

УДК 612.843

Высокочастотные фильтры в онтогенезе

© 2019 г. **В. М. Бондарко, доктор биол. наук**

Институт физиологии им. И.П. Павлова Российской академии наук, Санкт-Петербург

E-mail: vmbond@gmail.com

Поступила в редакцию

DOI:10.17586/1023-5086-2019-86-11-14-20

Измерены минимальные размеры прямоугольных решеток и колец Ландольта, при которых возможно различить их ориентацию. В эксперименте участвовали 677 наблюдателей в возрасте от 4 до 22 лет. Параллельно проведено исследование влияния окружающих изображений на опознание этих же стимулов (кольца Ландольта были окружены полосами, решетки — решетками). Полученные минимальные размеры обоих стимулов постепенно уменьшались и достигали уровня опознания взрослым человеком с увеличением возраста наблюдателя к 11 годам. У всех наблюдателей отмечено ухудшение опознания стимулов при близком расположении окружения (краудинг-эффект). Расстояния между стимулом и окружением, при которых происходит ухудшение опознания, в случае колец Ландольта уменьшались у наблюдателей до возраста 12 лет, а в случае решеток — до 16 лет. Данные рассмотрены с точки зрения изменений в организации высокочастотных фильтров в онтогенезе. С увеличением возраста фильтры становятся узкополосными и настроенными на более высокую пространственную частоту.

Ключевые слова: онтогенез, прямоугольные решетки, кольца Ландольта, краудинг-эффект, высокочастотные фильтры.

Коды OCIS: 330.7326, 330.4060, 330.5510

ВВЕДЕНИЕ

Искусственные нейронные сети успешно используются для распознавания различных зрительных стимулов. Сети имеют несколько слоев. Фильтры для обнаружения характерных локальных признаков изображений настраиваются автоматически в процессе обучения сети. Как правило, фильтры-детекторы первого слоя схожи с элементами Габора [1], близкими к весовым функциям (ВФ) рецептивных полей (РП) стриарной коры головного мозга.

В зрительной системе описание объектов осуществляется с помощью РП¹, организованных в нейронные сети, которые формируются в онтогенезе. Данные по сегментации и интеграции зрительных изображений взрослых наблюдателей позволили высказать предположение о пирамидальной иерархической организации зрительной системы [2], согласно которой объединение нейронов в единую сеть при максимальном разрешении

у взрослых ограничено размерами центрального островка фовеолы (около 0,5'). Результаты сегментации изображений в онтогенезе представлены фрагментарно, в основном только в случае краудинг-эффекта (ухудшение опознания при близком расстоянии между изображениями) на пределе разрешения зрительной системы. У взрослых наблюдателей ухудшение восприятия оформленных стимулов в центре поля зрения на пределе разрешения зрительной системы происходит на расстояниях, не превосходящих размер изображений [3].

В обзоре [4] описаны различия, полученные в экспериментах с участием детей и взрослых при изучении краудинг-эффекта. Показано, что в большинстве случаев на одинаковом расстоянии до окружения по отношению к центральному стимулу у детей 5-летнего возраста процент правильных ответов меньше, чем у 7-летних детей или взрослых. В исследованиях расстояния большие, чем размер стимулов, не использовались, поэтому по их результатам невозможно судить о размере тормозного взаимодействия в краудинг-эффекте у детей различного возраста.

¹ В психофизических исследованиях рассматриваются аналоги РП — так называемые пространственные элементы.

При изучении краудинг-эффекта у взрослых наблюдателей на пределе разрешения зрительной системы Бондарко и Даниловой [5, 6] было показано, что ухудшение восприятия колец Ландольта может быть объяснено функционированием самых высокочастотных пространственных элементов или фильтров, образующих высокочастотный канал. Этими элементами являются РП нейронов стриарной коры — детекторы полос и краев. Весовые функции высокочастотных элементов были рассчитаны по приведенным в работе Вилсона и Гелба [7] формулам. Они были представлены в виде разности гауссиан. Весовая функция детектора полос имеет центральную возбуждательную зону, окруженную тормозными зонами. Ширина возбуждательной зоны была немного меньше минимального размера кольца Ландольта, при котором можно было различить его ориентацию. При попадании окружающих изображений в тормозные зоны ответ пространственного элемента уменьшается, что приводит к ухудшению восприятия. Оказалось, что ВФ высокочастотных пространственных элементов согласованы с оптикой глаза и расположением фоторецепторов на сетчатке [8].

В наших предыдущих исследованиях по изучению краудинг-эффекта в онтогенезе были выявлены возрастные динамики этого явления [9–11] в зависимости от использования различных тестовых и окружающих изображений. В настоящем исследовании сделана попытка обобщить ранее полученные данные и рассмотреть новые с точки зрения формирования в онтогенезе высокочастотных пространственных элементов. С этой целью использовались расстояния до окружения вплоть до двух размеров тестового стимула. Весовые функции пространственных элементов были рассчитаны с учетом полученных экспериментальных данных.

МЕТОДИКА

В качестве тестовых стимулов использовались прямоугольные решетки в горизонтальной или вертикальной ориентации и кольца Ландольта, повернутые разрывом вверх, вниз, вправо или влево. Решетки состояли из двух полос, длина которых в три раза больше ширины, промежутков между полосами равен ширине полосы. Кольца Ландольта имели стандартные характеристики: размер изображения в пять раз превышал ширину разрыва и ширину кольца. При исследовании характеристик краудинг-эффекта прямоугольные решетки были окружены четырьмя аналогичными изображениями с фиксированной ориентацией, расположенными на одинаковом расстоянии по горизонтали и вертикали относительно центрального тестового стимула. В качестве окружения колец Ландольта были выбраны полосы фик-

сированной ориентации с длиной, равной размеру кольца, и шириной, равной ширине линии кольца Ландольта (рис. 1). Такое окружение использовано в известной работе Флома и др. [3].

Для тестирования было разработано программное обеспечение. Стимулы предъявлялись на экране монитора при расстоянии до экрана 4,3 м бинокулярно. Характеристики дисплея: 15 дюймов по диагонали, разрешение экрана 1024×768 пикселей. Яркость экрана — 80 кд/м², стимулов — 5 кд/м². Время экспонирования стимулов было неограниченным.

С каждым тестовым изображением проведено по два эксперимента. В первом эксперименте определялся минимальный размер стимула, при котором наблюдатель мог различить его ориентацию на уровне 75% правильных ответов с применением метода «лестницы» 3:1. Сначала экспериментатор приблизительно подбирал минимальный размер, при котором наблюдатель его еще хорошо видел. Затем при трех правильных ответах из четырех предъявлений стимула данного размера его размер уменьшался на 0,1 лог. ед., в противном случае размер увеличивался на столько же. Для определения порогового размера усреднялись минимальные и максимальные размеры, полученные в точках перегиба метода «лестницы». Вычисленные значения соответствуют 75%-му уровню правильных ответов [12].

Во втором эксперименте наблюдателю предъявлялся тестовый стимул определенного описанным выше способом размера, окруженный другими изображениями с четырех сторон или без окружения. Расстояние до окружения варьировалось случайным образом с шагом, равным ширине полосы, в пределах от трех до десяти размеров ширины полос в случае колец Ландольта и от одной до шести — у решеток. Количество предъявлений стимулов решеток было небольшим. Как правило, кольца Ландольта предъявляли по два раза в каждой ориентации без окружения и с окружением

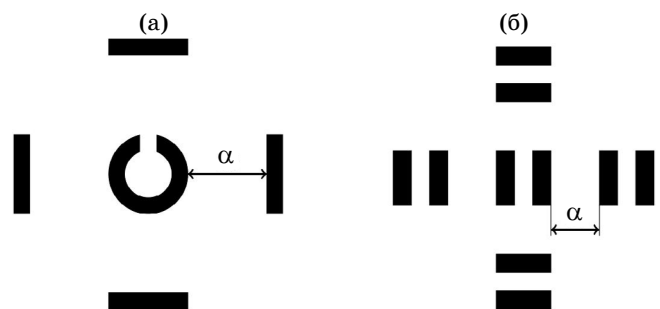


Рис. 1. Примеры используемых в исследовании стимулов. Кольцо Ландольта (а), окруженное полосами с фиксированной ориентацией, прямоугольная решетка (б), окруженная решетками. α — меняющееся в ходе эксперимента расстояние между тестовым стимулом и окружением.

Количество наблюдателей в трех обследованных группах

Возраст наблюдателей, лет	Количество наблюдателей		
	Группа 1, стимул — кольца Ландольта	Группа 2, стимул — прямоугольные решетки	Группа 3, стимулы — кольца Ландольта и прямоугольные решетки
4–5	14	21	–
6	28	18	–
7	21	15	–
8	24	22	84
9	28	24	–
10	22	27	–
11	–	25	69
13	–	–	91
15–17	–	29	78
18–22	9	28	–
Всего	146	209	322

Итого: 677 человек

на всех расстояниях, решетки — по четыре раза, поскольку у решеток исходно было только две ориентации. Вся процедура, включая определение минимального размера и изучение влияния окружения, занимала около 30 мин.

Проведены три параллельных исследования. При привлечении детей с четырех лет применялся только один тестовый стимул. Использовалась игровая ситуация: дети показывали на ответной карте подобные изображения (подробно методика описана в работах [9, 10]). Сопоставление данных с использованием обоих стимулов было проведено на учениках 2–11-х классов (у одной половины школьников первым стимулом было кольцо Ландольта, у другой — прямоугольная решетка). У групп с участием детей младшего возраста при определении возрастных зависимостей были исключены данные наблюдателей, у которых показатели отличались на два стандартных отклонения. У школьников, обследованных с использованием двух тестовых изображений, взяты в рассмотрение данные тех, чья острота зрения была не меньше 1 ед. Основную группу взрослых наблюдателей составляли студенты СПбГУ в возрасте 17–22 лет с нормальным зрением. В таблице указано количество наблюдателей, протестированных определенным стимулом в каждой возрастной группе, чьи данные взяты для дальнейшей обработки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам каждого наблюдателя были определены минимальные размеры тестовых изображений, при которых различение ориентации осуществлялось с вероятностью 0,75. В возрастных

группах вычислялись выборочные средние значения минимальных размеров изображений и дисперсии. При анализе результатов исследования влияния окружения на определение каждым наблюдателем ориентации стимулов строились суммарные кривые процента правильных ответов в зависимости от расстояния между тестовым стимулом и окружением. Практически все кривые монотонно возрастали с увеличением расстояния, начиная от уровня случайного гадания. Их значения приближались к проценту правильных ответов на тестовый стимул без окружения. По данным каждого наблюдателя было определено максимальное расстояние до окружения, при котором количество правильных ответов отличалось от уровня правильных ответов на изолированный стимул не менее чем на 10%.

На рис. 2 приведены средние значения минимальных размеров стимулов и максимальных расстояний до окружения, при которых ухудшается опознание тестовых стимулов, в зависимости от возраста наблюдателей. На рис. 2а приведены данные группы наблюдателей, обследованных только с использованием колец Ландольта, на рис. 2б — прямоугольных решеток, на рис. 2в — обоих стимулов. Зависимости от возраста имеют одинаковый характер: минимальные размеры стимулов и расстояния до их окружения с возрастом сначала уменьшаются, а затем стабилизируются. Абсолютные значения и моменты стабилизации несколько различаются у разных групп. Минимальные размеры тестовых колец Ландольта, с которых различается их ориентация, стабилизируются у детей примерно к 8-ми летнему возрасту, а выявленные максимальные расстояния до их окружения

становятся как у взрослых в 9–10 лет (рис. 2а). Примерно в том же возрасте у детей происходит стабилизация различаемых минимальных размеров с использованием тестовых решеток (рис. 2б). Но определенные этими наблюдателями расстояния до окружения уменьшаются у детей до 16 лет. Такие разные зависимости подтверждаются данными, полученными у школьников, которых тестировали и с использованием колец Ландольта, и прямоугольных решеток (рис. 2в). На этом рисунке не приведены стандартные ошибки из-за большого количества пересекающихся кривых. Эти ошибки сопоставимы с ошибками, приведенными на рис. 2а, б, наблюдателей аналогичного

возраста. Зависимость максимальных расстояний до окружения основного стимула от возраста в случае тестовых решеток, представленную на рис. 2в, с достоверностью $p = 0,05$ аппроксимирует линейная регрессия, в отличие от аналогичной зависимости в случае колец Ландольта. По индивидуальным данным детей первой и второй групп также строились линии регрессии для минимальных размеров стимулов и максимальных расстояний до их окружения. Корреляции были достоверны ($p < 0,01$). Таким образом, можно утверждать, что минимальные размеры стимулов и расстояния до окружения уменьшаются с увеличением возраста детей до определенного момента. Максимальное расстояние до окружения, при котором выявлено ухудшение опознания, у всех взрослых наблюдателей было приблизительно равно размеру кольца и размеру решетки.

В третьей группе наблюдателей, обследованных с применением обоих стимулов, попарное сравнение средних значений по критерию Стьюдента выявило значимые различия (на уровне 5%) расстояний при использовании решеток у учащихся 8-ми и 16-ти, а также 11-ти и 16-ти лет, но не у 11-ти и 16-летних наблюдателей при использовании колец Ландольта. Таким образом, статистический анализ подтвердил наличие различных зависимостей от возраста при использовании тестовых решеток и колец Ландольта для определения максимальных расстояний между тестовыми стимулами и окружением, при которых ухудшается различение ориентации. Максимальные расстояния, приведенные на рис. 2в, несколько меньше, чем на рис. 2а, б. Расхождение может объясняться как индивидуальными различиями наблюдателей, так и тренировкой. (Сопоставление данных подгрупп с первым и вторым тестовыми стимулами выявило достоверное улучшение показателей при использовании второго тестового стимула по критерию знаков на уровне 5%.)

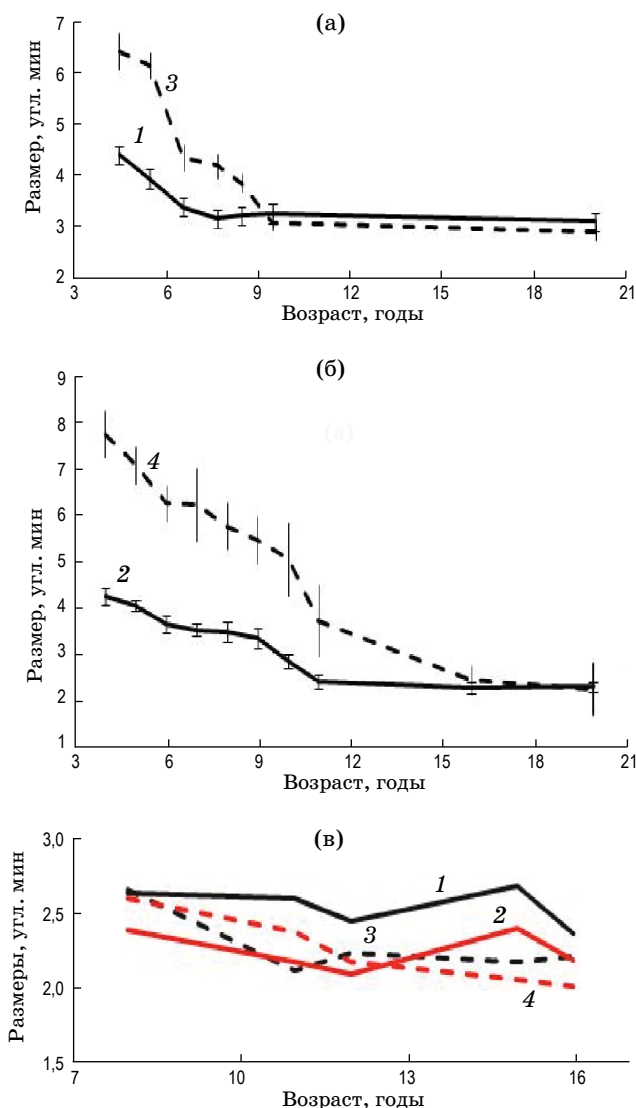


Рис. 2. Результаты обследования группы наблюдателей с использованием колец Ландольта (а), прямоугольных решеток (б), колец Ландольта и прямоугольных решеток (в). Минимальные размеры колец Ландольта (1), прямоугольных решеток (2) и максимальные расстояния (размеры тормозного взаимодействия) до окружения в случае колец Ландольта (3) и решеток (4), при которых происходит ухудшение восприятия.

ОБСУЖДЕНИЕ

Онтогенез является естественной моделью для изучения функционирования нервной системы и настройки нейронных сетей. В исследовании показано улучшение восприятия одиночных и окруженных другими изображениями стимулов с увеличением возраста. Возрастные зависимости минимальных размеров изолированных колец Ландольта и решеток одинаковы, а в случае размера тормозного взаимодействия — разные. Расстояния между стимулом и окружением, при которых происходит ухудшение опознания, уменьшались с увеличением возраста до 16 лет в случае решеток, а в случае колец Ландольта — до 11–12 лет. Такие зависимости можно интерпретировать с точки зрения возрастных изменений

в соответствующих пространственных элементах. Как было показано ранее [5, 6], ухудшение при краудинг-эффекте происходит в случае попадания симметричного окружения в тормозные зоны пространственных элементов — детекторов полос². Ширина возбуждательной зоны РП — детектора полосы, немного меньше минимального размера кольца Ландольта, а тормозной — немного больше максимального расстояния. Весовые функции пространственных элементов (детекторов полос, краев и решеток) или РП в перпендикулярной к оптимальной ориентации представимы в виде разности гауссиан, они подобны элементам Габора [13]. В оптимальной ориентации ВФ не меняют знак, их можно считать постоянными [14]. По полученным данным ширина возбуждательной зоны РП у детей младшего возраста составляет 4–5'. Максимальное расстояние до окружения, при котором происходит ухудшение восприятия, соответствует 6–7', а значит, тормозная зона почти в два раза больше возбуждательной. С возрастом уменьшается размер возбуждательных и значительно сильнее тормозных зон. Причем в случае решеток тормозные зоны с 12 лет становятся меньше, чем в случае колец Ландольта. На рис. 3а приведены ВФ четных элементов — детекторов полос (кривые 1 и 2) у наблюдателей различного возраста, вычисленные по параметрам, близким приведенным в работе Вилсона и Гелба [7]. Здесь детектор полосы (рис. 3а, кривая 1) у детей младшего возраста практически пропорционален самому чувствительному элементу взрослых наблюдателей [7]. Детектор полосы детей 7–10 лет (кривая 2) аналогичен самому высокочастотному элементу Вилсона и Гелба. Размер возбуждательной зоны элемента у детей в возрасте 4–5 лет примерно в полтора раза больше, чем в 7–10 лет, размер же тормозной зоны больше почти в три раза. Весовые функции у детей младшего возраста представлены в виде разности двух гауссиан, 7–10-летних — как разность трех гауссиан (рис. 3а). Ширина центральной возбуждательной и соседних тормозных зон тестовых решеток одинакова у наблюдателей 16–22 лет. Весовая функция таких элементов характерна для детекторов решетки — РП нейронов стриарной коры головного мозга [14], имеющих несколько возбуждательных и тормозных зон. Весовая функция детектора решетки на рис. 3 (кривая 3) представлена в виде четного элемента Габора. Пространственные элементы с такими ВФ имеют разную пространственно-частотную настройку. На рис. 3б приведены нормированные амплитудные спектры таких элементов. В линейном масштабе спектры имеют одинаковую форму, но они сдвинуты по оси абсцисс.

² Симметричное окружение не влияет на ответы нечетных элементов — детекторов краев. Их реакция учитывается для определения поворота тестового кольца Ландольта на 180°.

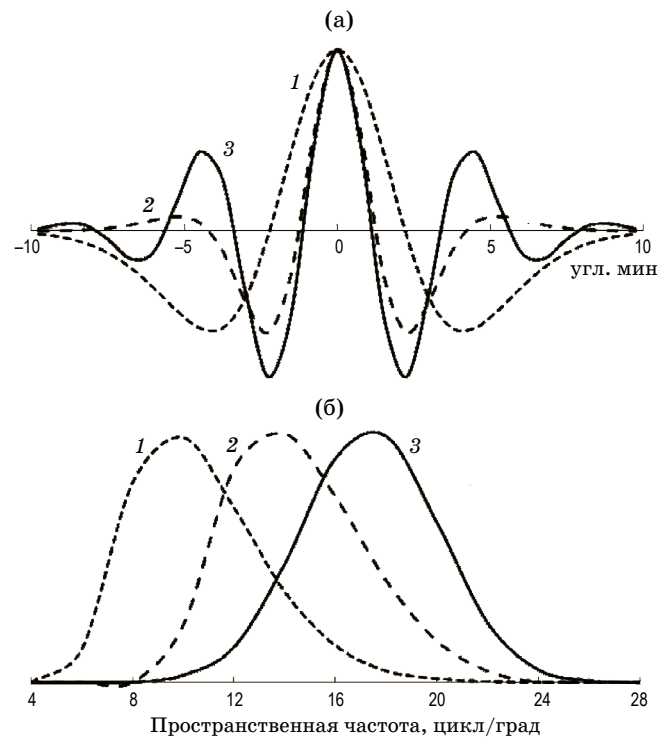


Рис. 3. Весовые функции высокочастотных пространственных элементов и их амплитудные спектры. (а) — ВФ высокочастотного детектора полосы, функционирующего у детей в возрасте 4–7 лет (1) и в возрасте 7–10 лет (2), ВФ детектора решетки у подростков с 16 лет и взрослых (3). (б) — нормированные амплитудные спектры пространственных элементов детей в возрасте 4–7 лет (1), 8–12 лет (2) и подростков и взрослых 16–22 лет (3).

Это означает, что с увеличением возраста фильтры становятся более высокочастотными и узкополосными, если спектральные характеристики рассматривать не в линейном масштабе, а в октавах.

В настоящее время широкое распространение получила гипотеза, согласно которой первичное описание изображений осуществляется набором пространственно-частотных каналов, имеющих определенную ориентационную настройку [15, 16]. При этом предполагается, что каналы образованы пространственными элементами или фильтрами пространственных частот. Нейрофизиологической основой пространственно-частотных каналов принято считать РП нейронов стриарной коры или, по современной классификации, зоны V1. По своим свойствам пространственные элементы, образующие каналы, близки к РП стриарной коры. Полученные изменения ВФ с возрастом приводят к тому, что самый высокочастотный канал становится более высокочастотным и узкополосным. Вилсон [17] рассмотрел модель развития частотных каналов в раннем онтогенезе. В ней предполагается сужение ширины пропускания каналов с увеличением возраста. В данном ис-

следовании подтверждена справедливость этого предположения относительно функционирования зрительной системы в более позднем периоде онтогенеза.

Вопрос о пространственных элементах с такими ВФ тестовых решеток остается открытым. Только для колец Ландольта с использованием различного окружения и моделирования было доказано, что краудинг-эффект объясняется функционированием детекторов полос и краев [6]. Возможно, что при использовании решеток проявляются взаимодействия между пространственно-частотными каналами [18]. Вероятным представляется и предположение, что при использовании тестовых и окружающих решеток труднее происходит выделение объекта из окружения. В этом процессе задействовано избирательное внимание, которое формируется на протяжении созревания нервной системы. Отметим, что полученные у подростков и взрослых наблюдателей несколько разные минимальные размеры колец Ландольта и решеток (рис. 2) не обязательно могут быть связаны с их индивидуальными различиями. Во многих исследованиях показано, что острота зрения выше примерно в 1,1–1,5 раза при использовании колец Ландольта [19], поскольку за единицу измерения берется размер разрыва в оптолите и не учитываются спектральные характеристики изображений [20].

Подведем итог. Представлены данные по измерению краудинг-эффекта у детей, подростков и взрослых в возрасте от 4 до 22 лет. В результате показано, каким образом происходит формирование самых высокочастотных элементов с увеличением возраста. Важными с точки зрения описания механизма краудинг-эффекта являются данные, свидетельствующие о равенстве тормозных зон у детей 9–12 лет и у взрослых при использовании тестовых колец Ландольта. Сопоставление этих результатов с известными морфологическими и психофизиологическими данными позволяет сделать вывод о локализации механизма краудинг-эффекта именно на уровне стриарной коры головного мозга, что до

настоящего времени не было доказано, а высказывалось только как предположение [3].

Динамика изменения максимальных расстояний до окружения при использовании тестовых решеток полностью совпадает с возрастной зависимостью ориентационной избирательности. В нашем предыдущем исследовании [21] было показано, что ориентационная чувствительность, измеренная посредством различения ориентации тонких линий длиной 1° , улучшается до 15–16-летнего возраста, а затем стабилизируется. Таким образом, можно полагать, что полученные изменения в размерах зон краудинг-эффекта при использовании тестовых прямоугольных решеток отражают формирование пространственно-частотных ориентационных каналов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предпринята попытка теоретического обоснования полученных данных по измерению в онтогенезе минимальных размеров стимулов, при которых возможно различение их ориентации, и исследованию краудинг-эффекта. Рассмотрение задачи краудинг-эффекта выявило сложность данной проблемы, поскольку показало, что самые высокие частоты в изображениях, от которых зависит определение их формы на пределе разрешения зрительной системы, могут обрабатываться различными пространственными элементами. Такими элементами могут являться детекторы полос, краев или детекторы решеток. Характер зависимостей может свидетельствовать о более позднем формировании рецептивных полей детекторов решеток, чем детекторов полос и краев. Продемонстрированы возможные изменения самых высокочастотных элементов зрительной системы в онтогенезе, делающие пространственно-частотные каналы более высокочастотными и узкополосными.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий на 2013–2020 гг. (ГП-14, раздел 63).

ЛИТЕРАТУРА

1. Луцив В.Р. Нейронные сети глубокого обучения // Оптический журнал. 2015. Т. 82. № 8. С. 11–23.
2. Шелепин Ю.Е., Бондарко В.М., Данилова М.В. Конструкция фовеолы и модель пирамидальной организации зрительной системы // Сенсорные системы. 1995. Т. 9. № 1. С. 86–96.
3. Flom M.C., Weymouth F.W., Kahneman D. Visual resolution and contour interaction // JOSA. 1963. V. 53. P. 1026–1032.
4. Atkinson J. Review of human visual development: Crowding and dyslexia // Vision and visual dysfunction / ed. by Cronly-Dillon J.R. / 1991. V. 13. / Vision and visual dyslexia / ed. by Stein J.F. / P. 44–57.
5. Бондарко В.М., Данилова М.В. Связь краудинг-эффекта с функционированием высокочастотных пространственных элементов // Сенсорные системы. 2002. Т. 16. № 2. С. 89–99.
6. Danilova M.V., Bondarko V.M. Foveal contour interactions and crowding effects at the resolution limit of the visual system // J. Vision. 2007. V. 7(2). № 25. P. 1–18.

7. *Wilson H.R., Gelb D.J.* Modified line element theory for spatial frequency and width discrimination // *JOSA A*. 1984. V. 1. P. 124–131.
8. *Shelepin Y.E., Bondarko V.M.* Resolving ability and image discretization in the visual system // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2004. V. 34(2). P. 147–157.
9. *Семенов Л.А., Чернова Н.Д., Бондарко В.М.* Измерение остроты зрения и краудинг-эффекта у детей в возрасте от трех до девяти лет // *Физиология человека*. 2000. Т. 26. С. 67–72.
10. *Семенов Л.А., Чернова Н.Д., Бондарко В.М.* Возрастная динамика различения ориентации прямоугольных решеток на пределе разрешения зрительной системы // *Физиология человека*. 2002. Т. 28. № 4. С. 5–12.
11. *Бондарко В.М., Семенов Л.А.* Острота зрения и краудинг-эффект у школьников 8–17 лет // *Физиология человека*. 2005. Т. 31. № 5. С. 13–21.
12. *Wetherill G.B., Levitt H.* Sequential estimation of points on a psychometric function // *British J. Mathematical and Statistical Psychol.* 1965. V. 18. P. 1–10.
13. *Kaliteevsky N.A., Semenov V.E., Glezer V.D., Gauselman V.E.* Algorithm of invariant image description by the use of a modified Gabor transform // *Appl. Opt.* 1994. V. 33. № 23. P. 5256–5261.
14. *Глезер В.Д.* Зрение и мышление. Л.: Наука, 1985. 300 с.
15. *Blakemore C., Campbell F.W.* On the existence in human visual system of neurones selectively sensitive to the orientation and size of retinal image // *J. Physiol.* 1969. V. 203. № 1. P. 237–260.
16. *Campbell F.W., Robson J.G.* Application of Fourier analyses to the visibility of gratings // *J. Physiol.* 1968. V. 197. P. 551–566.
17. *Wilson H.R.* Development of spatiotemporal mechanisms in infant vision // *Vision Res.* 1988. V. 28. P. 611–628.
18. *Polat U., Sagi D.* Lateral interactions between spatial channels: Suppression and facilitation revealed by lateral masking experiment // *Vision Res.* 1993. V. 23. № 7. P. 993–999.
19. *Коскин С.А., Войко Э.В., Шелепин Ю.Е.* Современные методы измерения разрешающей способности зрительной системы // *Оптический журнал*. 2008. Т. 75. № 1. С. 22–27.
20. *Bondarko V.M., Danilova M.V.* What spatial frequency do we use to detect the orientation of a Landolt C? // *Vision Res.* 1997. V. 37. P. 2153–2156.
21. *Бондарко В.М., Семенов Л.А.* Ориентационная избирательность и острота зрения у школьников и взрослых // *Физиология человека*. 2017. Т. 43. № 2. С. 1–7.