



СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ



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



НАУКА
— 1727 —



СОДЕРЖАНИЕ

Т. 38. N 2

ОБЗОРЫ

К вопросу о специфике реакции нейронов слуховой системы наземных позвоночных на видовые коммуникационные стимулы (аналитический обзор)

Н. Г. Бибиков 3

Клиническая физиология центральных отделов зрительной системы

Н. К. Серова 28

ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Оцелли насекомых: экология, физиология, морфология вспомогательной зрительной системы

И. Ю. Северина, Е. С. Новикова, М. И. Жуковская 35

СЛУХОВАЯ СИСТЕМА

Определение пола диктора по характеристикам голоса на фоне шума многоголосия

О. В. Лабутина, С. П. Пак, Е. А. Огородникова 54

ТЕХНИЧЕСКОЕ ЗРЕНИЕ

Распознавание проективно преобразованных плоских фигур. XVII. Привлечение теоремы взаимности Плюккера для описания овалов с внешней фиксированной точкой

П. П. Николаев 62

ЮБИЛЕИ

Алексей Иванович Чуличков

94

CONTENT

V. 38. N 2

REVIEWS

The characteristic features of the auditory neurons responses in terrestrial vertebrates to species-specific communication calls (analytical review)

N. G. Bibikov 3

Clinical physiology of the central parts of the visual system

N. K. Serova 28

VISUAL SYSTEM

Insect ocelli: ecology, physiology, and morphology of the accessory visual system

I. Yu. Severina, E. S. Novikova, M. I. Zhukovskaya 35

AUDITORY SYSTEM

Identification of speaker gender by voice characteristics under background of multi-talker noise

O. V. Labutina, S. P. Pak, E. A. Ogorodnikova 54

COMPUTER VISION

Recognition of projectively transformed planar figures. XVII. Using Plucker's reciprocity theorem to describe ovals with an external fixed point

P. P. Nikolaev 62

ANNIVERSARIES

Aleksey I. Chulichkov 94

К ВОПРОСУ О СПЕЦИФИКЕ РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ НА ВИДОВЫЕ КОММУНИКАЦИОННЫЕ СТИМУЛЫ (АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР)

© 2024 г. Н. Г. Бибиков^{1, 2, *}

¹ Акустический институт им. акад. Н. Н. Андреева
117036, Москва, ул. Шверника, 4, Россия

² Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН
127051, Москва, Большой Каретный пер., 19, Россия

* E-mail: nbibikov1@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.01.2024 г.

После доработки 07.02.2024 г.

Принята к публикации 25. 03.2024 г.

Одной из основных функций сенсорных систем является осуществление внутривидового общения, которое часто проходит путем обмена коммуникационными звуковыми сигналами. Естественно возникает гипотеза о том, что излучение и прием этих сигналов должны быть согласованы. В самом деле, обычно наблюдается сходство характеристик звуков видового общения и приемных устройств слухового анализатора. Однако степень такого соответствия в нейронных структурах головного мозга остается предметом оживленных дискуссий. В обзоре рассматриваются исследования, направленные на решение вопроса о специализированном кодировании видовых сигналов у разных наземных позвоночных. В течение многих десятилетий исследователи стремились найти нейроны, служащие детекторами сигналов внутривидового общения. Однако анализ литературы не выявляет существования областей прямого слухового пути, специализированных для выделения только этой категории звуков. Представляется, что функция нейронов, составляющих его ядра, состоит в выделении особенностей временного течения звуков, воспринятых слуховым нервом. Этот процесс осуществляется на обучаемых синаптических связях в процессе перманентной эволюции, определяемой сенсорным окружением. В центральных отделах могут формироваться динамически организуемые ансамбли нейронов, синхронно реагирующих при действии определенного звука. Такие ансамбли могут рассматриваться в качестве выходных структур слухового анализатора, определяющих восприятие сигнала и моторные реакции организма.

Ключевые слова: корковый нейрон, видовой коммуникационный звук, прямой слуховой путь, синхронизированный нейронный ансамбль

DOI: 10.31857/S0235009224020017 **EDN:** DDVFSN

ВВЕДЕНИЕ

Слуховая система играет значительную роль как в пищевом и охотничьем поведении животных, так и при внутривидовом общении. Если при поиске пищи животному обычно надо различать разнообразные стимулы, то при видовом общении или поиске полового партнера набор возможных сигналов обычно сравнительно невелик. Несомненно, анализ конкретных видовых коммуникационных сигналов имеет важное экологическое значение для многих видов позвоночных, включая людей, иных приматов, хищников, грызунов, амфибий и рептилий.

При этом звуки внутривидового общения, которые обычно называются коммуникационными, должны быть выделены из звукового окружения

и привести к ответной реакции со стороны реципиента. Для обеспечения эффективной связи и ослабления шума разумно согласовать параметры принимающего устройства и излучаемого сигнала (Endler, 1993). Такое согласование может быть довольно грубым, ограничиваясь достижением приблизительного соответствия спектров, но может быть и более тонким, учитывающим разные частотно-временные параметры излучаемого звука.

Множество поведенческих экспериментов продемонстрировали преимущество использования коммуникационных звуков для исследования реакций целостного организма при решении поведенческих задач распознавания. В нейрофизиологических экспериментах также иногда удавалось показать преимущество именно

коммуникационных видовых сигналов для вызова реакции нейронов.

Однако до сих пор остается нерешенным вопрос о наличии в прямом слуховом пути наземных позвоночных, от слухового нерва и до коры, ядер или зон, узкоспециализированных для обработки таких звуков. Согласно иному взгляду, в прямом слуховом пути коммуникационные сигналы анализируются принципиально теми же механизмами, которые существуют и для анализа иных сложных звуков. Только в мультисенсорных высших отделах мозга или даже в структурах, получающих от них эфферентные связи, реализуются условия, при которых возбуждение определенного ансамбля клеток ведет к поведенческой реакции животного.

На наш взгляд, именно последнее предположение подтверждается большим объемом литературы, описывающей особенности нейронного кодирования различных акустических особенностей воспринимаемого сигнала. То, каким образом критически важные для поведения звуки внутривидового общения представлены в активности нейронов на этапах слуховой обработки у разных животных, является предметом данного обзора.

Хотя и остается еще много неясных вопросов, имеющиеся данные не противоречат гипотезе о том, что описание коммуникационных звуков нейронами прямого слухового пути наземных позвоночных осуществляется посредством общих механизмов анализа сложных слуховых образов. Поскольку обычно коммуникационные звуки представляют собой комбинации спектрально-временных характеристик, правдоподобность последней позиции подтверждается анализом большинства публикаций. Остается в значительной мере открытым вопрос о роли генетического фонда, обучения, памяти и непосредственного слухового опыта в обработке этих сигналов (Poremba et al., 2013).

Заметим, что мы не анализируем эту проблему в отношении такой специализированной группы позвоночных, как птицы с их весьма разнообразными и видоспецифичными звуковыми сигналами.

БЕСХВОСТЫЕ АМФИБИИ

Интересно отметить, что именно бесхвостые амфибии, относительно слуховых способностей которых еще до сороковых годов прошлого столетия существовали серьезные сомнения (Adrian, 1938), стали едва ли не первыми животными, у которых начали проводить специальные исследования связи между особенностями

слуховой системы и экологически значимыми видовыми коммуникационными звуками.

Первоначальные сомнения слуховых возможностей этих животных определялись отсутствием их видимой реакции на предъявление даже весьма интенсивных шумовых или тональных отрезков. Однако когда к 60-м годам двадцатого столетия в качестве стимулов начали использовать видовые коммуникационные сигналы, исследователи обнаружили выраженные поведенческие реакции лягушек как на брачные сигналы самцов, так и на некоторые иные коммуникационные сигналы.

Примерно в то же время были начаты и корректные работы по регистрации импульсной активности нейронов слуховой системы этих животных. В 1965 г. были описаны реакции одиночных нейронов слухового центра среднего мозга (полукружного торуса) лягушки-быка на искусственные тональные звуки (Potter, 1965), а в 1968 г. была опубликована работа, которая на несколько десятков лет во многом определила направление работ большинства зарубежных авторов, исследовавших слуховую систему этих животных (Frishkopf et al., 1968).

Даже в названии этой публикации “Нейронное кодирование в слуховой системе лягушки-быка — подход с точки зрения поставленной цели” постулировалась теснейшая связь слухового анализа с восприятием коммуникационного сигнала. На самом деле авторам удалось получить довольно надежную поведенческую реакцию самцов этого животного (ответное кваканье) в ответ на воспроизводимый через громкоговоритель коммуникационный сигнал другого самца.

В дальнейшем еще более убедительную и направленную реакцию исследователи обнаружили и подробно изучили у самок разнообразных мелких амфибий, обычно относящихся к семейству квакш (*Hyladae*), которые двигались к источнику звуков, издаваемых самцами. Таким образом, высокая селективность поведенческих ответов на коммуникационные сигналы была прекрасно аргументирована. Особенно четко она проявлялась именно в брачном поведении самок.

Фактически все последующие годы акустическую коммуникацию амфибий зарубежные авторы рассматривали главным образом с точки зрения нейробиологии брачного поведения (Ryan, Rand, 1993; Wilczynski, Ryan, 2010). Известно, что у большинства видов самцы собираются вместе в предполагаемых зонах спаривания, издавая характерные звуки, которые обычно называются брачными криками. Эта акустическая коммуникация служит как для привлечения самок,

так и для мечения территории. У многих видов этот сигнал можно использовать в поведенческих экспериментах с самцами, издающими ответное кваканье, или с самками, направленно движущимися к источнику брачного крика. Для определения чувствительности амфибий к параметрам коммуникационных сигналов были разработаны различные методические приемы (Бибиков, 2019).

Задолго до проведения успешных поведенческих экспериментов физиологами и анатомами было установлено, что во внутреннем ухе бесхвостых амфибий имеется, по меньшей мере два приемника звуковых колебаний. Один из них (базиллярный сосочек) обычно настроен на восприятие довольно узкого диапазона высоких частот (как правило, выше 1 кГц), а другой (амфибиальный сосочек), имеющий выраженную тонотопическую организацию, воспринимает более низкочастотные сигналы. Конкретные спектральные характеристики каждого из приемников и степень перекрытия их частотных диапазонов существенно различаются у разных видов.

Именно на этих результатах базировалась гипотеза, выдвинутая в работе (Frishkopf et al., 1968; Capranica, Moffat, 1983). Предполагалось, что после периферического разделения сигналов по спектру в слуховом центре среднего мозга (полукружный торус) должны превалировать элементы, осуществляющие нелинейное суммирование сигналов от двух сосочков или даже реагирующие только на эти сигналы. Очевидно, что эта гипотеза была навееяна очень популярной в те годы работой, касающейся выделения детекторов пятна в зрительной системе лягушек (Lettvin et al., 1959).

Сколь-нибудь подробной экспериментальной апробации гипотезы, выдвинутой в работе (Frishkopf et al., 1968), о выделении коммуникационных сигналов лягушки-быка (*Rana c. catesbeiana*) в нейронах прямого слухового пути этого животного за счет резкого усиления ответа именно на сумму двух частотных компонент коммуникационного стимула так и не появилось.

В пионерской работе, посвященной активности нейронов полукружного торуса, такие нейроны описаны не были (Potter, 1965), а дальнейшей проверки этой простой и привлекательной гипотезы именно на лягушке-быке так и не появилось, что можно расценивать как косвенное ее опровержение.

Наиболее выраженная разница в спектральных параметрах базиллярного и амфибиального сосочков наблюдается у некоторых представителей квакш, причем именно у тех видов, самки которых часто использовались в успешных

поведенческих экспериментах. Естественно, что изучение реакций нейронов основного слухового центра этих объектов на синтетические сигналы, состоящие из двух частотных компонент (соответственно оптимальных для базиллярного и амфибиального сосочков), представляло особый интерес для проверки гипотезы, выдвинутой в работе (Frishkopf et al., 1968).

Такое систематическое исследование было выполнено только в 2017 г. на зеленой квакше (*Hyla cinerea*) (Lee et al., 2017). Коммуникационный сигнал самцов этого животного характеризуется выраженными спектральными максимумами на частотах 0.9 и 2.7 кГц, что приблизительно соответствует характеристикам соответственно амфибиального и базиллярного сосочков. Распределение оптимальных частот нейронов полукружного торуса также имеет максимумы приблизительно на тех же частотах.

Авторы обнаружили, что предъявление тональной пары, включающей и высокочастотные, и низкочастотные компоненты, нередко вызывает довольно резкие нелинейные эффекты в одиночных нейронах полукружного торуса. Однако при этом только в 6.4% случаев ответ на пару оказался выше суммы ответов на каждый из сигналов в отдельности. Еще столько же отвечали приблизительно линейной суммацией, а во всех остальных случаях ответ на пару был слабее суммы ответов на два тона.

Поскольку большинство клеток демонстрировало тормозные эффекты при действии одного из составляющих пары, ответ на пару мог оказаться даже слабее, чем на предъявление одного из тонов. Можно констатировать, что по прошествии более чем полувека после выдвижения изложенной гипотезы свидетельств ее реализации в нейронах прямого слухового пути амфибий обнаружено не было.

Однако в публикации, посвященной регистрации суммарных ответов таламических ядер этого объекта, были приведены единичные примеры суммарных вызванных потенциалов, в которых ответ на сумму компонент был существенно выше ответов на каждый компонент в отдельности (Mudry, Capranica, 1987).

После этого последовала еще одна работа, в которой также в таламусе, а возможно, и в претектальных ядрах леопардовой лягушки (*Rana p. pipiens*), были описаны нейроны, реакция которых на пару тональных сигналов также существенно превышала ответы на каждый из тонов в отдельности (Fuzessery, Feng, 1983).

Нелишне обратить внимание на то, что у лягушки-быка этот эффект наблюдался при периодах

предъявления сигналов, составляющих десятки или даже сотни секунд (Mudry, Capranica, 1987), что позволяет связать эффекты скорее с гормональной, чем с чисто нейронной функцией.

Что касается леопардовой лягушки, то в публикациях, описывающих реакции на звук в прекальных и таламических ядрах этого объекта (Fuzessery, Feng, 1983; Hall, Feng, 1987), период предъявлений не был указан, но, судя по незначительному числу усредняемых ответов, он также была крайне велик. К сожалению, дальнейших исследований того, как обеспечиваются моторные реакции амфибий на звуковые стимулы, и принимают ли в них участие некие, не нейронные этапы, до сих пор не осуществлено.

Надо отметить, что среди европейских бесхвостых амфибий обычно не наблюдали столь резкой дифференциации одиночных нейронов слуховой на две группы с различными частотами настройки. Особенно заметно это для обычной бурой травяной лягушки (*Rana t. temporaria*), у которой спектральный максимум коммуникационного сигнала брачного хора самцов находится в районе 600 Гц, т. е. в частотном диапазоне между приемными структурами амфибиального и базилярного сосочков (Бибиков, 1974).

У озерной лягушки (*Rana r. ridibunda*) и в основном коммуникационном сигнале, и в распределении характеристических частот одиночных нейронов бимодальность спектрального состава налицо. Однако в прямом слуховом пути выраженной фасилитации ответа при суммировании низкочастотных и высокочастотных составляющих этого сигнала нам выявить не удалось. Единственная область, в которой мы отмечали уверенную фасилитацию нейронных ответов на отрезки, содержащие низко- и высокочастотные составляющие, находилась в истмальной зоне, получающей эфферентные выходы из полукружного торуса (Бибиков, 2002). Не исключено, что у этого объекта выделение коммуникационных сигналов осуществляется не в центральных отделах головного мозга, а в эфферентных путях, идущих от полукружного торуса непосредственно к ядрам, связанным с моторной активностью.

Были также попытки получить свидетельства того, что в слуховой системе выделяются не спектральные, а временные особенности видового коммуникационного сигнала. Такие исследования проводили с двумя видами серых квакш, сигналы которых существенно различались по частоте модуляции. Хотя и было отмечено некоторое предпочтение ответов нейронов слухового центра к временным параметрам видового сигнала, это предпочтение являлось только

количественным и не очень ярко выраженным (Gupta et al., 2021).

При изучении реакций на амплитудно-модулированные сигналы у озерной лягушки были отмечены клетки, оптимально реагирующие в диапазоне частот модуляции, характерном для коммуникационного сигнала. Более того, это предпочтение иногда проявлялось и в наличии периодической составляющей фоновой импульсной активности клеток (Bibikov, 1993).

Работ, посвященных прямой регистрации нейрональных ответов на коммуникационные сигналы у различных видов амфибий, довольно много. Приблизительное соответствие излучаемых и воспринимаемых звуков отмечено в большинстве опубликованных работ. Заметим, что оно может возникать и из простых физических соображений, связывающих массу тела с размерами тимпанальной мембраны и голосовых связок (Tonini et al., 2020). В то же время мне не известны работы, в которых были бы описаны выраженные детекторы, возбуждающиеся только при действии видового коммуникационного сигнала или очень близких к нему моделей.

Типичный пример такого исследования был проведен на нейронах полукружного торуса европейской озерной лягушки (*Rana r. ridibunda*). Ответы регистрировались при воздействии пяти видовых коммуникационных сигналов, из которых два были видоспецифичными (Бибиков, 1987). Можно было отметить некоторое преимущество видовых сигналов над сигналами, характерными для симпатрических видов, однако избирательность была далеко не полной. Сходная ситуация наблюдается и у близкой по экологии американской леопардовой лягушки.

Хотя у большинства видов бесхвостых частотные диапазоны звуков, воспринимаемых амфибиальным и базилярным сосочками, разделены, даже соответствие этих диапазонов с параметрами коммуникационного крика встречается далеко не во всех случаях.

Одно из наиболее ярких несоответствий параметров коммуникационного видового сигнала и воспринимающей слуховой системы описано у двух видов брахицефальных лягушек. Эти животные генерируют негромкие узкополосные высокочастотные звуки. При этом в соответствующем частотном диапазоне их пороги слуха настолько высоки, что, судя по всему, слышать эти сигналы они не способны (Goutte et al., 2017).

Столь же очевидное несоответствие наблюдается и у австралийской квакши (*Amolop storrentis*) (Zhao et al., 2016). У этих лягушек есть выраженный максимум слуховой чувствительности

в районе 1.5–2 кГц. Между тем коммуникационный сигнал является весьма узкополосным с частотой в районе 4 кГц, т. е. в том диапазоне, в котором пороги слуховой чувствительности резко повышены.

Отметим также, что в недавних поведенческих экспериментах не всегда выявляли достоверное предпочтение самок именно к сигналу самцов собственной популяции. Так, были проведены поведенческие исследования вида *Pleurodema thaul*, распространенного от Патагонии до Мексики вдоль тихоокеанского берега Южной Америки (Velásquez et al., 2015; 2018). Параметры коммуникационного сигнала, издаваемого самцами этого вида, сильно различаются в разных популяциях этого ареала, однако в поведенческих экспериментах все самки предпочитают сигналы самцов наиболее южной популяции.

Столь же подробный анализ и сопоставление излучаемых и воспринимаемых сигналов было осуществлено для комплекса популяций подвидов *Allobates femoralis*, распространенных на большой территории в бассейне Амазонки (Betancourth-Cundar et al., 2016). В этом случае также соответствие излучаемых животными сигналов и воспринимающей их слуховой системой реципиента оказалось далеко не оптимальным. Примерно такая же картина далеко не полного соответствия слуховой чувствительности с параметрами излучаемого сигнала наблюдали у разных видов семейств круглоязычных амфибий (*Alytes*), распространенных в средиземноморском бассейне (Penna et al., 2015).

Кроме того, необходимо отметить, что некоторые амфибии способны довольно существенно менять параметры излучаемых сигналов в зависимости от внешних условий (Ziegler et al., 2011). Соответствующей подстройки системы, воспринимающей звуки, отмечено не было.

Довольно неожиданные результаты были недавно получены на полуводной лягушке *Xenopus laevis* методом регистрации отоакустической эмиссии на частоте кубичного комбинационного тона (Cobo-Cuan, Narins, 2020). Подчеркивается, что у животных этого вида самцы и самки издают различающиеся по спектру звуки. При этом авторы отмечают, что звуки самцов оптимально воспринимаются самками, и наоборот. Этологическое преимущество такого подхода не вполне очевидно. Кроме того, частотные характеристики слуха, оцененные данным методом, довольно существенно отличаются от тех, которые были получены путем регистрации вызванных слуховых потенциалов (Bibikov, Elepfandt, 2005).

Подводя итоги, можно сделать вывод о том, что в прямом слуховом пути бесхвостых

амфибий, несмотря на многочисленные попытки, не было отмечено нейронов, которые можно было бы характеризовать в качестве детекторов видового коммуникационного сигнала. Однако спектральные особенности приемных устройств обычно (хотя и не всегда) согласованы с характеристиками излучаемых звуков.

Несомненно, на заключительном уровне прямого слухового пути, которым у амфибий является, видимо, полукружный торус, проходит эффективное кодирование многих временных особенностей разнообразных сигналов. К числу таких особенностей относятся время нарастания и спада огибающей (Bibikov, Grubnik, 1997); глубина и частота амплитудной модуляции (Bibikov, Nizamov, 1996; 2017); наличие шумовой составляющей модулирующей функции (Bibikov, 2002) и ряд других параметров.

РЕПТИЛИИ

Крайне слабо исследованы нейрональные реакции на видовые коммуникационные сигналы у рептилий, хотя некоторые виды этих животных имеют в своем репертуаре неплохо выраженные звуки внутривидового общения. Обычно для изучения соответствия звукоизлучающих и звуковоспринимающих структур у этих животных использовали довольно простые методики регистрации суммарных потенциалов или оценки частотной характеристики колебаний приемного устройства — тимпанальной мембраны животного.

Надо отметить, что современные рептилии характеризуются чрезвычайным разнообразием приемных устройств и сенсорного нейронного представления слуховой информации. После своего появления в раннем меловом периоде они быстро разделились на несколько семейств, что привело к чрезвычайной вариативности как периферических, так и центральных отделов слуховой системы.

Морфология основного рецептора звуковых колебаний — базилярного сосочка специфична для каждого семейства и нередко различается даже у разных видов одного и того же рода. Предполагается, что входные характеристики слуховой системы могли оказаться сравнительно нейтральными по отношению к давлению отбора, причем такая независимость привела к огромному разнообразию наблюдаемых периферических устройств. При этом нет специальных оснований полагать, что наблюдаемое разнообразие приемников тесно связано со специфической видовой акустической коммуникацией. Конечно, грубое соответствие спектрального состава излучаемых

животным сигналов и частотных характеристик слухового восприятия обычно (хотя и не всегда) имеет место, однако более тонких корреляций обнаружить не удается.

Исследование реакции нейронов слуховой системы рептилий до сих пор находится в зачаточном состоянии, так что характер их реакции на видовые коммуникационные сигналы довольно трудно проследить. Однако в ряде работ исследовали соответствие спектра видовых акустических сигналов общим характеристикам слуховой системы — частотным параметрам тимпанальной мембраны или суммарным, вызванными потенциалами разных отделов слуховой системы. Как правило, исследования ограничивались только сравнением частотных свойств излучаемых и воспринимаемых звуков.

Известно, что среди ящериц наиболее разнообразными звуки издают различные гекконы, которые имеют и неплохие слуховые способности. Неоднократно предпринимались попытки найти соответствие между спектром излучаемого исследуемым видом звукового сигнала и частотным диапазоном воспринимаемых звуков. Подобное совпадение постулировалось даже в названии одной из работ, в которой сравнивали параметры излучаемого звука с пороговой кривой суммарного вызванного ответа нейронов ствола мозга на тональные отрезки у геккона *Gekko subpalmatus* (Chen et al., 2016).

Это соответствие на самом деле сводилось исключительно к ослаблению мощности излучаемого сигнала на высоких частотах там, где слуховая чувствительность снижается у большинства ящериц. В оптимальном частотном диапазоне этих животных 1–2.5 кГц пороги вызванного ответа были примерно постоянны, а мощность излучаемого сигнала значительно возрастала с частотой. Фактически максимум спектральной плотности звука 3 кГц приходился уже на начало участка повышения порогов. Примерно такие же результаты с неполным соответствием слуховой чувствительности спектру видового коммуникационного сигнала были получены и у других видов гекконов.

Несколько неожиданно у одной из австралийских групп безногих пипоподов, принадлежащих к тому же семейству *Geckonidae*, частотный диапазон слуха, определяемый в данном случае по вызванным ответам слухового нерва, был существенно расширен, иногда достигая 15–20 кГц. При этом оптимум слуховой чувствительности соответствовал 4–5 кГц, а спектральный максимум излучаемого звука был около 8 кГц (Manley, Kraus, 2010). Тот факт, что у этих животных, по сравнению с другими представителями

семейства, диапазон воспринимаемых звуков и спектр излучения сместились в высокочастотную сторону, может рассматриваться как косвенное свидетельство искомого соответствия излучающих и приемных систем.

Интересно, что у одного из видов аноловых ящериц (*Anolis carolinensi*), принадлежащих к семейству *Polychrotidae* и вовсе не издающих никаких коммуникационных звуковых сигналов, частотный диапазон слуховой чувствительности также существенно расширен, достигая 10–12 кГц (Brittan-Powell et al., 2010).

В Чили есть две популяции ящериц одного вида, ареалы обитания которых пространственно сильно разделены. Коммуникационные сигналы у этих популяций существенно различны. Между тем параметры тимпанальной мембраны у обоих видов близки, соответствуя спектру коммуникационного сигнала только одной из популяций (Labra et al., 2021).

Весьма интересные данные были получены при поведенческих исследованиях слуховой системы крокодилов, которую, как полагают многие исследователи, следует сопоставлять скорее с птицами, чем с рептилиями.

Хотя слуховая система этих животных восприимчива только к сравнительно низким частотам (ниже 3–4 кГц), уже вскоре после рождения молодых особей у них обнаруживается поведенческая реакция на коммуникационный сигнал (обычно контактный) своих братьев и сестер (Vergne et al., 2012). По своим спектральным свойствам эти сигналы довольно близки, представляя собой гармонические комплексы с широким спектром и с монотонно уменьшающейся основной частотой.

Поведенческие эксперименты не выявили видовой избирательности нильских крокодилят к сигналам своего вида по сравнению с сигналами детенышей двух других видов. Выраженный положительный фонотаксис достигался даже тогда, когда вместо четырех-шести гармонических компонент предъявлялся один ниспадающий по частоте основной тон. Однако ответ полностью отсутствовал в случае постоянства частоты компонент гармонического комплекса по ходу сигнала (Mathevon et al., 2013).

Не столь ярко выраженное, но все же заметное предпочтение сигналов с ниспадающей основной частотой было описано и у китайских аллигаторов, которые в целом характеризовались весьма слабой избирательностью реакции (Wang et al., 2013).

Подводя итоги работам по кодированию коммуникационных сигналов рептилиями, скажем,

что в опубликованных исследованиях обнаруживается только грубое соответствие частотных диапазонов излучателя и приемника звуков, причем и оно в некоторых случаях явно нарушается. Свидетельства специализированного анализа коммуникационных сигналов были получены только в весьма специализированной группе рептилий, к которой относятся крокодилы, и только в поведенческих экспериментах.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

У млекопитающих звуковая коммуникация достигает своего полного развития. Большинство видов обладают довольно широкими наборами коммуникационных звуков, которые обычно видоспецифичны и могут существенно различаться даже у близких видов.

Вопросам, связанным с кодированием видовых коммуникационных сигналов в коре головного мозга млекопитающих, посвящена значительная литература, причем можно выделить несколько видов животных, исследования которых развивались особенно активно. Среди грызунов это прежде всего домовая мышь и морская свинка, среди хищных — домашняя кошка, а среди приматов выделяются работы по изучению реакции на коммуникационные сигналы у некоторых видов макак и игрунок (мартинеток).

В данном обзоре мы отдельно рассмотрим данные, полученные с каждым из этих объектов, имея в виду основной вопрос о возможном существовании в прямом слуховом пути специализированных зон, служащих для выделения видовых коммуникационных стимулов.

Мышь

Известно, что домовая мышь обладает довольно широким набором коммуникационных сигналов, используемых в различных поведенческих ситуациях (Sangiamo, 2020). Попытка выделить нейрональные реакции, специализированные для обнаружения и классификации этих звуков, проводили на различных уровнях слухового пути, включая задние холмы (Portfors et al., 2009) и нейроны второго порядка, расположенные в дорзальном кохлеарном ядре (Roberts, Portfors, 2015).

В этих работах сравнивали ответы на тональные отрезки и довольно большое (от 16 до 35) число разнообразных коммуникационных сигналов домовой мыши, спектральный состав которых нередко включал только крайне высокие частоты в районе 50–80 кГц. Между тем многие нейроны исследованных ядер, отвечавшие на тональные

отрезки, только с гораздо более низкими частотами (обычно менее 25 кГц), эффективно и нередко избирательно отвечали на указанные коммуникационные звуки.

Такое поведение, несомненно, демонстрирует существенную нелинейность преобразования сигналов нейронами слухового пути. Однако поскольку в указанных работах не исследовали ответы на иные сигналы со сложным спектром, вывод авторов об избирательности реакции нейронов стволовых отделов мыши именно на коммуникационные звуки (Portfors et al., 2009) нельзя считать достаточно обоснованным.

Еще в большей степени это замечание относится и к исследованиям, слуховой коры этого животного. Недавняя работа на нейронах первичной слуховой коры в условиях кетамин-ксиласеновой анестезии показала, что избирательность нейронов к набору из 18 различных коммуникационных звуков довольно слаба (Royer et al., 2021).

Обычно вне зависимости от своей характеристической частоты регистрируемые клетки отвечали на большинство предъявляемых звуков мышат. Авторы попытались сравнить ответы на крики мышат у нерожавших (девственных) самок и у кормящих матерей. Неожиданно выяснилось, что ответы на крики мышат были сильнее у нерожавших самок. Однако при этом способность различать эти звуки оказалась несколько выше у кормящих матерей за счет выраженного сужения частотно-поровых кривых и снижения фоновой активности.

Один из характерных сигналов, воспринимаемых мышью после рождения детенышей, является призывный крик мышат. Этот сигнал, как и другие присущие некоторым амфибиям, включал в себя узкополосные компоненты, в данном случае вблизи 5, 10, и 15 кГц. Было вполне естественно и в этом случае проверить гипотезу о выраженной фасилитации ответа нейронов среднего мозга при предъявлении суммы этих компонент для обеспечения таким образом выделения крика мышат.

Ответы нейронов заднего холма и слуховой коры на данный стимул были изучены у кормящих самок (Акимов 2013; Akimov et al., 2017; Egorova, Akimov, 2020). В большинстве исследованных клеток ответ на сигнал из трех компонент был меньше суммы ответов на эти компоненты, представленные по отдельности. Это могло быть связано с тем, что нередко один из компонентов составного сигнала попадал в тормозную зону частотно-пороговой кривой клетки.

Однако в некоторых клетках ответ на сумму трех компонент превышал сумму ответов на три

отдельных частотных составляющих. Обычно это было отмечено в тех случаях, когда реакция на отдельные компоненты наблюдалась только в присутствии одного из трех тонов (Egorova, Akimov, 2020, их рис. 1). Истинных детекторов коммуникационного сигнала, отвечавших только при наличии всех трех компонент, обнаружено не было. Большинство реакций сводилось к ответу на начало и (или) на окончание звука.

Реакцию на сигнал с близкими параметрами в слуховой коре мыши исследовали также методом оценки реактивности нейронов путем регистрации выделяемого при активации нейронов маркера *c-Fos*. В первичном слуховом поле не было обнаружено различий в эффективности ответов популяции нейронов при предъявлении реального звука мышат и близкого по спектру сигнала, но не вызывающего поведенческой реакции матери (Geissler, Ehret, 2002), однако в некоторых вторичных зонах такие различия выявлены (Ehret, Geissler, 2005).

Заметим, что похожие результаты были получены и в слуховой коре крыс. Сравнивали ответы на восемь различных коммуникационных звуков в нейронах первичной и одной из вторичных зон коры (Carruthers et al., 2015, их рис. 2). Надо обратить внимание на то, что из приведенного распределения основных параметров множества зарегистрированных коммуникационных звуков ясно, что выделение именно этих восьми стимулов носит произвольный характер, поскольку разделение всего набора на четко обособленные группы весьма затруднительно. Избирательность ответов в первичной коре была крайне низкой, но во вторичной зоне несколько обострилась именно в пользу воспроизведения конспецифического звука.

В работе, недавно выполненной на первичной слуховой коре мышей, наркотизированных фентанилом, медазоламом и медетомидином (Lu et al., 2023), даже этих данных не удалось подтвердить. Авторы использовали метод обратной триггерной корреляции, анализируя не только линейные, но и нелинейные связи между сигналом и ответом нейрона. В качестве предъявляемых сигналов использовали ультразвуковые вокализации мышей, а также пение птиц, частота которого была смещена так, чтобы примерно соответствовать частоте мышинных сигналов.

Такие звуки использовали в качестве естественного, но этологически нерелевантного стимула. Результаты подтвердили, что нейроны слуховой коры млекопитающих характеризуются сложными рецептивными полями, которые могут существенно меняться при зондировании разными естественными звуками.

Довольно неожиданно нерелевантный гетероспецифический стимул (смещенная по частоте песня птицы) оказался весьма эффективным сигналом для нейронов слуховой коры головного мозга мыши. Рецептивные поля, оцененные при помощи этого стимула, обнаружили большее количество как возбуждающих, так и тормозных корреляций между сигналом и ответом, чем было выявлено при действии этологически релевантного видоспецифического стимула.

В любом случае эти данные определенно свидетельствуют против существования в прямом слуховом пути мыши значительного числа нейронов, специализированных только на восприятии видовых коммуникационных звуков.

Морская свинка

В течение определенного времени эталонным объектом для изучения ответов на видовые коммуникационные сигналы были морские свинки. Достоинство этого объекта, состоящее в сравнительно большом, но все же четко ограниченном наборе коммуникационных звуков и близости воспринимаемых и излучаемых частот с диапазоном слуха человека, подробно проанализировано в работе (Montes-Lourido et al., 2022).

В первой публикации активность внутреннего коленчатого объекта была исследована при барбиталовом наркозе (Tanaka, Taniguchi, 1991). Регистрируемая авторами реакция слуховых нейронов весьма незначительна и обычно ограничивалась он-ответом на начало стимула. Более того, многие клетки, отвечавшие на тональные отрезки, никак не реагировали на предъявление видовых коммуникационных сигналов. Сейчас очевидно, что использованный в этой работе наркоз очень сильно подавляет реакцию всех нейронов, расположенных на высших уровнях слухового пути, что, видимо, и объясняет полученные в работе результаты.

Дальнейшие исследования начали активно проводить с начала столетия чешские авторы (Syka et al., 1997, 2005; Suta et al., 2003, 2007). Затем работы были продолжены в Великобритании (Wallace et al., 2005; Grimsley et al., 2011a, 2011b; Lu et al., 2023), Франции (Gaucher et al., 2013a, 2013b; Huerz et al., 2009, 2011; Philibert et al., 2005) и США (Montes-Lourido et al., 2021, 2022).

При анализе этих данных особое внимание следует уделить состоянию животных во время регистрации импульсной активности. В Праге нейроны четверохолмия и таламуса изучали у наркотизированных объектов, а корковые ответы сравнивали при наркозе и без него. В Париже и Ноттингеме обычно работали при уретановой

анестезии, а в Питтсбурге была отработана система регистрации у не наркотизированных животных.

Чешские исследователи под руководством профессора И. Сыки показали, что в среднем мозге и таламусе большинство нейронов адекватно воспроизводят временную форму четырех основных сигналов морской свинки (Suta et al., 2003, 2007). Избирательность реакции при этом была весьма слабой, поскольку нейроны реагировали обычно на все сигналы и не ослабляли своего ответа при воспроизведении сигналов в обратном направлении.

Наиболее неожиданные результаты при исследовании этим коллективом реакции на коммуникационные сигналы в коре головного мозга морских свинок были получены в работе (Syka et al., 2005), где ответы коры анализировали в двух состояниях.

В начале эксперимента животное бодрствовало, а затем ему делали инъекцию смеси кетамина с уретаном — типичный набор, используемый в большинстве современных исследований слуховой системы теплокровных животных. Наркоз обычно незначительно изменял такие общие параметры нейрональной активности, как средняя частота фоновой импульсации. Однако реакция нейронов и (или) мультиклеточных ансамблей на коммуникационные сигналы могла измениться радикально.

В одном из состояний (например, при анестезии) наблюдали мощный ответ, хорошо синхронизированный с огибающей стимула. В этой же точке ответ на тот же стимул без наркоза мог полностью отсутствовать. В других точках отведения ситуация могла оказаться прямо противоположной — ответ возникал только при отсутствии анестезии. Эти результаты в последующих публикациях других лабораторий редко комментировали специально, хотя состояние объектов обычно старались указывать.

В начале нынешнего столетия весьма активной была парижская лаборатория (Gaucher et al., 2013a, 2013b; Huerz et al., 2009, 2011; Philibert et al., 2005). В одной из публикаций (Huerz et al., 2009) авторы все-таки рассматривали вопрос о влиянии уретанового наркоза и пришли к выводу о том, что его влияние выражено не столь резко, как в работе (Syka et al., 2005).

Однако следует отметить, что эти данные не вполне сопоставимы, поскольку в работе (Huerz et al., 2009) регистрация реакций у наркотизированных и не наркотизированных животных проводилась в разных опытах. Напомним, что, согласно данным чешских авторов,

исследовавших влияние наркоза без смещения электродов, радикальные изменения характера ответа при наркозе могли быть направлены как на увеличение, так и на ослабление реакции. В результате общее число возбужденных клеток популяции могло измениться незначительно даже при полной перестройке связей внутри исследованной популяции. Причем в указанной работе (Huerz et al., 2009) подчеркивалось, что сама эффективность кодирования различных вариантов сигналов в отсутствие наркоза была существенно выше, чем при его наличии. К сожалению, в остальных работах этой группы наркоз применяли.

И чешские, и французские авторы не наблюдали нейронов четверохолмия, таламуса или первичной слуховой коры, специально настроенных на выделение одного из использованных коммуникационных сигналов. Ответ возникал при действии большинства предъявляемых звуков и не плохо воспроизводил изменения его огибающей.

Сравнивали ответы на вокализацию морской свинки в таламусе животных этого вида и в таламусе крысы (Philibert et al., 2005). Ответы оказались весьма близки. Кроме того, авторам не удалось выявить сколь-нибудь выраженного предпочтения ответов на реальные сигналы по сравнению с их версией, воспроизведенной в обратном направлении.

Интересно заметить, что ослабление тормозных входов в первичную слуховую кору ингибиторами ГАМК приводило не только к усилению реакции на коммуникационные звуки, но и к контринтуитивному улучшению надежности распознавания. Этот экспериментальный результат авторы довольно произвольно трактовали как снижение избыточности кодирования (Gaucher et al., 2013a).

В недавних работах авторы получили данные, не подтверждающие распространенное мнение о постепенном улучшении кодирования жизненно важных звуков при переходе от субкоркового к первичному корковому полю, а затем — к вторичным корковым структурам. В этих публикациях (Aushana et al., 2018; Souffi et al., 2020) ученые сосредоточили усилия на сравнительном анализе четырех вариантов свистового сигнала морской свинки, состоящего из нескольких гармонических составляющих.

Анализ ответов исследованных клеток первичной зоны коры не выявил сколь-нибудь специализированного подчеркивания различий в представленных вариантах, хотя и позволял их классифицировать, например по продолжительности или интенсивности ответа.

Деградация сигналов путем их замены вокодерными моделями достоверно ухудшала эффективность кодирования только при крайне малом числе каналов вокодера (Aushana et al., 2018). Заметим, что этот результат, как и многие другие (например, эффективность кохлеарной имплантации) свидетельствует о значительной избыточности нейронального кодирования звуковых сигналов на высших уровнях слуховой системы.

В работе (Souffi et al., 2020) авторы сравнивали эффективность кодирования тех же вариантов свистового сигнала в тишине и на фоне шума в пяти разных отделах прямого слухового пути. Авторы пришли к парадоксальному заключению о том, что корковое кодирование коммуникационных сигналов менее эффективно, чем кодирование нейронами стволовых отделов. При этом в каждом из исследованных ядер снижение эффективности классификации было связано с вызванным шумом ухудшением кодирования динамики огибающей.

Британские исследователи из г. Ноттингема старались найти определенные корреляты нейронной активности, характерной для двух поведенчески различных коммуникационных сигналов. В самой низкочастотной зоне первичной слуховой коры не было выявлено существенной разницы в эффективности ответов на эти два стимула, хотя пространственно зоны предпочтения несколько различались (Wallace, Palmer, 2009). При этом в некоторых проходках электродов, идущих перпендикулярно поверхности коры, наблюдалась удивительная стабильность нейронных ответов.

Приведенные постстимульные гистограммы ответов на коммуникационные сигналы были виртуально идентичны при смещении электрода от поверхностных до самых глубоких слоев коры (Wallace, Palmer, 2009, их рис. 3, 5). Заметим, что такое наблюдение косвенно свидетельствует о роли ансамблевой организации в кодировании сигналов на высших уровнях слуховой обработки.

В зонах пояса, окружающего первичную зону, чисто количественные, но неплохо выраженные различия ответов на два разных коммуникационных стимула имели место. Было, в частности, отмечено, что сигнал, соответствующий спокойному состоянию животного (звук типа громкого мурлыканья – именуемый “пурр”), эффективнее представлен в небольшой ростральной вторичной слуховой зоне, а более агрессивный сигнал чаще вызывает ответы в зоне, локализованной более вентрально (Grimsley et al., 2011a).

Применительно к первому из указанных сигналов авторы даже пытались выяснить,

не меняется ли настройка на него в процессе взросления животного, когда с возрастом уменьшается его основная частота (Grimsley et al., 2011b). Определенная тенденция в этом направлении была отмечена, хотя наблюдались и клетки с прямо противоположными особенностями реакций.

Эти наблюдения, несомненно, требуют дальнейшей проверки, ибо существование вторичных зон коры, специализированных на анализе коммуникационных сигналов, совпадает с негласно существующим, но пока еще недостаточно подтвержденным мнением о локализации соответствующих детекторов если не в первичной слуховой коре, то в зонах, окружающих эту область и получающих из нее прямые афферентные входы.

Также следует отметить работы американских авторов (Montes-Lourido et al., 2021; Kar et al., 2021), изучавших ответы на восемь коммуникационных сигналов в различных слоях первичной слуховой зоны коры морской свинки. Обнаружилось существенное различие реакций, регистрируемых в четвертом слое коры, где расположены клетки, получающие прямые входы из таламуса, и в более поверхностных слоях, клетки которых иннервируются исключительно корковыми волокнами. Хотя общая избирательность реакции, как в четвертом слое, так и в поверхностных слоях, была невелика, однако нейроны поверхностных слоев выделяли некоторые особенности, присущие именно коммуникационным сигналам. Это позволило авторам построить модель классификации коммуникационных звуков морской свинки на основе реальных данных (Kar et al., 2021).

Модель включала три последовательных блока. Первый обеспечивал подробное спектрально-временное представление стимула и соответствовал преобразованию сигнала улиткой внутреннего уха. Во втором блоке выделялись около 20 спектрально-временных особенностей сигнала, моделируя этим всю обработку информации в слуховом пути животного, вплоть до поверхностных слоев первичной зоны. Третий блок модели включал простую решающую схему по принципу “Лучший получает все”. Выход этого блока сопоставлялся с поведенческими экспериментами по выбору коммуникационных сигналов реальными животными.

Результаты оказались весьма обнадеживающими. Авторы сделали вывод, что первичный слуховой путь формирует только основные предпосылки для эффективной классификации сигналов на основе анализа синхронно реагирующих клеточных ансамблей.

Кошка

Первая работа, касающаяся кодирования в первичной слуховой коре кошки сложных звуковых сигналов, была выполнена финским исследователем Совиярви (Sovijarvi, 1975). Вместо общего наркоза автор использовал нейролептаналгезию в сочетании с миорелаксантами. Работа вполне убедительно показала невозможность эффективно предсказать ответ корковых нейронов на сложные звуковые сигналы, исходя только из знания реакции на тональные отрезки в диапазоне до 20 кГц. Какого-либо преимущества видовых коммуникационных звуков по сравнению с другими стимулами отмечено не было. Более того, на иллюстрированном примере типичной клетки первичной коры демонстрировалось подавление нейронной активности при действии чистого тона и мяуканья при возбуждающем ответе на пение соловья.

В последующие годы исследование корковых ответов кошки на мяуканье проводилось главным образом в двух лабораториях: канадской (Gehr et al., 2000; Gourévitch, Eggermont, 2007) и совместной японо-китайской (Qin et al., 2008; Ma et al., 2013).

В первой из этих работ подробно сравнивали ответы на нормальное предъявление сигнала и на его воспроизведение в обратном направлении. Хотя в последнем случае время нарастания сигнала было существенно больше, чем при нормальном воспроизведении, преимущества прямого воспроизведения отмечено не было. Кроме того, сравнивали реакции на полный сигнал с ответом на сигналы, включающие только низкие и только высокие частоты.

Напомним, что такой подход мог быть связан с гипотезой о нелинейной суммации разных частотных составляющих, выдвинутой давно при изучении слуховой системы амфибий (Frishkopf et al., 1968; Capranica, Moffat, 1983). Реакция на полный сигнал была существенно слабее суммы реакций на низкочастотные и высокочастотные его составляющие, что авторы объясняли эффектом латерального торможения.

В следующей работе группы (Gourévitch, Eggermont, 2007), также выполненной на кошках, находящихся под уретановым наркозом, авторы анализировали ответы нейронов различных областей слуховой коры на нормальное мяуканье, его воспроизведение в обратном направлении, а также на версии этого сигнала, сжатые или растянутые во времени или смещенные по частоте несущей.

Мультиклеточная активность, зарегистрированная в первичной слуховой коре, обычно

сводилась к ответу на начало сигнала и только иногда воспроизводила последующие максимумы огибающей. Было отмечено некоторое отличие дорсальной и вентральной зон первичной коры в кодировании вокализаций. Нейроны дорсальной зоны предпочтительно кодировали спектральный состав звука, а в вентральной зоне более выраженные изменения реакции нейронов наблюдали при сравнении ответов на естественное мяуканье и мяуканье, обращенное во времени. Тонические нейроны задней эктосильвиевой извилины неплохо воспроизводили временную огибающую как естественного сигнала, так и сигнала, обращенного во времени. Четко выраженной избирательности реакции к какому-то одному типу из предъявляемых стимулов обнаружено не было.

В работах другой группы исследователей (Qin et al., 2008; Ma et al., 2013) реакции на сложные коммуникационно значимые сигналы были описаны в слуховой коре бодрствующих кошек. В качестве стимулов авторы предъявляли пять вариантов кошачьего мяуканья и пять гласных звуков японского языка. Все предъявляемые сигналы имели сравнительно ограниченный частотный диапазон ниже 5 кГц, представляя собой набор из нескольких гармоник, частота которых могла плавно изменяться во времени.

В первой работе (Qin et al., 2008), выполненной на первичной слуховой коре, авторы прямо формулируют вывод о том, что они не обнаружили данных, свидетельствующих о предпочтительности нейронов реакции нейронов на видовые коммуникационные стимулы.

В работе (Ma et al., 2013), сопоставляющей реакции в антериорной и постериорной зонах слуховой коры, были получены схожие результаты. В антериорной слуховой зоне только один или два нейрона тонически реагировали во время предъявляемых стимулов, а у остальных клеток ответ ограничивался реакцией на начало и окончание стимула. Ответы на естественный сигнал и на сигнал с временной реверсией не отличались по своей эффективности, хотя соответствующие постстимульные гистограммы различались в соответствии с динамикой сигнала.

Более половины всех исследованных нейронов реагировали не менее чем на 13 из 15 использованных сигналов. Ни один нейрон не выделял единственный из стимулов. У нейронов с оптимальными частотами в диапазоне выше 10 кГц реакция на предъявляемые коммуникационные сигналы была весьма слабой либо вовсе отсутствовала как в передней, так и постериорной зоне.

Авторы не выявили качественно значимой разницы в ответах на все исследованные категории (пять прямых и пять реверсивных мяуканий, и пять гласных звуков) ни по общему числу спайков, ни по степени максимального ответа. Фактически единственное выявленное отличие между передней и постериорной зоной состояло в большей выраженности тонической компоненты ответа в постериорной зоне. Нейронов, специфически реагирующих только на наиболее распространенный видовой коммуникационный сигнал домашней кошки (мяуканье), обнаружено не было.

Приматы

Литература, касающаяся кодирования коммуникационных сигналов в головном мозге приматов, довольно обширна (Romanski, Averbeck, 2009) и нередко сопровождается попытками сопоставить особенности такого кодирования с анализом речи у человека.

Исследования ответов одиночных нейронов коры бодрствующих приматов на видоспецифические звуковые сигналы начались еще полвека назад. Уже в первых работах, выполненных на белочьей обезьяне (Newman, Wollberg, 1973a, 1973b; Winter, Funkenstein, 1973), были выявлены основные особенности этих реакций.

В первичной слуховой зоне коры обычно не обнаруживалось выраженной специфики реакции именно на видовые коммуникационные звуки. Большинство нейронов отвечало более чем на половину предъявляемых звуков, причем прямо связать характер реакции на такие сигналы с частотной избирательностью клеток при действии тонов удавалось далеко не всегда.

В работе (Newman, Wollberg, 1973a) исследовали ответы на девять вариантов одного из типичных коммуникационных звуков этого животного. Обычно ответы можно было выявить при действии всех вариантов, хотя временной узор импульсации мог существенно различаться. Правда, в другой работе этих же авторов (Winter, Funkenstein, 1973) был приведен ответ одной клетки, у которой исследователи не выявляли ни фоновой активности, ни активности, вызванной тональными отрезками. При этом клетка генерировала спайковую активность только в ответ на два из десяти предъявляемых видовых коммуникационных криков. Это наблюдение, несомненно, требует подтверждения и внимательного анализа стабильности выявленной реакции на протяжении достаточно длительного интервала времени.

Дело в том, что уже в этих начальных работах были получены принципиально важные результаты, касающиеся вопроса об устойчивости предпочтения выбора той или иной вокализации (Wollberg, Newman, 1972; Manley, Muller-Preuss, 1978; Glass, Wollberg, 1979). Авторы обнаружили, что просто во время длительной регистрации одной и той же клетки реакция на один и тот же сигнал может существенно измениться. Более того, даже стабильность предпочтения исследуемым нейроном того или иного сигнала выдерживается далеко не всегда. К сожалению, в последующих работах проблема устойчивости ответов нередко не затрагивалась вовсе.

В одной из работ этой же группы исследователей рассматривалось предположение о том, что внутривидовые звуки, включающие в себя разные спектральные компоненты и характеризующиеся различной временной структурой, представлены в слуховой коре бодрствующей белочьей обезьяны синхронизированной активностью определенного ансамбля нейронов, распределенных по всему кохлеотопическому пространству (Pelleg-Toiba, Wollberg, 1991).

Подобный пространственно-временной механизм может оказаться толерантен к лабильности реакций отдельных клеток — свойству, характерному для многих клеток слуховой коры (Manley, Muller-Preuss, 1978; Glass, Wollberg, 1979). Более того, такая лабильность может обеспечить большую функциональную гибкость, поскольку конкретная клетка может быть членом более чем одного ансамбля и участвовать в классификации нескольких сигналов, т. е. может быть задействованной при разных обстоятельствах для различения разных звуков и даже при решении совершенно разных задач. Мы вернемся к обсуждению данной гипотезы в заключение работы.

Другим хорошо изученным объектом в отношении анализа видоспецифических звуков была макака-резус (*Macaca mulatta*), обладающая очень разнообразными коммуникационными звуками (Romanski, Averbeck, 2008). В одной из работ, выполненных на первичной слуховой коре этого животного, были получены результаты, несколько неожиданные для гипотезы о специализированном выделении видоспецифических коммуникационных звуков в этой зоне головного мозга (Remedios et al., 2009). Ответы клеток на видоспецифические крики оказались достоверно слабее, чем реакции на коммуникационные сигналы других приматов и даже на посторонние звуки, приблизительно выровненные по амплитуде.

Однако во вторичной слуховой зоне, локализованной в инсулярной области, ситуация изменилась, и уже видовые сигналы оказались

достоверно предпочтительнее. Различия между первичной корой и слуховой областью инсулы были не очень резкими, но абсолютно достоверными.

В работе (Recanzone, 2008) были исследованы ответы на четыре разных коммуникационных звука у нейронов макаки, локализованных как в первичной, так и в некоторых вторичных зонах коры этого объекта. Практически все исследованные клетки отвечали на все предъявляемые стимулы, причем как на натуральные звуки, так и на звуки, воспроизводимые в обратном направлении.

Довольно подробное сравнение реакций на видовые коммуникационные сигналы и другие окружающие звуки было проведено при исследовании реакции нейронов еще нескольких вторичных слуховых зон животных этого вида (Rauschecker, 1998; Kusmirek, Rauschecker, 2009). Были выявлены довольно существенные и даже разнонаправленные различия эффективности реакции на эти сигналы в разных зонах, однако эти различия обычно можно было объяснить за счет особенностей частотно-временных свойств использованных сигналов, не прибегая к аргументам о значимости этих звуков для выживания вида.

В другой публикации было осуществлено исследование вторичных слуховых зон животных этого же вида, локализованных латерально по отношению к первичной слуховой коре (Tian et al., 2001). Приведенные в работе примеры свидетельствовали в пользу того, что в передней части латеральной зоны чаще встречаются клетки, специфически реагирующие на конкретный коммуникационный стимул, независимо от его пространственного положения. Однако в этой же работе была выявлена клетка, расположенная в каудальной части этой зоны, которая реагировала только на один из семи предъявляемых звуков и только при его излучении из определенного сектора пространства.

Есть некоторые основания полагать, что специализированные области коры, возможно служащие для распознавания и даже идентификации голосов сородичей, у макак (*Macaca mulatta*) присутствуют в вентролатеральной префронтальной коре. В этой зоне мозга большинство клеток реагировало только на небольшое число (от двух до пяти) звуков в предъявляемом наборе из десяти возможных вокализаций (Romanski et al., 2005; Plakke et al., 2013). Качественно возможную роль этой зоны в идентификации коммуникационных сигналов была подтверждена методом магнитно-резонансной томографии (Petkov et al., 2008).

Ряд работ выполнен на южноамериканских миниатюрных приматах, называемых игрунками (*marmosets*). В первой статье, выполненной на наркотизированных барбитуратами животных вида обыкновенная игрунка (*Callithrix jacchus*), особенно подчеркивалось выделение в первичной слуховой коре сигналов, соответствующих одному из видовых коммуникационных звуков (Wang et al., 1995). Этот звук представлял собой последовательность коротких отрезков, различающихся между собой как спектральным составом, так и временами нарастания и спада амплитуды огибающей.

Авторы отмечали, что в большинстве исследованных нейронов ответ на натуральный сигнал был существенно сильнее, чем на сигнал, воспроизводимый в обратном направлении, трактуя это наблюдение как свидетельство специфического выделения в первичной слуховой коре именно коммуникационных звуков.

Однако такая трактовка не представляется достаточно убедительной. В той же работе (Wang et al., 1995) наблюдали популяцию, хотя и меньшую по числу клеток, но демонстрирующую прямо противоположные свойства, когда ответ на сигнал, воспроизводимый в обратном направлении, был сильнее ответа на натуральный стимул. При этом преимущество натурального сигнала довольно легко можно было связать с известными особенностями реакции многих корковых нейронов, предпочитающих резкие времена нарастания огибающей сигнала.

В последующем было осуществлено даже специальное исследование, в котором ответ на эту же пару сигналов анализировали в слуховой коре домашней кошки, где превосходства естественного сигнала обезьяны над обращенным сигналом не наблюдали (Wang, 2000; Wang, Kadia, 2001). Это вновь пробудило интерес к гипотезе о выраженном специализированном выделении именно видовых сигналов в первичной слуховой коре. Однако затем в нейронах слуховой коры другого, столь же далекого от приматов, объекта (хорьки) после небольшой тренировки наблюдалось если не исключительное выделение данного звука то, по крайней мере, существенное улучшение кодирования его временных характеристик (Schnupp et al., 2006).

Авторы отмечают, что эти результаты заставляют сомневаться в функциональной значимости нейронов-детекторов, выделяющих именно коммуникационные стимулы на уровне первичной слуховой коры.

В работе той же лаборатории (Sadagopan, Wang, 2009) были приведены единичные примеры очень резкой нелинейности взаимодействия разных

спектрально-временных особенностей предъявляемых одновременно сигналов в первичной слуховой коре. Один такой нейрон, не отвечавший на тональные стимулы, реагировал на шесть из 20 предъявляемых видовых сигналов, причем на один из них особенно интенсивно.

Стоит отметить, что другие, весьма яркие иллюстрации резкой фасилитации ответов при предъявлении суммы двух тональных компонент в работе были описаны вне связи с параметрами коммуникационных сигналов (их рис. 2–4). Таким образом, эти результаты скорее свидетельствуют о резкой нелинейности взаимодействия разных входов, определяющих реакцию корковых нейронов, чем о выделении именно признаков коммуникационных звуков.

В последующих работах при исследовании этих южноамериканских широконосых обезьян Нового Света особое внимание было уделено эффекту подавления ответов клеток коры на собственный сигнал в процессе фонации. Такой эффект, хорошо выраженный и у людей, наблюдали во многих, хотя и не во всех, клетках первичной слуховой коры приматов (Eliades, Wang, 2017; Eliades, Tsunada, 2018).

Нейроны премоторной (Roy et al., 2016) и фронтальной (Miller et al., 2015) коры этих животных специфически реагировали накануне и во время излучения звука, напоминая поведение гомологичных зон человека при произнесении речевых сигналов. В нейронах фронтальной коры выявлено отличие реакций при пассивном восприятии звуков и при обмене информацией (Miller et al., 2015). Что касается реальной избирательности ответов на различные варианты коммуникационных звуков, то в прежние годы этот вопрос обычно не затрагивали.

Однако недавно была опубликована работа группы китайских авторов, возможно, позволяющая вновь поставить вопрос о существовании выраженных детекторов коммуникационных сигналов в головном мозге животных. При регистрации импульсной активности нейронов одного из важнейших базальных ядер — миндалины у двух обезьян, принадлежащих к виду (*Callithrix jacchus*), эти исследователи обнаружили нейроны, четко реагирующие только на один из трех коммуникационных видовых стимулов и очень слабо отвечающие на иные звуки, в том числе довольно сложные (Jia et al., 2023).

Интересную попытку вновь обнаружить специализированные детекторы коммуникационных стимулов в первичной слуховой коре предприняли авторы работы (Kanwal, Rauschecker, 2007), сопоставившие результаты исследования

ответов на эти сигналы у макак-резусов и усатых летучих мышей (*Pteronotus parnellii*).

Следует заметить, что даже у летучих мышей, общающихся между собой короткими звуками с выраженной частотной модуляцией, исследователям не удалось продемонстрировать преимущество нормального предъявления этих звуков по сравнению с воспроизведением их в обратном направлении (Medvedev, Kanwal, 2004). В анализируемой работе (Kanwal, Rauschecker, 2007) авторы снова вернулись к гипотезе о нелинейной суммации нейронами слуховой системы спектральных составляющих сложного звука, сформулированной ранее применительно к амфибиям (Frishkopf et al., 1968; Capranica, Moffat, 1983) и дополнительно исследованной на мышах (Akimov et al., 2017).

Авторы привели единичные примеры, в которых реакция на сумму низкочастотного и высокочастотного компонента сигнала количественно превышала сумму ответов на эти две составляющие. На рисунке, иллюстрирующем этот эффект у макаки-резуса, нелинейная суммация была выражена только в реакции на окончание стимула при выраженной вариативности и пачковости ответов на каждое отдельное предъявление (Kanwal, Rauschecker, 2007, их рис. 5b).

Несколько более убедительный, но также единичный пример был приведен одним из этих авторов еще значительно раньше (Rauschecker, 1998, рис. 6). Сама длительность временного интервала между этими публикациями косвенно свидетельствует о том, что нелинейная возбудительная суммация различных частотных компонент, если и встречается в некоторых зонах слуховой коры, не может рассматриваться в качестве основного механизма выделения коммуникационных звуков.

Было осуществлено также прямое сопоставление реакции на коммуникационные звуки и речевые сигналы в первичной слуховой коре человека и макаки (*Macaca fascicularis*). Реакции на эти стимулы у исследуемых объектов качественно были весьма схожи и тоже не демонстрировали специфического выделения сигналов, присущих исследуемому виду (Steinschneider et al., 2013).

Таким образом, и в этой группе наземных позвоночных на уровне первичных корковых областей не удается обнаружить нейронов — выраженных детекторов какого-либо из коммуникационных сигналов. Вопрос о возможной специфике реакций в корковых зонах более высокого порядка остается открытым, а применительно к людям находится вне рамок данного обзора. Учитывая данные работы (Jia et al., 2023), перспективным представляется поиск детекторов

коммуникационного сигнала в базальных ядрах мозга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Остается много нерешенных вопросов, однако имеющиеся экспериментальные данные, полученные на самых разнообразных объектах, свидетельствуют о том, что нейроны прямого слухового пути животных обеспечивают нейронную репрезентацию коммуникационных звуков посредством общих механизмов представления сложных слуховых объектов.

Остается неоспоримым факт: нейроны даже самых высоких уровней слухового пути обычно реагируют на весьма широкий диапазон звуковых сигналов, включая, конечно, и коммуникационные звуки исследуемого вида.

Поскольку слуховые рецептивные поля усложняются по мере того, как исследователь поднимается по иерархии слуховой обработки, специфика нейронных реакций на сложные стимулы постепенно повышается на последовательных этапах слуховой обработки, и временной паттерн ответа клеток становится более разнообразным.

Существует мало систематических доказательств, подтверждающих повышение избирательности этих реакций в отношении эффективности ответа именно на видовые коммуникационные звуки с формированием истинных детекторов того или иного звука (De Cheveigne, 2001; Nelken et al., 2003). При этом остается не вполне ясным даже простой вопрос о том, какие именно параметры реакции клеток наиболее значимы для принятия решения. Так, при исследовании ответов на коммуникационные сигналы в миндалевидном ядре летучей мыши авторы пришли к выводу, что наиболее информативным параметром реакции является не частота импульсации ответа, а длительность его последствия (Gadziola et al., 2012; Peterson, Wenstrup, 2012).

Подводя итоги, можно сказать, что полученные в течение нескольких десятилетий экспериментальные результаты трудно согласовать с гипотезой о том, что слуховая система наземных позвоночных эволюционировала с основной целью распознавания коммуникационных звуков. Более естественно допустить, что на корковых уровнях головного мозга формируются динамические ансамбли нейронных элементов, импульсация которых при действии определенных стимулов четко синхронизируется во времени.

Импульсация отдельного нейрона даже самых высоких уровней прямого слухового пути коры передает информацию только об определенных

частотно-временных особенностях воспринимаемого сигнала, а целостное представление звука возникает именно вследствие возникновения специфических ансамблей синхронно реагирующих элементов.

При этом кортикальным механизмом, критически важным для выделения источника, может стать анализ когерентности, при помощи которого все совпадающие во времени признаки одного источника идентифицируются, группируются и, в конечном счете, отделяются от других источников (De Charms, 1996). Это может осуществляться на основе большого числа признаков сигнала, выделенных одиночными нейронами, как на подкорковых уровнях, так и в первичной слуховой коре млекопитающих, а также в иных центральных отделах головного мозга наземных позвоночных. Несколько лет эта гипотеза находит все больше сторонников, причем не только среди исследователей слуховой системы (Bizley et al., 2010; Metzen et al., 2015; Gansel, 2022). Связь подобных ансамблей с базальными ядрами мозга еще предстоит исследовать.

Следует предположить, что формируемые ансамбли обладают высокой пластичностью, быстро адаптируясь, чтобы модулировать свою значимость в соответствии с целями и объектом внимания (Metzen et al., 2015). В настоящее время изучение возникновения и динамического изменения во времени нейронных ансамблей коры мозга все еще в зачаточном состоянии, однако есть все основания надеяться на быстрое развитие этого направления исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимов А.Г. Кодирование моделей крика дискомфорта мышат популяцией нейронов центрального ядра заднего холма среднего мозга мыши (*Mus musculus*). *Журн. эвол. биохим. и физиол.* 2013. Т. 49. № 3. С. 233–236.
- Бибиков Н.Г. Импульсная активность нейронов torus semicircularis травяной лягушки (*Rana temporaria*) *Журн. эвол. биохим. и физиол.* 1974. Т. 10. № 1. С. 40–47.
- Бибиков Н.Г. Реакция нейронов полукружного торуса озерной лягушки (*Rana g. ridibunda*) на некоторые коммуникационные сигналы амфибий. *Зоол. журн.* 1987. Т. 66. № 8. С. 1214–1223.
- Бибиков Н.Г. Активность слуховых нейронов истмальной зоны озерной лягушки. *Сенсорные системы.* 2002. Т. 16. № 1. С. 23–34.
- Бибиков Н.Г. Методы оценки слуховых способностей бесхвостых амфибий. *Зоол. журн.* 2019. Т. 98. № 3. С. 285–301. <https://doi.org/10.1134/S0044513419030048>

- Adrian E.D., Craik K.J.W., Sturdy R.S. The electrical response of the auditory mechanism in cold-blooded vertebrates. *Proceed. Royal Society London*. 1938. V. 125. № 841. P. 435–455. <https://doi.org/jstor.org/stable/i204892>
- Akimov G., Egorova M.A., Ehret G. Spectral summation and facilitation in on- and off-responses for optimized representation of communication calls in mouse inferior colliculus. *Eur. J. Neurosci*. 2017. V. 46. № 3. P. 440–459. <https://doi.org/10.1111/ejn.13488>.
- Aushana Y., Souffi S., Edeline J.-M., Lorenzi C., Huetz C. Robust neuronal discrimination in primary auditory cortex despite degradations of spectro-temporal acoustic details: comparison between guinea pigs with normal hearing and mild age-related hearing loss. *J. Assoc. Res. Otolaryng*. 2018. V. 19. № 2. P. 163–180. <https://doi.org/10.1007/s10162-017-0649-1>.
- Betancourth-Cundar M., Lima A.P., Hödl W., Amézquita A. Decoupled evolution between senders and receivers in the Neotropical *Allobates femoralis* frog complex. *Plos One*. 2016. V. 11. P. E0155929. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155929>
- Bibikov N.G. Auditory units in the medulla of the marsh frog with unusual patterns of spontaneous activity. *J. Comp. Physiol. A*. 1993. V. 173. № 1. P. 123–131. <https://doi.org/10.1007/bf00209624>
- Bibikov N.G., Elepfandt A. Auditory evoked potentials from medulla and midbrain in the clawed frog *Xenopus laevis*. *Hear. Res.* 2005. V. 204. P. 29–36. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2004.12.009>
- Bibikov N.G., Nizamov S.V. Temporal coding of low-frequency amplitude modulation in the torus semicircularis of the grassfrog. *Hear. Res.* 1996. V. 101. № 1. P. 23–44. [https://doi.org/10.1016/s0378-5955\(96\)00128-1](https://doi.org/10.1016/s0378-5955(96)00128-1)
- Bibikov N.G., Nizamov S.V. Statistical characteristics of the spike activity of neurons in the midbrain auditory center in frogs on exposure to tones modulated by low-frequency noise. *Neurosc. Behav. Physiol.* 2018. V. 48. № 6. P. 764–773. <https://doi.org/10.1007/s11055-018-0628-y>
- Bibikov N.G. Addition of noise enhanced neural synchrony to amplitude-modulated sounds in the frog's midbrain. *Hear. Res.* 2002. V. 173. № 1. P. 21–28. [https://doi.org/10.1016/s0378-5955\(02\)00456-2](https://doi.org/10.1016/s0378-5955(02)00456-2)
- Bibikov N.G., Grubnik O.N. Responses to intensity increments and decrements in different types of midbrain auditory units of the frog. *Acoustical signal processing in the central auditory system*. New York. Plenum Press. 1997. P. 271–277. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8712>.
- Bizley J.K., Walker K.M. M., King A.J., Schnupp J.W.H. Neural ensemble codes for stimulus periodicity in auditory cortex. *J. Neurosci*. 2010. V. 30. № 14. P. 5078–5091. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.5475-09.2010>
- Brittan-Powell E.F., Christensen-Dalsgaard J., Tang Y.Z., Carr C., Dooling R.J. The auditory brainstem response in two lizard species. *J. Acoust. Soc. Amer.* 2010. V. 128. P. 787–794. <https://doi.org/10.1121/1.3458813>
- Capranica R.R., Moffat A.J.M. Neurobehavioral correlates of sound communication in anurans. *Advances in Vertebrate Neuroethology*. Eds: Ewert J.P., Capranica R.R., Ingle D.J. Springer US. Boston. 1983. P. 701–730. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4412-4_36
- Carruthers I.M., Laplagne D.A., Jaegle A., Briguglio J.J., Mwilambwe-Tshilobo L., Natan R.G., Geffen M.N. Emergence of invariant representation of vocalizations in the auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2015. V. 114. № 5. P. 726–740. <https://doi.org/10.1152/jn.00095.2015>.
- Chen J., Jono T., Cui J., Yue X., Tang Y. The acoustic properties of low intensity vocalizations match hearing sensitivity in the webbed-toed gecko *Gekko subpalmatus*. *Plos ONE*. 2016. V. 11. P. E0146677. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146677>
- Cobo-Cuan A., Narins P.M. Reciprocal matched filtering in the inner ear of the african clawed frog (*Xenopus laevis*). *J. Ass. Res. Otolaryng*. 2020. V. 21. P. 33–42. <https://doi.org/10.1007/s10162-019-00740-4>
- De Charms R.C., Merzenich M.M. Primary cortical representation of sounds by the coordination of action-potential timing. *Nature*. 1996. V. 381. P. 610–613. <https://doi.org/10.1038/381610a0>
- De Cheveigne A. The auditory system as a “separation machine”. *Physiological and psychophysical bases of auditory function*. Eds: Breebart D.J., Houtsma A.J.M., Kohlrausch A., Prijs V.F., Schoonhoven R. Maastricht. 2001. P. 453–460.
- Egorova M., Akimov A. Specialization of neurons with different response patterns in the mouse *Mus Musculus* auditory midbrain and primary auditory cortex during communication call processing. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2020. V. 56. P. 406–414. <https://doi.org/10.1134/S0022093020050038>.
- Ehret G., Geissler D. Communication-call representation in the mouse auditory cortex: perception vs. recognition // In the book “*Plasticity and Signal Representation in the Auditory System*”. 2005. P. 85–96. <https://doi.org/10.1007/0-387-23181-1-8>
- Eliades S.J., Tsunada J. Auditory cortical activity drives feedback-dependent vocal control in marmosets. *Nature Comm.* 2018. V. 9. № 1. P. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04961-8>
- Eliades S.J., Wang X. Contributions of sensory tuning to auditory-vocal interactions in marmoset auditory cortex. *Hear. Res.* 2017. V. 348. P. 98–111. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2017.03.001>
- Endler J.A. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosoph. Transactions: Biol. Sciences*. 1993. V. 340. P. 215–225. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0060>

- Frishkopf L.S., Capranica R.R., Goldstein M.H.J. Neural coding in the bullfrog's auditory system – a teleological approach. *Proceedings IEEE*. 1968. V. 56. № 6. P. 969–980. <https://doi.org/10.1109/proc.1968.6448>
- Fuzessery M., Feng A.S. Mating call selectivity in the thalamus and midbrain of the leopard frog (*Rana p. Pipiens*): Single and multiunit analyses. *J. Comp. Physiol.* 1983. V. 150. P. 333–344. <https://doi.org/10.1007/BF00605023>
- Gadziola M.A., Grimsley J.M.S., Shanbhag S.J., Wenstrup J.J. A novel coding mechanism for social vocalizations in the lateral amygdala. *J. Neurophysiol.* 2012. V. 107. P. 1047–1057. <https://doi.org/10.1152/jn.00422.2011>
- Gansel K.S. Neural synchrony in cortical networks: mechanisms and implications for neural information processing and coding. *Front. Integr. Neurosci.* 2022. V. 16. P. 900715. <https://doi.org/10.3389/fnint.2022.900715>
- Gaucher Q., Huetz C., Gourévitch B., Edeline J.M. Cortical inhibition reduces information redundancy at presentation of communication sounds in the primary auditory cortex. *J. Neurosci.* 2013a. V. 33. №. 26. P.10713–10728. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0079-13.2013>
- Gaucher Q., Huetz C., Gourévitch B., Laudanski J., Occelli F., Edeline J.M. How do auditory cortex neurons represent communication sounds? *Hear Res.* 2013b. V. 305. P. 102–112. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.03.011>
- Gehr D.D., Komiya H., Eggermont J.J. Neuronal responses in cat primary auditory cortex to natural and altered species-specific calls. *Hear Res.* 2000.V. 150. P. 27–42. [https://doi.org/10.1016/S0378-5955\(00\)00170-2](https://doi.org/10.1016/S0378-5955(00)00170-2)
- Geissler D.B., Ehret. G. Time-critical integration of formants for perception of communications calls in mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002. V. 99. P. 9021–9025. <https://doi.org/10.1073/pnas.122606499>
- Glass I., Wollberg Z. Lability in the responses of cells in the auditory cortex of squirrel monkeys to species-specific vocalizations. *Exp. Brain Res.*1979. V. 34. P. 489–498. <https://doi.org/10.1007/BF00239144>
- Gourévitch B., Eggermont J.J. Spatial representation of neural responses to natural and altered conspecific vocalizations in cat auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2007. V. 97. № 1. P. 144–158. <https://doi.org/10.1152/jn.00807.2006>
- Goutte S., Mason M.J., Christensen-Dalsgaard J., Montealegre F., Chivers B., Sarria F.A., Antoniazzi M.M., Jared C., Toledo L.F. Evidence of auditory insensitivity to vocalization frequencies in two frogs. *Scientific Reports* .2017. V. 7. Article 12121. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12145-5>
- Grimsley J.M.S., Shanbhag S.J., Palmer A.R., Wallace M.N. Processing of communication calls in guinea pig auditory cortex. *Plos ONE*. 2012a. V. 7. Article e51646. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051646>
- Grimsley J.M.S., Palmer A.R., Wallace M.N. Different representations of tooth chatter and purr call in guinea pig auditory cortex. *Neuroreport*. 2011b. V. 22. № 12. P. 613–616. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3283495ae9>
- Grimsley J.M.S., Palmer A.R., Wallace M.N. Age differences in the purr call distinguished by units in the adult guinea pig primary auditory cortex. *Hear. Res.* 2011a. V. 277. P. 134–142. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2011.01.018>
- Gupta S., Alluri R.K., Rose G.J., Bee M.A. Neural basis of acoustic species recognition in a cryptic species complex. *J. Exp. Biol.* 2021. V. 224. № 23. Article Jeb243405. <https://doi.org/10.1242/jeb.243405>
- Hall J.C., Feng A.S. Evidence for parallel processing in the frog's auditory thalamus. *J. Comp. Neurol.* 1987. V. 258. № 3. P. 407–419. <https://doi.org/10.1002/cne.902580309>. PMID: 3495555.
- Huetz C., Philibert B., Edeline J.-M. A spike timing code for discriminating conspecific vocalizations in the thalamocortical system of anesthetized and awake guinea pigs. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. P. 334–350. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.3269-08.2009>
- Huetz C., Gourevitch B., Edeline J.-M. Neural codes in the thalamocortical auditory system: From artificial stimuli to communication sounds. *Hear Res.* 2011. V. 271. P. 147–158. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2010.01.010>
- Jia G., Bai S., Lin Y., Wang X., Zhu L., Lyu C., Sun G., An K., Roe A.W., Li X., Gao L. Representation of conspecific vocalizations in amygdala of awake marmosets. *Natl. Sci. Rev.* 2023. V. 10. Article nwad194. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwad194>.
- Kar M., Pernia M., Williams K. et al. Vocalization categorization behavior explained by a feature-based auditory categorization model. *Elife*. 2022. V. 11. E78278. <https://doi.org/10.7554/elife.78278>
- Kanwal J.S., Rauschecker J.P. Auditory cortex of bats and primates: managing species-specific calls for social communication. *Frontiers in Bioscience*. 2007. V. 12. P. 4621–4640. <https://doi.org/10.2741/2413>
- Kusmirek P., Rauschecker J.P. Functional specialization of medial auditory belt cortex in the alert rhesus monkey. *J. Neurophysiol.* 2009. V. 102. P. 1606–1622. <https://doi.org/10.1152/jn.00167.2009>
- Labra A., Reyes-Olivares C., Moreno-Gómez F.N., Velásquez N.A., Penna M., Delano P.H., Narins P.M. Geographic variation in the matching between call characteristics and tympanic sensitivity in the Weeping lizard. *Ecol. Evol.* 2021. V. 11. № 24. P. 18633–18650. <https://doi.org/10.1002/ece3.8469>
- Lee N., Schrode K.M., Bee M.A. Nonlinear processing of a multicomponent communication signal by combination-sensitive neurons in the anuran inferior colliculus. *J. Comp. Physiol. S.A.* 2017. V. 203. № 9. P. 749–772. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1195-3>
- Lettvin J.Y., Maturana H.R., McCulloch W.S., Pitts W. What the frog's eye tells the frog's brain. *Proceedings of the*

- IRE*. 1959. V. 47. P. 1940–1951. <https://doi.org/10.1109/jrproc.1959.287207>
- Lu S., Steadman M., Ang. G.W.Y., Kozlov A. Composite receptive fields in the mouse auditory cortex. *J. Physiol.* 2023. V. 601. № 18. P. 4091–4104. <https://doi.org/10.1113/JP285003>
- Ma H., Qin L., Dong C., Zhong R., Sato Y. Comparison of neural responses to cat meows and human vowels in the anterior and posterior auditory field of awake cats. *Plos ONE*. 2013. V. 8. Article E52942. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052942>
- Manley G., Kraus J. Exceptional high-frequency hearing and matched vocalizations in Australian pygopod geckos. *J. Exp. Biology*. 2010. V. 213. P. 1876–1885. <https://doi.org/10.1242/jeb.040196>
- Manley J.A., Muller-Preuss P. Response variability of auditory cortex cells in the squirrel monkey to constant acoustic stimuli. *Exp. Brain Res.* 1978. V. 32. № 2. P. 171–180. <https://doi.org/10.1007/bf00239725>
- Mathevon N., Vergne A., Aubin T. Acoustic communication in crocodiles: How do juvenile calls code information? *Proceed. Meet. Acoust.* 2013. V. 19. Article 010001. <https://doi.org/10.1121/1.4799192>
- Medvedev A.V., Kanwal J.S. Local field potentials and spiking activity in the primary auditory cortex in response to social calls. *J. Neurophysiol.* 2004. V. 92. № 1. P. 52–65. <https://doi.org/10.1152/jn.01253.2003>
- Metzen M.G., Jamali M., Carriot J., Ávila-Ákerberg O., Culen K.E., Chacron M.J. Coding of envelopes by correlated but not single-neuron activity requires neural variability. *Proceed. Nat. Acad. Sciences*. 2015. V. 112. № 15. 4791–4796. <https://doi.org/10.1073/pnas.1418224112>
- Miller C.T., Thomas A.W., Nummela S.U., de la Mothe L.A. Responses of primate frontal cortex neurons during natural vocal communication. *J. Neurophysiol.* 2015. V. 114. № 2. P. 1158–1171. <https://doi.org/10.1152/jn.01003.2014>
- Montes-Lourido P., Kar M., David S.V., Sadagopan S. Neuronal selectivity to complex vocalization features emerges in the superficial layers of primary auditory cortex. *Plos. Biol.* 2021. V. 19. Article E3001299. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001299>
- Montes-Lourido P., Kar M., Pernia M., Parida S., Sadagopan S. Updates to the guinea pig animal model for in-vivo auditory neuroscience in the low-frequency hearing range. *Hear Res.* 2022. V. 424. Article 108603. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2022.108603>
- Mudry K.M., Capranica R.R. Correlation between auditory evoked responses in the thalamus and species-specific call characteristics. *J. Comp. Physiol.* 1987. V. 160. P. 477–489. <https://doi.org/10.1007/BF00615081>
- Nelken I.A., Fishbach L., Las L., Ulanovsky N., Farkas D. Primary auditory cortex of cats: feature detection or something else? *Biol. Cyber.* 2003. V. 89. P. 397–406. <https://doi.org/10.1007/s00422-003-0445-3>
- Newman J.D., Wollberg Z. Responses of single neurons in the auditory cortex of squirrel monkeys to variants of a single call type. *Exp. Neurol.* 1973a. V. 40. P. 821–824. [https://doi.org/10.1016/0014-4886\(73\)90116-7](https://doi.org/10.1016/0014-4886(73)90116-7)
- Newman J.D., Wollberg Z. Multiple coding of species-specific vocalizations in the auditory cortex of squirrel monkeys. *Brain Res.* 1973b. V. 54. P. 287–304. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(73\)90050-4](https://doi.org/10.1016/0006-8993(73)90050-4)
- Penna M., Velásquez N.A., Bosc J. Dissimilarities in auditory tuning in midwife toads of the genus *Alytes* (Amphibia: Anura). *Biol. J. Linnean Society*. 2015. V. 116. P. 41–51. <https://doi.org/10.1111/bij.12563>
- Petkov C.I., Kayser C., Steudel T., Whittingstall K., Augath M., Logothetis N.K. A voice region in the monkey brain. *Nat. Neurosci.* 2008. V. 1. P. 367–374. <https://doi.org/10.1038/nn2043>
- Philibert B., Laudanski J., Edeline J.-M. Auditory thalamus responses to guinea pig vocalizations: a comparison between rat and guinea pig. *Hear Res.* 2005. V. 209. P. 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.07.004>
- Peterson D.C., Wenstrup J.J. Selectivity and persistent firing responses to social vocalizations in the basolateral amygdala. *Neuroscience*. 2012. V. 17. P. 154–171. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.04.069>
- Plakke B., Diltz M.D., Romanski L.M. Coding of vocalizations by single neurons in ventrolateral prefrontal cortex. *Hear. Res.* 2013. V. 305. P. 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.07.011>
- Poremba A., Bigelow J., Rossi B. Processing of communication sounds: contributions of learning, memory, and experience. *Hear. Res.* 2013. V. 305. P. 31–34. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.06.005>
- Portfors C.V., Roberts P. D., Jonson K. Over-representation of species-specific vocalizations in the awake mouse inferior colliculus. *Neuroscience* 2009. V. 162. P. 486–500. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2009.04.056>
- Potter H.D. Patterns of acoustically evoked discharges of neurons in the mesencephalon of the bullfrog. *J. Neurophysiol.* 1965. V. 28. № 6. P. 1155–1184. <https://doi.org/10.1152/jn.1965.28.6.1155>
- Qin L., Wang J.Y., Sato Y. Representations of cat meows and human vowels in the primary auditory cortex of awake cats. *J. Neurophysiol.* 2008. V. 99. P. 2305–2319. <https://doi.org/10.1152/jn.01125.2007>
- Rauschecker J.P. Parallel processing in the auditory cortex of primates. *Audiol. Neurotol.* 1998. V. 3. № 2-3. P. 86–103. <https://doi.org/10.1159/000013784>
- Recanzone G.H. Representation of conspecific vocalizations in the core and belt areas of the auditory cortex in the alert macaque monkey. *J. Neurosci.* 2008. V. 28. P. 13184–13193. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3619-08.2008>
- Remedios R., Logothetis N.K., Kayser C. An auditory region in the primate insular cortex responding

- preferentially to vocal communication sounds. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. P. 1034–1045. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4089-08.2009>
- Roberts P.D., Portfors C.V. Responses to social vocalizations in the dorsal cochlear nucleus of mice. *Front. Syst. Neurosci.* 2015. V. 9. P.172–177. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2015.00172>
- Romanski L.M., Averbeck B.B. The primate cortical auditory system and neural representation of conspecific vocalizations. *Ann. Rev. Neurosci.* 2009. V. 32. P. 315–346. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.051508.135431>
- Romanski L.M., Averbeck B.B., Diltz M. Neural representation of vocalizations in the primate ventrolateral prefrontal cortex *J. Neurophysiol.* 2005. V. 93. P. 734–747. <https://doi.org/10.1152/jn.00675.2004>
- Roy S., Zhao L., Wang X. Distinct neural activities in premotor cortex during natural vocal behaviors in a New World primate. The common marmoset (*Callithrix jacchus*). *J. Neurosci.* 2016. V. 36. P. 12168–12179. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1646-16.2016>
- Royer J., Huetz C., Occelli F., Cancela J.M., Edeline J.M. Enhanced discriminative abilities of auditory cortex neurons for pup calls despite reduced evoked responses in c57bl/6 mother mice. *Neuroscience*. 2021. V. 453. P. 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.11.031>
- Sangiamo D.T., Warren M.R., Neunuebel J.P. Ultrasonic signals associated with different types of social behavior of mice. *Nature Neurosci.* 2020. V. 23. P. 411–422. <https://doi.org/10.1038/s41593-020-0584-z>
- Sadagopan S., Wang X. Nonlinear spectrotemporal interactions underlying selectivity for complex sounds in auditory cortex. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. № 36. P. 11192–11202. <https://doi.org/10.1038/s41593-020-0584-z>
- Schnupp J.W.H., Hall T.M. et al. Plasticity of temporal pattern codes for vocalization stimuli in primary auditory cortex. *J. Neurosci.* 2006. V. 26. № 18. P. 4785–4795. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.4330-05.2006>
- Souffi S., Lorenzi C., Varnet L., Huetz C., Edeline J.M. Noise-sensitive but more precise subcortical representations coexist with robust cortical encoding of natural vocalizations. *J. Neurosci.* 2020. V. 40. № 27. P. 5228–5246. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2731-19.2020>
- Sovijarvi A.R.A. Detection of natural complex sounds by cells in the primary auditory cortex of the cat. *Acta Physiol. Scand.* 1975. V. 93. P. 318–335. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1975.tb05821.x>
- Steinschneider M., Nourski K.V., Fishman Y.I. Representation of speech in human auditory cortex: is it special? *Hear Res.* 2013. V. 305. P. 57–73. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.05.013>
- Suta J., Kvasiniak E., Popelar J., Syka J. Representation of species-specific vocalizations in the inferior colliculus of the guinea pig. *J. Neurophysiol.* 2003. V. 90. P. 3794–3808. <https://doi.org/10.1152/JN.01175.2002>
- Suta D., Popelar J., Kvasniak E., Syka J. Representation of species-specific vocalizations in the medial geniculate body of the guinea pig. *Exp. Brain Res.* 2007. V. 183. P. 377–388. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-1056-3>
- Syka J., Suta D., Popelar J. Responses to species-specific vocalizations in the auditory cortex of awake and anesthetized guinea pigs. *Hear. Res.* 2005. V. 206. P. 177–184. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.01.013>
- Tanaka H., Taniguchi I. Responses of medial geniculate neurons to species-specific vocalized sounds in the guinea pig. *Jap. J. Physiol.* 1991. V. 41. № 6. P. 817–829. <https://doi.org/10.2170/jjphysiol.41.817>
- Tian B., Reser D., Durham A., Kustov A., Rauschecker J.P. Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex. *Science*. 2001. V. 292. P. 290–293. <https://doi.org/10.2307/3082738>
- Tonini J.F.R., Provete D.B., Maciel N.M., Morais A.R., Goutte S., Toledo L.F., Pyron R.A. Allometric escape from acoustic constraints is rare for frog calls. *Ecology Evol.* 2020. V. 10. P. 3686–3695. <https://doi.org/10.1002/ece3.6155>
- Velásquez N.A., Valdes J.L., Vasquez R.A., Penna M. Lack of phonotactic preferences of female frogs and its consequences for signal evolution. *Behav. Process.* 2015. V. 118. P. 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.06.001>
- Velásquez N.A., Moreno-Gómez F.N., Brunett E., Penna M. The acoustic adaptation hypothesis in a widely distributed South American frog: Southernmost signals propagate better. *Scientific Reports*. 2018. V. 8. P. 6990. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25359-y>
- Vergne A.L., Thierry A., Martin S., Mathevon N. Acoustic communication in crocodilians: Information encoding and species specificity of juvenile calls. *Animal Cognition*. 2012. V. 15. P. 1095–1109. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0533-7>
- Wallace M.N., Palmer A.R. Functional subdivisions in low-frequency primary auditory cortex (A1). *Exp. Brain Res.* 2009. V. 194. P. 395–408. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1714-8>
- Wallace M.N., Shackleton T.M., Anderson L.A., Palmer A.R. Representation of the purr call in the guinea pig primary auditory cortex. *Hear Res.* 2005. V. 204. P. 115–126. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.01.007>
- Wang X., Wang D., Wu X., Wang C., Wang R., Xia T. Response specificity to advertisement vocalization in the Chinese alligator (*Alligator sinensis*). *Ethology*. 2009. V. 115. P. 832–839. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01671.x>
- Wilczynski W., Ryan M.J. The behavioral neuroscience of anuran social signal processing. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2010. V. 20. № 6. P. 754–763. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.021>

- Wilczynski W., Keddy-Hector A.C., Ryan M.J. Call patterns and basilar papilla tuning in cricket frogs. 1. Differences among populations and between sexes. *Brain Behavior. Evol.* 1992. V. 39. № 4. P. 229–237. <https://doi.org/10.1159/000114120>
- Winter P., Funkenstein H.H. The effect of species-specific vocalization on the discharge of auditory cortical cells in the awake squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Exp. Brain Res.* 1973. V. 18. P. 489–504. <https://doi.org/10.1007/BF00234133>
- Wollberg Z., Newman J.D. Auditory cortex of squirrel monkey: response patterns of single cells to species-specific vocalizations. *Science*. 1972. V. 175. P. 212–214. <https://doi.org/10.2307/1733054>
- Zhao L., Wang J., Yang Y., Zhu B., Brauth S.E., Tang Y., Cui J. An exception to the matched filter hypothesis: A mismatch of male call frequency and female best hearing frequency in a torrent frog. *Ecol. Evol.* 2016. V. 7. P. 419–428. <https://doi.org/10.1002/ece3.2621>
- Ziegler L., Arim M., Narins P. Linking amphibian call structure to the environment: The interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. *Behav. Ecol.* 2011. V. 22. P. 520–526. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr011>

The characteristic features of the auditory neurons responses in terrestrial vertebrates to species-specific communication calls (analytical review)

N. G. Bibikov^{1, 2, *}

¹ N.N. Andreev Acoustic Institute
117036, Moscow, Shvernika str., 4, Russia

² A. A. Kharkevich Institute of Information Transmission Problems of the Russian Academy of Sciences
127051, Moscow, Bolshoy Karetny Lane, 19, Russia

* E-mail: nbibikov1@yandex.ru

One of the main functions of sensory systems is the implementation of intraspecific communication, which often occurs through the exchange of communication calls. It is quite natural that the hypothesis arises that the radiation and reception of these signals should be coordinated. There is usually a certain similarity in the characteristics of specific communication sounds and the receiving devices of an auditory analyzer. However, the degree of such correspondence in the neural structures of the brain remains a subject of debate. The review examines studies aimed at solving the issue of specialized encoding of such signals in the brains of various terrestrial vertebrates, ranging from tailless amphibians to primates. For decades, researchers have been searching for neurons in the direct auditory pathway that could serve as detectors of communication signals. However, an analysis of the extensive literature does not reveal the existence of any clearly defined area of the direct auditory pathway that would be specialized for analyzing this category of sounds. It seems that the functional significance of the neurons of this pathway consists of highlighting many features of the temporal flow within the entire perceived spectral composition of sound. This process is carried out on the trained synaptic connections in the process of permanent evolution, determined by the sensory environment. Dynamically organized ensembles of neurons can be formed in the central parts of the direct auditory pathway, synchronously reacting to the action of a certain sound. It is precisely such ensembles that can be considered as output structures of an auditory analyzer, which can determine the perception and the corresponding motor reactions.

Keywords: communication calls, direct auditory pathway, neuronal detectors, evolution

REFERENCES

- Akimov A.G. *Kodirovaniye modeley krika diskomforta myshat populyatsiyey neyronov tsentral'nogo yadra zadnego kholma srednego mozga myshi (Mus musculus)* [Encoding of pups' wriggling call models by neuronal population of midbrain inferior colliculus central nucleus in house mouse (*Mus musculus*)] *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii* [Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology]. 2013. V. 49. № 3. P. 233–236 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0022093013030122>
- Bibikov N.G. *Impul'snaya aktivnost' neyronov torus semicircularis travyanoy lyagushki (Rana temporaria)* [Impulse activity of neurons of the torus semicircularis grass frog (*Rana temporaria*)] *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii* [Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology]. 1974. V. 10. № 1. P. 40–47 (in Russian).
- Bibikov N.G. *Reaktsiya neyronov polukruzhnogo torusa ozernoy lyagushki (Rana ridibunda) na nekotoryye kommunikatsionnyye signaly amfibiyy*. [Reaction of neurons of the semicircular torus of the lake frog (*Rana ridibunda*) to some communication signals of amphibians]. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoolog. Journal] 1987. V. 66. № 8. P. 1214–1223 (in Russian).
- Bibikov N.G. *Aktivnost' slukhovyykh neyronov istmal'noy zony ozernoy lyagushki*. [Activity of auditory neurons in the

- isthmal zone of the lake frog]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2002. V. 16. № 1. P. 23–34 (in Russian).
- Bibikov N.G. *Metody otsenki slukhovykh sposobnostey beskhvostykh amfibi* [Methods for assessing the hearing abilities of tailless amphibians]. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoolog. Journal]. 2019. V. 98. № 3. P. 285–301. <https://doi.org/10.1134/S0044513419030048>
- Adrian E.D., Craik K.J.W., Sturdy R.S. The electrical response of the auditory mechanism in cold-blooded vertebrates. *Proceed. Royal Society London*. 1938. V. 125. № 841. P. 435–455. <https://doi.org/jstor.org/stable/i204892>
- Akimov G., Egorova M.A., Ehret G. Spectral summation and facilitation in on- and off-responses for optimized representation of communication calls in mouse inferior colliculus. *Eur. J. Neurosci*. 2017. V. 46. № 3. P. 440–459. <https://doi.org/10.1111/ejn.13488>
- Aushana Y., Souffly S., Edeline J.-M., Lorenzi C., Huetz C. Robust neuronal discrimination in primary auditory cortex despite degradations of spectro-temporal acoustic details: comparison between guinea pigs with normal hearing and mild age-related hearing loss. *J. Assoc. Res. Otolaryng*. 2018. V. 19. № 2. P. 163–180. <https://doi.org/10.1007/s10162-017-0649-1>
- Betancourth-Cundar M., Lima A.P., Hödl W., Amézquita A. Decoupled evolution between senders and receivers in the Neotropical *Allobates femoralis* frog complex. *Plos One*. 2016. V. 11. Article E0155929. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155929>
- Bibikov N.G. Auditory units in the medulla of the marsh frog with unusual patterns of spontaneous activity. *J. Comp. Physiol. A*. 1993. V. 173. № 1. P. 123–131. <https://doi.org/10.1007/bf00209624>
- Bibikov N.G., Elepfandt A. Auditory evoked potentials from medulla and midbrain in the clawed frog *Xenopus laevis*. *Hear. Res*. 2005. V. 204. P. 29–36. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2004.12.009>
- Bibikov N.G., Nizamov S.V. Temporal coding of low-frequency amplitude modulation in the torus semicircularis of the grassfrog. *Hear. Res*. 1996. V. 101. № 1. P. 23–44. [https://doi.org/10.1016/s0378-5955\(96\)00128-1](https://doi.org/10.1016/s0378-5955(96)00128-1)
- Bibikov N.G., Nizamov S.V. Statistical characteristics of the spike activity of neurons in the midbrain auditory center in frogs on exposure to tones modulated by low-frequency noise. *Neurosci. Behav. Physiol*. 2018. V. 48. № 6. P. 764–773. <https://doi.org/10.1007/s11055-018-0628-y>
- Bibikov N.G. Addition of noise enhanced neural synchrony to amplitude-modulated sounds in the frog's midbrain. *Hear. Res*. 2002. V. 173. № 1. P. 21–28. [https://doi.org/10.1016/s0378-5955\(02\)00456-2](https://doi.org/10.1016/s0378-5955(02)00456-2)
- Bibikov N.G., Grubnik O.N. Responses to intensity increments and decrements in different types of midbrain auditory units of the frog. In: *Acoustical signal processing in the central auditory system*. New York. Plenum Press, 1997. P. 271–277. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8712>
- Bizley J.K., Walker K.M.M., King A.J., Schnupp J.W.H. Neural ensemble codes for stimulus periodicity in auditory cortex. *J. Neurosci*. 2010. V. 30. № 14. P. 5078–5091. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.5475-09.2010>
- Brittan-Powell E.F., Christensen-Dalsgaard J., Tang Y.Z., Carr C., Dooling R.J. The auditory brainstem response in two lizard species. *J. Acoust. Soc. Amer*. 2010. V. 128. P. 787–794. <https://doi.org/10.1121/1.3458813>
- Capranica R.R., Moffat A.J.M. Neurobehavioral correlates of sound communication in anurans. *Advances in Vertebrate Neuroethology*. Eds: Ewert J.-P., Capranica R.R., Ingle D.J. Springer US. Boston. 1983. P. 701–730. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4412-4_36
- Carruthers I.M., Laplagne D.A., Jaegle A., Briguglio J.J., Mwilambwe-Tshilobo L., Natan R.G., Geffen M.N. Emergence of invariant representation of vocalizations in the auditory cortex. *J. Neurophysiol*. 2015. V. 114. № 5. P. 726–740. <https://doi.org/10.1152/jn.00095.2015>
- Chen J., Jono T., Cui J., Yue X., Tang Y. The acoustic properties of low intensity vocalizations match hearing sensitivity in the webbed-toed gecko *Gekko subpalmatus*. *Plos ONE*. 2016. V. 11. Article E0146677. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146677>
- Cobo-Cuan A., Narins P.M. Reciprocal matched filtering in the inner ear of the african clawed frog (*Xenopus laevis*). *J. Ass. Res. Otolaryng*. 2020. V. 21. P. 33–42. <https://doi.org/10.1007/s10162-019-00740-4>
- De Charms R.C., Merzenich M.M. Primary cortical representation of sounds by the coordination of action-potential timing. *Nature*. 1996. V. 381. P. 610–613. <https://doi.org/10.1038/381610a0>
- De Cheveigne A. The auditory system as a “separation machine”. *Physiological and psychophysical bases of auditory function*. Eds: Breebart D.J., Houtsma A.J.M., Kohlrausch A., Prijs V.F., Schoonhoven R. Maastricht. 2001. P. 453–460.
- Egorova M., Akimov A. Specialization of neurons with different response patterns in the mouse *Mus Musculus* auditory midbrain and primary auditory cortex during communication call processing. *J. Evol. Biochem. Physiol*. 2020. V. 56. P. 406–414. <https://doi.org/10.1134/S0022093020050038>
- Ehret G., Geissler D. Communication-call representation in the mouse auditory cortex: perception vs. recognition. *Plasticity and Signal Representation in the Auditory System*. 2005. P. 85–96. <https://doi.org/10.1007/0-387-23181-1-8>
- Eliades S.J., Tsunada J. Auditory cortical activity drives feedback-dependent vocal control in marmosets. *Nature Comm*. 2018. V. 9. № 1. P. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04961-8>

- Eliades S.J., Wang X. Contributions of sensory tuning to auditory-vocal interactions in marmoset auditory cortex. *Hear. Res.* 2017. V. 348. P. 98–111. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2017.03.001>
- Endler J.A. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosoph. Transactions: Biol. Sciences.* 1993. V. 340. P. 215–225. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0060>
- Frishkopf L.S., Capranica R.R., Goldstein M.H.J. Neural coding in the bullfrog's auditory system – a teleological approach. *Proceedings IEEE.* 1968. V. 56. № 6. P. 969–980. <https://doi.org/10.1109/proc.1968.6448>
- Fuzessery M., Feng A.S. Mating call selectivity in the thalamus and midbrain of the leopard frog (*Rana p. Pipiens*): Single and multiunit analyses. *J. Comp. Physiol.* 1983. V. 150. P. 333–344. <https://doi.org/10.1007/BF00605023>
- Gadziola M.A., Grimsley J.M.S., Shanbhag S.J., Wenstrup J.J. A novel coding mechanism for social vocalizations in the lateral amygdala. *J. Neurophysiol.* 2012. V. 107. P. 1047–1057. <https://doi.org/10.1152/jn.00422.2011>
- Gansel K.S. Neural synchrony in cortical networks: mechanisms and implications for neural information processing and coding. *Front. Integr. Neurosci.* 2022. V. 16. Article 900715. <https://doi.org/10.3389/fnint.2022.900715>
- Gaucher Q., Huetz C., Gourévitch B., Edeline J.M. Cortical inhibition reduces information redundancy at presentation of communication sounds in the primary auditory cortex. *J. Neurosci.* 2013a. V. 33. № 26. P. 10713–10728. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0079-13.2013>
- Gaucher Q., Huetz C., Gourévitch B., Laudanski J., Occelli F., Edeline J.M. How do auditory cortex neurons represent communication sounds? *Hear Res.* 2013b. V. 305. P. 102–112. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.03.011>
- Gehr D.D., Komiya H., Eggermont J.J. Neuronal responses in cat primary auditory cortex to natural and altered species-specific calls. *Hear Res.* 2000. V. 150. P. 27–42. [https://doi.org/10.1016/S0378-5955\(00\)00170-2](https://doi.org/10.1016/S0378-5955(00)00170-2)
- Geissler D.B., Ehret G. Time-critical integration of formants for perception of communications calls in mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2002. V. 99. P. 9021–9025. <https://doi.org/10.1073/pnas.122606499>
- Glass I., Wollberg Z. Lability in the responses of cells in the auditory cortex of squirrel monkeys to species-specific vocalizations. *Exp. Brain Res.* 1979. V. 34. P. 489–498. <https://doi.org/10.1007/BF00239144>
- Gourévitch B., Eggermont J.J. Spatial representation of neural responses to natural and altered conspecific vocalizations in cat auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2007. V. 97. № 1. P. 144–158. <https://doi.org/10.1152/jn.00807.2006>
- Goutte S., Mason M.J., Christensen-Dalsgaard J., Montealegre F., Chivers B., Sarria F.A., Antoniazzi M.M., Jared C., Satol A., Toledo L.F. Evidence of auditory insensitivity to vocalization frequencies in two frogs. *Scientific Reports.* 2017. V. 7. Article 12121. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12145-5>
- Grimsley J.M.S., Shanbhag S.J., Palmer A.R., Wallace M.N. Processing of communication calls in guinea pig auditory cortex. *Plos ONE.* 2012a. V. 7. Article e51646. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051646>
- Grimsley J.M.S., Palmer A.R., Wallace M.N. Different representations of tooth chatter and purr call in guinea pig auditory cortex. *Neuroreport.* 2011b. V. 22. № 12. P. 613–616. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3283495ae9>
- Grimsley J.M.S., Palmer A.R., Wallace M.N. Age differences in the purr call distinguished by units in the adult guinea pig primary auditory cortex. *Hear. Res.* 2011a. V. 277. P. 134–142. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2011.01.018>
- Gupta S., Alluri R.K., Rose G.J., Bee M.A. Neural basis of acoustic species recognition in a cryptic species complex. *J. Exp. Biol.* 2021. V. 224. № 23. Article jeb243405. <https://doi.org/10.1242/jeb.243405>
- Hall J.C. Feng A.S. Evidence for parallel processing in the frog's auditory thalamus. *J. Comp. Neurol.* 1987. V. 258. № 3. P. 407–419. <https://doi.org/10.1002/cne.902580309>. PMID: 3495555.
- Huetz C., Philibert B., Edeline J.-M. A spike timing code for discriminating conspecific vocalizations in the thalamocortical system of anesthetized and awake guinea pigs. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. P. 334–350. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.3269-08.2009>
- Huetz C., Gourevitch B., Edeline J.-M. Neural codes in the thalamocortical auditory system: From artificial stimuli to communication sounds. *Hear Res.* 2011. V. 271. P. 147–158. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2010.01.010>
- Jia G., Bai S., Lin Y., Wang X., Zhu L., Lyu C., Sun G., An K., Roe A.W., Li X., Gao L. Representation of conspecific vocalizations in amygdala of awake marmosets. *Natl. Sci. Rev.* 2023. V. 10. Article nwad194. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwad194>
- Kar M., Pernia M., Williams K. et al. Vocalization categorization behavior explained by a feature-based auditory categorization model. *Elife.* 2022. V. 11. Article E78278. <https://doi.org/10.7554/elife.78278>
- Kanwal J.S., Rauschecker J.P. Auditory cortex of bats and primates: managing species-specific calls for social communication. *Frontiers in Bioscience.* 2007. V. 12. P. 4621–4640. <https://doi.org/10.2741/2413>
- Kusmirek P., Rauschecker J.P. Functional specialization of medial auditory belt cortex in the alert rhesus monkey. *J. Neurophysiol.* 2009. V. 102. P. 1606–1622. <https://doi.org/10.1152/jn.00167.2009>
- Labra A., Reyes-Olivares C., Moreno-Gómez F.N., Velásquez N.A., Penna M., Delano P.H., Narins P.M. Geographic variation in the matching between call characteristics and tympanic sensitivity in the Weeping lizard. *Ecol. Evol.* 2021. V. 11. № 24. P. 18633–18650. <https://doi.org/10.1002/ece3.8469>

- Lee N., Schrodde K.M., Bee M.A. Nonlinear processing of a multicomponent communication signal by combination-sensitive neurons in the anuran inferior colliculus. *J. Comp. Physiol. S.A.* 2017. V. 203. № 9. P. 749–772. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1195-3>
- Lettvin J.Y., Maturana H.R., McCulloch W.S., Pitts W. What the frog's eye tells the frog's brain. *Proceedings of the IRE.* 1959. V. 47. P. 1940–1951. <https://doi.org/10.1109/jrproc.1959.287207>
- Lu S., Steadman M., Ang G.W.Y., Kozlov A. Composite receptive fields in the mouse auditory cortex. *J. Physiol.* 2023. V. 601. №18. P. 4091–4104. <https://doi.org/10.1113/JP285003>
- Ma H., Qin L., Dong C., Zhong R., Sato Y. Comparison of neural responses to cat meows and human vowels in the anterior and posterior auditory field of awake cats. *Plos ONE.* 2013. V. 8. P. E52942. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052942>
- Manley G., Kraus J. Exceptional high-frequency hearing and matched vocalizations in Australian pygopod geckos. *J. Exp. Biology.* 2010. V. 213. P. 1876–1885. <https://doi.org/10.1242/jeb.040196>
- Manley J.A., Muller-Preuss P. Response variability of auditory cortex cells in the squirrel monkey to constant acoustic stimuli. *Exp. Brain Res.* 1978. V. 32. № 2. P. 171–180. <https://doi.org/10.1007/bf00239725>
- Mathevon N., Vergne A., Aubin T. Acoustic communication in crocodiles: How do juvenile calls code information? *Proceed. Meetings. Acoust.* 2013. V. 19. Article 010001. <https://doi.org/10.1121/1.4799192>
- Medvedev A.V., Kanwal J.S. Local field potentials and spiking activity in the primary auditory cortex in response to social calls. *J. Neurophysiol.* 2004. V. 92. № 1. P. 52–65. <https://doi.org/10.1152/jn.01253.2003>
- Metzen M.G., Jamali M., Carriot J., Ávila-Ákerberg O., Cullen K.E., Chacron M.J. Coding of envelopes by correlated but not single-neuron activity requires neural variability. *Proceed. Nat. Acad. Sciences.* 2015. V. 112. № 15. P. 4791–4796. <https://doi.org/10.1073/pnas.1418224112>
- Miller C.T., Thomas A.W., Nummela S.U., de la Mothe L.A. Responses of primate frontal cortex neurons during natural vocal communication. *J. Neurophysiol.* 2015. V. 114. № 2. P. 1158–1171. <https://doi.org/10.1152/jn.01003.2014>
- Montes-Lourido P., Kar M., David S.V., Sadagopan S. Neuronal selectivity to complex vocalization features emerges in the superficial layers of primary auditory cortex. *Plos Biol.* 2021. V. 19. E3001299. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001299>
- Montes-Lourido P., Kar M., Pernia M., Parida S., Sadagopan S. Updates to the guinea pig animal model for in-vivo auditory neuroscience in the low-frequency hearing range. *Hear Res.* 2022. V. 424. 108603. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2022.108603>
- Mudry K.M., Capranica R.R. Correlation between auditory evoked responses in the thalamus and species-specific call characteristics. *J. Comp. Physiol.* 1987. V. 160. P. 477–489. <https://doi.org/10.1007/BF00615081>
- Nelken I.A., Fishbach L., Las L., Ulanovsky N., Farkas D. Primary auditory cortex of cats: feature detection or something else? *Biol. Cyber.* 2003. V. 89. P. 397–406. <https://doi.org/10.1007/s00422-003-0445-3>
- Newman J.D., Wollberg Z. Responses of single neurons in the auditory cortex of squirrel monkeys to variants of a single call type. *Exp. Neurol.* 1973a. V. 40. P. 821–824. [https://doi.org/10.1016/0014-4886\(73\)90116-7](https://doi.org/10.1016/0014-4886(73)90116-7)
- Newman J.D., Wollberg Z. Multiple coding of species-specific vocalizations in the auditory cortex of squirrel monkeys. *Brain Res.* 1973b. V. 54. P. 287–304. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(73\)90050-4](https://doi.org/10.1016/0006-8993(73)90050-4)
- Penna M., Velásquez N.A., Bosc J. Dissimilarities in auditory tuning in midwife toads of the genus *Alytes* (Amphibia: Anura). *Biol. J. Linnean Society.* 2015. V. 116. P. 41–51. <https://doi.org/10.1111/bij.12563>
- Petkov C.I., Kayser C., Steudel T., Whittingstall K., Augath M., Logothetis N.K. A voice region in the monkey brain. *Nat Neurosci.* 2008. V. 1. P. 367–374. <https://doi.org/10.1038/nn2043>
- Philibert B., Laudanski J., Edeline J.-M. Auditory thalamus responses to guinea pig vocalizations: a comparison between rat and guinea pig. *Hear Res.* 2005. V. 209. P. 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.07.004>
- Peterson D.C., Wenstrup J.J. Selectivity and persistent firing responses to social vocalizations in the basolateral amygdala. *Neuroscience.* 2012. V. 17. P. 154–171. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.04.069>
- Plakke B., Diltz M.D., Romanski L.M. Coding of vocalizations by single neurons in ventrolateral prefrontal cortex. *Hear. Res.* 2013. V. 305. P. 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.07.011>
- Poremba A., Bigelow J., Rossi B. Processing of communication sounds: contributions of learning, memory, and experience. *Hear. Res.* 2013. V. 305. P. 31–34. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.06.005>
- Portfors C.V., Roberts P.D., Jonson K. Over-representation of species-specific vocalizations in the awake mouse inferior colliculus. *Neuroscience* 2009. V. 162. P. 486–500. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2009.04.056>
- Potter H.D. Patterns of acoustically evoked discharges of neurons in the mesencephalon of the bullfrog. *J. Neurophysiol.* 1965. V. 28. № 6. P. 1155–1184. <https://doi.org/10.1152/jn.1965.28.6.1155>
- Qin L., Wang J.Y., Sato Y. Representations of cat meows and human vowels in the primary auditory cortex of awake cats. *J. Neurophysiol.* 2008. V. 99. P. 2305–2319. <https://doi.org/10.1152/jn.01125.2007>

- Rauschecker J.P. Parallel processing in the auditory cortex of primates. *Audiol. Neurotol.* 1998. V. 3. № 2-3. P. 86–103. <https://doi.org/10.1159/000013784>
- Recanzone G.H. Representation of conspecific vocalizations in the core and belt areas of the auditory cortex in the alert macaque monkey. *J. Neurosci.* 2008. V. 28. P. 13184–13193. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3619-08.2008>
- Remedios R., Logothetis N.K., Kayser C. An auditory region in the primate insular cortex responding preferentially to vocal communication sounds. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. P. 1034–1045. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4089-08.2009>
- Roberts P.D., Portfors C.V. Responses to social vocalizations in the dorsal cochlear nucleus of mice. *Front. Syst. Neurosci.* 2015. V. 9. P. 172–175. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2015.00172>
- Romanski L.M., Averbeck B.B. The primate cortical auditory system and neural representation of conspecific vocalizations. *Ann. Rev. Neurosci.* 2009. V. 32. P. 315–346. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.051508.135431>
- Romanski L.M., Averbeck B.B., Diltz M. Neural representation of vocalizations in the primate ventrolateral prefrontal cortex. *J. Neurophysiol.* 2005. V. 93. P. 734–747. <https://doi.org/10.1152/jn.00675.2004>
- Roy S., Zhao L., Wang X. Distinct neural activities in premotor cortex during natural vocal behaviors in a New World primate. The common marmoset (*Callithrix jacchus*). *J. Neurosci.* 2016. V. 36. P. 12168–12179. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1646-16.2016>
- Royer J., Huetz C., Occelli F., Cancela J.M., Edeline J.M. Enhanced discriminative abilities of auditory cortex neurons for pup calls despite reduced evoked responses in c57bl/6 mother mice. *Neuroscience*. 2021. V. 453. P. 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.11.031>
- Sangiamo D.T., Warren M.R., Neunuebel J.P. Ultrasonic signals associated with different types of social behavior of mice. *Nature Neurosci.* 2020. V. 23. P. 411–422. <https://doi.org/10.1038/s41593-020-0584-z>
- Sadagopan S., Wang X. Nonlinear spectrotemporal interactions underlying selectivity for complex sounds in auditory cortex. *J. Neurosci.* 2009. V. 29. № 36. P. 11192–11202. <https://doi.org/10.1038/s41593-020-0584-z>
- Schnupp J.W.H., Hall T.M. et al. Plasticity of temporal pattern codes for vocalization stimuli in primary auditory cortex. *J. Neurosci.* 2006. V. 26. № 18. P. 4785–4795. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.4330-05.2006>
- Souffi S., Lorenzi C., Varnet L., Huetz C., Edeline J.M. Noise-sensitive but more precise subcortical representations coexist with robust cortical encoding of natural vocalizations. *J. Neurosci.* 2020. V. 40. № 27. P. 5228–5246. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2731-19.2020>
- Sovijarvi A.R.A. Detection of natural complex sounds by cells in the primary auditory cortex of the cat. *Acta Physiol. Scand.* 1975. V. 93. P. 318–335. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1975.tb05821.x>
- Steinschneider M., Nourski K.V., Fishman Y.I. Representation of speech in human auditory cortex: is it special? *Hear Res.* 2013. V. 305. P. 57–73. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.05.013>
- Suta J., Kvasiniak E., Popelar J., Syka J. Representation of species-specific vocalizations in the inferior colliculus of the guinea pig. *J. Neurophysiol.* 2003. V. 90. P. 3794–3808. <https://doi.org/10.1152/JN.01175.2002>
- Suta D., Popelar J., Kvasniak E., Syka J. Representation of species-specific vocalizations in the medial geniculate body of the guinea pig. *Exp. Brain Res.* 2007. V. 183. P. 377–388. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-1056-3>
- Syka J., Suta D., Popelar J. Responses to species-specific vocalizations in the auditory cortex of awake and anesthetized guinea pigs. *Hear. Res.* 2005. V. 206. P. 177–184. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.01.013>
- Tanaka H., Taniguchi I. Responses of medial geniculate neurons to species-specific vocalized sounds in the guinea pig. *Jap. J. Physiol.* 1991. V. 41. № 6. P. 817–829. <https://doi.org/10.2170/jjphysiol.41.817>
- Tian B., Reser D., Durham A., Kustov A., Rauschecker J.P. Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex. *Science*. 2001. V. 292. P. 290–293. <https://doi.org/10.2307/3082738>
- Tonini J.F.R., Provete D.B., Maciel N.M., Morais A.R., Goutte S., Toledo L.F., Pyron R.A. Allometric escape from acoustic constraints is rare for frog calls. *Ecology Evol.* 2020. V. 10. P. 3686–3695. <https://doi.org/10.1002/ece3.6155>
- Velásquez N.A., Valdes J.L., Vasquez R.A., Penna M. Lack of phonotactic preferences of female frogs and its consequences for signal evolution. *Behav. Process.* 2015. V. 118. P. 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.06.001>
- Velásquez N.A., Moreno-Gómez F.N., Brunett E., Penna M. The acoustic adaptation hypothesis in a widely distributed South American frog: Southernmost signals propagate better. *Scientific Reports*. 2018. V. 8. Article 6990. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25359-y>
- Vergne A.L., Thierry A., Martin S., Mathevon N. Acoustic communication in crocodilians: Information encoding and species specificity of juvenile calls. *Animal Cognition*. 2012. V. 15. P. 1095–1109. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0533-7>
- Wallace M.N., Palmer A.R. Functional subdivisions in low-frequency primary auditory cortex (A1). *Exp. Brain Res.* 2009. V. 194. P. 395–408. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1714-8>
- Wallace M.N., Shackleton T.M., Anderson L.A., Palmer A.R. Representation of the purr call in the guinea pig

- primary auditory cortex. *Hear Res.* 2005. V. 204. P. 115–126. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2005.01.007>
- Wang X., Wang D., Wu X., Wang C., Wang R., Xia T. Response specificity to advertisement vocalization in the Chinese alligator (*Alligator sinensis*). *Ethology.* 2009. V. 115. P. 832–839. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01671.x>
- Wilczynski W., Ryan M.J. The behavioral neuroscience of anuran social signal processing. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2010. V. 20. № 6. P. 754–763. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.021>
- Wilczynski W., Keddy-Hector A.C., Ryan M.J. Call patterns and basilar papilla tuning in cricket frogs. 1. Differences among populations and between sexes. *Brain Behavior. Evol.* 1992. V. 39. № 4. P. 229–237. <https://doi.org/10.1159/000114120>
- Winter P., Funkenstein H.H. The effect of species-specific vocalization on the discharge of auditory cortical cells in the awake squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Exp. Brain Res.* 1973. V. 18. P. 489–504. <https://doi.org/10.1007/BF00234133>
- Wollberg Z., Newman J.D. Auditory cortex of squirrel monkey: response patterns of single cells to species-specific vocalizations. *Science.* 1972. V. 175. P. 212–214. <https://doi.org/10.2307/1733054>
- Zhao L., Wang J., Yang Y., Zhu B., Brauth S.E., Tang Y., Cui J. An exception to the matched filter hypothesis: A mismatch of male call frequency and female best hearing frequency in a torrent frog. *Ecol. Evol.* 2016. V. 7. P. 419–428. <https://doi.org/10.1002/ece3.2621>
- Ziegler L., Arim M., Narins P. Linking amphibian call structure to the environment: The interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. *Behav. Ecol.* 2011. V. 22. P. 520–526. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr011>

УДК 812.2

КЛИНИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ОТДЕЛОВ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

© 2024 г. Н. К. Серова

*Национальный медицинский исследовательский центр нейрохирургии имени академика Н.Н. Бурденко
Министерства здравоохранения Российской Федерации
125047, Москва, ул. 4-я Тверская-Ямская, д. 16, Россия*

E-mail: nserova@nsi.ru

Поступила в редакцию 09.01.2024 г.

После доработки 12.01.2024 г.

Принята к публикации 15.01.2024 г.

Статья представляет собой обзор литературы, посвященный структуре и функции центральных отделов зрительной системы, начиная от переднего зрительного пути: зрительных нервов, хиазмы, зрительных трактов, наружного коленчатого тела, и далее — зрительной лучистости и зрительной коры, в преломлении клинических проявлений поражения этих образований. Представлены синдромы поражения центральных отделов зрительной системы в зависимости от уровня ее поражения. Приводятся доказательства возможного развития приобретенной нисходящей (ретроградной) транссинаптической дегенерации зрительного волокна по данным оптической когерентной томографии. Показано, что владение знанием анатомии, функции центральных отделов зрительной системы позволяет не только определить топик патологического процесса в головном мозге, но и оценить результаты хирургического и лучевого лечения пациентов.

Ключевые слова: зрительная система, синдром, поражение

DOI: 10.31857/S0235009224020027 **EDN:** CUXUJA

Физиология зрительной системы — понятие широкое. Это непосредственно зрительный путь: сетчатка — первичная зрительная кора. К зрительной системе также относят и ассоциативные, экстрастриарные зоны. Имеют значение в обработке зрительной информации и лежащие глубже структуры, ответственные за отслеживание передвижений предметов, движения глаз и т.п.

Сетчатка, в частности ее ганглиозные клетки (ГКС), принимают первыми зрительный импульс. Далее информация передается по зрительной системе, интерпретация которой является очень сложным процессом. Последовательная обработка является лишь одним из нескольких механизмов, используемых мозгом для обработки зрительных сигналов. Имеются множественные точки взаимодействия между специализированными областями мозга (Rizzo, 2005).

Пройдя путь от фоторецепторов до ГКС, зрительный импульс передается на аксоны ганглиозных клеток, которые в дальнейшем, покинув сетчатку, собираются в зрительные пучки, образуя структуры переднего зрительного пути (ПЗП): зрительные нервы, хиазму (перекрест), зрительные тракты. Важно знать, что, начиная с хиазмы, представительство в структурах ПЗП

имеется от обоих глаз. Различные типы ГКС специализируются на передаче различных типов физических сигналов и дают начало различным каналам от сетчатки до коры, например парвацеллюлярному и магноцеллюлярному пути. Между каналами существует перекрестная связь на нескольких уровнях от сетчатки до зрительной коры (Rizzo, 2005).

К ПЗП относится и наружное коленчатое тело (НКТ) — образование с довольно сложной структурой. Его основной функцией является доставка информации от сетчатки к зрительной коре. Однако в нем происходит не просто передача импульса с одного синапса на другой, импульса, идущего по аксонам ганглиозных клеток сетчатки, на ганглиозные клетки НКТ, а далее по их аксонам в зрительную кору. Л. Кляйн (Kline, 1998) обращает внимание на то, что НКТ не пассивно выполняет работу “передаточного пункта”, а является “активным динамическим участником” в акте зрения. В функцию НКТ входит обработка информации о цвете, форме, контрастности изображения, движении объекта, полученной от афферентных волокон. Оно обладает рецептивными бинокулярными полями и влияет на активность зрительной коры (Вит, 2003). Это

осуществляется благодаря наличию различных по своей функции клеток в различных слоях НКТ, которых насчитывают до шести. Каждый слой имеет определенное представительство сетчатки. Волокна папилло-макулярного пучка представлены во всех шести слоях НКТ. Помимо этого, имеется связь НКТ с структурами среднего мозга, а именно с верхними бугорками четверохолмием (Livingston, Mustari, 2000; Rizzo, 2005). В свою очередь по эфферентным волокнам идет информация из зрительной коры, которая также подвергается обработке в НКТ. Подтверждением тому является обнаружение атрофии нейронов НКТ при повреждении коры. Более того, в настоящее время доказана возможность приобретенной нисходящей транссинаптической атрофии зрительного волокна, что ранее отвергалось.

С постсинаптических аксонов ганглиозных клеток НКТ, располагающихся в верхне-задней части НКТ, начинается зрительная лучистость, которая носит также название геникулокалькаринного тракта, соединяющего НКТ и первичную зрительную кору — V1 (поле 17 по Brodmann) в полюсе затылочной доли, и которая передает информацию в зрительную кору (Wall, 1998). Аксоны геникулокалькаринного тракта имеют представительство в трех долях головного мозга: височной, теменной и затылочной.

Зрительная кора получает, интегрирует и обрабатывает визуальную информацию, подразделяется на первичную зрительную/стриарную кору (striate cortex) (V1) (поле 17 по Brodmann) и вторичную зрительную кору, или ассоциативную зону (V2), которая прилегает к первичной коре.

Как известно, цитоархитектоника первичной коры содержит шесть функционально отличающихся друг от друга горизонтальных слоев, наиболее значимым из которых является четвертый, поскольку к нему подходит наибольшее количество афферентных волокон, идущих от НКТ (Pasupathy, Connor, 2001; Rizzo, 2005).

Важно отметить, что зрительная кора занимает около 3,5% всей площади коры головного мозга (Rizzo, 2005). Большая часть первичной зрительной коры представляет собой центральную часть поля зрения. Центральные 10 град. поля зрения представлены на 50–60% стритарной коры, а центральных 30 град. поля зрения представительство достигает 80%. Макулярная область представлена в полюсе зрительной коры. В зрительной коре площадь представительства центральной ямки сетчатки почти в 1 000 раз больше, чем в сетчатке. Это следует учитывать при оценке результатов зрительных вызванных потенциалов (ЗВП),

которые в большей степени отражают активность макулярной области (Вит, 2003; Horton, Hoyt, 1991; McFadzean et al., 1994).

В первичной зрительной коре осуществляется дифференцированный анализ наиболее сложных зрительных сигналов (цвет, контуры, очертания, форма объекта и другие) (Pasupathy, Connor, 2001; Rizzo, 2005). Д. Хьюбел (Хьюбел, 1990), характеризуя стритарную кору, отмечает, что в ней находится большое разнообразие функциональных типов клеток, которые отвечают на более сложные стимулы.

Полученная зрительная информация поступает и обрабатывается не только по вертикали из слоя в слой по всей толщине первичной зрительной коры, но и по горизонтали — на множественные ассоциативные зоны, главными из них являются 18-е и 19-е поля по Brodmann — вторичная и третичная зрительная кора (V2, V3) (Ebeling, Reulen, 1988; Rizzo, 2005).

Первичная зрительная кора имеет прямую и обратную связь с ассоциативной зоной — вторичной зрительной корой V2. Роль вторичной зрительной коры, а также других ассоциативных зон — осуществлять более сложную оценку зрительных образов.

Вопрос о роли первичной зрительной коры непосредственно в осознанном зрительном восприятии остается спорным. Было показано, что зрительное восприятие больше коррелирует с нейрогенной активностью в экстрастриарных зонах, которые имеют решающее значение для осознания видимого образа, и на уровне вторичной и третичной коры проходит наиболее сложный интегративный процесс, тогда как при повреждении V1 просто нарушается поток информации в экстрастриарные зоны.

Однако существует и другое мнение. В зоне V1 были получены столь же мощные ответы и показано, что активность первичной зрительной коры человека также играет деятельную роль в мультисенсорных процессах и напрямую влияет на поведенческую реакцию. Для доказательства изложенного авторы привлекли различные методы исследования (фМРТ, ПЭТ, ЭЭГ и др.) (Tong, 2003; Murray, et al., 2016).

Интересным, на наш взгляд, сообщением, в большей степени касающимся нейропсихологии, является то, что зрительное внимание выбирает лишь небольшую часть входящей зрительной информации для дальнейшей обработки. Выбор начинается с первичной зрительной коры V1, которая способствует установке центральной ямки на местоположение объекта посредством смещения взгляда (Zhaoping, 2019).

В дальнейшем речь пойдет непосредственно о зрительной системе: структуры ПЗП — первичная зрительная кора — и клинических проявлениях поражения.

Симптомы поражения зрительной системы, начиная от структур ПЗП до зрительной коры, определяются уровнем поражения и имеют особое значение в топической диагностике заболеваний головного мозга (Серова, 2011). Они проявляются нарушением зрительных функций и развитием атрофии (восходящей и нисходящей) зрительных волокон. Атрофия волокон возникает в результате процесса любой этиологии: воспалительной, дегенеративной, компрессионной или травматической, нарушения кровоснабжения и др. Нисходящая (ретроградная) атрофия зрительного волокна структур ПЗП достигает ГКС. Сроки развития офтальмоскопических изменений в виде побледнения диска зрительного нерва зависят от уровня повреждения ПЗП. Чем дальше от глазного яблока располагается очаг повреждения, тем позднее выявляются изменения на глазном дне в виде атрофии диска зрительного нерва. Так, при поражении зрительного нерва изменения появляются значительно раньше, чем при поражении зрительных волокон на уровне хиазмы, зрительного тракта (Серова, 2011). С этим не все согласны, однако наш клинический опыт свидетельствует в пользу этого. Подтверждением служат и результаты, полученные с использованием неинвазивной методики оптической когерентной томографии (ОКТ), дающей возможность прижизненно изучить комплекс ГКС, оценить морфометрические показатели сетчатки. В центре нейрохирургии им акад. Н.Н. Бурденко подобные исследования были начаты в 2015 г. Исследования, проведенные Н.М. Елисеевой с коллегами (Елисеева и др., 2020), показали, что минимальный срок изменений на ОКТ в виде истончения комплекса ГКС при поражении зрительного нерва составил две-три недели. Также было показано, что локализация преимущественного патологического истончения комплекса ГКС при поражении зрительных нервов и хиазмы соответствовали топографии поражения зрительных волокон, выявленных при исследовании поля зрения: при нарушении центрального зрения отмечено выраженное истончение всего комплекса ГКС в макулярной области сетчатки, при повреждении хиазмы — преимущественно в носовых ее половинах.

На сроки развития видимых изменений на глазном дне помимо уровня поражения влияет характер повреждающего фактора. Травма зрительных волокон, поражение их воспалительным процессом приводят к более быстрому появлению изменений, чем, например, компрессионное

воздействие объемным образованием, о чем свидетельствуют также результаты, полученные с помощью ОКТ (Елисеева, 2020; Jindahra, 2012).

Поражение зрительных волокон на уровне зрительного нерва приводит к зрительным расстройствам одного глаза. При поражении хиазмы, зрительных трактов, НКТ, геникулокалькаринного тракта, первичной зрительной коры в связи с представительством от двух глаз характер поля зрения носит гемианопический характер (битемпоральной или гомонимной гемианопсии).

При поражении геникулокалькаринного тракта процесс нисходящей (ретроградной) атрофии зрительных волокон доходит, как правило, до ганглиозных клеток НКТ и не отражается на глазном дне в виде атрофии зрительного нерва. Ранее предполагалось, что к транссинаптической нисходящей дегенерации волокон, проявляющейся на глазном дне, может привести редкое явление — внутриутробное поражение постгеникулятных структур (Мосин и др., 2007; Hoyt et al., 1972; Bajandas et al., 1976). С появлением методики ОКТ стало возможным продемонстрировать, что приобретенная транссинаптическая ретроградная дегенерация зрительных волокон также возможна. Одними из первых результатов, с помощью методики ОКТ подтвердивших возможность транссинаптической ретроградной дегенерации зрительного волокна, были исследования, представленные в работе (Jindahra et al., 2009). Транссинаптическая ретроградная дегенерация проявляется истончением комплекса ГКС. Признаки транссинаптической ретроградной дегенерации прослеживают при длительно существующей гомонимной гемианопсии, вызванной поражением постгеникулятных зрительных волокон (Jindahra et al., 2009; 2012; Keller et al., 2014; Meier et al., 2015).

В наших исследованиях анализу подверглись пациенты с поражением геникулокалькаринного тракта, в том числе после хирургического вмешательства по поводу височной эпилепсии. При многократном исследовании было показано, что минимальный срок зафиксированного патологического истончения комплекса ГКС составил три месяца, медиана равнялась семи месяцам. При этом именно комплекс ганглиозных клеток сетчатки наиболее точно отражает топографию поражения зрительных волокон геникулокалькаринного пути (Елисеева и др., 2017; 2021).

Избирательное поражение зрительной коры, которое в клинической практике встречается достаточно редко, приводит к образованию гомонимных конгруэнтных парацентральных скотом, что обусловлено значимым представительством центрального поля зрения в зрительной коре (см. ранее Horton, Hoyt, 1991; McFadzean et al., 1994).

К крайне редким явлениям относят развитие двусторонней гомонимной гемианопсии,

причиной которой бывает острое нарушение кровообращения в задних мозговых артериях и образование инфаркта в затылочных долях. Как было отмечено ранее, корковое представительство макулы достаточно велико, что может обеспечить сохранение центрального зрения (Rizzo, 20005).

Двустороннее поражение первичной зрительной коры приводит к развитию корковой слепоты, которая является одной из составляющих церебральной слепоты и приводит, как правило, к временной полной или до уровня светоощущения утрате зрения. Гипоксия и аноксия являются главным этиологическим фактором развития корковой слепоты (Rizzo, 2005).

Итак, большая часть зрительной системы располагается в полости черепа и помимо основания мозга она представлена, как было отмечено, в трех долях полушарий головного мозга.

Что дает клиницисту-нейрохирургу знание анатомии и физиологии зрительной системы? Ушло время, когда основной задачей нейрохирургии было повысить послеоперационную выживаемость. В настоящее время результаты оцениваются по тому, насколько ювелирно проведена операция и хирургу удалось сохранить те или иные жизненно важные функции мозга. Одной из задач нейрохирурга, помимо удаления очага поражения, является максимальное сохранение функции близлежащих структур, что, бесспорно, влияет на качество жизни пациентов. Безопасная хирургия опухолей в области функционально значимых зон головного мозга требует точного знания топографии. Именно этому и способствует знание анатомии и физиологии зрительной системы.

В современной нейрохирургии все активнее используется принцип “минимально достаточной” краниотомии *keyhole* при различных патологических процессах головного мозга, обеспечивающей практически отсутствие усугубления дооперационной симптоматики и хороший косметический эффект. В Центре нейрохирургии им. акад. Бурденко проведен анализ 42 пациентов, преимущественно детей, с большими и гигантскими опухолями хиазмально-селлярной области: краниофарингиомами, глиомами хиазмы, аденомами гипофиза, оперированных с использованием чрезбровного супраорбитального *keyhole*-доступа (Кушель и др., 2022). Авторы пришли к заключению, что *keyhole*-доступ – это концепция планирования операции. При выборе минимально достаточного доступа достигается хирургический результат, низкая послеоперационная морбидность (усугубление имеющейся до операции симптоматики), минимальная травматизация тканей, в частности структур

переднего зрительного пути: зрительных нервов, хиазмы, зрительных трактов.

Исследование зрительных функций, в частности поля зрения, позволяет определить не только топик процесса, это с успехом осуществляется в том числе и современными методами нейровизуализации, но и способствует оценке результатов хирургического, лучевого лечения. Выявление дефектов поля зрения, их динамика в послеоперационном периоде имеют значение для выработки тактики лечения, выбора хирургического доступа.

В Центре нейрохирургии проведена оценка нарушений поля зрения после операций по поводу височной эпилепсии. Авторам удалось проанализировать выраженность дефектов в зависимости от хирургического доступа. Наименее травматичной по отношению к зрительным волокнам оказалась амигдалогиппокампоэктомия субвисочным доступом. Было показано, что 70% пациентов, перенесших операцию по поводу височной эпилепсии, согласно требованиям к полю зрения, принятым как в РФ, так и в Европе, способны управлять транспортным средством (Елисеева и др., 2019).

В нейрохирургической практике широко применяется нейрофизиологический мониторинг как на дооперационном этапе, так и во время хирургического вмешательства. Примером тому может быть обнаружение очагов эпилептиформной активности у пациента перед операцией по поводу эпилепсии. Интраоперационный нейрофизиологический мониторинг способствует сохранению функционально значимых зон головного мозга. Использование зрительных вызванных потенциалов (ЗВП) является одним из компонентов комплекса интраоперационного нейрофизиологического мониторинга. В научной литературе этот метод представлен лишь единичными работами (Kamada et al., 2005; Ota et al., 2010; Gutzwiller et al., 2018).

Сотрудниками Центра нейрохирургии им. акад. Н.Н. Бурденко проведено нейрофизиологическое мониторирование зрительной коры и идентифицировано представительство зрительной коры и геникулокалькаринного тракта с использованием ЗВП при удалении опухоли затылочной доли. Это позволило не только избежать усугубления гомонимной гемианопсии, что вполне оправдано при такой локализации процесса, но и несколько уменьшить границы дооперационного дефекта поля зрения (Маряшев и др., 2020).

Таким образом, знание физиологии зрительной системы имеет большое значение не только с научной, но и с практической точки зрения.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Автор заявляет об отсутствии внешнего финансирования при проведении исследования.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

ВКЛАД АВТОРА

Автор подтверждает соответствие своего авторства международным критериям ИСМЖЕ. Н.К. Серова – разработка концепции и дизайна статьи, написание текста и редактирование, сбор и анализ источников литературы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вит В.В. Строение зрительной системы человека. Одесса: Астропринт, 2003. 655 с.
- Елисеева Н.М. Спектральная оптическая когерентная томография при поражении различных участков зрительного пути. *Материалы XX научно-практической нейроофтальмологической конференции.* М., 2020. С. 9–11.
- Елисеева Н.М., Пицхелаури Д.И., Серова Н.К. и др. Нарушение поля зрения после операций по поводу височной эпилепсии, обусловленной склерозом гиппокампа. *Вопросы нейрохирургии.* 2019. Т. 83. № 5. С. 14–20.
- Елисеева Н.М., Серова Н.К., Еричев В.П., Панюшкина Л.А. Структурные изменения сетчатки и зрительного нерва при поражении центрального нерва зрительного пути. *Вестник офтальмологии.* 2017. Т. 133. № 4. С. 25–30.
- Елисеева Н.М., Серова Н.К., Пицхелаури Д.И. *Вопросы нейрохирургии.* 2021. Т. 85. № 6. С. 92–96.
- Кушель Ю.В. Сафронова Е.И., Дёмин М.О. Актуальность keyhole-доступов в хирургии гигантских опухолей основания головного мозга. Теоретическое обоснование на примере резбровного супраорбитального доступа. *Вопросы нейрохирургии.* 2022. Т. 86. № 5. С. 46–55.
- Маряшев С.А., Огурцова А.А., Домбаанай Б.С. и др. Интраоперационная регистрация корковых зрительных вызванных потенциалов при удалении глиомы затылочной доли. Клиническое наблюдение и обзор литературы. *Вопросы нейрохирургии.* 2020. Т. 84. № 6. С. 93–99.
- Мосин И.М., Неудахина Е.А., Славинская Н.В. Гоминимная гемиянопическая гипоплазия зрительного нерва у детей. *Материалы IX научно-практической нейроофтальмологической конференции.* М., 2007. С. 54–65.
- Серова Н.К. Синдромы поражения зрительного анализатора: нейрохирургические аспекты. *Клиническая нейроофтальмология.* Под ред. Н.К. Серовой. Тверь, 2011. 343 с.
- Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. М.: МИР, 1990. 239 с.
- Bajandas F.J., McBeath J.B., Smith J.L. Congenital homonymous hemianopia. *Am. J. Ophthalmol.* 1976. V. 82. № 3. P. 498–500. [https://doi.org/10.1016/0002-9394\(76\)90502-x](https://doi.org/10.1016/0002-9394(76)90502-x)
- Ebeling U., Reulen H. Neurosurgical topography of the optic radiation in the tempo-ral lobe. *Acta Neurochir.* 1988. V. 92. № 1-4. P. 29–36. <https://doi.org/10.1007/BF01401969>
- Gutzwiller E., Cabrilo I., Radovanovich I. Intraoperative monitoring with visual evoked potentials for brain surgeries. *J. Neurosurg.* 2018. V. 130. № 2. P. 654–660. <https://doi.org/10.3171/2017.8.JNS171168>
- Horton J.C., Hoyt W.F. The representation of the visual field in human striate cortex. A revision of the classic Holmes map. *Arch Ophthalmol.* 1991. V. 109. № 6. P. 816–824. <https://doi.org/10.1001/archophth.1991.01080060080030>
- Hoyt W., Rios-Montenegro E., Behrens M. Homonymous hemioptic hypoplasia: Fundoscopic features in standard and red-free illumination in three patients with congenital hemiplegia. *Br. J. Ophthalmol.* 1972. V. 56. № 7. P. 537–545. <https://doi.org/10.1136/bjo.56.7.537>
- Jindahra P., Petrie A., Plant G. The time course of retrograde trans-synaptic degeneration following occipital lobe damage in humans. *Brain.* 2012. V. 135. № 2. P. 534–541. <https://doi.org/10.1093/brain/awr324>
- Jindahra P., Petrie A., Plant G. Retrograde trans-synaptic retinal ganglion cell loss identified by optical coherence tomography. *Brain.* 2009. V. 132. № 3. P. 628–634. <https://doi.org/10.1093/brain/awp001>
- Kamada K., Todo T., Morita A. Functional monitoring for visual pathway using real-time visual evoked potentials and optic-radiation tractography. *Neurosurgery.* 2005. V. 57. № 1. P. 121–127. <https://doi.org/10.1227/01.neu.0000163526.60240.b6>
- Keller J., Sánchez-Dalmau B.F., Villoslada P. Lesions in the posterior visual pathway promote trans-synaptic degeneration of retinal ganglion cells. *PLoS One.* 2014. V. 9. № 5. P. e97444. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097444>
- Kline L.B. Anatomy and physiology of the optic tracts and lateral geniculate nucleus. In: *Walsh & Hoyt Neuroophthalmology.* Eds 5 by N. Miller, N. Newman. The Williams&Wilkins Baltimore. 1998. V. 1. № 5. P. 101–120.
- Livingston C.A., Mustari M.J. The anatomical organization of the macaque pregeniculate complex. *Brain Res.* 2000. V. 876. № 1-2. P. 166–179. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(00\)02647-0](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(00)02647-0)

- McFadzean R., Brosnahan D., Hadley D., Mutlukan E. Representation of the visual field in the occipital striate cortex. *Br. J. Ophthalmol.* 1994. V. 78. № 3. P. 185–190. <https://doi.org/10.1136/bjo.78.3.185>
- Meier P.G., Maeder P., Kardon R.H., Borruat F. Homonymous ganglion cell layer thinning after isolated occipital lesion: macular OCT demonstrates transsynaptic retrograde retinal degeneration. *J. Neuro-Ophthalmol.* 2015. V. 35. № 2. P. 112–116. <https://doi.org/10.1097/WNO.0000000000000182>
- Murray M.M., Thelen A., Thut G. The multisensory function of the human primary visual cortex. *Neuropsychologia.* 2016. V. 83. P. 161–169. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.08.011>
- Ota T., Kawai K., Kamada J. Intraoperative monitoring of cortically recorded visual response for posterior visual pathway. *J. Neurosurg.* 2010. V. 112. № 2. P. 285–294. <https://doi.org/10.3171/2009.6.JNS081272>
- Pasupathy A., Connor C.E. Shape representation in area V4: position-specific tuning for boundary conformation. *J. Neurophys Sci.* 2001. V. 86. № 5. P. 2505–2519. <https://doi.org/10.1152/jn.2001.86.5.2505>
- Rizzo J.F. Embryology, Anatomy, and Physiology of the Afferent Visual Pathway. In: *Walsh & Hoyt's Clinical Neuro-Ophthalmology*. 6th ed. by N. Miller, N. Newman. Lippincott Williams & Wilkins Copyright. 2005. V.I. Sec. I. P. 4–82.
- Tong F. Primary visual cortex and visual awareness. *Nat Rev Neurosci.* 2003. V. 4. № 3. P. 219–229. <https://doi.org/10.1038/nrn1055>
- Wall M. Optic radiations and occipital cortex. In: *Walsh & Hoyt Neuroophthalmolog.* Ed. 5 by N. Miller, N. Newman. Williams & Wilkins Baltimore. 1998. V. 1. № 6. P. 121–151.
- Zhaoping Li. A new framework for understanding vision from the perspective of the primary visual cortex. *Curr Opin Neurobiol.* 2019. V. 58. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2019.06.001>

Clinical physiology of the central parts of the visual system

N. K. Serova

*N.N. Burdenko National Scientific and Practical Center for Neurosurgery of the Ministry of Healthcare of the Russian Federation
125047, Moscow, Tverskaya-Yamskaya, 16, Russia*

E-mail: nserova@nsi.ru

The article is a review of literature related to anatomy and function of the central visual pathways from the optic nerves, chiasm, optic tracts, lateral genicular body to the higher cortical centers. The focus is on the presenting clinical syndromes and subsequent lesion localization.

In this review the evidence for retrograde trans-synaptic degeneration following acquired post-geniculate human visual pathway damage are discussed and proved by optical coherence tomography data. It has been shown that knowledge of the anatomy and functions of the central parts of the visual system allows to determine both the topic of the pathological process in the brain, and to evaluate the results of surgical and radiation treatment.

Keywords: visual system, defeat, syndrome

REFERENCES

- Bajandas F.J., McBeath J.B., Smith J.L. Congenital homonymous hemianopia. *Am. J. Ophthalmol.* 1976. V. 82(3). P. 498–500. [https://doi.org/10.1016/0002-9394\(76\)90502-x](https://doi.org/10.1016/0002-9394(76)90502-x)
- Ebeling U., Reulen H. Neurosurgical topography of the optic radiation in the temporal lobe. *Acta Neurochir.* 1988. V. 92 (1-4). P. 29–36. <https://doi.org/10.1007/BF01401969>
- Eliseeva N.M. *Spektral'nay opticheskay kogerentnay tomografi pri porazhenii razlichnykh uchastkov zritel'nogo puti* [Spectral optical coherence tomography in lesions of various parts of the visual pathway]. *Materialy XX nauchno-prakticheskoy nejrooftal'mologicheskoy konferencii.* Moscow. 2020. P. 9–11 (in Russia).
- Eliseeva N.M., Pitskhelauri D.I., Serova N.K. *Naruschenie poly zreniy posle operachii po povodu visochnoi epilepsii, obuslovlennoi sklerozom gippokampa.* [Disturbance of the visual field after surgery for temporal lobe epilepsy due to hippocampal sclerosis]. *Voprosy Neurokhirurgii* [Neurosurgery issues]. 2019. V. 83(5). P. 14–20 (in Russia).
- Eliseeva N.M., Serova N.K., Elichev V.P., Panyushkina L.A. *Strukturnye izmeneniy setchatki i zritel'nogo nerva pri porazhenii central'nogo nevrone zritel'nogo puti* [Structural changes in the retina and optic nerve in lesions of the central neuron of the optic pathway]. *Vestnik ophthalmologii* [Bulletin of Ophthalmology]. 2017. V. 133(4). P. 25–30 (in Russia).
- Eliseeva N.M., Serova N.K., Pitskhelauri D.I. Retrograde degeneration of the optic pathway. *Voprosy Neurokhirurgii.* 2021. V. 85(6). P. 92–96 (in Russia).
- Gutzwiller E., Cabrilo I., Radovanovich I. Intraoperative monitoring with visual evoked potentials for brain surgeries. *J. Neurosurg.* 2018. V. 130(2). P. 654–660. <https://doi.org/10.3171/2017.8.JNS171168>

- Horton J.C., Hoyt W.F. The representation of the visual field in human striate cortex. A revision of the classic Holmes map. *Arch Ophthalmol.* 1991. V. 109(6). P. 816–824. <https://doi.org/10.1001/archophth.1991.01080060080030>
- Hoyt W., Rios-Montenegro E., Behrens M. Homonymous hemioptic hypoplasia: Fundoscopic features in standard and red-free illumination in three patients with congenital hemiplegia. *Br. J. Ophthalmol.* 1972. V. 56(7). P. 537–545. <https://doi.org/10.1136/bjo.56.7.537>
- Hubel D. *Eye, brain and vision*. Moscow: MIR, 1990. 239 p. (in Russia).
- Bajandas F.J., McBeath J.B., Smith J.L. Congenital homonymous hemianopia. *Am. J. Ophthalmol.* 1976. V. 82. № 3. P. 498–500. [https://doi.org/10.1016/0002-9394\(76\)90502-x](https://doi.org/10.1016/0002-9394(76)90502-x)
- Ebeling U., Reulen H. Neurosurgical topography of the optic radiation in the tempo-ral lobe. *Acta Neurochir.* 1988. V. 92. № 1-4. P. 29–36. <https://doi.org/10.1007/BF01401969>
- Gutzwiller E., Cabrilo I., Radovanovich I. Intraoperative monitoring with visual evoked potentials for brain surgeries. *J. Neurosurg.* 2018. V. 130. № 2. P. 654–660. <https://doi.org/10.3171/2017.8.JNS171168>
- Horton J.C., Hoyt W.F. The representation of the visual field in human striate cortex. A revision of the classic Holmes map. *Arch Ophthalmol.* 1991. V. 109. № 6. P. 816–824. <https://doi.org/10.1001/archophth.1991.01080060080030>
- Hoyt W., Rios-Montenegro E., Behrens M. Homonymous hemioptic hypoplasia: Fundoscopic features in standard and red-free illumination in three patients with congenital hemiplegia. *Br. J. Ophthalmol.* 1972. V. 56. № 7. P. 537–545. <https://doi.org/10.1136/bjo.56.7.537>
- Jindahra P., Petrie A., Plant G. The time course of retrograde trans-synaptic degeneration following occipital lobe damage in humans. *Brain.* 2012. V. 135. № 2. P. 534–541. <https://doi.org/10.1093/brain/awr324>
- Jindahra P., Petrie A., Plant G. Retrograde trans-synaptic retinal ganglion cell loss identified by optical coherence tomography. *Brain.* 2009. V. 132. № 3. P. 628–634. <https://doi.org/10.1093/brain/awp001>
- Kamada K., Todo T., Morita A. Functional monitoring for visual pathway using real-time visual evoked potentials and optic-radiation tractography. *Neurosurgery.* 2005. V. 57. № 1. P. 121–127. <https://doi.org/10.1227/01.neu.0000163526.60240.b6>
- Keller J., Sánchez-Dalmau B.F., Villoslada P. Lesions in the posterior visual pathway promote trans-synaptic degeneration of retinal ganglion cells. *PLoS One.* 2014. V. 9. № 5. P. e97444. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097444>
- Kline L.B. Anatomy and physiology of the optic tracts and lateral geniculate nucleus. In: *Walsh & Hoyt Neuroophthalmology*. Eds 5 by N. Miller, N. Newman. The Williams&Wilkins Baltimore. 1998. V. 1. № 5. P. 101–120.
- Livingston C.A., Mustari M.J. The anatomical organization of the macaque pregeniculate complex. *Brain Res.* 2000. V. 876. № 1-2. P. 166–179. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(00\)02647-0](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(00)02647-0)
- McFadzean R., Brosnahan D., Hadley D., Mutlukan E. Representation of the visual field in the occipital striate cortex. *Br. J. Ophthalmol.* 1994. V. 78. № 3. P. 185–190. <https://doi.org/10.1136/bjo.78.3.185>
- Meier P.G., Maeder P., Kardon R.H., Borruat F. Homonymous ganglion cell layer thinning after isolated occipital lesion: macular OCT demonstrates transsynaptic retrograde retinal degeneration. *J. Neuro-Ophthalmol.* 2015. V. 35. № 2. P. 112–116. <https://doi.org/10.1097/WNO.0000000000000182>
- Murray M.M., Thelen A., Thut G. The multisensory function of the human primary visual cortex. *Neuropsychologia.* 2016. V. 83. P. 161–169. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.08.011>
- Ota T., Kawai K., Kamada J. Intraoperative monitoring of cortically recorded visual response for posterior visual pathway. *J. Neurosurg.* 2010. V. 112. № 2. P. 285–294. <https://doi.org/10.3171/2009.6.JNS081272>
- Pasupathy A., Connor C.E. Shape representation in area V4: position-specific tuning for boundary conformation. *J. Neurophys Sci.* 2001. V. 86. № 5. P. 2505–2519. <https://doi.org/10.1152/jn.2001.86.5.2505>
- Rizzo J.F. Embryology, Anatomy, and Physiology of the Afferent Visual Pathway. In: *Walsh & Hoyt's Clinical Neuro-Ophthalmology*. 6th ed. by N. Miller, N. Newman. Lippincott Williams & Wilkins Copyright. 2005. V.I. Sec. I. P. 4–82.
- Tong F. Primary visual cortex and visual awareness. *Nat. Rev. Neurosci.* 2003. V. 4. № 3. P. 219–229. <https://doi.org/10.1038/nrn1055>
- Wall M. Optic radiations and occipital cortex. In: *Walsh & Hoyt Neuroophthalmology*. Ed. 5 by N. Miller, N. Newman. Williams & Wilkins Baltimore. 1998. V.I. № 6. P. 121–151.
- Zhaoping Li. A new framework for understanding vision from the perspective of the primary visual cortex. *Curr Opin Neurobiol.* 2019. V. 58. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2019.06.001>

ОЦЕЛЛИ НАСЕКОМЫХ: ЭКОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ ВСПОМОГАТЕЛЬНОЙ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

© 2024 г. И. Ю. Северина¹, Е. С. Новикова¹, М. И. Жуковская^{1*}

¹ Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук
194223, Санкт-Петербург, пр. Тореца, 44, Россия

* E-mail: mzhukovskaya@rambler.ru

Поступила в редакцию 13.02.2024 г.

После доработки 04.03.2024 г.

Принята к публикации 27.03.2024 г.

Периферическая фоторецепторная система взрослых насекомых и личинок насекомых с неполным превращением состоит из пары сложных фасеточных глаз и нескольких простых камерных глазков-оцелл. Происхождение оцелл связывают с простыми глазками личинок ракообразных; оцелли, наряду со сложными глазами, составляют базовый план фоточувствительной системы насекомых. Развитие этих светочувствительных органов тесно связано с полетом, позволяя поддерживать положение тела по отношению к горизонту. Они обладают большой чувствительностью и быстродействием, что критично для мелких особей, легко сносимых воздушными потоками. У видов насекомых, перешедших к жизни в условиях низкой освещенности, оцелли увеличиваются в размерах, а также могут усиливать светочувствительность за счет светоотражающего тапетума, потери поляризационной чувствительности и цветоразличения. При снижении интенсивности света ниже критического уровня, например при обитании в пещерах, оцелли исчезают. У активнодвигающихся дневных насекомых оцелли могут приобретать поляризационную чувствительность, черты предметного зрения и несколько (обычно два) спектральных типов фоторецепторов. Высокое быстродействие оцеллярной зрительной системы обеспечивается малым числом синаптических переключений и прямыми связями с эффекторными нервными цепями.

Ключевые слова: оцелли, зрение насекомых, простой глазок

DOI: 10.31857/S0235009224020033 **EDN:** DDRSHW

ВВЕДЕНИЕ

Зрительные органы взрослых насекомых, помимо сложных фасеточных глаз, включают в себя простые глазки — оцелли, в количестве от одного до трех. Они могут быть пигментированными или светлыми, выпуклыми и вогнутыми, и даже погруженными под поверхность кутикулы (Leschen, Beutel, 2004).

У большинства насекомых оцелли представляют собой камерные глазки с бокаловидной сетчаткой, на которой создается инвертированное, но обычно не сфокусированное изображение (Land, Nilsson, 2012). Считается, что оцелли только оценивают уровень освещения в своем поле зрения, и эта информация затем используется для стабилизации положения тела в полете, подстройки чувствительности сложных глаз, суточных ритмов и т. п., хотя у некоторых насекомых оцелли усложнены по структуре и приобретают новые функции.

Расположение оцелл крайне вариабельно. У большинства насекомых три оцеллуса

расположены в форме равностороннего треугольника на дорзальной поверхности головы, как у мясной мухи и орхидеиной пчелы *Euglossa imperialis*, или на фронтальной части головы у саранчи и стрекозы; они могут выстраиваться в одну прямую у шмеля *Bombus terrestris* (Wilbi et al., 2019). Оцелли, в количестве двух, находятся у дорзального края каждого из сложных глаз кукурузных мотыльков (Belušić et al., 2017) или вблизи оснований антенн у тараканов (Mizunami, 1994). У некоторых чешуекрылых (например, семейства Sphingidae) оцелли погружены под поверхность кутикулы и теряют диоптрический аппарат, однако демонстрируют чувствительность к свету и присутствие фоторецепторов с разной спектральной чувствительностью (Parras, Eaton, 1977). У первичнобескрылых щетинохвосток *Machilis hrabei* и *Lepismachilis spp.* хорошо выраженные оцелли расположены не на темени, как у большинства насекомых, а на нижней части головы, под сложными глазами (Böhm, Pass, 2016). У крылатых насекомых (Pterygota), личинки насекомых с неполным превращением

имеют оцелли, которые формируются во время эмбрионального развития, у насекомых с полным превращением оцелли характерны для имаго, но закладываются у личинок или предкуколок (Чайка, 2010; Mizunami, 1994; Insausti, Lazzari, 2000). Органы зрения большинства личинок насекомых с полным превращением представляют собой глазки-стеммы, которые, хотя и похожи внешне на оцелли, но признаются производными фасеточных глаз (Buschbeck, 2014). Тем не менее у личинок скорпионниц (Mesoptera), сходно с насекомыми с неполным превращением, по бокам головы находятся сложные глаза (Chen et al., 2012; Du et al., 2009; Ma et al., 2014), а для *Bittacus planus* описан дорзальный оцеллюс (Ma et al., 2023).

СТРОЕНИЕ ОЦЕЛЛЕЙ

Несмотря на огромное разнообразие, можно выделить главные черты строения оцеллей, отражающий базовый план их строения. Под кутикулярной линзой, собирающей свет, находятся прозрачные корнеагенные клетки и сетчатка, которая состоит из фоторецепторных и пигментных клеток. По периферии сетчатки располагаются эпидермальные пигментные клетки. Фоторецепторные мембраны, организованные в виде микровилл на латеральной поверхности клеток, образуют рабдомы между несколькими соседними клетками. Увеличение чувствительности оцеллей у некоторых насекомых (тараканы, мухи, стрекозы) достигается с помощью тапетума, состоящего из клеток, содержащих светоотражающие гранулы, и расположенного за ретинальными клетками (Cooter, 1975; Mizunami, 1994; Böhm, Pass, 2016). В состав таких гранул входит ксантин, гуанин или ураты (Bohm, Pass, 2016; Friedman et al., 2022).

У дневных насекомых, например медоносной пчелы *Apis mellifera* и пустынного муравья *Cataglyphis bicolor* (Penmetcha et al., 2019), рабдом образуют две соседние фоторецепторные клетки, а у ночных, например американского таракана, — от двух до шести (Mizunami, 1994). Рабдомы ночных насекомых выглядят более широкими и короткими (Somanathan et al., 2009; Narendra et al., 2017), а у дневных, например пчел и ос, они тонкие и вытянутые (Ribi, 2011; Zeil, 2014). У ночных муравьев *Myrmecia nigriceps* оцелли гораздо крупнее, чем у дневного вида того же рода *M. pyriformis* (Narendra, Ribi, 2017), широкие рабдомы самцов *M. nigriceps* подстилаются светоотражающим тапетумом, как и у *Xylocopa tranquebarica* (Somanathan et al., 2009).

У некоторых хорошо летающих насекомых (Hymenoptera, Odonata, Diptera) и у латеральных, и у медиальных глазков оцеллярная сетчатка

разделена на дорсальную и вентральную части с отчетливой экваториальной ямкой (Ribi, 2018). В вентральной части лежат более короткие и менее чувствительные клетки, которые могут обнаруживать изменения яркости неба, а в дорсальной части длинные и более чувствительные фоторецепторы, которые реагируют на изменение интенсивности света у горизонта (Berry, 2006, 2007; Ribi, 2011).

Анатомическая организация рабдомов может свидетельствовать о поляризационной чувствительности (Taylor et al., 2016; Narendra, Ribi, 2017; Ogawa et al., 2017; Ribi, Zeil, 2018). Поскольку микровиллы фоторецепторных клеток насекомых обладают дихроизмом, т. е. неодинаковой чувствительностью к плоскополяризованному свету с разным направлением поляризации (Грибакин, 1981), упорядоченное расположение микровилл рассматривается как доказательство участия оцеллей в поляризационном зрении.

Рабдомы, чувствительные к поляризации, образованы двумя ретинальными клетками, микровиллы которых ориентированы перпендикулярно длинной оси рабдома и выстраиваются преимущественно в одном направлении, что позволяет насекомым сравнивать направление колебаний электрического поля световой волны независимо от интенсивности света (Zeil et al., 2014).

Для надежного выделения зрительного сигнала о поляризации света необходима триполатная (tripolatic) система, в которой микровиллы рабдомов, получающих свет из одной области пространства, расположены в трех направлениях под углом 60° друг к другу (Labhart, 2016), однако она встречается в сложных глазах, но не в оцеллях насекомых.

Монополатная (monopolatic) схема расположения рабдомов, характерная для оцеллей, характеризуется однонаправленным расположением микровилл, сама по себе не позволяет однозначно выделить информацию о поляризации света, но нейроны мозга, получающие информацию от трех оцеллей, если их зрительные поля пересекаются, способны это сделать (Labhart, 2016).

По-видимому, сходные принципы поляризационного зрения могут использоваться и в других конфигурациях. Так, монополатная система была недавно описана и подробно исследована для дистальных фоторецепторов с высокой поляризационной чувствительностью в основной части сложных глаз кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis*, в которых она, по-видимому, работает совместно с диполатной системой фоторецепторов дорзального рима, области со специализированными к рецепции поляризованного света

коротковолновыми рецепторами (Belušić et al., 2017).

Рабдомы оцеллей, не обладающие поляризационной чувствительностью, как правило, изогнуты (Berry et al., 2011), а фоторецепторные клетки, их образующие, часто имеют микровиллы в нескольких направлениях (Narendra, Ribi, 2017). Оцеллярная поляризационная чувствительность более характерна для дневных, чем для ночных видов пчел и муравьев (Mote, Wehner, 1980; Geiser, Labhart, 1982; Fent, Wehner, 1985; Berry et al., 2011; Ogawa et al., 2017). У ночной пчелы *Megalopta genalis*, как и у ночных муравьев *Myrmecia nigriceps* (Narendra, Ribi, 2017; Ribi, Zeil, 2018) оцеллярные рабдомы расположены беспорядочно и, вследствие этого, не чувствительны к поляризации, в то время как дневные медоносные пчелы (Geiser, Labhart, 1982), шмели (Zeil, 2014), орхидейные пчелы (Taylor, 2016) и муравьи (Narendra, Ribi, 2017) обладают высокой поляризационной чувствительностью, о чем свидетельствуют упорядоченно расположенные рабдомы в виде прямых пластинок.

Поляризационная чувствительность, измененная при помощи внутриклеточных отведений, для УФ-чувствительных рецепторов была выше, чем для зеленочувствительных, кроме того, рецепторы, получающие стимуляцию с вентрального поля зрения, реагировали преимущественно на вертикально поляризованный свет, а с дорзального — разные клетки отвечали на разные направления поляризации света (Ogawa et al., 2017).

Понятно, что оцеллярные фоторецепторы ночных насекомых оптимизированы для поглощения максимального количества фотонов, а поляризационная чувствительность, связанная с избирательным поглощением света только определенного качества, более выгодна при ярком освещении.

У многих видов пчел сетчатка оцеллей разделена на вентральную и дорзальную области, при этом в вентральной, поле зрения которой — небо над насекомым, клетки короткой, а в дорзальной области, смотрящей на горизонт, — длинные. Между двумя частями есть углубление — экваториальная ямка, похожее на фовеа позвоночных (Ribi, Zeil, 2018). Тем не менее у ночной пчелы-плотника *Xylocopa tranquebarica* большие линзы оцеллей не фокусируют свет на фоторецепторах (Somanathan et al., 2009). У стрекоз, насекомых с быстрым маневренным полетом, линза среднего глазка создает изображение с большим разрешением по горизонтали, чем по вертикали, при этом точечный

источник света растягивается в полоску (Stange et al., 2002). Линзы оцеллей дневных и ночных бумажных ос формируют фокусы вблизи проксимальных границ сетчатки (Warrant et al., 2006). Оцелли саранчи имеют пространственное разрешение, достаточное, чтобы различать полосы с частотой около 0.5 на градус (Berry et al., 2007).

Оцелли некоторых насекомых демонстрируют структурные изменения при адаптации к свету, контролируя количество света, попадающего на фоторецепторные мембраны. В оцеллях саранчи *Schistocerca gregaria* (Goodman, 1970) и совки *Trichoplusia ni* (Dow, Eaton, 1976) в адаптированном к темноте состоянии рабдомы окружены эндоплазматическими цистернами, в то время как в светоадаптированном состоянии цистерны значительно уменьшаются и смещаются в медиальную область клетки.

Формирование цистерн — палисада — предположительно способствует удержанию света внутри рабдома посредством отражения. У щетинохвосток *Machilis hrabei* и *Lepismachilis* spp. в светоадаптированном состоянии пигментные гранулы распределены по всей фоторецепторной клетке, экранируя рабдомы друг от друга, а при темновой адаптации они перемещаются под светоотражающий тапетум (Bohm, Pass, 2016).

У некоторых насекомых, например саранчи, стрекоз и перепончатокрылых, оцелли имеют подвижную пигментную оболочку (ирис) между линзой и рецепторными клетками, которая открывает и закрывает апертуру хрусталика, реагируя на уровень освещения сходно с радужной оболочкой глаза позвоночных, при этом ирис каждого из глазков одного насекомого реагирует на свет независимо от остальных (Wilson, 1975; Godman 1981; Stavenga et al., 1979).

У кровососущего клопа (kissing bug) *Triatoma infestans*, переносчика трипаносом, вызывающих болезнь Шагаса, структура, похожая на ирис, не реагирует на свет, но изменяется с возрастом, расширяясь к 20-му дню имагинальной жизни, когда насекомые начинают расселительные полеты и репродуктивную активность (Insausti, Lazzari, 2000). Однако у этих клопов оцелли адаптируются за счет перемещения пигментов внутри фоторецепторных клеток: на свету пигментные гранулы располагаются в рабдомерной дистальной области ретикулярной клетки, а в темноте переходят в медиальную область клетки, где нет фоторецепторных мембран, однако циркадианных изменений при отсутствии освещения не обнаруживается (Insausti 1999; Lazarri et al., 2011).

ОЦЕЛЛЯРНЫЕ ЗРИТЕЛЬНЫЕ ПИГМЕНТЫ

Зрительные пигменты оцеллей изучены недостаточно. Однако у большинства исследованных видов обнаруживаются УФ и зеленочувствительные пигменты (Henze et al., 2012; Van Der Kooi et al., 2021). Согласно молекулярным и, отчасти, физиологическим данным, базовым для насекомых считается набор из четырех зрительных пигментов — двух длинноволновых, сине- и УФ-чувствительных (Van Der Kooi et al., 2021), однако во многих случаях, на которые опираются эволюционные построения, некоторые данные могут быть сомнительными из-за сложности и неоднозначности экспериментальных подходов (Böhm et al., 2018). По крайней мере некоторые насекомые имеют специфические оцеллярные опсины, которые не экспрессируются в сложных глазах (Briscoe, Chiitka, 2001; Velarde et al., 2005; Guignard et al., 2021; Henze et al., 2015).

Электроретинографические исследования оцеллей двупятнистого сверчка *Gryllus bimaculatus* свидетельствуют о двух пиках чувствительности в УФ и зеленой областях спектра. Результаты экспериментов с дифференциальной адаптацией позволяют утверждать о присутствии двух зрительных пигментов с максимумами чувствительности 511 и 350 нм (Henze et al., 2012).

Оцелли пчелы состоят из фоторецепторов двух спектральных классов — зеленочувствительных с максимумом поглощения 500 нм и ультрафиолет-чувствительных, 360 нм, в которых экспрессированы два опсина — коротковолновый AmUVop и специфический оцеллярный длинноволновый AmLop2 (Velarde et al., 2005).

Зеленочувствительный фоторецептор в сложных глазах, экспрессирующий другой длинноволновый опсин AmLop1, имеет максимальную чувствительность около 550 нм (Peitsch et al., 1992; Kevan et al., 2001). Молекулярно-генетические данные свидетельствуют о присутствии одного УФ-чувствительного пигмента AmUVop и в оцеллях, и в сложных глазах пчел (Velarde et al., 2005).

Перепончатокрылые обычно имеют в сложных глазах и оцеллях разные варианты длинноволновых зрительных пигментов, LW1 и LW2 (Guignard et al., 2021; Henze et al., 2015), при этом максимум чувствительности оцеллярного LW2 немного сдвинут в коротковолновую область, в сравнении с LW1 сложных глаз (Mote, Wehner, 1980). Вероятно, оба оцеллярных опсина двупятнистого сверчка *Gryllus bimaculatus* отличаются от сходных по спектральной чувствительности зрительных пигментов сложных глаз, однако

присутствие УФ-пигмента не удалось подтвердить в оцеллях иммуногистохимически (Henze et al., 2012).

Оцеллярная сетчатка ночной пчелы *Megalopta genalis* состоит только из фоторецепторов с зеленочувствительным зрительным пигментом (Bergu et al., 2011). Прежние электрофизиологические данные свидетельствуют в пользу присутствия только одного зеленочувствительного пигмента в оцеллях американского таракана (Goldsmith, 1958), однако эти сведения не были подтверждены другими исследованиями. В недавней работе (Guignard et al., 2022) утверждается, что опсин таракана GO2 специфичен для оцеллей на основании сходства его последовательности с оцеллярными опсинами сверчка (Henze et al., 2012), однако экспериментально это предположение не подтверждено. У клопов семейства Miridae показано присутствие двух длинноволновых опсинов, также описываемых как LW1 и LW2, при этом оцелли полностью отсутствуют (Xu et al., 2021), т. е. ни один из двух пигментов не может рассматриваться как оцеллярный.

У мух в 80-е годы прошлого века был обнаружен сенсibiliзирующий пигмент в фоторецепторных клетках, позволяющий расширить чувствительность единственного оцеллярного длинноволнового пигмента в коротковолновую область спектра (Kirschfeld et al., 1988). Позже сходный механизм был обнаружен и в фоторецепторах сложных глаз (Hamdorf et al., 1992). К сожалению, подобные исследования с тех пор более не проводили, и мы не знаем, насколько сенсibiliзирующие пигменты распространены среди насекомых и есть ли специфика их экспрессии в оцеллях и сложных глазах.

Таким образом, несмотря на значительный прогресс, набор оцеллярных пигментов большинства насекомых неизвестен, что пока не позволяет сделать однозначные заключения о сходстве и различии зрительных пигментов оцеллей и сложных глаз насекомых и, соответственно, затрудняет понимание эволюции оцеллей, а также результатов электрофизиологических и поведенческих экспериментов.

ОБРАБОТКА ИНФОРМАЦИИ ОТ ОЦЕЛЛЕЙ

Аксоны оцеллярных фоторецепторных клеток короткие, так что первый нейропил, в котором лежат синаптические контакты с нейронами первого порядка L1, расположен непосредственно под оцеллями (Simmons, 2002). Фоторецепторы насекомых, в том числе оцеллярные, деполаризуются в ответ на свет, выделяя гистамин

в качестве синаптического медиатора (Simmons, Hardie, 1988).

Пресинапсы оцеллярных фоторецепторов содержат нейромедиатор гистамин, также, как и у всех представителей Euarthropoda, включающих, помимо насекомых, многоножек, ракообразных и хелицерных (Harzsch, 2006). Одновременные внутриклеточные отведения от оцеллярного фоторецептора и L1 нейрона показали, что первый синапс инвертирует сигнал, т. е. постсинаптический нейрон демонстрирует градуальный гиперполяризационный ответ, сходно с первым синапсом сложных глаз у таких разных насекомых, как саранча и пчела (Guy et al., 1979; Simmons, 1995; Stuart et al., 2007). Выключение света вызывает деполяризацию фоторецептора, которая может приводить к возникновению одного или нескольких спайков (Mizunami, Tateda, 1986; Patterson, Goodman, 1974).

Большое количество (часто несколько сотен) ретинальных волокон сходится на меньшем количестве (обычно нескольких десятках) больших и малых нейронов второго порядка (Goodman, 1981; Mizunami, 1995). Такая система лучше всего подходит для обнаружения небольших изменений интенсивности света, интегрированных в широком поле зрения (Wilson, 1978).

Нейроны второго порядка большого диаметра (8–20 мкм) называют L-нейронами, а мелкие (5 мкм) – S-нейронами. L-нейроны образуют основной путь передачи информации от оцеллей в мозг (Goodman, 1981). По-видимому, среди мелких S-нейронов оцеллярного тракта присутствуют эфферентные волокна, модулирующие информацию, поступающую от оцеллей (Guy et al., 1979; Ohyama, Toh, 1986) посредством ГАМК-эргических синапсов (Lee et al., 2007). Аксоны L-нейронов приходят в оцеллярный нейропилль надглоточного ганглия через оцеллярный нерв. Проекционные зоны оцеллярных нейронов второго порядка включают в себя оцеллярный тракт, задний склон мозга и торакальные двигательные центры (Mizunami et al., 1994).

Нейронные пути оцеллярной сенсорной системы насекомых можно разделить на три функциональных типа:

1) высокочувствительный медленный, в котором фоторецепторы конвергируют всего на четыре нейрона второго порядка и далее на большое число нейронов третьего порядка, и уже по ним сигналы поступают в мозг; этот тип характерен для тараканов и является трисинаптическим;

2) высокоскоростной тип, не очень чувствительный, в нем сигналы от оцеллей передаются

на нейроны разных отделов мозга многочисленными нейронами второго порядка; этот тип характерен для пчел и мух и является бисинаптическим;

3) промежуточный тип, быстрый и чувствительный, характерен для саранчи и стрекоз. У пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* некоторые L-нейроны образуют синапсы с нейронами третьего порядка в нейропиле оцеллярного тракта, как и L-нейроны тараканов, в то время как другие проходят через оцеллярный тракт, не образуя синапсов, как L-нейроны пчелы; таким образом, оцеллярная система саранчи имеет как би-, так и трисинаптические пути, по которым сигналы передаются в некоторые области мозга нейронами второго порядка, а в другие нейропиле – нейронами третьего порядка (Mizunami, 1995).

Синаптическая организация оцеллярного тракта насекомых с полным превращением (пчел, ос, мотыльков и мух) представлена бисинаптическим типом; их оцеллярный тракт состоит из волокон, разделенных глиальными клетками, которые не образуют синапсов до тех пор, пока они не войдут в задний склон мозга. Среди изученных насекомых с неполным превращением (стрекоз, саранчи, сверчков и тараканов) есть как би-, так и трисинаптические пути, а оцеллярный тракт представляет собой интеграционный нейропилль (Mizunami, 1995). Меньшее количество переключений в оцеллярной системе обеспечивает высокую скорость передачи сигналов по сравнению со сложными глазами.

Кроме того, среди L-нейронов у насекомых есть нисходящие, которые обеспечивают быструю передачу сигналов в торакальные моторные центры. Например, у стрекоз *Aechna* и *Hemicordulia* оцеллярные интернейроны LD и MD посылают отростки к боковым и среднему глазку и напрямую нисходят в торакальные ганглии в области управления полетом (Bergu, 2006, 2007; Severina et al., 2016). Эти нейроны мультимодальны и получают также информацию от ветрочувствительных рецепторов головы (Bergu, 2006, 2007), таким образом обеспечивая высокую маневренность полета стрекозы с учетом погоды. У медоносной пчелы описано пять пар крупных нисходящих нейронов LD1–LD5, четыре из которых имеют первичные дендритные поля в дорсальной области оцеллярного нейропиля, а нейрон LD3 посылает дендриты только в вентральную область, аксоны этих нейронов нисходят в торакальные ганглии (Hung, Ibotson, 2014).

Нейроны третьего порядка выходят из оцеллярного тракта или заднего склона и проецируются в различные области мозга, включая

оптические доли, механосенсорный центр, антеннальные доли, грибовидные тела, центральный комплекс, премоторные области и моторные центры торакальных ганглиев (Mizunami, 1994). Такое разнообразное распределение этих нейронов предполагает множественность их функций, включая модуляцию других сенсорных модальностей и моторных цепей.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ОЦЕЛЛЕЙ

Простые глазки, состоящие из фоторецепторных и пигментных клеток с линзой, собирающей свет, или без нее широко распространены у беспозвоночных (Zhukov et al., 2002; Bitsch, Bitsch, 2005; Land, Nilsson, 2012). По-видимому, именно такой тип фоторецепторных органов дал начало всем типам глаз (Hartenstein, Reh, 2002).

Эволюционным предшественником оцеллей насекомых, по-видимому, следует считать науплиальный глаз личинок и некоторых взрослых форм ракообразных, поскольку их фоторецепторы проецируются в центральный протоцеребрум, а не в специализированные зрительные нейроны (Koenemann, Jenner, 2005; Strausfeld et al., 2016). Дальнейшая эволюция проходила путем его дубликации и специализации, что привело к появлению нескольких пар простых глазков — предшественников оцеллей и пары сложных глаз (Bitsch, Bitsch, 2005; Friedrich, 2006). Затем число оцеллей сократилось до четырех, а далее — до трех (Mizunami, 1995). Часто наблюдается двухлопастная структура медиального глазка (оцеллюса), что связывают со слиянием в ходе эволюции двух симметричных структур (Goodman, 1981; Friedrich et al., 2006). В ходе индивидуального развития у дрозофилы из каждого глазо-антеннального имажинального диска образуется один из двух латеральных оцеллей и половина медиального (Jean-Guillaume, Kumar, 2022).

По-видимому, у крупных насекомых, появившихся в каменноугольном периоде и только осваивающих полет (Горохов, 2004; Clapham, Karr, 2012), размер даже неспециализированных оцеллей позволял им хорошо ориентироваться в полете при низкой освещенности. Так, в настоящее время шершень *Vespa crabro* продлевает свою активность до сумерек или даже лунной ночи, по сравнению с близкородственными дневными осами *Vespula vulgaris*, при этом их оцелли различаются лишь размером (Poidatz et al., 2018). Уменьшение размеров насекомых, соответственно, привело к уменьшению их органов зрения, что, вероятно, запустило эволюцию как строения оцеллей, так и их нервных структурно-функциональных адаптаций у насекомых.

Часто усложнение оцеллей тесно связано с полетом: хорошо летающие насекомые в целом обладают развитыми оцеллями, характеризующимися фоторецепторами нескольких спектральных типов, регионализированной сетчаткой и кутикулярными линзами сложной формы (Mizunami, 1995). Однажды утраченные оцелли не возникают вновь, а их функции берут на себя сложные глаза. Например, у жуков подавляющее большинство летающих видов лишены оцеллей (Leschen, Beutel, 2004; Baird, Yilmaz, 2023).

ЭКОЛОГИЯ

Летающие насекомые обладают более развитыми оцеллями по сравнению с нелетающими, даже в пределах одного вида (Donovan et al., 2000; Narendra, Ribí, 2017). Например, живущие в закрытых гнездах термиты лишены оцеллей и сложных глаз, в то время как крылатые особи обоих полов имеют оба типа органов зрения (Eggleton, 2010).

Сходно, рабочие муравьи большинства видов не имеют оцеллей, в отличие от крылатых самцов и самок (Narendra et al., 2016). Однако эта закономерность неверна для некоторых групп насекомых. Например, у рабочих муравьев рода *Myrmecia* (Narendra et al., 2017), пустынного муравья-бегунка *Cataglyphis bicolor* (Mote, Wehner, 1980; Fent, Wehner, 1985) и суперсолдат *Gesomyrmex chaperi* (Peeters et al., 2017), которые, как все рабочие муравьи, не летают, оцелли не просто присутствуют как рудимент, но и хорошо развиты. У палочников (Phasmatodea) встречаются как летающие виды с хорошо развитыми, так и летающие виды с редуцированными и вовсе отсутствующими оцеллями (Bank, Bradler, 2021). Мухи, паразитирующие на летучих мышах, постоянно живущие при крайне слабом освещении, лишены оцеллей, а их сложные глаза сильно редуцированы, тем не менее некоторые виды сохранили полет (Porter et al., 2020). Нелетающие паразитические овечьи кровососки *Melophagus ovinus* также не имеют оцеллей, и их сложные глаза редуцированы (Duan et al., 2017; Borja et al., 2022; Zhang et al., 2023).

Смещение активности вида на периоды сниженной освещенности, сумерки и ночь, приводит к увеличению размеров оцеллей и их кутикулярных линз (Somanathan et al., 2009; Berry et al., 2011), свидетельствуя о том, что увеличение энергозатрат на работу этих органов компенсируется важностью информации, получаемой от них (Niven, Laughlin, 2008). При падении интенсивности света ниже критических величин преимущество от использования оцеллей и, часто, сложных

глаз снижается, что приводит к их редукции или полному исчезновению.

Так, ископаемый пещерный сверчок *Araneagryllus dylani* лишен оцеллей, хотя сложные глаза у него есть (Heds, 2010). Ныне живущий *Diestrammena (Gymnaeta) chenhui* демонстрирует такую же закономерность, а у близкородственного *Diestrammena (Gymnaeta) aspes* оцелли хотя и присутствуют, но сильно редуцированы (Rampini et al., 2008).

Редукция оцеллей вплоть до полного исчезновения показана и у пещерных тараканов (Sendi et al., 2020). Лишенные оцеллей мотыльки *Kangerosithyris kotumarensis* (Biswas, 2009) никогда не покидают пещеру и даже не приближаются к выходу из нее, хотя некоторые другие представители семейства (*Tineoidea*) имеют функционирующие оцелли (Robinson, 1988).

В противоположность этому быстрый маневренный полет, миграции и даже пешие перемещения на открытой местности у пустынных муравьев при ярком освещении приводят к тому, что оцелли берут на себя дополнительные функции, такие как поляризационная чувствительность (Geiser, Labhart, 1982; Fent, Wehner, 1985; Zeil et al., 2014; Taylor et al., 2016; Baird, Iilmas, 2023) и оценка оптического потока для получения информации о движении относительно неподвижных ориентиров на земле (Van Kleef et al., 2008) и на небе (Schwarz et al., 2011).

ФУНКЦИИ ОЦЕЛЛЕЙ

Основной функцией оцеллей у крылатых насекомых считается стабилизация полета (Taylor, Krapp, 2007), идея, которая также может быть реализована в летательных аппаратах (Gremillion et al., 2014).

Летающие насекомые обычно имеют три глазка, которые расположены на темени, и их поля зрения совпадают с положением горизонта при прямом полете. Боковые глазки смотрят по бокам, а средний — вперед. Крен влево во время полета приводит к затемнению левого бокового и осветлению правого глазка, а наклон вверх — к осветлению среднего.

Поскольку каждый оцеллюс суммирует информацию со всей сетчатки, эта концепция была названа гипотезой одного датчика (Stange et al., 2002). Более того, контраст между небом и землей оказывается наиболее резким для ультрафиолетовой части солнечного спектра, а у большинства хорошо летающих насекомых оцелли содержат УФ-рецепторы (Berry et al., 2007). У стрекозы в эксперименте с закрепленным полетом освещение оцеллюса снизу вызывало переворот (dorsal

light response) (Stange, Howard, 1979). Сходные реакции были показаны и у саранчи (Taylor, 1981). Оцелли нелетающих рабочих особей австралийского пустынного муравья *Melophorus bagoti* участвуют в навигации по небесным ориентирам, но не наземным вехам (Schwarz et al., 2011).

Световая депривация оцеллярной системы путем закрашивания или заклеивания глазков препятствует правильной работе двухкомпонентной зрительной системы насекомых, включающей также сложные глаза. Согласно работе (Lindauer, Schricker, 1963), пчелы с закрашенными оцеллями начинают вылеты за взятком позже интактных и заканчивают раньше, однако это наблюдение не было подтверждено в более поздней работе (Renner, Heinzeller, 1979), которая показала, что закрашивание оцеллей с последующим контролем полноты закрашивания практически полностью прекращает фуражировочные полеты пчел.

С другой стороны, у предварительно обученных маршруту пчел, внезапное боковое освещение вызывало отклонение от маршрута в сторону источника света у интактных пчел и в противоположном направлении у пчел с закрашенными оцеллями (Kastberger, 1990).

Закрашивание оцеллей влияло на выбор между перелезанием сверху и проползанием под препятствием у таракана *Blaberus discoidalis*, который у интактных животных связан с уровнем освещенности (Harley et al., 2009).

Согласно результатам математического моделирования, информация от глазков вносит свой вклад в механизмы константности цветового восприятия у пчел (Garcia et al., 2017), подстраивая чувствительность трех спектральных классов фоторецепторов сложных глаз.

Имеются данные о том, что у таракана оцелли ответственны за модуляцию отрицательного фототаксиса — избегания освещенных участков, при этом ведущая роль в запуске моторного ответа остается за сложными глазами (Okada, Toh, 1998; Honegger, Campan, 1989). Оцелли слегка влияли на характер движения к источнику феромона у тараканов — они двигались к цели медленнее, тогда как закрашивание сложных глаз не имело такого эффекта (Willis et al., 2011). У клопа *Triatoma infestans* оцелли, независимо от сложных глаз, могут запускать отрицательный фототаксис (Lazzari et al., 1998).

Оцелли, вероятно, участвуют в подстройке чувствительности сложных глаз к меняющемуся уровню освещенности. Так, чувствительность сложных глаз, измеренная при помощи электро-ретинографии у сверчка *Teleogryllus commodus*,

уменьшалась при закрашивании глазков и восстанавливалась при их последующей очистке (Rence et al. 1988), однако эти данные плохо представлены (показано только увеличение ЭРГ сложных глаз после очистки) и противоречат логике (при затемнении глазков чувствительность зрительной системы должна увеличиваться), поэтому требуют дополнительной проверки.

Роль оцеллей в синхронизации суточных и сезонных ритмов у насекомых противоречива и недостаточно изучена. Многие исследователи утверждают, что только фоторецепторы сложных глаз, личиночных стемм и экстраретинального органа Хофбауера–Бушнера (Hofbauer–Buchner eyelet) необходимы и достаточны для регуляции ритмов (Saunders, 1997, 2012; Goto, 2022). Другие указывают на существенную роль информации, поступающей от оцеллей (Ball, 1971; Rivault, 1976). Удаление оцеллей или перерезка оцеллярного тракта не препятствовали синхронизации суточных ритмов у тараканов (Nishitsutsuji-Uwo, Pittendrigh, 1968; Roberts, 1974) или сверчков (Yukizane, Tomioka, 1995), тогда как прерывание зрительного тракта фасеточных глаз приводило к аритмичности поведения, независимо от режима освещения (Nishitsutsuji-Uwo, Pittendrigh, 1968; Page et al., 1977; Page, Barrett, 1989). Однако закрашивание глазков приводило к рассинхронизации суточных ритмов активности (Ball, 1971; Rivault, 1976), что, по-видимому, связано с поступлением сигнала от оцеллей об отсутствии света.

Первые убедительные данные о локализации циркадианного осциллятора в оптических долях таракана было получено Терри Пейджем (Page, 1982), который показал, что трансплантация оптической доли от тараканов-доноров, содержащихся при одном световом режиме, тараканам-реципиентам с удаленными своими оптическими долями и содержащимися в другом режиме, приводила к смене ритма реципиентов на ритм донора. В дальнейшем эти данные были подтверждены и существенно уточнены, а именно было показано, что нейроны добавочной медуллы (accessory medulla, AMe), экспрессирующие pdf (pigment dispersing factor), образуют биологические часы (Reischig, Stengl, 2003).

Проекция оцеллярных нейронов третьего и четвертого порядка, достигающие всех трех нейропилей зрительных долей, были идентифицированы у американского таракана (Mizunami, Tateda, 1986; Mizunami, 1995). Отведения от AMe с последующей окраской позволили обнаружить нейрон, соединяющий оцеллярный нерв и контралатеральный оцеллярный тракт с лобулой и AMe у таракана *Rhyarobia (Leucophaea) maderae*

(Loesel, Homberg, 2001), нейрон отвечал ингибированием импульсной активности в ответ на свет. Однако у препарата были удалены оцелли для получения доступа к оптическим ганглиям, что позволило лишь показать присутствие нейронных путей, но не изучить их функционирование.

У мясной мухи *Calliphora vicina* нейрон лобулярной пластинки отвечает на стимуляцию оцеллей, имитирующую поворот головы, и сигналы о самодвижении со сложных глаз (Parsons et al., 2006). Однако, несмотря на очевидные нервные связи оцеллярных фоторецепторов со структурами, участвующими в генерации ритмов, их вклад не очевиден.

Оцелли, по-видимому, играют вспомогательную роль в подстройке суточных ритмов активности к условиям освещения, например к экстремальным фотопериодам, как показано с использованием мутантных мух-дрозофил с отсутствующими или нефункционирующими оцеллями и/или сложными глазами (Rieger et al., 2003).

Таким образом, у большинства изученных к настоящему времени насекомых оцелли не могут рассматриваться как главный источник информации для синхронизации суточных ритмов с циклом день–ночь, однако, вероятно, модулируют работу биологических часов через существующие нервные связи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Взаимодействие организма со средой во многом обеспечивается его сенсорными возможностями, обеспечивающими основные потребности — обнаружение пищи, убежищ, половых партнеров и избегания опасностей. Насекомые сумели приспособиться к различным условиям, в том числе освоили полет и быстрое передвижение по поверхности земли и воды.

Зрительная система насекомых, состоящая из сложных глаз, обеспечивающих предметное зрение, и простых глазков — оцеллей, настроенных на суммацию попадающего через линзу света и быстрые реакции вследствие небольшого числа синаптических переключений, позволяет разделить функции между двумя типами световоспринимающих органов.

Функции оцеллей и сложных глаз дополняют друг друга, особенно в пограничных условиях освещения, сумерках, пещерах и ночью. В условиях низкого освещения высокая степень суммации сигнала позволяет ориентироваться даже на очень слабые источники света.

Высокоспециализированные оцелли некоторых, в основном дневных, насекомых развили поляризационную чувствительность и предметное зрение, но, по-видимому, за счет потери общей чувствительности. Некоторые насекомые теряют наружный светопреломляющий аппарат, но расположенные под кутикулой оцеллярные фоторецепторы генерируют ответ на свет. Другие полностью теряют оцелли, а их функции частично берут на себя сложные глаза.

Работа оцеллей, обработка сигналов от них и интеграция с информацией, поступающей от сложных глаз, мало исследованы и требуют дальнейшего изучения. Принципы функционирования разделенных фоточувствительных систем небольшого размера могут быть в дальнейшем использованы для конструирования миниатюрных приборов и механизмов, оснащенных техническим зрением.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 23-74-01147.

УЧАСТИЕ АВТОРОВ

Идея, общий план и заключение статьи — М.И. Жуковская, написание отдельных глав — М.И. Жуковская, И.Ю. Северина и Е.С. Новикова, подготовка рукописи к печати — И.Ю. Северина и М.И. Жуковская.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горохов А.В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera. *Чтения памяти Н.А. Холодковского*. 2004. Т. 57(1). С. 1–54.
- Грибакин Ф.Г. *Механизмы фоторецепции насекомых*. Л.: Наука. 1981. 213 с.
- Чайка С.Ю. *Нейроморфология насекомых*. М.: Типография Россельхозакадемии. 2010. 396 с.
- Ball H.J. The receptor site for photic entrainment of circadian rhythms in the cockroach. *Periplaneta americana. Annals of the Entomological Society of America*. 1971. V. 64. P. 1010–1015. <https://doi.org/10.1093/aesa/64.5.1010>
- Bank S., Bradler S. A second view on the evolution of flight in stick and leaf insects (Phasmatodea). *BMC ecology and evolution*. 2022. V. 22. Article 62. <https://doi.org/10.1186/s12862-022-02018-5>
- Baird E., Yilmaz A. Insect dorsal ocelli: a brief overview. In: *Distributed Vision: From Simple Sensors to Sophisticated Combination Eyes* (Buschbeck E., Bok M. eds). Cham Springer. 2023. P. 205–221. https://doi.org/10.1007/978-3-031-23216-9_8
- Belušić G., Šporar K., Meglič A. Extreme polarization sensitivity in the retina of the corn borer moth *Ostrinia*. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(11). P. 2047–2056. <https://doi.org/10.1242/jeb.153718>
- Berry R., Stange G., Olberg R., van Kleef J. The mapping of visual space by identified large second-order neurons in the dragonfly median ocellus. *Journal of Comparative Physiology. A*. 2006. V. 192. P. 1105–1123. <https://doi.org/10.1007/s00359-006-0142-5>
- Berry R.P., Warrant E.J., Stange G. Form vision in the insect dorsal ocelli: an anatomical and optical analysis of the locust ocelli. *Vision Research*. 2007. V. 47(10). P. 1382–1393. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2007.01.020>
- Berry R.P., Wcislo W.T., Warrant E.J. Ocellar adaptations for dim light vision in a nocturnal bee. *Journal of Experimental Biology*. 2011. V. 214(8). P. 1283–1293. <https://doi.org/10.1242/jeb.050427>
- Biswas J. Kotumsar Cave biodiversity: a review of cavernicoles and their troglobiotic traits. *Biodiversity and conservation*. 2010. V. 19(1). P. 275–289. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9710-7>
- Bitsch C.O., Bitsch J.A. Evolution of eye structure and arthropod phylogeny. In: *Crustacea and arthropod relationships* Ed. Koenemann S., Jenner R.A., Schram F.R. New York: CRC Press. 2005. P. 185–214.
- Böhm A., Pass G. The ocelli of Archaeognatha (Hexapoda): functional morphology, pigment migration and chemical nature of the reflective tapetum. *Journal of Experimental Biology*. 2016. V. 219(19). P. 3039–3048. <https://doi.org/10.1242/jeb.141275>
- Böhm A., Meusemann K., Misof B., Pass G. Hypothesis on monochromatic vision in scorpionflies questioned by new transcriptomic data. *Scientific Reports*. 2018. V. 8(1). P. 9872. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28098-2>
- Borja A.T., Cruz-Quintana S., Velastegui G., Vasquez C.L. Prevalence of Melophagus ovinus (Diptera, Hippoboscidae) in sheep in the province of Tungurahua, Ecuador. *Iranian Journal of Veterinary Science and Technology*. 2022. V. 14(3). P. 29–37. <https://doi.org/10.22067/ijvst.2022.76650.1147>
- Briscoe A.D., Chittka L. The evolution of color vision in insects. *Annual review of entomology*. 2001. V. 46(1). P. 471–510. <https://doi.org/10.1007/s00441-004-0994-3>
- Buschbeck E.K. Escaping compound eye ancestry: the evolution of single-chamber eyes in holometabolous larvae. *Journal of Experimental Biology*. 2014. V. 217(16). P. 2818–2824. <https://doi.org/10.1242/jeb.085365>

- Clapham M.E., Karr J.A. Environmental and biotic controls on the evolutionary history of insect body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. V. 109(27). P. 10927–10930. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204026109>
- Chen Q., Li T., Hua B. Ultrastructure of the larval eye of the scorpionfly Panorpadaubia (Mecoptera: Panorpidae) with implications for the evolutionary origin of holometabolous larvae. *Journal of Morphology*. 2012. V. 273(6). P. 561–571. <https://doi.org/10.1002/jmor.20001>
- Cooter R.J. Ocellus and ocellar nerves of *Periplaneta americana* L. (Orthoptera: Dictyoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. 1975. V. 4(3). P. 273–288. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(75\)90036-7](https://doi.org/10.1016/0020-7322(75)90036-7)
- Donovan S.E., Jones D.T., Sands W.A., Eggleton P. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*. 2000. V. 70(3). P. 467–513. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01235.x>
- Dow M.A., Eaton J.L. Fine structure of the ocellus of the cabbage looper moth (*Trichoplusia ni*). *Cell and Tissue Research*. 1976. V. 171. P. 523–533. <https://doi.org/10.1007/BF00220243>
- Du X.L., Yue C., Hua B.Z. Embryonic development of the scorpionfly Panorpa marginata Cheng with special reference to external morphology (Mecoptera: Panorpidae). *Journal of Morphology*. 2009. V. 270. P. 984–995. <https://doi.org/10.1002/jmor.10736>
- Duan D., Wang Y., Cheng T. Morphological and molecular identification of *Melophagus ovinus*. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*. 2017. V. 48(11). P. 2181–2188.
- Eggleton P. An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. In: *Biology of Termites: a Modern Synthesis* (Bignell D., Roisin Y., Lo N. eds). Dordrecht: Springer. 2010. P. 1–26. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4_1
- Fent K., Wehner R. Ocelli: a celestial compass in the desert ant *Cataglyphis*. *Science*. 1985. V. 228. P. 192–194. <https://doi.org/10.1126/science.228.4696.192>
- Friedman O., Böhm A., Rechav K., Pinkas I., Brumfeld V., Pass G., Weiner S., Addadi L. Structural organization of xanthine crystals in the median ocellus of a member of the ancestral insect group Archaeognatha. *Journal of structural biology*. 2022. V. 214(1). Article 107834. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2022.107834>
- Friedrich M. Ancient mechanisms of visual sense organ development based on comparison of the gene networks controlling larval eye, ocellus, and compound eye specification in *Drosophila*. *Arthropod structure & development*. 2006. V. 35(4). P. 357–378. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2006.08.010>
- Garcia J.E., Hung Y.S., Greentree A.D., Rosa M.G., Endler J.A., Dyer A.G. Improved color constancy in honey bees enabled by parallel visual projections from dorsal ocelli. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2017. V. 114(29). P. 7713–7718. <https://doi.org/10.1073/pnas.1703454114>
- Geiser F.X., Labhart T. Electrophysiological investigation on the ocellar retina of the honeybee (*Apis mellifera*). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen*. 1982. V. 75. P. 307.
- Goldsmith T.H., Ruck P.R. The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honeybees: an electrophysiological study. *The Journal of General Physiology*. 1958. V. 41(6). P. 1171. <https://doi.org/10.1085/jgp.41.6.1171>
- Goodman L.J. The structure and function of the insect dorsal ocellus. *Advances in insect physiology*. 1970. V. 7. P. 97–195. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60241-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60241-6)
- Goodman L.J. Organization and physiology of the insect dorsal ocellar system. In: *Handbook of sensory physiology* (Autrum H. ed.). Berlin. Springer. 1981. V. VII/6C.
- Goto S.G. Photoperiodic time measurement, photoreception, and circadian clocks in insect photoperiodism. *Applied Entomology and Zoology*. 2022. V. 57(3). P. 193–212. <https://doi.org/10.1007/s13355-022-00785-7>
- Gremillio G., Humbert J.S., Krapp H.G. Bio-inspired modeling and implementation of the ocelli visual system of flying insects. *Biological cybernetics*. 2014. V. 108. P. 735–746. <https://doi.org/10.1007/s00422-014-0610-x>
- Guignard Q., Spaethe J., Slippers B., Strube-Bloss M., Allison J.D. Evidence for UV-green dichromacy in the basal hymenopteran *Sirex noctilio* (Siricidae). *Scientific Reports*. 2021. V. 11(1). Article 15601. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95107-2>
- Guy R.G., Goodman L.J., Mobbs P.G. Visual interneurons in the bee brain: synaptic organization and transmission by graded potentials. *Journal of Comparative physiology*. 1979. V. 134. P. 253–264. <https://doi.org/10.1002/neu.480200602>
- Hamdorf K., Hochstrate P., Hoglund G., Moser M., Sperber S., Schlecht P. Ultra-violet sensitizing pigment in blowfly photoreceptors r1–6 – probable nature and binding sites. *Journal of Comparative physiology A*. 1992. V. 171. P. 601–615. <https://doi.org/10.1007/BF00194108>
- Harley C.M., English B.A., Ritzmann R.E. Characterization of obstacle negotiation behaviors in the cockroach, *Blaberus discoidalis*. *Journal of Experimental Biology*. 2009. V. 212(10). P. 1463–1476. <https://doi.org/10.1242/jeb.028381>
- Hartenstein V., Reh T.A. Homologies between vertebrate and invertebrate eyes. *Drosophila eye development*. 2002. P. 219–255. https://doi.org/10.1007/978-3-540-45398-7_14
- Harzsch S. Neurophylogeny: Architecture of the nervous system and a fresh view on arthropod phylogeny. *Integrative and Comparative Biology*. 2006. V. 46(2) P. 162–194. <https://doi.org/10.1093/icb/icj011>
- Heads S.W. The first fossil spider cricket (Orthoptera: Gryllidae: Phalangopsinae): 20 million years of troglomorphic evolution or exaptation in the dark? *Zoological Journal*

- of the *Linnean Society*. 2010. V. 158. P. 56–65. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00587.x>
- Henze M.J., Dannenhauer K., Kohler M., Labhart T., Gsemann M. Opsin evolution and expression in Arthropod compound eyes and ocelli: Insights from the cricket *Gryllus bimaculatus*. *BMC evolutionary biology*. 2012. V. 12. P. 163. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-163>
- Henze M.J., Oakley T.H. The dynamic evolutionary history of Pancrustacean eyes and opsins. *Integrative and Comparative Biology*. 2015.V. 55(5). P. 830–842. <https://doi.org/10.1093/icb/icv100>
- Honegger H. W., Campan R. Vision and visually guided behavior. In: *Cricket behavior and neurobiology* (Huber F eds.). Ithaca London. Cornell University Press. 1989. P. 147–177.
- Hung Y.S., Ibbotson M.R. Ocellar structure and neural innervation in the honeybee. *Front Neuroanatomy*. 2014. V. 8. P. 6. <https://doi.org/10.3389/fnana.2014.00006>
- Insausti T.C., Lazzari C.R. An ocellar “pupil” that does not change with light intensity, but with the insect age in *Triatoma infestans*. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 2000. V. 95. P. 743–746. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762000000500024>
- Insausti, T.C., Lazzari, C.R. The postembryonic development of the ocellar system of *Triatoma infestans* Klug (Heteroptera: Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 2000. V. 95. P. 877–881. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762000000500024>
- Jean-Guillaume C.B., Kumar J.P. Development of the ocellar visual system in *Drosophila melanogaster*. *The FEBS journal*. 2022. V. 289(23). P. 7411–7427. <https://doi.org/10.1111/febs.16468>
- Kastberger G. The ocelli control the flight course in honeybees. *Physiological Entomology*. 1990. V. 15(3). P. 337–346. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1990.tb00521.x>
- Kelber A., Jonsson F., Wallén R., Warrant E., Kornfeldt T., Baird E. Hornets can fly at night without obvious adaptations of eyes and ocelli. *PLOS ONE*. 2011. V. 6. P. e21892. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021892>
- Kevan P.G., Chittka L., Dyer A.G. Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds. *Journal of Experimental Biology*. 2001. V. 204(14). P. 2571–2580. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.14.2571>
- Kirschfeld K., Feiler R., Vogt K. Evidence for a sensitizing pigment in the ocellar photoreceptors of the fly (*Musca*, *Calliphora*). *Journal of Comparative physiology A*. 1988. V. 163. P. 421–423. <https://doi.org/10.1007/BF00604896>
- Koenemann S., Jenner R. *Crustacea and arthropod relationships*. New York. CRC Press. 2005.
- Labhart T. Can invertebrates see the e-vector of polarization as a separate modality of light? *Journal of Experimental Biology*. 2016. V. 219(24). P. 3844–3856. <https://doi.org/10.1242/jeb.139899>
- Land M.F., Nilsson D.E. *Animal eyes*. Oxford. Oxford University Press. 2012. P. 271. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199581139.001.0001>
- Lazzari C.R., Reiseman C.E., Insausti T.C. The role of the ocelli in the phototactic behaviour of the haematophagous bug *Triatoma infestans*. *Journal of insect physiology*. 1998. V. 44(12). P. 1159–1162. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(98\)00080-8](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(98)00080-8)
- Lazzari, C.R., Fischbein D., Insausti T.C. Differential control of light-dark adaptation in the ocelli and compound eyes of *Triatoma infestans*. *Journal of insect physiology*. 2011. V. 57(11). P. 1545–1552. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.08.005>
- Lee M., Hwang J., Lin J., Tung L. Characteristics of GABA receptors on the ocellar L-neurons of American cockroach *Periplaneta americana*. *Chinese Journal of Physiology*. 2007. V. 50(4). P. 178.
- Leschen R.A.B., Beutel R.G. Ocellar atavism in Coleoptera: Plesiomorphy or apomorphy? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2004. V. 42. P. 63–69. <https://doi.org/10.1046/j.0947-5745.2003.00241.x>
- Lindauer M., Schricker B. Über die Funktion der Ocellen bei den Dämmerungsflügen der Honigbiene. *Biol. Zeitblatt*. 1963. V. 82. P. 721–725.
- Loesel R., Homberg U. Anatomy and physiology of neurons with processes in the accessory medulla of the cockroach *Leucophaea maderae*. *Journal of Comparative Neurology*. 2001. V. 439(2). P. 193–207. <https://doi.org/10.1002/cne.1342>
- Ma N., Chen H., Hua B. Larval morphology of the scorpionfly *Dicerapanorpa magna* (Chou) (Mecoptera: Panorpididae) and its adaptive significance. *Zoologischer Anzeiger-A. Journal of Comparative Zoology*. 2014. V. 253(3). P. 216–224. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2013.10.002>
- Ma W.R., Chen Q.X., Bai J.L., Hua B.Z. Ultrastructure of the dorsal ocellus of *Bittacus planus* larvae (Mecoptera: Bittacidae) with evolutionary significance. *Arthropod Structure & Development*. 2023. V. 72, P. 101234. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2023.101234>
- Mizunami M., Tateda H. Classification of ocellar interneurons in the cockroach brain. *Journal of Experimental Biology*. 1986. V. 125(1). P. 57–70. <https://doi.org/10.1242/jeb.125.1.57>
- Mizunami M. Information processing in the insect ocellar system: comparative approaches to the evolution of visual processing and neural circuits. In: *Advances in insect physiology* (Evans P.D., ed.). Academic Press. Cambridge. 1994. V. 25. P. 151–265. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60065-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60065-X)
- Mizunami M. Functional diversity of neural organization in insect ocellar systems. *Vision Research*. 1995. V. 35. P. 443–452. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)00192-O](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)00192-O)
- Mote M.I., Wehner R. Functional characteristics of photoreceptors in the compound eye and ocellus of the desert

- ant, *Cataglyphis bicolor*. *Journal of Comparative physiology*. 1980. V. 137. P. 63–71. <https://doi.org/10.1007/BF00656918>
- Narendra A., Ramirez-Esquivel F., Ribi W.A. Compound eye and ocellar structure for walking and flying modes of locomotion in the Australian ant, *Camponotus consobrinus*. *Scientific reports*. 2016. V. 6(1). Article 22331. <https://doi.org/10.1038/srep22331>
- Narendra A., Ribi W.A. Ocellar structure is driven by the mode of locomotion and activity time in *Myrmecia* ants. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(23). P. 4383–4390. <https://doi.org/10.1242/jeb.159392>
- Nishiitsutsuji-Uwo J., Pittendrigh C.S. Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach: III. The optic lobes, locus of the driving oscillation? *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 1968. V. 58. P. 14–46. <https://doi.org/10.1007/BF00302434>
- Niven J.E., Laughlin S.B. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *Journal of Experimental Biology*. 2008. V. 211(11). P. 1792–1804. <https://doi.org/10.1242/jeb.017574>
- Ogawa Y., Ribi W., Zeil J., Hemmi J.M. Regional differences in the preferred e-vector orientation of honeybee ocellar photoreceptors. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(9). P. 1701–1708. <https://doi.org/10.1242/jeb.156109>
- Ohyama T., Toh Y. Multimodality of ocellar interneurons of the American cockroach. *Journal of Experimental Biology*. 1986. V. 125(1). P. 405–409. <https://doi.org/10.1242/jeb.125.1.405>
- Okada J., Toh Y. Shade response in the escape behavior of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Zoological science*. 1998. V. 15(6). P. 831–835. <https://doi.org/10.2108/zsj.15.831>
- Page T.L., Caldarola P.C., Pittendrigh C.S. Mutual entrainment of bilaterally distributed circadian pacemaker. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1977. V. 74(3). P. 1277–1281. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.3.1277>
- Page T.L. Transplantation of the cockroach circadian pacemaker. *Science*. 1982. V. 216. P. 73–75. <https://doi.org/10.1126/science.216.4541.73>
- Page T.L., Barrett R.K. Effects of light on circadian pacemaker development: II. Responses to light. *Journal of Comparative Physiology A*. 1989. V. 165. P. 51–59. <https://doi.org/10.1007/BF00613799>
- Pappas L.G., Eaton J.L. The internal ocellus of *Manduca sexta*: electroretinogram and spectral sensitivity. *Journal of Insect Physiology*. 1977. V. 23(11–12). P. 1355–1358. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(77\)90157-3](https://doi.org/10.1016/0022-1910(77)90157-3)
- Parsons M.M., Krapp H.G., Laughlin S.B. A motion-sensitive neurone responds to signals from the two visual systems of the blowfly, the compound eyes and ocelli. *Journal of Experimental Biology*. 2006. V. 209(22). P. 4464–4474. <https://doi.org/10.1242/jeb.02560>
- Peeters C., Ito F., Wiwatwitaya D., Keller R.A., Hashim R., Molet M. Striking polymorphism among infertile helpers in the arboreal ant *Gesomyrmex*. *Asian Myrmecol*. 2017. V. 9. P. 1–15. <https://doi.org/10.20362/am.009015>
- Peitsch D., Fietz A., Hertel H., de Souza J., Ventura D.F., Menzel R. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A*. 1992. V. 170. P. 23–40. <https://doi.org/10.1007/BF00190398>
- Penmetcha B., Ogawa Y., Ribi W.A., Narendra A. Ocellar structure of African and Australian desert ants. *Journal of Comparative Physiology A*. 2019. V. 205. P. 699–706. <https://doi.org/10.1007/s00359-019-01357-x>
- Poidatz J., Monceau K., Bonnard O., Thiéry D. Activity rhythm and action range of workers of the invasive hornet predator of honeybees *Vespa velutina*, measured by radio frequency identification tags. *Ecology and Evolution*. 2018. V. 8. P. 7588–7598. <https://doi.org/10.1002/ece3.4182>
- Porter M.L., Cronin T.W., Dick C.W., Simon N., Dittmar K. Visual system characterization of the obligate bat ectoparasite *Trichobius frequens* (Diptera: Streblidae). *Arthropod structure & development*. 2021. V. 60. Article 101007. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.101007>
- Rampini M., Di Russo C., Cobolli M. The Aemodogryllinae cave crickets from Guizhou, Southern China (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Monografie naturalistiche*. 2008. V. 3. P. 129–141.
- Reischig T., Stengl M. Ectopic transplantation of the accessory medulla restores circadian locomotor rhythms in arrhythmic cockroaches (*Leucophaea maderae*). *Journal of Experimental Biology*. 2003. V. 206(11). P. 1877–1886. <https://doi.org/10.1242/jeb.00373>
- Rence B.G., Lisy M.T., Garves B.R., Quinlan B.J. The role of ocelli in circadian singing rhythms of crickets. *Physiological entomology*. 1988. V. 13(2). P. 201–212. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1988.tb00924.x>
- Renner M., Heinzel T. Do trained honeybees with reliably blinded ocelli really return to the feeding site? *Journal of Apicultural Research*. 1979. V. 18(3). P. 225–229. <https://doi.org/10.1080/00218839.1979.11099974>
- Ribi W., Warrant E.J., Zeil J. The organization of honeybee ocelli: regional specializations and rhabdom arrangements. *Arthropod structure & development*. 2011. V. 40. P. 509–520. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2011.06.004>
- Ribi W., Zeil J. Diversity and common themes in the organization of ocelli in Hymenoptera, Odonata and Diptera. *Journal of Comparative Physiology A*. 2018. V. 204(5). P. 505–517. <https://doi.org/10.1007/s00359-018-1258-0>
- Rieger D., Stanewsky R., Helfrich-Forster C. Cryptochrome, compound eyes, H-B eyelets and ocelli play different roles in the entrainment and masking pathway of the locomotor activity rhythm in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Journal of biological rhythms*. 2003. V. 18. P. 377–391. <https://doi.org/10.1177/0748730403256>

- Rivault C. The role of the eyes and ocelli in the initiation of circadian activity rhythms in cockroaches. *Physiological Entomology*. 1976. V. 1(4). P. 277–286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1976.tb00977.x>
- Roberts S.K. Circadian rhythms in cockroaches: effects of optic lobe lesions. *Journal of Comparative Physiology*. 1974. V. 88(1). P. 21–30. <https://doi.org/10.1007/BF00695920>
- Robinson G.S. A phylogeny for the Tineoidea (Lepidoptera). *Insect Systematics & Evolution*. 1988. V. 19(2). P. 117–129. <https://doi.org/10.1163/187631289x00113>
- Saunders D.S. Insect circadian rhythms and photoperiodism. *Invertebrate Neuroscience*. 1997. V. 3. P. 155–164. <https://doi.org/10.1007/BF02480370>
- Saunders D.S. Insect photoperiodism: seeing the light. *Physiological Entomology*. 2012. V. 37(3). P. 207–218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2012.00837.x>
- Schwarz S., Albert L., Wystrach A., Cheng K. Ocelli contribute to the encoding of celestial compass information in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Journal of Experimental Biology*. 2011. V. 214(6). P. 901–906. <https://doi.org/10.1242/jeb.049262>
- Sendi H., Vršanský P., Podstrelena L., Hinkelman J., Kúdelová T., Kúdela M., Vidlička L., Ren X., Quicke D.L. Nocticolid cockroaches are the only known dinosaur age cave survivors. *Gondwana Research*. 2020. V. 82. P. 288–298. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.01.002>
- Severina I.Y., Isavnina I.L., Knyazev A.N. Topographic anatomy of ascending and descending neurons of the supraesophageal, meso- and metathoracic ganglia in paleo- and neopterous insects. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2016. V. 52. P. 397–406. <https://doi.org/10.1134/S0022093016050082>
- Simmons P.J. The transfer of signals from photoreceptor cells to large 2nd order neurons in the ocellar visual-system of the locust *Locusta migratoria*. *Journal of Experimental Biology*. 1995. V. 198. P. 537–549. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.2.537>
- Simmons P.J., Hardie R.C. Evidence that histamine is a neurotransmitter of photoreceptors in the locust ocellus. *Journal of Experimental Biology*. 1988. V. 138(1). P. 205–219. <https://doi.org/10.1242/jeb.138.1.205>
- Simmons P.J. Signal processing in a simple visual system: the locust ocellar system and its synapses. *Microscopy research and technique*. 2002. V. 56(4). P. 270–280. <https://doi.org/10.1002/jemt.10030>
- Somanathan H., Kelber A., Borges R.M., Wallén R., Warrant E.J. Visual ecology of Indian carpenter bees II: adaptations of eyes and ocelli to nocturnal and diurnal lifestyles. *Journal of Comparative Physiology A*. 2009. V. 195. P. 571–583. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0432-9>
- Stange G., Howard J. An ocellar dorsal light response in a dragonfly. *Journal of Experimental Biology*. 1979. V. 83(1). P. 351–355. <https://doi.org/10.1242/jeb.83.1.351>
- Stange G., Stowe S., Chahl J., Massaro A. Anisotropic imaging in the dragonfly median ocellus: a matched filter for horizon detection. *Journal of Comparative Physiology A*. 2002. V. 188. P. 455–467. <https://doi.org/10.1007/s00359-002-0317-7>
- Stavenga D.G., Bernard G.D., Chappell R.L., Wilson M. Insect pupil mechanisms: III. On the pigment migration in dragonfly ocelli. *Journal of Comparative Physiology A*. 1979. V. 129(3). P. 199–205. <https://doi.org/10.1007/BF00657654>
- Strausfeld N.J., Ma X., Edgecombe G.D., Fortey R.A., Land M.F., Liu Y., Cong P., Hou X. Arthropod eyes: the early Cambrian fossil record and divergent evolution of visual systems. *Arthropod Structure & Development*. 2016. V. 45(2). P. 152–172. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2015.07.005>
- Stuart A.E., Borycz J., Meinertzhagen I.A. The dynamics of signaling at the histaminergic photoreceptor synapse of arthropods. *Progress in neurobiology*. 2007. V. 82(4). P. 202–227. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2007.03.006>
- Taylor F. Ecology and evolution of physiological time in insects. *The American Naturalist*. 1981. V. 117(1). P. 1–23. <https://doi.org/10.1086/283683>
- Taylor G.K., Krapp H.G. Sensory systems and flight stability: what do insects measure and why? *Advances in insect physiology*. 2007. V. 34. P. 231–316. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(07\)34005-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(07)34005-8)
- Taylor G.J., Ribi W., Bech M., Bodey A.J., Rau C., Steuwer A., Warrant E.J., Baird E. The dual function of orchid bee ocelli as revealed by x-ray microtomography. *Current Biology*. 2016. V. 26. P. 1319–1324. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.038>
- Van Kleef J., Berry R., Stange G. Directional selectivity in the simple eye of an insect. *Journal of Neuroscience*. 2008. V. 28(11). P. 2845–2855. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5556-07.2008>
- Van der Kooi C.J., Stavenga D.G., Arikawa K., Belušić G., Kelber A. Evolution of insect color vision: from spectral sensitivity to visual ecology. *Annual review of entomology*. 2021. V. 66. P. 435–461. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-061720-071644>
- Velarde R.A., Sauer C.D., Walden K.K., Fahrback S.E., Robertson H.M. Pteropsin: a vertebrate-like non-visual opsin expressed in the honey bee brain. *Insect biochemistry and molecular biology*. 2005. V. 35(12). P. 1367–1377. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.09.001>
- Warrant E., Nilsson D.E. *Invertebrate vision*. Cambridge University Press. 2006.
- Wilby D., Aarts T., Tichit P., Bodey A., Rau C., Taylor G., Baird E. Using micro-CT techniques to explore the role of sex and hair in the functional morphology of bumblebee (*Bombus terrestris*) ocelli. *Vision Research*. 2019. V. 158. P. 100–108. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2019.02.008>

- Wilson M. Autonomous pigment movement in the radial pupil of locust ocelli. *Nature*. 1975. V. 258. P. 603–604. <https://doi.org/10.1038/258603a0>
- Wilson M. The functional organization of locust ocelli. *Journal of Comparative Physiology*. 1978. V. 124. P. 297–316. <https://doi.org/10.1007/BF00661380>
- Xu P., Lu B., Chao J., Holdbrook R., Liang G., Lu Y. The evolution of opsin genes in five species of mirid bugs: duplication of long-wavelength opsins and loss of blue-sensitive opsins. *BMC Ecology and Evolution*. 2021. V. 21(1). P. 66. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01799-5>
- Yukizane M., Tomioka K. Neural pathways involved in mutual interactions between optic lobe circadian pacemakers in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Comparative Physiology A*. 1995. V. 176. P. 601–610. <https://doi.org/10.1007/BF01021580>
- Zeil J., Ribi W., Narendra A. Polarization vision in ants, bees and wasps. In: *Polarized light and polarization vision in animal sciences* (Horváth G. ed). Heidelberg. Springer. 2014. V. 2. https://doi.org/10.1007/978-3-642-54718-8_3
- Zhang Q., Zhou Q., Han S., Li Y., Wang Y., He H. The genome of sheep ked (*Melophagus ovinus*) reveals potential mechanisms underlying reproduction and narrower ecological niches. *BMC genomics*. 2023. V. 24(1). P. 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12864-023-09155-1>
- Zhukov V.V., Bobkova M.B., Vakolyuk I.A. Eye structure and vision in the freshwater pulmonate mollusk *Planorbis corneus*. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2002. V. 38. P. 419–430. <https://doi.org/10.1023/A:1021101919847>

Insect ocelli: ecology, physiology, and morphology of the accessory visual system

I. Yu. Severina, E. S. Novikova, M. I. Zhukovskaya[#]

*Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences,
194223, Saint Petersburg, Thorez Pr., 44, Russia*

[#] E-mail: mzhukovskaya@rambler.ru

The peripheral photoreceptor system of adult insects and insect larvae of hemimetabolous insects consists of a pair of compound facet eyes and several simple chamber eyes, the ocelli. The origin of the ocelli is attributed to the simple eyes of crustacean larvae; the ocelli, along with the compound eyes, present the basic plan of the photosensitive system of insects. The evolution of these light-sensitive organs is closely related to flight, allowing to maintain the position of the body in relation to the horizon, they have high sensitivity and fast signal processing, which is critical for small animals easily carried away by air currents. In low light conditions, ocelli increase in size and in some cases also increase light sensitivity through light-reflecting tapetum, loss of polarization sensitivity and color separation. When light intensity is reduced below a critical level, such as in cave dwellers, ocelli disappear. In actively moving diurnal insects, ocelli can acquire polarization sensitivity, features of object vision, and several, mostly two, spectral types of photoreceptors. The high speed of the ocellar visual system is ensured by a small number of synaptic connections projecting to motor circuits.

Keywords: ocelli, insect vision, simple eye

REFERENCES

- Gorokhov A.B. Primitive Titanoptera and early evolution of Polyneoptera. *Chteniya pamyati N.A. Kholodkovskogo*. 2004. V. 57(1). P. 1–54. (in Russian).
- Gribakin F.G. *Mekhanizmy fotoretseptsii nasekomykh* [Mechanisms of insect photoreception]. Leningrad: Nauka. 1981. 213 p. (in Russian).
- Chayka S. Yu. *Neuromorphology of insects*. Moscow: 2010. 396 p. (in Russian).
- Ball H.J. The receptor site for photic entrainment of circadian rhythms in the cockroach. *Periplaneta americana*. *Annals of the Entomological Society of America*. 1971. V. 64. P. 1010–1015. <https://doi.org/10.1093/aesa/64.5.1010>
- Bank S., Bradler S. A second view on the evolution of flight in stick and leaf insects (Phasmatodea). *BMC ecology and evolution*. 2022. V. 22. Article 62. <https://doi.org/10.1186/s12862-022-02018-5>
- Baird E., Yilmaz A. Insect dorsal ocelli: a brief overview. In: *Distributed Vision: From Simple Sensors to Sophisticated Combination Eyes* (Buschbeck E., Bok M. eds). Cham Springer. 2023. P. 205–221. https://doi.org/10.1007/978-3-031-23216-9_8
- Belušić G., Šporar K., Meglič A. Extreme polarization sensitivity in the retina of the corn borer moth *Ostrinia*. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(11). P. 2047–2056. <https://doi.org/10.1242/jeb.153718>
- Berry R., Stange G., Olberg R., van Kleef J. The mapping of visual space by identified large second-order neurons in the dragonfly median ocellus. *Journal of Comparative Physiology. A*. 2006. V. 192. P. 1105–1123. <https://doi.org/10.1007/s00359-006-0142-5>
- Berry R.P., Warrant E.J., Stange G. Form vision in the insect dorsal ocelli: an anatomical and optical analysis of the locust ocelli. *Vision Research*. 2007. V. 47(10). P. 1382–1393. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2007.01.020>

- Berry R.P., Weislo W.T., Warrant E.J. Ocellar adaptations for dim light vision in a nocturnal bee. *Journal of Experimental Biology*. 2011. V. 214(8). P. 1283–1293. <https://doi.org/10.1242/jeb.050427>
- Biswas J. Kotumsar Cave biodiversity: a review of cavernicoles and their troglobiotic traits. *Biodiversity and conservation*. 2010. V. 19(1). P. 275–289. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9710-7>
- Bitsch C.O., Bitsch J.A. Evolution of eye structure and arthropod phylogeny. In: *Crustacea and arthropod relationships*. Ed. Koenemann S., Jenner R.A., Schram F.R. New York: CRC Press. 2005. P. 185–214.
- Böhm A., Pass G. The ocelli of Archaeognatha (Hexapoda): functional morphology, pigment migration and chemical nature of the reflective tapetum. *Journal of Experimental Biology*. 2016. V. 219(19). P. 3039–3048. <https://doi.org/10.1242/jeb.141275>
- Böhm A., Meusemann K., Misof B., Pass G. Hypothesis on monochromatic vision in scorpionflies questioned by new transcriptomic data. *Scientific Reports*. 2018. V. 8(1). P. 9872. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28098-2>
- Borja A.T., Cruz-Quintana S., Velastegui G., Vasquez C.L. Prevalence of Melophagus ovinus (Diptera, Hippoboscidae) in sheep in the province of Tungurahua, Ecuador. *Iranian Journal of Veterinary Science and Technology*. 2022. V. 14(3). P. 29–37. <https://doi.org/10.22067/ijvst.2022.76650.1147>
- Briscoe A.D., Chittka L. The evolution of color vision in insects. *Annual review of entomology*. 2001. V. 46(1). P. 471–510. <https://doi.org/10.1007/s00441-004-0994-3>
- Buschbeck E.K. Escaping compound eye ancestry: the evolution of single-chamber eyes in holometabolous larvae. *Journal of Experimental Biology*. 2014. V. 217(16). P. 2818–2824. <https://doi.org/10.1242/jeb.085365>
- Clapham M.E., Karr J.A. Environmental and biotic controls on the evolutionary history of insect body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. V. 109(27). P. 10927–10930. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204026109>
- Chen Q., Li T., Hua B. Ultrastructure of the larval eye of the scorpionfly Panorpadaubia (Mecoptera: Panorpidae) with implications for the evolutionary origin of holometabolous larvae. *Journal of Morphology*. 2012. V. 273(6). P. 561–571. <https://doi.org/10.1002/jmor.20001>
- Cooter R.J. Ocellus and ocellar nerves of *Periplaneta americana* L. (Orthoptera: Dictyoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. 1975. V. 4(3). P. 273–288. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(75\)90036-7](https://doi.org/10.1016/0020-7322(75)90036-7)
- Donovan S.E., Jones D.T., Sands W.A., Eggleton P. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*. 2000. V. 70(3). P. 467–513. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01235.x>
- Dow M.A., Eaton J.L. Fine structure of the ocellus of the cabbage looper moth (*Trichoplusia ni*). *Cell and Tissue Research*. 1976. V. 171. P. 523–533. <https://doi.org/10.1007/BF00220243>
- Du X.L., Yue C., Hua B.Z. Embryonic development of the scorpionfly *Panorpa marginata* Cheng with special reference to external morphology (Mecoptera: Panorpidae). *Journal of Morphology*. 2009. V. 270. P. 984–995. <https://doi.org/10.1002/jmor.10736>
- Duan D., Wang Y., Cheng T. Morphological and molecular identification of *Melophagus ovinus*. *Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica*. 2017. V. 48(11). P. 2181–2188.
- Eggleton P. An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. In: *Biology of Termites: a Modern Synthesis* (Bignell D., Roisin Y., Lo N. eds). Dordrecht: Springer. 2010. P. 1–26. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4_1
- Fent K., Wehner R. Ocelli: a celestial compass in the desert ant *Cataglyphis*. *Science*. 1985. V. 228. P. 192–194. <https://doi.org/10.1126/science.228.4696.192>
- Friedman O., Böhm A., Rechav K., Pinkas I., Brumfeld V., Pass G., Weiner S., Addadi L. Structural organization of xanthine crystals in the median ocellus of a member of the ancestral insect group Archaeognatha. *Journal of structural biology*. 2022. V. 214(1). Article 107834. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2022.107834>
- Friedrich M. Ancient mechanisms of visual sense organ development based on comparison of the gene networks controlling larval eye, ocellus, and compound eye specification in *Drosophila*. *Arthropod structure & development*. 2006. V. 35(4). P. 357–378. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2006.08.010>
- Garcia J.E., Hung Y.S., Greentree A.D., Rosa M.G., Endler J.A., Dyer A.G. Improved color constancy in honey bees enabled by parallel visual projections from dorsal ocelli. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2017. V. 114(29). P. 7713–7718. <https://doi.org/10.1073/pnas.1703454114>
- Geiser F.X., Labhart T. Electrophysiological investigation on the ocellar retina of the honeybee (*Apis mellifera*). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen*. 1982. V. 75. P. 307.
- Goldsmith T.H., Ruck P.R. The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honeybees: an electrophysiological study. *The Journal of General Physiology*. 1958. V. 41(6). P. 1171. <https://doi.org/10.1085/jgp.41.6.1171>
- Goodman L.J. The structure and function of the insect dorsal ocellus. *Advances in insect physiology*. 1970. V. 7. P. 97–195. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60241-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60241-6)
- Goodman L.J. Organization and physiology of the insect dorsal ocellar system. In: *Handbook of sensory physiology* (Autrum H ed). Berlin. Springer. 1981. V. VII/6C.

- Goto S.G. Photoperiodic time measurement, photoreception, and circadian clocks in insect photoperiodism. *Applied Entomology and Zoology*. 2022. V. 57(3). P. 193–212. <https://doi.org/10.1007/s13355-022-00785-7>
- Gremillio G., Humbert J.S., Krapp H.G. Bio-inspired modeling and implementation of the ocelli visual system of flying insects. *Biological cybernetics*. 2014. V. 108. P. 735–746. <https://doi.org/10.1007/s00422-014-0610-x>
- Guignard Q., Spaethe J., Slippers B., Strube-Bloss M., Allison J.D. Evidence for UV-green dichromacy in the basal hymenopteran *Sirex noctilio* (Siricidae). *Scientific Reports*. 2021. V. 11(1). Article 15601. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95107-2>
- Guy R.G., Goodman L.J., Mobbs P.G. Visual interneurons in the bee brain: synaptic organization and transmission by graded potentials. *Journal of Comparative physiology*. 1979. V. 134. P. 253–264. <https://doi.org/10.1002/neu.480200602>
- Hamdorf K., Hochstrate P., Hoglund G., Moser M., Sperber S., Schlecht P. Ultra-violet sensitizing pigment in blowfly photoreceptors r1–6 – probable nature and binding sites. *Journal of Comparative physiology A*. 1992. V. 171. P. 601–615. <https://doi.org/10.1007/BF00194108>
- Harley C.M., English B.A., Ritzmann R.E. Characterization of obstacle negotiation behaviors in the cockroach, *Blaberus discoidalis*. *Journal of Experimental Biology*. 2009. V. 212(10). P. 1463–1476. <https://doi.org/10.1242/jeb.028381>
- Hartenstein V., Reh T.A. Homologies between vertebrate and invertebrate eyes. *Drosophila eye development*. 2002. P. 219–255. https://doi.org/10.1007/978-3-540-45398-7_14
- Harzsch S. Neurophylogeny: Architecture of the nervous system and a fresh view on arthropod phylogeny. *Integrative and Comparative Biology*. 2006. V. 46(2). P. 162–194. <https://doi.org/10.1093/icb/ijc011>
- Heads S.W. The first fossil spider cricket (Orthoptera: Gryllidae: Phalangopsinae): 20 million years of troglomorphic or exaptation in the dark? *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2010. V. 158. P. 56–65. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00587.x>
- Henze M.J., Dannenhauer K., Kohler M., Labhart T., Gsemann M. Opsin evolution and expression in Arthropod compound eyes and ocelli: Insights from the cricket *Gryllus bimaculatus*. *BMC evolutionary biology*. 2012. V. 12. P. 163. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-163>
- Henze M.J., Oakley T.H. The dynamic evolutionary history of Pancrustacean eyes and opsins. *Integrative and Comparative Biology*. 2015. V. 55(5). P. 830–842. <https://doi.org/10.1093/icb/icv100>
- Honegger H. W., Campan R. Vision and visually guided behavior. In: *Cricket behavior and neurobiology* (Huber F eds). Ithaca London. Cornell University Press. 1989. P. 147–177.
- Hung Y.S., Ibbotson M.R. Ocellar structure and neural innervation in the honeybee. *Front Neuroanatomy*. 2014. V. 8. P. 6. <https://doi.org/10.3389/fnana.2014.00006>
- Insausti T.C., Lazzari C.R. An ocellar “pupil” that does not change with light intensity, but with the insect age in *Triatoma infestans*. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 2000. V. 95. P. 743–746. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762000000500024>
- Insausti T.C., Lazzari C.R. The postembryonic development of the ocellar system of *Triatoma infestans* Klug (Heteroptera: Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 2000. V. 95. P. 877–881. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762000000500024>
- Jean-Guillaume C.B., Kumar J.P. Development of the ocellar visual system in *Drosophila melanogaster*. *The FEBS journal*. 2022. V. 289(23). P. 7411–7427. <https://doi.org/10.1111/febs.16468>
- Kastberger G. The ocelli control the flight course in honeybees. *Physiological Entomology*. 1990. V. 15(3). P. 337–346. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1990.tb00521.x>
- Kelber A., Jonsson F., Wallén R., Warrant E., Kornfeldt T., Baird E. Hornets can fly at night without obvious adaptations of eyes and ocelli. *PLOS ONE*. 2011. V. 6. P. e21892. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021892>
- Kevan P.G., Chittka L., Dyer A.G. Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds. *Journal of Experimental Biology*. 2001. V. 204(14). P. 2571–2580. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.14.2571>
- Kirschfeld K., Feiler R., Vogt K. Evidence for a sensitizing pigment in the ocellar photoreceptors of the fly (*Musca*, *Calliphora*). *Journal of Comparative physiology A*. 1988. V. 163. P. 421–423. <https://doi.org/10.1007/BF00604896>
- Koenemann S., Jenner R. *Crustacea and arthropod relationships*. New York. CRC Press. 2005.
- Labhart T. Can invertebrates see the e-vector of polarization as a separate modality of light? *Journal of Experimental Biology*. 2016. V. 219(24). P. 3844–3856. <https://doi.org/10.1242/jeb.139899>
- Land M.F., Nilsson D.E. *Animal eyes*. Oxford. Oxford University Press. 2012. P. 271. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199581139.001.0001>
- Lazzari C.R., Reiseman C.E., Insausti T.C. The role of the ocelli in the phototactic behaviour of the haematophagous bug *Triatoma infestans*. *Journal of insect physiology*. 1998. V. 44(12). P. 1159–1162. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(98\)00080-8](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(98)00080-8)
- Lazzari C.R., Fischbein D., Insausti T.C. Differential control of light-dark adaptation in the ocelli and compound eyes of *Triatoma infestans*. *Journal of insect physiology*. 2011. V. 57(11). P. 1545–1552. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.08.005>
- Lee M., Hwang J., Lin J., Tung L. Characteristics of GABA receptors on the ocellar L-neurons of American

- cockroach *Periplaneta americana*. *Chinese Journal of Physiology*. 2007. V. 50(4). P. 178.
- Leschen R.A.B., Beutel R.G. Ocellar atavism in Coleoptera: Plesiomorphy or apomorphy? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2004. V. 42. P. 63–69. <https://doi.org/10.1046/j.0947-5745.2003.00241.x>
- Lindauer M., Schricker B. Über die Funktion der Ocellen bei den Dämmerungsflügen der Honigbiene. *Biol. Zeitblatt*. 1963. V. 82. P. 721–725.
- Loesel R., Homberg U. Anatomy and physiology of neurons with processes in the accessory medulla of the cockroach *Leucophaea maderae*. *Journal of Comparative Neurology*. 2001. V. 439(2). P. 193–207. <https://doi.org/10.1002/cne.1342>
- Ma N., Chen H., Hua B. Larval morphology of the scorpionfly *Dicerapanorpa magna* (Chou) (Mecoptera: Panorpididae) and its adaptive significance. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*. 2014. V. 253(3). P. 216–224. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2013.10.002>
- Ma W.R., Chen Q.X., Bai J.L., Hua B.Z. Ultrastructure of the dorsal ocellus of *Bittacus planus* larvae (Mecoptera: Bittacidae) with evolutionary significance. *Arthropod Structure & Development*. 2023. V. 72, P. 101234. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2023.101234>
- Mizunami M., Tateda H. Classification of ocellar interneurons in the cockroach brain. *Journal of Experimental Biology*. 1986. V. 125(1). P. 57–70. <https://doi.org/10.1242/jeb.125.1.57>
- Mizunami M. Information processing in the insect ocellar system: comparative approaches to the evolution of visual processing and neural circuits. In: *Advances in insect physiology* (Evans P.D., ed.). Academic Press. Cambridge. 1994. V. 25. P. 151–265. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60065-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60065-X)
- Mizunami M. Functional diversity of neural organization in insect ocellar systems. *Vision Research*. 1995. V. 35. P. 443–452. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)00192-O](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)00192-O)
- Mote M.I., Wehner R. Functional characteristics of photoreceptors in the compound eye and ocellus of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. *Journal of Comparative physiology*. 1980. V. 137. P. 63–71. <https://doi.org/10.1007/BF00656918>
- Narendra A., Ramirez-Esquivel F., Ribi W.A. Compound eye and ocellar structure for walking and flying modes of locomotion in the Australian ant, *Camponotus consobrinus*. *Scientific reports*. 2016. V. 6(1). Article 22331. <https://doi.org/10.1038/srep22331>
- Narendra A., Ribi W.A. Ocellar structure is driven by the mode of locomotion and activity time in *Myrmecia* ants. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(23). P. 4383–4390. <https://doi.org/10.1242/jeb.159392>
- Nishiitsutsuji-Uwo J., Pittendrigh C.S. Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach: III. The optic lobes, locus of the driving oscillation? *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 1968. V. 58. P. 14–46. <https://doi.org/10.1007/BF00302434>
- Niven J.E., Laughlin S.B. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *Journal of Experimental Biology*. 2008. V. 211(11). P. 1792–1804. <https://doi.org/10.1242/jeb.017574>
- Ogawa Y., Ribi W., Zeil J., Hemmi J.M. Regional differences in the preferred e-vector orientation of honeybee ocellar photoreceptors. *Journal of Experimental Biology*. 2017. V. 220(9). P. 1701–1708. <https://doi.org/10.1242/jeb.156109>
- Ohyama T., Toh Y. Multimodality of ocellar interneurons of the American cockroach. *Journal of Experimental Biology*. 1986. V. 125(1). P. 405–409. <https://doi.org/10.1242/jeb.125.1.405>
- Okada J., Toh Y. Shade response in the escape behavior of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Zoological science*. 1998. V. 15(6). P. 831–835. <https://doi.org/10.2108/zsj.15.831>
- Page T.L., Caldarola P.C., Pittendrigh C.S. Mutual entrainment of bilaterally distributed circadian pacemaker. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1977. V. 74(3). P. 1277–1281. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.3.1277>
- Page T.L. Transplantation of the cockroach circadian pacemaker. *Science*. 1982. V. 216. P. 73–75. <https://doi.org/10.1126/science.216.4541.73>
- Page T.L., Barrett, R.K. Effects of light on circadian pacemaker development: II. Responses to light. *Journal of Comparative Physiology A*. 1989. V. 165. P. 51–59. <https://doi.org/10.1007/BF00613799>
- Pappas L.G., Eaton J.L. The internal ocellus of *Manduca sexta*: electroretinogram and spectral sensitivity. *Journal of Insect Physiology*. 1977. V. 23(11-12). P. 1355–1358. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(77\)90157-3](https://doi.org/10.1016/0022-1910(77)90157-3)
- Parsons M.M., Krapp H.G., Laughlin S.B. A motion-sensitive neurone responds to signals from the two visual systems of the blowfly, the compound eyes and ocelli. *Journal of Experimental Biology*. 2006. V. 209(22). P. 4464–4474. <https://doi.org/10.1242/jeb.02560>
- Peeters C., Ito F., Wiwatwitaya D., Keller R.A., Hashim R., Molet M. Striking polymorphism among infertile helpers in the arboreal ant *Gesomyrmex*. *Asian Myrmecol*. 2017. V. 9. P. 1–15. <https://doi.org/10.20362/am.009015>
- Peitsch D., Fietz A., Hertel H., de Souza J., Ventura D.F., Menzel R. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A*. 1992. V. 170. P. 23–40. <https://doi.org/10.1007/BF00190398>
- Penmetcha B., Ogawa Y., Ribi W.A., Narendra A. Ocellar structure of African and Australian desert ants. *Journal of Comparative Physiology A*. 2019. V. 205. P. 699–706. <https://doi.org/10.1007/s00359-019-01357-x>

- Poidatz J., Monceau K., Bonnard O., Thiéry D. Activity rhythm and action range of workers of the invasive hornet predator of honeybees *Vespa velutina*, measured by radio frequency identification tags. *Ecology and Evolution*. 2018. V. 8. P. 7588–7598. <https://doi.org/10.1002/ece3.4182>
- Porter M.L., Cronin T.W., Dick C.W., Simon N., Dittmar K. Visual system characterization of the obligate bat ectoparasite *Trichobius frequens* (Diptera: Streblidae). *Arthropod structure & development*. 2021.V. 60. Article 101007. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.101007>
- Rampini M., Di Russo C., Cobolli M. The Aemodogryllinae cave crickets from Guizhou, Southern China (Orthoptera, Rhaphidophoridae). *Monografie naturalistiche*. 2008. V. 3. P. 129–141.
- Reischig T., Stengl M. Ectopic transplantation of the accessory medulla restores circadian locomotor rhythms in arrhythmic cockroaches (*Leucophaea maderae*). *Journal of Experimental Biology*. 2003. V. 206(11). P. 1877–1886. <https://doi.org/10.1242/jeb.00373>
- Rence B.G., Lisy M.T., Garves B.R., Quinlan B.J. The role of ocelli in circadian singing rhythms of crickets. *Physiological entomology*. 1988. V. 13(2). P. 201–212. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1988.tb00924.x>
- Renner M., Heinzeller T. Do trained honeybees with reliably blinded ocelli really return to the feeding site? *Journal of Apicultural Research*. 1979. V. 18(3). P. 225–229. <https://doi.org/10.1080/00218839.1979.11099974>
- Ribi W., Warrant E.J., Zeil J. The organization of honeybee ocelli: regional specializations and rhabdom arrangements. *Arthropod structure & development*. 2011. V. 40. P. 509–520. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2011.06.004>
- Ribi W., Zeil J. Diversity and common themes in the organization of ocelli in Hymenoptera, Odonata and Diptera. *Journal of Comparative Physiology A*. 2018. V. 204(5). P. 505–517. <https://doi.org/10.1007/s00359-018-1258-0>
- Rieger D., Stanewsky R., Helfrich-Forster C. Cryptochrome, compound eyes, H-B eyelets and ocelli play different roles in the entrainment and masking pathway of the locomotor activity rhythm in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Journal of biological rhythms*. 2003. V. 18. P. 377–391. <https://doi.org/10.1177/0748730403256>
- Rivault C. The role of the eyes and ocelli in the initiation of circadian activity rhythms in cockroaches. *Physiological Entomology*. 1976. V. 1(4). P. 277–286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1976.tb00977.x>
- Roberts S.K. Circadian rhythms in cockroaches: effects of optic lobe lesions. *Journal of Comparative Physiology*. 1974. V. 88(1). P. 21–30. <https://doi.org/10.1007/BF00695920>
- Robinson G.S. A phylogeny for the Tineoidea (Lepidoptera). *Insect Systematics & Evolution*. 1988. V. 19(2). P. 117–129. <https://doi.org/10.1163/187631289x00113>
- Saunders D.S. Insect circadian rhythms and photoperiodism. *Invertebrate Neuroscience*. 1997. V. 3. P. 155–164. <https://doi.org/10.1007/BF02480370>
- Saunders D.S. Insect photoperiodism: seeing the light. *Physiological Entomology*. 2012. V. 37(3). P. 207–218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2012.00837.x>
- Schwarz S., Albert L., Wystrach A., Cheng K. Ocelli contribute to the encoding of celestial compass information in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Journal of Experimental Biology*. 2011. V. 214(6). P. 901–906. <https://doi.org/10.1242/jeb.049262>
- Sendi H., Vršanský P., Podstrelena L., Hinkelman J., Kúdelová T., Kúdela M., Vidlička L., Ren X., Quicke D.L. Nocticolid cockroaches are the only known dinosaur age cave survivors. *Gondwana Research*. 2020. V. 82. P. 288–298. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.01.002>
- Severina I.Y., Isavnina I.L., Knyazev A.N. Topographic anatomy of ascending and descending neurons of the supraesophageal, meso- and metathoracic ganglia in paleo- and neopterous insects. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2016. V. 52. P. 397–406. <https://doi.org/10.1134/S0022093016050082>
- Simmons P.J. The transfer of signals from photoreceptor cells to large 2nd order neurons in the ocellar visual-system of the locust *Locusta migratoria*. *Journal of Experimental Biology*. 1995. V. 198. P. 537–549. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.2.537>
- Simmons P.J., Hardie R.C. Evidence that histamine is a neurotransmitter of photoreceptors in the locust ocellus. *Journal of Experimental Biology*. 1988. V. 138(1). P. 205–219. <https://doi.org/10.1242/jeb.138.1.205>
- Simmons P.J. Signal processing in a simple visual system: the locust ocellar system and its synapses. *Microscopy research and technique*. 2002. V. 56(4). P. 270–280. <https://doi.org/10.1002/jemt.10030>
- Somanathan H., Kelber A., Borges R.M., Wallén R., Warrant E.J. Visual ecology of Indian carpenter bees II: adaptations of eyes and ocelli to nocturnal and diurnal lifestyles. *Journal of Comparative Physiology A*. 2009. V. 195. P. 571–583. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0432-9>
- Stange G., Howard J. An ocellar dorsal light response in a dragonfly. *Journal of Experimental Biology*. 1979. V. 83(1). P. 351–355. <https://doi.org/10.1242/jeb.83.1.351>
- Stange G., Stowe S., Chahl J., Massaro A. Anisotropic imaging in the dragonfly median ocellus: a matched filter for horizon detection. *Journal of Comparative Physiology A*. 2002. V. 188. P. 455–467. <https://doi.org/10.1007/s00359-002-0317-7>
- Stavenga D.G., Bernard G.D., Chappell R.L., Wilson M. Insect pupil mechanisms: III. On the pigment migration in dragonfly ocelli. *Journal of Comparative Physiology A*. 1979. V. 129(3). P. 199–205. <https://doi.org/10.1007/BF00657654>

- Strausfeld N.J., Ma X., Edgecombe G.D., Fortey R.A., Land M.F., Liu Y., Cong P., Hou X. Arthropod eyes: the early Cambrian fossil record and divergent evolution of visual systems. *Arthropod Structure & Development*. 2016. V. 45(2). P. 152–172. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2015.07.005>
- Stuart A.E., Borycz J., Meinertzhagen I.A. The dynamics of signaling at the histaminergic photoreceptor synapse of arthropods. *Progress in neurobiology*. 2007. V. 82(4). P. 202–227. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2007.03.006>
- Taylor F. Ecology and evolution of physiological time in insects. *The American Naturalist*. 1981. V. 117(1). P. 1–23. <https://doi.org/10.1086/283683>
- Taylor G.K., Krapp H.G. Sensory systems and flight stability: what do insects measure and why? *Advances in insect physiology*. 2007. V. 34. P. 231–316. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(07\)34005-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(07)34005-8)
- Taylor G.J., Ribi W., Bech M., Bodey A.J., Rau C., Steuer A., Warrant E.J., Baird E. The dual function of oprchid bee ocelli as revealed by x-ray microtomography. *Current Biology*. 2016. V. 26. P. 1319–1324. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.038>
- Van Kleef J., Berry R., Stange G. Directional selectivity in the simple eye of an insect. *Journal of Neuroscience*. 2008. V. 28(11). P. 2845–2855. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5556-07.2008>
- Van der Kooi C.J., Stavenga D.G., Arikawa K., Belušić G., Kelber A. Evolution of insect color vision: from spectral sensitivity to visual ecology. *Annual review of entomology*. 2021. V. 66. P. 435–461. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-061720-071644>
- Velarde R.A., Sauer C.D., Walden K.K., Fahrbach S.E., Robertson H.M. Pteropsin: a vertebrate-like non-visual opsin expressed in the honey bee brain. *Insect biochemistry and molecular biology*. 2005. V. 35(12). P. 1367–1377. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.09.001>
- Warrant E., Nilsson D.E. *Invertebrate vision*. Cambridge University Press. 2006.
- Wilby D., Aarts T., Tichit P., Bodey A., Rau C., Taylor G., Baird E. Using micro-CT techniques to explore the role of sex and hair in the functional morphology of bumblebee (*Bombus terrestris*) ocelli. *Vision Research*. 2019. V. 158. P. 100–108. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2019.02.008>
- Wilson M. Autonomous pigment movement in the radial pupil of locust ocelli. *Nature*. 1975. V. 258. P. 603–604. <https://doi.org/10.1038/258603a0>
- Wilson M. The functional organization of locust ocelli. *Journal of Comparative Physiology*. 1978. V. 124. P. 297–316. <https://doi.org/10.1007/BF00661380>
- Xu P., Lu B., Chao J., Holdbrook R., Liang G., Lu Y. The evolution of opsin genes in five species of mirid bugs: duplication of long-wavelength opsins and loss of blue-sensitive opsins. *BMC Ecology and Evolution*. 2021. V. 21(1). P. 66. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01799-5>
- Yukizane M., Tomioka K. Neural pathways involved in mutual interactions between optic lobe circadian pacemakers in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Comparative Physiology A*. 1995. V. 176. P. 601–610. <https://doi.org/10.1007/BF01021580>
- Zeil J., Ribi W., Narendra A. Polarization vision in ants, bees and wasps. In: *Polarized light and polarization vision in animal sciences* (Horváth G. ed). Heidelberg. Springer. 2014. V. 2. https://doi.org/10.1007/978-3-642-54718-8_3
- Zhang Q., Zhou Q., Han S., Li Y., Wang Y., He H. The genome of sheep ked (*Melophagus ovinus*) reveals potential mechanisms underlying reproduction and narrower ecological niches. *BMC genomics*. 2023. V. 24(1). P. 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12864-023-09155-1>
- Zhukov V.V., Bobkova M.B., Vakolyuk I.A. Eye structure and vision in the freshwater pulmonate mollusk *Planorbarius corneus*. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2002. V. 38. P. 419–430. <https://doi.org/10.1023/A:1021101919847>

УДК 612.85

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА ДИКТОРА ПО ХАРАКТЕРИСТИКАМ ГОЛОСА НА ФОНЕ ШУМА МНОГОГОЛОСИЯ

© 2024 г. О. В. Лабутина, С. П. Пак, Е. А. Огородникова

*Институт физиологии им. И.П. Павлова Российской академии наук,
Санкт-Петербург, 199034, наб. Макарова, д. 6**E-mail: ogorodnikovaea@infran.ru*

Поступила в редакцию 05.02.2024 г.

После доработки 01.03.2024 г.

Принята к публикации 13.03.2024 г.

Психофизическими методами исследовали особенности опознания пола диктора по характеристикам голоса в условиях действия речеподобной помехи и стимуляции через головные телефоны. Использовали набор речевых сигналов и шум многоголосия из экспериментов в свободном звуковом поле – пространственной сцене (Andreeva et al., 2019). В набор входили 8 двусложных слов, произнесенных 4 дикторами: 2 мужских и 2 женских голоса со средней частотой основного тона 117, 139, 208 и 234 Гц. Шум многоголосия представлял результат микширования всех аудиофайлов (8 слов × 4 диктора). Соотношение сигнал/шум составляло 1:1, что субъективно соответствовало максимальному уровню зашумления в пространственной сцене ($\text{SNR} = -14$ дБ). В экспериментах участвовали 42 взрослых испытуемых (от 17 до 57 лет). Дополнительно выделяли 3 возрастных подгруппы: 18.6 ± 1.5 лет ($n = 27$); 28 ± 4.1 лет ($n = 7$); 46 ± 5.4 лет ($n = 8$). Все испытуемые обладали нормальным слухом. Результаты исследования и их сравнения с данными указанной работы подтвердили значимость характеристик голоса для слухового анализа сложных пространственных (свободное звуковое поле) и непространственных (головные телефоны) сцен, а также продемонстрировали роль механизмов маскировки и бинаурального восприятия, в частности высокочастотного механизма пространственного слуха. Кроме того, обнаружена зависимость перцептивной оценки гендерных характеристик голоса в шуме от возраста испытуемых и пола дикторов (мужской или женский голос). Результаты имеют практическое значение для организации слухоречевого тренинга, ранней диагностики нарушений помехоустойчивости речевого слуха, а также развития помехоустойчивых систем автоматической верификации дикторов и технологий слухопротезирования.

Ключевые слова: восприятие, голос, гендерная особенность, имитация сложной сцены, шум, многоголосие, пространственная акустическая сцена

DOI: 10.31857/S0235009224020041 EDN: DDOTRT

ВВЕДЕНИЕ

Изучение механизмов выделения целевого речевого сигнала в сложной акустической среде является одним из базовых направлений исследований в области физиологии слуха и восприятия речи, которое имеет теоретическую и практическую значимость в контексте развития технологий слухопротезирования и искусственного интеллекта (Balling et al., 2021; Lesica et al., 2021; Королева, 2022; Bharathi, Nalina, 2024).

Основной акцент в таких исследованиях сделан на процессах пространственной избирательности, энергетической и информационной маскировки, а также перцептивной группировки речевых потоков, восприятия речи целевого диктора на фоне шумовых помех и в условиях конкуренции речевых сигналов (Cherry, 1953; Bregman,

1990; Darwin et al., 2003; Bronkhost, 2015; Andreeva, 2018; Балякова и др., 2023).

Известно, что в свободном звуковом поле наиболее важными факторами, определяющими успешность выделения речевого сигнала в сложной сцене, выступают близость спектрально-временных характеристик источников речи и шумовой помехи, их пространственное расположение и эффекты бинаурального освобождения от маскировки (Shamma et al., 2011; Gutschalk, Dykstra, 2014; Bronkhost, 2015; Andreeva, 2018).

В условиях стимуляции через головные телефоны, когда бинауральные механизмы освобождения от маскировки не срабатывают, на первый план выходят гендерные и индивидуальные характеристики голоса диктора (основной тон, тембр, особенности произношения), фонемная связность и контекст речевого высказывания,

слуховое селективное внимание (Darvin et al., 2003; Shamma et al., 2011; Moore, 2012; Gutschalk, Dykstra, 2014; Popper, Fay, 2015). Однако есть ряд трудностей в сопоставлении данных, полученных в этих условиях и в свободном поле, поэтому при исследовании влияния фактора голоса представлялась целесообразной попытка сблизить схему и параметры формирования используемых тестовых стимулов и фоновой помехи.

В этом контексте рассматривалась экспериментальная модель, реализованная в исследовании (Andreeva et al., 2019). С ее помощью было показано, что пространственное разнесение (на два метра и более) близких по перцептивным характеристикам источников речи и речеподобной помехи (шум многоголосия) повышает вероятность обнаружения речевой цели в свободном звуковом поле. Дополнительный анализ данных показал, что в этих условиях также наблюдается влияние голосовых характеристик дикторов (частота основного тона, тембр) на результаты выделения речевого сигнала из речеподобного шума (Огородникова и др., 2020).

Целью нашей работы стало исследование слуховой оценки частоты основного тона (ЧОТ) и гендерной принадлежности голоса диктора в условиях, имитирующих сходную коммуникативную сцену при стимуляции через головные телефоны, т. е. без ее пространственной составляющей.

МЕТОДИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для исследования использовали речевые стимулы и речеподобный шум (шум многоголосия), которые были включены в эксперименты в свободном звуковом поле в работах (Andreeva et al., 2019; Smirnova et al., 2019) при моделировании пространственной коммуникативной сцены.

Речевые стимулы представляли собой восемь двусложных слов: “пОчва”, “строка”, “рубЕж”, “плАта”, “вЫпуск”, “кредИт”, “рУчка”, “набОр” с близкими частотами употребления (Ляшевская, Шаров, 2009) и основными гласными звуками русского языка в ударных позициях (выделены прописными буквами). Слова произносили четверо дикторов (двое мужчин — М1, М2 и две женщины — Ж1, Ж2) — носителей русского языка без речевых патологий. Средние значения частоты основного тона их голосов составили: 117 (М1), 139 (М2), 208 (Ж1) и 234 (Ж2) Гц.

Речеподобный шум был получен в результате микширования 32 аудиофайлов (8 слов × 4 диктора). Его предъявление создавало у испытуемых

слуховые ощущения, подобные тем, которые возникают у слушателей, находящихся в многолюдной среде — шуме многоголосия.

Рабочее соотношение сигнал/шум составляло 1:1, что было перцептивно близко к варианту стимуляции при $\text{SNR} = -14$ дБ в пространственной сцене. Речевой сигнал располагался в центре отрезка шума, длительность которого составляла 2 с. Стимулы предъявляли диотически через головные телефоны Sennheiser HD 280 PRO с близкими амплитудно-частотными характеристиками левого и правого каналов (0.6–1.0 дБ в диапазоне 40 Гц — 15 кГц). Порядок предъявления стимулов был случайным.

Эксперименты проводили на комфортном уровне стимуляции (60–65 дБ) с помощью специальной компьютерной программы (Королева и др., 2013). Задача испытуемого состояла в определении гендерной принадлежности голоса диктора (мужской или женский голос) на фоне шума многоголосия. Оценивали количество правильных распознаваний, ошибок и время реакции.

В экспериментах приняли участие 42 взрослых испытуемых (10 мужчин и 32 женщины) в возрасте от 17 до 57 лет (средний возраст — 25.4 ± 6.5 года). Дополнительно выделяли 3 возрастных подгруппы: 1 — 18.6 ± 1.5 года ($n = 27$), 2 — 28 ± 4.1 года ($n = 7$), 3 — 46 ± 5.4 года ($n = 8$). Все испытуемые обладали нормальным слухом по данным аудиометрии (пороги слышимости в речевом диапазоне частот) и теста на обнаружение паузы в звуковом сигнале (Musiek, Chermak, 2014). Процедуры измерений с участием испытуемых, проведенные в рамках исследования, соответствовали требованиям этического комитета Института физиологии им. И.П. Павлова РАН и Хельсинкской декларации 1964 г. с ее последующими изменениями.

Для анализа результатов использовали непараметрические критерии Вилкоксона и Манна–Уитни для зависимых и независимых выборок, соответственно.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно усредненным по всей группе испытуемых данным, пол диктора на фоне шума многоголосия правильно распознавался в $69.8 \pm 1.4\%$ случаев, среднее время реакции составляло 3.1 ± 0.1 с. При этом проявились различия в оценке гендерных характеристик голоса. Так, доля успешных испытуемых (более 70% правильных ответов) при выделении женского голоса была существенно меньше, чем при выделении мужского — 45 и 60% соответственно. Усредненный показатель ошибок опознания ($M \pm m$) для женского голоса составил $32 \pm 2.5\%$, для мужского — $27 \pm 1.5\%$.

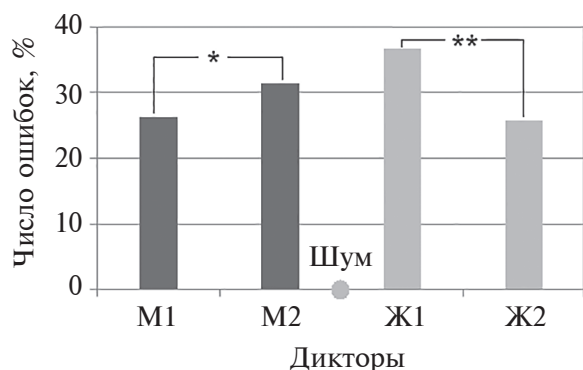


Рис. 1. Распределение ошибок при определении гендерной принадлежности голоса в шуме многоголосия среди дикторов. По горизонтали: условный ряд по показателям ЧОТ для голосов дикторов (M1, M2, Ж1, Ж2) и шума многоголосия. По вертикали: число ошибок в определении пола диктора, %. *, ** – соответственно уровни достоверности различий $p < 0.05$ и $p < 0.01$ по критерию Вилкоксона.

В целом доля ошибок опознания женского голоса от общего числа ошибочных распознаваний в группе составила 55%. Однако эти различия не достигали уровня статистической значимости. Достоверных различий в перцептивной оценке мужских и женских голосов не было выявлено и в отношении времени реакции, а также у испытуемых разного пола.

В то же время значимые различия в восприятии гендерной принадлежности голоса проявились при сопоставлении данных по ряду дикторов (рис. 1).

Можно видеть, что максимальное число ошибок наблюдается для голосов дикторов M2 и Ж1, основной тон которых наиболее близок к диапазону ЧОТ шумовой помехи. Эти данные позволяют говорить о влиянии фактора ЧОТ (условно, высоты голоса), а также о действии механизмов частотной маскировки.

Достоверные различия в восприятии гендерных характеристик голосов дикторов обнаружены

и при сравнении результатов в выделенных возрастных подгруппах (табл. 1).

Результаты сравнения выявили определенную зависимость эффективности слуховой оценки голоса в шуме многоголосия от возраста испытуемых. Наиболее успешными оказались испытуемые средней возрастной группы (группа 2). Их результат по опознанию пола диктора по голосу достоверно отличался и от группы 1 с испытуемыми более младшего возраста ($p < 0.05$) и от более старшей возрастной группы 3 ($p < 0.01$). Такая зависимость, по-видимому, обусловлена периодом оптимального функционирования слуховой системы и когнитивных процессов (внимания), который выделяют в жизненном цикле человека: первый период зрелого возраста – от 20 до 35 лет (Сапогова, 2001; Хухлаева, 2006; Лопотко и др., 2008; Davis et al., 2016).

Свой вклад в эти различия могли внести и возрастные особенности помехоустойчивости речевого слуха, связанные с ухудшением восприятия речи на фоне речевой помехи. Эти особенности могут проявляться достаточно рано (в возрасте около 40 лет) при сохранении других аудиологических показателей в пределах нормы (Fostick et al., 2013).

Другим направлением анализа результатов стало их сопоставление с данными, полученными в условиях пространственной сцены, где использовали тот же набор речевых стимулов и шум многоголосия (Andreeva et al., 2019). Сравнение показало, что, несмотря на различие в задаче испытуемого – обнаружение речевого сигнала vs опознание пола диктора, наблюдалась сходная зависимость правильных ответов от характеристик голоса диктора (рис. 2).

Можно также выделить условный ряд возрастания перцептивной успешности: непространственная сцена – сцена без разделения источников речи и шума в пространстве – сцена с пространственным разделением источников

Таблица 1. Средние показатели правильных ответов и ошибок ($M \pm m$) при определении пола диктора на фоне шума многоголосия в возрастных группах сравнения

Группа	Возраст, лет	Правильные ответы, %	Ошибки для женского голоса, %	Ошибки для мужского голоса, %	Критерий Вилкоксона
1 ($n = 27$)	17–21 (18.6 ± 1.5)	69.1 ± 1.8	31.2 ± 4.3	29.1 ± 4.2	–
2 ($n = 7$)	24–35 (28 ± 4.1)	76.4 ± 2.1	30.4 ± 4.5	16.1 ± 4.0	$p < 0.05$
3 ($n = 8$)	40–57 (46 ± 5.4)	66.3 ± 3.3	39.8 ± 5.6	25.7 ± 3.8	$p < 0.05$

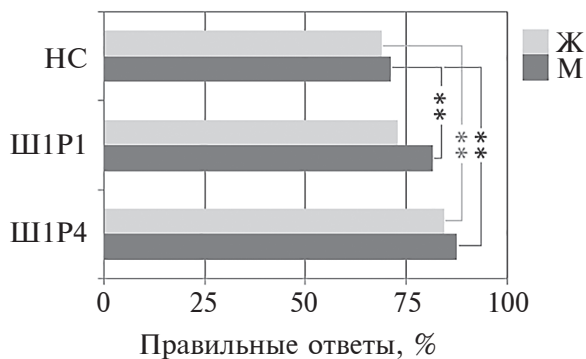


Рис. 2. Показатели правильных ответов при восприятии одного набора речевых стимулов и шума многоголосия в разных условиях. Непространственная сцена (НС): определение пола диктора по голосу при стимуляции через головные телефоны. Пространственные сцены: обнаружение речевого сигнала в свободном звуковом поле при локализации источников речи и шума на расстоянии 1 м от слушателя (Ш1Р1), при их разнесении по удаленности от слушателя — источник шума на 1 м, источник речи на 4 м (Ш1Р4). ** — достоверность различий $p < 0.01$ (критерий Манна–Уитни).

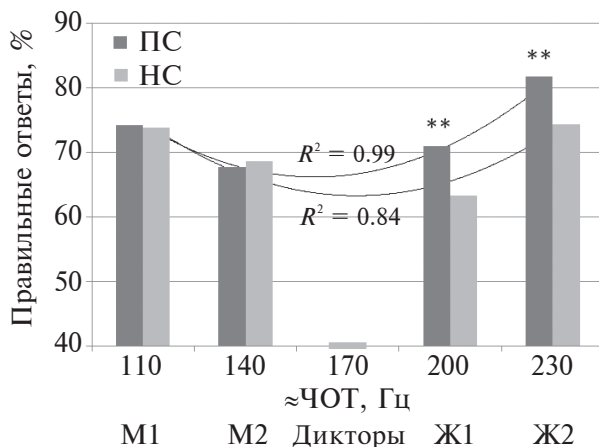


Рис. 3. Распределения правильных ответов (%) по ряду дикторов с разными характеристиками голоса (ЧОТ). НС (непространственная сцена) — данные исследования по определению пола диктора по голосу в шуме многоголосия. ПС (пространственная сцена) — результаты обнаружения речевого сигнала в пространственной сцене при разнесении источников речи и шума (Ш1Р4) и максимальном зашумлении ($SNR = -14$ дБ). ** — уровень значимости различий при восприятии женских голосов ($p < 0.01$, критерий Манна–Уитни).

на 3 м. Ряд хорошо аппроксимируется линейной зависимостью для речевых сигналов, произнесенных как женским голосом ($R^2 = 0.93$), так и мужским ($R^2 = 0.97$). Он также свидетельствует, что помимо фактора ЧОТ, в пространственной сцене проявляется действие базового механизма бинаурального освобождения от маскировки, особенно

выраженное при разнесении источников речи и шума по удаленности ($p < 0.01$).

Аналогичные проявления наблюдали и в случае сравнения данных по ряду дикторов (рис. 3).

Таким образом, полученные данные хорошо согласуются с общими представлениями о том, что основой слуховой оценки пола по голосу выступают тембр (спектральный профиль естественных голосов дикторов разного пола) и диапазон основной частоты — высоты голоса (Pernet, Belin, 2012). При этом условная категориальность восприятия пола (мужской или женский голос), формируемая в процессе сенсорного опыта, может отражаться не только в индивидуальных и возрастных различиях, но и в специфических реакциях слуховой коры головного мозга (Moore, 2012; Weston et al., 2014). Поэтому важным результатом работы стало сравнение особенностей восприятия гендерных характеристик голоса в разных экспериментальных условиях, что позволило продемонстрировать эффекты, связанные со слуховой оценкой голосов дикторов и механизмами бинаурального слуха, способствующими речевой коммуникации на фоне сильной помехи — шуме многоголосия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В рамках исследования подтверждена значимость характеристик голоса (тембр, основной тон) для слухового анализа сложных сцен: пространственных (свободное звуковое поле) и непространственных (стимуляция через головные телефоны). Кроме того, в условиях непространственной сцены получены новые данные о проявлении зависимости эффективности слуховой оценки гендерной принадлежности голоса диктора в шуме многоголосия от возраста испытуемых. Показано, что топ-возрастом в отношении помехоустойчивости восприятия голоса может выступать первый период зрелости человека (от 21 года до 35 лет).

В возрастных подгруппах старше 18–20 лет выявлены также достоверные различия в определении пола говорящего по голосу на фоне шума для дикторов-мужчин и дикторов-женщин (мужской или женский голос). Предполагается, что лучшее выделение мужского голоса при стимуляции через телефоны может определяться энергетической составляющей маскировки в области низких частот, а также начальными проявлениями снижения помехоустойчивости восприятия речи при воздействии речеподобной помехи у более возрастных испытуемых. При этом выигрыш в обнаружении женской речи в шуме в условиях свободного звукового поля может быть

обусловлен включением высокочастотного механизма пространственного слуха.

Полученные результаты создают основу для продолжения исследования и сравнения особенностей восприятия голосовых характеристик в других условиях, в частности в пространственной сцене с нелокализованным источником помехи — интерализованным шумом многоголосия.

Данные имеют практическое значение для организации слухоречевого тренинга, ранней диагностики нарушений помехоустойчивости речевого слуха и центральных слуховых расстройств, а также развития помехоустойчивых систем автоматической верификации дикторов, технологий слухопротезирования и реабилитации пациентов с кохлеарными имплантами.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа поддержана средствами федерального бюджета в рамках государственного задания Института физиологии им. И.П. Павлова РАН (№ 1021062411645-5-3.1.8).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

ВКЛАД АВТОРОВ

Сбор данных литературы, проведение серий экспериментов (О.В. Лабутина), подготовка методики, обработка и анализ результатов (С.П. Пак, Е. А. Огородникова, О. В. Лабутина), подготовка рукописи и иллюстраций (О.В. Лабутина, Е. А. Огородникова, С. П. Пак).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность заведующему и сотрудникам лаборатории сравнительной сенсорной физиологии Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН за помощь в проведении исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балякова А.А., Лабутина О.В., Медведев И.С., Пак С.П., Огородникова Е.А. Особенности распознавания речевых сигналов в условиях голосовой конкуренции в норме и при нарушениях слухоречевой функции. *Сенсорные системы*. 2023. Т. 37. № 4. С. 342–347. DOI: 10.31857/S0235009223040029

Королева И.В. *Основы аудиологии и слухопротезирования*. СПб: КАРО, 2022. 448 с.

Королева И.В., Огородникова Е.А., Пак С.П., Левин С.В., Балякова А.А., Шапорова А.В. Методические подходы к оценке динамики развития процессов слухоречевого восприятия у детей с кохлеарными имплантами. *Российская оториноларингология*. 2013. № 3. С. 75–85.

Лопотко А.И., Бердникова И.П., Бобошко М.Ю., Журавлева Т.А., Журавский С.Г., Квасова Т.В., Ломоватская Л.Г., Мальцева Н.В., Молчанов А.П., Рындина А.М., Савенко И.В., Слесаренко Н.П., Солдатова Г.Ш. *Практическое руководство по сурдологии*. СПб: Диалог, 2008. 273 с.

Ляшевская О.Н., Шаров С.А. *Частотный словарь современного русского языка (на материалах Национального корпуса русского языка)*. М.: Азбуковник, 2009. 1090 с.

Огородникова Е.А., Лабутина О.В., Андреева И.Г., Гвоздева А.П., Баулин Ю.А. Фактор просодики в восприятии коммуникативной сцены с пространственным разделением источников речи и речеподобной помехи. *Тезисы докладов Международной конференции “Лингвистический форум 2020: Язык и искусственный интеллект”* / Под ред. А.А. Кибрика, В.Ю. Гусева, Д.А. Залманова. М.: Институт языкознания РАН, 2020. С. 127–128.

Сапогова Е.Е. *Психология развития человека*. М.: Аспект пресс, 2001. 460 с.

Хухлаева О.В. *Психология развития. Молодость, зрелость, старость*. М.: Академия, 2006. 208 с.

Andreeva I.G. Spatial selectivity of hearing in speech recognition in speech-shaped noise environment. *Hum. Physiol.* 2018. V. 44(2). P. 226–236. <https://doi.org/10.1134/S0362119718020020>

Andreeva I.G., Dymnikowa M., Gvozdeva A.P., Ogorodnikova E.A., Pak S.P. Spatial separation benefit for speech detection in multi-talker babble-noise with different egocentric distances. *Acta Acustica united with Acustica*. 2019. V. 105. № 3. P. 484–491. <https://doi.org/10.3813/AAA.919330>

Balling L.W., Mølgaard L.L., Townend O., Nielsen J.B.B. The collaboration between hearing aid users and artificial intelligence to optimize sound. *Seminars in Hearing*. 2021. № 42(3). P. 282–294. <https://doi.org/10.1055/s-0041-1735135>

Bharathi R., Nalina H.D. Survey of Recent Advances in Hearing Aid Technologies and Trends. *International Research Journal on Advanced Engineering Hub*. 2024. V. 2. I. 2. P. 303–308. <https://doi.org/10.47392/IRJAEH.2024.0046>

Bregman A.S. *Auditory scene analysis: the perceptual organization of sound*. Cambridge: MIT Press, 1990.

- Bronkhorst A.W. The cocktail-party problem revisited: Early processing and selection of multi-talker speech. *Attention, Perception & Psychophysics*. 2015. V. 77(5). P. 1465–1487. <https://doi.org/10.3758/s13414-015-0882-9>.
- Cherry E.C. Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears. *J. Acoust. Soc. Am.* 1953. V. 25. № 5. P. 975.
- Darvin C.J., Brungart D.S., Simpson B.D. Effects of fundamental frequency and vocal-tract length changes on attention to one or two simultaneous talkers. *J. Acoust. Soc. Am.* 2003. V. 114. P. 2913–2922.
- Davis A., McMahon C.M., Pichora-Fuller K.M., Russ S., Lin F., Olusanya B.O., Chadha S., Tremblay K.L. Aging and Hearing Health: The Life-course Approach. *Gerontologist*. 2016. № 56 (Suppl 2). P. 256–267. <https://doi.org/10.1093/geront/gnw033>.
- Fostick L., Ben-Artzi E., Babkoff H. Aging and speech perception: beyond hearing threshold and cognitive ability. *J. Basic Clin Physiol Pharmacol*. 2013. № 24(3). P. 175–183. <https://doi.org/10.1515/jbcpp-2013-0048>.
- Gutschalk A., Dykstra A.R. Functional imaging of auditory scene analysis. *Hear. Res.* 2014. V. 307. P. 98.
- Lesica N.A., Mehta N., Manjaly J.G., Deng L., Wilson B.S., Zeng F.-G. Harnessing the power of artificial intelligence to transform hearing healthcare and research. *Nat. Mach. Intell.* 2021. № 3. P. 840–849. <https://doi.org/10.1038/s42256-021-00394-z>.
- Moore B.C.J. *An Introduction to the Psychology of Hearing*. Leiden. Brill., 2012. 442 p.
- Musiek F.E., Chermak G.D. *Handbook of central auditory processing disorder*. San Diego. Plural Publishing, 2014. V. 1. Auditory neuroscience and diagnosis. 768 p.
- Pernet C.R., Belin P. The Role of Pitch and Timbre in Voice Gender Categorization. *Front. Psychol.* 2012. Sec. Perception Science. V. 3. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00023>
- Popper A.N., Fay R.R. (Eds). Perspectives on auditory research. *Springer handbook of auditory research*. 2014. 680 p.
- Shamma S.A., Elhilali M., Micheyl C. Temporal coherence and attention in auditory scene analysis. *Trends Neurosci.* 2011. V. 34. P. 114.
- Smirnova V.A., Labutina O.V., Gvozdeva A.P. Chapter 9: Speech detection in spatially distributed speech-like noise. In: *Neural Networks and Neurotechnologies* (eds: Yu. Shelepin, E. Ogorodnikova, N. Solov'yev, E. Yaki-mova). St. Petersburg, VVM, 2019. P. 52–60.
- Weston P., Hunter M.D., Sokhi D.S., Wilkinson I. Discrimination of voice gender in the human auditory cortex. *NeuroImage*. 2014. V. 105. P. 208–214. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.10.056>

Identification of speaker gender by voice characteristics under background of multi-talker noise

O. V. Labutina, S. P. Pak, E. A. Ogorodnikova

*Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences,
199034, Makarov emb., 6, St. Petersburg, Russia
e-mail: ogorodnikovaea@infran.ru*

Psychophysical methods were used to study the features of identifying the gender of a speaker based on voice characteristics under conditions of speech-like interference and stimulation through headphones. We used a set of speech signals and multi-talker noise from experiments in a free sound field – a spatial scene (Andreeva et al., 2019). The set included 8 disyllabic words spoken by 4 speakers: 2 male and 2 female voices with average fundamental frequencies of 117, 139, 208 and 234 Hz. Multi-talker noise represented the result of mixing all audio files (8 words * 4 speakers). The signal-to-noise ratio was 1:1, which subjectively corresponded to the maximum noise level in the spatial scene ($SNR = -14$ dB). Adult subjects from 17 to 57 years old ($n = 42$) participated in the experiments. Additionally, 3 age subgroups were identified: 18.6 ± 1.5 years ($n = 27$); 28 ± 4.1 years ($n = 7$); 46 ± 5.4 years ($n = 8$). All subjects had normal hearing. The results of the study and their comparison with the data of mentioned work confirmed the importance of voice characteristics for the auditory analysis of complex spatial (free sound field) and non-spatial (headphones) scenes, and also demonstrated the role of mechanisms of the masking and binaural perception, in particular, the high-frequency mechanism of spatial hearing. A relation the perceptual assessment of the gender by voice in noise and the age of the subjects and the gender of the speakers (male/female voice) was also found. The results are of practical importance for the organization of hearing-speech training, early detection of speech hearing interference immunity impairment, as well as the development of noise-resistant systems for automatic speaker verification and hearing aid technologies.

Keywords: perception, voice, gender feature, imitation of a complex scene, noise, polyphony, spatial acoustic scene

REFERENCES

- Balyakova A.A., Labutina O.V., Medvedev I.S., Pak S.P., Ogorodnikova Ye.A. *Osobennosti raspoznavaniya rechevykh signalov v usloviyakh golosovoy konkurentsii v norme i pri narusheniyakh slukhorechevoy funktsii* [Features of speech signal recognition in conditions of vocal competition with normal hearing and with hearing or speech disorders]. *Sensornyye sistemy*. 2023. V. 37. № 4. P. 342–347. DOI: 10.31857/S0235009223040029.
- Koroleva I.V. *Osnovy audiologii i slukhoprotezirovaniya*. [Fundamentals of audiology and hearing aid]. St. Petersburg: KARO, 2022. 448 p. (in Russian).
- Koroleva I.V., Ogorodnikova E.A., Pak S.P., Levin S.V., Baliakova A.A., Shaporova A.V. *Metodicheskiye podkhody k otsenke dinamiki razvitiya protsessov slukhorechevogo vospriyatiya u detey s kokhlearnymi implantami*. [Methodological approaches to assessing the dynamics of the development of hearing and speech perception processes in children with cochlear implants] *Russian Otorhinolaryngology*. 2013. № 3. P. 75–85. (in Russian).
- Lopotko A.I., Berdnikova I.P., Boboshko M.Yu., Zhuravleva T.A., Zhuravskiy S.G., Kvasova T.V., Lomovatskaya L.G., Mal'tseva N.V., Molchanov A.P., Ryndina A.M., Savenko I.V., Slesarenko N.P., Soldatova G.Sh. *Prakticheskoye rukovodstvo po surdologii* [A practical guide to audiology]. St. Petersburg: Dialog, 2008. 273 p. (in Russian).
- Lyashevskaya O.N., Sharov S.A. *Chastotnyy slovar' sovremennogo russkogo yazyka (na materialakh Natsional'nogo korpusa russkogo yazyka)* [Frequency dictionary of the modern Russian language (based on materials from the National Corpus of the Russian Language)]. Moscow: Azbukovnik, 2009. 1090 p. (in Russian).
- Ogorodnikova Ye.A., Labutina O.V., Andreyeva I.G., Gvozdeva A.P., Baulin Yu.A. *Faktor prosodiki v vospriyatii kommunikativnoy stseny s prostranstvennym razdeleniyem istochnikov rechi i rechepodobnoy pomekhi* [Prosody factor in the perception of a communicative scene with spatial separation of speech sources and speech-like interference]. *Tezisy dokladov Mezhdunarodnoy konferentsii "Lingvisticheskiy forum 2020: Yazyk i iskusstvennyy intellekt"* / Pod red. A.A. Kibrika, V. Yu. Guseva, D.A. Zalmanova. Moscow: Institut yazykoznaniya RAN, 2020. P. 127–128. (in Russian).
- Sapogova Ye.Ye. *Psikhologiya razvitiya cheloveka* [Psychology of human development]. M.: Aspekt press. 2001. 460 p. (in Russian).
- Khukhlayeva O.V. *Psikhologiya razvitiya. Molodost', zrelost', starost'* [Developmental psychology. Youth, maturity, old age]. Moscow: Akademiya, 2006. 208 p. (in Russian).
- Andreeva I.G. Spatial selectivity of hearing in speech recognition in speech-shaped noise environment. *Hum. Physiol.* 2018. V. 44(2). P. 226–236. <https://doi.org/10.1134/S0362119718020020>
- Andreeva I.G., Dymnikova M., Gvozdeva A.P., Ogorodnikova E.A., Pak S.P. Spatial separation benefit for speech detection in multi-talker babble-noise with different egocentric distances. *Acta Acustica united with Acustica*. 2019. V. 105. № 3. P. 484–491. <https://doi.org/10.3813/AAA.919330>
- Balling L.W., Mølgaard L.L., Townend O., Nielsen J.B.B. The collaboration between hearing aid users and artificial intelligence to optimize sound. *Seminars in Hearing*. 2021. № 42(3). P. 282–294. <https://doi.org/10.1055/s-0041-1735135>
- Bharathi R., Nalina H.D. Survey of Recent Advances in Hearing Aid Technologies and Trends. *International Research Journal on Advanced Engineering Hub*. 2024. V. 2. I. 2. P. 303–308. <https://doi.org/10.47392/IRJAEH.2024.0046>
- Bregman A.S. *Auditory scene analysis: the perceptual organization of sound*. Cambridge: MIT Press, 1990.
- Bronkhorst A.W. The cocktail-party problem revisited: Early processing and selection of multi-talker speech. *Attention, Perception & Psychophysics*. 2015. V. 77(5). P. 1465–1487. <https://doi.org/10.3758/s13414-015-0882-9>.
- Cherry E.C. Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears. *J. Acoust. Soc. Am.* 1953. V. 25. № 5. P. 975.
- Darwin C.J., Brungart D.S., Simpson B.D. Effects of fundamental frequency and vocal-tract length changes on attention to one or two simultaneous talkers. *J. Acoust. Soc. Am.* 2003. V. 114. P. 2913–2922.
- Davis A., McMahon C.M., Pichora-Fuller K.M., Russ S., Lin F., Olusanya B.O., Chadha S., Tremblay K.L. Aging and Hearing Health: The Life-course Approach. *Gerontologist*. 2016. № 56 (Suppl 2). P. 256–267. <https://doi.org/10.1093/geront/gnw033>.
- Fostick L., Ben-Artzi E., Babkoff H. Aging and speech perception: beyond hearing threshold and cognitive ability. *J. Basic Clin Physiol Pharmacol.* 2013. № 24(3). P. 175–183. <https://doi.org/10.1515/jbcpp-2013-0048>.
- Gutschalk A., Dykstra A.R. Functional imaging of auditory scene analysis. *Hear. Res.* 2014. V. 307. P. 98.
- Lesica N.A., Mehta N., Manjaly J.G., Deng L., Wilson B.S., Zeng F.-G. Harnessing the power of artificial intelligence to transform hearing healthcare and research. *Nat. Mach. Intell.* 2021. № 3. P. 840–849. <https://doi.org/10.1038/s42256-021-00394-z>
- Moore B.C.J. *An Introduction to the Psychology of Hearing*. Leiden. Brill., 2012. 442 p.
- Musiek F.E., Chermak G.D. *Handbook of central auditory processing disorder*. San Diego. Plural Publishing, 2014. V. 1. Auditory neuroscience and diagnosis. 768 p.
- Pernet C.R., Belin P. The Role of Pitch and Timbre in Voice Gender Categorization. *Front. Psychol.* 2012.

- Sec. Perception Science. V. 3. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00023>
- Popper A.N., Fay R.R. (Eds). Perspectives on auditory research. *Springer handbook of auditory research*. 2014. 680 p.
- Shamma S.A., Elhilali M., Micheyl C. Temporal coherence and attention in auditory scene analysis. *Trends Neurosci*. 2011. V. 34. P. 114.
- Smirnova V.A., Labutina O.V., Gvozdeva A.P. Chapter 9: Speech detection in spatially distributed speech-like noise. In: *Neural Networks and Neurotechnologies* (eds: Yu. Shelepin, E. Ogorodnikova, N. Solovyev, E. Yakimova). St. Petersburg, VVM, 2019. P. 52–60.
- Weston P., Hunter M.D., Sokhi D.S., Wilkinson I. Discrimination of voice gender in the human auditory cortex. *NeuroImage*. 2014. V. 105. P. 208–214. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.10.056>

РАСПОЗНАВАНИЕ ПРОЕКТИВНО ПРЕОБРАЗОВАННЫХ ПЛОСКИХ ФИГУР.

XVII. ПРИВЛЕЧЕНИЕ ТЕОРЕМЫ ВЗАИМНОСТИ ПЛЮККЕРА ДЛЯ ОПИСАНИЯ ОВАЛОВ С ВНЕШНЕЙ ФИКСИРОВАННОЙ ТОЧКОЙ

© 2024 г. П. П. Николаев^{1, 2}

¹ Институт проблем передачи информации им А. А. Харкевича РАН
127051, Москва, Б. Каретный пер., 19, стр. 1, Россия

² ООО “Смарт Энджинс Сервис”
117312, Москва, просп. 60-летия Октября, 9, Россия

E-mail: nikol@iitp.ru

Поступила в редакцию 29.01.2024 г.

После доработки 26.02.2024 г.

Принята к публикации 14.03.2024 г.

Рассмотрен подход к проективно инвариантному описанию семейства овалов (**o**) в сценах, где фигура **o** задана в композиции с фиксированной в ее плоскости внешней точкой **P**, причем в случаях, когда **o** обладает скрытыми симметриями (центральной либо осевой), позиция **P** не задается в виде дополнительного условия, комплекующего сцену, а может быть вычислена через параметры симметрии. Инвариантное описание, как общий универсальный метод численной обработки композиций вида “**o** + ext-**P**”, предлагается реализовать в виде вурф-отображений. Метод привлекает разработанный и описанный нами аппарат дуальных пар (ДП) и вурф-функций, представляющих собой продукт декомпозиции утверждений теоремы взаимности, предложенной Ю. Плюккером для описания свойств квадратичных кривых (коник). Модельные иллюстрированные примеры частных случаев композиции “**o** + ext-**P**” рассмотрены и обсуждены, фактически завершая тему исследования сцен вида “овал и линейный элемент плоскости”, классифицируемых по типам симметрии **o**.

Ключевые слова: овал, центр и ось симметрии, плюккеровы полюс и поляра, дуальная пара, гармонический вурф, плоскостной вурф, вурф-функция, дескриптор, кривая Ламе

DOI: 10.31857/S0235009224020059 EDN: DDKZPO

ВВЕДЕНИЕ

Прежде чем перейти к обсуждению задачи проективно инвариантного описания сцен вида “**o** + ext-**P**”, где **o** — плоская выпуклая фигура семейства овалов, а ext-**P** — неким образом выделенная точка **P** во внешней ее окрестности, традиционно уведомим читателя, что данный текст адресован интересующимся вопросами автономного анализа формы и не подразумевает навыков профессиональной подготовки в этой сфере.

Уяснение сути обсуждаемых проблем и понимания модельных итогов работы может обеспечить осведомленность в общих вопросах естественнонаучного плана. Идеи автора донесены в образной геометрической форме. Точное понимание деталей в вводимых далее схемах и приемах численной обработки фигур не требует знакомства с миром образов и логикой обсуждаемых ее методов. Текст насыщен подробными

иллюстрациями (графическими копиями продуктов компьютерного моделирования, полученных для разных сценариев с **o**), снабженных комментариями, что, возможно, удовлетворит и неспециалистов.

В статье рассмотрены и с привлечением численных моделей обсуждаются новые результаты (сценарии задач, методы и компьютерные схемы их решения) развития темы, отраженной в цикле авторских работ о распознавании овальной фигуры **o** по плоской центральной ее проекции инвариантно к группе *проективных* преобразований плоского контура **o** в 3D-пространстве сцены. Это дробно-линейное преобразование, включающее восемь независимых параметров, фигурирует еще и под именем “преобразование гомографии”.

Предмет нашего исследования — кривые семейства **o** — плоские гладко-замкнутые чисто выпуклые фигуры. Овал общего вида, как объект

геометрии, не предполагает формулы аналитического описания, единой для семейства $\mathbf{o}$ (аналитический порядок кривой не фиксирован и может вообще отсутствовать), равно как и не имеет опорных элементов контура $\mathbf{o}$, традиционно используемых в распознавании фигур по особенностям их геометрии, — наподобие точек излома, перегиба, спрямления, двойного касания и пр.).

Приведенное определение $\mathbf{o}$, возможно, объясняет трудности получения устойчивого описания $\mathbf{o}$, не зависящего от ракурса оптической регистрации $\mathbf{o}$ технической системой опознания: исключительно дифференциальные методы анализа, продуцирующие инвариантное описание $\mathbf{o}$ (эти приемы давно предложены в теории плоских кривых (Картан, 1933)), не пригодны для дискретного входного задания $\mathbf{o}$ в силу точностных требований при оценке локальных производных высокого порядка у “поточечно” описываемой кривой, каковые абсолютно нереализуемы *практически* (при любых технически возможных характеристиках разрешения камер и сканеров).

По упомянутым причинам для проективно инвариантной репрезентации $\mathbf{o}$ необходимо получить какие-то дополнительные данные о его структуре. Ресурсно экономные методы анализа и проективно инвариантного опознания $\mathbf{o}$ возможны в случае задания $\mathbf{o}$ совместно с *линейным элементом* (точкой либо прямой произвольной ориентации относительно $\mathbf{o}$ (Николаев, 2011; 2019)) в плоскости $\mathbf{o}$. Если же об $\mathbf{o}$ априори известно, что ему присущи свойства *симметрии*, то таким дополнительным атрибутом его описания могут послужить позиции найденных (с применением предложенных нами переборных либо итерационных численных методов) осей либо центров симметрии $\mathbf{C}$, а также и “линии горизонта” $\mathbf{HL}$, имеющей с $\mathbf{C}$ однозначную позиционную связь для $\mathbf{o}$ неявной *центральной* симметрии разных типов (радиальной, поворотной либо совмещающей аксиальные и центральные ее аспекты, как это присуще кривым Ламе).

Схемы и быстрые алгоритмы поиска элементов симметрии (полного набора ее вариантов) разработаны, численно смоделированы и описаны (Николаев, 2014; 2016), следствием чего стал возможен общий подход к сценам вида “ $\mathbf{o} + \text{int-P}$ ” ($\mathbf{P}$ — внутренняя точка поля фигуры, **теорема 1** (Савчик, Николаев, 2016)), а также композициям “ $\mathbf{o} + \text{ext-L}$ ” (*внешняя* по отношению к $\mathbf{o}$ прямая $\mathbf{L}$, **теорема 2** (Балицкий и др., 2017)).

Целью анализа в этой работе станут сцены типа “ $\mathbf{o} + \text{ext-P}$ ”, ранее нами не рассмотренные. Подобная композиция, с оглядкой на полюс-полярные отношения, исследованные Ю. Плюккером на материале коник, в части схем

обработки полностью эквивалентна варианту вида “ $\mathbf{o} + \text{int-L}$ ”. Поскольку отправной точкой изложения (в качестве мотивационного бэкграунда) объявлена связь с теорией Плюккера, показавшего фундаментальным принципом двойственности (именуемым и симметрией обмена) позиционные отношения точки и прямой на плоскости, логичным представляется изложить основные положения этой теории.

Ее привлечение и дало для исследования более сложных, чем эллипс, овальных кривых, инструменты их анализа: *прямолинейные* плюккеровы поляры трансформированы в *криволинейные* (уходящие в *бесконечность* и возвращающиеся из нее) $\mathbf{H}$ - и $\mathbf{T}$ -поляры, в *гармонические контуры*, в состоящие из двух ветвей *дуальные поляры*, а плюккеровы полюса обеспечили преемственность *дуальных пар* и *эллиптических точек* (Николаев, 2011, 2015, 2016). Всецело достаточный для анализа коник проективный инвариант — *линейный* вурф, соответственно возросшим запросам проективной геометрии увеличил размерность, став плоскостным вурфом (Депутатов, 1927; Глаголев, 1963).

1. ПОЛЮС-ПОЛЯРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ И СЛЕДСТВИЯ ТЕОРЕМЫ ВЗАИМНОСТИ, ПОЛЕЗНЫЕ ДЛЯ СЕМЕЙСТВА ОВАЛОВ $\mathbf{O}$

Любая точка $\mathbf{P}$ плоскости кривой, ей не принадлежащая, по Плюккеру именуется *полюсом*, а всякая *прямая* $\mathbf{L}$, находящаяся в проективном для полюса соответствии, — *полярной*. Правило соответствия наиболее просто формулируется для ext-P и int-L : *полюс* $\mathbf{P}$, внешний по отношению ко всякому эллипсу $\mathbf{э}$ (т. е. $\mathbf{э}$ любого размера, расположения, ориентации и эксцентриситета), задает для него *полярю* $\mathbf{L}$ как прямую, проходящую через две точки прикосновения на $\mathbf{э}$ касательных из $\mathbf{P}$ к $\mathbf{э}$ (рис. 1).

Так, на рис. 1 полюсу $\mathbf{P}$ соответствует полярю $\mathbf{AB}$, полюсу $\mathbf{D}$ — полярю $\mathbf{LR}$, а для $\mathbf{T}$ ею является прямая через $\mathbf{MN}$. Здесь и на всех последующих рисунках значки $\Rightarrow$, $\mathbf{t(n)}$ и $\times$ следует понимать как “является результатом операции”, “касательная в точке $\mathbf{n}$ ” и “касательная в пересечении” соответственно.

На том же рис. 1 уяснить, что такое вурф $\mathbf{W}$, помогут чертеж и формула в верхней его части. *Модуль* вурфа $\mathbf{W}$ (т. е. абсолютное его значение, не зависящее от знака, который по более полному математическому определению $\mathbf{W}$ может быть и *отрицательным*, что в пределах данного рассмотрения нас интересоваться не будет) вычисляется на прямой с выделенной четверкой точек, фиксирующих на ней три отрезка $\mathbf{a}$, $\mathbf{b}$ и $\mathbf{c}$ между ними. Длины этой тройки отрезков

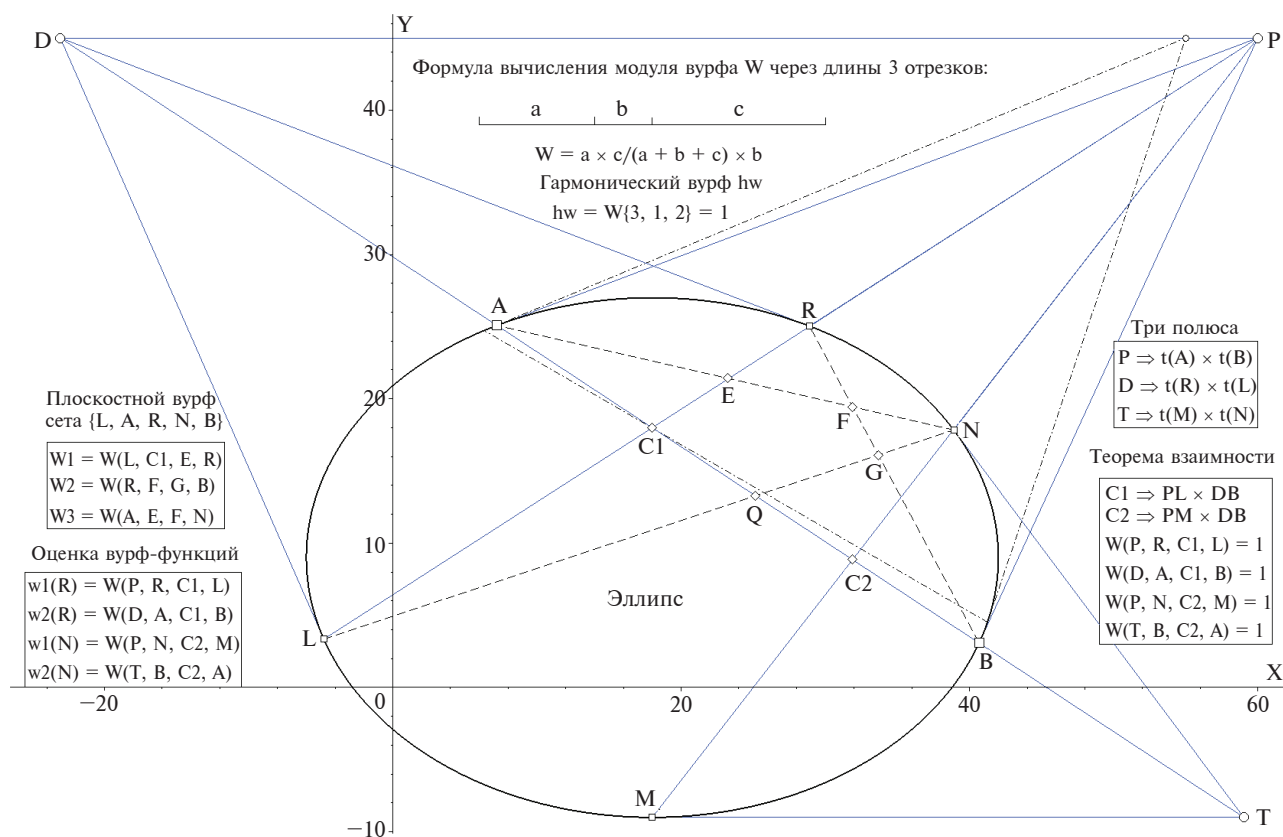


Рис. 1. Полюс-полярные отношения для семейства квадратичных кривых (коник) на примере эллипса, формула вычисления вурфа (через длины трех отрезков) и основные положения теоремы взаимности Ю. Пюккера. Остальные пояснения в тексте.

и привлекаются для оценки W (как числа, не имеющего физической размерности) согласно формуле $W = ac / b(a + b + c)$.

Среди множества композиций, задающих численную оценку W , есть особая, для нашего рассмотрения наиважнейшая: это та, что обеспечивает выполнение свойства $W = 1$. Именно такой вурф называется *гармоническим*. Он порождается, например, такой композицией: $\{a = 2, b = 1, c = 3\}$ (см. чертеж на рис. 1). Но, что адекватно ситуациям для рассматриваемых нами ортоформ o с симметриями, гармонический вурф порождается и композициями вида $\{x, x, \infty\}$, т. е. соответствует случаю двух соседних отрезков произвольной конечной и равной длины, тогда как крайний имеет “бесконечную” длину (в математике эту настолько удаленную четвертую точку называют принадлежащей несобственной области).

Заметим, что этот “фантастический прыжок из бесконечности” к изображаемому в конечных координатах o как раз и описывается переходом композиции $\{x, x, \infty\}$, например, в $\{2, 1, 3\}$, что под силу (утверждение проективной геометрии) преобразованию гомографии.

Этот пример не только дает ясную математическую интерпретацию обстоятельств физической оптики (случай регистрации плоских кривых камерами под разными углами оптической их оси по отношению к плоскости фигур, ограниченных кривыми), но и имеет непосредственное отношение к визуальному миру человека: оптику человеческого глаза довольно точно приближает модель камеры обскуры, задающей зрительный образ в виде *плоской центральной проекции*. С проекциями такого рода как раз, и имеет дело преобразование гомографии.

Смена оптического ракурса от ортогонального к наклонному задает переход коллинеарных троек отрезков (в выделенной плоской сцене) от композиций вида $\{x, x, \infty\}$ к $\{a, b, c\}$ (со всеми тремя *конечными* длинами, выражающими оценку W), что знакомым нам (по зрительному опыту) образом сопровождается появлением в поле зрения *линии горизонта* в полном соответствии с законами *линейной перспективы*.

Накоплен инструментарий и дан список терминов, необходимый для внятного (не требующего гипотез интерпретации и математической спецподготовки) перехода к двум декларациям

теоремы взаимности, которые мы вычленим из нее (для успешной работы с семейством $\mathbf{o}$), используя их уже независимым образом. Ими объявляются проективно инвариантные свойства *касательных* (назовем их *тангенциальными*, они эксплицируют свойства предложенных нами Т-поляра) и свойства *вурфов*, как координатных оценок для прямых в сцене, измерительными эталонами которой по проективным законам уже не могут быть *углы*, *длины*, свойства *параллельности* (как инварианты аффинной геометрии), применимые в привычной геометрии Декарта. Эти свойства (а именно *гармонические*) определяют проективную инвариантность введенных и успешно используемых Н-поляра.

Обратимся к рис. 1. Теорема гласит: “Для произвольного полюса Р на его полюаре АВ можно задать в произвольной позиции некий второй полюс (для определенности на рисунке выбраны позиции D и T по разные стороны от отрезка полюры АВ) и его полюра (в нашем примере это полюры LR и MN) пройдет через Р”.

Так как в описании сцены к первой полюре добавилась вторая (это LR либо MN), в итоге ее графика включает две коллинеарных четверки точек, поскольку появилась позиция их пересечения (у нас это C1 либо C2 с образованием квартетов {P, R, C1, L} и {D, A, C1, B}, либо пары {P, N, C2, M} и {T, B, C2, A}).

Теперь можно сформулировать второй тезис теоремы: “Два появившихся коллинеарных квартета имеют неизменную особенность: они *гармонические*”. Формально это утверждение можно выразить через оценки: $W(P, R, C1, L) = 1$ и $W(D, A, C1, B) = 1$ (что в альтернативном варианте выглядит как $W(P, N, C2, M) = 1$ и $W(T, B, C2, A) = 1$). На рис. 1 эти соотношения приведены на врезках с правой стороны.

Напомним, что согласно **теореме 2** об инвариантных свойствах прямой ext-L, внешней относительно $\mathbf{o}$ (Балицкий и др., 2017) на ext-L имеется не менее двух пар точек (в цикле наших работ именуемых дуальными парами, ДП), где каждая ДП в терминах Плюккерова полюс-полярного соответствия дуально симметрична по неким полюсам, инцидентным ext-L. На рис. 1 этот факт отражен в простейшей его реализации (не для $\mathbf{o}$, а применительно к свойствам $\mathbf{\varepsilon}$): парами вида ДП являются Р..D либо Т..Р, а их ext-L — это PD (либо PT).

Каждая ДП детерминирует на контуре $\mathbf{o}$ (у нас это кривая $\mathbf{\varepsilon}$) свой квартет проективно инвариантных вершин: здесь ими являются {A, R, B, L} либо {A, N, B, M}. **Теорема 2** гарантирует наличие на ext-L для $\mathbf{o}$ общего вида не менее двух ДП, что на его контуре фиксирует октет стабильных

вершин, эффективно используемых для проективно инвариантного описания $\mathbf{o}$ (Николаев, 2017; 2022).

Для излагаемого здесь подхода ситуация зеркально симметричная: стартовым условием является наличие в сцене не прямой ext-L, а плюккерова полюса ext-P, который для $\mathbf{o}$ детерминирует свою (плюккерову) полюру, и ее свойства можно привлечь для реализации инвариантных репрезентаций в новой постановке.

О проективно стабильных свойствах композиции “ $\mathbf{o} + \text{ext-P}$ ” теорем (аналогов **теоремы 2**) пока нет. Но на все еще не исчерпывающим образом изученные свойства ДП с новой точки зрения позволяет взглянуть тот же рис. 1.

Заявленная цель — предложить итоговое описание $\mathbf{o}$ в виде 2D вурф-отображения — с неизбежностью подводит к необходимости рассмотрения перспектив получения не менее двух независимых вурф-функций, вычисляемых по всем вершинам входной дискретной аппроксимации $\mathbf{o}$ для некой общей точки ext-P. Обобщенная инверсия свойств, нами заложенных в структурную организацию Н-поляра (“обобщение” состоит в игнорировании свойств гармонизма для лучей сканирования контура извне при неизменности вычисления вурф-оценок для них) дает метод получения первой W-функции. Назовем ее *радиальной*.

Поскольку для полюса Р (см. рис. 1) полюра АВ также однозначно фиксирована, для каждого сканирующего из Р луча в угловом диапазоне от А до В повсеместно в наличии квартет точек (при пробеге через R это {P, R, C1, L}, тогда как для N это {P, N, C2, M}).

Тангенциальные свойства, заложенные в структуру Т-поляры, при ее декомпозиции наталкивают на возможность получения двух W-функций, которым присвоим характер *тангенциальных*. Для коник это будет только одна функция, состоящая в вычислении W уже не на луче из Р, а на его полюре АВ (по обе стороны отрезка АВ) — по тройке {A, C1, B}, к которой добавляется тангенциальная текущая (для пробегаемой R это D, а в N ею станет T). Только для $\mathbf{\varepsilon}$ ближняя и дальняя (от Р) касательные пересекаются в общей точке.

Набранная нами (на компьютерных моделях) обширная статистика показала, что пересечение касательных по обе стороны от полюры в общей точке на ней — событие уникальное, что дает запас универсальности (ведь для формирования W-отображения необходимы лишь две W-функции) для случаев специального вида симметрии $\mathbf{o}$ и позиционных свойств детерминируемой

ею позиции P , когда радиальная функция может оказаться “константно гармонической” (в разд. 6 мы покажем как и при каких условиях такое “обеднение” W -функций возможно).

Упомянем вкратце о фундаментальной разнице свойств, согласно теореме взаимности имеющих у ε , и “необратимо теряемых” в сценах с $\mathbf{o}$. Вращение полярной AB вокруг $C1$ порождает (за исключением *единственного* случая из бесконечного набора допустимых) целиком *криволинейную* траекторию точек пересечения касательных для концевых A и B , что и соответствует заданию T -поляры, тогда как (в итоге того же вращения хорды AB) для ε траекторией всегда будет *прямая* – внешняя полярная DP для внутреннего полюса $C1$.

Та же потеря коллинеарности траектории при вращении хорды у $\mathbf{o}$ (в сравнении с обязательной коллинеарностью для ε) происходит при формировании H -поляры, вычисляемой по правилу добавления концевой четвертой точки D (к триаде наличных $\{A, C1, B\}$) согласно требуемому (для каждой позиции дискретного вращения хорды) свойству *гармоничности* построенного квартета $W(D, A, C1, B) = 1$ (см. рис. 1).

Этот фрагментарный комментарий очертил “проективно инвариантную эффективность” введенных инструментов анализа – криволинейных (и проективно замкнутых) поляр типа T и H как конструкторов декомпозиции теоремы взаимности, пригодных для анализа кривых семейства $\mathbf{o}$. Именно о них доказана **теорема 1**: “Для произвольного внутреннего полюса P детерминированные им T - и H -поляры пересекаются не менее чем в трех точках”, названных *эллиптическими* и за редким исключением (известной природы) являющихся коллинеарной триадой (Савчик, Николаев, 2016).

Рисунок 1 дал также наглядный пример того, что понятие ДП для интересующего нас случая постановки задачи ($\text{ext-}P$) целесообразно трактовать расширительно – полезно не пренебрегать свойством, по теореме взаимности *обязательным* для ε и при обширном дата-сети модельных примеров выполняющимся для $\mathbf{o}$: если для полюса P у ε возможно указать (неограниченное) множество ДП по обе стороны от хорды AB (на рис. 1 фиксированы D и T *произвольного* расположения на полярной AB), то для $\mathbf{o}$ целесообразно искать (с целью полноты описания) для $\text{ext-}P$ его ДП также по обе стороны от хорды AB , задающей его плюккерову полярную, что будет показано на модельном примере в следующем разделе данной работы.

Таким образом, ДП, являющиеся для $\text{ext-}L$ действительно *парами* (что декларирует **теорема 2**), в случае $\text{ext-}P$, задающего свою

хорду = полярную, могут стать конструкцией вида *триады*, когда для “входной” $\text{ext-}P$ окажется возможным найти свою ДП по одну и другую сторону хорды AB .

На левой врезке рис. 1 имеется дополнительный структурный комментарий к правилам вычисления *плоскостного вурфа* (он нужен для вычисления иной, нежели W -отображение, формы проективного представления $\mathbf{o}$, в виде названного нами *дескриптором* замкнутого циклического графа с числом вершин ≥ 5), что оставляется без разъяснений текстом – как повод для самостоятельного изучения любознательным читателем (для чего все необходимые предпосылки уже созданы на этой стадии описания базовых понятий и дефиниций, а роль дескрипторов заявленного вида рассмотрена с достаточной полнотой в предшествующих статьях цикла).

Добавим: тема – “как полюс-полярный дуализм коник и теорема взаимности помогают понять идеи и методы проективного анализа $\mathbf{o}$ ” – доходчиво рассмотрена в статье (Акимов и др., 2014).

2. ОБЩИЙ ВЗГЛЯД НА ПОСТАНОВКУ ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ЕЕ РЕШЕНИЯ В СЛУЧАЕ $\mathbf{o}$ ОБЩЕГО ВИДА

В границах данного раздела забудем о проблемах обработки $\mathbf{o}$ и задаче их описания инвариантно к преобразованию гомографии для той их “занимательной” разновидности, что предполагает шанс привлечения свойств *симметрии*, скрытых в их геометрии. Эта постановка делает безвариантным генезис композиции “ $\mathbf{o} + \text{ext-}P$ ”: внешний полюс введен в сцену без априорного привлечения каких-либо зависимостей от геометрии $\mathbf{o}$ для задания его локализации относительно $\mathbf{o}$. Так что предстоящий анализ разумно связывать исключительно с моделированием схем вычисления пары W -функций независимой природы и поиском ДП нового формата (которые было бы адекватнее именовать *дуальными триадами*), чтобы прояснить с их применением связанные возможности реализации описания $\mathbf{o}$ в двух других формах: в виде графов дескриптора и в форме эталонного перепроецирования – восьмивершинного эталона “квадрат+ромб” (Николаев, 2022).

Реализация вычисления радиальной и тангенциальных W -функций не встретила проблем ни в одной из опробованных моделей $\mathbf{o}$ общего вида при произвольных сменах положения $\text{ext-}P$ (относительно фиксированного $\mathbf{o}$). Десятки проб успешно завершились формированием W -отображений (менялась лишь их форма,

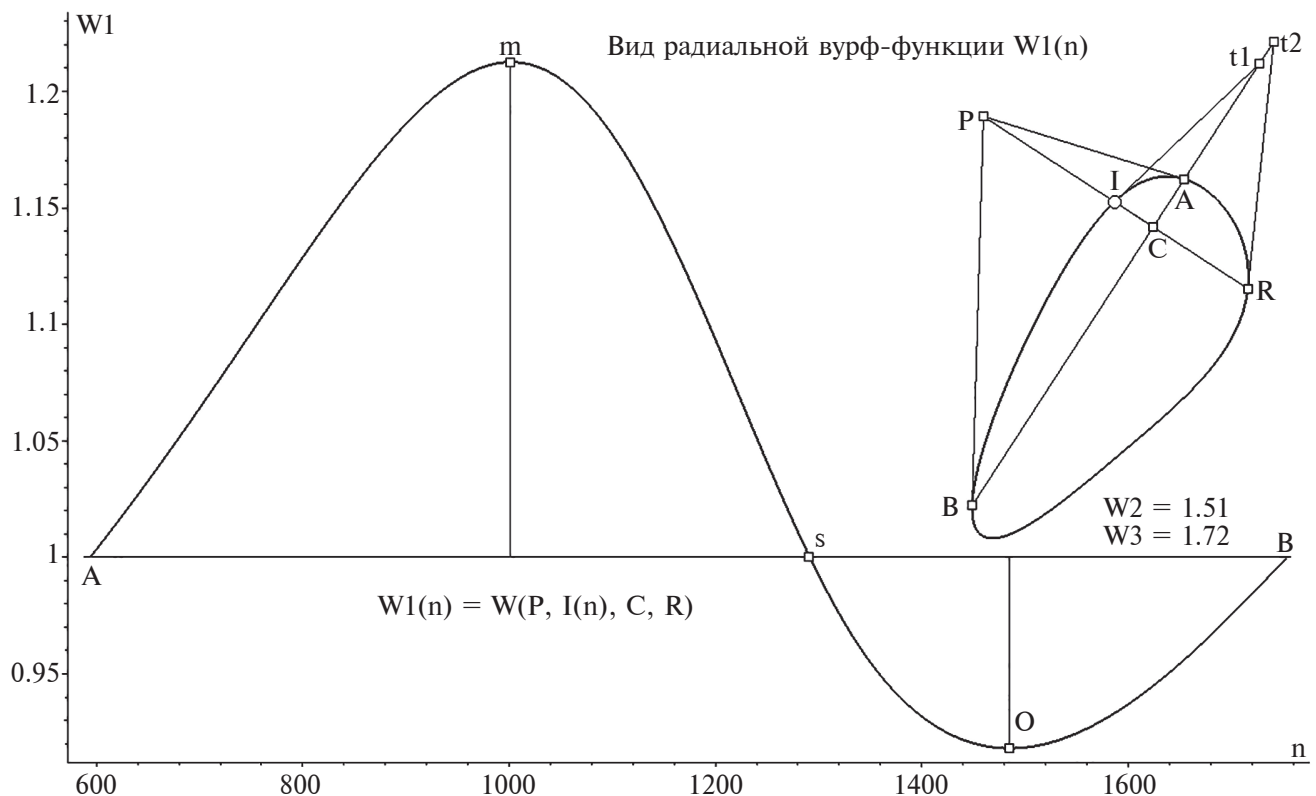


Рис. 2. Метод вычисления *радиальной* вурф-функции и типовой (двухфазный) ее вид на модельном численном примере о общего вида. Остальные пояснения в тексте.

что только на пользу для теста “распознавание в классе проективной эквивалентности о”).

На рисунках 2–4 показаны типовые примеры триад графиков *W*-функций и формы карт *W*-отображений, получаемых их парным сочетанием (для формирования 2D *W*-карты).

Типовой вид двухфазной радиальной *W*-функции демонстрирует рис. 2. На врезке схема вычисления всех трех ее форм, показывающая: $W_2(n)$ и $W_3(n)$ не обязаны быть тождественно неотличимыми, как это у э “предписано” теоремой взаимности). В других симуляциях (не включены для показа) *W*-функции имели как однофазную, так и (редко) трехфазную форму.

Вид о (из сета тестовых вариантов компьютерной реализации) был выбран в качестве носителя наибольшего числа особенностей, одна из которых — резкое отличие величины экстремумов у $W_2(n)$ и $W_3(n)$, что делало “сильно сплюснутым” отображение $W_2(W_3)$.

Для нивелировки этого свойства была предложена и протестирована операция сглаживания функции $W_3(n)$ извлечением квадратного корня для значений ее ординат (что корректно для инвариантности итоговой репрезентации по причинам

отсутствия у вурфа какой-либо физической размерности), что и показано на рис. 3.

Рисунок 4 демонстрирует вид отображений $W_2(W_1)$ и $w_3(W_1)$, где $w_3(n) = \sqrt{W_3(n)}$, причем на врезке изображена именно та позиция *i* (это текущий номер вершины аппроксимации о) лучом $P-R(i)$ из полюса *P*, где выполняется условие $W_2(i) = W_3(i)$, что является обязательным свойством э.

Перейдем теперь к изложению тех аспектов моделирования, которые затрагивают для ДП эволюцию от пар к триадам.

Для накопления репрезентативной статистики в задаче поиска позиций ДП было необходимо разработать три быстрых алгоритма оценки их дислокации. Первый — для работы в сценах, где ext-*P* изолирован, не принадлежа какой-либо из ext-*L*, как это присуще обширному списку вариантов сцен для о со скрытыми симметриями (разд. 4), там в роли ext-*L* фигурирует линия горизонта HL. Второй и третий — именно при условии принадлежности к HL полюса *P*.

Когда на HL лишь две ДП, эти четыре позиции без труда можно было найти подбором вручную, но для получения репрезентативной статистики

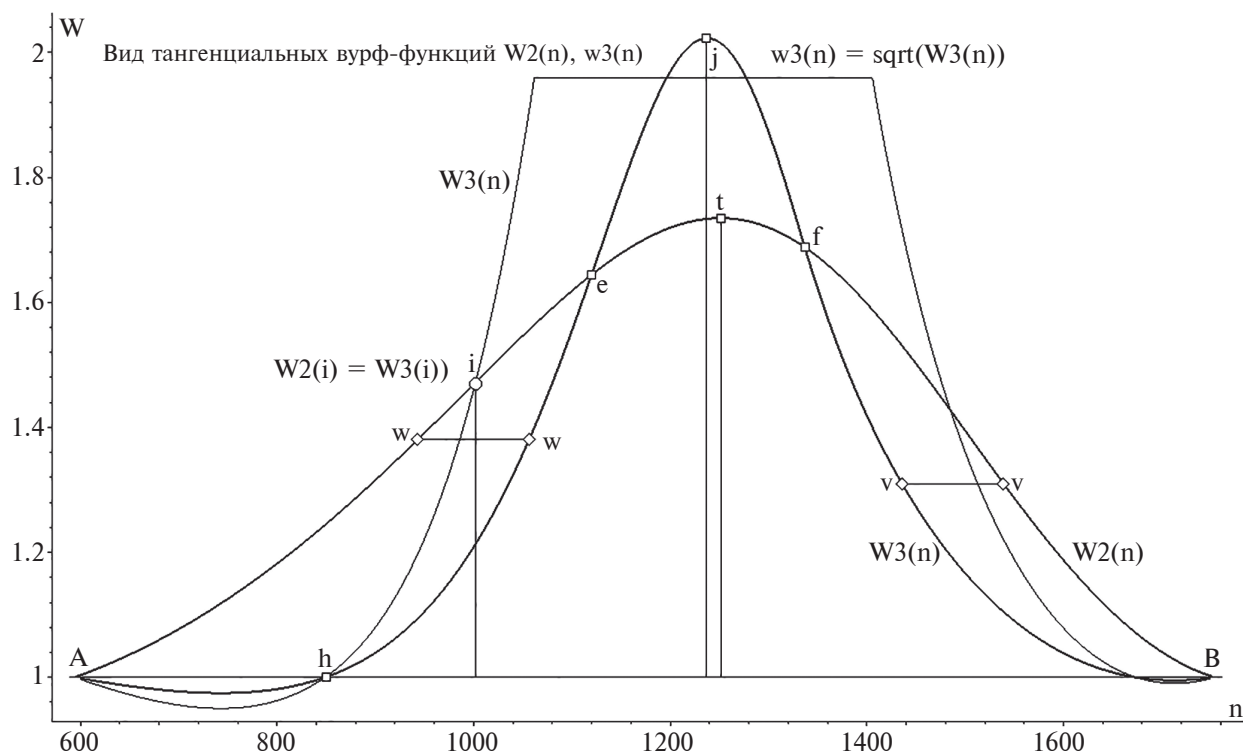


Рис. 3. Способ оптимизации пары тангенциальных W-функций посредством операции извлечения квадратного корня для ординат функции $W3(n)$ с существенно более сильным экстремумом – в сравнении с максимумом у $W2(n)$. Остальные пояснения в тексте.

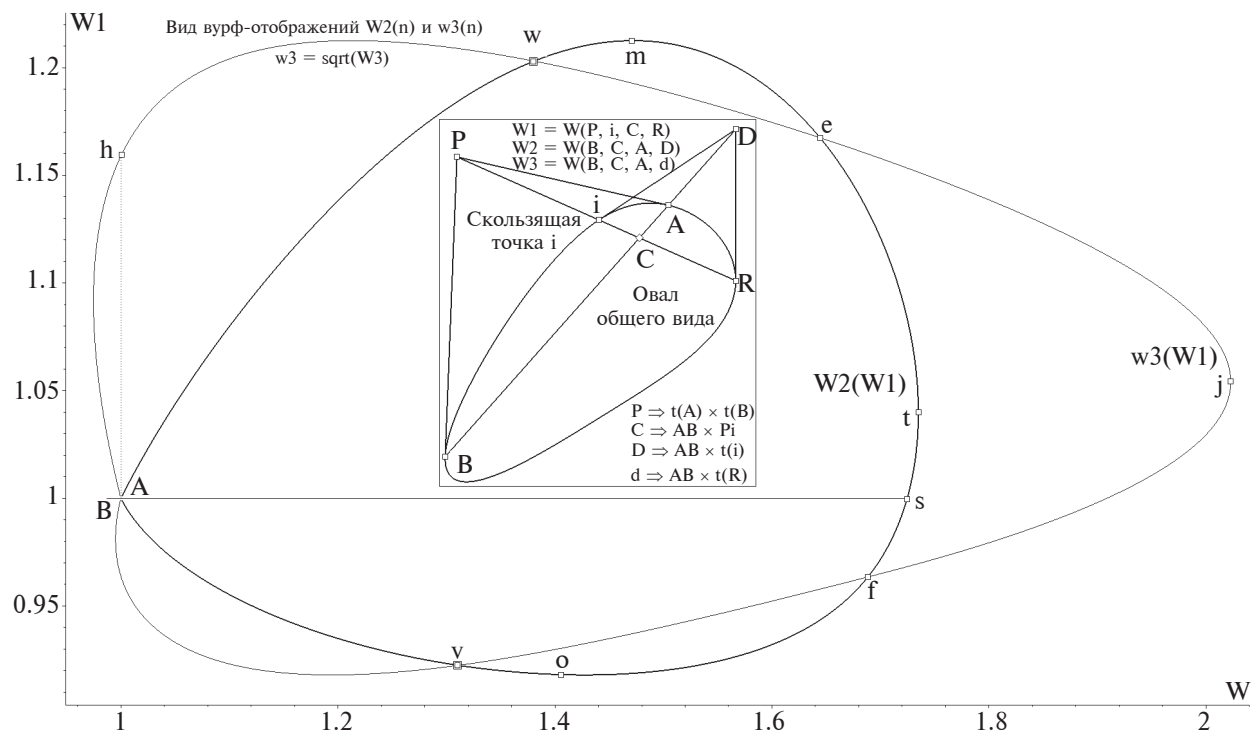


Рис. 4. Вид вурф-отображений $W2(W1)$ и $w3(W1)$ в функциональной зависимости рода “тангенциальные – от радиальной” (при единой для всех трех функций нумерации вершин аппроксимации o). На врезке: метод получения W-функций путем сканирования контура o лучом из полюса P (показана позиция совпадения тангенциальных функций для вершины i). Остальные пояснения в тексте.

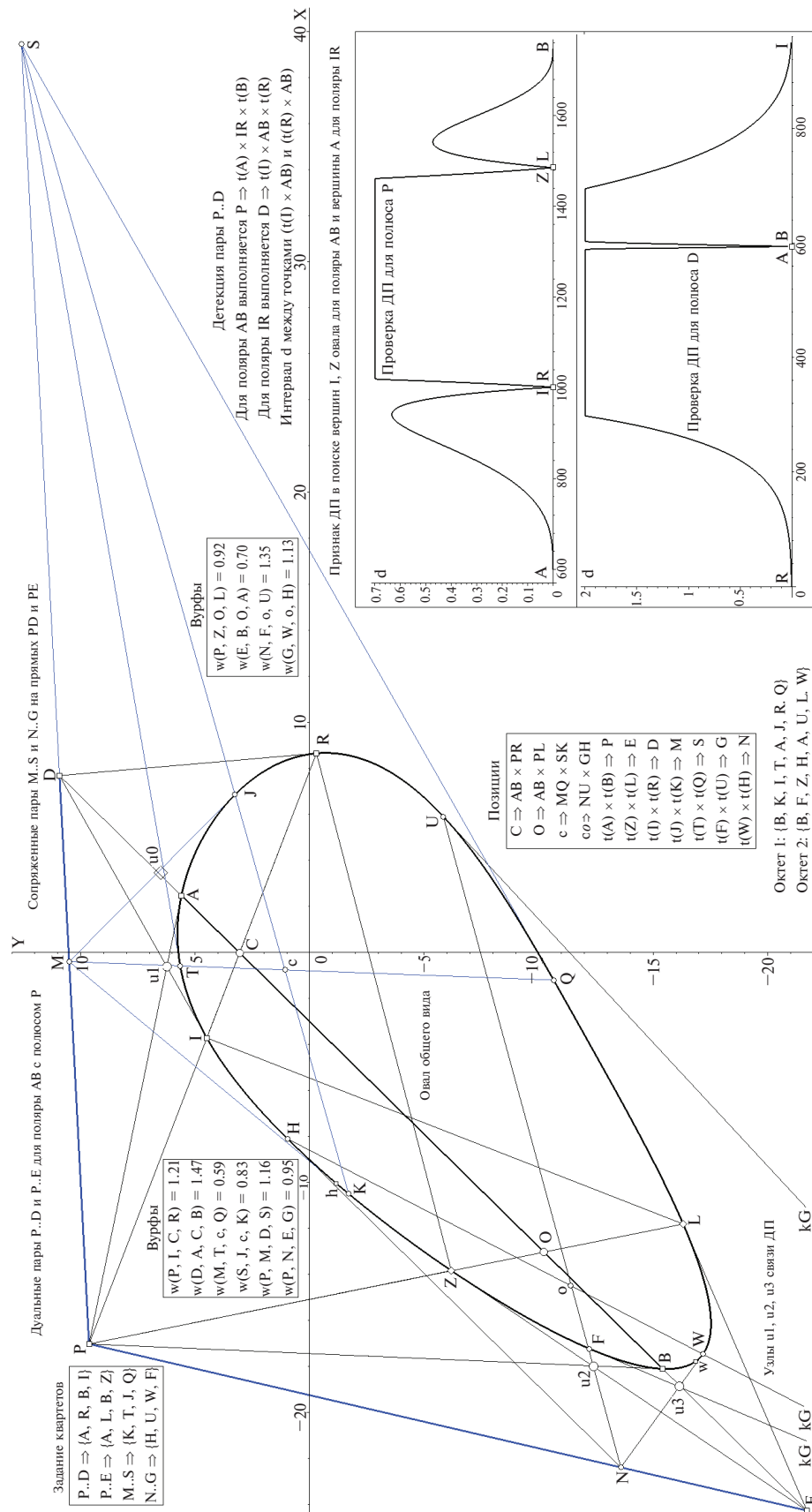


Рис. 5. Постановка задачи для сцен вида "o + ext-P", иллюстрирующая возможность получения триад ДП (в соответствии с теоремой взаимности), вид гистограмм поиска ДП для полюсов P и D (на врезке справа) и использование триад P..D, P..E для вычисления дополнительных ДП M..S (синий цвет) и N..G на прямых PD и PE. Пояснения в тексте.

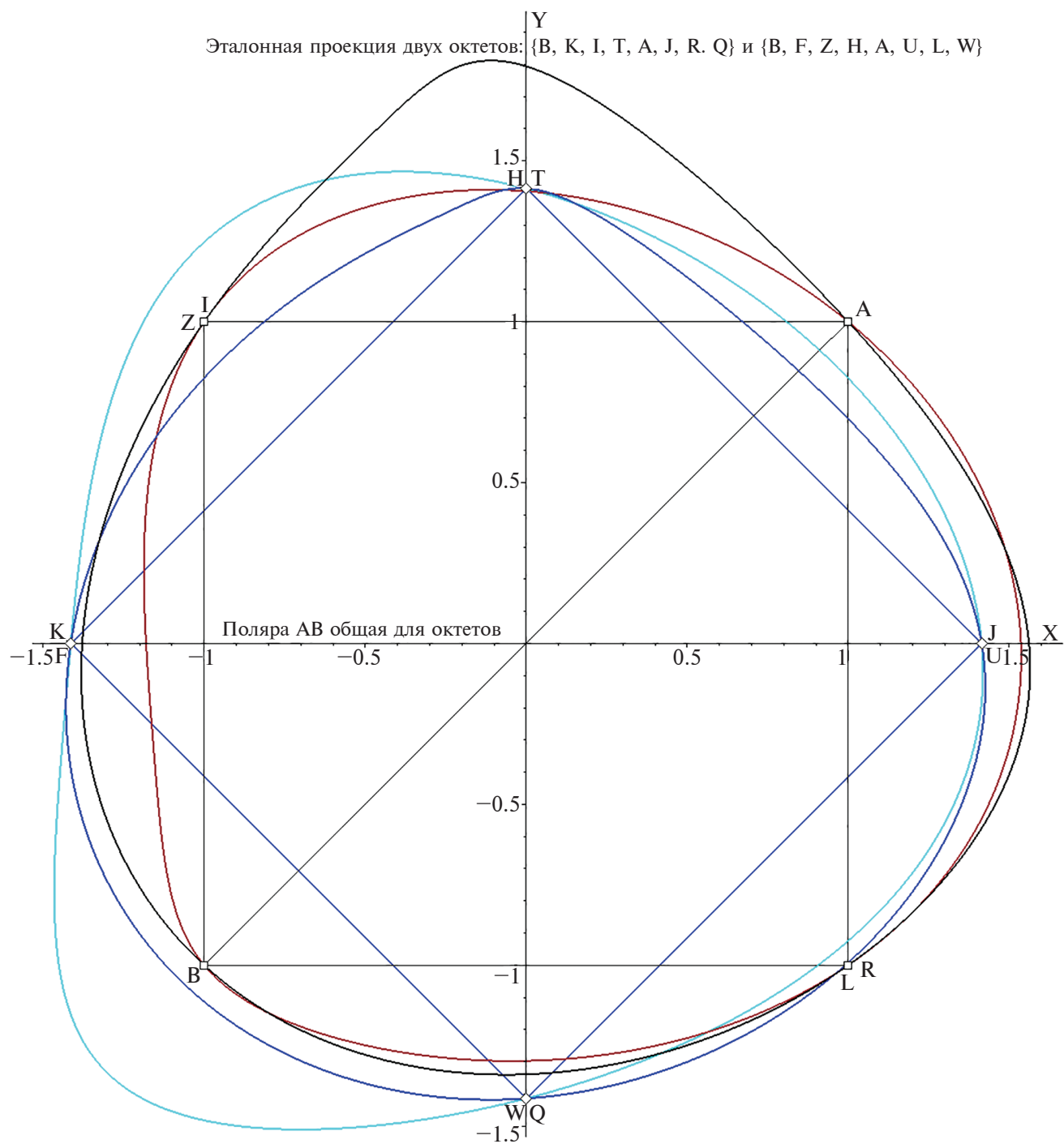


Рис. 6. Вид объединенной эталонной проекции двух найденных октетов ($\{B, K, I, T, A, J, R, Q\}$ и $\{B, F, Z, H, A, U, L, W\}$) на контуре σ общего вида, задающей проективно стабильное описание σ с учетом позиций 14 вершин его контура в сцене с полюсом P и плюккеровой полярной AB (два квартета спроецированы на квадрат, два – на ромб, диагональ полярны – общая для черной и коричневой проекций). Остальные пояснения в тексте.

на большом массиве модельных тестов процедуру поиска следовало сделать автоматической (а еще и быстрой, и точной). А когда таких ДП много (как, например, для овала типа R_3 с симметриями, что описано в разд. 6, 7), необходимо автоматизировать и кластеризацию полученных четвертов номеров для контура $\mathbf{o}$, представляющих каждую ДП на HL .

Уже на этапе исследования $\mathbf{o}$ общего вида все требуемые процедуры были разработаны и программно реализованы, что сильно ускорило и облегчило анализ запланированных видов $\mathbf{o}$ со скрытыми симметриями. Каков же метод поиска ДП для сцен вида ext- P ? Ответ прост: надо автоматизировать цепь проверок для касательных, следующих свойству симметрии внешних полюсов и их поляр на $\mathbf{o}$ — для воспроизведения соотношений, декларируемых теоремой взаимности (см. разд. 1).

Воспользуемся литерной разметкой точек на рис. 5, чтобы проиллюстрировать идею поиска ДП по калькам теоремы взаимности. Итогом автоматического анализа поведения касательных на $\mathbf{o}$ оказалась фиксация двух ДП для P по разные стороны от поляры AB (в позициях D и E), что и образовало триаду $P..D$ и $P..E$. На примере луча $P-I-R$ (давшего сигнал о наличии дуальной позиции D) проследим ход проверок для касательных, что привел именно к такому позиционному выводу.

Цепь вычислений выстроилась из таких шагов:

а) касательная в I задает точку D пересечения с полярой AB ;

б) проверяемый полюс D детерминирует для $\mathbf{o}$ точку касания R (в итоге получена гипотеза о поляре IR);

в) наконец, прямая IR проверяется на близость прохождения от полюса P . Эта оценка близости d , как функция номера n вершины аппроксимации $\mathbf{o}$, приведена на верхней (справа) врезке рис. 5. Под нею — результат проверки полученной позиционной гипотезы.

Теперь исходным внешним полюсом объявлена точка D для той же программы проверки (ее поляра — это хорда IR). Поиск дает позицию P , как удовлетворяющую единственным образом закону существования ДП. Итог исчерпывает разнообразие произведенных проверок: P образует триаду (его дуальные связи по обе стороны от AB), тогда как полюс D связывается в классическую ДП: $D..P$ (по правую сторону от IR у него нет “дуального собрата”).

Осталось отметить, что для E (как второго партнера P в триаде) также не нашлось претендента

на комплектацию триады: вниз от хорды ZL нет полюса, дуального E . Какую не обсужденную еще информацию содержит рис. 5? Ответ таков: показан возможный дальнейший путь анализа $\mathbf{o}$, дающий новые его описания.

Цепь итеративного наращивания проективно инвариантных характеристик $\mathbf{o}$ не имеет конца (фактический конец определяется скоростью нарастания координатного шума, влияние которого нами не моделируется, а потому и не обсуждается).

Рассмотрим следующую “волну” возможных оценок, связанную с тем, что два новых полюса D и E создали возможность применения теоремы 2, детерминировав для P позиции двух ext- L : PD и PE .

Ставший стандартным поиск ДП на ext- L , дал четыре новых точки: на PD найдена ДП $M..S$, на PE локализована $N..G$. Получившаяся картина с пятью внешними полюсами дает материал для локализации на контуре $\mathbf{o}$ 14 стабильных позиций ($4 \times 4 - 2$). Этот ансамбль можно использовать двояко: либо сформировать замкнутую ломаную дескриптора в виде графа с 14 вершинами (ничуть не хуже — вычислить два восьмивершинных графа для каждого октета), либо построить два восьмиточечных проекционных эталона для сетов $\{B, K, I, T, A, J, R, Q\}$ и $\{B, F, Z, H, A, U, L, F\}$ (рис. 6).

Осталось прокомментировать наличие на рис. 5 четырех меток вида ромб: u_1, u_2, u_3 и более крупную u_0 . Они демонстрируют (не в первый раз, поскольку таким образом накапливается база примеров выполнения в эмуляциях сцен стабильно приблизительного свойства) эвристическую особенность: наличие тройных точек пересечения для двух ДП на ext- L , в качестве которой может фигурировать и HL (всегда — это пара касательных из разноименных ДП и прямая поляры, ведущая в альтернативный полюс).

Подобные свойства не стали предметом теорем, выполняются в подавляющем большинстве случаев с визуально наблюдаемыми погрешностями, потому и названы *эвристиками*. Эти регулярно воспроизводимые особенности очень хотелось бы каким-либо образом причинно истолковать, однако пока нет даже идеи подхода к такой задаче.

Погрешности выполнения тройного пересечения можно объяснять гипотезой об ошибках вычисления касательных, поведение которых в авторских численных схемах задается по правилам дискретного приближения дифференциальных свойств *коник*. Например, в точке Q (см. рис. 5)

ориентация касательной определяется с ошибкой, поэтому зона $u0$ велика.

Описанием этой эвристической особенности завершим рассмотрение методов репрезентации овальных фигур **о** *общего вида*, переходя к анализу композиций “**о** + ext-P”, где объектом исследования избраны кривые со скрытыми свойствами *симметрии*: это центральные проекции кривых Ламе с их “аналитически исходными на ортоформах” двумя осями симметрии и центром; осесимметричные и радиально симметричные **о**, а также овалы типа R_3 (подсемейство **о** “ротационной симметрии индекса 3”).

Каждому из перечисленных типов **о** посвящается свой раздел, только теперь результаты решения поставленной задачи докладываются в двух версиях.

1. В стандартной постановке, когда позиция ext-P задается случайным выбором (рандомно), никак не эксплицируя свойств симметрии.

2. В виде эстафетной процедуры, для которой ранее разработанные приемы анализа **о** (их мы не будем описывать) становятся поставщиком данных предварительной обработки, видоизменяя постановку задачи до описания лишь завершающей фазы, — с уже найденными (либо однозначно избранными из наличного набора возможных) позициями ext-P, каковыми могут оказаться и позиции на HL, и уникальные координаты плюккерова полюса симметрии (для осесимметричных **о**).

Начнем с чисто выпуклых кривых Ламе, как наиболее близкому к ε *нелинейному* его аналогу.

3. ПРОЕКЦИИ СУПЕРЭЛЛИПСОВ КАК ВЫПУКЛЫХ ОРТОФОРМ КРИВЫХ ЛАМЕ

Начиная изложение, следует уточнить терминологию. Кривая Ламе, в виде некоего нелинейного обобщения ε , была предложена и исследована Габриэлем Ламе в середине XIX в.; имеет аналитическое описание вида $|x/a|^n + |y/b|^n = 1$, где a и b по примеру ε именуют *полуосями*, а n в диапазоне изменений от 0 до ∞ лишь при значениях ≥ 2 является чисто выпуклой фигурой, при стремлении к ∞ становясь все более похожей на прямоугольник со сглаженными углами.

В общем виде этот трехпараметрический комплекс не является *алгебраической* кривой (эта принадлежность ограничивается условием: лишь при $n = p/q$ — в виде ненулевого рационального числа, с индексом аналитического порядка pq для положительных n и $2pq$ — для отрицательных значений).

При $n = 2$ это “наш” ε в каноническом представлении, а при $n < 2$ кривая обретает вогнутости и сингулярности (в виде *острия*), фиксируя частные разновидности (астроида, ромб, крест, гипоциклоида, свиркл, кривая Ферма и иные ранее устоявшиеся названия, — уже вне принадлежности к **о** (Савелов, 1960; Gardner, 1977)).

Кривая была названа П. Хейном *суперэллипсом* (не будучи математиком, он не знал, что имя у кривой уже есть). Именно это, приведенное выше аналитическое выражение, корректно именовать кривой Ламе (или суперэллипсом).

В наших модельных экспериментах такой вид представления кривой мы предпочитаем называть ее *ортоформой*, как наипростейшей разновидностью описания, где свойства симметрии даны *явно*: оси симметрии взаимно перпендикулярны, деля параллельные хорды пополам, и пр. В *школьной геометрии* формулируемые особенности визуально очевидны, явны. В *проективной геометрии* подобного рода определения теряют смысл и применимость, там допустима лишь опора на проективно инвариантные “корни” измерительных понятий: это все те же вурфы и поведение касательных.

Модельные эксперименты проводятся с ортоформой, под воздействием преобразования гомографии явные признаки симметрии кривой становятся уже *неявными* (визуально скрытыми). Проективно преобразованную кривую суперэллипса некорректно называть кривой Ламе — теперь это ее *проективный образ*.

С учетом разъяснения для категорий “явная” и “скрытая” в дальнейших описаниях для их краткости нами допускается вольность: под суперэллипсом (и кривой Ламе) подразумевается *проективный образ* таковых (синоним — мир *проекций* оных, где уже нет измеряемых углов и длин).

“Сервисный” рис. 7 показывает результаты работы компьютерной программы, предназначенной для поиска на проекции суперэллипса тех его вершин, в которых касательные удовлетворяют закономерностям выбора на линии горизонта HL (ее положение считается найденным на предварительном этапе обработки контура) четырех проективно инвариантных позиций, соответствующих двум ДП. Этот набор из восьми особых вершин **о** найден и расклассифицирован программой на два квартета (коричневый и синий цвет объединений в два кластера), каждый из которых соответствует своей ДП. В итоге на HL теперь фиксированы пары D..P и G..N.

Обратимся к рис. 8. Справа внизу изображена кривая Ламе, как она графически выглядит согласно аналитической формуле (т. е. это

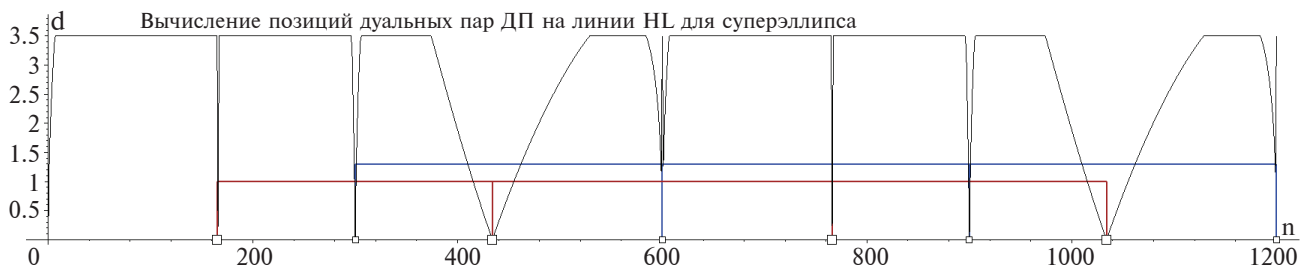


Рис. 7. Вид гистограммы поиска позиций ДП на HL по итогам работы программы, ведущей в последовательном переборе вершин аппроксимации на проекции суперэллипса отбор удовлетворяющих критерию “дуализма Плюккера”. Пояснения в тексте.

ее ортоформа). Показаны две ее оси симметрии, на их пересечении центр O . Поле рисунка занимает модельная проекция кривой с таким набором коэффициентов преобразования гомографии, что линия горизонта HL (синяя прямая от D до N) уже не в *несобственной* области (у ортоформы она удалена в бесконечность), а вблизи фигуры.

Посредством применения методов, предложенных и оптимизированных нами ранее, будем полагать найденным положение HL. Ее позицию можно локализовать несколькими независимыми методами: переборными алгоритмами поиска центра O с последующим вычислением координат HL либо через позиционную оценку неявных осей симметрии, плюккеревы полюса которых детерминируют HL.

Связь с осями тут такова: пара плюккеревых полюсов каждой оси образует ДП на HL. На рис. 8 это соответствует такой идентификации метками и литерами: неявные оси на проекции размечены как AB и JS, в качестве плюккеревых поляр они задают на HL полюсы G и N, являющиеся одной из двух ДП (эта композиция выполнена коричневыми отрезками).

Во врезках слева предъявлены гармонические свойства квартетов стабильных вершин, а также (ниже) структурные правила, которым подчиняется набор касательных, задающих на HL положение вершин D, G, P, N (и дополнительных полюсов Z и V).

Вторая ДП на HL (черный цвет) порождена двумя диагональными хордами IR и MT в их качестве поляр Плюккера. Две найденные (для HL) ДП на контуре σ фиксируют инвариантный октет вершин $\{A, T, S, R, B, M, J, I\}$, каковой можно использовать для построения восьмивершинного графа дескриптора, линейно трансформированный вид которого показан на врезке рис. 8.

На роль *уникальной* (и однозначно выбираемой) ext-P можно было бы выбрать позицию полюса P, так как он расположен между полюсами G и N, принадлежащими осевой ДП (сам он — из диагональной ДП). Но для иллюстрации на роль стартового ext-P (для большей общности) выбрана позиция однозначного задания, не принадлежащая HL.

Положение стартовой точки V задается правилом $V \Rightarrow t(A) \times t(M)$. Как и ожидалось, вычисление для V (то же самое продемонстрировал в качестве стартового и полюс P) его тангенциальных вурф-функций не дало результата их совпадения. Они были различной формы, а радиальная W-функция не представляла собой точно горизонтального плато уровня 1 (как это понятным образом происходит у осесимметричных σ , если стартовой точкой ext-P избран плюккерев полюс оси симметрии, “на ролях” его поляр, см. разд. 4). В правой части рис. 8 на врезках показаны: вид тройки вурф-функций $W1(n)$, $W2(n)$ и $W3(n)$ (черный, коричневый и синий цвета кривых), а ниже — вид двух W-отображений $W1(W2)$ и $W1(W3)$ (коричневый и черный цвета соответственно), вычисленные для позиции V, представляющей стартовую ext-P.

Левее на двух врезках выведены итоги модельных симуляций в обработке той же самой проекции суперэллипса теперь уже для положения стартового полюса, позиция которого не является “вычислимым следствием свойств симметрии σ ”, а задана произвольным выбором (рандомно).

Аналогичным (для V) образом продемонстрирован вид трех кривых $W1(n)$, $W2(n)$ и $W3(n)$ (черный, коричневый и синий цвет). Левее показан (коричневая кривая) вид вурф-отображения $W1(W2)$. На этом завершается описание суперэллипсов. Далее — переход к рассмотрению сцен, в которых σ имеет ортоформу с *единственной* осью симметрии.

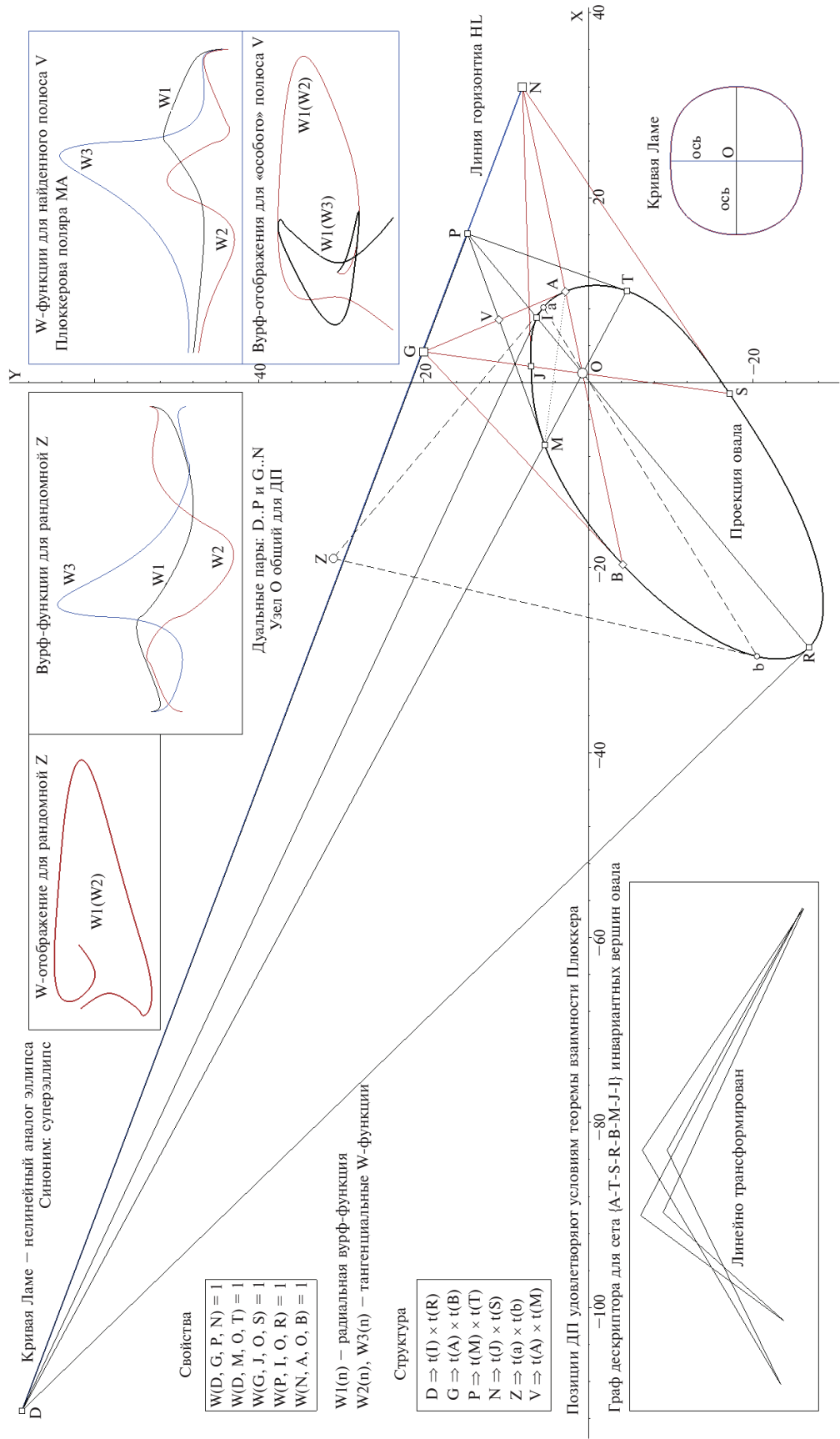


Рис. 8. Сводная картина свойств двухосевой скрытой симметрии проекции кривой Ламе, используемой для получения ее инвариантного описания в виде W-отображения для двух случаев выбора ext-P: в качестве случайной позиции Z и в варианте точки пересечения V касательных, задающих карту двух ДП (D..P и G..N) на HL. На врезках – вид W-функций W-отображений (внизу слева) для циклической цепи октета {A, T, S, R, B, M, J, I}. Остальные пояснения в тексте.

4. ОВАЛЫ С ЕДИНСТВЕННОЙ (НЕЯВНОЙ) ОСЬЮ СИММЕТРИИ

Отличительной (и эмоционально — весьма досадной) особенностью **о** этого рода является *принципиальная невозможность* по итогам успешно локализованного положения неявной оси симметрии вычислить дислокацию HL (что как задача достижимо для всех прочих разновидностей **о** со скрытыми симметриями и рассмотрено процедурно в ряде предшествовавших публикаций текущего цикла).

Но этим обстоятельством (его следствие — невозможность опоры на **теорему 2** со схемами быстрого поиска ДП, созданными для этого случая) не исчерпывается список требований *новых* подходов для **оо** (осевого овала): в методах получения W-функций для **оо** не пригоден алгоритм вычисления по радиальной схеме, если в качестве ext-P выбран плюккеров полюс симметрии S (рис. 9), а эффективные (при иных типах симметрии **о**) два тангенциальных метода получения W-функций в том же варианте задания ext-P порождают *тождественные* кривые (как это происходит для э). Рис. 9 объединяет результаты по теме разд. 4: тут и новые алгоритмы вычисления W-функций, и демонстрация их вида, а также все необходимые выкладки для случая, когда ext-P выбирается случайным образом, не коррелируя ни с правилами для S, ни с данными о положении неявной оси симметрии.

Прокомментируем полученные итоги более детально, используя литерную разметку опорных точек и новых поляр на рис. 9.

Итак, в итоге предварительной обработки **оо** для него найдены плюккеров полюс S неявной оси симметрии (он принадлежит HL, но ориентация этой прямой — *линия горизонта* — вне данных оптической регистрации **оо** не вычислима в принципе!) и расположение АВ самой этой оси (утолщенная коричневая прямая).

По причинам декларируемого теорией *гармонического* характера радиальной W-функции, вычисляемой для S по “старой схеме”, схему эту приходится существенным образом усложнить. Сканирующий луч SI дает при фиксированных позициях A и B возможность на каждом шаге дискретного сканирования перевычислять положения точек L, R, T, а также g, k и D. Точки L и R фиксируются на пересечениях касательной в I с касательными в A и B, т. е. в формальной записи для использованной нотации $L \Rightarrow t(I) \times t(A)$, $R \Rightarrow t(I) \times t(B)$.

Позиция T инцидентна точке пересечения касательной в I с осью АВ. “Вспомогательная” точка g лежит в пересечении прямой AI с касательной

в B, а схемно-симметричная ей k принадлежит пересечению BI с касательной в A. Их локализация достаточна для определения положения D в пересечении rk с осью АВ.

Наконец, координаты C вычисляются для пересечения сканирующего луча SI с осью АВ. Все эти структурные формулы внесены на рис. 9 во врезку слева. Массив вычисленных позиций образует подвижную конфигурацию, необходимую для получения ординат второй из двух W-функций.

Правило ее задания таково: $W2(n) = W(T, D, A, C)$. Первая оставлена без изменений, с ее заданием в виде: $W1(n) = W(T, A, C, B)$. В списке “пригодных” функций больше не фигурируют *радиальные*. Причина этого — гармонизм лучей из S. К примеру, $W(S, k, L, A) \equiv 1$, $W(S, g, R, B) \equiv 1$.

Описанное усложнение схемы позволяет вычислить пару W-функций, однако их привлечение для формирования вурф-отображения неэффективно по причинам их *нелинейной зависимости*. W-отображение с их помощью представляет собой *однопараметрическую кривую* двукратного покрытия. Ее вид изображен на рис. 9 во врезке сверху справа, где помечен как W1(W2).

Декларация теоретического анализа обсуждаемых условий такова: избежать подобного информативно бедного характера отображения можно лишь при введении в вычислительную схему еще одной точки контура **оо** (детерминированной позицией I, но независимой от нее по положению). Эта дополнительная вершина **оо** выбрана в пересечении N его контура с прямой RC, а кватер вурфа дополняет позиция K на пересечении RC с BI. Получено: $W3(n) = W(R, N, K, C)$ (см. нижнюю правую врезку на рис. 9).

Введение текущей точки N в схему обеспечило желательный характер отображений W1(W3) и W2(W3) (показаны на врезке рис. 9 справа сверху черным и синим цветом), а сама W3(n) изображена левее на врезке (коричневая кривая). Поставленную задачу (ext-P как итог анализа симметрий) удалось решить путем усложнения схемы вычислений, получив два приемлемых варианта W-отображений. Покажем и обсудим подход к решению задачи без опоры на симметрии.

Полюс ext-P выбран случайным образом в позиции P (см. рис. 9). Его плюккерова поляр: ab (хорда ab и все построения для решения согласно позиции P выполнены на рис. 9 в синем цвете). Поскольку ни полюс ext-P, ни его поляр ab более не связаны условиями отношений симметрии, ничто не мешает оставить схему вычислений той же, что была применена для суперэллипсов

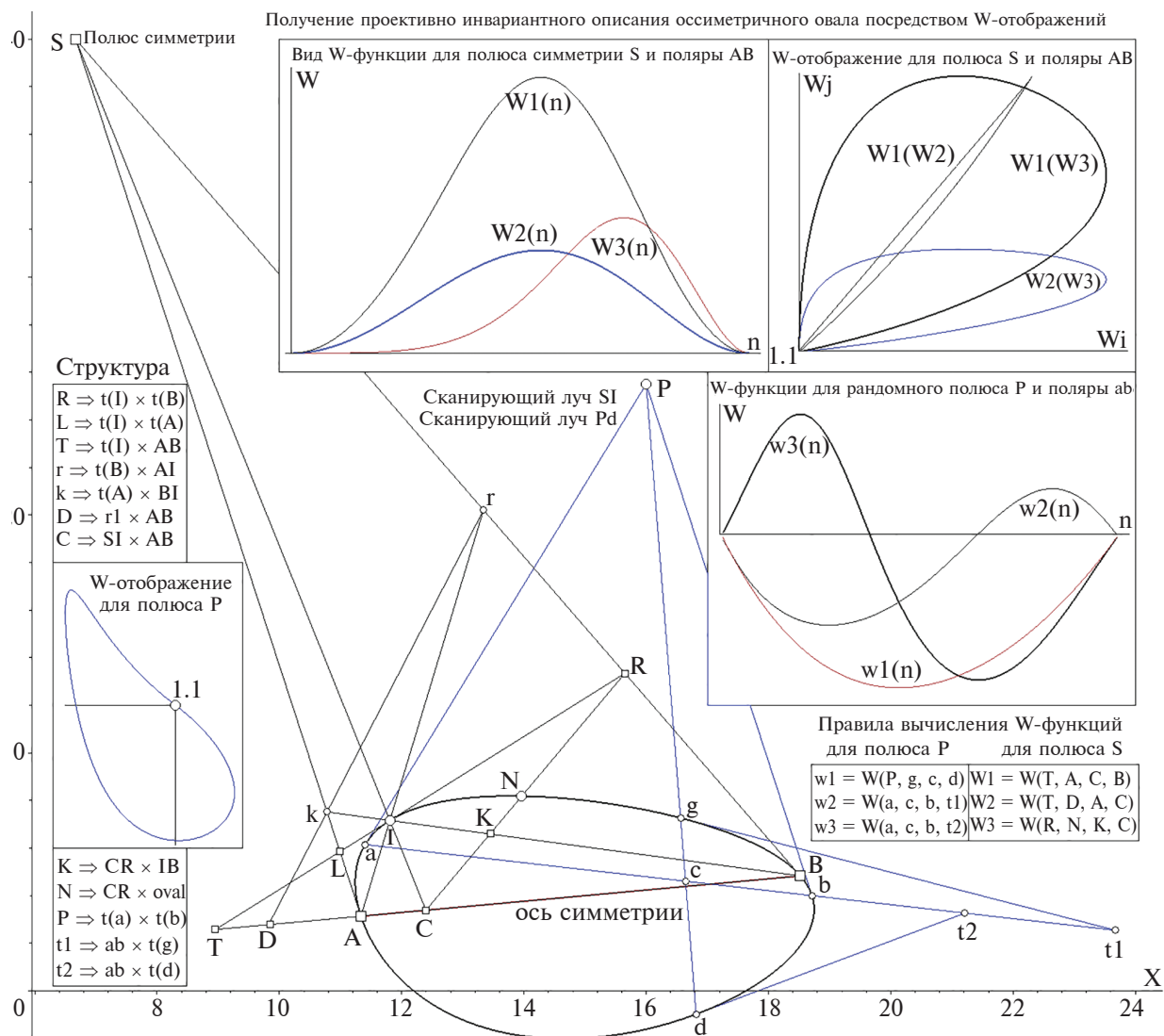


Рис. 9. Сводная картина по методам и результатам численной обработки овала скрытой осевой симметрии (oo). Две W-функции $W1(n)$ и $W2(n)$, вычисляемые для образа AB (как полярны Пюккера), нелинейно зависят, поэтому требуется построить функцию $W3(n)$, привлекающую в схему оценки дополнительную точку N. На врезке справа внизу даны формулы вычисления W-функций для пюккерова полюса S осевой симметрии (справа) и для случайной позиции P (слева). На остальных врезках – структурные формулы и вид вурф-кривых для полюсов S и P. Остальные пояснения в тексте.

(в постановке для ext-P в позиции, не связанной с какими-либо симметриями).

Таким образом, сканирующий луч Pgd включает на пересечении с полярной ab четвертую точку c, создавая тем самым возможность вычисления радиальной W-функции вида $W1(n) = W(P, g, c, d)$. Стандартная схема с использованием текущей касательной в g дает на пересечении с ab позиции $t1$ и $t2$. В итоге получена возможность выполнения правил вычисления тангенциальных вурф-функций: $W2(n) = W(a, c, b, t1)$ и $W3(n) = W(a, c, b, t2)$. Их вид (и вид W-отображения на врезке слева, синим цветом) по итогам модельной эмуляции показан на врезке

рис. 9 (справа в середине, функция $W1(n)$ изображена коричневым цветом). Изложение методов решения поставленной задачи и ее итогов при моделировании сцен, включающих проекции oo, на этом закончено.

5. РАДИАЛЬНО (ЦЕНТРАЛЬНО) СИММЕТРИЧНЫЕ ОВАЛЫ

Согласно введенной нами ранее нотификации ортоформ o с симметрией вращения R_n , различающихся индексом n, ортоформу радиально симметричных o логично включить в систему R_n , присвоив индекс 2.

Поясним сделанное утверждение, напомним, что индекс n означает количество поворотов фрагмента дуги угловой меры $2\pi/n$ в полярной системе — вокруг ее центра, совершаемых с целью получить овальную кривую посредством операции гладкого сопряжения фрагментов. Этот процесс накладывает ограничения на кривизну терминальных участков дуги, которые мы здесь не будем детализировать (они потребуют задания в дифференциальной форме).

Достаточно принять, что процедура генерации дуги-фрагмента, дискретное вращение которой может задать $\mathbf{o}$, реализуема. Действительно, разрезав ортоформу $\mathbf{o}$ радиальной симметрии по произвольной хорде, проходящей через центр, и получив дугу-половинку, можно этот фрагмент меры π радиан повернуть вокруг центра на угол π , чтобы произошло гладкое сопряжение исходного и повернутого фрагментов — с реконструкцией $\mathbf{o}$ стартовой формы. Описанная процедура разрезания показывает, что в итоге сопряжения созданная фигура оси симметрии иметь не будет (как не имел ее “овал-инкубатор”).

С овалами типа R_3 ситуации существенно сложнее. Результаты, полученных на этом пути, рассмотрены в работах (Николаев, 2015; 2017), где описан ряд универсальных процедур (тесты по индексам n “3” и “5”) поиска неявного центра O фигуры R_n , а для $\mathbf{o}$ R_3 был предложен и испытан метод реконструкции HL по данным позиции O у $\mathbf{o}$. Об $\mathbf{o}$ вида R_3 пойдет речь в следующем разделе. Приступим к описанию предпринятых шагов обработки $\mathbf{o}$ радиальной симметрии.

Аналитически смоделированная (в дискретной аппроксимации на 1 200 вершин) ортоформа $\mathbf{o}$ радиальной симметрии трансформирована преобразованием гомографии, в результате чего несобственная прямая проективной модели плоскости переместилась из “бесконечных далей” в окрестность фигуры, став линией горизонта HL . Программа поиска ДП на HL (которая уже локализована на этапе предобработки) завершила работу, указав на ней позиции двух ДП с разметкой октета вершин, локализуемых этим квартетом (рис. 10).

Согласно **теореме 2**, гарантируемый ею минимум инвариантных позиций (квартет на HL , октет на $\mathbf{o}$) стал полем выбора дальнейших шагов обработки $\mathbf{o}$ (рис. 11).

В качестве ext-Р выбраны два плюккерова полюса (однозначно задаваемых в получившейся конфигурации): V , не принадлежащий HL и локализуемый согласно структурной формуле

$V \Rightarrow f(M) \times f(Q)$, и точка H на HL , задаваемая в пересечении $H \Rightarrow OV \times KP$. Выбор V и H сделал возможным оценить позиции их поляр: у V ею стала MQ , а плюккерова поляр для H это LZ (см. рис. 11).

Заметим: луч из *любой* точки на HL , проходящий через O , формирует квартет вурфа, всегда *гармонического*, но это свойство не делает привлечение радиальной схемы для вычисления W -функции $W1(n)$ сколько-нибудь малоприменимым.

На врезке в верхней части рис. 11 показан вид радиальной функции $W1(n)$ (синяя кривая). Она лишь единожды пересекает гармонический уровень $W = 1$, что и соответствует прохождению луча сканирования через центр O (т. е. и через V). Сканирование из V для $W1(n)$ (черная кривая на врезке внизу справа) показывает двукратное прохождение луча через уровень $W = 1$.

Также никаких неприятных вырождений для W -функций не произошло в схеме тангенциальных вычислений. Набранная статистика (для других модельных форм $\mathbf{o}$) не показала существенных отличий (по сложности рисунка и степени уплощения) для вида финальных W -отображений в альтернативе выбора “ V или H ”.

Перейдем к описанию итогов моделирования сцен “ $\mathbf{o} + \text{ext-Р}$ ” при использовании для $\mathbf{o}$ случайной позиции P , не коррелирующей с позиционными атрибутами неявно радиальной симметрии. На рис. 11 эта позиция p показана, и пунктирными прямыми отмечена для нее локализация ab в роли плюккерова поляр. Вид W -функций и W -отображений, полученный для полюса p , показан на рис. 12. Функции $W2(n)$ и $W3(n)$ примечательны взаимной квази-зеркальной симметрией, а $W1(n)$ радует своей двуфазной гладкостью и аналогичной симметрией.

Предварительный вывод по материалам, включающим описание данного этапа исследований, можно сделать такой: подчеркиваемая в предшествовавших публикациях цикла разобщенность подходов к инвариантному описанию $\mathbf{o}$ с симметриями, особо контрастная для $\mathbf{oo}$ и центрально симметричных $\mathbf{o}$ (см. разд. 3 и 5 в сравнении с итогами разд. 4) в варианте “ext-Р из внутреннего ресурса” исчезла по причинам сделанных (и успешно промоделированных в сериях тестов) структурных предложений по правилам однозначного выбора ext-Р и добавления численно малозатратных приемов получения независимых W -функций для $\mathbf{oo}$.

Переходим к анализу сцен с $\mathbf{o}$ типа R_3 .

6. СВОЙСТВА ДП НА НЛ И ВЫБОР EXT-P ДЛЯ О ТИПА R_3 С ОСЕВЫМИ СИММЕТРИЯМИ

В предыдущих публикациях цикла (Николаев, 2015, 2016) описаны методы, с помощью которых для проективно трансформированной ортоформы o типа R_3 удастся при выборе произвольной (случайным образом зафиксированной вершины o) указать два его проективных аналога на контуре с образованием триады одноименных вершин на порождающей 120-градусной дуге сопряжения (при генерации ортоформы o), названной ансамблем ротационной корреспонденции (АК). Успешное вычисление АК и привлечение ДАК (дополнительного ансамбля, формируемого из касательных к АК) позволяет оценить координаты неявного центра, что в свою очередь, создает возможность дислокации НЛ.

Перейдем к конкретным модельным постановкам и их практическим результатам. Численные тесты вели на моделях o типа R_3 с тремя осями симметрии при плотности представительства дискрет-аппроксимации в 1 800 вершин. Разработанная (к началу этого цикла исследований — для автоматизации и кластеризации в данном случае объемного массива данных) программа поиска ДП обнаружила 48 вершин контура, в которых касательные причастны к организации структуры для 12 ДП (по 4 на каждый период ротации) и расклассифицировала их (по квартету на каждую ДП, рис. 13).

Такое обилие ДП было неожиданным по причине резкого несоответствия “переборно-ручному” итогу их обнаружения на фрагменте контура, ближайшего к НЛ. Результат кластеризации прояснил роль осей симметрии, дав возможность составить карту узлов (узлами именуются точки пересечения поляра, образующих ДП).

Согласно теоретическим прогнозам, в массиве 24 позиций (на НЛ), komponующих ДП, по причинам наличия трех осей симметрии у ортоформы какая-то часть дуальных плюккерových поляра могла оказаться непригодной для вычисления W-функций, что и предстояло выяснить в первую очередь.

Картину попыток обнаружить среди зафиксированных поляра те, для которых $W1(n)$ не образуют гармонические плато, а $W2(n)$ и $W3(n)$ не оказываются тождественно совпадающими, иллюстрирует рис. 14.

Показан фрагмент НЛ с двумя ДП (М..N и Р..Т, полюс Р — за пределами поля рисунка), поляры которых {LR, АВ, II, DE} непригодны для получения W-отображений, и лишь прием задания

вспомогательной позиции V в пересечении пары смежных касательных (вычисляемой согласно структурной формуле $V \Rightarrow t(R) \times t(I)$) обеспечивает для точки S (где $S \Rightarrow CV \times MN$, а ей самой отводится роль полюса ext-P) получение всех требуемых вурф-композиций на поляре KQ для формирования целевого W-отображения $W1(W2)$ (вид W-функций и W-отображения вынесен во врезки рис. 14).

Требовалось прояснить всю картину отношений симметрии, характерных для этого вида сцен (рис. 15).

Список обнаруженных особенностей достаточно громоздок для их описания и комментирования непосредственно текстом, тем более что в нашу задачу не входит исследование симметрий и карты ее источников, а ровно, наоборот, — поиск возникающих в связи с симметриями путей обхода препятствий для решения задачи стабильной репрезентации сцены.

Следствием этих соображений стал материал, концентрирующий на рис. 15 (в компактной графической и формальной структурной форме) ряд наиболее интересных особенностей проявления симметрии (зафиксированных в модельных тестах).

Три потока параллельных попарных связей узлов (на рис. 15 показан один, на проекции сходящийся в D1) организуют для ортоформы картину тождественного повтора свойств (с поворотом на 120 град.). По этой причине кажущееся обилие возможных позиций для выбора ext-P является нацело иллюзорным.

Показ решения для полюса d2 (врезки слева вверху, с двумя видами W-отображения $W2(W1)$ и $W3(W1)$) следует квалифицировать уникальным, поскольку решение для d1 является в точности тождественным продукту для d2. Полная картина (см. рис. 15 отражает лишь выборку ДП, что относится к лежащим в окрестности o) включает в себя еще одну позицию полюса, дублирующего выкладки для d1 и d2.

Три эти позиции являются осевыми, и на ортоформе соответствуют хордам, идущим через центр и лежащим на осях. Врезка (справа вверху) на рис. 15 помогает прояснить эту картину графически: полюс d1 принадлежит хорде 5–11, d2 соответствует паре узлов 2–7, а третий полюс позиционирует пара 9–12.

Поясним “странный” сбой в нумерации узлов (между третьим и четвертым лежит маркированный номером 12). Он — следствие работы программы, детектирующей на НЛ положения ДП в последовательном переборе вершин o — в поиске удовлетворяющей плюккерovu критерию

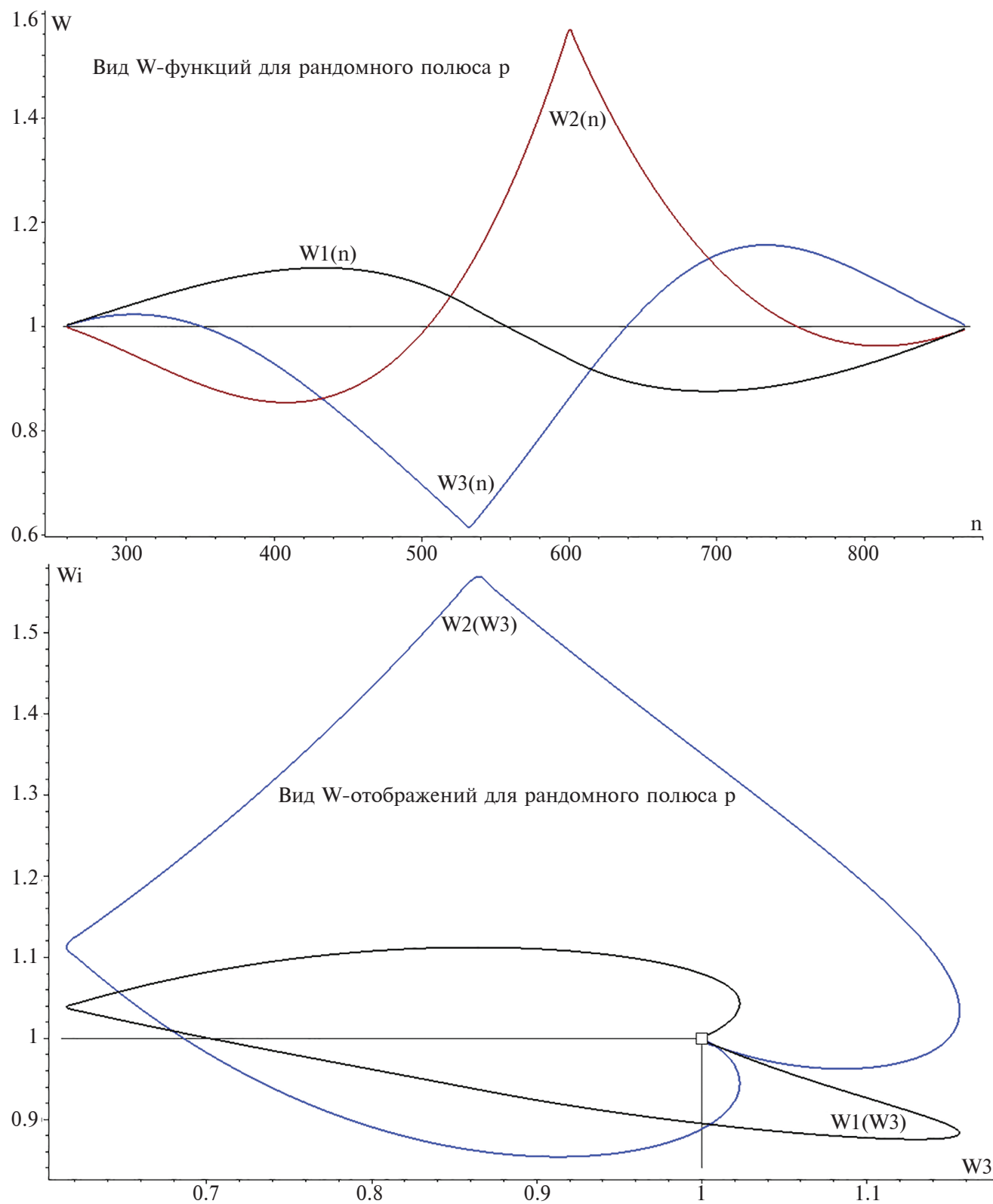


Рис. 12. Вид W -функций и W -отображений для случайной позиции p , локализация которого относительно o и HL показана на рис. 11. Остальные пояснения в тексте.

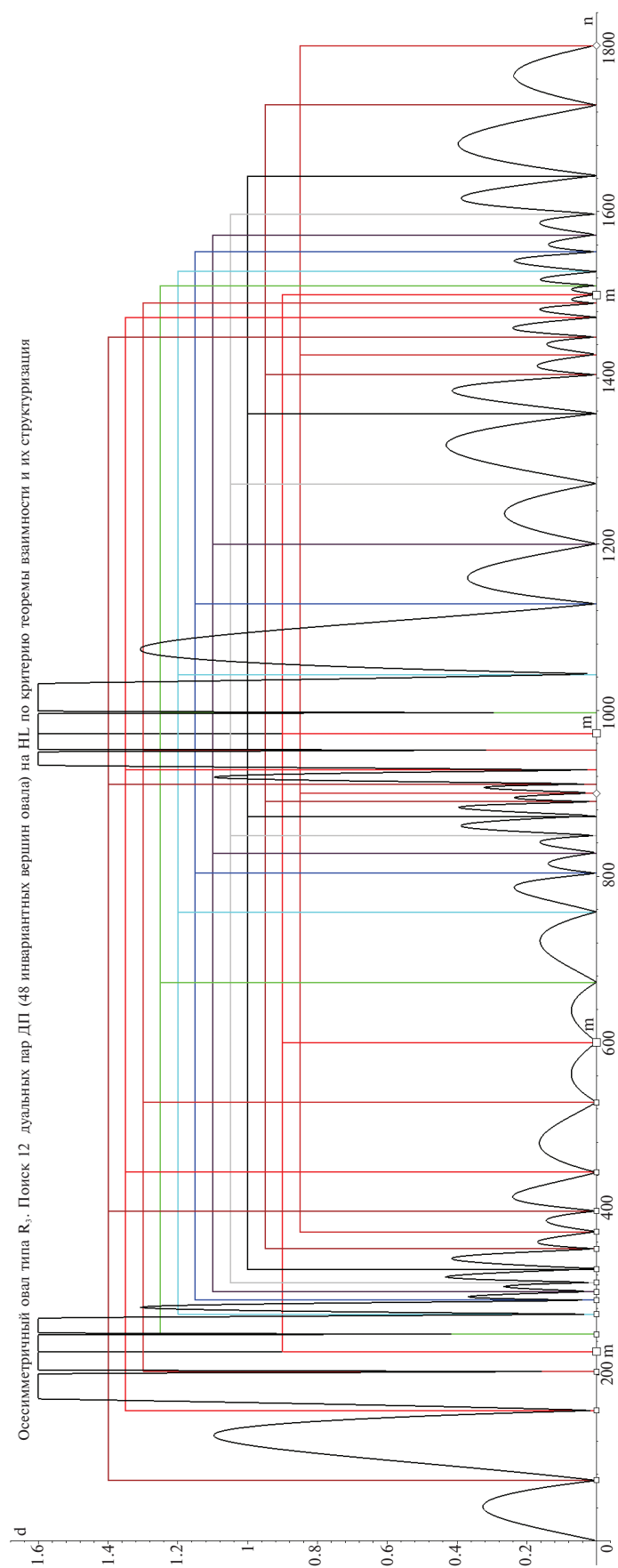


Рис. 13. Вид гистограммы детекции 12 ДП на HL и их кластеризация на четверты вершин (массив 1 800 дискретных позиций контура) для проекции o типа R_3 , обладающего тремя осями скрытой симметрии (размечены и объединены 48 вершин). Комментарий в тексте.

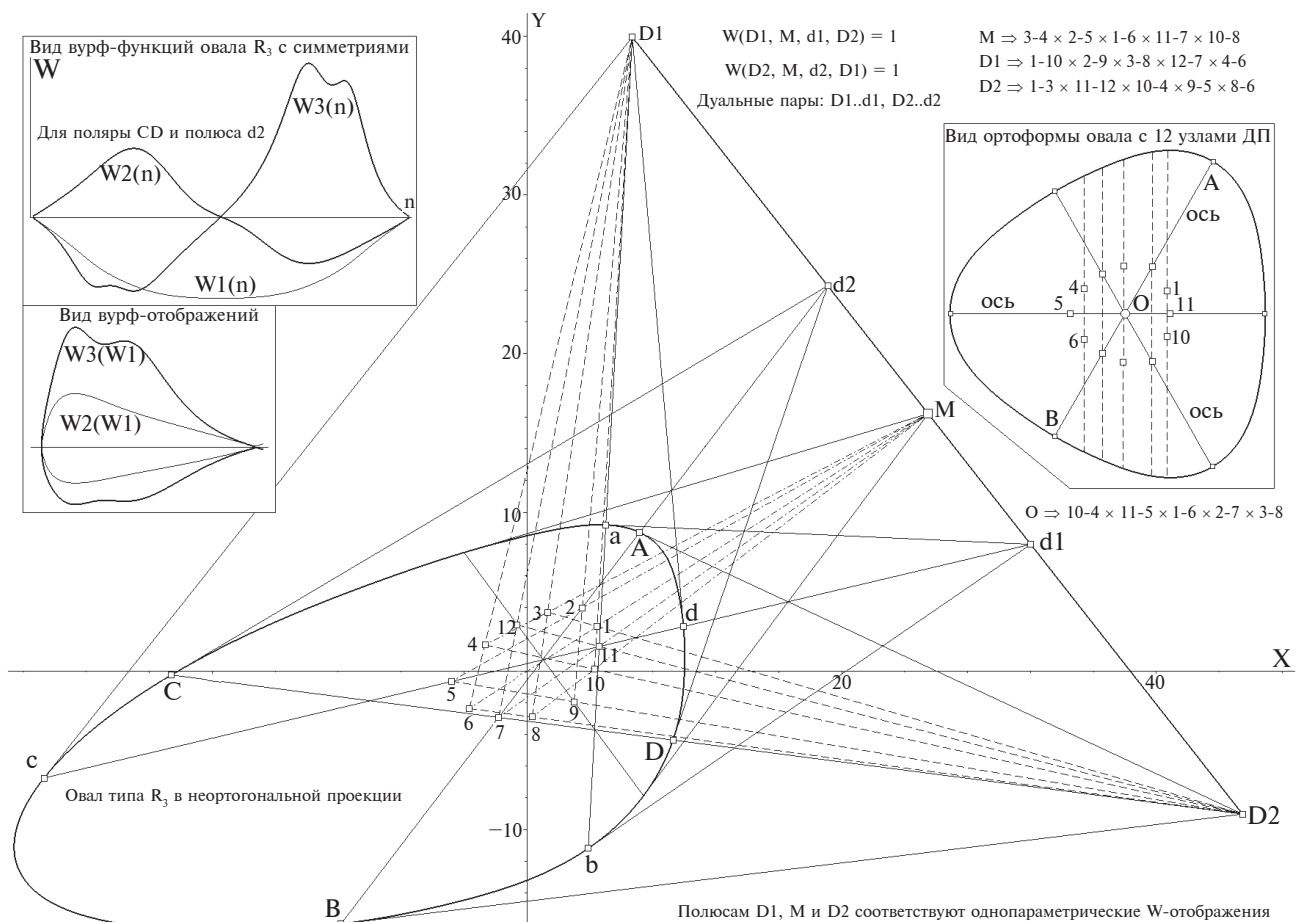


Рис. 15. Картина симметричной проективной организации 12 узлов полной карты ДП для σ типа R_3 , для его ортоформы проявляющаяся композицией трех параллельных пучков, объединяющих по пять прямых каждый, где прямые инцидентны регулярной структуре пар узлов (на врезке справа сверху показан пучок с проективным центром в $D1$, для которого $d1$ на HL образует ДП). На врезке слева сверху – вид трех W -функций и пары W -отображений, вычисленных для полюса $d2$ и поляры CD . Остальные пояснения в тексте.

Целесообразно также развенчать усилия в поиске позиции ext-Р приемом использования вспомогательной точки V (см. рис. 14), так как в итоге полного анализа карты скрытых симметрий, с найденной триадой позиций $d1, d2, d3$, с совпадающими функциями описания σ , привлечение V не требуется.

Выводы по материалам раздела сформулируем таким образом.

1. Программа поиска на HL (в качестве ext- L) всех 12 ДП и последующей кластеризации кварталов вершин σ позволила выявить сложный характер отношений осевой симметрии на проекции σ (с их трехкратным дублированием), ранее нами не исследованный.

2. В итоге проведенного анализа скрытых проективных симметрий σ типа R_3 на основе

модельных численных экспериментов выявлен и иллюстративно истолкован ряд новых аналитических и эвристических свойств сета узлов ДП во внутреннем поле фигуры.

3. Несмотря на наличие на HL большого числа ДП (задающих для σ массив 48 проективно стабильных вершин), однозначный выбор уникальной позиции в качестве ext-Р оказался реализуемым (благодаря анализу п. 2), что обеспечило получение необходимых вурф-отображений для проективно инвариантного описания σ без привлечения ext-Р извне.

4. Задание ext-Р, как случайной внешней позиции полюса, для серии тестовых модельных испытаний не встретило трудностей вычисления всех требуемых вурф-функций и вурф-отображений – по единой схеме формирования радиальной и тангенциальных функций.

7. ВЫБОР EXT-P ДЛЯ О ТИПА R_3 БЕЗ ОСЕВОЙ СИММЕТРИИ И ЕГО ИНВАРИАНТНОЕ ОПИСАНИЕ

Раздел посвящен обсуждению проективных свойств **о** типа R_3 , ортоформа которого не обладает дополнительным свойством *осевой* симметрии (когда ортоформа имеет три оси; Николаев, 2015).

Вариант неосевой (хотя и периодической, с периодом $2\pi/3$) структуры ортоформы **о** нами ранее не рассматривался, поскольку методы поиска неявного центра О симметрии использовали исключительно особенности АК (ансамбля корреспонденции, вычисляемого для произвольной триады вершин с тождественным поведением локальной кривизны), не привлекая *осевых* признаков. Фигуры трехосевого типа генерировались с помощью аналитического задания малочлена ряда Фурье со 120-градусным периодом его тригонометрических аргументов.

Для новой безосевой постановки те же малочлены привлекали в схеме *усреднения* координат двух овалов различающегося аналитического задания с относительным их поворотом в $\pi/6$ радиан вокруг общего центра. Априори этот метод гарантировал гладкость “синтетической” фигуры, что автоматически не следовало в случае ее генерации посредством би-сплайн-интерполяции (с “ручным” заданием узлов).

Модельная постановка задачи — та же, что и для осевого **о** типа R_3 , т. е. полагаем найденными на этапе предобработки *проекции о* (с использованием АК и ДАК) позицию неявного центра О и расположение НЛ. Доступна для анализа (в целях выбора критерия, согласно которому задается позиция ext-P) и ортоформа **о**, поскольку ее образ может быть вычислен с помощью матрицы обратного преобразования, переводящей линию горизонта НЛ в несобственную прямую модели проективной плоскости **о**.

Для демонстрации полученных результатов выбран типовой пример **о**, численная модель которого, сгенерированная для 1 800 вершин аппроксимации, была обработана программой (той же, что использовалась при решении задач в разд. 3, 5 и 6) поиска на НЛ полного набора ДП и кластеризации проективно стабильных позиций контура **о** (типа R_3), соответствующих этим ДП (рис. 16). В итоге зафиксированы 6 ДП, карта узлов которых была обследована в целях задания однозначного критерия для выбора координат ext-P (рис. 17 и 18).

Согласно избранному *критерию 1*, выбирается плюккерова поляра АВ, инцидентная паре узлов О1–О2 с их *максимальным* расстоянием среди

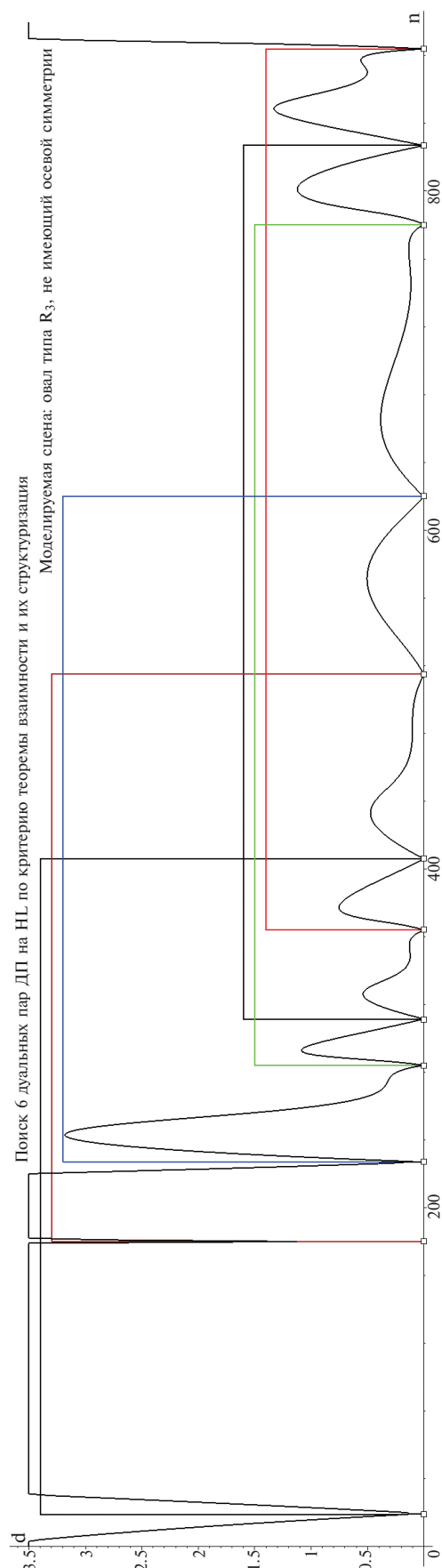


Рис. 16. Вид гистограммы поиска ДП на НЛ у **о** типа R_3 , не имеющего трех скрытых осей симметрии, и их кластеризация на квартеты вершин для шести ДП. Пояснения в тексте.

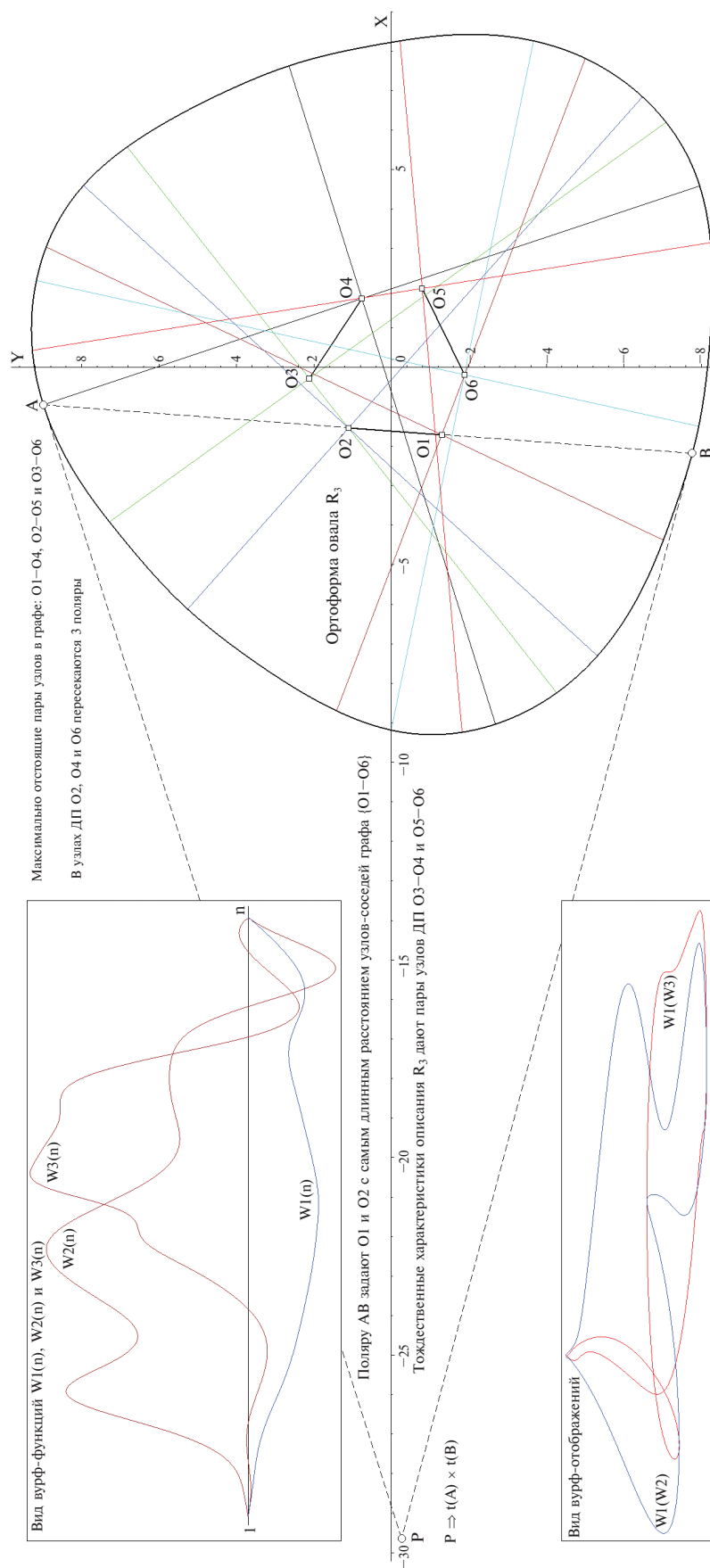


Рис. 17. Картина попарной регулярной организации узлов ДП у ортоформы σ типа R_3 , не имеющего трех скрытых осей симметрии, для которого в качестве плюнкеровой поляры выбрана хорда АВ, инцидентная узлам O1 и O2, относительно полюса Р которой и вычислены необходимые W-функции и пара W-отображений (их вид показан на врезках слева), а уникальность выбора Р основывается на тождественности вурф-продуктов, получаемых для поляр с парами узлов O3–O4 и O5–O6. Остальные пояснения в тексте.

узлов соседей (на циклическом сете $\{O1 \div O6\}$) ортоформы o , а ее плюккеров полюс P позволяет вычислить требуемые функции и отображения в роли позиции ext- P (см. рис. 17).

Заметим, что в силу тройного повтора проективно инвариантных свойств контура объявленный выбор поляры (по узлам $O1-O2$) идентичен своим финальным W -отображением, получаемым для поляр по парам $O3-O4$ и $O5-O6$, т. е. вариантов, различающихся по критерию 1, — нет.

На врезках рис. 17 показаны: триада W -функций (вверху: схема радиальной и двух тангенциальных) и двух W -отображений (ниже: $W1(W2)$ и $W1(W3)$). По причинам той же периодичности свойств карты узлов на рис. 17 зафиксирована (текстом и графически — на сетке поляр для ортоформы) особенность: в узлах ДП $O2, O4$,

$O6$ пересекаются *три* плюккерových поляры, фиксируемых по итогам вычислительного поиска ДП.

Альтернативный однозначный выбор для позиции ext- P возможен по критерию 2 (критерий с выбором минимальных расстояний в парах соседних узлов не станем здесь рассматривать — он не привносит ничего принципиально нового): для задания поляры, детерминирующей положение ext- P , предлагается выбрать не одну из поляр, полученных в итоге поиска ДП, а прямую, на которой лежат два узла согласно топологической схеме $N-(N+3)$, т. е. равно приемлемыми будут прямые, проходящие через пары $O1-O4$, $O2-O5$ и $O3-O6$ (заметим, что на ортоформе данный выбор соответствует максимально отстоящим парам узлов выпуклой оболочки $\{O1 \div O6\}$).

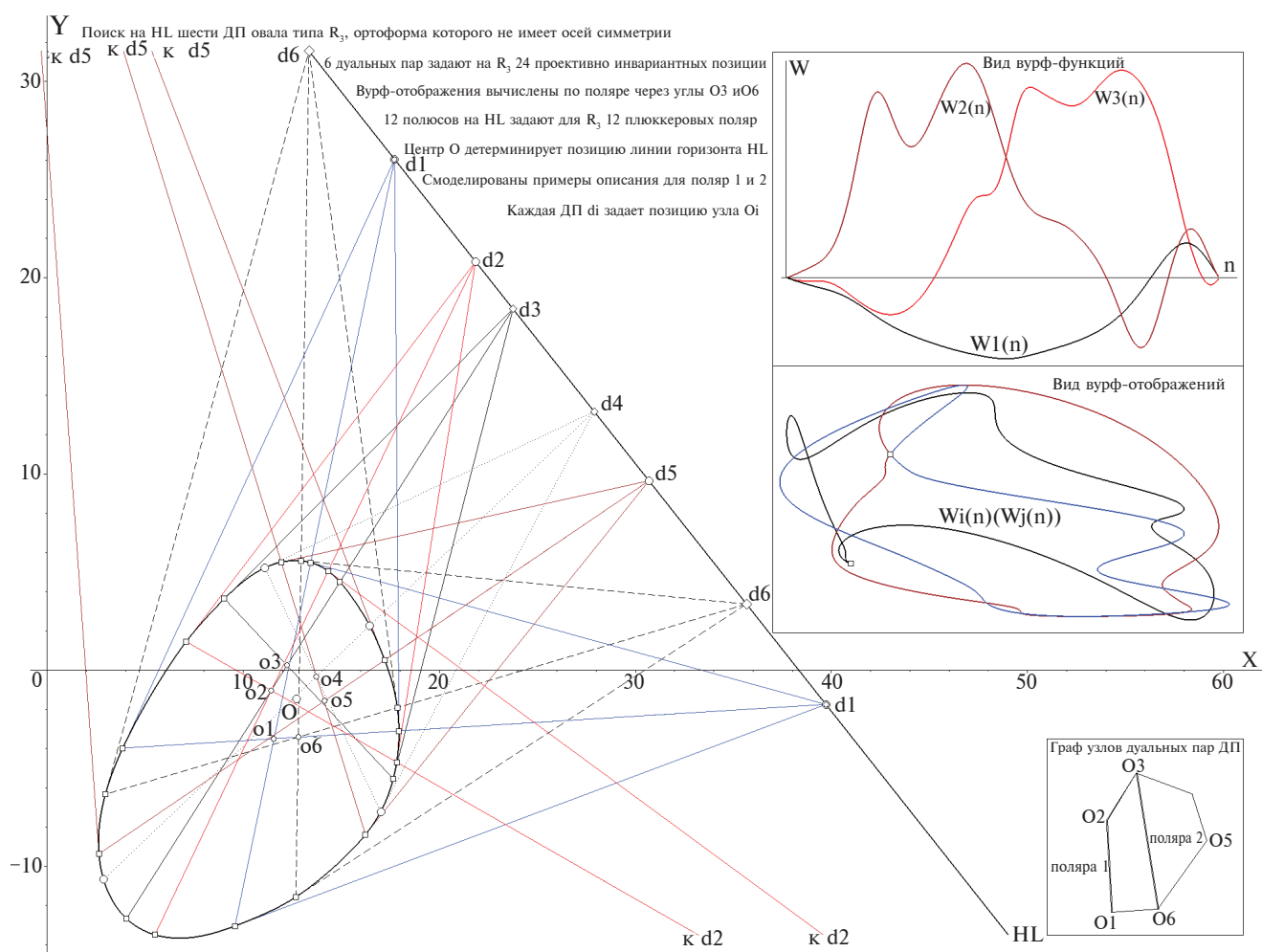


Рис. 18. Более подробная карта связей шести ДП на HL с регулярной композицией узлов в поле проекции o типа R_3 (не обладающего скрытой трехосевой симметрией) с показом на его контуре дислокации 24 стабильных вершин и демонстрацией (на врезке справа вверху) вида триад W -функций и W -отображений, вычисленных для поляры с парой узлов $O3-O6$. На нижней врезке (справа) дан вид графа 6 узлов с выбором пар для двух примеров вычисления вурф-продуктов по полярам с парами $O1-O2$ и $O3-O6$. Комментарии в тексте.

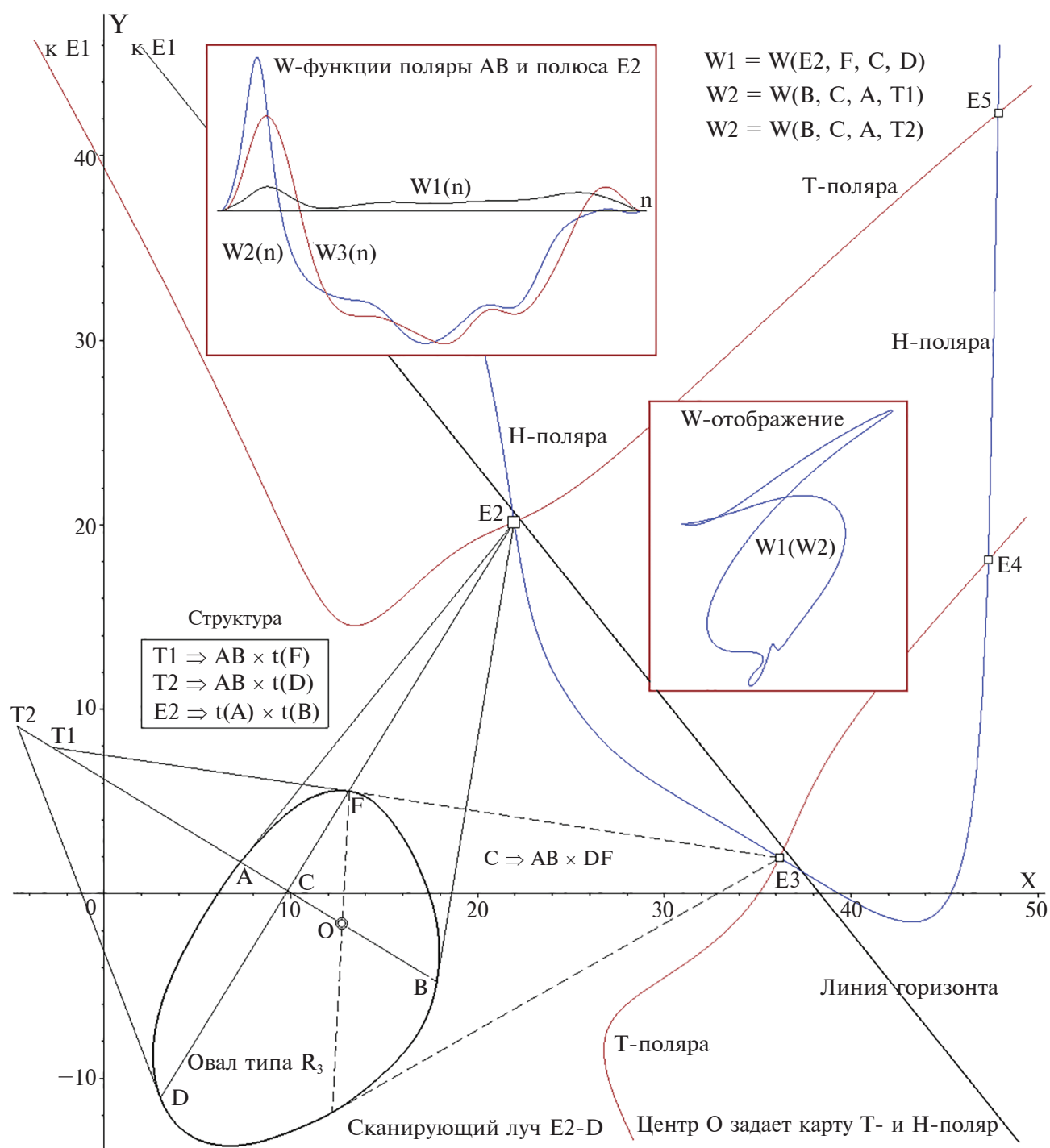


Рис. 19. Сводная карта выбора позиции ext-P для вычисления необходимых инвариантных отображений для неосевого типа R_3 , не использующего аппарата ДП на HL, но задающего уникальные координаты ext-P путем оценки дислокации эллиптических точек (**теорема 1**) с выбором одной из пяти (именно E2) согласно некому проективному критерию. На врезках показан вид W-продуктов согласно единой схеме. Все пояснения в тексте.

На нижней врезке справа (см. рис. 18) показан вид выпуклой оболочки узлов $\{O1 \div O6\}$ с двумя выделенными направлениями поляра ($O1-O2$ и $O3-O6$), задающими согласно *критериям 1 и 2* альтернативные позиции ext-P. Основное поле рис. 18 занимает проекция **о** (неосевой тип R_3) с близлежащим фрагментом HL, на котором размечены (со связями через узлы $O1 \div O6$) позиции ДП.

Полным комплектом на рис. 18 представлены лишь ДП d1 (синие прямые) и d6 (пунктирные прямые), остальные — лишь одним из полюсов. Вид приведенных (на врезках справа вверху) трех W-функций и всех трех W-отображений соответствует выбору полюса ext-P согласно *критерию 2*, т. е. его полярой была прямая, проходящая через узлы O3 и O6. Относительно отображений уточним: черная кривая соответствует функциональной зависимости $W2(W3)$, синяя — $W1(W2)$, коричневая — $W1(W3)$.

В качестве компромиссного варианта между постановкой со случайным заданием положения ext-P и его позицией, вычисляемой по избранному критерию для набора ДП на HL, на модельных тестах был исследован метод выбора ext-P, использующий декларации **теоремы 1** о наличии в окрестности **о** не менее трех *эллиптических* точек (вычисляемых в пересечении T- и H-поляра), порождаемых неким произвольным полюсом int-P. В качестве int-P целесообразно избрать положение O неявного центра **о** (рис. 19).

Таким образом, позиция ext-P детерминирована, но не связана с HL и с ДП, инцидентными ей. Критерий проективно однозначного выбора из пяти (в данном модельном случае) позиций $\{E1 \div E5\}$ был связан с экстремумом *углового вурфа* для E, поскольку для его оценки всегда доступен проективный пучок четырех лучей (с центром в E): пары внешних касательных к **о** и касательных к каждой из двух криволинейных поляра.

Для модельного случая рис. 19 в согласии с описанным критерием избрана позиция E2, для которой и были проведены (по стандартной схеме) требуемые вычисления, обеспечившие формирование финального отображения. На врезках показан вид триады W-функций и карта отображения $W1(W2)$. В серии тестовых испытаний не возникло проблем с однозначностью выбора ext-P либо с необходимостью отойти от стандартной схемы привлечения W-функций.

Единообразие повестки отчетов (каждый раздел типизирует **о** с его целевой обработкой) требует коснуться итогов модельных испытаний на неосевом **о** типа R_3 для случая, когда позиция ext-P выбирается случайным образом. На рис. 20 изображена та же проекция моделируемого **о**, что и на рис. 19, только теперь получение

целевого описания не требует этапов предварительной обработки **о**: сцена задана предельно лаконично, как “**о** + ext-P”.

Поиск ДП для P дал триаду, описанную в разд. 2 (см. рис. 5): найдены позиции D и d по обе стороны от хорды = поляры AB, что и создало повод вычислить не только все требуемые оценки для полюса P (в качестве первичной позиции), но и дополнить их аналогичным инвариантным описанием теперь уже для вторичного полюса D, что и предъявлено на четырех врезках рис. 20 (для P справа, для D — слева).

Этим модельным примером, эмпирически показавшим работоспособность избранного метода вычисления W-отображений, в том числе и для эклектических постановок, не требующих изменений универсальной схемы вычисления W-функций, завершим раздел и преимущественно экспериментальную часть изложения итогов компьютерного моделирования задачи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Повторим: конструкт ДП имеет истоком теорию полюс-полярного соответствия квадратичных кривых (коник) и базовую теорему взаимности для них (Глаголев, 1963; Моденов, 1969).

Взаимосвязь *полюса и поляры* из мира коник такова: *прямолинейная поляра* соответствует прямой, проходящей через точки касания к эллипсу из внешнего *полюса*. В диспозиции “внешний полюс, внутренняя поляра” однозначная их связь для **о** общего вида неизменна при любых проективных трансформациях **о**, что теряет свою приложимость для **о** в ситуации “внешняя поляра, внутренний полюс”.

Тем не менее из идеи теоремы взаимности удастся вычленить условное правило дуальности отношений. Связь позиций двух полюсов и двух плюккеровых поляра, гарантированная для коник, редуцируется в случае с **о** к связи уже *уникальной*: для некоторой позиции полюса P1 вне **о** можно искать такую позицию P2, что поляра p1 пройдет через ext-P2, а полюс P1 будет принадлежать полюре p2. Эти два полюса нефиксированного *внешнего* расположения стали носителем дуальных свойств в **теореме 2**: “На прямой extL *произвольной* дислокации по отношению ко всякому **о** имеется не менее двух проективно инвариантных ДП”.

Ведущиеся более четверти века попытки предложить методы и схемы дискретной обработки **о** *общего вида*, приемлемые (по устойчивости, точности и вычислительным затратам) в рамках проективно инвариантного их представления в задачах автономного распознавания, по мнению исследователей, не увенчались внушающим

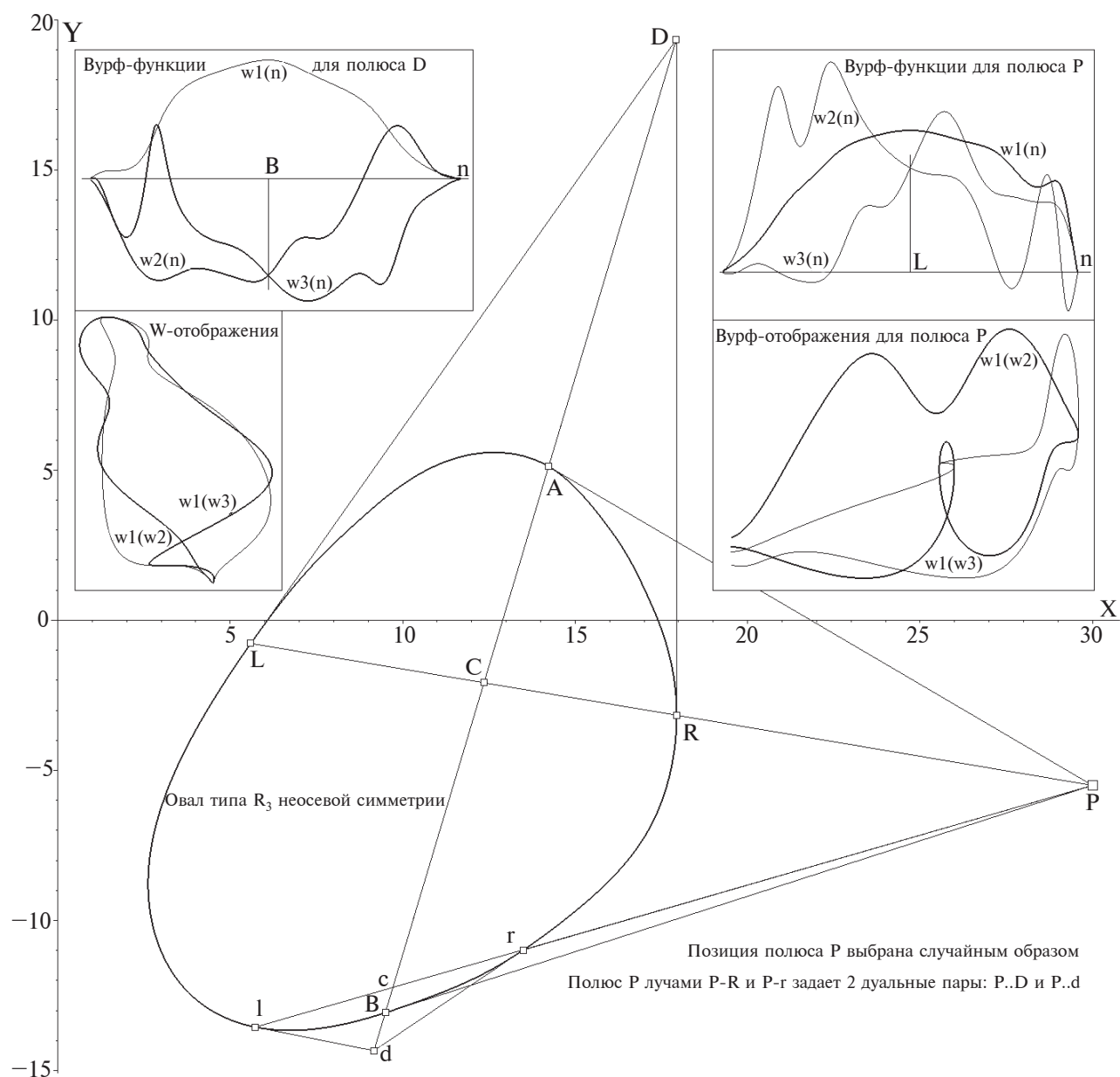


Рис. 20. Итоги вычисления требуемых инвариантных описаний для неосевого $\mathbf{o}$ типа R_3 в случае, когда в сцене “ $\mathbf{o} + \text{ext-P}$ ” позиция P задается случайно (без опоры на анализ скрытых симметрий). “Стартовая” позиция P (как и в рассмотренном случае $\mathbf{o}$ общего вида, см. рис. 5) обеспечивает триаду ДП: $P..D$ и $P..d$, создавая возможность вычисления W -отображений не только для полюса P , но и относительно дополнительного дуального D , что и показано на врезках (справа – для P , слева – для D). Остальные пояснения в тексте.

надежды успехом (Olver, 2001; Hann, Hickman, 2002; Musso, Nicolodi, 2009; Hoff, Olver, 2013). Громоздкость полнопереборных схем (с их неутешительной асимптотической сложности алгоритмов), а главное – координатный шум оптической регистрации $\mathbf{o}$ лишают проблему перспектив разрешения. Процедурный тупик можно обойти приемом расширения сценария задачи – усложнением исходной композиции до вида “ $\mathbf{o} + L$ ”, “ $\mathbf{o} + \text{int-P}$ ” либо “ $\mathbf{o} + \text{ext-P}$ ”.

Востребованность задач автоматического опознавания объектов типа $\mathbf{o}$ побуждает искать эффективные подходы с предложениями различных “полуинвариантов” (Olver, 2001; Hann, Hickman, 2002; Musso, Nicolodi, 2009; Hoff, Olver, 2013).

Например, С. Карлсон (Carlsson, 1996) предложил метод сопоставления $\mathbf{o}$ по пяти точкам касания вписанного в $\mathbf{o}$ эллипса либо по четырем точкам касания к $\mathbf{o}$, образующим гармоническое

отношение, которое можно доопределить для четырех точек на эллипсе. Однако в этих работах схемы и методы детекции проективно устойчивых свойств *симметрии* выпуклой гладкой кривой не рассматриваются.

Симметрии плоских фигур исследуются чаще всего применительно к кривым *заданного аналитического порядка*. Можно привести пример исследования аспектов симметрии алгебраических объектов *шестого* порядка (Itenberg, Itenberg, 2004) либо работы, описывающую свойства и особенности кривых *седьмого* порядка (Brugalle, 2007). Интересны работы по параметризации и нормализации кривых *ротационной* симметрии (Lebmeir, Jorgen, 2008). В цитированных работах представители семейства *о* не рассматриваются, а сам список дублирует таковой из работы (Николаев, 2022).

Сформулируем основные выводы по рассмотренной теме “*Привлечение ДП в задаче проективно инвариантного описания сцен вида “о + ext-P” в форме вурф-отображений*”.

1. Разработаны и испытаны в сериях модельных тестов численные методы решения задачи инвариантного описания *о* для двух версий ее реализации: (1) ext-P задается независимым образом, либо (2) его позиция является продуктом анализа *скрытых* свойств симметрии *о*.

2. Версия (1) успешно протестирована по единой схеме (радиальная W-функция и две тангенциальных) для *о* *общего* вида и имеющих *скрытые симметрии*.

3. Для анализа *скрытых* свойств симметрии предложены и успешно испытаны программы автоматического поиска ДП и их кластеризации для случаев ext-P и принадлежности HL.

4. Впервые исследованы кривые типа R_3 , не имеющие дополнительной *осевой* симметрии, анализ (на HL) ДП которых показал наличие интересных проективных свойств узлов ДП.

5. Дополнительный анализ свойств W-функций *оо* *осевой* симметрии дал возможность (в задаче оценки W-отображений *оо*) включить обработку проекций этих *о* в *общую* схему.

6. Все рассмотренные варианты симметричных *о* не нарушили тезиса *уникального* ext-P.

Предложенные приемы обработки кривых семейства *о* с получением для них проективно инвариантных описаний (в виде вурф-отображений) оригинальны. Прямые и косвенные аналоги схем привлечения ДП (в варианте ext-P либо для ext-L) в задаче репрезентации *о* в классе проективной эквивалентности не обнаружены в доступных базах цитирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимов Г.П., Богданов Д.С., Куратов П.А. Задача проективно инвариантного описания овалов с неявно выраженной центральной и осевой симметрией и принцип двойственности Плюккера. *Труды ИСА РАН*. 2014. Т. 64. № 1. С. 75–83.
- Балицкий А.М., Савчик А.В., Гафаров Р.Ф., Коноваленко И.А. О проективно инвариантных точках овала с выделенной внешней прямой. *Проблемы передачи информации*. 2017. Т. 53. № 3. С. 84–89. <https://doi.org/10.1134/S0032946017030097>
- Глаголев Н.А. *Проективная геометрия*. М. Высш. шк., 1963. 344 с.
- Депутатов В.Н. К вопросу о природе плоскостных вурфов. *Математический сборник*. 1926. Т. 33. № 1. С. 109–118.
- Картан Э. *Метод подвижного репера, теория непрерывных групп и обобщенные пространства*. Сб. Современная математика. Кн. 2-я. М., Л.: Гос. технико-теор. изд-во, 1933. 72 с.
- Моденов П.С. *Аналитическая геометрия*. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969. 699 с.
- Николаев П.П. Метод проективно инвариантного описания овалов с осевой либо центральной симметрией. *Информационные технологии и вычислительные системы*. 2014. № 2. С. 46–59.
- Николаев П.П. О задаче проективно инвариантного описания овалов с симметриями трех родов. *Вестник РФФИ*. 2016. Т. 92. № 4. С. 38–54. DOI: 10.22204/2410-4639-2016-092-04-38-54
- Николаев П.П. Распознавание проективно преобразованных плоских фигур. II. Овал в композиции с дуальным элементом плоскости. *Сенсорные системы*. 2011. Т. 25. № 3. С. 245–266.
- Николаев П.П. Распознавание проективно преобразованных плоских фигур. VIII. О вычислении ансамбля ротационной корреспонденции овалов с симметрией вращения. *Сенсорные системы*. 2015. Т. 29. № 1. С. 28–55.
- Николаев П.П. Распознавание проективно преобразованных плоских фигур. X. Методы поиска октета инвариантных точек контура овала — итог включения развитой теории в схемы его описания. *Сенсорные системы*. 2017. Т. 31. № 3. С. 202–226.
- Николаев П.П. Распознавание проективно преобразованных плоских фигур. XII. О новых методах проективно инвариантного описания овалов в композиции с линейным элементом плоскости. *Сенсорные системы*. 2019. Т. 33. № 1. С. 15–29. <https://doi.org/10.1134/S0235009219030077>
- Николаев П.П. Распознавание проективно преобразованных плоских фигур. XV. Методы поиска осей и центров овалов с симметриями, использующие

- сет дуальных пар либо триады чевиан. *Сенсорные системы*. 2021. Т. 35. № 1. С. 55–78. <https://doi.org/10.31857/S0235009221010054>
- Николаев П.П. Распознавание проективно преобразованных плоских фигур. XVI. Октет проективно стабильных вершин овала и новые методы эталонного его описания, использующие октет. *Сенсорные системы*. 2022. Т. 36. № 1. С. 61–89. <https://doi.org/10.31857/S023500922201005X>
- Савелов А.А. *Плоские кривые. Систематика, свойства, применения*. М.: Гос. изд-во физико-матем. лит-ры, 1960. 293 с.
- Савчик А.В., Николаев П.П. Теорема о пересечении Т-и Н-поляр. *Информационные процессы*. 2016. Т. 16. № 4. С. 430–443.
- Brugalle E. Symmetric plane curves of degree 7: Pseudoholomorphic and algebraic classifications. *Journal fur Die Reine und Angewandte Mathematic (Crelles Journal)*. 2007. V. 612. P. 1–38. <https://doi.org/10.1515/CRELLE.2007.086>
- Carlsson S. Projectively invariant decomposition and recognition of planar shapes. *International Journal of Computer Vision*. 1996. V. 17(2). P. 193–209. <https://doi.org/10.1007/BF00058751>
- Faugeras O. Cartan's moving frame method and its application to the geometry and evolution of curves in the euclidean, affine and projective planes. *Joint European-US Workshop on Applications of Invariance in Computer Vision*. Berlin, Heidelberg. Springer, 1993. P. 9–46. https://doi.org/10.1007/3-540-58240-1_2
- Gardner M. *Piet Hein's Superellipse, Mathematical Carnival. A New Round-Up of Tantalizers and Puzzles from Scientific American*. New York. Vintage Press, 1977. 240–254 p.
- Hann C.E., Hickman M.S. Projective curvature and integral invariants. *Acta Applicandae Mathematica*. 2002. V. 74(2). P. 177–193. <https://doi.org/10.1023/A:1020617228313>
- Hoff D., Olver P.J. Extensions of invariant signatures for object recognition. *Journal of mathematical imaging and vision*. 2013. V. 45. P. 176–185. <https://doi.org/10.1007/s10851-012-0358-7>
- Itenberg I.V., Itenberg V.S. Symmetric sextics in the real projective plane and auxiliary conics. *Journal of Mathematical Sciences*. 2004. V. 119(1). P. 78–85. <https://doi.org/10.1023/B:JOTH.0000008743.36321.72>
- Lebmeir P., Jorgen R.-G. Rotations, translations and symmetry detection for complexified curves. *Computer Aided Geometric Design*. 2008. V. 25. P. 707–719. <https://doi.org/10.1016/j.cagd.2008.09.004>
- Musso E., Nicolodi L. Invariant signature of closed planar curves. *Journal of mathematical imaging and vision*. 2009. V. 35(1). P. 68–85. <https://doi.org/10.1007/s10851-009-0155-0>
- Olver P.J. Geometric foundations of numerical algorithms and symmetry. *Applicable Algebra in Engineering, Communication and Computing*. 2001. V. 11. P. 417–436. <https://doi.org/10.1007/s002000000053>
- Sanchez-Reyes J. Detecting symmetries in polynomial Bezier curves. *Journal of Computational and Applied Mathematics*. 2015. V. 288. P. 274–283. <https://doi.org/10.1016/j.cam.2015.04.025>

Recognition of projectively transformed planar figures. XVII. Using plucker's reciprocity theorem to describe ovals with an external fixed point

P.P. Nikolaev^{1, 2}

¹ Institute for Information Transmission Problems “Kharkevich Institute” RAS,
127994 Moscow, Bolshoy Karetny per., 19

² Smart Engines Service LLC,
117312, Moscow, Prospect 60-Letiya Oktyabrya, 9, Russia

E-mail: nikol@iitp.ru

An approach to a projectively invariant description of a family of ovals (**o**) in scenes where the figure **o** is given in a composition with an external point, P, fixed in its plane is considered, and in cases where **o** has hidden symmetries (central or axial), the position of P is not specified in the form of an additional condition defining the scene, but can be calculated through the symmetry parameters. The invariant description, as a general universal method for numerical processing of compositions like “**o** + ext-P”, is proposed to be implemented in the form of Wurf mappings. The method uses the apparatus of dual pairs (DP) and wurf functions, previously developed and described by us, which are a product of decomposition of statements of the reciprocity theorem proposed by J. Plücker to describe the properties of quadratic curves (conics). Illustrated examples of special cases of the “**o** + ext-P” composition are considered and discussed, actually completing the topic of studying the scenes like “an oval and a linear element of the plane”, which are classified according to the types of symmetry of **o**.

Keywords: oval, center and axis of symmetry, Plücker pole and polar curve, dual pair, harmonic wurf, planar wurf, wurf function, descriptor, Ламй curve

REFERENCES

- Akimova G.P., Bogdanov D.S., Kuratov P.A. Zadacha proektivno invariantnogo opisaniya ovalov s nejavno vyrazhennoj central'noj i osevoj simmetriiej i princip dvojstvennosti Pljukera [Task projectively the invariant description of ovals with implicitly expressed central and axial symmetry and the principle of a duality of Plucker]. *Trudy ISA RAN* [Proceedings of the ISA RAS]. 2014. V. 64(1). P. 75–83. (in Russian).
- Balitsky A.M., Savchik A.V., Gafarov R.F., Konovalenko I.A. O proektivno invariantnykh tochkah ovala s vydelennoj vneshnej pryamoj. [On projective invariant points of oval coupled with external line]. *Problemy peredachi informacii* [Problems of Information Transmission]. 2017. V. 53(3). P. 84–89. (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0032946017030097>
- Glagolev N.A. *Proektivnaya geometriya* [Projective geometry]. Moscow, Vysshaya shkola [High school]. 1963. 344 p. (in Russian).
- Deputatov V.N. K voprosu o prirode ploskostnykh vurfv [On the nature of the plane wurfs]. *Matematicheskij sbornik* [Mathematical collection]. 1926. V. 33(1). P. 109–118. (in Russian).
- Kartan Je. *Metod podvizhnogo repera, teoriya nepreryvnykh grupp i obobshchennye prostranstva. Sb. Sovremennaya matematika. Kniga 2-ya* [The method of a moving ranging mark, the theory of continuous groups and generalized spaces]. Moscow, Leningrad, Gosudarstvennoe tekhniko-teoreticheskoe izdatel'stvo [State technical and theoretical publishing]. 1933. 72 p. (in Russian).
- Modenov P.S. *Analiticheskaya geometriya* [Analytic geometry]. Moscow, Izdatel'stvo moskovskogo universiteta [Moscow University Press]. 1969. 699 p. (in Russian).
- Nikolaev P.P. Metod proektivno invariantnogo opisaniya ovalov s osevoi libo tsentral'noi simmetriiej [A method for projectively-invariant description of ovals having axial or central symmetry]. *Informatsionnye tekhnologii i vychislitel'nye sistemy*. 2014. No. 2. P. 46–59. (in Russian).
- Nikolaev P.P. O zadache proektivno invariantnogo opisaniya ovalov s simmetriyami trekh rodov [A projective invariant description of ovals with three possible symmetry genera]. *Vestnik RFFI* [RFBR Information Bulletin]. 2016. V. 92(4). P. 38–54. DOI: 10.22204/2410-4639-2016-092-04-38-54 (in Russian).
- Nikolayev P.P. Raspoznavanie proektivno preobrazovannykh ploskikh figur. II. Oval v kompozitsii s dual'nym ehlementom ploskosti. [Recognition of projectively transformed planar figures. II. An oval in a composition with a dual element of a plane]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2011. V. 25(3). P. 245–266. (in Russian).
- Nikolayev P.P. Raspoznavanie proektivno preobrazovannykh ploskikh figur. VIII. O vychislenii ansamblya rotacionnoj korrespondencii ovalov s simmetriej vrashheniya [Recognition of projectively transformed planar figures. VIII. On computation of the ensemble of correspondence for “rotationally symmetric” ovals]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2015. V. 29(1). P. 28–55. (in Russian).
- Nikolayev P.P. Raspoznavanie proektivno preobrazovannykh ploskikh figur. X. Metody poiska okteta invariantnykh tochek kontura ovala — itog vklucheniya razvitoi teorii v skhemy ego opisaniya [Recognition of projectively transformed planar figures. X. Methods for finding an octet of invariant points of an oval contour — the result of introducing a developed theory into the schemes of oval description]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2017. V. 31(3). P. 202–226. (in Russian).
- Nikolaev P.P. Raspoznavanie proektivno preobrazovannykh ploskikh figur. XII. O novykh metodakh proektivno invariantnogo opisaniya ovalov v kompozitsii s lineinym elementom ploskosti [Recognition of projectively transformed planar figures. XII. On new methods for projectively-invariant description of ovals in composition with a linear element of a plane]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2019. V. 33(1). P. 15–29. (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0235009219030077>
- Nikolaev P.P. Raspoznavanie proektivno preobrazovannykh ploskikh figur. XV. Metody poiska osej i centrov ovalov s simmetriyami, ispol'zuyushhie set dual'nykh par libo triady chevia [Recognition of projectively transformed planar figures. XV. Methods for searching for axes and centers of ovals with symmetries, using a set of dual pairs of cevian triads]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2021. V. 35(1). P. 55–78. (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0235009221010054>
- Nikolayev P.P. Raspoznavanie proektivno preobrazovannykh ploskikh figur. XVI. Oktet proektivno stabil'nykh vershin ovala i novye metody etalonnogo ego opisaniya, ispol'zuyushchie oktet. [Recognition of projectively transformed planar figures. XIV. The octet of projectively stable vertices of the oval and new methods for its reference description using the octet]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2022. V. 36(1). P. 61–89. (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S023500922201005X>
- Savelov A.A. *Ploskie krivye. Sistematika, svoystva, primeneniya* [Flat curves. Systematics, properties, applications]. M. Gos. izd-vo fiziko-matematicheskoy literatury [Moscow. State publishing house of physical and mathematical literature], 1960. 293 p. (in Russian).
- Savchik A.V., Nikolaev P.P. Teorema o peresechenii T- i H-polyar [The Theorem of T- and H-Polars Intersections Count]. *Informacionnye process* [Information processes]. 2016. V. 16(4). P. 430–443 (in Russian).
- Brugalle E. Symmetric plane curves of degree 7: Pseudoholomorphic and algebraic classifications. *Journal fur Die Reine und Angewandte Mathematic (Crelles Journal)*. 2007. V. 612. P. 1–38. <https://doi.org/10.1515/CRELLE.2007.086>
- Carlsson S. Projectively invariant decomposition and recognition of planar shapes. *International Journal*

- of *Computer Vision*. 1996. V. 17(2). P. 193–209. <https://doi.org/10.1007/BF00058751>
- Faugeras O. Cartan's moving frame method and its application to the geometry and evolution of curves in the euclidean, affine and projective planes. *Joint European-US Workshop on Applications of Invariance in Computer Vision*. Berlin, Heidelberg. Springer, 1993. P. 9–46. https://doi.org/10.1007/3-540-58240-1_2
- Gardner M. *Piet Hein's Superellipse, Mathematical Carnival. A New Round-Up of Tantalizers and Puzzles from Scientific American*. New York. Vintage Press, 1977. 240–254 p.
- Hann C.E., Hickman M.S. Projective curvature and integral invariants. *Acta Applicandae Mathematica*. 2002. V. 74(2). P. 177–193. <https://doi.org/10.1023/A:1020617228313>
- Hoff D., Olver P.J. Extensions of invariant signatures for object recognition. *Journal of mathematical imaging and vision*. 2013. V. 45. P. 176–185. <https://doi.org/10.1007/s10851-012-0358-7>
- Itenberg I.V., Itenberg V.S. Symmetric sextics in the real projective plane and auxiliary conics. *Journal of Mathematical Sciences*. 2004. V. 119(1). P. 78–85. <https://doi.org/10.1023/B:JOTH.0000008743.36321.72>
- Lebmeir P., Jurgen R.-G. Rotations, translations and symmetry detection for complexified curves. *Computer Aided Geometric Design*. 2008. V. 25. P. 707–719. <https://doi.org/10.1016/j.cagd.2008.09.004>
- Musso E., Nicolodi L. Invariant signature of closed planar curves. *Journal of mathematical imaging and vision*. 2009. V. 35(1). P. 68–85. <https://doi.org/10.1007/s10851-009-0155-0>
- Olver P.J. Geometric foundations of numerical algorithms and symmetry. *Applicable Algebra in Engineering, Communication and Computing*. 2001. V. 11. P. 417–436. <https://doi.org/10.1007/s002000000053>
- Sanchez-Reyes J. Detecting symmetries in polynomial Bezier curves. *Journal of Computational and Applied Mathematics*. 2015. V. 288. P. 274–283. <https://doi.org/10.1016/j.cam.2015.04.025>

ЮБИЛЕЙ АЛЕКСЕЯ ИВАНОВИЧА ЧУЛИЧКОВА

26 июня 2024 года исполняется 70 лет профессору физического факультета, заведующему кафедрой компьютерных методов физики Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, доктору физико-математических наук и члену редакционной коллегии журнала “Сенсорные системы” Алексею Ивановичу Чуличкову.

Вся профессиональная биография Алексея Ивановича связана с МГУ. Выпускник физического факультета, посвятивший изучению вопроса применения математических методов обработки изображений свою кандидатскую диссертацию, а диалоговым измерительно-вычислительным системам — докторскую, он и сегодня преподаёт в стенах этого университета. Алексей Иванович знакомит студентов не только с классическими курсами математической статистики и функционального анализа, но и с такими уникальными дисциплинами, как морфологический анализ изображений, теория измерительно-вычислительных систем и математические методы интерпретации физического эксперимента. Алексей Иванович — автор десяти монографий и более 180 научных статей. Работы Алексея Ивановича помогают и молодым исследователям, и зрелым специалистам постигать мир, который так нелегко описать множеством моделей, который столь неустойчив и склонен к переменам. Научная школа Алексея Ивановича ежегодно прирастает отлично защищаемыми под его руководством дипломами и диссертациями.

Помимо строгих физико-математических дисциплин, Алексей Иванович делится и своими ответами на более широкие вопросы: какое отношение имеет наука к философии? стоит ли их соединять или надо противопоставлять? — над которыми все мы размышляем время от времени. С интереснейшими мыслями Алексея Ивановича на эти темы можно познакомиться в лекциях, опубликованных в Интернете.

Редакционная коллегия журнала “Сенсорные системы” поздравляет Алексея Ивановича с юбилеем! Пусть доброе здоровье, новые взятые Вами вершины и успехи Ваших учеников радуют долгие годы!

