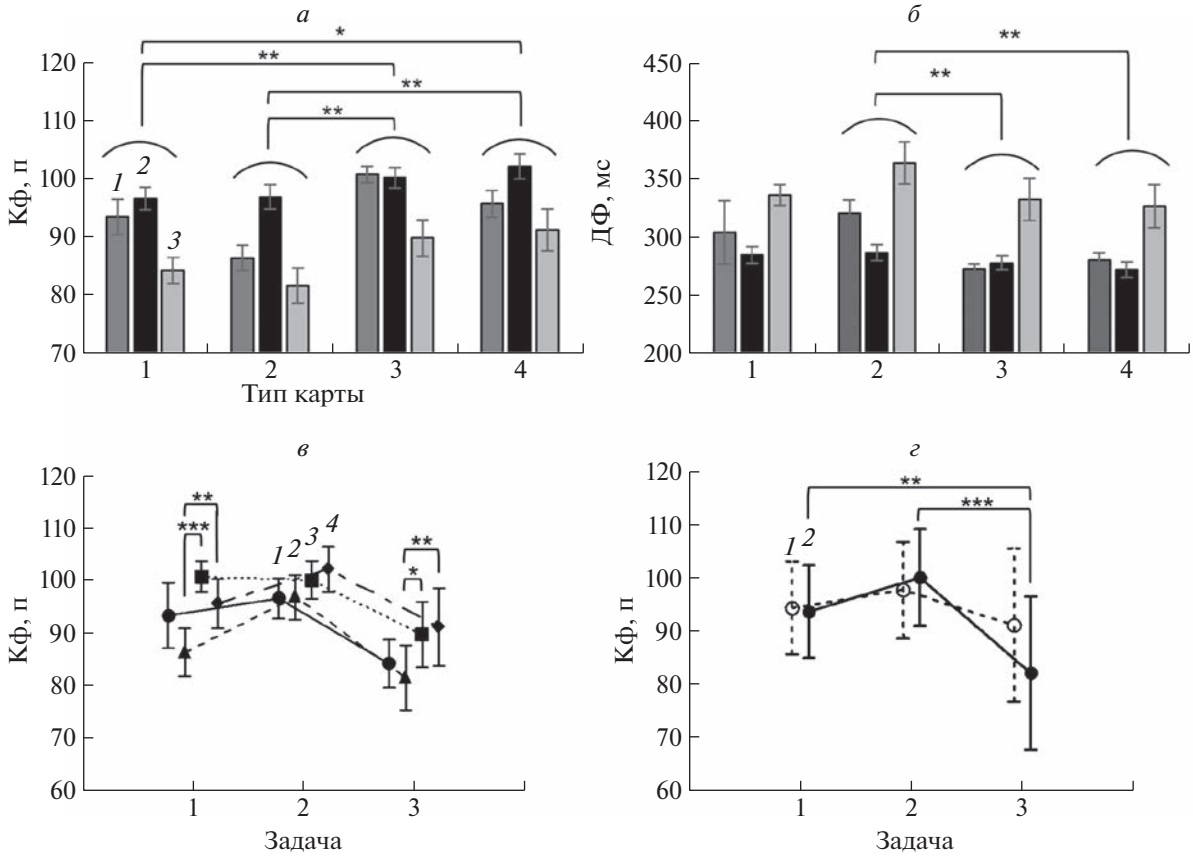


Рис. 3. Характеристики движений глаз при выполнении задач ознакомления, запоминания и воспроизведения маршрута на карте городской местности.

а – количество фиксаций; *б* – длительность фиксаций. По горизонтали – тип карт (1 – без меток; 2 – с объектными метками; 3 – с вербальными метками; 4 – с двумя типами меток). На *а* – цифрами над столбиками обозначены задачи: 1 – ознакомление с картой; 2 – запоминание маршрута; 3 – воспроизведение маршрута. *в* – взаимодействие факторов Карта × Задача. По горизонтали – задачи (1 – ознакомление с картой; 2 – запоминание маршрута; 3 – воспроизведение маршрута). Разные варианты штриховки соответствуют разным типам карт: 1 (сплошная) – без меток; 2 (пунктир) – с объектными метками; 3 (точечная) – с вербальными метками; 4 (штрихпунктир) – с двумя типами меток. *г* – взаимодействие факторов Задача × Пол. По горизонтали – задачи (1 – ознакомление с картой; 2 – запоминание маршрута; 3 – воспроизведение маршрута). Разные варианты штриховки соответствуют полу: 1 (сплошная линия) – мужчины; 2 (пунктир) – женщины. На *а* и *б* приведены средние значения характеристик и ошибки среднего. На *в* и *г* приведены средние значения характеристик и 95% доверительный интервал. Достоверность различий: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

($p = 0.0002$), чем у женщин ($p = 0.01$). Сходный эффект в группе мужчин ранее описан при анализе *всей карты*.

В ходе анализа *дальней зоны*, также, как и в ближней зоне, обнаружен эффект Задачи ($p = 0.001$): КФ больше при запоминании по сравнению с воспроизведением (рис. 4, *а*).

При анализе *зоны вне маршрута* выявлено влияние фактора Задача ($p = 0.001$). В отличие от зон, расположенных ближе к маршруту, т.е. *ближней* и *дальней зоны*, КФ больше при воспроизведении по сравнению с запоминанием (рис. 4, *а*).

Длительность фиксаций. При проведении дисперсионного анализа в *ближней зоне* выявлен эффект Карты ($p = 0.004$), что проявлялось как большая ДФ для карт с объектными метками по сравнению с картами с двумя типами меток ($p = 0.002$). Влияние Задачи ($p = 0.0001$) проявлялось в виде увеличения ДФ при воспроизведении по сравнению с запоминанием, что видно на рис. 4, *б* для всех типов карт. Отмечено взаимодействие Задача × Пол ($p = 0.057$) в виде увеличения ДФ при воспроизведении по сравнению с запоминанием в группе мужчин ($p = 0.0007$).

При анализе *дальней зоны* выявлены эффекты Карты ($p = 0.002$), Задачи ($p < 0.0001$) и взаимодействие Карта × Задача ($p = 0.0008$). Влияние Карты проявлялось в бóльшей ДФ для карты с объектными метками по сравнению с другими типами карт ($p = 0.03$ – для карт без меток; $p = 0.004$ – для карт с вербальными метками; $p = 0.007$ – для карт с двумя типами меток), и эта зависимость

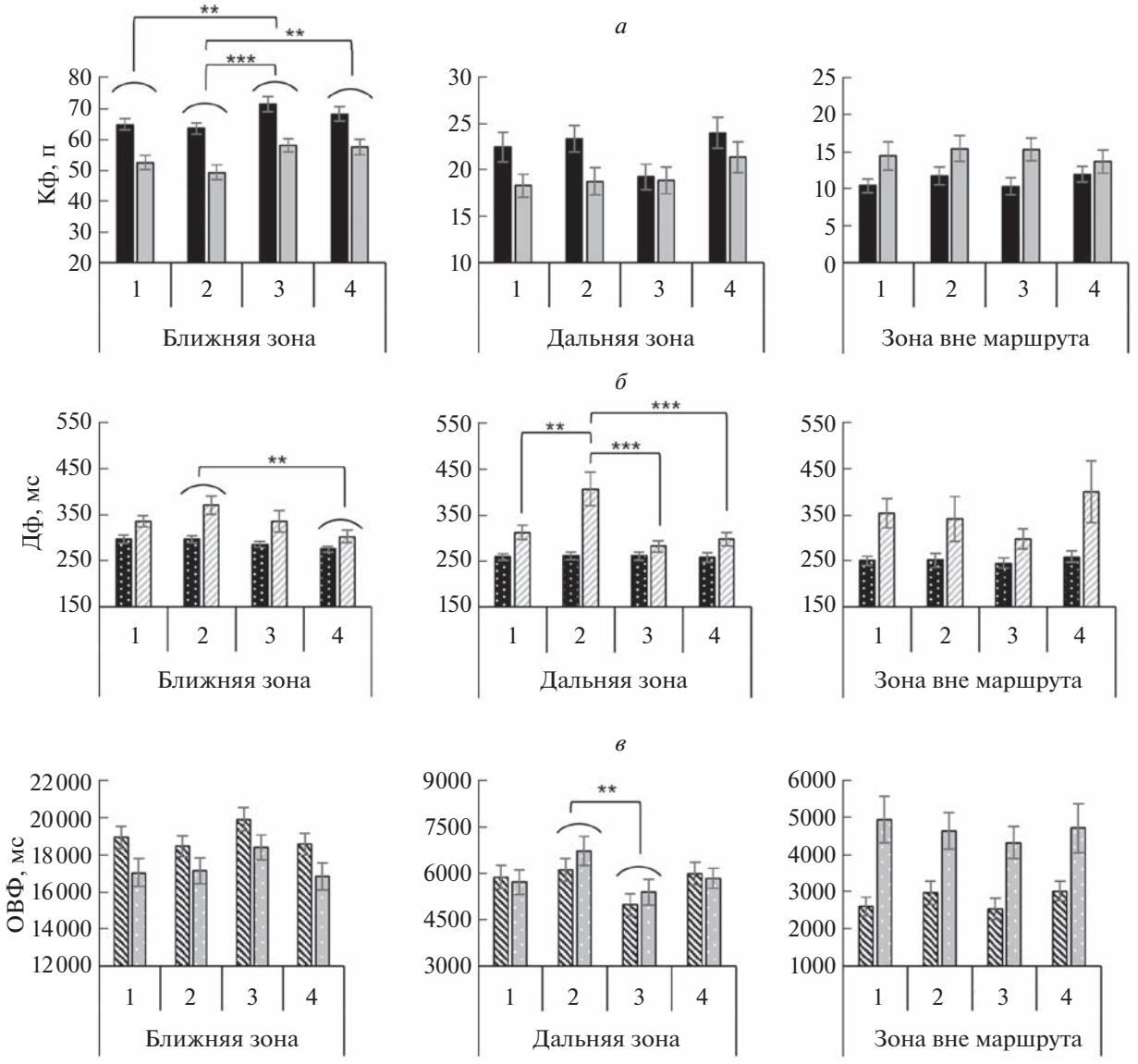


Рис. 4. Характеристики движений глаз при выполнении задач запоминания и воспроизведения маршрута на карте городской местности в разных зонах интереса.

а – количество фиксаций; *б* – длительность фиксаций; *в* – общее время фиксаций. По горизонтали – тип карт (1 – без меток; 2 – с объектными метками; 3 – с вербальными метками; 4 – с двумя типами меток). На *а* цифрами над столбиками обозначены задачи: 1 – запоминание маршрута, 2 – воспроизведение маршрута. Приведены средние значения характеристик и ошибки среднего. Достоверность различий: ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

представлена на значимом уровне только при воспроизведении ($p = 0.002$ – для карт без меток; $p = 0.0001$ – для карт с вербальными метками; $p = 0.0002$ – для карт с двумя типами меток). Эффект Задачи проявлялся как меньшая ДФ при запоминании по сравнению с воспроизведением (рис. 4, *б*).

Также, как и в зонах, близких к маршруту, *в зоне вне маршрута* выявлен эффект Задачи ($p = 0.004$) в виде меньшей ДФ при запоминании по сравнению с воспроизведением (рис. 4, *б*). Наблюдается тенденция к меньшей длительности фиксаций у женщин по сравнению с мужчинами ($p = 0.059$).

Общее время фиксаций. Анализ влияния типа Карты в разных зонах показал значимый эффект только в *дальней зоне* ($p = 0.03$), где отмечено бóльшее ОВФ для карт с объектными метками по сравнению с картами с вербальными метками ($p = 0.01$). Эффект Задачи значим в *ближней зоне* ($p = 0.0004$) и в *зоне вне маршрута* ($p < 0.0001$), но имел разную направленность: в ближней зоне ОВФ больше при запоминании по сравнению с воспроизведением, а в зоне вне маршрута – при

воспроизведении по сравнению с запоминанием (рис. 4, *в*). Для *зоны вне маршрута* отмечено взаимодействие Карта × Задача × Пол в виде бóльшего ОВФ при воспроизведении по сравнению с запоминанием в группе женщин для карт с объектными метками ($p = 0.02$), а в группе мужчин для карт без меток ($p = 0.0006$) и карт с двумя типами меток ($p = 0.03$).

Количество переходов между зонами. При дисперсионном анализе переходов из ближней зоны в дальнюю показаны эффекты Карты – $F(1.37) = 3.58$, $p = 0.02$, $\eta_p^2 = 0.09$, и Задачи – $F(1.37) = 26.83$, $p < 0.0001$, $\eta_p^2 = 0.42$. Эффект Карты проявлялся в меньшем количестве переходов для карт с вербальными метками по сравнению с картами с двумя типами меток ($p = 0.009$). Эффект Задачи проявлялся в бóльшем количестве переходов при запоминании по сравнению с воспроизведением. Для переходов из ближней зоны в зону вне маршрута обнаружено взаимодействие Задача × Пол ($F1.37 = 6.07$, $p = 0.02$, $\eta_p^2 = 0.14$). У женщин больше переходов из зоны в зону при воспроизведении, а у мужчин при запоминании.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящем исследовании по показателям глазодвигательной активности была проведена оценка особенностей выполнения навигационной задачи воспроизведения маршрута на карте городской местности в зависимости от типа карт (с различными типами меток и без меток) и пола испытуемых. Статистически оценивали влияние типа карты (карта с объектными метками; карта с вербальными метками; карта с двумя типами меток и карта без меток), выполняемой задачи (ознакомление, запоминание маршрута и его воспроизведение) и пола на такие характеристики, как количество фиксаций, их длительность, а также общее время фиксации. Анализ проводили по всей карте, а также в зонах интереса, находящихся в разной степени близости к нанесенному на карту маршруту, что позволило оценить топографию изменений глазодвигательной активности в зависимости от типа карты, выполняемой конкретной задачи, а также пола испытуемых.

Глазодвигательные характеристики зависели от выполняемой задачи. Показано снижение количества фиксаций и нарастание их длительности при воспроизведении маршрута по сравнению с запоминанием и ознакомлением, что согласуется с данными, полученными в работе (Piccardi et al., 2016). Согласно литературным сведениям, длительность фиксации, как показатель глазодвигательной активности, может быть интерпретирована как характеристика степени вовлеченности когнитивного звена. Так, например, при выполнении задачи навигации в реальном времени при прохождении маршрута испытуемые совершали более длинные фиксации на ранних и поздних участках маршрута (Brügger et al., 2019). Полученные нами различия глазодвигательных реакций между задачами могут быть связаны с вовлеченностью разных структур в их реализацию. Так, по данным литературы, при решении задачи запоминания отмечается нарастание уровня метаболического сигнала в области гиппокампа и в медиальной височной доле (Meister, Buffalo, 2016, Piccardi et al., 2016). В то время как при первичном получении визуальной информации о пространстве, т.е. при наблюдении или сканировании, и при распознавании ранее запомненного ориентира (в нашем исследовании это можно сравнить с ознакомлением с картой и с воспроизведением маршрута) отмечается увеличение уровня метаболического сигнала в ретросплениальной коре и парагиппокампальной извилине (Boccia et al., 2017; Nori et al., 2018).

Динамика показателей глазных движений была неодинакова в зонах, находящихся на разном расстоянии от маршрута. Так, в отдаленной от маршрута “зоне вне маршрута” наблюдали увеличение общего времени и количества фиксаций при воспроизведении по сравнению с запоминанием, тогда как в более близких зонах более высокие показатели общего времени фиксаций и их количества отмечены при запоминании по сравнению с воспроизведением. Длительность фиксаций нарастала при воспроизведении по сравнению с запоминанием вне зависимости от степени близости к маршруту. Нами было отмечено общее снижение количества фиксаций и общего времени фиксаций от “ближней зоны” к “зоне вне маршрута”. Наши результаты сопоставимы с данными исследований движений глаз в задаче визуального поиска, в которой испытуемым необходимо следить за рядом целевых и нецелевых стимулов, предъявляемых в случайном порядке в одной из 15 ячеек на экране, и по завершении демонстрации отметить местоположение целевых стимулов (Brouwer et al., 2017). В упомянутой работе длительность фиксации на целевых стимулах была значительно выше, чем на нецелевых. Авторы полагают, что длительность фиксаций и размер зрачка отражают время, необходимое для сохранения и переработки информации в рабочей памяти (Brouwer et al., 2017).

Характеристики глазодвигательных реакций зависели от типа карт. Обобщенный анализ (без учета выполняемой задачи) показал, что тип карты с объектными метками (ориентирами) демонстрирует наименьшее количество фиксаций, но при этом самую большую длительность по сравнению с другими типами карт. При выделении зон интереса эта тенденция сохраняется для ближней зоны. Для дальней зоны показано уве-

личение длительности фиксаций, сопровождающееся увеличением общего времени фиксаций. По литературным данным увеличение длительности фиксации взора связано с большим уровнем внимания и более глубокой проработкой объекта, на котором зафиксирован взор, и является показателем нахождения целевого стимула (Brouwer et al., 2017). Известно, что использование вербальной или визуальной информации во многом определяет способ кодирования сведений об ориентирах в крупномасштабной среде (Kraemer et al., 2017). В свою очередь кодирование информации во многом зависит от используемого когнитивного стиля. Согласно работам (Blajenkova et al., 2006; Blazhenkova, Kozhevnikov, 2009; Kozhevnikov, 2007) выделяют вербальный, объектный визуальный и пространственный визуальный когнитивные стили. При этом, если поступающая информация об ориентире представлена в форме, не соответствующей предпочитаемому когнитивному стилю, испытуемые фактически повторно обрабатывают информацию, используя привычный способ переработки информации (Bocchi et al., 2018). Отмечено, что люди, использующие пространственный визуальный стиль, в меньшей степени фокусируются на изображениях по сравнению с использующими объектный визуальный стиль (Bocchi et al., 2018). С учетом этих литературных сведений, мы можем предположить, что в нашей группе преобладали люди с объектным визуальным когнитивным стилем.

Результаты, полученные на всей группе, при ее разделении по половому признаку достигают значимого уровня только в группе мужчин, что говорит о половых различиях в выполнении предложенной в нашем эксперименте навигационной задачи. В литературе большое внимание уделяется вопросу использования мужчинами и женщинами различных стратегий зрительно-пространственной деятельности, в том числе навигационного поведения. Согласно литературным данным, при навигации мужчины преимущественно используют аллоцентрическую стратегию, основанную на сканировании пространства и последующим построением ментальной карты местности, в которой учитываются пространственная геометрия и метрические характеристики, в том числе евклидовы координаты. Женщины чаще используют топологическую информацию и эгоцентрическую стратегию, основанную на запоминании ориентиров и определенного маршрута (Harris et al., 2019). Важно, что в основе этих различий могут лежать различия нейростратегий переработки пространственной информации. Так, во время виртуальной пространственной навигации и при пассивном наблюдении за пространственной навигацией у мужчин, по сравнению с женщинами наблюдали более высокий уровень активации в медиальных височных областях и парагиппокампальной области; в то время как активация в префронтальной и теменной областях выше у женщин (Grön et al., 2000; Kong et al., 2017).

Для понимания половых различий навигационного поведения интересными представляются полученные нами результаты анализа переходов из ближней зоны в зону вне маршрута при запоминании и воспроизведении маршрута. Оказалось, что мужчины делают больше переходов из зоны в зону при запоминании маршрута, тогда как женщины – при его воспроизведении. Можно предположить, что мужчины при запоминании строят пространственную карту с учетом как ближних, так и дальних ориентиров и при воспроизведении уже не используют информацию из зоны “вне маршрута”. В то же время женщины используют информацию из зоны “вне маршрута” по большей части только при воспроизведении маршрута. Данный результат у женщин можно трактовать как потерю маршрута, что согласуется с литературными данными о меньшей успешности женщин в задачах поиска пути (Kong et al., 2017), и необходимость динамического обновления пространственной информации относительно окружающей среды, примером чего в задаче виртуальной навигации являются возвраты на пройденные места, т.е. своеобразная проверка местности. Такое поведение некоторые авторы связывают с более высокой пространственной тревогой (Gagnon et al., 2018).

В своих работах (Klippel et al., 2005; 2010) авторы, обсуждая вопрос о значимости информации, предоставляемой картами, отмечают, что даже очень простая карта может предоставить слишком большой объем контекстной информации, значительно снижающей скорость кодирования пространства и затрудняющей установление связи между окружающим пространством и маршрутом. Они предлагали сфокусировать внимание пользователя собственно на области маршрута, снизив детализацию и контрастность внешнего окружающего пространства, не имеющего прямого отношения к маршруту. В итоге полученная в ходе обработки карта должна позволить пользователю сконцентрироваться на нужной информации в соответствующей части карты; таким образом, когнитивные усилия по обработке информации значительно снижаются, и чтение карты должно стать более легким (Klippel et al., 2005; 2010). Тем не менее, исходя из полученных нами данных, информация из окружающего пространства, не связанная непосредственно с маршрутом, необходима как мужчинам, так и женщинам, в разные моменты времени для лучшей ориентации на местности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При анализе движений глаз выявлены различия между последовательными этапами навигации по карте городской местности. Запоминание маршрута характеризуется бóльшим количеством фиксаций и увеличением их длительности по сравнению с ознакомлением с картой и воспроизведением маршрута. Зависимость глазодвигательных реакций от выполняемой задачи неодинакова в отдельных зонах карты, отличающихся степенью близости к маршруту. В более близких к маршруту зонах количество фиксаций при воспроизведении меньше, чем при запоминании. Напротив, в отдаленной от маршрута "зоне вне маршрута" количество и общее время фиксаций при воспроизведении увеличиваются. Эти изменения отчетливы у мужчин и не достигают уровня значимости у женщин. Показано, что при запоминании мужчины совершают больше переходов из ближней зоны в отдаленную "зону вне маршрута", формируя связь маршрута с окружающим пространством, и в дальнейшем не используют отдельные элементы пространства для ориентации; напротив, женщины используют отдаленные от маршрута детали пространства только на заключительном этапе – при воспроизведении. Отмечено, что при наличии на карте объектных меток, или "ориентиров", при воспроизведении значительно снижается количество фиксаций и увеличивается их длительность по сравнению с другими типами карт, что предположительно связано с преимущественным использованием нашими испытуемыми объектного визуального когнитивного стиля.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено при финансовом обеспечении государственного бюджета по государственному заданию Министерства образования и науки Российской Федерации на 2021–2023 гг.

УЧАСТИЕ АВТОРОВ

А.Б. Кушнир, Н.Ю. Герасименко и Е.С. Михайлова планировали исследование. А.Б. Кушнир создала библиотеку изображений и запрограммировала экспериментальные серии в программе GazeTracker. А.Б. Кушнир, Н.Ю. Герасименко и И.А. Казарезова провели эксперименты. А.Б. Кушнир и И.А. Казарезова обработали полученные данные. А.Б. Кушнир и Е.С. Михайлова проанализировали полученные данные и написали статью. Н.Ю. Герасименко и И.А. Казарезова отредактировали рукопись. Все авторы внесли свой вклад и одобрили окончательный вариант рукописи.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кушнир А.Б., Герасименко Н.Ю., Михайлова Е.С. Половые различия выполнения задачи мысленного воспроизведения маршрута на карте городской местности. Анализ движений глаз. *Сенсорные системы*. 2019. Т. 33. № 4. С. 333–344. https://doi.org/10.1134/S0235009219040048

Blajenkova O., Kozhevnikov M., Motes M.A. Object–spatial imagery: A new self–report imagery questionnaire. *Appl. Cogn. Psychol.* 2006. V. 20. P. 239–263. https://doi.org/10.1002/acp.1182

Blazhenkova O., Kozhevnikov M. The new object–spatial–verbal cognitive style model: Theory and measurement. *Appl. Cogn. Psychol.* 2009. V. 23. № 5. P. 638–663. https://doi.org/10.1002/acp.1473

Bocchi A., Palermo L., Boccia M., Palmiero M., D'Amico S., Piccardi L. Object recognition and location: Which component of object location memory for landmarks is affected by gender? Evidence from four to ten year–old children. *Appl. Neuropsychol. Child*. 2018. V. 9. https://doi.org/10.1080/21622965.2018.1504218

Boccia M., Vecchione F., Piccardi L., Guariglia C. Effect of cognitive style on learning and retrieval of navigational environments. *Front. Pharmacol.* 2017. V. 8. P. 496. https://doi.org/10.3389/fphar.2017.00496

Brouwer A.M., Hogervorst M.A., Oudejans B., Ries A.J., Touryan J. EEG and eye tracking signatures of target encoding during structured visual search. *Front. Hum. Neurosci.* 2017. V. 11. P. 264. https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00264

Brügger A., Richter K.F., Fabrikant S.I. How does navigation system behavior influence human behavior? *Cogn. Res. Princ. Implic.* 2019. V. 4. № 1. P. 5. https://doi.org/10.1186/s41235–019–0156–5

Cheng C.Y., Yen M.Y., Lin H.Y., Hsia W.W., Hsu W.M. Association of ocular dominance and anisometropic myopia. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 2004. V. 45. № 8. P. 2856–2860. https://doi.org/10.1167/iovs.03–0878

Gagnon K.T., Thomas B.J., Munion A., Creem-Regehr S.H., Cashdan E.A., Stefanucci J.K. Not all those who wander are lost: Spatial exploration patterns and their relationship to gender and spatial memory. *Cognition*. 2018. V. 180. P. 108–117. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2018.06.020

Grön G., Wunderlich A.P., Spitzer M., Tomczak R., Riepe M.W. Brain activation during human navigation: gender–different neural networks as substrate of performance. *Nat. Neurosci.* 2000. V. 3. № 4. P. 404–408. https://doi.org/10.1038/73980

Harris T., Scheuringer A., Pletzer B. Perspective and strategy interactively modulate sex differences in a 3D navigation task. *Biol. Sex Differ.* 2019. V. 10. № 1. P. 17. https://doi.org/10.1186/s13293–019–0232–z

Höffler T.N., Koć-Januchta M., Leutner D. More evidence for three types of cognitive style: Validating the Object–Spatial Imagery and Verbal Questionnaire using eye tracking when learning with texts and pictures. *Appl. Cogn. Psychol.* 2017. V. 31. P. 109–115. https://doi.org/10.1002/acp.3300

Irving S., Schöberl F., Pradhan C., Brendel M., Bartenstein P., Dieterich M., Brandt T., Zwergal A. A novel real–space navigation paradigm reveals age– and gender–dependent changes of navigational strategies and hippocampal activation. *J. Neurol.* 2018. V. 265. № 1. P. 113–126. https://doi.org/10.1007/s00415–018–8987–4

Klippel A., Hirtle S., Davies C. You–Are–Here Maps: Creating spatial awareness through maplike representations. *Spat. Cogn. Comput.* 2010. V. 10. P. 83–93. https://doi.org/10.1080/13875861003770625

Klippel A., Richter K.F., Barkowsky T., Freksa C. The cognitive reality of schematic maps. *Map–based mobile services*. Eds. Meng L., Reichenbacher T., Zipf A. Berlin, Heidelberg. Springer, 2005. P. 55–71. https://doi.org/10.1007/3–540–26982–7_5

Kong X.Z., Huang Y., Hao X., Hu S., Liu J. Sex–linked association between cortical scene selectivity and navigational ability. *Neuroimage*. 2017. V. 158. P. 397–405. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.07.031

Kozhevnikov M. Cognitive styles in the context of modern psychology: toward an integrated framework of cognitive style. *Psychol. Bull.* 2007. V. 133. № 3. P. 464–481. https://doi.org/10.1037/0033–2909.133.3.464

Kraemer D.J.M., Schinazi V.R., Cawkwell P.B., Tekriwal A., Epstein R.A., Thompson–Schill S.L. Verbalizing, visualizing, and navigating: The effect of strategies on encoding a large–scale virtual environment. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn*. 2017. V. 43. № 4. P. 611–621. https://doi.org/10.1037/xlm0000314

Meister M.L.R., Buffalo E.A. Getting directions from the hippocampus: The neural connection between looking and memory. *Neurobiol. Learn. Mem.* 2016. V. 134. P. 135–144. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2015.12.004

Merrill E.C., Yang Y., Roskos B., Steele S. Sex differences in using spatial and verbal abilities influence route learning performance in a virtual environment: A comparison of 6– to 12–year old boys and girls. *Front. Psychol.* 2016. V. 7. P. 258. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00258

Mitolo M., Gardini S., Caffarra P., Ronconi L., Venneri A., Pazzaglia F. Relationship between spatial ability, visuospatial working memory and self–assessed spatial orientation ability: a study in older adults. *Cogn. Process.* 2015. V. 16. № 2. P. 165–176. https://doi.org/10.1007/s10339–015–0647–3

Mueller S.C., Jackson C. P.T., Skelton R.W. Sex differences in a virtual water maze: An eye tracking and pupillometry study. *Behav. Brain Res.* 2008. V. 193. № 2. P. 209–215. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.05.017

Nazareth A., Huang X., Voyer D., Newcombe N. A meta–analysis of sex differences in human navigation skills. *Psychon. Bull. Rev.* 2019. V. 26. № 5. P. 1503–1528. https://doi.org/10.3758/s13423–019–01633–6

Nori R., Giusberti F. Predicting cognitive styles from spatial abilities. *Am. J. Psychol.* 2006. V. 119. P. 67–86. https://doi.org/10.2307/20445319

Nori R., Piccardi L., Maialetti A., Goro M., Rossetti A., Argento O., Guariglia C. No gender differences in egocentric and allocentric environmental transformation after compensating for male advantage by manipulating familiarity. *Front. Neurosci.* 2018. V. 12. P. 204. https://doi.org/10.3389/fnins.2018.00204

Pazzaglia F., De Beni R. Strategies of processing spatial information in survey and landmark–centred individuals. *Eur. J. Cogn. Psychol.* 2001. V. 13. P. 493–508. https://doi.org/10.1080/09541440042000124

Pazzaglia F., Meneghetti C., Ronconi L. Tracing a route and finding a shortcut: The working memory, motivational, and personality factors involved. *Front. Hum. Neurosci.* 2018. V. 12. P. 225. https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00225

Pazzaglia F., Moè A. Cognitive styles and mental rotation ability in map learning. *Cogn. Process.* 2013. V. 14. № 4. P. 391–399. https://doi.org/10.1007/s10339–013–0572–2

Piccardi L., De Luca M., Nori R., Palermo L., Iachini F., Guariglia C. Navigational style influences eye movement pattern during exploration and learning of an environmental map. *Front. Behav. Neurosci.* 2016. V. 10. P. 140. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2016.00140

Piccardi L., Palermo L., Bocchi A., Guariglia C., D'Amico S. Does spatial locative comprehension predict landmark–based navigation? *PLoS One*. 2015. V. 10. № 1. P. e0115432. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115432

Saucier D.M., Green S.M., Leason J., MacFadden A., Bell S., Elias L.J. Are sex differences in navigation caused by sexually dimorphic strategies or by differences in the ability to use the strategies? *Behav. Neurosci.* 2002. V. 116. № 3. P. 403–410. https://doi.org/10.1037//0735–7044.116.3.403

Voyer D., Voyer S.D., Saint–Aubin J. Sex differences in visual–spatial working memory: A meta–analysis. *Psychon. Bull. Rev.* 2017. V. 24. № 2. P. 307–334. https://doi.org/10.3758/s13423–016–1085–7

Wolbers T., Wiener J.M. Challenges for identifying the neural mechanisms that support spatial navigation: the impact of spatial scale. *Front. Hum. Neurosci.* 2014. V. 8. P. 571. https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00571

Yagi S., Galea L.A.M. Sex differences in hippocampal cognition and neurogenesis. *Neuropsychopharmacology.* 2019. V. 44. № 1. P. 200–213. https://doi.org/10.1038/s41386–018–0208–4

Analysis of the gaze fixations in performance of mental recall of the route on a city map. Effects of landmark type and gender

A. B. Kushnir[a,#], E. S. Mikhailova[a], N. Yu. Gerasimenko[a], and I. A. Kazarezova[a]

[a] *Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS*
117485 Moscow, Butlerova str., 5A, Russia
[#] *E-mail: naya.kushnir@gmail.com*

A psychophysiological eye-tracking experiment was conducted to investigate map navigation (including tasks of familiarization with the map, route memorization and recall of the route) as a function of landmark type (no landmarks, object landmarks, verbal landmarks, both types of landmarks) and gender. It was found that the number of fixations decreased and the fixation duration increased during recall compared to map familiarization and route memorization. The effect of task type on eye movements varied between route proximity areas. In the proximal areas, the number of fixations decreased during recall in comparison to memorization, while in the distal ("off route") area the effect was opposite. These changes were pronounced in the male participants and did not reach statistical significance in the females. Men switched more frequently from the proximal to the distal area during memorization, thus forming a connection between the route and the remote environment. In contrast, women's gaze was more often directed to the distal area during route recall. The map with object landmarks differed from the other maps in the lower number and longer fixation duration, indicating the advantage of object landmarks and, possibly, a preference for the object visual cognitive style among our participants.

Keywords: human, gender, vision, spatial navigation, eye movement

REFERENCES

Kushnir A.B., Gerasimenko N.Yu., Mikhailova E.S. Polovye razlichiya vypolneniya zadachi myslennogo vosproizvedeniya marshruta na karte gorodskoi mestnosti. Analiz dvizhenii glaz [Gender differences in perfomance of mental recall of the route on a city map. Analysis of the eye movements character]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2019. V. 33 (4). P. 333–344 (in Russian). https://doi.org/10.1134/S0235009219040048

Blajenkova O., Kozhevnikov M., Motes M.A. Object–spatial imagery: A new self–report imagery questionnaire. *Appl. Cogn. Psychol*. 2006. V. 20. P. 239–263. https://doi.org/10.1002/acp.1182

Blazhenkova O., Kozhevnikov M. The new object–spatial–verbal cognitive style model: Theory and measurement. *Appl. Cogn. Psychol*. 2009. V. 23 (5). P. 638–663. https://doi.org/10.1002/acp.1473

Bocchi A., Palermo L., Boccia M., Palmiero M., D'Amico S., Piccardi L. Object recognition and location: Which component of object location memory for landmarks is affected by gender? Evidence from four to ten year–old children. *Appl. Neuropsychol. Child*. 2018. V. 9. https://doi.org/10.1080/21622965.2018.1504218

Boccia M., Vecchione F., Piccardi L., Guariglia C. Effect of cognitive style on learning and retrieval of navigational environments. *Front. Pharmacol*. 2017. V. 8. P. 496. https://doi.org/10.3389/fphar.2017.00496

Brouwer A.M., Hogervorst M.A., Oudejans B., Ries A.J., Touryan J. EEG and eye tracking signatures of target encoding during structured visual search. *Front. Hum. Neurosci*. 2017. V. 11. P. 264. https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00264

Brügger A., Richter K.F., Fabrikant S.I. How does navigation system behavior influence human behavior? *Cogn. Res. Princ. Implic*. 2019. V. 4 (1). P. 5. https://doi.org/10.1186/s41235-019-0156-5

Cheng C.Y., Yen M.Y., Lin H.Y., Hsia W.W., Hsu W.M. Association of ocular dominance and anisometropic myopia. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci*. 2004. V. 45 (8). P. 2856–2860. https://doi.org/10.1167/iovs.03-0878

Gagnon K.T., Thomas B.J., Munion A., Creem-Regehr S.H., Cashdan E.A., Stefanucci J.K. Not all those who wander are lost: Spatial exploration patterns and their relationship to gender and spatial memory. *Cognition*. 2018. V. 180. P. 108–117. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2018.06.020

Grön G., Wunderlich A.P., Spitzer M., Tomczak R., Riepe M.W. Brain activation during human navigation: gender–different neural networks as substrate of performance. *Nat. Neurosci*. 2000. V. 3 (4). P. 404–408. https://doi.org/10.1038/73980

Harris T., Scheuringer A., Pletzer B. Perspective and strategy interactively modulate sex differences in a 3D navigation task. *Biol. Sex Differ*. 2019. V. 10 (1). P. 17. https://doi.org/10.1186/s13293-019-0232-z

Höffler T.N., Koć-Januchta M., Leutner D. More evidence for three types of cognitive style: Validating the Object–Spatial Imagery and Verbal Questionnaire using eye tracking when learning with texts and pictures. *Appl. Cogn. Psychol*. 2017. V. 31. P. 109–115. https://doi.org/10.1002/acp.3300

Irving S., Schöberl F., Pradhan C., Brendel M., Bartenstein P., Dieterich M., Brandt T., Zwergal A. A novel real–space navigation paradigm reveals age- and gender–dependent changes of navigational strategies and hippocampal activation. *J. Neurol*. 2018. V. 265 (1). P. 113–126. https://doi.org/10.1007/s00415-018-8987-4

Klippel A., Hirtle S., Davies C. You–Are–Here Maps: Creating spatial awareness through maplike representa-

tions. *Spat. Cogn. Comput*. 2010. V. 10. P. 83–93. https://doi.org/10.1080/13875861003770625

Klippel A., Richter K.F., Barkowsky T., Freksa C. The cognitive reality of schematic maps. *Map–based mobile services*. Eds. Meng L., Reichenbacher T., Zipf A. Berlin, Heidelberg. Springer, 2005. P. 55–71. https://doi.org/10.1007/3-540-26982-7_5

Kong X.Z., Huang Y., Hao X., Hu S., Liu J. Sex–linked association between cortical scene selectivity and navigational ability. *Neuroimage*. 2017. V. 158. P. 397–405. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.07.031

Kozhevnikov M. Cognitive styles in the context of modern psychology: toward an integrated framework of cognitive style. *Psychol. Bull*. 2007. V. 133 (3). P. 464–481. https://doi.org/10.1037/0033-2909.133.3.464

Kraemer D.J.M., Schinazi V.R., Cawkwell P.B., Tekriwal A., Epstein R.A., Thompson–Schill S.L. Verbalizing, visualizing, and navigating: The effect of strategies on encoding a large–scale virtual environment. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn*. 2017. V. 43 (4). P. 611–621. https://doi.org/10.1037/xlm0000314

Meister M.L.R., Buffalo E.A. Getting directions from the hippocampus: The neural connection between looking and memory. *Neurobiol. Learn. Mem*. 2016. V. 134. P. 135–144. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2015.12.004

Merrill E.C., Yang Y., Roskos B., Steele S. Sex differences in using spatial and verbal abilities influence route learning performance in a virtual environment: A comparison of 6– to 12–year old boys and girls. *Front. Psychol*. 2016. V. 7. P. 258. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00258

Mitolo M., Gardini S., Caffarra P., Ronconi L., Venneri A., Pazzaglia F. Relationship between spatial ability, visuospatial working memory and self–assessed spatial orientation ability: a study in older adults. *Cogn. Process*. 2015. V. 16 (2). P. 165–176. https://doi.org/10.1007/s10339-015-0647-3

Mueller S.C., Jackson C.P.T., Skelton R.W. Sex differences in a virtual water maze: An eye tracking and pupillometry study. *Behav. Brain Res*. 2008. V. 193(2). P. 209–215. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.05.017

Nazareth A., Huang X., Voyer D., Newcombe N. A meta–analysis of sex differences in human navigation skills. *Psychon. Bull. Rev*. 2019. V. 26 (5). P. 1503–1528. https://doi.org/10.3758/s13423-019-01633-6

Nori R., Giusberti F. Predicting cognitive styles from spatial abilities. *Am. J. Psychol*. 2006. V. 119. P. 67–86. https://doi.org/10.2307/20445319

Nori R., Piccardi L., Maialetti A., Goro M., Rossetti A., Argento O., Guariglia C. No gender differences in egocentric and allocentric environmental transformation after compensating for male advantage by manipulating familiarity. *Front. Neurosci*. 2018. V. 12. P. 204. https://doi.org/10.3389/fnins.2018.00204

Pazzaglia F., De Beni R. Strategies of processing spatial information in survey and landmark–centred individuals. *Eur. J. Cogn. Psychol*. 2001. V. 13. P. 493–508. https://doi.org/10.1080/09541440042000124

Pazzaglia F., Meneghetti C., Ronconi L. Tracing a route and finding a shortcut: The working memory, motivational, and personality factors involved. *Front. Hum. Neurosci*. 2018. V. 12. P. 225. https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00225

Pazzaglia F., Moè A. Cognitive styles and mental rotation ability in map learning. *Cogn. Process*. 2013. V. 14 (4). P. 391–399. https://doi.org/10.1007/s10339-013-0572-2

Piccardi L., De Luca M., Nori R., Palermo L., Iachini F., Guariglia C. Navigational style influences eye movement pattern during exploration and learning of an environmental map. *Front. Behav. Neurosci*. 2016. V. 10. P. 140. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2016.00140

Piccardi L., Palermo L., Bocchi A., Guariglia C., D'Amico S. Does spatial locative comprehension predict landmark–based navigation? *PLoS One*. 2015. V. 10(1). P. e0115432. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115432

Saucier D.M., Green S.M., Leason J., MacFadden A., Bell S., Elias L.J. Are sex differences in navigation caused by sexually dimorphic strategies or by differences in the ability to use the strategies? *Behav. Neurosci*. 2002. V. 116 (3). P. 403–410. https://doi.org/10.1037//0735-7044.116.3.403

Voyer D., Voyer S.D., Saint–Aubin J. Sex differences in visual–spatial working memory: A meta–analysis. *Psychon. Bull. Rev*. 2017. V. 24 (2). P. 307–334. https://doi.org/10.3758/s13423-016-1085-7

Wolbers T., Wiener J.M. Challenges for identifying the neural mechanisms that support spatial navigation: the impact of spatial scale. *Front. Hum. Neurosci*. 2014. V. 8. P. 571. https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00571

Yagi S., Galea L.A.M. Sex differences in hippocampal cognition and neurogenesis. *Neuropsychopharmacology*. 2019. V. 44 (1). P. 200–213. https://doi.org/10.1038/s41386-018-0208-4

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ, 2023, том 37, № 2, с. 152–161

ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

УДК 612.843.21

ЭЛЕКТРОРЕТИНОГРАФИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭКИПАЖА 8-МЕСЯЧНОГО МЕЖДУНАРОДНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА SIRIUS 20/21

© 2023 г. В. В. Нероев[1], И. В. Цапенко[1], В. И. Котелин[1], М. В. Зуева[1,*], О. М. Манько[2], А. М. Алескеров[2], Д. А. Подъянов[2]

[1] ФГБУ "Национальный медицинский исследовательский центр глазных болезней им. Гельмгольца" Минздрава России
105062 Москва, ул. Садовая-Черногрязская, 14/19, Россия

[2] ФГБУН ГНЦ РФ "Институт медико-биологических проблем" РАН
123007 Москва, Хорошевское ш., 76А, Россия

**E-mail: visionlab@yandex.ru*

Поступила в редакцию 29.12.2022 г.
После доработки 18.01.2023 г.
Принята к публикации 28.02.2023 г.

До и после 8-месячного международного эксперимента SIRIUS 20/21 проводился комплекс электрофизиологических исследований зрительной системы, включая регистрацию стандартных фотопических электроретинограмм (ЭРГ), ритмической ЭРГ на мелькания с частотой 8.3, 10, 12 и 24 Гц, фотопического негативного ответа и паттерн-ЭРГ. Целью работы являлась объективная оценка изменений функциональной активности нейронов сетчатки у членов экипажа наземной станции, связанных с длительной изоляцией и влиянием комплекса стрессорных факторов. Полученные результаты говорят об умеренной активации биоэлектрической активности фоторецепторов и биполярных клеток и небольшом снижении функции ганглиозных клеток сетчатки после выхода из изоляции. Выявленные изменения могут отражать адаптацию зрительной сенсорной системы испытателей к физической и психоэмоциональной нагрузке в условиях эксперимента. Дальнейшее изучение специфики изменений электроретинографических маркеров при возрастающей продолжительности периода изоляции необходимо для расширения представлений о стрессоустойчивости и адаптации зрительной системы при длительном нахождении человека в экстремальных условиях среды.

Ключевые слова: длительная изоляция, наземная станция, электроретинография, сетчатка, фоторецепторы, биполярные клетки сетчатки, ганглиозные клетки сетчатки, SIRIUS 20/21

DOI: 10.31857/S0235009223020038, **EDN:** QSYHIW

ВВЕДЕНИЕ

Для обеспечения успешной длительной миссии за пределами околоземной орбиты необходимо решение многих технических и медицинских проблем. Успех космических полетов зависит от физического и психического здоровья, определяющего поведение и действие человека, прогнозирование которых может быть улучшено при анализе результатов имитационных экспериментов и опыта, полученного в длительных экспедициях на Земле (Basner et al., 2013; Mogilever et al., 2018).

Изоляционные эксперименты с использованием гермообъектов, имитирующих космические станции и полеты за пределы околоземной орбиты, так же, как и пещерные, арктические и другие виды экспедиций, открывают уникальные возможности для изучения различных аспектов адаптации человека к экстремальным условиям среды и помогают повысить эффективность принятия решений и безопасность участников этих экспедиций.

На когнитивные функции, сенсорные системы и поведение человека, несомненно, воздействуют такие факторы длительной изоляции, как отсутствие естественных параметров реального времени, изменения циркадианных ритмов, нарушение сна, отсутствие экспозиции к естественному солнечному свету, сенсорная и перцептивная депривация, вызванная нехваткой зрительной информации при нахождении человека в однородном и бесструктурном сенсорном окружении.

Изменение привычных сенсорных входов влияет на поведенческие характеристики человека. В закрытых искусственных средах, включая космические корабли и герметичные объекты на Земле, зрительные ощущения, так же, как слух и обоняние, монотонны, что снижает комфорт и может провоцировать проблемы с коммуникацией.

Известно, например, что шум в искусственных средах вызывает раздражение, нарушает режим

сна и бодрствования, повышает частоту сердечно-сосудистых заболеваний и ухудшает когнитивные функции (Stansfeld, Matheson, 2003; Basner et al., 2014). С учетом этих знаний, для космических полетов установлены пределы непрерывного и периодического шумового воздействия, чтобы обеспечить приемлемую среду для голосовой связи и сна (Allen et al., 2018).

Тип и распределение освещения в космической станции влияют на зрительные способности человека и являются важными факторами при проектировании космического корабля, особенно для работы в открытом космосе (Rajulu, 2018). Искусственное освещение сложных трехмерных пространств может увеличивать когнитивную нагрузку и вызывать снижение зрительных функций, производительности решения задач, негативно влиять на общение и командную работу.

Учитывая, что анализ координат взора полезен в определении фокуса внимания и стратегии мышления (Eckstein et al., 2017), а расширение зрачка отражает интенсификацию мыслительной деятельности (Granholm et al., 1996), айтрекеры и пупиллометры применяют для изучения влияния факторов экстремальной среды на когнитивные функции. Айтрекеры использовали в исследованиях членов экспедиций в виртуальной пещерной среде, имитирующей многие условия длительной изоляции (Koles, Hercegfi, 2015). Предполагается выполнять эти исследования до и после космических миссий. Устройства слежения за взглядом уже применяли в параболическом полете для изучения зрительных функций в условиях микрогравитации (Clarke, Haslwanter, 2007; Clément, Ngo-Anh, 2013). Однако исследования не только мышления и поведения человека, но и работы сетчатки и всей зрительной системы в сложных условиях, аналогичных тем, которые встречаются в космическом полете, необходимы для прогнозирования и поддержания высокого уровня работоспособности человека в будущих миссиях (Mogilever et al., 2018). Объективные электрофизиологические исследования включают комплекс тестов зрительной системы, которые помогают с высокой специфичностью и чувствительностью выявлять тонкие функциональные изменения фоторецепторов, биполярных, амакриновых и ганглиозных клеток сетчатки.

Цель нашей работы – объективная оценка изменений функциональной активности нейронов сетчатки у членов экипажа наземной станции, связанных с длительной изоляцией и влиянием комплекса стрессорных факторов, в международном эксперименте SIRIUS 20/21. Результаты электроретинографических исследований, полученные до и после изоляционных экспериментов различной длительности, позволят расширить понимание адаптации зрительной сенсорной системы и диагностировать негативное влияние факторов длительного полета на функциональную активность зрительной системы. Определение чувствительных биомаркеров таких влияний будет способствовать оптимизации условий пребывания космонавтов на борту международной космической станции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Условия эксперимента имитировали полет на Луну и включали два периода депривации сна и периоды повышенных физических и психоэмоциональных нагрузок на экипаж. До начала международного эксперимента SIRIUS 20/21 и в течение одной недели после завершения 240-суточной изоляции и выхода экипажа из гермообъекта, имитирующего космическую станцию, проводили электроретинографические исследования пяти здоровым испытателям в возрасте 30–48 лет (трое мужчин и две женщины). Для того чтобы минимизировать циркадные влияния на функциональные показатели зрительной системы, все исследования проводили в одно и то же время суток – с 10:00 до 12:00 утра.

Все исследования выполняли в соответствии со стандартами международного общества клинической электрофизиологии зрения (ICSEV) при помощи диагностической системы RETIport/scan21 (Roland Consult, Германия). В фотопических условиях на диффузные вспышки (ганцфельд стимуляция) регистрировали колбочковую ЭРГ и стандартную ритмическую ЭРГ (РЭРГ) на 30 Гц (McCulloch et al., 2015), и фотопический негативный ответ (ФНО) (Frishman et al., 2018). Амплитуду a-волны колбочковой ЭРГ рассчитывали от изолинии, b-волны – от максимального негативного пика a-волны. По оригинальной методике (Зуева и др., 2009) записывали РЭРГ в спектре частот на мелькания частотой 8.3, 10, 12 и 24 Гц. Транзиентную паттерн-ЭРГ (ПЭРГ) и ПЭРГ устойчивого состояния (стационарную ПЭРГ) (Bach et al., 2013) регистрировали на реверсирующий черно-белый шахматный паттерн с угловым размером ячеек 16°, 0.8° и 0.3°, частота инверсии паттерна, соответственно, 4 рев/сек (2 Гц) и 16 рев/сек (8 Гц), контраст – 97%.

Анализировали амплитуду и пиковую латентность биопотенциалов, выполняли расчет индексов – отношения амплитуд волн b/a колбочковой ЭРГ и глиального индекса Кг как отношения амплитуды b-волны к РЭРГ на разные частоты стимуляции (b/РЭРГ) по методу (Зуева, Цапенко, 1992; 2004).

Статистический анализ выполняли при помощи пакета прикладных программ Microsoft Office Excel 2011 для ОС Windows и статистического пакета “STATISTICA 10.0” (Stat Soft Inc., США). Средние по группе значения амплитуд представлены в виде M ± MD, где M – среднее арифмети-

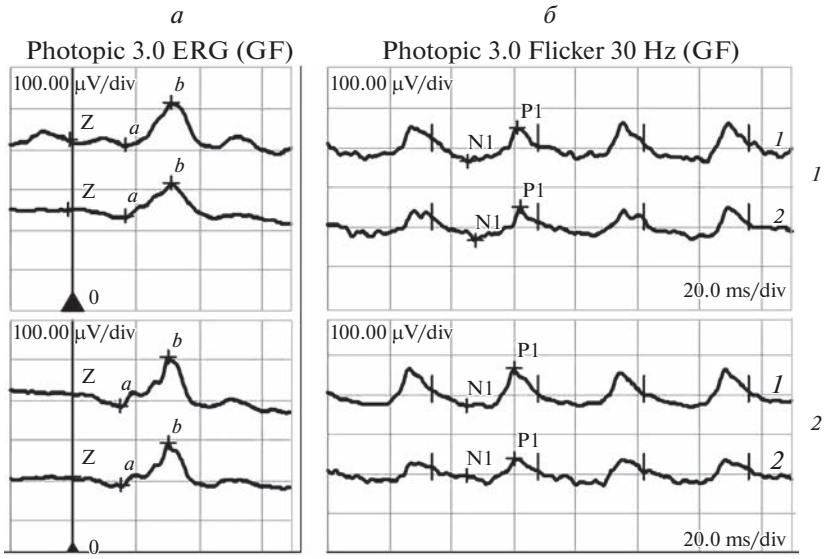


Рис. 1. Фотопические ЭРГ на стандартную вспышку 3.0 кд·с·м^2: колбочковая ЭРГ на одиночные вспышки света (*а*) и РЭРГ на частоту мелькания 30 Гц (*б*) у испытателя К. до (*1*) и после (*2*) выхода из эксперимента. Отмечается возрастание амплитуды а-волны ЭРГ и РЭРГ через неделю после выхода из гермообъекта.
Вертикальное деление – 100 мкВ, горизонтальное деление – 20 мс

ческое, SD – среднее квадратичное отклонение. Для сравнения исследуемых выборок использовали t-критерий Стьюдента. Различия считали достоверными при $p \le 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выявлены незначительные гендерные различия в результатах электроретинографии, которые не могли повлиять на оценку общих по группе изменений ЭРГ. Показано также отсутствие различий в изменениях параметров ЭРГ, полученных от правого и левого глаза испытателей. Средние по группе амплитуды и пиковые латентности волн ЭРГ до и после 8-месячного изоляционного эксперимента представлены в статистических таблицах.

До начала изоляции все параметры волн стандартных фотопических ответов, а также отношение b/a соответствовали значениям нормы. После выхода из эксперимента обнаружено статистически значимое возрастание амплитуды а-волны колбочковой ЭРГ ($p = 0.0047$), без изменения ее пиковой латентности (рис. 1, табл. 1).

Таблица 1. Амплитуда (*A*, мкВ) и пиковая латентность (*T*, мс) волн колбочковой ЭРГ и РЭРГ на 30Гц (ISCEV стандарт) до и после 8-месячного изоляционного эксперимента

Параметры фотопических ЭРГ			До эксперимента	После эксперимента
Колбочковая ЭРГ, а-волна	A	M ± SD	18.5 ± 3.0	22.2 ± 3.5
		p	*0.0047	
	T	M ± SD	16.7 ± 2.4	14.8 ± 1.4
		p	0.1444	
Колбочковая ЭРГ, b-волна	A	M ± SD	70.0 ± 19.1	79.7 ± 21.1
		p	0.0795	
	T	M ± SD	31.7 ± 1.1	30.8 ± 1.1
		p	*0.0039	
30 Гц-РЭРГ	A	M ± SD	55.4 ± 20.0	58.5 ± 14.5
		p	0.5055	
30 Гц-РЭРГ	T	M ± SD	30.2 ± 3.9	26.7 ± 1.4
		p	*0.0347	

p – уровень значимости; * – различие статистически значимо

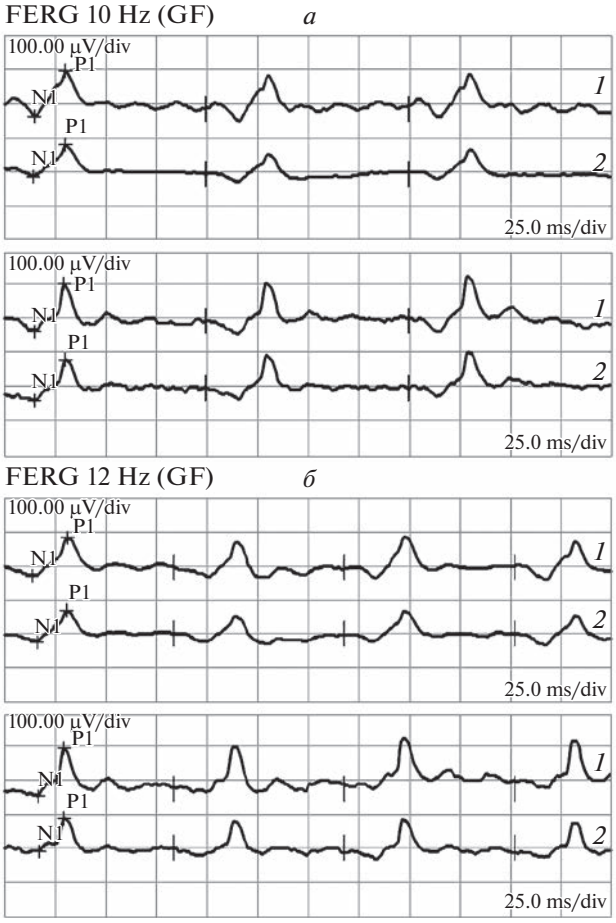


Рис. 2. РЭРГ на мелькания

а – 10 Гц и *б* – 12 Гц до и ниже – после 8-месячной изоляции. В каждой паре записей даны РЭРГ для правого (верхний ряд) и левого (нижний ряд) глаз. Вертикальное деление – 100 мкВ, горизонтальное деление – 25 мс

Наблюдаемое увеличение амплитуды b-волны ЭРГ было статистически незначимым из-за существенного разброса индивидуальных данных испытателей.

Таблица 2. Амплитуда (мкВ) фотопических РЭРГ в спектре частот (8.3–24 Гц) до и после 8-месячного изоляционного эксперимента

РЭРГ (Гц)		До эксперимента	После эксперимента
8.3	M ± SD	82.2 ± 25.6	92.3 ± 28.6
	p	0.0843	
10	M ± SD	76.9 ± 23.7	93.6 ± 23.7
	p	*0.0306	
12	M ± SD	78.1 ± 18.2	93.5 ± 23.6
	p	*0.0233	
24	M ± SD	77.4 ± 27.3	90.0 ± 30.0
	p	0.0953	

p – уровень значимости; * – различие статистически значимо

В ЭРГ источником a-волны является активность фоторецепторов – колбочек в фотопических условиях (Bush, Sieving, 1994; Frishman, 2006). Генерация b-волны зависит в основном от активности гиперполяризующихся биполярных клеток колбочковой системы и глиальных клеток Мюллера (Stockton, Slaughter, 1989; Sieving et al., 1994; Frishman, 2006). Индекс b/a, рассчитываемый как отношение амплитуды b-волны к амплитуде a-волны ЭРГ, характеризует интерфейс фоторецепторы – пострецепторная сетчатка и позволяет уточнить уровень поражения в случае заболевания сетчатки, или первичный уровень ретинальной дисфункции (Matsui et al., 1994). Расчет отношения b/a применяют в клинической практике как критерий ретинальной ишемии, поскольку кровоснабжение нейронов внутреннего ядерного слоя и наружной сетчатки различается и обеспечивается, соответственно, сосудами сетчатки и хориоидеи.

После завершения изоляционного эксперимента более существенное изменение a-волны, чем b-волны колбочковой ЭРГ, явилось причиной возрастания индекса b/a. Достоверное сокращение пиковой латентности b-волны ЭРГ ($p = 0.0039$) и РЭРГ на 30 Гц ($p = 0.0347$) может говорить об ускорении трансмиссии сигнала от фоторецепторов к колбочковым биполярам. Общая по группе тенденция изменений временных и амплитудных параметров фотопической ЭРГ свидетельствует об умеренной активации биоэлектрической активности фоторецепторов и (в меньшей степени) биполярных клеток колбочковой системы после 8-месячной изоляции в гермокамере.

Метод регистрации низкочастотной РЭРГ в широком спектре частот помогает в объективной оценке ранних доклинических нарушений функциональной активности фоторецепторов и пострецепторных нейронов. РЭРГ в фотопических условиях регистрировали на мелькания низкой и высокой частоты в диапазоне от 8 до 24 Гц, при этом источники РЭРГ меняются в зависимости от частоты мельканий. При частоте 8–10 Гц в ритмическом ответе доминирует вклад активности фоторецепторов. На частоте 24 Гц – максимален вклад биполярных клеток. РЭРГ на 12 Гц – смешанный ответ, зависимый от фоторецепторов и биполярных клеток (Зуева М.В. и др., 2009).

В нашем исследовании исходные значения амплитуды РЭРГ (рис. 2, табл. 2) до эксперимента соответствовали средней статистической норме.

После окончания 8-месячного изоляционного эксперимента было отмечено небольшое возрастание амплитуды РЭРГ на все частоты стимуляции, при этом наиболее значительно – на мелькания низкой частоты 10 и 12 Гц, при которых в РЭРГ доминирует вклад активности колбочковых фоторецепторов. В РЭРГ на мелькания частотой 10 Гц амплитуда ответа повысилась с

76.9 до 93.6 мкА ($p = 0.0306$); и в РЭРГ на 12 Гц – с 78.1 мкА до 93.5 мкА ($p = 0.0233$). При этом изменения РЭРГ на мелькания 24 Гц были незначительными.

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют о большей альтерации функции фоторецепторов, чем биполярных клеток колбочковой системы сетчатки. Динамика фотопической РЭРГ подтверждает результаты колбочковой ЭРГ о большем влиянии условий изоляционного эксперимента на функциональную активность фоторецепторов, чем нейронов внутреннего ядерного слоя.

Известно, что между нейронами сетчатки и глиальными клетками Мюллера существует тесный функциональный симбиоз (Зуева, Цапенко, 1992; 2004). Нейроглия выполняет в сетчатке широкий спектр функций и обеспечивает нормальное функционирование нейронов при изменениях внутренней и внешней среды. Нарушение функции клеток Мюллера и дисфункция нейронов является причиной нарушения глио-нейрональных взаимодействий и может привести к ослаблению зрительных функций. Оценка глио-нейрональных взаимоотношений в сетчатке выполнялась до и после эксперимента по значениям фотопического глиального индекса Кг, рассчитанного как отношение амплитуд b-волны колбочковой ЭРГ на одиночный стимул и фотопической РЭРГ для каждой частоты мельканий. Метод основан на том, что клетки Мюллера опосредуют генерацию b-волны ЭРГ только на одиночные вспышки, а при повышении частоты стимуляции до 2 Гц и выше их вклад в ЭРГ отсутствует (Бызов, 1979; 1992; Kondo, Sieving, 2001). Соответственно для РЭРГ на мелькания 8.3–12 Гц индекс Кг отражает взаимодействия клеток Мюллера с фоторецепторными клетками, и для РЭРГ на 24 Гц – с биполярными клетками сетчатки (Зуева, Цапенко, 2004).

В нашем исследовании глиальный индекс после изоляционного эксперимента практически не отличался от исходных значений (табл. 3).

То, что функциональный симбиоз клеток Мюллера с колбочками и с колбочковыми биполярными клетками не нарушался в 8-месячном изоляционном эксперименте, говорит об их высоких компенсаторных способностях у здоровых лиц. Однако следует отметить повышение внутригрупповой вариабельности, наблюдаемое нами после выхода испытателей из эксперимента. Учитывая это, не исключено, что в последующих более длительных изоляционных экспериментах будет выявлено негативное влияние стрессорных факторов эксперимента на ретинальную функцию, и глиальный индекс Кг будет чувствительным биомаркером адаптационных изменений ретинальной активности и диагностическим критерием негативных изменений.

Таблица 3. Значения глиального индекса (Кг) до и после 8-месячного изоляционного эксперимента

Параметры Кг		До эксперимента	После эксперимента
8.3 Гц	M ± SD	0.9 ± 0.1	0.9 ± 0.1
	p	0.8464	
10 Гц	M ± SD	0.9 ± 0.1	0.9 ± 0.0
	p	0.0950	
12 Гц	M ± SD	0.9 ± 0.1	0.9 ± 0.1
	p	0.4190	
24 Гц	M ± SD	1.0 ± 0.3	0.9 ± 0.2
	p	0.4667	
30 Гц	M ± SD	1.3 ± 0.2	1.4 ± 0.2
	p	0.6671	

p – уровень значимости; * – различие статистически значимо

Для оценки функциональной активности ганглиозных клеток (ГК) сетчатки регистрировали ФНО в колбочковой ЭРГ и ПЭРГ. ФНО – корнео-негативное отклонение потенциала на заднем фронте b-волны фотопической ЭРГ, регистрируемой на красные вспышки света на синем фоне. ФНО отражает активность спайковых нейронов, к которым относятся и ГК, и подкласс амакриновых клеток, обладающих импульсной активностью (Viswanathan et al., 1999; Machida et al., 2008). Известно, что ФНО, так же, как и ПЭРГ, изменяется при глаукоме и его амплитуда часто коррелирует с толщиной слоя нервных волокон и толщиной слоя ганглиозных клеток сетчатки (Ventura et al., 2006; Котелин и др., 2020).

В группе испытателей амплитуда ФНО, рассчитанная от пика волны b, достоверно увеличилась к концу эксперимента по сравнению с исходными значениями ($p = 0.0474$) только в ответ на вспышку минимальной силы (0.375 кд сек/м^2), без изменения пиковой латентности (табл. 4).

Учитывая данный факт, тест ФНО в ЭРГ на слабый стимул может служить маркером ранних функциональных изменений в сетчатке, возможно, связанных с индивидуальной адаптацией экипажа при интенсивной нагрузке (рис. 3).

ПЭРГ генерируется ГК и их аксонами, поэтому данный тест часто используют для ранней диагностики заболеваний зрительного нерва различного генеза, прежде всего, при глаукомной оптической нейропатии (Bach et al., 2006; Нероев и др., 2020; Salgarelo et al., 2021). У испытателей до нахождения в гермообъекте показатели транзиентной ПЭРГ не отличались от значений нормы.

Таблица 4. Амплитуда (мкВ) фотопического негативного ответа (ФНО) до и после 8-месячного изоляционного эксперимента

Сила стимула, кд·с·м$^{-2}$		До эксперимента	После эксперимента
0.375	M ± SD	24.3 ± 8.3	31.2 ± 7.5
	p	*0.0474	
0.75	M ± SD	50.1 ± 17.4	52.3 ± 15.0
	p	0.3274	
1.5	M ± SD	48.6 ± 14.8	56.1 ± 13.7
	p	0.0808	
3.0	M ± SD	76.2 ± 18.4	84.5 ± 18.2
	p	0.7658	

p – уровень значимости; * – различие статистически значимо

После эксперимента выявлена тенденция к изменению компонентов ПЭРГ для всех угловых размеров стимула (табл. 5).

Амплитуда P50-компонента ПЭРГ была статистически значимо снижена только для стимула 0.8° ($p = 0.0158$) (рис. 4, *а*).

Латентность волн N95 транзиентной ПЭРГ была достоверно удлинена по сравнению с исходными показателями на стимулы 0.3° ($p = 0.0056$), 0.8° ($p = 0.0025$) и 16° ($p = 0.0423$).

Амплитуда стационарной ПЭРГ снизилась после завершения эксперимента только в ответах на паттерны 16° ($p = 0.0059$) (табл. 6), (рис. 4, *б*).

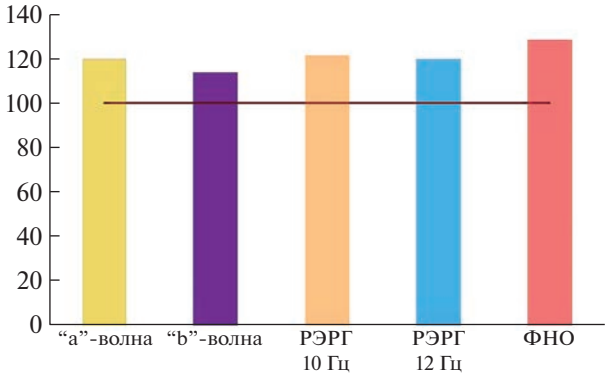


Рис. 3. Амплитуда в процентах от исходных значений волн колбочковой ЭРГ, РЭРГ и ФНО в ответе на слабую вспышку (0.375 кд·сек·м-2). Исходные, принятые за 100%, выделены прямой линией.

Таблица 5. Амплитуда (*A*, мкВ) и пиковая латентность (*T*, мс) волн транзиентной ПЭРГ до и после 8-месячного изоляционного эксперимента

Стимул	Волна			До эксперимента	После эксперимента
16°	P50	A	M ± SD	17.4 ± 5.0	16.1 ± 7.9
			p	0.6252	
		T	M ± SD	54.8 ± 2.8	56.3 ± 1.9
			p	0.0647	
	N95	A	M ± SD	24.4 ± 4.2	23.4 ± 8.2
			p	0.6259	
		T	M ± SD	99.7 ± 4.3	108.2 ± 9.7
			p	*0.0423	
0.8°	P50	A	M ± SD	15.6 ± 3.2	12.9 ± 4.1
			p	*0.0158	
		T	M ± SD	57.7 ± 2.8	60.0 ± 3.3
			p	0.1251	
	N95	A	M ± SD	17.6 ± 2.5	16.0 ± 4.7
			p	0.2863	
		T	M ± SD	98.7 ± 2.6	109.1 ± 7.1
			p	*0.0025	
0.3°	P50	A	M ± SD	8.5 ± 1.9	7.2 ± 2.3
			p	0.0832	
		T	M ± SD	59.5 ± 3.8	60.6 ± 3.6
			p	0.4465	
	N95	A	M ± SD	9.2 ± 2.7	9.0 ± 2.1
			p	0.8515	
		T	M ± SD	100.1 ± 3.1	108.9 ± 7.0
			p	*0.0056	

p – уровень значимости; * – различие статистически значимо

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

После восьмимесячной изоляции экипажа в наземной герметичной станции выявлены характерные признаки изменения функциональной активности сетчатки, отражающие адаптацию испытателей к условиям эксперимента. Данные электроретинографии указывают на умеренную и статистически значимую активацию биоэлектрической активности фоторецепторов, биполярных клеток и спайковых амакриновых клеток (по специфике изменений ЭРГ, РЭРГ и ФНО) и небольшое снижение функции ГК сетчатки по данным ПЭРГ. Изучение объективных электроретинографических маркеров, характеризующих физиологическую реакцию сетчатки в изоляционных экспериментах различной длительности, позво-

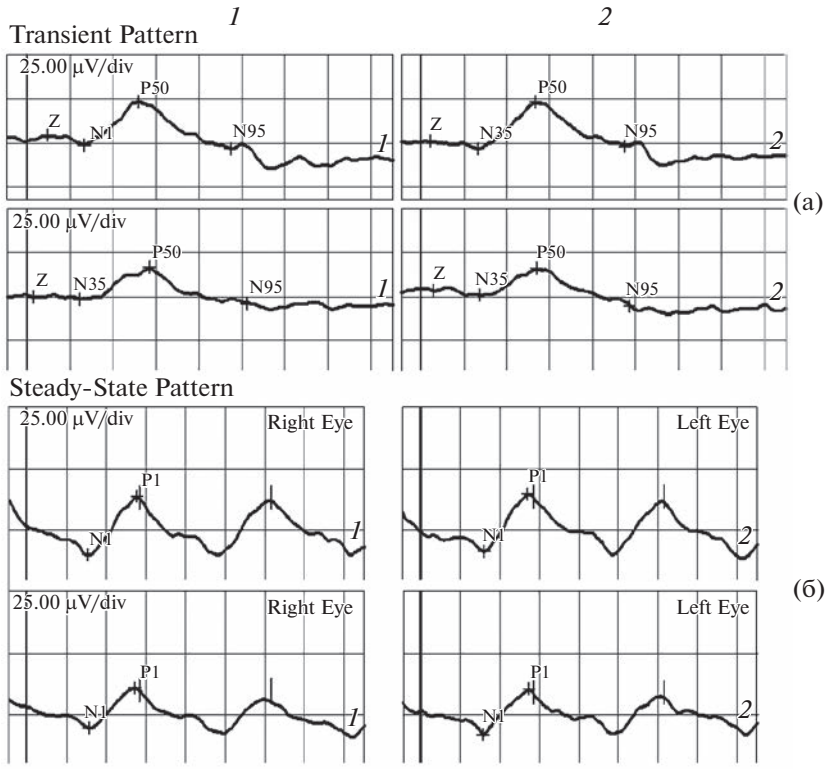


Рис. 4. Транзиентная ПЭРГ (*а*) и ПЭРГ устойчивого состояния (*б*) для стимула 0.8° у испытателя К. до (*1*) и после (*2*) эксперимента.

Снижение амплитуды ПЭРГ на обоих глазах испытателя после 8-месячной изоляции. Вертикальное деление – 25 мкВ, горизонтальное деление – 25 мс

лит расширить представления о стрессорной устойчивости и адаптации зрительной системы при длительном нахождении человека в экстремальных условиях среды.

Таблица 6. Амплитуда (*A*, мкВ) и пиковая латентность (*T*, мс) стационарной ПЭРГ до и после 8-месячного изоляционного эксперимента

Параметры			До эксперимента	После эксперимента
16°	A	M ± SD	14.6 ± 5.2	11.5 ± 4.7
		p	*0.0059	
16°	T	M ± SD	55.8 ± 2.1	54.5 ± 2.3
		P	0.1444	
0.8°	A	M ± SD	12.3 ± 5.3	10.6 ± 3.4
		p	0.3463	
0.8°	T	M ± SD	65.3 ± 3.0	63.9 ± 4.0
		p	0.3864	
0.3°	A	M ± SD	7.5 ± 2.5	6.5 ± 2.3
		P	0.3259	
0.3°	T	M ± SD	67.2 ± 2.7	66.3 ± 3.8
		p	0.5470	

p – уровень значимости; * – различие статистически значимо

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бызов А.Л. *Физиология зрения*. М.: Наука, 1992. С. 115–161.

Бызов А.Л. *Функции нейроглии*. Тбилиси: Мецниереба, 1979. С. 49–57.

Зуева М.В., Нероев В.В., Цапенко И.В., Сарыгина О.И., Гринченко М.И., Зайцева С.И. Топографическая диагностика нарушений ретинальной функции при регматогенной отслойке сетчатки методом ритмической ЭРГ широкого спектра частот. *Российский офтальмологический журнал*. 2009. Т. 1. № 2. С. 18–23.

Зуева М.В., Цапенко И.В. Клетки Мюллера: спектр и профиль глио-нейрональных взаимодействий в сетчатке. *Российский физиологический журнал им. Сеченова*. 2004. Т. 90. № 8. С. 435–436.

Зуева М.В., Цапенко И.В. Электрофизиологическая характеристика глиально-нейрональных взаимоотношений при ретинальной патологии. *Сенсорные системы*. 1992. № 3. С. 58–63.

Котелин В.И., Кириллова М.О., Зуева М.В., Цапенко И.В., Журавлева А.Н., Киселева О.А., Бессмертный А.М. Фотопический негативный ответ для оценки функции внутренней сетчатки: требования к регистрации и сравнение в глазах с есте-

ственной шириной зрачка и в условиях медикаментозного мидриаза. *Офтальмология*. 2020. Т. 17. № 3. С. 398–406.
https://doi.org/10.18008/1816-5095-2020-3-398-406

Нероев В.В., Зуева М.В., Журавлева А.Н., Цапенко И.В. Структурно-функциональные нарушения при глаукоме: перспективы доклинической диагностики. Часть 2. Электрофизиологические маркеры ранних нейропластических событий. *Офтальмология*. 2020. Т. 17. № 3s. С. 533–541.
https://doi.org/10.18008/1816-5095-2020-3S-533-541

Allen C.S., Giraudo M., Moratto C., Yamaguchi N. Spaceflight environment. In: *Space safety and human performance* [Internet]. Elsevier, 2018. P. 87–138.

Bach M., Brigell M.G., Hawlina M., Holder G.E., Johnson M.A., McCulloch D.L., Meigen T., Viswanathan S. ISCEV standard for clinical pattern electroretinography (PERG): 2012 update. *Doc Ophthalmol*. 2013. V. 126 (1). P. 1–7.
https://doi.org/10.1007/s10633-012-9353-y

Bach M., Unsoeld A.S., Philippin H., Staubach F., Maier P., Walter H.S., Bomer T.G., Funk J. Pattern ERG as an early glaucoma indicator in ocular hypertension: a long-term, prospective study. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 2006. V. 47 (11). P. 4881–4887.
https://doi.org/10.1167/iovs.05-0875

Basner M., Babisch W., Davis A., Brink M., Clark C., Janssen S., Stansfeld S. Auditory and non-auditory effects of noise on health. *Lancet*. 2014. V. 383 (9925). P. 1325–1332.
https://doi.org/10.1016/S0140-6736(13)61613-X

Basner M., Dinges D.F., Mollicone D., Ecker A., Jones C.W., Hyder E.C., Di Antonio A., Savelev I., Kan K., Goel N., Morukov B.V., Sutton J.P. Mars 520-d mission simulation reveals protracted crew hypokinesis and alterations of sleep duration and timing. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2013. V. 110 (7). P. 2635–40.
https://doi.org/10.1073/pnas.1212646110

Bush R.A., Sieving P.A. A proximal retinal component in the primate photopic ERG a-wave. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 1994. V. 35 (2). P. 635–645.

Clarke A.H., Haslwanter T. The orientation of Listing's Plane in microgravity. *Vision Res*. 2007. V. 47. P. 3132–3140.
https://doi.org/10.1016/J.VISRES.2007.09.001

Clément G., Ngo-Anh J.T. *Space Physiology II: Adaptation of the Central Nervous Systemto Space Flight-Past, Current, and Future Studies*. Berlin: Springer-Verlag, 2013.
https://doi.org/10.1007/s00421-012-2509-3

Eckstein M.K., Guerra-Carrillo B., Miller Singley A.T., Bunge S.A. Beyond eye gaze: what else can eyetracking reveal about cognition and cognitive development? *Dev Cogn Neurosci*. 2017. V. 25. P. 69–91.
https://doi.org/10.1016/J.DCN.2016.11.001

Frishman L., Sustar M., Kremers J., McAnany J.J., Sarossy M., Tzekov R., Viswanathan S. ISCEV extended protocol for the photopic negative response (PhNR) of the full-field electroretinogram. *Doc Ophthalmol*. 2018. V. 36 (3). P. 207–211.
https://doi.org/10.1007/s10633-018-9638-x

Frishman L.J. *Origins of the electroretinogram. Principles and Practice of Clinical Electrophysiology of Vision*. London: MIT Press, 2006. P. 139–183.

Granholm E., Asarnow R.F., Sarkin A.J., Dykes K.L. Pupillary responses index cognitive resource limitations. *Psychophysiology*. 1996. V. 33. P. 457–461.
https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1996.tb01071.x

Koles M., Hercegfi K. *Eye tracking precision in a virtual CAVE environment*. 2015 6th IEEE International Conference on Cognitive Infocommunications (CogInfoCom) (Piscataway: IEEE), 2015. P. 319–322.
https://doi.org/10.1109/CogInfoCom.2015.7390611

Kondo M., Sieving P.A. Primate photopic sine-wave flicker ERG: vector modeling analysis of component origins using glutamate analogs. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 2001. V. 42 (1). P. 305–312.

Machida S., Raz-Prag D., Fariss R.N., Sieving P.A., Bush R.A. Photopic ERG negative response from amacrine cell signaling in RCS rat retinal degeneration. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 2008. V. 49 (1). P. 442–52.
https://doi.org/10.1167/iovs.07-0291

Matsui Y., Katsumi O., Sakaue H., Hirose T. Electroretinogram b/a wave ratio improvement in central retinal vein obstruction. *Br J Ophthalmol*. 1994. V. 78 (3). P. 191–198.
https://doi.org/10.1136/bjo.78.3.191

McCulloch D.L., Marmor M.F., Brigell M.G., Hamilton R., Holder G.E., Tzekov R., Bach M. ISCEV Standard for full-field clinical electroretinography (2015 update). *Doc Ophthalmol*. 2015. V. 130 (1). P. 1–12.
https://doi.org/10.1007/s10633-014-9473-7

Mogilever N.B., Zuccarelli L., Burles F., Iaria G., Strapazzon G., Bessone L., Coffey E.B.J. Expedition cognition: A review and prospective of subterranean neuroscience with spaceflight applications. *Front Hum Neurosci*. 2018. V. 12. P. 407.
https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00407

Rajulu S. *Human factors and safety in EVA. Space Safety and Human Performance*. Butterworth-Heinemann, 2018. P. 469–500.
https://doi.org/10.1016/B978-0-08-101869-9.00011-X

Salgarelo T., Cozzupoli G.M., Giudiceandrea A., Fadda F., Placidi G., De Siena E., Amore F., Rizzo S., Falsini B. PERG adaptation for detection of retinal ganglion cell dysfunction in glaucoma: a pilot diagnostic accuracy study. *Scientific Reports*. 2021. V. 11. Article 22879.

Sieving P.A., Murayama K., Naarendorp F. Push-pull model of the primate photopic electroretinogram: a role for hyperpolarizing neurons in shaping the b-wave. *Vis Neurosci*. 1994. V. 11 (3). P. 519–532.
https://doi.org/10.1017/S0952523800002431

Stansfeld S.A., Matheson M.P. Noise pollution: non-auditory effects on health. *Br Med Bull*. 2003. V. 68. P. 243–257.
https://doi.org/10.1093/bmb/ldg033

Stockton R.A., Slaughter M.M. B-wave of the electroretinogram. A reflection of ON bipolar cell activity. *J Gen Physiol*. 1989. V. 93 (1). P. 101–122.
https://doi.org/10.1085/jgp.93.1.101

Ventura L.M., Sorokac N., De Los Santos R., Feuer W.J., Porciatti V. The Relationship between Retinal Ganglion Cell Function and Retinal Nerve Fiber Thickness in Early Glaucoma. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 2006. V. 47 (9). P. 3904–3911.
https://doi.org/10.1167/iovs.06-0161

Viswanathan S., Frishman L.J., Robson J.G., Harwerth R.S., Smith E.L. 3rd. The photopic negative response of the macaque electroretinogram: reduction by experimental glaucoma. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 1999. V. 40 (6). P. 1124–1136.

Electroretinographic examinations of the crew members of the 8-month international experiment SIRIUS 20/21

V. V. Neroev[a], I. V. Tsapenko[a], V. I. Kotelin[a], M. V. Zueva[a,#], O. M. Manko[b], A. M. Aleskerov[b], and D. A. Podyanov[b]

[a] *Helmholtz Medical Research Center of Eye Diseases*
105062 Moscow, St. Sadovaya-Chernogryazskaya, 14/19, Russia
[b] *Institute of Biomedical Problems RAS Moscow Russia*
123007 Moscow, Khoroshevskoe sh., 76A, Russia
[#] *E-mail: visionlab@yandex.ru*

Before and after the 8-month international experiment SIRIUS 20/21, a complex of electrophysiological testing of the visual system was performed, including registration of standard photopic electroretinograms (ERG), flicker ERG response on flickering with a frequency of 8.3, 10, 12 and 24 Hz, photopic negative response, and pattern-ERG. The aim of the work was an objective assessment of changes in the functional activity of retinal neurons in ground station crew members associated with long-term isolation and the influence of a complex of stress factors. The results obtained indicate a moderate activation of the bioelectrical activity of photoreceptors and bipolar cells and a slight decrease in the function of retinal ganglion cells after isolation experiment. The revealed changes may reflect the adaptation of the visual sensory system of the testers to physical and psycho-emotional stress in the experimental conditions. Further study of the specifics of changes in electroretinographic markers with a longer duration of the experiment is necessary to expand the understanding of stress resistance and adaptation of the visual system during prolonged exposure to extreme environmental conditions.

Keywords: long-term isolation, ground station, electroretinography, retina, photoreceptors, retinal bipolar cells, retinal ganglion cells, SIRIUS 20/21

REFERENCES

Byzov A.L. *Fiziologija zrenija [Physiology of vision].* M.: Nauka, 1992. P. 115–161. (in Russian).

Byzov A.L. *Funkcii nejroglii [Functions of neuroglia].* Tbilisi: Mecniereba, 1979. P. 49–57. (in Russian).

Kotelin V.I., Kirillova M.O., Zueva M.V., Tsapenko I.V., Zhuravleva A.N., Kiseleva O.A., Bessmertny A.M. Fotopicheskij negativnyj otvet dlja ocenki funkcii vnutrennej setchatki: trebovanija k registracii i sravnenie v glazah s estestvennoj shirinoj zrachka i v uslovijah medikamentoznogo midriaza [Photopic negative response for testing the function of inner retina: registration requirements and comparison in the eyes with natural pupil width and in conditions of drug mydriasis]. *Oftalmologiya [Ophthalmology in Russia].* 2020. V. 17 (3). P. 398–406 (in Russian). https://doi.org/10.18008/1816-5095-2020-3-398-406

Neroev V.V., Zueva M.V., Zhuravleva A.N., Tsapenko I.V. Strukturno-funkcional'nye narushenija pri glaukome: perspektivy doklinicheskoj diagnostiki. Chast' 2. Jelektrofiziologicheskie markery rannih nejroplasticheskih sobytij [Structural and functional disorders in glaucoma: prospects for preclinical diagnosis. Part 2]. Electrophysiological Markers of Early Neuroplastic Events. *Oftalmologiya [Ophthalmology in Russia].* 2020. V. 17 (3s). P. 533–541 (in Russian). https://doi.org/10.18008/1816-5095-2020-3S-533-541

Zueva M.V., Neroev V.V., Tsapenko I.V., Sarygina O.I., Grinchenko M.I., Zaitseva S.I. Topograficheskaja diagnostika narushenij retinal'noj funkcii pri regmatogennoj otslojke setchatki metodom ritmicheskoj JeRG shirokogo spektra chastot [Topographic diagnostics of retinal function disorders in rhegmatogenous retinal detachment by rhythmic ERG of a wide frequency spectrum]. *Rossiyskiy oftal'mologicheskiy zhurnal [Russian ophthalmological journal].* 2009. V. 1 (2). P. 18–23 (in Russian).

Zueva M.V., Tsapenko I.V. Jelektrofiziologicheskaja harakteristika glial'no-nejronal'nyh vzaimootnoshenij pri retinal'noj patologii [Electrophysiological characteristics of glial-neuronal relationships in retinal pathology]. *Sensornye sistemy [Neuroscience and Behavioral Physiology].* 1992 (3). P. 58–63 (in Russian).

Zueva M.V., Tsapenko I.V. Kletki Mjullera: spektr i profil' glio-nejronal'nyh vzaimodejstvij v setchatke [Muller cells: spectrum and profile of glio-neuronal interactions in the retina]. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. Sechenova* [*Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*]. 2004. V. 90 (8). P. 435–436 (in Russian).

Allen C.S., Giraudo M., Moratto C., Yamaguchi N. Spaceflight environment. In: *Space safety and human performance* [Internet]. Elsevier, 2018. 87–138 p.

Bach M., Brigell M.G., Hawlina M., Holder G.E., Johnson M.A., McCulloch D.L., Meigen T., Viswanathan S. ISCEV standard for clinical pattern electroretinography (PERG): 2012 update. *Doc Ophthalmol.* 2013. V. 126 (1). P. 1–7. https://doi.org/10.1007/s10633-012-9353-y

Bach M., Unsoeld A.S., Philippin H., Staubach F., Maier P., Walter H.S., Bomer T.G., Funk J. Pattern ERG as an early glaucoma indicator in ocular hypertension: a long-term, prospective study. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 2006. V. 47 (11). P. 4881–4887. https://doi.org/10.1167/iovs.05-0875

Basner M., Babisch W., Davis A., Brink M., Clark C., Janssen S., Stansfeld S. Auditory and non-auditory effects

of noise on health. *Lancet*. 2014. V. 383 (9925). P. 1325–1332.
https://doi.org/10.1016/S0140-6736(13)61613-X

Basner M., Dinges D.F., Mollicone D., Ecker A., Jones C.W., Hyder E.C., Di Antonio A., Savelev I., Kan K., Goel N., Morukov B.V., Sutton J.P. Mars 520-d mission simulation reveals protracted crew hypokinesis and alterations of sleep duration and timing. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2013. V. 110 (7). P. 2635-40.
https://doi.org/10.1073/pnas.1212646110

Bush R.A., Sieving P.A. A proximal retinal component in the primate photopic ERG a-wave. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 1994. V. 35 (2). P. 635–645.

Clarke A.H., Haslwanter T. The orientation of Listing's Plane in microgravity. *Vision Res*. 2007. V. 47. P. 3132–3140.
https://doi.org/10.1016/J.VISRES.2007.09.001

Clément G., Ngo-Anh J.T. *Space Physiology II: Adaptation of the Central Nervous Systemto Space Flight-Past, Current, and Future Studies*. Berlin: Springer-Verlag, 2013.
https://doi.org/10.1007/s00421-012-2509-3

Eckstein M.K., Guerra-Carrillo B., Miller Singley A.T., Bunge S.A. Beyond eye gaze: what else can eyetracking reveal about cognition and cognitive development? *Dev Cogn Neurosci*. 2017. V. 25. P. 69–91.
https://doi.org/10.1016/J.DCN.2016.11.001

Frishman L., Sustar M., Kremers J., McAnany J.J., Sarossy M., Tzekov R., Viswanathan S. ISCEV extended protocol for the photopic negative response (PhNR) of the full-field electroretinogram. *Doc Ophthalmol*. 2018. V. 36 (3). P.207–211.
https://doi.org/10.1007/s10633-018-9638-x

Frishman L.J. *Origins of the electroretinogram. Principles and Practice of Clinical Electrophysiology of Vision*. London: MIT Press, 2006. 139–183 p.

Granholm E., Asarnow R.F., Sarkin A.J., Dykes K.L. Pupillary responses index cognitive resource limitations. *Psychophysiology*. 1996. V. 33. P. 457–461.
https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1996.tb01071.x

Koles M., Hercegfi K. *Eye tracking precision in a virtual CAVE environment*. 2015 6th IEEE International Conference on Cognitive Infocommunications (CogInfoCom) (Piscataway: IEEE), 2015. 319–322 p.
https://doi.org/10.1109/CogInfoCom.2015.7390611

Kondo M., Sieving P.A. Primate photopic sine-wave flicker ERG: vector modeling analysis of component origins using glutamate analogs. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 2001. V. 42 (1). P. 305–312.

Machida S., Raz-Prag D., Fariss R.N., Sieving P.A., Bush R.A. Photopic ERG negative response from amacrine cell signaling in RCS rat retinal degeneration. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 2008. V. 49 (1). P. 442–52.
https://doi.org/10.1167/iovs.07-0291

Matsui Y., Katsumi O., Sakaue H., Hirose T. Electroretinogram b/a wave ratio improvement in central retinal vein obstruction. *Br J Ophthalmol*. 1994. V. 78 (3). P. 191–198.
https://doi.org/10.1136/bjo.78.3.191

McCulloch D.L., Marmor M.F., Brigell M.G., Hamilton R., Holder G.E., Tzekov R., Bach M. ISCEV Standard for full-field clinical electroretinography (2015 update). *Doc Ophthalmol*. 2015. V. 130 (1). P. 1–12.
https://doi.org/10.1007/s10633-014-9473-7

Mogilever N.B., Zuccarelli L., Burles F., Iaria G., Strapazzon G., Bessone L., Coffey E.B.J. Expedition cognition: A review and prospective of subterranean neuroscience with spaceflight applications. *Front Hum Neurosci*. 2018. V. 12. P. 407.
https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00407

Rajulu S. *Human factors and safety in EVA. Space Safety and Human Performance*. Butterworth-Heinemann, 2018. 469–500 p.
https://doi.org/10.1016/B978-0-08-101869-9.00011-X

Salgarelo T., Cozzupoli G.M., Giudiceandrea A., Fadda F., Placidi G., De Siena E., Amore F., Rizzo S., Falsini B. PERG adaptation for detection of retinal ganglion cell dysfunction in glaucoma: a pilot diagnostic accuracy study. *Scientific Reports*. 2021. V. 11. Art. 22879.

Sieving P.A., Murayama K., Naarendorp F. Push-pull model of the primate photopic electroretinogram: a role for hyperpolarizing neurons in shaping the b-wave. *Vis Neurosci*. 1994. V. 11 (3). P. 519–532.
https://doi.org/10.1017/S0952523800002431

Stansfeld S.A., Matheson M.P. Noise pollution: non-auditory effects on health. *Br Med Bull*. 2003. V. 68. P. 243–257.
https://doi.org/10.1093/bmb/ldg033

Stockton R.A., Slaughter M.M. B-wave of the electroretinogram. A reflection of ON bipolar cell activity. *J Gen Physiol*. 1989. V. 93 (1). P. 101–122.
https://doi.org/10.1085/jgp.93.1.101

Ventura L.M., Sorokac N., De Los Santos R., Feuer W.J., Porciatti V. The Relationship between Retinal Ganglion Cell Function and Retinal Nerve Fiber Thickness in Early Glaucoma. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 2006. V. 47 (9). P. 3904–3911.
https://doi.org/10.1167/iovs.06-0161

Viswanathan S., Frishman L.J., Robson J.G., Harwerth R.S., Smith E.L. 3rd. The photopic negative response of the macaque electroretinogram: reduction by experimental glaucoma. *Invest Ophthalmol Vis Sci*. 1999. V. 40 (6). P. 1124–1136.

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ, 2023, том 37, № 2, с. 162–170

СЛУХОВАЯ СИСТЕМА

УДК 591.185.5

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНАЯ МАСКИРОВКА СЛУХОВЫХ ВЫЗВАННЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ У ДЕЛЬФИНА ПРИ МОНАУРАЛЬНОЙ И ДИХОТИЧЕСКОЙ ЗВУКОВОЙ СТИМУЛЯЦИИ: ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭФФЕКТА ПРЕДШЕСТВОВАНИЯ И БИОСОНАРА

© 2023 г. А. Я. Супин[1], Е. В. Сысуева[1,*], Д. И. Нечаев[1], М. Б. Тараканов[1], В. В. Попов[1]

[1] Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33, Россия

*****E-mail: evgeniasysueva@gmail.com*

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.
После доработки 14.03.2023 г.
Принята к публикации 27.03.2023 г.

Неинвазивно регистрировали коротколатентные слуховые вызванные потенциалы (КСВП) у бутылконосого дельфина *Tursiops truncatus* на парные импульсные звуковые стимулы (кондиционирующий и тестирующий), подаваемые через излучатели, контактирующие с “акустическим окном” на нижней челюсти. Использовали две формы стимуляции: монауральную (оба стимула через один излучатель), или дихотическую (кондиционирующий и тестирующий стимулы подавали через разные излучатели, контактирующие один – с правым, другой – с левым акустическим окном). Кондиционирующий и тестирующий стимулы имели одинаковые характеристики, интервал между ними варьировал от 0.15 до 10 мс. При монауральной стимуляции подавление тестирующего ответа было одинаковым в диапазоне интервалов от 0.15 до 0.5 мс; при удлинении интервала ответ восстанавливался. При дихотической стимуляции наиболее глубокое подавление тестирующего ответа происходило при интервале 0.5 мс, а при более коротких или более длительных интервалах тестирующий ответ восстанавливался. Полное восстановление происходило при укорочении интервала до 0.15 мс и удлинении до 2 мс. Обсуждается значение полученных данных для эффекта предшествования и для работы биосонара дельфинов.

Ключевые слова: дельфин, эффект предшествования, маскировка, эхолокация

DOI: 10.31857/S0235009223020051, **EDN:** QTARLN

ВВЕДЕНИЕ

Слух зубатых китообразных характеризуется уникальными способностями: высокой чувствительностью, широким частотным диапазоном, высоким пространственным и временным разрешением (Au, 1993; Supin et al., 2001; Au, Hastings, 2008). В значительной степени развитие уникальных слуховых способностей обусловлено работой слуховой системы китообразных в качестве приемной части биосонара. Можно ожидать, что требования, связанные с работой биосонара, влияют и на другие свойства слуховой системы. Одним из таких свойств является эффект предшествования.

Эффект предшествования характерен для слуховой системы многих животных и человека. Он проявляется в подавлении реакции на задержанный стимул предшествующим стимулом, исходящим из другой точки акустической сцены. Эффект предшествования возникает, если источник отраженного звука смещен относительно первичного источника звука как в вертикальной, так и в горизонтальной плоскости (Agaeva, Al’tman, 2008). Одним из механизмов эффекта предшествования является прямая последовательная маскировка: подавление ответа на задержанный сигнал (тест) предшествующим сигналом (маскером). Последовательная маскировка может вызываться процессами на нескольких уровнях слуховой системы, включая слуховую периферию, что показано методами отоакустической эмиссии и коротколатентных слуховых вызванных потенциалов (КСВП) (Bianchi et al., 2013).

Функциональное значение эффекта предшествования состоит в том, что он позволяет локализовать источник звука на фоне многочисленных отражений, характерных для естественных акустических сцен: звук, распространяющийся напрямую от источника, приходит к слушателю раньше, чем отраженные звуки. Поэтому прямо распространяющийся и отраженный звуки играют роль соответственно маскера и тест-сигнала,

что приводит к подавлению ответов на отраженные сигналы (Brown et al., 2015).

Однако эффект предшествования может не быть столь же полезным для животных, располагающих биосонаром, т.е. способных к эхолокации. Для таких животных звук, отраженный от окружающих объектов, не является помехой, затрудняющей локализацию источника звука, а носителем важной информации об окружающей обстановке. Если бы ответы на эхо подавлялись вследствие эффекта предшествования, эхолокация была бы невозможна. Поэтому возникает вопрос, имеется ли эффект предшествования у эхолоцирующих животных, и если имеется, то насколько он выражен.

Поведенческие исследования на летучих мышах (Schuchmann et al., 2006) показали, что если животное слышит два отражения сонарного импульса с разных сторон, то не наблюдается предпочтения более раннего импульса. Этот результат можно интерпретировать как указание на слабую выраженность или отсутствие эффекта предшествования у летучих мышей.

Для другой группы животных, способных к эхолокации – зубатых китообразных, сведения об эффекте предшествования практически отсутствуют. Имеются данные о последовательной маскировке, но они касаются ситуации, когда маскер и тест-сигнал исходят от одного и того же источника. Показано, что при коротких межстимульных интервалах ответы на второй (тестирующий) стимул подавляются, а при увеличении интервала ответы восстанавливаются. Полное восстановление ответов происходит уже при интервалах порядка нескольких мс, как показано для бутылконосого дельфина *Tursiops truncatus* (Supin, Popov, 1995; Popov et al., 2001), морской свиньи *Phocoena phocoena* (Bibikov, 2004), белухи *Delphinapterus leucas* (Supin et al., 2007) и ложной косатки *Pseudorca crassidens* (Supin et al., 2007). В процессе эхолокации последовательная маскировка ответа на эхо собственным лоцирующим импульсом играет важную роль: она обеспечивает независимость величины ответа на эхо от расстояния до мишени. Этот эффект возникает потому, что увеличение расстояния до мишени приводит к ослаблению эха, но в то же время увеличение задержки между лоцирующим импульсом и эхо приводит к освобождению ответа на эхо от маскировки, и эти два процесса компенсируют друг друга (Supin, Nachtigall, 2013). Стабилизация ответов на эхо в результате последовательной маскировки лоцирующим импульсом означает, что ответ на эхо не угнетается, т.е. отсутствует важный компонент эффекта предшествования.

Эксперименты, в которых более ранний (маскер) и более поздний (тест) стимулы подаются на разные уши (источники звука слева и справа), могут служить моделью ситуации, когда напрямую распространяющийся звук воздействует преимущественно на одно ухо, а эхо – на другое. Исследование последовательной маскировки КСВП при разных азимутах источников маскера и тест-сигнала показало, что компонент КСВП, генерируемый слуховым нервом, слабее маскируется и быстрее освобождается от маскировки, если источники маскера и тест-сигнала находятся по разные стороны от сагиттальной плоскости головы (т.е. раздельно адресуются к правому и левому уху), чем если они находятся по одну сторону (адресуются к одному и тому же уху). Для компонентов КСВП, генерируемых более высокими уровнями слуховой системы, это различие меньше (Popov et al., 2022). Это исследование было выполнено при дистантном расположении источника звука, что может считаться моделью ситуации в естественной среде. При этом интерауральные взаимоотношения выявляются не в полной мере, поскольку звуки могут достигать оба (правое и левое) акустических окна: через латеральную поверхность ипсилатеральной ветви нижней челюсти (McCormic et al., 1970) и через медиальную поверхность контралатеральной ветви (Cranford et al., 2008).

Одним из подходов к более полному пониманию интерауральных взаимоотношений при последовательной маскировке может быть использование раздельной контактной стимуляции правого и левого акустических окон (дихотическая стимуляция). Возможность перекрестной стимуляции (стимуляция правого уха при левостороннем положении источника звука, и наоборот) при этом полностью не устраняется из-за проведения звука через ткани головы. Тем не менее присутствие на этом пути тканей с разными акустическими импедансами, включая газонаполненные полости (Cranford et al., 1996; Houser et al., 2004), позволяет ожидать, что звук, достигающий противоположное акустическое окно, существенно ослаблен. Такое исследование было выполнено с использованием КСВП, но на единственном животном и в ограниченном диапазоне задержек между маскером и тест-сигналом (не использованы задержки короче 0.3 мс) (Popov et al., 2023). Задержки менее 0.3 мс представляют специальный интерес, поскольку, принимая во внимание размеры головы дельфина, можно предполагать, что этот диапазон характерен для межушных задержек. Кроме того, в упомянутой работе применяли стимулы в виде коротких тональных посылок с относительно узким частотным спектром, тогда как бутылконосые дельфины используют для эхолокации короткие щелчки с широким частотным спектром. Не исключено, что указанное различие влияет на проявление маскировки в процессе эхолокации.

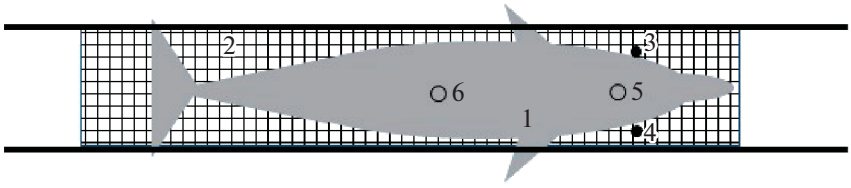


Рис. 1. Схема эксперимента.
1 – объект исследования; *2* – звукопрозрачные носилки; *3* и *4* – излучатели звука; *5* – активный электрод; *6* – референтный электрод.

Данное исследование было предпринято с целью получения более полной информации о последовательной маскировке КСВП у дельфинов при раздельной подаче маскера и тест-сигнала на правое и левое акустическое окно.

МЕТОДИКА

Объект исследования. Объектом исследования была взрослая самка бутылконосого дельфина (черноморская афалина) *Tursiops truncatus* в возрасте ориентировочно 27–30 лет, масса тела 230 кг.

Условия экспериментов. Работа была выполнена в Геленджикском дельфинарии (г. Геленджик, Краснодарский край).

Животное содержалось в крытом бассейне с морской водой. На время эксперимента животное (рис. 1, *1*) заводили в секцию бассейна 5 × 1.5 м, глубиной 1.5 м, и помещали на носилки (*2*) таким образом, что тело было погружено в воду, но спина и дорзальная поверхность головы с дыхательным отверстием оставались над поверхностью. Два источника звука (*3* и *4*) располагали около правого и левого акустических окон на нижней челюсти. Электроды (*5* и *6*) для регистрации КСВП располагали на поверхности тела над водой: активный электрод (*5*) на дорзальной поверхности головы, 5 см каудальнее дыхательного отверстия; референтный электрод (*6*) на дорзальном плавнике.

Программа эксперимента. Для оценки эффекта последовательной маскировки измеряли амплитуду КСВП на тестирующий стимул как функцию от времени задержки после маскера. Однако при коротких интервалах (меньше длительности КСВП) происходит наложение ответов, вызванных маскером и тест-сигналом. Поэтому для выделения ответа на тест-сигнал использовали процедуру вычитания: из ответа на комплекс маскер + тест-сигнал поточечно вычитали ответ на маскер. Полученный таким образом разностный ответ считали ответом на тест-сигнал. Его амплитуду оценивали в процентах от контрольного ответа на такой же тест-сигнал, но без предшествующего маскера. Эта процедура требует, чтобы ответы на маскер и на тест-сигнал, предъявляемые в комплексе, были точно равны ответам на те же стимулы, предъявляемые изолированно. Чтобы выполнить это требование, парные сигналы (маскер + тест), контрольный маскер и контрольный тест-сигнал предъявляли попеременно (рис. 2).

Эту последовательность стимулов многократно повторяли, чтобы получить материал для выделения ответа на тест-сигнал из шума методом усреднения. Принимали, что при таком способе предъявления сигналов все долговременные изменения слуховой чувствительности, которые могли быть вызваны слуховой адаптацией к предъявляемым сигналам, небольшими изменениями положения головы или другими факторами одинаково влияют на все ответы.

Задержки между маскерами и тест-сигналами варьировали ступенчато следующими значениями: 0.15, 0.2, 0.3, 0.5, 0.7, 1, 1.5, 2, 3, 5, 7, 10 мс (квазилогарифмическая шкала с шестью значениями на десятикратный диапазон). Задержки менее 0.15 мс не использовали, поскольку при задержках 0.1 мс или короче происходило значительное наложение двух стимулов. Задержки длительнее 10 мс не использовали, поскольку при задержке 10 мс происходило уже полное освобождение тестирующего ответа от маскировки.

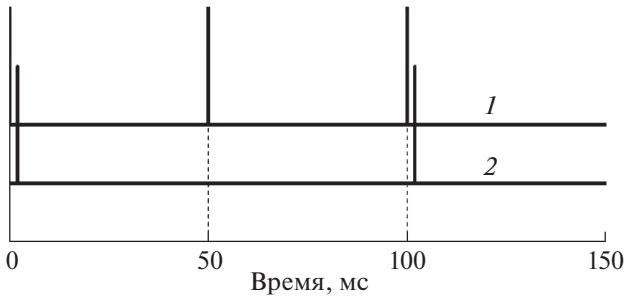


Рис. 2. Схема предъявления стимулов.
Представлен один из 1000 циклов предъявления стимулов. *1* – кондиционирующий стимул (маскер), *2* – тест-сигнал. Вертикальные пунктирные линии отмечают моменты начала эпох для регистрации КСВП. Маскер совпадает с началом окна регистрации как при предъявлении пары стимулов, так и при предъявлении контрольного маскера; тест-сигнал задержан относительно начала окна регистрации.

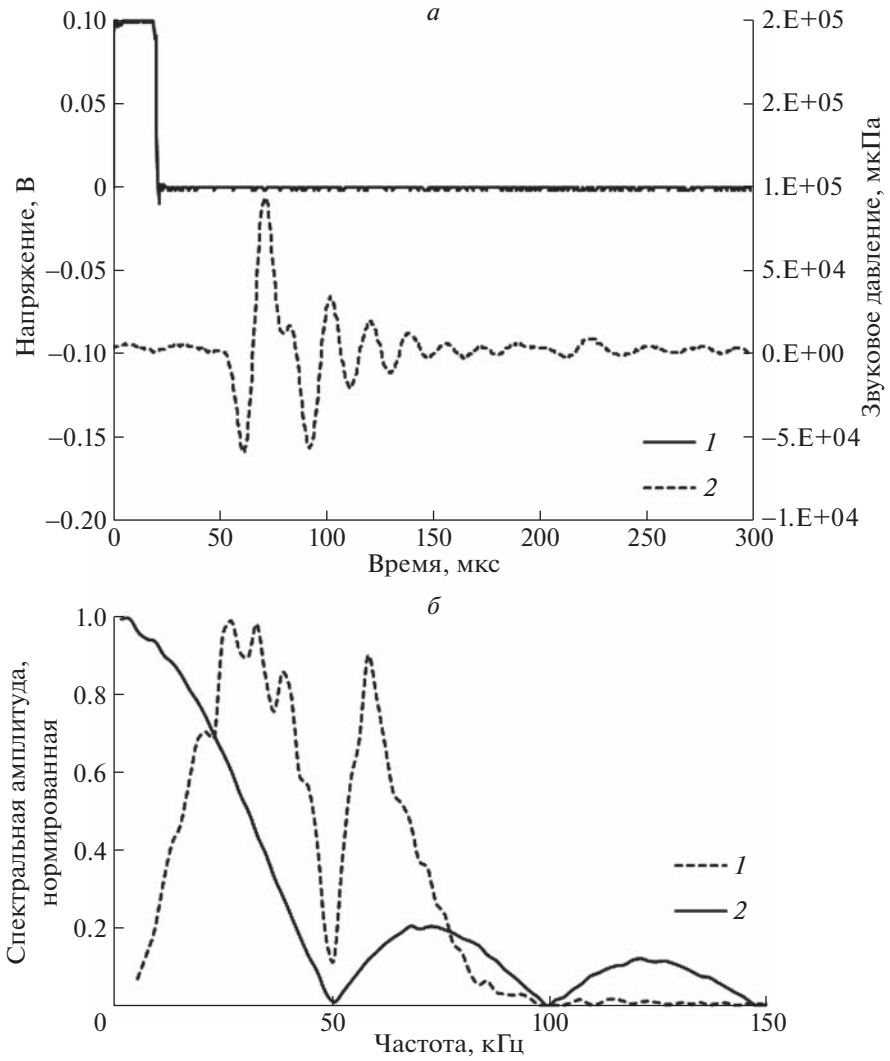


Рис. 3. *а* – форма электронного импульса, активирующего излучатель звука (*1*, левая шкала) и акустического импульса (*2*, правая шкала). *б* – нормализованные (максимум приравнен к единице) спектры электронного и акустического импульсов. Регистрирующий гидрофон расположен в непосредственной близости от излучателя (зазор 3.5 мм).

Интервалы между комбинациями стимулов варьировали от 50 до 60 мс (на рис. 2 представлены стимулы с интервалом 50 мс), так что комбинации всех стимулов (пара, контрольный маскер и контрольный тест-сигнал) длились 150–180 мс. Набор ответов на 1000 повторений всех комбинаций стимулов занимал 150–180 с.

Звуковые стимулы. Маскер и тест-сигнал были одинаковы по форме и интенсивности и создавались активацией звукового преобразователя прямоугольными импульсами длительностью 20 мкс. Сигналы генерировали цифровым способом при помощи компьютерной программы собственной разработки в программной оболочке LabVIEW (National Instruments, США). Сигналы, синтезированные в цифровой форме, переводили в аналоговую форму, используя 16-битный цифроаналоговый преобразователь, входящий в состав платы сбора данных NI-USB 6251 (National Instruments), усиливали и (при необходимости) ослабляли, используя усилитель-аттенюатор собственной разработки и воспроизводили через звуковые пьезокерамические преобразователи B&K 8104 (Bruel & Kjaer, Дания). Вследствие частотной характеристики преобразователей, прямоугольный импульс, подаваемый на их входы, преобразовывался в форму, представленную на рис. 3, с пиком компрессии 10^5 мкПа/В (100 дБ относительно 1 мкПа) и пиком разрежения – 6×10^4 мкПа.

Длительность импульса на уровне –20 дБ относительно пика составляла 150 мкс. Частотный спектр импульса занимал полосу от 6 до 80 кГц с вырезкой на частоте 50 кГц (эта частота является

обратной величиной от длительности электронного прямоугольного импульса).

При измерении зависимости амплитуды КСВП от интенсивности сигнала интенсивность варьировала в пределах от 50 до 100 дБ относительно 1 мкПа. При измерении зависимости ответа на тест-сигнал от задержки относительно маскера использовали интенсивность 80 дБ относительно 1 мкПа.

Маскер и тест-сигнал генерировали в двух независимых каналах. Затем их либо суммировали и подавали через один преобразователь (монауральная стимуляция), либо подавали раздельно через два преобразователя, контактирующих с правым и левым акустическими окнами (дихотическая стимуляция).

Регистрация и измерение КСВП. КСВП регистрировали неинвазивно через электроды, закрепленные на поверхности тела. Использовали электроды с золотым покрытием, вмонтированные в присоски для фиксации (Cetacean Research Technology, Seattle, WA, USA). Электроды были соединены со входом усилителя биопотенциалов LP511 (Grass Technologies). Устанавливали полосу пропускания усилителя от 0.3 до 3 кГц, усиление ×5000 (74 дБ). Усиленные биопотенциалы преобразовывали в цифровую форму 16-битным цифроаналоговым преобразователем, входящим в состав той же платы сбора данных, которую использовали для синтеза звуковых сигналов. Одновременно с генерацией звуковых сигналов программа обеспечивала обработку регистрируемых биопотенциалов: выделение сигнала из фонового шума методом усреднения и выделение эпох, содержащих ответы на пару маскер+тест, контрольный ответ на маскер и контрольный ответ на тест-сигнал. Для получения ответов усредняли по 1000 реализаций. Для каждой из задержек тест-сигнала относительно маскера измерения повторяли трижды.

Последующая обработка результатов состояла в том, что методом поточечного вычитания выделяли ответ на тест-сигнал после маскера и контрольный (без маскера) ответ. Усредненный результат трех измерений принимали за амплитуду ответа со стандартным отклонением. Для каждой из задержек тест-сигнала вычисляли амплитуду ответа на сигнал после маскера в процентах от контрольного ответа.

Контроль акустических сигналов. Акустические сигналы регистрировали в отсутствие животного, помещая регистрирующий гидрофон B&K 8106 (Bruel & Kjaer) в непосредственной близости (3–3.5 мм) от излучателя, принимая, что такое взаимное расположение излучателя и гидрофона моделирует расположение излучателя в непосредственной близости от акустического окна в экспериментах. Сигнал от гидрофона подавали на усилитель Nexus 2690 (Bruel & Kjaer). Усиленный сигнал выводили на осциллоскоп NI USB-5133 (National Instruments), который обеспечивал регистрацию формы сигнала и измерение его интенсивности и длительности.

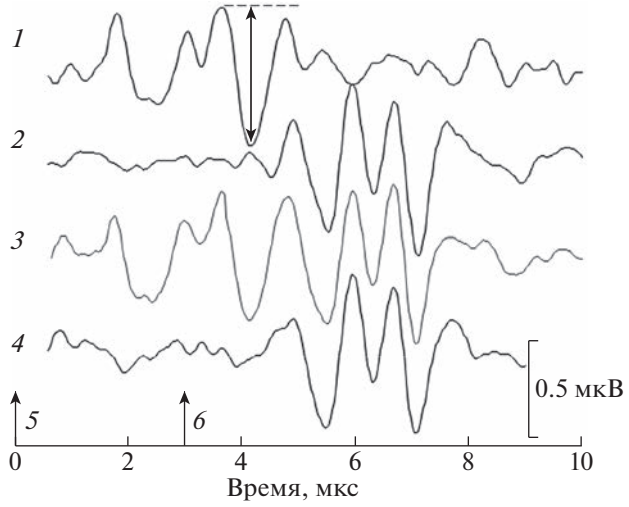


Рис. 4. Оригинальные и разностный КСВП. Монауральная стимуляция. Задержка между маскером и тест-сигналом 3 мс. *1* – контрольный ответ на маскер, *2* – контрольный ответ на тест-сигнал, *3* – ответ на парный стимул, *4* – ответ на тест-сигнал, выделенный процедурой поточечного вычитания. Стрелки *5* и *6* обозначают моменты предъявления маскера (5) и тест-сигнала (6). Двухконечная стрелка показывает измерение амплитуды ответа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристики КСВП и эффективность процедуры вычитания. В ответ как на маскер, так и на тест-сигнал возникали КСВП, имеющие характерную форму (рис. 4, *1* и *2*). Основными компонентами ответа были позитивные волны с пиковыми латентными периодами 1.8, 3.05 и 3.65 мс и негативная волна с пиковым латентным периодом 4.15 мс.

КСВП, вызванный парой стимулов (маскер + + тест), имел усложненную форму в результате наложения ответов на оба стимула (*3*). Форма комбинированного ответа зависела от задержки между двумя стимулами. Вычитание контрольного ответа на маскер из ответа на пару стимулов позволяло выделить ответ на второй (тестирующий) стимул. При этом ответ на первый стимул (маскер) удалялся (*4*).

Амплитуду ответа на тест-сигнал измеряли как разность между позитивным пиком с латентным периодом 3.65 мс и негативным пиком с латентным периодом 4.15 мс.

Зависимость амплитуды КСВП от интенсивности стимула. Амплитуда КСВП зависела от ин-

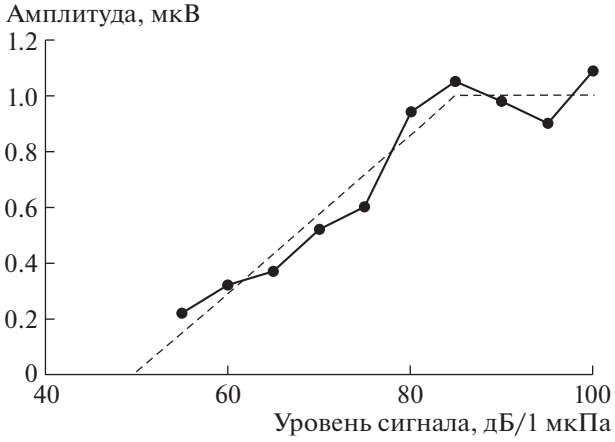


Рис. 5. Зависимость амплитуды КСВП от интенсивности стимула.

Линия с точечными символами – экспериментальные данные. Наклонная пунктирная линия – линия регрессии для интервала от 35 до 85 дБ.

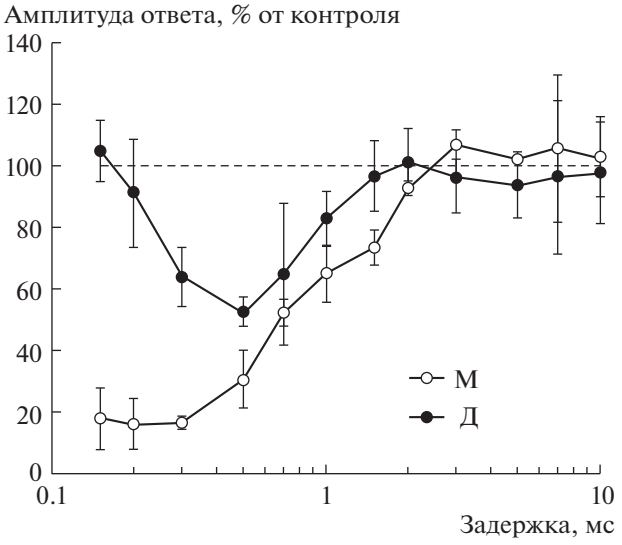


Рис. 6. Зависимость амплитуды КСВП от интервала между маскером и тест-сигналом при монауральной (М) и дихотической (Д) стимуляции. Пунктиром обозначен уровень 100%.

тенсивности стимула в диапазоне до 85 дБ относительно 1 мкПа (рис. 5).

Дальнейшее повышение интенсивности не приводило к возрастанию амплитуды ответа, т.е. имел место эффект насыщения. В диапазоне до 85 дБ средняя зависимость амплитуды от интенсивности (регрессия) составила 0.03 мкВ/дБ. Экстраполяция линии регрессии до нулевой амплитуды ответа дала оценку порога 50 дБ относительно 1 мкПа. Таким образом, диапазон, в котором амплитуда ответа зависела от интенсивности стимула, составил 35 дБ (от 50 до 85 дБ относительно 1 мкПа).

Исходя из этого результата, зависимость амплитуды КСВП от интервала между стимулами измеряли при интенсивности стимула 80 дБ. Такой выбор обеспечивал относительно большую амплитуду ответа (что желательно для повышения точности измерений), при том, что амплитуда ответа не достигала насыщения и оставалась зависимой от параметров стимула.

Ответы на тестовый стимул: сравнение монауральной и дихотической стимуляции. Как при монауральной, так и при дихотической стимуляции маскера и тест-сигнала, ответ на тест-сигнал подавлялся (амплитуда снижалась) по сравнению с контролем (рис. 6).

Степень подавления в обоих случаях зависела от интервала между стимулами.

При монауральной стимуляции ответ на тест-сигнал оставался практически постоянным (около 20% от контрольной амплитуды) при интервалах 0.3 мс или короче. При более длительных задержках ответ на тест-сигнал освобождался от маскировки. Амплитуда ответа приближалась к контрольному значению при задержках 3 мс или больше.

При дихотической стимуляции полное восстановление ответа на тест-сигнал наблюдали при задержках 1.5–2 мс, т.е. быстрее, чем при монауральной стимуляции (3 мс). В диапазоне задержек от 0.5 до 2 мс ответы определенной амплитуды регистрировали при задержках, приблизительно в 1.5 раза более коротких, чем при монауральной стимуляции.

Существенное различие между результатами монауральной и дихотической стимуляции наблюдали при задержках 0.5 мс и менее. При дихотической стимуляции сокращение задержки менее 0.5 мс приводило к освобождению ответа от маскировки, и ответ достигал практически 100% амплитуды при задержке 0.15 мс.

ОБСУЖДЕНИЕ

Положение источников звука для дихотической стимуляции. Данное исследование планировалось для сравнения эффектов монауральной и дихотической стимуляции. В последнем случае маскер должен был воздействовать на одно ухо животного, а тест-сигнал – на другое. Для достижения этой цели источники звука располагали в непосредственной близости от правого и левого мандибулярных (т.е. расположенных на нижней челюсти) акустических окон.

Расположение акустического окна (участка поверхности тела, через который звуки эффективно проводятся к звуковой улитке) у дельфинов на нижней челюсти было установлено в работах

(Norris,1968; 1969; 1980) и подтверждено как электрофизиологическими методами (Bullock et al., 1968), так и поведенческими экспериментами (Brill et al., 1988; Brill, 1991; Møhl et al., 1999). Со временем появились электрофизиологические (Popov, Supin, 1990; Popov et al., 1992) и морфологические (Ketten, 2000) данные, указывающие на то, что мандибулярное окно является не единственным акустическим окном у дельфинов. Однако эти данные не отрицают наличие мандибулярного акустического окна, а лишь указывают на возможность эффективной передачи звука через другие участки поверхности тела. Поэтому мы полагали, что расположение источников звука в непосредственной близости от правого и левого мандибулярных акустических окон обеспечивает благоприятные условия для дихотической стимуляции.

Взаимодействие маскера и тест-сигнала при монауральной и дихотической стимуляции. Полученные экспериментальные данные выявили два основных различия во влиянии маскера на тестирующие ответы при монауральной и дихотической стимуляции. Во-первых, при дихотическом предъявлении маскера и тест-сигнала тестирующий ответ быстрее освобождается от маскировки. Если при монауральной стимуляции полное освобождение от маскировки требует 3 мс, то при дихотической –1.5–2 мс. Этот результат показывает, что последовательная маскировка более эффективна, если маскер и тест-сигнал адресуются к одной и той же слуховой улитке, а не к противоположным улиткам. Результат согласуется с ранее опубликованными данными о том, что в эффекте предшествования участвует слуховая периферия (Bianchi et al., 2013). Тем не менее угнетение тестирующего КСВП при дихотической стимуляции с задержками 0.7–1 мс указывает на то, что интерауральная последовательная маскировка также имеет место.

В данном исследовании с применением дихотической стимуляции интерауральная последовательная маскировка оказалась более эффективной, чем в предшествующем исследовании, в котором применялась акустическая стимуляция в свободном поле (Popov et al., 2022). Одно из объяснений этого различия – множественные пути распространения звука к обеим улиткам в свободном поле.

Специального внимание заслуживает взаимодействие маскера и тест-сигнала при коротких (0.5 мс и меньше) задержках. При монауральной стимуляции ответ на тестирующий стимул мало зависит от задержки, если задержка равна 0.3 мс или короче. Можно предположить, что при таких коротких задержках маскер и тестирующий стимул воспринимаются не раздельно, а как один стимул с удвоенной (относительно каждого из стимулов) энергией, т.е. с уровнем, повышенным на 3 дБ. В этом случае ответ, получаемый процедурой поточечного вычитания, представляет собой разность ответов, вызванных стимулами, различающимися на 3 дБ. В такой ситуации взаимодействие маскера и тест-сигнала может соответствовать эффекту слияния (fusion), наблюдаемому при психоакустическом исследовании эффекта предшествования. Однако у человека диапазон задержек, в котором наблюдался эффект слияния, в несколько раз продолжительнее, чем 0.3 мс у дельфина (Litovsky, Shinn-Cunningham, 2001; Seeber, Hafter, 2011; Brown, Stecker, 2013). При более длительных задержках процедура поточечного вычитания у дельфина выявляла отдельный ответ на тестирующий стимул, который обнаруживал большую или меньшую степень угнетения под влиянием маскера. Этот диапазон задержек может быть аналогичен диапазону, в котором у человека наблюдается доминирование более раннего стимула.

При дихотической стимуляции имел место другой характер взаимодействия маскера и тест-сигнала. Главное отличие состояло в том, что ответ на тест-сигнал освобождался от маскировки при интервалах короче 0.5 мс. Факт маскировки указывает на процесс, приводящий к подавлению тестового ответа в период времени от 0.2 до 1 мс после маскера, с максимумом на 0.3–0.7 мс. Можно предположить, что при очень коротких интервалах между маскером и тест-сигналом слуховая система не способна определить очередность стимулов. В таком случае стимуляция обеих слуховых улиток приводит к появлению суммарного ответа, амплитуда которого больше, чем амплитуда ответа на стимуляцию каждой из улиток. При интервалах 0.7 мс и больше очередность стимулов определяется, и ответ на более поздний стимул подавляется более ранним стимулом.

Влияние на работу биосонара. В процессе эхолокации лоцирующий импульс не только излучается во внешнее пространство, но и достигает собственных органов слуха через ткани головы. Независимо от того, какое ухо воспринимает эхо, в соответствующей слуховой улитке происходит взаимодействие лоцирующего импульса и эха. Эта ситуация моделируется экспериментами с монауральной стимуляцией, когда, как и при эхолокациии, оба импульса воздействуют на одну и ту же слуховую улитку. Такое взаимодействие способствует поддержанию постоянного ответа на эхо вне зависимости от расстояния до мишени (Supin, Nachtigall, 2013).

При дихотической стимуляции подавление ответа на тест-сигнал предшествующим маскером не проявлялось при задержках 0.15–0.2 мс. Если мишень, отражающая звук, находится сбоку от средней плоскости головы, эхо приходит к одно-

му уху раньше, чем к другому, т.е. возникает межушная задержка (interaural time difference, ITD). На основании приведенных выше экспериментальных данных можно предположить, что эхо стимулирует обе слуховых улитки, и поскольку ответ от контралатеральной улитки не подавляется, ответы от обеих улиток суммируются. Если так, то межушные задержки и межушные различия интенсивности могут использоваться как ключи для более точного определения положения мишени.

Однако следует подчеркнуть, что в настоящем исследовании взаимодействие между стимулами исследовалось только в варианте, когда интенсивности обоих стимулов были одинаковы. Такая ситуация не воспроизводит всего возможного разнообразия взаимодействий между лоцирующим импульсом и эхо, так же, как и многообразия соотношений интенсивности эха и межушных задержек, которые могут создаваться при работе биосонара. Эти вопросы требуют изучения с варьированием соотношения интенсивностей маскера и тест-сигнала.

Работа поддержана Российским научным фондом, грант 22-25-00025.

Авторы благодарны руководству и персоналу Геленджикского дельфинария за предоставленную возможность провести исследование. Специальная благодарность А. Абрамову и Е. Абрамову за помощь во время экспериментов.

Forward masking of the auditory evoked potentials in a dolphin at monaural and dichotic auditory stimulation: implications for the preceding effect and biosonar

A. Ya. Supin[a], E. V. Sysueva[a,#], D. I. Nechaev[a], M. B. Tarakanov[a], and V. V. Popov[a]

[a] *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 119071 Moscow, Leninsky Prospekt, 33, Russia*

[#] *E-mail: evgeniasysueva@gmail.com*

Short-latency auditory brainstem evoked potentials (ABR) to paired sound pulses (the conditioning and test stimuli) were recorded non-invasively in a bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. The stimuli were played through transducers contacting the left and right acoustic windows at the lower jaw. Two manners of stimulation were used: monaural (the both stimuli played through one and the same transducer) and dichotic (the conditioning and test stimuli played through different transducers, contacting the left and right acoustic window). The conditioning and test stimuli were equal in level and duration. The inter-stimulus delay varied from 0.15 to 10 ms. At the monaural stimulation, the suppression of the test stimulus was constant at interstimulus intervals from 0.15 to 0.5 ms; at longer intervals, the test response recovered. At the dichotic stimulation, the deepest suppression of the test response appeared at an interval of 0.5 ms; the test response recovered at both shorter and longer intervals. The complete recovery appeared at intervals as short as 0.15 ms and as long as 2 ms. Implications of the found regularities for the preceding effect and biosonar is discussed.

Keywords: dolphin, preceding effect, masking, echolocation

REFERENCES

Agaeva M.Yu., Al'tman Ya.A. Echo thresholds measured in the vertical and horizontal planes. *Human Physiol.* 2008. V. 34. P. 678–684.

Au W.W.L. *The Sonar of Dolphins.* New York: Springer, 1993. P. 227.

Au W.W.L., Hastings M. C. *Principles of Marine Bioacoustics.* New York: Springer, 2008. P. 679.

Bianchi F., Verhulst S., Dau T. Experimental evidence for a cochlear source of the precedence effect. *J. Assoc. Res. Otolaryngol.* 2013. V. 14. P. 767–779.

Bibikov N.G. What do evoked potentials tell us about the acoustic system of the harbor porpoise? *Acoust. Physics.* 2004. V. 50. P. 295–304.

Brill R.L. The effect of attenuating returning echolocation signals at the lower jaw of a dolphin *Tursiops truncatus*. *J. Acoust. Soc. Am.* 1991. V. 89. P. 2851–2857.

Brill R.L., Sevenich M.L., Sullivan T.J., Sustman J.D., Witt R.E. Behavioral evidence for hearing through the lower jaw by an echolocating dolphin, *Tursiops truncatus. Marine Mammal Sci.* 1988. V. 4. P. 223–230.

Brown A.D., Stecker G.C. The precedence effect in sound localization: fusion and lateralization measures for pairs and trains of clicks lateralized by interaural time and level differences. *J. Acoust. Soc. Am.* 2013. V. 133. P. 2883–2898.

Brown A.D., Stecker G.C., Tollin D.J. The precedence effect in sound localization. *J. Assoc. Res. Otolaryngol.* 2015. V. 16: P. 1–28.

Bullock T.H., Grinnell A.D., Ikezono F., Kameda K., Katsuki Y., Nomoto M., Sato O., Suga N., Yanagisava K. Electrophysiological studies of the central auditory mechanisms in cetaceans. *Z. Vergl. Physiol.* 1968. V. 59. P. 117–156.

Cranford T.W., Amundin M., Norris K.S. Functional morphology and homology in the odontocete nasal com-

plex: implications for sound generation. *J. Morphol.* 1996. V. 228. P. 223–285.

Cranford T.W., Krysl P., Hildebrand J. A. Acoustic pathways revealed: Simulated sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*). *Bioinspir. Biomim*. 2008. V. 3. P. 1–10.

Houser D.S., Finneran. J., Carder. D., Van Bonn W., Smith C., Hof C., Mattrey R., Ridgway S. Structural and functional imaging of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) cranial anatomy. *J. Exp. Biol.* 2004. V. 207. P. 3657–3665.

Ketten D.R. Cetacean ears. *Hearing by Whales and Dolphins.* New York, Springer. 2000. P. 43–108.

Litovsky R.Y., Shinn-Cunningham D.G. Investigation of the relationship among three common measures of the precedence: Fusion, localization dominance, and discrimination suppression. *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 109. P. 346–358.

McCormick J.G., Wever E.G., Palin G., Ridgway S.H. Sound conduction in the dolphin ear. *J. Acoust. Soc. Am.* 1970. V. 48. P. 1418–1428.

Møhl B., Au W.W.L., Pawloski J., Nachtigall P.E. Dolphin hearing: Relative sensitivity as a function of point of application of a contact sound source in the jaw and head region. *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 105. P. 3421–3424.

Norris K.S. The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. *Evolution and Environment.* Yale University, New Haven. 1968. P. 297–324.

Norris K.S. The echolocation of marine mammals. *The Biology of Marine Mammals.* Academic, New York. 1969. P. 391–424.

Norris K.S. Peripheral sound processing in odontocetes. Ed *Animal Sonar System.* Plenum, New York. 1980. P. 495–509.

Popov V.V., Nechaev D.I., Supin A.Ya., Sysueva E.V. Forward masking in a bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*: dependence on azimuthal positions of the masker and test sources. *J. comp. Physiol. A.* 2022. V. 208. P. 605–613.

Popov V.V., Nechaev D.I., Supin A.Ya., Sysueva E.V. Interaural sequential masking in the dolphin auditory system. *Neurosci. Behav. Physiol.* 2023. V. 53 (2). P. 272–278.

Popov V.V., Supin A.Ya. Localization of the acoustic window at the dolphin's head. *Sensory Abilities of Cetaceans: Laboratory and Field Evidence.* Plenum, New York. 1990. P. 417–426.

Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. Electrophysiological study of sound conduction in dolphins. *Marine Mammal Sensory Systems.* Plenum, New York. 1992. P. 269–276.

Popov V.V., Supin A.Ya., Klishin V.O. Auditory brainstem response recovery in the dolphin as revealed by double sound pulses of different frequencies. *J. Acoust. Soc. Am*. 2001. V. 110. P. 2227–2233.

Schuchmann M., Hübner M. Wiegrebe L. The absence of spatial echo suppression in the echolocating bats Megader ma lyra and Phyllostomus discolor. *J. exp. Biol*. 2006. V. 209. P. 152–157.

Seeber B.U., Hafter E.R. Failure of the precedence effect with a noise band vocoder. *J. Acoust. Soc. Amer.* 2011. V. 129. P. 1509–1521.

Supin A.Ya., Nachtigall P.E. Gain control in the sonar of odontocetes. *J. comp. Physiol. A*. 2013.V. 199. P. 471–478.

Supin A.Ya., Nachtigall P.E., Brees M. Evoked-potential recovery during double click stimulation in a whale: A possibility of biosonar automatic gain control. *J. Acoust. Soc. Am.* 2007. V. 121. P. 618–625.

Supin A.Ya., Popov V.V. Temporal resolution in the dolphin's auditory system revealed by double-click evoked potential study. *J. Acoust.Soc. Am*. 1995. V. 97. P. 2586–2593.

Supin A.Ya., Popov V.V., Mass A.M. *The Sensory Physiology of Aquatic Mammals.* Boston: Kluwer, 2001. P. 332.

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ, 2023, том 37, № 2, с. 171–180

ТЕХНИЧЕСКОЕ ЗРЕНИЕ

УДК 159.938.25 + 004.05

КЛАССИФИКАЦИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ВРЕМЕННЫХ РЯДОВ ВЕГЕТАЦИОННОГО ИНДЕКСА С ПОНИЖЕНИЕМ ИХ РАЗМЕРНОСТИ

© 2023 г. М. А. Павлова[1,*], Д. С. Сидорчук[1], Д. А. Бочаров[1]

[1] Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН
127051 Москва, Большой Каретный пер., 19, Россия

*****E-mail: pavlovamar96@gmail.com*

Поступила в редакцию 10.03.2023 г.
После доработки 28.03.2023 г.
Принята к публикации 29.03.2023 г.

В работе рассматривается задача классификации сельскохозяйственных культур. Как известно, для решения этой задачи значительно эффективнее использовать не только мгновенные данные дистанционного зондирования или вычисленные по ним вегетационные индексы, но и их исторический набор для разных моментов времени. Временные ряды, образованные значениями индексов для фиксированной пространственной точки для разных моментов времени, характеризуются высоким уровнем пропусков значений, вызванных в первую очередь наличием облачности в некоторые даты. Проведено исследование известных методов аппроксимации временных рядов. Также исследуется вопрос о том, может ли снижение размерности аппроксимированных временных рядов повысить качество рассматриваемой классификации. В экспериментальной части работы использовались временные ряды индекса NDVI, вычисленного по мультиспектральным спутниковым данным Sentinel-2. Исследовалась классификация кукурузы, подсолнечника, пшеницы и сои. В работе показано, что снижение размерности методом UMAP позволяет в среднем в 1.5 раза повысить значение F1-меры в сравнении с использованием данных исходной размерности. Предложен новый метод классификации культур, основанный на аппроксимации временных рядов вегетационных индексов NDVI кубическим сплайном, извлечение малоразмерных признаков алгоритмом UMAP и их классификации методом k ближайших соседей.

Ключевые слова: ДЗЗ, классификация сельскохозяйственных культур, временные ряды, NDVI, аппроксимация временного ряда, извлечение признаков, снижение размерности, UMAP

DOI: 10.31857/S023500922302004X, **EDN:** QSZZFT

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы благодаря развитию технологий хранения и обработки больших массивов данных в сельском хозяйстве для мониторинга состояния земель все активнее применяются спутниковые данные дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ) (Якушев и др., 2019). Современные программы космического зондирования позволяют получать актуальную информацию о поверхности Земли с большой частотой и высоким пространственным разрешением, что обогащает данные, получаемые наземными методами мониторинга. Данные ДЗЗ активно применяются в рамках точного или цифрового земледелия (Блохина, 2018; Бахтадзе и др., 2020) – концепции эффективного управления сельскохозяйственным производством с применением современных информационных технологий.

На данный момент активно развиваются методы, позволяющие по спутниковым данным составлять и обновлять карты границ сельскохозяйственных угодий, оценивать и прогнозировать урожайность, картографировать местность (Sishodia et al., 2020). Особенно актуальным является развитие методов и технологий автоматического определения типов сельскохозяйственных культур, поскольку информация об их пространственных распределениях критически важна в эффективном сельскохозяйственном управлении и производстве (Orynbaikyzy et al., 2019). В дополнение автоматическая классификация культур может способствовать совершенствованию методов эквализации условий съемки, основанных на использовании специальных зон изображения, для которых известны априорные предположения о спектральных функциях отражения поверхности (Павлова и др., 2022).

Известно, что отражательная способность растительности существенно различается для разных длин волн спектра падающего излучения (Черепанов, Дружинина, 2009). С использованием наборов различных каналов мультиспектральных спутниковых снимков получают так называемые спектральные индексы земной поверхности. Те индексы, что применяются для анализа состояния растительности, известны как вегетационные индексы.

Особенности развития различных растений оказывают влияние на динамику их спектральных показателей. В работах (Барталев и др., 2006; Пугачева, Шевырногов, 2008; Sun et al., 2019; Плотников и др., 2011) показана разделимость сельскохозяйственных культур на основе их спектрально-временных профилей, в том числе на ранних этапах вегетации. Культуры, имеющие сходные спектральные характеристики на одном временном отрезке и потому неотличимые, могут иметь значительные спектральные различия на другом временном отрезке (Murmu, Biswas, 2015). Таким образом, задачу классификации сельскохозяйственных культур значительно эффективнее решать, используя временные ряды или серии значений, а не мгновенные значения.

В работе (Sun et al., 2019; Плотников и др., 2011) показано, что увеличение числа наблюдений в период активной вегетации улучшает качество классификации. Однако объем доступных данных часто бывает ограничен из-за облачности. Если данные, попавшие в область тени от облаков, могут быть с некоторой точностью восстановлены (Бочаров и др., 2021), то данные в точках областей плотной облачности использованы быть не могут. Во многих работах (Zhang et al., 2011; Rußwurm, Körner, 2020; Воробьева, Чернов, 2017; Hird, McDermid, 2009) эту проблему решают при помощи аппроксимации значений временного ряда. В работе (Воробьева, Чернов, 2017) сплайновая модель показала наилучшее качество в сравнении с рядом альтернативных моделей. В настоящей работе мы добавляем к сравнению регрессию на основе гауссовских процессов, не рассматривавшуюся в работе Воробьевой. Данный вид аппроксимации исследовался в работе (Belda et al., 2020) как перспективный метод обработки пропусков в данных.

Известно, что извлечение признаков, содержащих наибольшее количество полезной информации, из входных данных и классификация на их основе значительно повышают качество относительно классификации по необработанным данным (Velliangiri et al., 2019). Используя такой подход, можно не только снизить вероятность переобучения, но и уменьшить время работы классификатора. Однако выбор оптимальных признаков для обучения классификатора является нетривиальной задачей (Abe, Jordaan, 2013).

В работе (Yang et al., 2020) предлагается формировать признаковое пространство из различных спектральных и текстурных характеристик, рассчитанных для трех экспертно выбранных дат, а затем выбирать оптимальные признаки при помощи одного из рассматриваемых в работе алгоритмов. В материале (Пугачева, Шевырногов, 2008) предлагаются другие экспертные признаки, а именно углы наклона кривой NDVI в период роста и созревания, а также максимальное значение индекса за весь вегетационный период, таким образом переходя от временного ряда NDVI к трем значениям.

В настоящей работе мы также развиваем классификацию за счет извлечения признаков. В качестве исходного признакового пространства, так же, как и в работе (Пугачева, Шевырногов, 2008), используется временной ряд NDVI. В отличие от двух названных выше работ, применяющих извлечение признаков, мы не предлагаем новых экспертных признаков. Вместо этого для извлечения признаков временного ряда мы предлагаем использовать алгоритм снижения размерности UMAP (McInnes et al., 2018). Такой алгоритм уже применялся в области классификации сельскохозяйственных культур в работе (Rußwurm, Körner, 2020). Однако это применение сводилось к кластеризации для разведочного анализа данных, а именно, чтобы установить саму возможность классификации. Снижение размерности в качестве предварительного этапа перед классификацией предлагалось в работе (Gilbertson, Van Niekerk, 2017), где авторы рассматривают в качестве исходного признакового пространства не временной ряд, а различные пространственные и спектральные характеристики.

Собственно классификацию культур в данной области выполняют с применением различных моделей. В работе (Chakhar et al., 2021) исследовались методы классификации на основе комбинаций радиолокационных данных от спутника Sentinel1 и вегетационных индексов, вычисленным по оптическим данным Sentinel2. Наилучшие показатели качества были получены с использованием машины опорных векторов (cubic SVM). Ли и соавт. в своей работе (Li et al., 2020) предложили новую генеративную нейросетевую модель, позволяющую классифицировать культуры на три класса (соя, кукуруза и другие) по мультивременным спутниковым данным, состоящим из трех дат. В работе (Reedha et al., 2022) предложена классифицирующая нейросетевая модель на основе визуального трансформера (visual transformer). В работе (Sun et al., 2019) для классификации применялись методы SVM и RF (random forest). Авторами в работе (Фирсов и др., 2021) для клас-

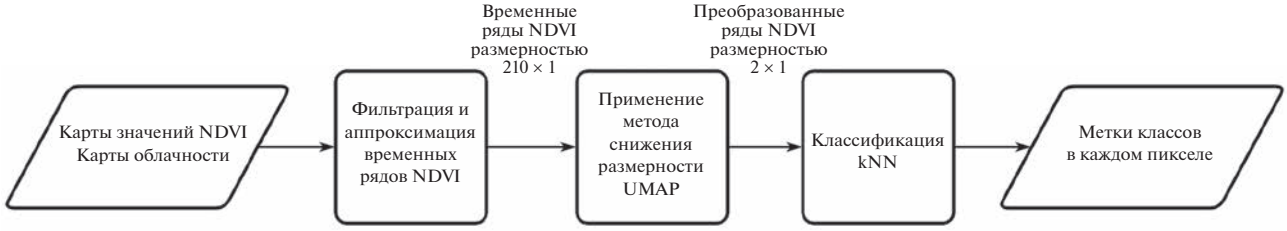


Рис. 1. Блок-схема предлагаемого метода классификации.

сификации гиперспектральных данных предложена спектрально-пространственная сверточная нейронная сеть. В работе (Gilbertson, Van Niekerk, 2017) в качестве классификаторов исследовались методы SVM, деревья решений (DT), метод k-ближайших соседей (k-NN), а также метод случайного леса (RF). Для последних трех методов было заявлено улучшение качества при добавлении предварительного этапа извлечения признаков. В нашей работе в качестве классификатора используется алгоритм kNN, превзошедший алгоритмы SVM и DT в другой задаче классификации ДЗЗ снимков, согласно результатам работы (Bouteldja, Kourgli, 2020).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Нами исследовались временные ряды вегетационного индекса NDVI, состоящие из 40 наблюдений. Каждое наблюдение представляло собой пару из изображения индекса размером 5730 × × 5730 пикселей с пространственным разрешением 10 м на пиксель, рассчитанного по данным спутниковых мультиспектральных снимков Sentinel-2, и карты облачности, используемой для исключения областей неопределенности данных.

Обучение классификатора и оценку качества алгоритма проводили на основе данных о землепользовании в Краснодарском крае Российской Федерации, представленных в виде координат границ земельного участка и соответствующей метке класса сельскохозяйственной культуры. Данные содержат следующие метки классов: “Кукуруза”, “Подсолнечник”, “Пшеница”, “Соя”, “Другое”. В класс “Другое” на выбранных изображениях попали невозделываемые поля, лесопарковые зоны, участки дорог и городской застройки. Тестовая выборка включала по одному полю каждого класса, остальные поля использовались для обучения.

ПРЕДЛАГАЕМЫЙ МЕТОД

Предлагаемый метод классификации состоял из следующих основных шагов (рис. 1): аппроксимации временных рядов вегетационного индекса; снижении размерности пространства данных; классификации временных рядов пониженной размерности.

На первом шаге заполняли пропуски временных рядов индекса NDVI, вызванные облачностью, удаляли шумы и генерировали равномерную сетку значений, что достигали путем аппроксимации временных рядов. Для извлечения признаков из аппроксимированных временных рядов предлагали использовать алгоритм UMAP с размерностью конечного пространства признаков, равной двум.

Далее в экспериментальной части работы исследовали разные модели аппроксимации временных рядов и проводили сравнение качества предлагаемого метода с его модификацией, использующей для извлечения признаков метод главных компонент.

ЭКСПЕРИМЕНТЫ

В этом разделе описывается методика двух экспериментов. Первый эксперимент нацелен на сравнение различных моделей аппроксимации временных рядов вегетационного индекса. Второй эксперимент посвящен оценке эффекта от использования снижения размерности в качестве предварительного этапа классификации временных рядов NDVI.

Оценка эффективности аппроксимации временных рядов вегетационного индекса

Цель эксперимента – выбор оптимальной математической модели, наиболее точно описывающей поведение вегетационного индекса в условиях пропусков в данных. Рассматривались следующие модели: полиномы второй и третьей степени (Groten, 1993; Воробьева, Чернов, 2017), модель сплайна третьего порядка (Воробьева, Чернов, 2017) и регрессия на основе гауссовских процессов (Belda et al., 2020).

Для выбора оптимальной математической модели исследуемых в данной работе значений индекса были приняты следующие критерии качества аппроксимации:

Среднеквадратическая ошибка

Среднеквадратическая ошибка говорит об усредненном качестве аппроксимации и рассчитывается по формуле:

$$MSE = \frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}(Y_i - \hat{Y}_i)^2,$$

где $Y_i, \hat{Y}_i$ – истинное и оценочное значения индекса NDVI в i-й точке, N – количество точек.

Максимальная ошибка

Максимальная ошибка дает представление о максимальных отклонениях значений NDVI от аппроксимирующей функции, что позволяет оценить применимость данной функции к рассматриваемой предметной области. В данной работе значение максимальной ошибки оценивалось как 99-й перцентиль всех отклонений оценок временных рядов NDVI от их истинных значений.

Среднеквадратическая ошибка воспроизводимости

Среднеквадратическая ошибка воспроизводимости позволяет оценить устойчивость аппроксимирующей функции к пропускам в данных, вызванным облачностью и тенями от облаков. За ошибку воспроизводимости была принята величина, рассчитываемая как попарная разница значений в одной и той же точке, полученная при выполнении аппроксимации временного ряда несколько раз с оптимизацией на случайном наборе точек этого ряда.

Среднеквадратическая ошибка воспроизводимости рассчитывается по следующей формуле:

$$MSE_{\text{воспр.}} = \frac{1}{N(G-1)}\sum_{n=1}^{N}\sum_{i=1}^{G}\sum_{j=i+1}^{G}(\hat{Y}_{n,i} - \hat{Y}_{n,j})^2,$$

где G – количество повторов аппроксимаций в одной точке, N – количество точек, для которых производился расчет, $\hat{Y}_{n,i}, \hat{Y}_{n,j}$ – оценки значений i-й и j-й аппроксимаций в точке n.

Производительность выбранного алгоритма аппроксимации также является важной характеристикой, так как планируется применять разработанный метод в экспертных системах. Среднее время обработки ряда рассчитывалось следующим образом:

$$\overline{time} = \frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N} time_1,$$

где $time_i$ – время выполнения i-й аппроксимации, N – количество выполненных аппроксимаций.

Эксперимент проводился на наборе временных рядов, представленных в виде двумерной матрицы, где каждая строка представляет собой измерения вегетационного индекса NDVI за 2018 календарный год.

Для симуляции потери данных ввиду облачности из рядов случайным образом исключается некоторая доля точек. Исследовалось поведение аппроксимирующих функций при долях пропущенных значений, равных 0.2, 0.33 и 0.5. Затем значения индекса аппроксимируются исследуемыми моделями, после чего проводится сравнение описанных характеристик полученных моделей и выбирается наиболее оптимальная модель с точки зрения точности аппроксимации и производительности.

Оптимизация предложенных моделей производилась методом наименьших квадратов. Все характеристики оценивались для каждой рассматриваемой доли пропущенных значений. Для оценки среднеквадратической ошибки воспроизводимости каждый ряд генерировался 10 раз на основе случайного набора точек из исходной последовательности в соответствии с текущей долей пропущенных значений.

Сравнение методов снижения размерности

Цель данного эксперимента – сравнение влияния алгоритмов понижения размерности на качество классификации, среди которых рассмотрены PCA и UMAP. В качестве реализации алгоритма UMAP использовалась библиотека umap-learn на языке Python3 со следующими параметрами: n_neighbors=200, min_dist=0.1, n_components=2, metric = ‘euclidean’.

Классификация выполнялась алгоритмом kNN (значение k выбрано равным пяти) на наборе аппроксимированных временных рядов вегетационного индекса. Тестовая выборка включала в себя по одному полю каждого класса. Остальные поля использовались для обучения классификатора.

По итогам тестирования строились матрицы различий классов и отчеты по классификации, содержащие следующие метрики для каждого класса и взвешенное среднее:

• *precision* (точность) показывает долю объектов, названных классификатором положительными и при этом действительно являющимися положительными, и рассчитывается для каждого класса по формуле:

$$precision = \frac{TP}{TP + FP},$$

где *TP* (True Positive) – количество верно классифицированных положительных примеров, *FP* (False Positive) – количество неверно классифицированных положительных примеров.

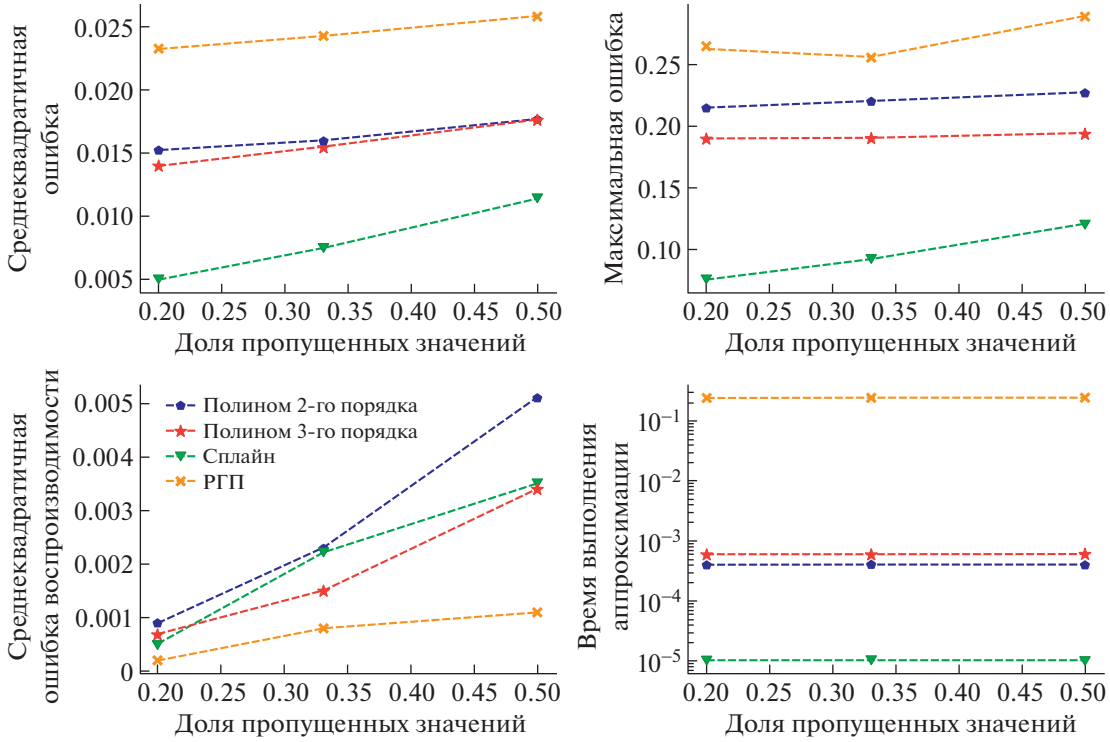


Рис. 2. Зависимости показателей качества от доли пропущенных значений. РГП – регрессия на основе гауссовских процессов.

• *recall* (полнота) показывает, какую долю объектов положительного класса из всех объектов положительного класса нашел алгоритм, и рассчитывается по формуле:

$$recall = \frac{TP}{TP + FP},$$

где *FN* (False Negative) – количество неверно классифицированных отрицательных примеров.

• *F1-score* (F-мера) – среднее гармоническое precision и recall, рассчитываемое по формуле:

$$F_1 = 2\frac{precision * recall}{precision + recall}$$

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнение функций аппроксимации

Полученные результаты по аппроксимации временных рядов показывают (рис. 2), что сплайн имеет наименьшие среднеквадратичную и максимальную ошибки, а оптимизация параметров сплайна занимает минимальное время.

В то же время по среднеквадратичной ошибке воспроизводимости сплайн показывает средний результат. Таким образом, из всех функций, предлагаемых для аппроксимации временных рядов вегетационного индекса, по совокупности выбранных критериев качества наилучшей можно считать сплайн.

Сравнение методов понижения размерности

Таблицы 1–3 содержат результаты оценок качества для предложенного метода и его модификации с использованием PCA на этапе снижения размерности временных рядов.

Из таблиц видно, что признаки, извлеченные PCA, хоть и повышают качество классификации отдельных классов (строки “Соя” в табл. 1 и 2), но не улучшают среднее качество классификации. В то же время признаки UMAP увеличивают общее качество классификации приблизительно в 1.5 раза.

Таблица 1. Отчет по классификации аппроксимированных данных

Наименование класса	Precision	Recall	F1-Score
Кукуруза	0.51	0.34	0.41
Подсолнечник	0.77	0.99	0.87
Пшеница	0.99	0.97	0.98
Соя	0.03	0.05	0.04
Другое	0.98	0.89	0.94
Взвешенное среднее	0.66	0.65	0.66

Таблица 2. Отчет по классификации с предварительным снижением размерности алгоритмом PCA

Наименование класса	Precision	Recall	F1-Score
Кукуруза	0.37	0.39	0.38
Подсолнечник	0.52	0.58	0.55
Пшеница	0.99	0.99	0.99
Соя	0.27	0.22	0.24
Другое	0.98	0.89	0.93
Взвешенное среднее	0.65	0.64	0.64

Таблица 3. Отчет по классификации с предварительным снижением размерности алгоритмом UMAP

Наименование класса	Precision	Recall	F1-Score
Кукуруза	0.96	0.99	0.98
Подсолнечник	0.92	1.00	0.96
Пшеница	0.99	0.99	0.99
Соя	0.98	0.98	0.98
Другое	0.99	0.90	0.94
Взвешенное среднее	0.97	0.96	0.96

На рис. 3 и 4 представлены результаты классификации всего фрагмента в виде цветного изображения, где цвет каждого пикселя определяется меткой присвоенного ему класса, наложенного на снимок исследуемой местности.

Цветным контуром были выделены соответствующие поля из разметки. Большая часть пикселей изображения имеет красновато-коричневый оттенок, так как были отнесены классификатором к категории “Другое”. Как видно на изображениях, цвета пикселей внутри выделенных контуров более однородны и лучше соответствуют разметке при классификации после предварительного снижения размерности алгоритмом UMAP, чем алгоритмом PCA.

Из табл. 1 и 2 можно видеть, что модификация предложенного алгоритма с использованием PCA вместо UMAP приводит к улучшению качества классификации по F1 показателю только двух классов (“Пшеница” и “Соя”), а по взвешенному среднему проигрывает по всем метрикам. Разница во взвешенных средних показателях F1 для предложенного метода и его модификации отличается в 1.5 раза в пользу предложенного: 0.66 (модификация с PCA) и 0.94 (предложенный).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе рассмотрена задача классификации сельскохозяйственных культур по динамике индекса вегетации NDVI. Акцент в данной работе приходится не на сам алгоритм классификации, в качестве которого используется классический и все еще актуальный метод k-ближайших соседей, а на две вспомогательных подзадачи. Во-первых, это аппроксимация пропущенных из-за облачности значений временного ряда. Во-вто-

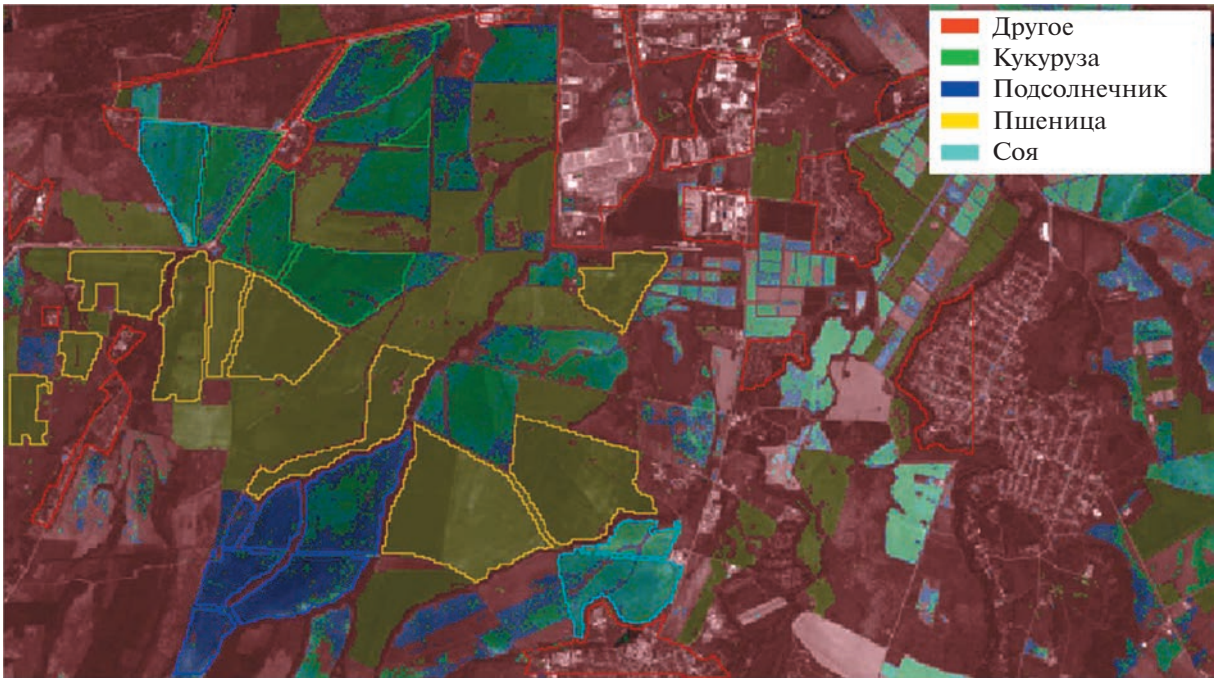


Рис. 3. Результаты классификации с предварительным снижением размерности алгоритмом PCA.

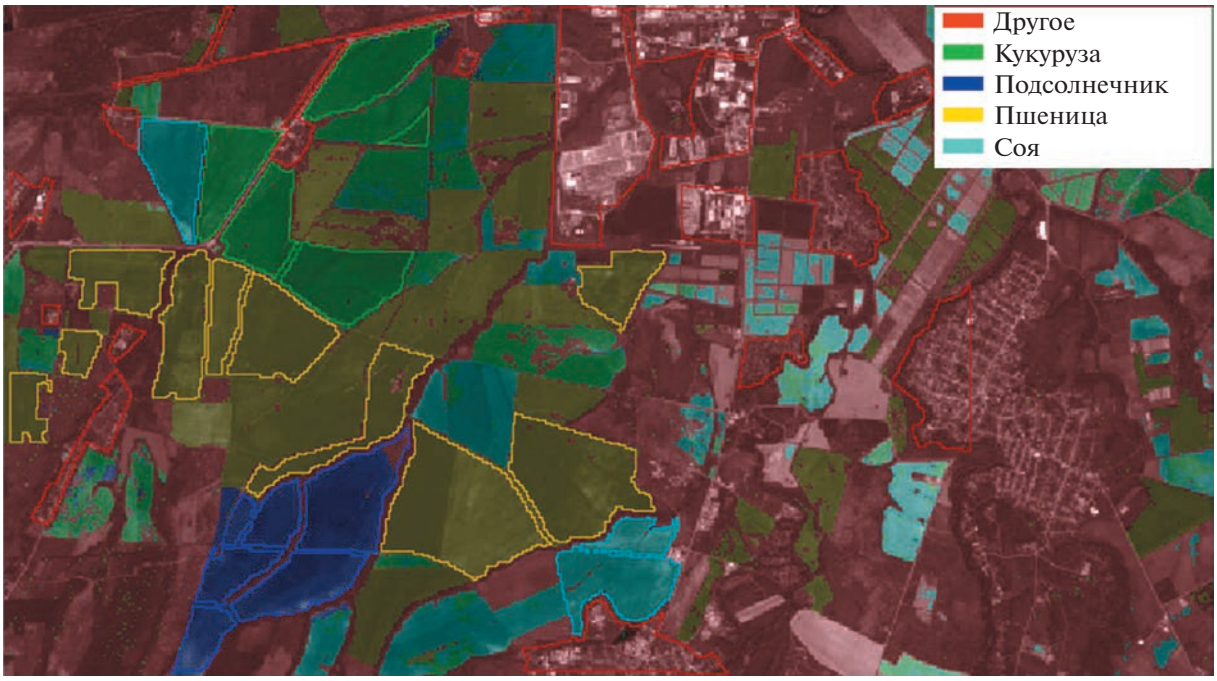


Рис. 4. Результаты классификации с предварительным снижением размерности алгоритмом UMAP.

рых, это предварительное извлечение признаков из исходного пространства. Проведено исследование моделей аппроксимации временных рядов индекса NDVI. Известная в литературе своим высоким качеством модель на основе сплайнов третьего порядка была впервые соотнесена с другой перспективной моделью на основе гауссовских процессов. В ходе экспериментов было выявлено, что сплайн аппроксимирует исследуемые данные лучше, чем полиномиальные модели и регрессия на основе гауссовских процессов. Предложен алгоритм классификации культур со сплайновой аппроксимацией временных рядов и последующим снижением размерности алгоритмом UMAP. Показано, что предложенный алгоритм классификации по показателю F1 в среднем в 1.5 раза лучше, как его модификации, использующей для извлечения признаков PCA вместо UMAP, так и алгоритма классификации на данных исходной размерности.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 20-61-47089).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барталев С.А., Лупян Е.А., Нейштадт И.А., Савин И.Ю. Классификация некоторых типов сельскохозяйственных посевов в южных регионах России по спутниковым данным MODIS. *Исследование Земли из космоса*. 2006. Т. 3. С. 68–75.

Бахтадзе Н.Н., Максимов Е.М., Максимова Н.Е., Дончан Д.М., Кузнецов Д.С., Захаров Э.А. Системы интеллектуального менеджмента для цифрового земледелия. Часть 1. *Информационные технологии и вычислительные системы*. 2020. Т. 2. С. 99–111. https://doi.org/10.14357/20718632200208

Блохина С.Ю. Применение дистанционного зондирования в точном земледелии. *Вестник Российской сельскохозяйственной науки*. 2018. № 5. С. 10–16. https://doi.org/10.30850/vrsn/2018/5/10-16

Бочаров Д.А., Николаев Д.П., Павлова М.А., Тимофеев В.А. Алгоритм детекции и компенсации теней от облаков на мультиспектральных спутниковых снимках для местностей сельскохозяйственных угодий. *Информационные процессы*. 2021. Т. 21. № 4. С. 295–312. https://doi.org/10.53921/18195822_2021_21_4_295

Воробьева Н.С., Чернов А.В. Аппроксимация временных рядов NDVI в задаче раннего распознавания видов сельскохозяйственных культур по космическим снимкам. *Сборник трудов III международной конференции и молодежной школы "Информационные технологии и нанотехнологии" (ИТНТ-2017)-Самара: Новая техника*. Самара. 2017. С. 390–399.

Павлова М.А., Сидорчук Д.С., Кущев Д.О., Бочаров Д.А., Николаев Д.П. Эквализация условий съемки на основе спектральных моделей для нужд точного земледелия с использованием БПЛА. *Информаци-*

онные процессы. 2022. Т. 22. № 4. С. 404–413. https://doi.org/10.53921/18195822_2022_22_4_404

Плотников Д.Е., Барталев С.А., Жарко В.О., Михайлов В.В., Просянникова О.И. Экспериментальная оценка распознаваемости агрокультур по данным сезонных спутниковых измерений спектральной яркости. *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2011. Т. 8. № 1. С. 199–208.

Пугачева И.Ю., Шевырногов А.П. Изучение динамики NDVI посевов сельскохозяйственных культур на территории Красноярского края и Республики Хакасия. *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2008. Т. 5. № 2. С. 347–351.

Фирсов Н.А., Подлипнов В.В., Николаев П.П., Машков С.В., Ишкин П.А., Скиданов Р.В., Никоноров А.В. Нейросетевая классификация гиперспектральных изображений растительности с формированием обучающей выборки на основе адаптивного вегетационного индекса. *Компьютерная оптика*. 2021. Т. 45. №. 6. С. 887–896. https://doi.org/10.18287/2412-6179-CO-1038

Черепанов А.С., Дружинина Е.Г. Спектральные свойства растительности и вегетационные индексы. *Геоматика*. 2009. № 3. С. 28–32.

Якушев В.П., Дубенок Н.Н., Лупян Е.А. Опыт применения и перспективы развития технологий дистанционного зондирования Земли для сельского хозяйства. *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2019. Т. 16. № 3. С. 11.

Abe B.T., Jordaan J.A. Hyperspectral image classification based on NMF Features Selection Method. *Sixth International Conference on Machine Vision (ICMV 2013)*. SPIE, 2013. Т. 9067. С. 114–119. https://doi.org/10.1117/12.2050072

Belda S., Pipia L., Morcillo-Pallarés P., Verrelst J. Optimizing gaussian process regression for image time series gap-filling and crop monitoring. *Agronomy*. 2020. Т. 10. № 5. С. 618. https://doi.org/10.3390/agronomy10050618

Bouteldja S., Kourgli A. A comparative analysis of SVM, K-NN, and decision trees for high resolution satellite image scene classification. *Twelfth International Conference on Machine Vision (ICMV 2019)*. SPIE, 2020. Т. 11433. С. 410–416. https://doi.org/10.1117/12.2557563

Chakhar A., Hernández-López D., Ballesteros R., Moreno M.A. Improving the accuracy of multiple algorithms for crop classification by integrating sentinel-1 observations with sentinel-2 data. *Remote Sensing*. 2021. Т. 13. № 2. С. 243. https://doi.org/10.3390/rs13020243

Gilbertson J.K., Van Niekerk A. Value of dimensionality reduction for crop differentiation with multi-temporal imagery and machine learning. *Computers and Electronics in Agriculture*. 2017. Т. 142. С. 50–58. https://doi.org/10.1016/j.compag.2017.08.024

Groten S.M.E. NDVI–crop monitoring and early yield assessment of Burkina Faso. *International Journal of Remote Sensing*. 1993. Т. 14. № 8. С. 1495–1515. https://doi.org/10.1080/01431169308953983

Hird J.N., McDermid G.J. Noise reduction of NDVI time series: An empirical comparison of selected techniques. *Remote Sensing of Environment*. 2009. Т. 113. № 1. С. 248–258. https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.09.003

Li J., Shen Y., Yang C. An adversarial generative network for crop classification from remote sensing timeseries images. *Remote Sensing*. 2020. Т. 13. № 1. С. 65. https://doi.org/10.3390/rs13010065

McInnes L., Healy J., Melville J. Umap: Uniform manifold approximation and projection for dimension reduction. *arXiv preprint arXiv:1802.03426*. 2018. https://doi.org/10.48550/arXiv.1802.03426

Murmu S., Biswas S. Application of fuzzy logic and neural network in crop classification: a review. *Aquatic Procedia*. 2015. Т. 4. С. 1203–1210. https://doi.org/10.1016/j.aqpro.2015.02.153

Orynbaikyzy A., Gessner U., Conrad C. Crop type classification using a combination of optical and radar remote sensing data: A review. *International journal of remote sensing*. 2019. Т. 40. №. 17. С. 6553–6595. https://doi.org/10.1080/01431161.2019.1569791

Reedha R., Dericquebourg E., Canals R., Hafiane A. Transformer neural network for weed and crop classification of high resolution UAV images. *Remote Sensing*. 2022. Т. 14. № 3. С. 592. https://doi.org/10.3390/rs14030592

Rußwurm M., Körner M. Self-attention for raw optical satellite time series classification. *ISPRS journal of photogrammetry and remote sensing*. 2020. Т. 169. С. 421–435. https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2020.06.006

Sishodia R.P., Ray R.L., Singh S.K. Applications of remote sensing in precision agriculture: A review. *Remote Sensing*. 2020. Т. 12. № 19. С. 3136. https://doi.org/10.3390/rs12193136

Sun R., Chen S., Su H., Mi C., Jin N. The effect of NDVI time series density derived from spatiotemporal fusion of multisource remote sensing data on crop classification accuracy. *ISPRS International Journal of Geo-Information*. 2019. Т. 8. № 11. С. 502. https://doi.org/10.3390/ijgi8110502

Velliangiri S., Alagumuthukrishnan S., Thankumar S.I. A review of dimensionality reduction techniques for efficient computation. *Procedia Computer Science*. 2019. Т. 165. С. 104–111. https://doi.org/10.1016/j.procs.2020.01.079

Yang S., Gu L., Li X., Jiang T., Ren R. Crop classification method based on optimal feature selection and hybrid CNN-RF networks for multi-temporal remote sensing imagery. *Remote sensing*. 2020. Т. 12. № 19. С. 3119. https://doi.org/10.3390/rs12193119

Zhang S., Lei Y., Wang L., Li H., Zhao H. Crop classification using MODIS NDVI data denoised by wavelet: A case study in Hebei Plain, China. *Chinese Geographical Science*. 2011. Т. 21. С. 322–333. https://doi.org/10.1007/s11769-011-0472-2

Classification of crops by NDVI time series of reduced dimensionality

M. A. Pavlova[a,#], D. S. Sidorchuk[a], and D. A. Bocharov[a]

[a] *Institute for Information Transmission Problems. A.A. Kharkevich RAS*
127051, Moscow, Bolshoi Karetny lane, 19, Russia
[#] *E-mail: pavlovamar96@gmail.com*

The paper considers the problem of classification of agricultural crops. As is known, to solve this problem, it is much more efficient to use not instantaneous remote sensing data or calculated vegetation indices, but their historical series. Time series formed by index values for a fixed spatial point at different dates are characterized by a high level of missing values, caused primarily by cloudiness on some dates. A study of known methods of time series approximation has been carried out. The question of whether reducing the dimensionality of the approximated time series can improve the quality of crops classification is also investigated. In the experimental part of the work, NDVI time series calculated from the Sentinel-2 multispectral satellite data were used. The classification of corn, sunflower, wheat and soybeans was studied. The paper shows that UMAP usage for dimensionality reduction leads to 1.5 times increase of classification quality in terms of average the F1-measure compared to using the original dimension data. A new crop classification method based on cubic spline approximation of NDVI time series, extraction of features of low dimension by the UMAP algorithm and their classification by the k nearest neighbors method is proposed.

Keywords: Remote sensing, crop classification, time series, NDVI, time series fitting, feature extraction, dimensionality reduction, UMAP

REFERENCES

Bartalev S.A., Lupyan E.A., Nejshtadt I.A., Savin I.Yu. Klassifikatsiya nekotorykh tipov sel'skokhozyaistvennykh posevov v yuzhnykh regionakh Rossii po sputnikovym dannym MODIS [Classification of some types of agricultural crops in the southern regions of Russia according to MODIS satellite data.]. *Issledovanie Zemli iz kosmosa* [Earth exploration from space]. 2006. V. 3. P. 68–75 (in Russian).

Bakhtadzel N., Maximov E., Maximova N., Donchan D., Kuznetsov D., Zakharov E. Intelligent Management Systems for Digital Farming. Part 1. Informacionnye tekhnologii i vychislitel'nye sistemy [Information technologies and computing systems]. 2020. V. 2. P. 99–111. https://doi.org/10.14357/20718632200208

Blokhina S.Yu. The application of remote sensing in precision agriculture. Vestnik of the Russian agricultural science. 2018. (5). P. 10–16 (in Russian). https://doi.org/10.30850/vrsn/2018/5/10-16

Bocharov D.A., Nikolaev D.P., Pavlova M.A., Timofeev V.A. Cloud Shadows Detection and Compensation Algorithm on Multispectral Satellite Images for Agricultural Regions. *JCTE.*2022. V. 67. № 6. P. 728–739. https://doi.org/10.1134/S1064226922060171

Vorob'eva N.S., Chernov A.V. Approksimatsiya vremennykh ryadov NDVI v zadache rannego raspoznavaniya vidov sel'skokhozyaistvennykh kul'tur po kosmicheskim snimkam [Approximation of NDVI time series in the problem of early recognition of crop species from satellite images]. *Sbornik trudov III mezhdunarodnoi konferentsii i molodezhnoi shkoly "Informatsionnye tekhnologii i nanotekhnologii" (ITNT-2017)-Samara: Novaya tekhnika* [Proceedings of the III International Conference and Youth School "Information Technology and Nanotechnology" (ITNT-2017) – Samara: New technology]. Samara. 2017. P. 390–399 (in Russian).

Pavlova M.A., Sidorchuk D.S., Kushchev D.O., Bocharov D.A., Nikolaev D.P. Equalization of Shooting Conditions Based on Spectral Models for the Needs of Precision Agriculture Using UAVs. JCTE. 2022. V. 67. № 2. https://doi.org/10.1134/S1064226922140066

Plotnikov D.E., Bartalev S.A., Zharko V.O., Mihailov V.V., Prosyannikova O.I. An experimental assessment of crop types recognisability using time-series of intra-seasonal spectral reflectance measurements by satellite sensor. Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa [Modern problems of remote sensing of the Earth from space]. 2011. V. 8 (1). P. 199–208 (in Russian).

Pugacheva I.Yu., Shevyrnogov A.P. Izuchenie dinamiki NDVI posevov sel'skokhozyaistvennykh kul'tur na territorii Krasnoyarskogo kraya i Respubliki Khakasiya [The study of the dynamics of NDVI crops of agricultural crops in the territory of the Krasnoyarsk Territory and the Republic of Khakassia]. Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa [Modern problems of remote sensing of the Earth from space]. 2008. V. 5 (2). P. 347–351 (in Russian).

Firsov N., Podlipnov V., Ivliev N., Nikolaev. P, Mashkov S., Ishkin P., Skidanov R., Nikonorov A. Neural network-aided classification of hyperspectral vegetation images with a training sample generated using an adaptive vegetation index. *Computer Optics.* 2021. V. 45 (6). P. 887–896 (in Russian). https://doi.org/10.18287/2412-6179-CO-1038

Cherepanov A.S., Druzhinina E.G. Spektral'nye svoistva rastitel'nosti i vegetatsionnye indeksy [Spectral properties of vegetation and vegetation indices]. *Geomatika* [Geomatics]. 2009. V. 3. P. 28–32 (in Russian).

Yakushev V.P., Dubenok N.N., Loupian E.A. Earth remote sensing technologies for agriculture: application experience and development prospects. Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa [Modern problems of remote sensing of the Earth from space]. 2019. V. 16 (3). P. 11 (in Russian).

Abe B.T., Jordaan J.A. Hyperspectral image classification based on NMF Features Selection Method. *Sixth International Conference on Machine Vision (ICMV 2013). SPIE*, 2013. V. 9067. P. 114–119. https://doi.org/10.1117/12.2050072

Belda S., Pipia L., Morcillo-Pallarés P., Verrelst J. Optimizing gaussian process regression for image time series gap-filling and crop monitoring. *Agronomy*. 2020. V. 10 (5). P. 618. https://doi.org/10.3390/agronomy10050618

Bouteldja S., Kourgli A. A comparative analysis of SVM, K-NN, and decision trees for high resolution satellite image scene classification. *Twelfth International Conference on Machine Vision (ICMV 2019)*. SPIE, 2020. V. 11433. P. 410–416. https://doi.org/10.1117/12.2557563

Chakhar A., Hernández-López D., Ballesteros R., Moreno M.A. Improving the accuracy of multiple algorithms for crop classification by integrating sentinel-1 observations with sentinel-2 data. *Remote Sensing*. 2021. V. 13 (2). P. 243. https://doi.org/10.3390/rs13020243

Gilbertson J.K., Van Niekerk A. Value of dimensionality reduction for crop differentiation with multi-temporal imagery and machine learning. *Computers and Electronics in Agriculture*. 2017. V. 142. P. 50–58. https://doi.org/10.1016/j.compag.2017.08.024

Groten S.M.E. NDVI–crop monitoring and early yield assessment of Burkina Faso. *International Journal of Remote Sensing*. 1993. V. 14 (8). P. 1495–1515. https://doi.org 10.1080/01431169308953983

Hird J.N., McDermid G.J. Noise reduction of NDVI time series: An empirical comparison of selected techniques. *Remote Sensing of Environment*. 2009. V. 113 (1). P. 248–258. https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.09.003

Li J., Shen Y., Yang C. An adversarial generative network for crop classification from remote sensing timeseries images. *Remote Sensing*. 2020. V. 13 (1). P. 65. https://doi.org/10.3390/rs13010065

McInnes L., Healy J., Melville J. Umap: Uniform manifold approximation and projection for dimension reduction. *arXiv preprint arXiv:1802.03426*. 2018. https://doi.org/10.48550/arXiv.1802.03426

Murmu S., Biswas S. Application of fuzzy logic and neural network in crop classification: a review. *Aquatic Procedia*. 2015. V. 4. P. 1203–1210. https://doi.org/10.1016/j.aqpro.2015.02.153

Orynbaikyzy A., Gessner U., Conrad C. Crop type classification using a combination of optical and radar remote sensing data: A review. *International journal of remote sensing*. 2019. V. 40 (17). P. 6553–6595. https://doi.org/10.1080/01431161.2019.1569791

Reedha R., Dericquebourg E., Canals R., Hafiane A. Transformer neural network for weed and crop classification of high resolution UAV images. *Remote Sensing*. 2022. V. 14 (3). P. 592. https://doi.org/10.3390/rs14030592

Rußwurm M., Körner M. Self-attention for raw optical satellite time series classification. *ISPRS journal of photogrammetry and remote sensing*. 2020. V. 169. P. 421–435. https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2020.06.006

Sishodia R.P., Ray R.L., Singh S.K. Applications of remote sensing in precision agriculture: A review. *Remote Sensing*. 2020. V. 12 (19). P. 3136. https://doi.org/10.3390/rs12193136

Sun R., Chen S., Su H., Mi C., Jin N. The effect of NDVI time series density derived from spatiotemporal fusion of multisource remote sensing data on crop classification accuracy. *ISPRS International Journal of Geo-Information*. 2019. V. 8 (11). P. 502. https://doi.org/10.3390/ijgi8110502

Velliangiri S., Alagumuthukrishnan S., Thankumar S.I. A review of dimensionality reduction techniques for efficient computation. *Procedia Computer Science*. 2019. V. 165. P. 104–111. https://doi.org/10.1016/j.procs.2020.01.079

Yang S., Gu L., Li X., Jiang T., Ren R. Crop classification method based on optimal feature selection and hybrid CNN-RF networks for multi-temporal remote sensing imagery. *Remote sensing*. 2020. V. 12 (19). P. 3119. https://doi.org/10.3390/rs12193119

Zhang S., Lei Y., Wang L., Li H., Zhao H. Crop classification using MODIS NDVI data denoised by wavelet: A case study in Hebei Plain, China. *Chinese Geographical Science*. 2011. V. 21. P. 322–333. https://doi.org/10.1007/s11769-011-0472-2