

УДК 621: 385.832.5; 383.292

Сравнение абсолютной чувствительности адаптированного к темноте глаза и глаза, оснащенного камерой на основе матрицы ПЗС с умножением электронов

© 2018 г. В. Н. Васильев*, доктор техн. наук, А. С. Тибилев**, канд. физ.-мат. наук

*Университет ИТМО, Санкт-Петербург

**АО «Государственный оптический институт им. С.И. Вавилова», Санкт-Петербург

E-mail: editor@soi.spb.ru

Поступила в редакцию 02.10.2017

На основе предложенной модели работы сетчатки адаптированного к темноте глаза проведены расчет абсолютной чувствительности глаза и ее сравнение с чувствительностью камеры на основе охлаждаемой матрицы ПЗС с умножением электронов. Показано, что предельно низкие наблюдаемые яркости в обоих случаях совпадают. Указаны основные факторы, обеспечивающие высокую чувствительность зрения: молекулярный приемник света, большая площадь приемника со специальной системой подавления шумов, отсутствие потерь на рассеяние при ночном зрении.

Ключевые слова: зрение, темновая адаптация, порог восприятия, рецептивное поле.

Коды OCIS: 040.1240, 040.3780, 330.0330

Один из авторов несколько лет тому назад уже обращался к данной теме [1]. Существует несколько причин, чтобы вернуться к ней.

- Обсуждение с коллегами предыдущей статьи убедило нас в необходимости отойти от старой психофизической парадигмы поиска энергетического порога чувствительности глаза и перейти к поиску пороговой чувствительности по яркости объекта.

- В ходе тех же обсуждений было высказано справедливое замечание о слишком поверхностной оценке световых потерь в глазе, связанных, как известно, с рассеянием на роговице и хрусталике. Выполненные теперь оценки вынесены в приложение и демонстрируют возможность пренебречь этими «потерями» при расчетах в основной части статьи.

- Физиологи получили новые результаты, важные для построения математической модели работы сетчатки [2].

- Несколько улучшились камеры на основе приборов с зарядовой связью (ПЗС) с умножением электронов (*Electron-multiplying charge-coupled device*, EMCCD) — по-прежнему лучшего по чувствительности класса приборов для визуализации мало освещенных сцен.

С последнего пункта и следует начать, взяв за образец одну из лучших серийных камер h-nu 512 фирмы NuVu [3].

ШУМЫ ПРИЕМНИКОВ

Эквивалентная шумовая освещенность

Охлаждаемая до $-90\text{ }^{\circ}\text{C}$ матрица 512×512 этой камеры имеет элементарные приемники площадью $s_M = (16 \times 16)$ мкм² с квантовым выходом $k_M = 0,9$, низкий темновой ток ($i_d = 0,0002$ эл/(пиксел с)). Но для принятой нами длительности формирования сигнала $\tau = 0,03$ с (обоснование «длительности кадра» приведено ниже) основным источником шумов, ограничивающим чувствительность этого приемника, является специфический для приборов с зарядовой связью СИС-шум (*clock-induced charges*), характеризующийся вероятностью появления шумового электрона при сканировании 1 пиксела ($q = 0,001$ эл/пиксел). Переходя к традиционной характеристике класса фотоприемников эквивалентной шумовой освещенности (*equivalent background illumination*, ЕБИ), получаем $\mu_M = q/(\tau k_M s_M) = 1,4 \times 10^4$ фотонов/(с см²).

Здесь уместно оценить аналогичную величину для палочек — фоторецепторов адаптированного к темноте глаза. Глаз устроен так, что основным шумом палочек являются так называемые «ложные (или темновые) фотоны» — стандартные электрические импульсные сигналы, принципиально не отличимые от сигнала, формирующегося при поглощении палочкой фотона: процессы их формирования идентичны за исключением первого толчка, связанного у ложного фотона с температурным возбуждением. Поток таких ложных фотонов равен $i_R = 6,3 \times 10^{-3}$ импульса/с на палочку [4]. В той же работе определен квантовый выход палочки $k_R = 0,7$. Вопрос о площади, которую надо приписать палочке, чтобы получить соответствующую ЕВІ, решается не так просто, как в случае матрицы. Палочки представляют собой цилиндры диаметром всего 2 мкм и длиной порядка 60 мкм. Они довольно плотно упакованы (с зазором от половины до четверти диаметра) и ориентированы параллельно в направлении распространения света в сетине. Свет, даже попав в зазор между двумя палочками, отражаясь от них, будет, в конечном счете, поглощен одной из палочек (как в бархате). Поэтому ЕВІ палочек следует считать по формуле $\mu_R = i_R \rho_R / k_R$, где ρ_R — число палочек на единицу площади сетины. В наиболее чувствительной к свету зоне сетины $\rho_R = (1-1,4) \times 10^7$ палочек/см² [5], таким образом $\mu_R = 1,1 \times 10^5$ фотонов/(с см²). То есть ЕВІ сетины, работающей при температуре +36 °С, всего в 8 раз хуже, чем ЕВІ матрицы, охлажденной до -90 °С.

Преимущество фоторецепторов сетчатки

Правда, если сравнивать «темновой ток» палочек не с СІС-шумами, от которых инженеры рано или поздно, наверное, избавятся, а с темновым током приемников матрицы, то соответствующие ЕВІ будут отличаться на три порядка в пользу матрицы ЕМССD. Но следует отметить, что это преимущество матрица получает только за счет глубокого охлаждения. Если воспользоваться обычно применяемой для кремниевых приемников оценкой: при снижении температуры приемника на 20 °С темновой ток падает на порядок — «кремниевая сетчатка» при температуре тела дала бы ЕВІ порядка 10⁸ фотонов/(с см²). Значение ЕВІ, полученное выше для палочек, такая «сетчатка» могла бы иметь только при охлаждении приблизительно до -30 °С. Эта полезная особенность палочек связана с глубоким различием физической природы процессов фотоизомеризации и фотопроводимости, лежащих в основе функционирования рецепторов сетчатки и приемников матрицы соответственно. Различие это иллюстрируется рис. 1. На рис. 1а представлена двухуровневая молекулярная система, с фотовозбуждения которой квантом энергии $h\nu$ (h — постоянная М. Планка, ν — частота)

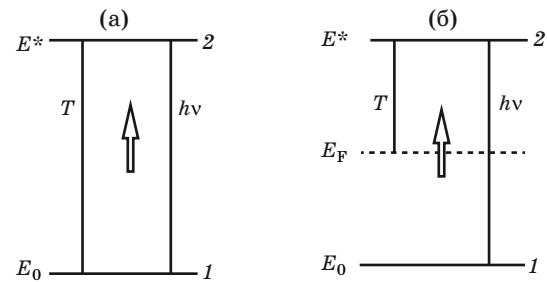


Рис. 1. Преимущество молекулярного приемника. Двухуровневая молекулярная система (а), схема уровней полупроводникового приемника (б). T и $h\nu$ — пути заселения состояния E^* через тепловое и фотонное возбуждение соответственно, E_F — уровень Ферми.

та) начинаются фотоизомеризация и вся последующая цепочка химических и электрохимических превращений, приводящая к формированию нервного импульса. И фотовозбуждение, и тепловое возбуждение происходят здесь с уровня 1 на уровень 2. На рис. 1б представлена схема заселения зоны проводимости в полупроводнике при фотовозбуждении. Здесь тепловое возбуждение происходит с уровня Ферми, расположенного у чистого кремния в середине запрещенной зоны. Очевидно, что в случае видимого света тепловые возбуждения будут происходить тут намного чаще (чаще приблизительно в $\exp(h\nu/2k_B T)$ раз, где k_B — постоянная Больцмана, T — температура).

К сожалению, полностью преимущество молекулярного приемника в сетине не реализуется: в многоатомной молекуле ретинола тепловая фотоизомеризация может происходить и обходными путями [6]. Но сетине три порядка по темновому току при прочих равных условиях выиграть у кремниевой матрицы все же удастся.

Тепловые шумы

С тепловым движением зарядов связан еще один фундаментальный шум — шум сопротивления при преобразовании токового сигнала в сигнал напряжения. В случае ПЗС он включен в шумы считывания и является препятствием для работы матрицы ПЗС в режиме счета фотонов. Внутреннее усиление в матрицах ЕМССD позволяет существенно снизить этот шум по сравнению с рассмотренными выше собственными шумами приемника (во взятом нами за образец приборе среднеквадратическое отклонение этого шума не превышает нескольких процентов от амплитуды фотоэлектрона и эта помеха подавляется практически без ущерба для сигнала). Подобный по природе непрерывный шум генерируется в палочке как тепловой шум мембраны (оболочки палочки), преобразующей флуктуации тока ионов через оболочку в локальные флуктуации разности потенциалов на мембране. Здесь среднеквадратическое откло-

нение этих флуктуаций достигает уже 25% от разности потенциалов, генерируемой фотоном [4], и природа предусмотрела механизм его подавления: синапс, соединяющий палочку с расположенной ниже по нервному тракту биполярной клеткой, устроен так, что пропускает импульсы, индуцированные фотонами и «ложными фотонами», и дискриминирует меньшие по амплитуде выбросы теплового шума [7]. Но при этом, как показано ниже, теряется и почти половина фотонов сигнала.

Оценим порог дискриминации шумов в синапсе рецептор — биполяр палочки, необходимый для снижения вероятности ложных сигналов от непрерывной составляющей шумов палочки до значения, на порядок меньшего вероятности генерации ложного фотона. Предполагая нормальное распределение амплитуды шумов и сигналов, и приняв среднюю амплитуду сигнала за единицу, сначала по вероятности ложного фотона $P_f = 6,3 \times 10^{-3} \text{ с}^{-1}$ и среднеквадратическому отклонению непрерывных шумов $\sigma_f = 0,25$ [4] оценим значение порога дискриминации Q из равенства

$$\text{erfc}\left(\frac{Q}{\sigma_f}\right) = 0,1P_f.$$

В результате оценки $Q = 0,96$. Зная среднеквадратическое отклонение генерируемого фотоном сигнала $\sigma_s = 0,22$ [4] и значение Q , можно оценить вероятность K преодоления этого порога дискриминации самим сигналом

$$K = \text{erfc}\left(\frac{Q-1}{\sigma_s}\right).$$

В результате оценки $K = 0,6$, что обеспечивает преодоление барьера в синапсе в среднем 6-ти из 10 поглощенных сетчаткой при экспозиции фотонов (рис. 2). Фактически это снижает квантовый

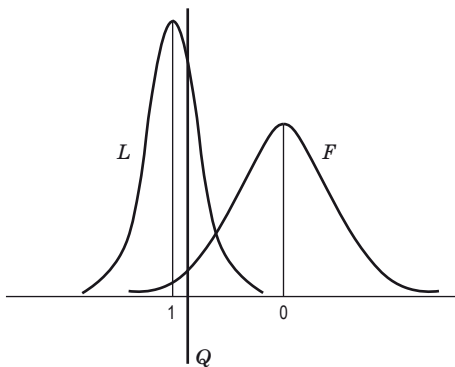


Рис. 2. Подавление тепловых шумов мембраны палочки при амплитудной дискриминации в синапсе палочка — биполяр палочки. F — распределение по амплитуде шумов мембраны, L — распределение по амплитуде фотонных сигналов, Q — уровень дискриминации.

выход палочки на уровне первого синапса с 0,7 до 0,4 (но при расчете ЕВІ значение квантового выхода следует оставить прежним).

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ КАМЕРЫ

Эквивалентная шумовая яркость

Освещенность μ имеет тот недостаток, что является смешанной характеристикой, отображающей как свойства объекта, изображенного на матрице (яркость изображения B), так и свойства изображающей оптики (пропускание оптики g , параметр Ω , равный квадрату отношения диаметра действующего отверстия объектива к его фокусному расстоянию); $\mu = Bg\Omega$. В конкретной системе приемник/оптика g и Ω имеют известные значения, поэтому в ней в качестве характеристики шумов приемника можно ввести понятие эквивалентной шумовой яркости (ЭШЯ). Она рассчитывается как $B_M = (\mu_M/\Omega_M)g_M$ в случае фотоэлектрической матрицы и $B_R = (\mu_R/\Omega_R)g_R$ — в случае ретины, где Ω_M , g_M и Ω_R , g_R — соответствующие характеристики формирующей изображение оптики. Эквивалентная шумовая яркость — это яркость такого объекта, изображение которого, заполняя всю площадь приемника, при используемой оптике создает сигнал, эквивалентный шумовому. Это удобная характеристика, так как сразу дает представление о доступных данному приемнику (и используемой оптике) объектах наблюдения: при яркости таких объектов B_p выполняются условия $B_p > B_M$, $B_p > B_R$.

Значение параметра Ω объектива является обычно компромиссом между качеством изображения и его «энергообеспеченностью». В случае оптики глаза при темновой адаптации зрачка этот компромисс достигнут при значении $\Omega = 0,1$ — вполне приемлемом и для широкопольных ночных объективов. В дальнейших расчетах будет использовано это общее значение $\Omega = \Omega_M = \Omega_R$. Значения g_M и g_R будут приняты обычные для хорошей оптики $g_M = g_R = 0,9$ (см. Приложение).

Критерий чувствительности камеры

Ввести понятие ЭШЯ было тем более полезно, что при сравнении матрицы и ретины по чувствительности будут сопоставляться, прежде всего, пороговые яркости доступных им для наблюдения объектов. Правда, само понятие «доступности наблюдения» весьма неоднозначно, находясь зачастую в зависимости даже от смыслового содержания изображения. Воспользуемся по возможности наиболее простой трактовкой этого понятия.

Чтобы изображения объектов, имеющих во всех частях одинаковую яркость B , расположенных на фоне с яркостью, равной нулю, считать доступ-

ными наблюдению, должны выполняться два условия.

- Вероятность P_s регистрации фотона на выходе матрицы или на входе зрительного нерва от каждого целиком заполненного изображением элементарного приемника (соответствующего пикселу изображения) за время кадра $\tau = 0,03$ с должна быть $P_s > 0,68$. Опыт показывает, что простые объекты при отсутствии в их изображении 30% пикселов распознаются достаточно хорошо. Обоснование выбранной длительности кадра будет приведено ниже.

- Вероятность регистрации фотона в пикселе, соответствующем «изображению» фона, за кадр не должна превышать значения $P_f = 0,01$. Психологические опыты (компьютеризированный вариант Голлин-теста с попикселно случайным однородным фоном) [8] показывают, что при приближении к критическому уровню помех, соответствующему 1% от площади экрана, резко возрастает трудность распознавания предлагаемого в тесте разрывно-контурного объекта, — фон начинает «запутывать» воображение испытуемого. Обеспечение «инсайта» опознавания — несомненно одна из основных задач ночного зрения и следует ожидать, что устройство этого зрения обеспечивает фон, не превышающий критический (что является рекомендацией и для устройств ночного электронного зрения). И действительно, такая однопроцентная вероятность фоновых помех проявляется в статистике ложных сигналов в психологических опытах по определению пороговой энергии наблюдения световых вспышек аккомодированным к темноте глазом [9, 10].

Используя пуассоновское распределение фотонов и предполагая его таким же у шумов приемников, воспользуемся известной формулой

$$P = \sum_{m=1}^{\infty} \frac{(N)^m}{m!} \exp(-N)$$

вероятности регистрации в каком-либо эксперименте одного или более фотонов при условии, что

в среднем в таких экспериментах регистрируется N фотонов, и получим для приемников с площадью S_i следующие выражения:

$$P_{if} = \sum_{m=1}^{\infty} \frac{(k_i \tau \Omega g_i B_i S_i)^m}{m!} \exp(-k_i \tau \Omega g_i B_i S_i), \quad (1)$$

$$P_{iL} = \sum_{m=1}^{\infty} \frac{\left(k_i \tau \Omega g_i S_i B_i \left(1 + \frac{B_{pi}}{B_i} \right) \right)^m}{m!} \times \exp \left(-k_i \tau \Omega g_i S_i B_i \left(1 + \frac{B_{pi}}{B_i} \right) \right), \quad (2)$$

где i означает «M» в случае фотоэлектрической матрицы и «R» в случае сетчатки.

Отдельного обсуждения требует используемая в формулах длительность кадра τ . Порядок этой величины известен из ощущения наблюдателем минимального времени между двумя разрешаемыми вспышками низкой интенсивности на темном фоне — 100 мс. Но при исследовании энергетического порога восприятия приходится руководствоваться более строгими критериями: уже в первых психологических опытах по определению этого порога [10, 11] выяснилось, что он, начиная с 10–20 мс, заметно повышается с увеличением длительности предъявляемого наблюдателю стимула-вспышки (при 100 мс он уже удваивается). С тех пор в соответствующих опытах используются вспышки, не превышающие по длительности 10 мс, но учитывая необходимость сравнивать глаз с фотоэлектрическими камерами, работающими обычно в телевизионном стандарте, далее используется «компромиссное» значение длительности кадра $\tau = 30$ мс. Подтверждение принятому значению этого параметра можно найти и в современных исследованиях [12]. При обсуждении результатов расчета этот вопрос будет рассмотрен еще раз.

Численные значения используемых величин сведены в табл. 1.

Таблица 1. Используемые в расчетах параметры EMCCD-камеры и глаза

| Параметры | Камера | Глаз |
|--|--|---|
| ЕВІ, фотонов/(с см ²) | $1,4 \times 10^4$ | $1,1 \times 10^5$ |
| ЭШЯ, фотонов/(с ср см ²) | $1,6 \times 10^5$ | $1,2 \times 10^6$ |
| Квантовый выход приемника | 0,9 | 0,4 |
| Пропускание оптической системы | 0,9 | 0,9 |
| Площадь элементарного приемника, см ² | $2,6 \times 10^{-6}$ (без биннинга), $4,1 \times 10^{-5}$ (биннинг 4×4) | $1,0 \times 10^{-4}$ (уединенное рецептивное поле), $5,0 \times 10^{-4}$ (переложение 5 рецептивных полей) |
| Параметр Ω | 0,1 | 0,1 |
| Длительность кадра, с | 3×10^{-2} | 3×10^{-2} |

Чувствительность фотоэлектронной камеры

Если площадь элементарного приемника задана, уравнение (1) носит проверочный характер, проясняющий, можно ли с таким приемником удовлетворить второе из выдвинутых выше условий наблюдаемости объекта. Если же площадь приемника можно проектировать, то приравняв левую часть уравнения к 0,01, его можно использовать для определения оптимальной S_i . Так, подставив, в качестве примера, в правую часть уравнения (1) параметры приемника выбранной нами камеры, получаем значение $P_{Mf} = 9,7 \times 10^{-4}$, с избытком обеспечивающее принятое ограничение на фоновый шум. Приравняв левую часть в уравнении (2) $P_{ML} = 0,68$ и решая его относительно B_{pM} , получаем $B_{pM} = 1,8 \times 10^8$ фотонов/(с ср см²). Но из уравнения (2) видно, что увеличив площадь приемника до предела, обеспечивающего $P_{Mf} = 0,01$ (53×53 мкм²), можно получить на порядок меньшее значение предельной яркости $B_{pM} = 1,6 \times 10^7$ фотонов/(с ср см²). Во взятой за образец камере к этому идеалу можно приблизиться, воспользовавшись предусмотренным в ней режимом биннинга 4×4 (размер элементарного приемника 64×64 мкм). Размерность матрицы, правда, снизится до 128×128 , но размерность «матрицы» глаза при ночном зрении имеет приблизительно такое же значение. Фоновый шум при предлагаемом биннинге чуть выйдет за установленную ему границу ($P_{Mf} = 0,014$), пороговая же яркость снизится до $B_{pM} = 1,1 \times 10^7$ фотонов/(с ср см²).

Доступный режим биннинга 8×8 выбранной камеры уже неприемлем: в этом режиме $P_{Mf} = 0,06$, т.е. далеко выходит за принятый уровень шумов. Для дальнейшего обсуждения устройства ретины здесь будет полезно рассмотреть один из приемов, позволяющих в подобном режиме «сверхбиннинга» все же «неограниченно» увеличивать площадь элементарного приемника и снижать предельную яркость, не выходя за установленные рамки фоновых шумов. Поставим на выходе матрицы дискриминатор, считывающий с ячейки сигнал только в том случае, если он соответствует двум или более электронам в ячейке, тогда уравнения (1) и (2) преобразуются к виду

$$P_{if} = \sum_{m=2}^{\infty} \frac{(k_i \tau \Omega g_i B_i S_i)^m}{m!} \exp(-k_i \tau \Omega g_i B_i S_i), \quad (3)$$

$$P_{iL} = \sum_{m=2}^{\infty} \frac{\left(k_i \tau \Omega g_i S_i B_i \left(1 + \frac{B_{pi}}{B_i} \right) \right)^m}{m!} \times \exp \left(-k_i \tau \Omega g_i S_i B_i \left(1 + \frac{B_{pi}}{B_i} \right) \right). \quad (4)$$

Из уравнения (3) при отвергнутом ранее режиме биннинга 8×8 , подставив соответствующее зна-

чение S_M , получаем приемлемый уровень шумов $P_{Mf} = 1,8 \times 10^{-3}$. Соответственно из уравнения (4), приравняв $P_{ML} = 0,68$, получаем снижение пороговой яркости в 2 раза — до $B_{pM} = 5,7 \times 10^6$ фотонов/(с ср см²). По этому пути можно двигаться и дальше, повышая, например, порог дискриминации до 3, 4 и так далее электронов и увеличивая площадь элементарного приемника, хотя выигрыш в пороговой яркости при этом становится все меньше и меньше. Кроме того начинают нарастать технические и тактические трудности: увеличение размеров элементарного приемника, матрицы, оптики, охлаждающей системы. Видимо, в этом причина отсутствия в камерах при развитой системе биннинга встроенных дискриминаторов и использования описанного приема как штатного. Но в сетчатку, как можно увидеть дальше, первый эффективный шаг подобного приема встроен и используется как «штатный».

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ГЛАЗА

Элементарный низкоуровневый фотоприемник ретины

Если элементарным приемником ретины считать минимальный ее элемент, преобразующий попавший на него свет в электрический потенциал, распространяющийся далее от него в виде нервного импульса, то такой приемник — зрительная палочка. Но правильнее, как при биннинге, элементарным приемником считать всю совокупность элементов, формирующих сигнал зрительного нерва, определяющий яркость соответствующего пиксела складывающегося в нашем сознании изображения, т.е. так называемое «рецептивное поле ганглиозной клетки» — фрагмент сетчатки, состоящий из 1–1,5 тысяч палочек. Таким образом, сетчатка напоминает матрицу зрительных палочек в режиме «сверхбиннинга». И действительно, если бы все связанные с ложными фотонами шумовые нервные импульсы палочек рецептивного поля сошлись в соответствующем зрительном нерве, уровень шума был бы слишком велик. Положим среднее число палочек в рецептивном поле одной ганглиозной клетки равным $N = 1,2 \times 10^3$, тогда, воспользовавшись данными, использованными при расчете ЕВИ ретины, получаем площадь такого рецептивного поля $S_R = 10^{-4}$ см². Подставив это значение площади и остальные необходимые параметры ретины в формулу (1) получаем $P_{Rf} = 0,12$. Это более чем на порядок превышает принятый выше основанный на экспериментальных данных порог приемлемых фоновых шумов. Первое, что в связи с этим можно предположить — это результат действия обычного встроенного в ретину механизма подавления фона: разделение каждого рецептивного поля на две части — центральную

и периферийную, и последующую компенсацию «прямого» сигнала от первой «непрямым» сигналом второй (за счет его преобразования в так называемых «горизонтальных связях»). Но этот механизм не может работать при низком уровне фона: например, при делении рецептивного поля на две равные части вероятность появления ложного фотона в какой-нибудь из них за время кадра становится 0,07, а их появления одновременно в обеих частях — $(0,07)^2$. То есть компенсация ложного фотона возможна не более чем в 5 случаях из 100. Такой механизм остается бессмысленным и при освещенностях, соответствующих пороговым интенсивностям (легко показать, что вероятность компенсации равна в этом случае 0,1). Более того, он становился бы вредным, сокращая в 2 раза полезную площадь рецептивного поля, но исследования показали [13, 14], что при темновой адаптации площадь периферии и сигналы от нее резко сокращаются и «прямой» сигнал формирует все рецептивное поле.

Можно предположить, что снижение шумов — результат (как и в рассмотренном выше освоении «сверхбиннинга» в фотоэлектрической матрице) действия амплитудного дискриминатора. Но положение такого дискриминатора в сетине долго не удавалось найти.

Формирование сигнала, приходящего в основание зрительного нерва, проиллюстрировано рис. 3. От палочек до зрительного нерва, сходясь, сигналы проходят через 4 слоя синапсов [15]. Свою функцию предполагаемый дискриминатор может выполнить, располагаясь в II, III или IV слое синапсов. Анализ данных психофизических исследований [16] указывал на III слой как наиболее вероятное место его расположения. Действительно, синапс III слоя (между амакриновой клеткой A11

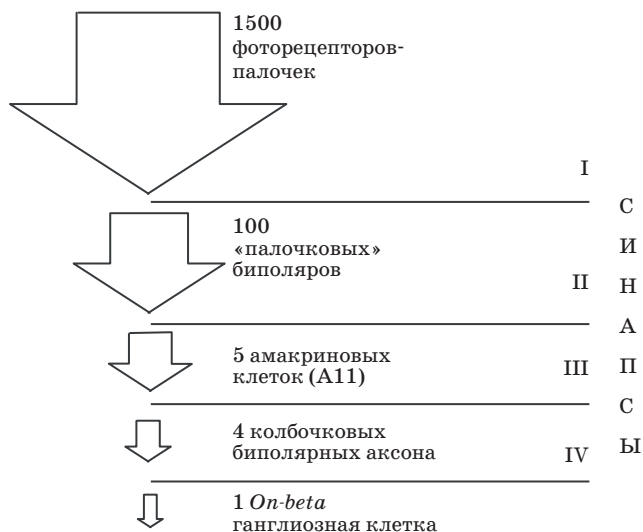


Рис. 3. Схема конвергенции сигналов в палочковой составляющей сетины.

и аксоном биполяра колбочек), как выяснилось недавно [2], в условиях темновой адаптации глаза и предельно низких интенсивностей оказался дискриминатором нервных импульсов по амплитуде с порогом, по-видимому, «×2». То есть импульс от одного фотона, поступающий на амакриновую клетку от биполяра палочек, не проходит через этот синапс, но суммарный сигнал от 2 и более фотонов — проходит. Это открытие имеет важное значение для понимания механизма реализации высокой чувствительности глаза.

Воспользуемся справедливой для пуассоновского распределения общей формулой

$$P_n = 1 - \left[1 + \sum_{m=1}^{n-1} \frac{\left(\frac{N \cdot s}{S} \right)^m}{m!} \right] \exp(-N) \quad (5)$$

вероятности регистрации n и более фотонов в одной из одинаковых ячеек с площадью s в эксперименте, в котором на суммарную площадь всех ячеек S в среднем падает N фотонов.

Так как возбуждение в зрительном нерве возникает, стоит двум или более шумовым или сигнальным нервным импульсам пройти хотя бы через один из пяти синапсов амакриновая клетка A11 — аксоны биполяра колбочек, вероятности таких событий будут иметь вид

$$P_{Rf} = 1 - \left[1 + k_R \tau \Omega g_R B_R s_R \right]^{s_R} \times \exp(-k_R \tau \Omega g_R B_R s_R), \quad (6)$$

$$P_{Rs} = 1 - \left[1 + k_R \tau \Omega g_R B_R \left(1 + \frac{B_{pR}}{B_R} \right) s_R \right]^{s_R} \times \exp \left[-k_R \tau \Omega g_R B_R \left(1 + \frac{B_{pR}}{B_R} \right) s_R \right]. \quad (7)$$

По формуле (6) получаем приемлемое значение $P_{Rf} = 1,7 \times 10^{-3}$, по (7) — пороговую яркость $B_{pR} = 3,7 \times 10^7$ фотонов/(с см² ср), приближающуюся к пороговым яркостям выбранной за образец камеры.

Описанные элементарные приемники на основе «уединенного» рецептивного поля ганглиозной клетки существуют, но только на периферии основного массива палочек.

Элементарный приемник на основе переложения рецептивных полей

С точки зрения ограничения, наложенного нами на фоновые шумы, чувствительность элементарного приемника может быть еще увеличена либо за счет увеличения рецептивного поля отдельной ганглиозной клетки, либо за счет сложения сигналов

нескольких соседних ганглиозных клеток. Действительно, полученное значение $P_{Rf} = 1,7 \times 10^{-3}$ в несколько раз меньше ограничивающего предела. Объединим, например, сигналы от 5 соседних рецептивных полей (т.е. 25 амакриновых клеток): вероятность фонового шума согласно выражению (6) останется приемлемой — $P_{Rf} = 8 \times 10^{-3}$, а пороговая яркость согласно выражению (7) снизится в 2,6 раза и станет $B_{pR} = 1,4 \times 10^7$ фотонов/(с ср см²). То есть при таком объединении пороговая яркость адаптированного к темноте глаза была бы всего в 1,3 раза больше пороговой яркости выбранной EMCCD-камеры в режиме 4×4 биннинга.

Может показаться удивительным, но этот «ход» действительно реализован в сетчатке и при этом достаточно оригинальным способом: рецептивные поля не растут, сигналы от них не складываются, а эффект достигается пространственным перемешиванием в режиме темновой адаптации нескольких соседних рецептивных полей [17], исключая пространственное разрешение в пределах участка сетчатки, занятого рецептивными полями входящих в этот пул ганглиозных клеток. Разница с традиционным способом интегрирования — сложением сигналов соседних пикселей, проявится в формируемом изображении: вспышки от пороговых пар фотонов не будут синхронно возникать в этих пикселях, а будут блуждать между ними случайным образом. Такими перемешанными рецептивными полями покрыта большая часть выделенной под палочки, «ночной», поверхности ретины.

Наблюдаемая в устройстве «ночной» ретины тенденция повышения чувствительности за счет увеличения площади элементарного приемника приводит в конечном итоге к резкому ухудшению углового разрешения ночного зрения по сравнению с дневным. В перемешанном рецептивном поле пяти ганглиозных клеток размещается порядка 6000 палочек и угловой размер пиксела становится в рамках редуцированной оптической схемы глаза $\alpha = 46'$, что соответствует наблюдаемому на

практике угловому разрешению 40–50' при ночном зрении [18, 19].

Рассчитанные значения минимальных наблюдаемых яркостей во всех рассмотренных случаях сведены в табл. 2.

Сравнение с экспериментом

Основные экспериментальные работы по определению пороговой яркости глаза были выполнены в середине прошлого века и развивались в двух направлениях. В первой группе работ ставилась цель выявить минимальную наблюдаемую яркость в рамках наблюдений и угловые размеры объектов. Для этого приходилось увеличивать время наблюдения и угловые размеры объектов. В качестве примера достаточно привести результат одного из таких исследований [20], часто упоминаемого в связи с обнаруженной в нем уникально низкой наблюдаемой пороговой яркостью — $1,5 \times 10^5$ фотонов/(с ср см²), или 0,2 мкнт. Результат этот получен при наблюдении стимула с угловым размером 42° и временем «рассматривания» 5 с. Очевидно, что такое значительное (почти на 2 порядка) уменьшение пороговой яркости относительно значения той же величины, рассчитанного выше для элементарного приемника при наблюдении 1 кадра, связано с пространственно-временным усреднением по потоку кадров. Если выполнить численно это усреднение при принятых здесь размерах элементарного приемника, длительности кадра и рассчитанном уровне фоновых шумов сетчатки, в работе [20] порог наблюдения соответствует 14%-му контрасту. Согласно принятой в исследовании модели такое интегрирование должно происходить вне ретины, т.е. в зрительных отделах мозга. Разумеется, такая возможность — это еще одно замечательное свойство зрения, но к предпринимаемому здесь сравнению работы глаза и камеры оно имеет косвенное отношение: подобное интегрирование можно проделать, повысив чувствительность за счет пространственно-временного разрешения, и с кадрами на выходе камеры. Такого рода обратка не может нарушить обнаруженного паритета чувствительности камеры и глаза: как почти

Таблица 2. Сравнение минимальной яркости, наблюдаемой глазом и EMCCD-камерой

| Параметры | Камера без биннинга | Камера с биннингом 4×4 | Сетчатка из уединенных рецептивных полей | Переложение 5 рецептивных полей |
|--|----------------------------|---------------------------|--|---------------------------------|
| Яркость минимальная, фотоны/(с см ² ср), (мкнт) | $1,8 \times 10^8$ (196) | $1,1 \times 10^7$ (12) | $3,7 \times 10^7$ (40) | $1,4 \times 10^7$ (15) |
| Энергетический порог (на зрачке) возбуждения пиксела изображения за кадр, фотоны | 1,4 | 1,3 | 11 | 21 |
| Вероятность ложного сигнала в пикселе за кадр с $\tau = 30$ мс | $9,7 \times 10^{-4}$ | $1,4 \times 10^{-2}$ | $1,7 \times 10^{-3}$ | 8×10^{-3} |

всегда бывает с датчиками, их чувствительность определяется соотношением сигнал/шум на первом каскаде преобразователя — в нашем случае в кадре на выходе матрицы или ретины.

Возвращаясь к экспериментам, во второй группе работ ставилась цель выявить минимальную порцию световой энергии, вызывающую зрительное ощущение. Для этого приходилось, наоборот, уменьшать угловые размеры объектов и время наблюдения, не превышающего длительности кадра (!). Хотя пространственно-временные масштабы в большинстве выполненных по этому направлению экспериментов меньше используемых в представленных здесь расчетах, но сопоставление результатов возможно благодаря действующим на этих масштабах законам Рикко и Блоха–Шарпантье. (Это эмпирические законы, отражающие тот факт, что при уменьшении размера или длительности стимула ниже некоторого предела пороговая энергия обнаружения светового импульса не меняется). Прежде всего, из этого сопоставления следует, что принятые в данной работе значения длительности кадра $\tau = 0,03$ с и углового размера элементарного приемника $\alpha = 46'$ находятся в согласии с результатами экспериментов. (Соответствующие значения трактуются в экспериментах как наибольшие значения углового размера и длительности стимула, при которых еще выполняются законы Рикко и Блоха–Шарпантье соответственно [18, 19].)

Сложнее разобраться с вопросом о соответствии экспериментальным данным рассчитанной минимальной наблюдаемой яркости. Минимальная яркость в нашем случае связана с минимальной порцией фотонов n на входе зрачка, приходящейся на элементарный приемник и вызывающей зрительное ощущение в месте его расположения, соотношением

$$B_{\text{pR}} = \frac{n}{\tau S_{\text{R}} \Omega}. \quad (8)$$

Но величина n , чаще всего определяемая в экспериментах этого направления, до сих пор не имеет общепризнанного значения — даже в наборе «классических» экспериментов, упоминаемых обычно в обзорах. Ее значение, полученное разными группами, меняется в несколько раз от $n = 25\text{--}30$ [21, 22], близких к рассчитанным в настоящей работе (обратный счет по формуле (8) от вычисленной здесь минимальной яркости дает $n = 21$), до $n = 90\text{--}100$ [10, 19]. Велик разброс и в сериях экспериментов одной группы.

В рамках предлагаемой модели причина такой неопределенности ясна: если при яркости, много меньшей пороговой, редко наблюдаемые сигналы от элементарного приемника были связаны с возбуждением 1 или 2 ганглиозных клеток, входящих в пул приемника, с ростом яркости стимула,

предлагаемого наблюдателю, тот все чаще наблюдает яркие вспышки одновременно от 3, 4 и даже 5 ганглиозных клеток. Опыт психофизических исследований показывает, что наблюдатель склонен считать яркие вспышки, пропуская слабые [9], отчего порог смещается в сторону больших яркостей (и, соответственно, больших n). Действительно, специальные инструкции [23] наблюдателю помогали снизить порог в 2–3 раза, но к времени этого исследования основной экспериментальный материал в этой области был уже собран. В рамках данной модели был проведен расчет порогового B_{pR} при условии, что наблюдатель будет засчитывать только самые яркие вспышки с участием всех 5 ганглиозных клеток пула элементарного приемника. При этом получилась пороговая яркость, соответствующая $n = 95$.

При таком состоянии экспериментального материала приходится довольствоваться тем, что, как и следовало ожидать, рассчитанный порог наблюдаемости оказался нижней границей совокупности его измеренных значений.

Наблюдение объектов с угловым размером менее $46'$. «Ночезрительные» трубы

Результат таких наблюдений зависит от степени «перемешанности» рецепторов внутри области элементарного приемника. Многократное подтверждение закона Рикко [20] показывает, что в масштабе от 6 до $40'$ они совершенно перемешаны, т.е. в этих пределах для возбуждения пиксела за время кадра на элементарный приемник должно придти одно и то же число фотонов, независимо от того, какую часть элементарного приемника займет такое малоугловое изображение. Тогда очевидно, что пороговые яркости будут расти пропорционально отношению площади элементарного приемника к площади изображения меньше, чем площадь элементарного приемника. С этим явлением было связано применение в парусном флоте так называемых «ночезрительных» подзорных труб.

Раннее обнаружение парусным военным кораблем противника было важным тактическим преимуществом. На море довольно часто возникают такие благоприятные метеоусловия и условия освещения, что в дневное время с мостика можно обнаружить парусный корабль по появлению из-за горизонта только верхней части его парусов. Это соответствует расстоянию приблизительно в 30 км, и парус представляется пятном с угловым размером порядка $4\text{--}6'$. В звездную, но безлунную ночь это пятно должно иметь яркость изображения этого паруса приблизительно 50 мкнт, превышающую рассчитанную здесь яркость, предельно низкую для глаза. Но из-за углового размера, в 10 раз меньшего углового размера элементарного ночного

приемника ретины, пороговая яркость этого паруса станет в 100 раз больше его истинной яркости и глазом он останется невидимым. Если же для наблюдения за горизонтом применить подзорную трубу с десятикратным или большим увеличением, обеспечивающим изображение паруса на сетчатке с угловым размером $46'$ и более, яркость изображения перейдет границу пороговой яркости и парус станет видимым. Очевидно, что в описанной процедуре объектив трубы должен быть не менее 8–10 см в диаметре. Польза от «ночезрительной» трубы распространяется и на другие ситуации: например, обнаружение пенных бурунов на рифах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненный расчет показал, что в первичных (сформированных на выходе матрицы или ретины за 1 кадр с максимальным разрешением) изображениях чувствительность к предельно низкой яркости объектов невооруженного, но полностью адаптированного к темноте глаза не ниже чувствительности глаза, вооруженного современной оптико-электронной камерой с охлаждаемой кремниевой матрицей. Отсутствие подавляющих шумов охлаждения компенсируется в глазе использованием пока не существующего в технике типа приемника — молекулярного.

Важную роль в этом паритете сыграло также превышение на порядок площади элементарного ночного приемника глаза над площадью элементарного приемника типовой кремниевой матрицы при одинаковой, свойственной ночному зрению размерности поля зрения (близкой к стандарту 128×128 пикселей) и одинаковом уровне шумов. Не в последнюю очередь это преимущество реализуется в ретине без увеличения шума за счет использования в каждом элементарном приемнике ретины нелинейных элементов, подавляющих шумов.

Показано, что с природы можно снять обвинение в нелепом устройстве глаза: сочетании очень чувствительного приемника — ретины и плохой, сильно рассеивающей оптики. Справедливое, вообще-то, в случае дневного зрения высокого разрешения представление о больших энергетических потерях из-за рассеяния света в роговице и хрусталике на ночное зрение не распространяется: из-за узкой индикатрисы рассеяния 90% рассеянного света остается в пределах $46'$ — углового размера элементарного приемника «ночной» ретины.

Выявленный паритет аккомодированного к темноте зрения и оптико-электронных камер довольно устойчив. Радикально, например на порядок, повысить пороговую яркость камеры можно, только увеличив на порядок площадь элементарного приемника, и, соответственно, чтобы не уменьшить поле зрения, увеличив размер матрицы. Правда,

для этого, при сохранении высоких требований к фоновым шумам, необходимо на порядок повысить шумов. Все эти возможности есть уже сейчас (составные матрицы, усиленный биннинг, охлаждение фотокатода в матрице EBCCD (*Electron bombardment charge coupled devices*) и пр.), но при этом придется увеличивать на порядок мощность криогенной системы и габариты оптической системы (чтобы сохранить светосилу и угловое разрешение). Частично (увеличение площади элементарных приемников и матрицы) описанная программа уже реализована в больших специальных камерах, например, для обсерваторий, но вряд ли их стоит сравнивать с глазом.

На практике из-за неудобства процедуры темновой адаптации глаза (до часа предварительной выдержки в темноте, неустойчивость к засветкам) при деятельности в условиях низкой освещенности предпочтение отдается камерам и подобным им устройствам. Выстояв в сложной конкуренции с техникой по приемнику, ночное зрение проигрывает из-за отсутствия в нем кнопки «включить». Несомненным преимуществом электронного зрения является возможность получения цветных изображений уже при яркостях, чуть превышающих пороговые. Наверное, к преимуществам камеры следует отнести возможность осознанной и свободной обработки первичного изображения, в то время как первичное низкоуровневое изображение после ретины обрабатывается в значительной степени подсознательно по, возможно, совершенному, но жесткому алгоритму. Единственное, что сейчас может внушить оптимизм любителям натуральных средств — это нарастающая угроза использования мощных радиоэлектронных помех против, в частности, и оптико-электронных устройств. Для зрения в силу электро-фотохимического принципа его функционирования эти помехи пока безопасны.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Оценка влияния на изображения простых объектов рассеяния света на роговице и хрусталике глаза

Оценка энергетических потерь на рассеяние при изображении на сетчатке точечного источника света

Везде при дальнейших оценках будет использоваться модель глаза с сетчаткой, представляющей собой шаровой сегмент с центром кривизны в формирующем изображение и одновременно рассеивающем зрачке. К этой конструкции привязывается соответствующая сферическая система координат с осью, совпадающей с оптической осью глаза. Для упрощения выкладок радиус кривизны сетчатки полагается равным 1. Тогда в силу симметрии доля $\delta I/I$ падающего в глаз потока света I

от помещенного на оптической оси точечного источника, рассеиваемая в зрачке под углом θ к оси в пределах от $\theta + d\theta/2$ до $\theta - d\theta/2$, равна

$$\frac{\delta I}{I} = \eta(\theta) \sin \theta d\theta,$$

где $\eta(\theta)$ — хорошо исследованная для глаза индикатриса рассеяния [24]. Для оценок ее можно экстраполировать двумя функциями

$$\begin{aligned} \eta_1 &= 0,138\theta^{-1,8} \text{ при } \theta < 1,75 \times 10^{-3} \text{ рад} \\ &\text{(т.е. меньше } 6'), \\ \eta_2 &= 1,5 \times 10^{-3} \theta^{-2} + 5 \times 10^{-5} \theta^{-3} \text{ при } \theta > 1,75 \times 10^{-3} \text{ рад} \\ &\text{(т.е. больше } 6'). \end{aligned}$$

Для оценки полной энергии рассеянного света I_d можно воспользоваться выражением

$$I_d = 2\pi I \left[\int_{\theta_{\min}}^{0,00175} \eta_1(\theta) \sin \theta d\theta + \int_{0,00175}^{\pi} \eta_2(\theta) \sin \theta d\theta \right]. \quad (1n)$$

В качестве минимального угла θ_{\min} естественно взять половину дифракционного угла, которая при умеренных освещенностях (диаметр зрачка 3 мм) и длине волны $\lambda = 0,5$ мкм равна $20''$. Рассеяние резко падает с ростом θ , поэтому во втором интеграле верхним пределом можно положить $\pi/6$ (при уменьшении верхнего предела с 30 до 25° значение I_d уменьшается всего на тысячную). При этих условиях оказывается $I_d = 0,77I$, причем свет, рассеянный в углы меньше $6'$ — составляет $0,54I$, а в большие углы — $0,23I$. Полученное значение I_d соответствует общепринятому представлению о рассеянии в зрачке 75% попадающего в глаз света.

Но следует обратить внимание на то, что рассеяние в основном перераспределяет световые потоки в угловых пределах, малых по сравнению с интересующим нас угловым разрешением ночного зрения. Поставив верхним пределом во втором интеграле формулы (1n) половину углового размера элементарного приемника аккомодированного к темноте глаза ($23'$), получаем, что за этот предел рассеивается только 9% света, поступающего в глаз от точечного источника.

Оценка параметров ореола вокруг изображения круга на сетчатке, возникающего из-за рассеяния света на роговице и хрусталике глаза

Представим изображение на сетчатке круга с центром на оптической оси глаза угловым размером $2J$ и яркостью B в виде совокупности малых площадок, положение которых определяется в принятой системе координат зенитным и азимутальными углами i и α . Интенсивность света, формирующего изображение этого элемента, равна

$$\delta I_{i\alpha} = \frac{I \sin i d\alpha}{\int_0^J di \sin i \int_0^{2\pi} d\alpha},$$

где I — интенсивность света, формирующего изображение круга.

Параллельный пучок света, распространяющийся вдоль оси и формирующий центральную точку круга, проходя через зрачок, формирует на сетчатке симметричное поле рассеянного света. Представим его в виде совокупности вложенных друг в друга усеченных шаровых сегментов. Выберем один из них, характеризуемый зенитным углом его положения θ и угловой шириной $d\theta$. Каждый из формирующих изображение круга пучков образует такое же сегментированное поле рассеянного света, как и центральный пучок, но наклоненное и смещенное относительно центрального поля. Часть сегментов этого наклонного поля (соответствующих углам рассеяния от $(\theta - i)$ до $(\theta + i)$) пересечет выбранный центральный сегмент θ , и в местах пересечения интенсивность рассеянного из наклонного пучка света создаст вклад в интенсивность рассеянного света в сегменте θ . Рассмотрев геометрию этих пересечений, можно показать, что отношение этого вклада к полной интенсивности света, распространяющегося в наклонном сегменте, зависит только от i . Тогда весь вклад δI_θ рассеянного из формирующих изображение круга пучков света в освещение сегмента θ можно получить, умножив суммарную интенсивность рассеянного света от каждого из этих пучков (для $(\theta - J) > 6'$ — интересующей нас области внешнего ореола вблизи границы изображения)

$$\delta I_{i\alpha} \int_{\theta-i}^{\theta+i} \left(1,5 \frac{10^{-3}}{x^2} + 5 \frac{10^{-5}}{x^3} \right) 2\pi \sin x dx,$$

на отношение площади сегмента θ к суммарной площади наклонных сегментов этого пучка

$$\frac{2\pi \sin \theta d\theta}{4\pi \theta i},$$

и проинтегрировав полученное произведение по всем пучкам

$$\begin{aligned} \delta I_\theta &= I \left(\frac{d\theta \sin \theta}{\theta \int_0^J di \sin i} \right) \times \\ &\times \int_0^J di \frac{\sin i}{2i} \int_{\theta-i}^{\theta+i} dx \left(1,5 \frac{10^{-3}}{x^2} + 5 \frac{10^{-5}}{x^3} \right) 2\pi \sin x. \end{aligned} \quad (2n)$$

Учитывая, что

$$\delta I_\theta = B_\theta s 2\pi \sin \theta d\theta, \quad I = Bs 2\pi \int_0^J di \sin i,$$

где s — площадь зрачка, получаем отношение яркости ореола к яркости изображения круга на сетчатке

$$\frac{B_\theta}{B} = \frac{\pi}{\theta} \int_0^J di \frac{\sin i}{i} \int_{\theta-i}^{\theta+i} dx \left(1,5 \frac{10^{-3}}{x^2} + 5 \frac{10^{-5}}{x^3} \right) \sin x.$$

Взяв круг интересующего нас углового размера $2J = 46'$ (размер элементарного приемника при ночном зрении, см. основную статью), получаем, что яркость

ореола на угловом расстоянии $6'$ от края изображения составляет всего 2,3% от яркости самого изображения (с учетом снижения яркости изображения из-за рассеяния). На угловом расстоянии в $2J$ яркость ореола снижается уже до 0,8% яркости изображения (т.е. становится меньше предполагаемой эквивалентной яркости собственных шумов ретины, см. основную статью).

Проинтегрировав в формуле (2п) правую часть по всем θ от $(J + 6')$ до $\pi/6$, получим оценку уменьшения яркости изображения круга за счет потерь на рассе-

яние — 8,1%. Таким образом, принятое для зрения с предельным разрешением значение потерь на рассеяние в 75% на ночное зрение не распространяется: при ночном зрении «пропускание» оптической системы глаза можно положить равным 0,9–0,8, т.е. порядка потерь в объективах приборов.

Сделанная оценка позволяет считать влияние рассеяния на формирование на сетчатке «пороговых» изображений слабым, а расчеты, выполненные в основной статье без учета рассеяния, достоверными.

ЛИТЕРАТУРА

1. Нестеров В.К., Тиболов А.С., Шелепин Ю.Е. Сравнение характеристик поля зрительных рецепторов и матриц фотоэлектрических приемников при предельно низких освещенностях // Оптический журнал. 2009. Т. 76. № 7. С. 61–69.
2. Ala-Laurila P., Rieke F. Coincidence detection of single-photon responses in the inner retina at the sensitivity limit of vision // Current Biology. 2014. V. 24. № 24. P. 2888–2898.
3. <http://www.nuvucameras.com/>
4. Baylor D.A., Nunn B.J., and Schnapf J.L. The photocurrent, noise and spectral sensitivity of rods of the monkey macaca fascicularis // J. Physiol. 1984. V. 357. P. 575–607.
5. Osterberg G. Topography of the layer of rods and cones in the human retina // Acta Ophthal Suppl. 1935. V. 6. P. 1–103.
6. Ala-Laurila P., Donner K., and Koskelainen A. Thermal activation and photoactivation of visual pigments // Biophysical J. 2004. V. 86. June. P. 3653–3662.
7. Okawa H. and Sampath A.P. Optimization of single-photon response transmission at the rod-to-rod bipolar synapse // Physiology. 2007. V. 22. August. P. 279–286
8. Шелепин К.Ю., Пронин С.В., Шелепин Ю.Е. Распознавание фрагментированных изображений и возникновение «инсайта» // Оптический журнал. 2015. Т. 82. № 10. С. 72–80.
9. Barlow H.B. Retinal noise and absolute threshold // JOSA. 1956. V. 46. № 8. P. 634–639.
10. Hecht S., Schlaer S., Pirenne M.H. Energy, quanta, and vision // J. Gen. Physiol. 1942. V. 25. P. 819–840.
11. Graham C.H., Margaria R. Area and the intensity-time relation in the peripheral retina // Am. J. Physiol. 1935. V. 113. P. 299.
12. Herrick R.M. Increment thresholds for multiple identical flashes in the peripheral retina // JOSA. 1983. V. 63. № 10. P. 1261–1265.
13. Peichl L., Wässle H. The structural correlate of the receptive field centre of alpha ganglion cells in the cat retina // J. Physiol. 1983. V. 341. P. 309–324.
14. Jensen R.J. Involvement of glycinergic neurons in the diminished surround activity of ganglion cells in the dark-adapted rabbit retina // Vis Neuro Sci. 1991. V. 6. P. 43–53.
15. Sterling P., Freed M.A., and Smith R.G. Architecture of rod and cone circuits to the on-beta ganglion cell // J. Neuroscience. 1988. V. 8. № 2. P. 823–842.
16. Тиболов А.С., Шелепин Ю.Е. Сравнение результатов психофизических и физиологических исследований порога зрительного восприятия // Сенсорные системы. 2013. Т. 27. № 3. С. 271–276.
17. DeVries S.H., Baylor D.A. Mosaic arrangement of ganglion cell receptive fields in rabbit retina // J. Neurophysiol. 1997. V. 78. P. 2048–2060.
18. Глезер В.В., Подвигин Н.Ф. Световая чувствительность зрительной системы / Физиология сенсорных систем. Ч. 1. Физиология зрения. Под ред. Гершуни Г.В. М.: Наука, 1971. 211 с.
19. Barlow H.B. Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities // J. Physiol. 1958. V. 141. P. 337–350.
20. Denton E.J., Pirenne M.H. The absolute sensitivity and functional stability of the human eye // J. Physiol. 1954. V. 123. P. 417–442.
21. Bouman M.A. and Van der Velden H.A. The two-quanta explanation of the dependence of the threshold values and visual acuity on the visual angle and the time of observation // JOSA. 1947. V. 37. № 11. P. 908–919.
22. Bouman M. A. and Van der Velden H.A. The quanta explanation of vision and the brightness impression for various times of observation and visual angles // JOSA. 1948. V. 38. № 3. P. 231–236.
23. Sakitt B. Counting every quantum // J. Physiol. 1972. V. 223. P. 131–50.
24. Vos J.J. On the cause of disability glare and its dependence on glare angle, age and ocular pigmentation // Clin. Exp. Optom. 2003. V. 86. № 6. P. 363–370.