= БИОФИЗИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ =

УДК 577.354

МОДЕЛЬ ЭФФЕКТА БРОКА-ЗУЛЬЦЕРА

© 2022 г. С.И. Ляпунов^{*, #}, И.И. Шошина^{**, ***, ##}

*Институт общей физики им. А.М. Прохорова РАН, ул. Вавилова, 38, Москва, 119991, Россия [#]E-mail: dc.cetsil@gmail.com **Санкт-Петербургский государственный университет,

Университетская наб., 7-9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

##E-mail: shoshinaii@mail.ru

***Сибирский федеральный университет, Свободный просп., 82/1, Красноярск, 660041, Россия

Поступила в редакцию 23.12.2021 г.

После доработки 07.02.2022 г.

Принята к публикации 23.08.2022 г.

Феномен Брока–Зульцера – один из аспектов проблемы субъективной деформации реального мира, загадки сознания. Эффект Брока–Зульцера проявляется в превышении субъективной яркости при коротких длительностях стимула. Несмотря на долгую историю изучения, эффект не имеет удовлетворительной теории механизма его возникновения. В работе предложена модель формирования эффекта Брока–Зульцера, основанная на теории треморного модуляционного сигнала в зрительной системе. Также демонстрируется возможность использования эффекта Брока–Зульцера и инструмента для оценки функционального состояния, адаптации и дезадаптации к изменяющимся условиям окружающей среды. Понимание природы явления имеет исключительное теоретическое и практическое значение для различных областей знаний.

Ключевые слова: эффект Брока—Зульцера, модель треморного модуляционного сигнала, яркость, яркость адаптации, теория двух путей, маркер функционального состояния.

DOI: 10.31857/S0006302922060254, EDN: LMRCZK

Феномен Брока–Зульцера – один из аспектов проблемы субъективной деформации реального мира, загадки сознания [1–10]. А. Брока и Д. Зульцер [1] сообщили об этом эффекте в 1902 г. Авторы решали задачу уравнивания кажущейся яркости (светлоты) световой вспышки заданной длительности (тестовое поле) с кажущейся яркостью световой вспышки продолжительностью 1– 2 с (поле сравнения) в условиях темновой адаптации. Эффект состоит в превышении кажущейся яркости тестового поля над полем сравнения (рис. 1).

За более чем столетний период существования с момента открытия эффект Брока—Зульцера неоднократно исследовался и подтверждался как в классических, так и в измененных условиях яркости адаптации, угловых размеров, цвета и формы полей сравнения [2]. Результаты, полученные Брока и Зульцером [1], показаны в табл. 1. для следующих условий эксперимента: яркость адаптации – темнота; искусственный зрачок – 2.5 мм; угловой размер тестового поля — 180 угл. мин; яркость тестового поля -0.8, 5.3, 11.2, 22.4, 32.6 и 40.7 кд/м²; длительность постоянного поля сравнения 2.0 с. При яркости тестового поля менее



Рис. 1. Восприятие импульсных световых полей в соответствии с законом Блонделя-Рэя (кривая *1*) и эффектом Брока-Зульцера (кривая *2*).

Сокращения: ТМС – треморный модуляционный сигнал, ГК – ганглиозные клетки.

Таблица 1. Результаты, полученные Брока и Зульцером

Эффект/Яркость тестового поля, кд/м ²	0.8	5.3	11.2	22.4	32.6	40.7
Коэффициент превышения видимой яркости над установившимся значением	1.2	1.9	2.0	4.6	4.9	5.5
Длительность импульса тестового поля, соответствующая максимальному превышению, мс	125	100	62	45	40	32

0.2 кд/м² эффект Брока–Зульцера отсутствует, а воспринимаемая яркость подчиняется закону Блонделя–Рэя [2].

Эффект Брока–Зульцера позволяет отметить ряд особенностей зрительного восприятия:

 действие суммы нескольких световых импульсов не равно действию одного импульса суммарной длительности, что характеризует нелинейность эффекта;

 воспринимаемая яркость тестового стимула всегда определяется ощущением, которое возникает в конце действия стимула, а не эффективным значением за время действия стимула или за время инерции;

 продолжительность превышения видимой яркости над установленным значением может составлять до 2–4 с.

Несмотря на долгую историю изучения, феномен не имеет удовлетворительной теории механизма его возникновения.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭФФЕКТА БРОКА-ЗУЛЬЦЕРА

Проведем моделирование эффекта Брока-Зульцера с позиций модели контрастной чувствительности зрительной системы, основанной на треморном модуляционном сигнале (далее модель ТМС), подробно изложенной в нескольких предыдущих работах [11-14]. В основу модели ТМС положен факт исчезновения восприятия при остановке изображения на сетчатке, полученный и подробно описанный А.Л. Ярбусом [5]. Из всех движений, совершаемых глазом, в качестве основных движений в модели ТМС приняты тремор и дрейф. Есть две причины этого выбора. Во-первых, из всех движений, осуществляемых глазом, тремор и дрейф являются самыми низкоскоростными (угловая скорость до 0.4 град/с) и не ухудшают пространственное разрешение и контрастную чувствительность зрительной системы. Это означает, что на данных угловых скоростях зрительная система накапливает отношение сигнал/шум без потерь. Во-вторых, тремор и дрейф составляют пару ортогональных движений и имеют соизмеримую угловую скорость, что обеспечивает двухкоординатную модуляцию сигнала.

В качестве меры треморного модуляционного сигнала принята нормированная разность концентрации фотореагента в фоторецепторе в крайних точках тремора. Из этого следует, что источником ТМС являются перепады и градиенты яркости. Постоянная яркость или малые ее изменения в пределах шума спонтанной генерации импульсов действия (спайков) ганглиозной клетки или порога возбуждения нейрона дают нулевое значение сигнала. На перепаде или градиенте яркости ТМС может существовать бесконечно долго. В модели полагается, что именно длительный TMC является основанием лля автоформирования линий возбуждения, которые впоследствии повторяются в высших отделах зрительной системы. Адекватность модели подтверждена для центрального и периферического зрения в большом диапазоне внешних условий – яркости адаптации $(10^{-3}-10^3 \text{ кд/м}^2)$, угловых размеров (1-300 угловых минут) и формы тестовых стимулов (диски, кольца Ландольта, миры Фуко, синусоидальные решетки), времени их предъявления (10^{-5} -5 с). Модель не содержит поправочных коэффициентов и функций во всем диапазоне внешних условий при восприятии различных тестовых стимулов в пороговых и надпороговых условиях.

Временные показатели эффекта Брока–Зульцера определяются показателями фотохимических процессов в рецепторе. Скорость уменьшения концентрации (разложения) фотореагента пропорциональна освещенности *E* и текущей концентрации *c*:

$$\frac{dc}{dt} = -K_1 Ec. \tag{1}$$

Скорость увеличения концентрации (восстановления) фотореагента пропорциональна концентрации в неактивной фазе (1 – с):

$$\frac{dc}{dt} = K_2 \left(1 - c \right). \tag{2}$$

Суммарный процесс, описывающий текущую концентрацию фотореагента как балансное со-

стояние конкурирующих процессов распада и восстановления, имеет следующий вид:

$$\frac{dc}{dt} = -(K_1E + K_2)c + K_2. \tag{3}$$

Числовые значения коэффициентов фотохимической реакции вычисляются для круглого стимула с размером, равным одной угловой минуте, и постоянны во всех внешних условиях вос-

$$\frac{(c_0 - c(t))}{c_0} = (c_0 - c_1) \frac{(1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t))}{c_0} \ge F = \text{const.}$$
(6)

Переход от начального значения c_0 к значению c_1 не происходит мгновенно и требует определенного времени для достижения балансного состояния конкурирующих процессов распада и восстановления. При этом время распада фотореагента в необратимое состояние характеризуется значением порядка одной миллисекунды и переходные процессы в основном определяются временем восстановления фотореагента.

Если соотнести приращение концентрации для бесконечно большого и текущего времени, можно получить выражение для относительного порога восприятия от времени предъявления стимула. Для сравнения представлены выражение (7), полученное согласно модели ТМС, и выражение (8) для закона Блонделя-Рея и Блоха-Шарпантье.

$$K_{u} = \frac{1}{\left(1 - \exp\left(-\left(K_{2} + K_{1}E\right)t\right)\right)},\tag{7}$$

$$K_{u} = \frac{t_{\rm p}}{(t_{\rm p} + 0.21)},\tag{8}$$

где *t*_р – время предъявления стимула.

Значение освещенности Е в плоскости сетчатки, создаваемой яркостью L, находим по следующей зависимости:

$$E = \pi \tau L D p^2 / 4 f^2, \qquad (9)$$

где $D_{\rm p}$ – диаметр зрачка глаза, определяемый по формуле Крауфорда:

$$D_{\rm p} = 5 - 3 \text{th}(0.4 \text{lg} L_{\rm a}).$$
 (10)

Результаты расчета зависимости относительного порога восприятия от времени предъявления стимула представлены на рис. 2.

Выражение (6) имеет важную физическую и физиологическую трактовку. Физическая трактовка проливает свет на формирование отношения сигнал/шум в зрительной системе. Преобразуем выражение следующим образом:

БИОФИЗИКА № 6 2022 том 67

$$c(t) = c_0 + (c_1 - c_0)\exp(-(K_2 + K_1 E_1)t), \qquad (4)$$

где концентрация с определяется по формуле

$$c = \frac{K_2}{K_1 E + K_2} \tag{5}$$

Нормированное приращение концентрации должно быть больше порога нейронного возбужления *F*:

$$\frac{c(t)}{c_0} = (c_0 - c_1) \frac{(1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t))}{c_0} \ge F = \text{const.}$$
(6)

$$dc(t)/c_0 = dc(\infty)/c_0(1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t)), \quad (11)$$

$$TMC(t) = TMC_{\max}(1 - \exp(-(K_2 + K_1E)t)),$$
 (12)

$$SN(t) = 1 - \exp(-(K_2 + K_1 E)t).$$
 (13)

Максимальное, предельное значение ТМС соответствует перепаду яркости физического стимула в крайних точках тремора, преобразованному в пространство концентрации фотореагента, а функция SN(t) описывает временную динамику накопления отношения «сигнал/шум» в зрительной системе. Данная гипотеза, принятая в модели, была убедительно подтверждена при описании порогового восприятия разнообразных стимулов при неограниченном времени наблюдения. Однако при рассмотрении реальных и модельных переходных процессов обнаруживается некоторое расхождение, которое позволяет связать их между собой и, возможно, поможет соединить биофизические экспериментальные данные



Рис. 2. Зависимость относительного порога восприятия от времени предъявления стимула: кривая 1 – закон Блонделя-Рэя и Блоха-Шарпантье; кривая 2 результаты расчета по уравнению (7).

Рис. 3. Временная динамика концентрации фотореагента на частоте тремора: *1* – при треморной модуляции на границе стимула, *2* – при треморной модуляции в поле стимула, *3* – уровень концентрации адаптации, *4* – уровень концентрации стимула.

и модели протекающих в сетчатке процессов с контрастной чувствительностью зрительной системы.

На рис. 3 представлены переходные процессы концентрации фотореагента на границе и в поле стимула при треморной модуляции сигнала. По-ложения фоторецептора на яркостном тесте в крайних точках тремора показаны парами кругов.

На рис. 4 представлены результаты дифференцирования данных предыдущего графика с временным шагом 0.1 мс, для наглядности усиленные в 1000 раз. Представленные зависимости и иллюстрации модели ТМС позволяют описать большое количество экспериментальных данных на уровне «фоторецептор — ганглиозная клетка» и перейти к моделированию эффекта Брока—Зульцера.

Рассмотрим основные выражения модели ТМС для условий экспериментов Брока—Зульцера. Концентрации c_0 соответствует яркости адаптации L_{ad} . Концентрация c_1 соответствует яркости тестирующего поля L_1 . Согласно модели ТМС сигнал формируется на границе стимула, поле суммирования сигнала равно размеру тестового поля N, выраженному в угловых минутах, время накопления сигнала t_{au} определяется частотой тремора. Выражение для ТМС имеет следующий вид:

$$P_{\rm p}(t) = (c_0 - c_1)N(1 - \exp(-(K_2 + K_1E_1)t)). \quad (14)$$

Поскольку при постоянной яркости TMC равен нулю, то выражение для TMC в тестовом поле пропорционально площади $(N-2)^2$ и также равно нулю:

$$P_{\rm s}(t) = (c_0 - c_1)(N - 2)^2 (1 - \exp(-(K_2 + K_1 E_1)t)).$$
(15)

Но в тестовом поле есть временной сигнал, обусловленный переходным процессом от уровня c_0 к уровню c_1 (далее сигнал переходного процесса). Логично предположить, что глаз не в состоянии определить источник сигнала и суммирует все временные изменения. Сигнал переходного процесса равен производной от переходного процесса умноженной на временной интервал t_{au} и пропор-

ционален площади тестового поля $(N-2)^2$. Согласно формуле (12) выражение для сигнала переходного процесса с учетом функции SN(t) имеет вид:

Рис. 4. Временная динамика приращения концентрации фотореагента: *1* – при треморной модуляции на границе стимула, *2* – при треморной модуляции в поле стимула.

$$P_{t}(t) = (c_{0} - c_{1})(N - 2)^{2} \exp(-(K_{2} + K_{1}E_{1})t)(K_{2} + K_{1}E_{1})t_{au}(1 - \exp(-(K_{2} + K_{1}E_{1})t)).$$
(16)

Поскольку сравнение сигналов должно происходить на равном временном интервале, то данный интервал принимается равным периоду треморных колебаний, что для нормальной частоты тремора 87 Гц составляет 11.5 мс:

$$t_{\rm au} = 1/f_{\rm tr}.\tag{17}$$

На рис. 5 представлены результаты расчетов эффекта Брока–Зульцера на основе модели ТМС по формулам (14–17). Эффект Брока–Зульцера также можно наблюдать для темных тестовых полей на светлом фоне (рис. 5в). Его экспериментально наблюдал Г. Дж. Бартон с коллегами [15] в 1977 г., но не нашел объяснения данному эффекту. В этих условиях эффект характеризуется меньшими значениями видимого снижения яркости и незначительным смещением вправо от минимумов.

Таким образом, с точки зрения модели ТМС эффект Брока–Зульцера определяется соотношением треморного модуляционного сигнала P_p , сформированного на контурах тестового поля и площадного сигнала переходного процесса поля сравнения P_t .

Такой взгляд значительно проясняет и упрощает физическую природу процессов, происходящих в зрительной системе при формировании эффекта Брока—Зульцера, и может внести свой вклад в теорию зрительного восприятия. Проанализируем результаты моделирования. Интенсивность эффекта Брока—Зульцера определяется весом составляющей временной области P_t (согласно формуле (16)). Первым фактором, определяющим вес P_t , является разница в концентрациях фотореагента, соответствующая яркости адаптации и яркости тестового поля. Следует отметить, что это не разница в яркости, а именно разница в концентрации, так как установившееся значение концентрации в диапазоне яркости 0.001–1.0 кд/м² практически не меняется. Следовательно, согласно модели ТМС, глубина адаптации к темноте не является значимым фактором. Зависимость концентрации флотационного агента от яркости адаптации с учетом функции зрачка глаза показана на рис. 6. Границы существования эффекта лежат в диапазоне яркости 1.0–1000.0 кд/м².

Второй фактор – угловой размер тестового поля и поля сравнения. Результаты моделирования зависимости эффекта Брока–Зульцера от углового размера тестового поля показаны на рис. 7. При уменьшении размеров тестового поля наблюдается уменьшение коэффициента превышения видимой яркости, при этом максимум кривой смещается вправо. Для яркости тестового поля 40.7 кд/м² значительное увеличение эффекта начинается при угловых размерах тестового поля, начиная с 60–90 угловых минут. По результатам моделирования для получения выраженного эффекта Брока–Зульцера следует использовать тестовые поля с угловым размером 120–180 угловых минут.

Рис. 5. Результаты моделирования эффекта Брока–Зульцера на основе модели ТМС. Зависимость эффекта Брока– Зульцера от яркости тестового поля: (а) – яркость адаптации 0.001 кд/м², (б) – яркость адаптации 1000 кд/м². Яркость тестового поля по табл. 1: кривая I - 0.8 кд/м², кривая 2 - 5.3 кд/м², кривая 3 - 11.2 кд/м², кривая 4 - 22.4 кд/м², кривая 5 - 32.6 кд/м², кривая 6 - 40.7 кд/м².

Рис. 6. Зависимость концентрации флотационного агента от яркости адаптации с учетом функции зрачка глаза.

ЭФФЕКТ БРОКА–ЗУЛЬЦЕРА КАК МАРКЕР ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ

Зависимость эффекта Брока-Зульцера от яркости, длительности, размера и пространственной локализации тестового поля при центральной и периферической стимуляции представляет интерес для обоснования результатов исследований механизмов зрительного восприятия с позиций теории двух потоков [16, 17]. Теория основана на представлении о структурно-функциональной организации сетчатки и классификации ганглиозных клеток (ГК). Подавляющее большинство ГК сетчатки дает начало двум основным потокам передачи информации из каудальных во фронтальные зоны коры [18]. Речь идет о магноцеллюлярной и парвоцеллюлярной системах, нейроны которых формируют соответственно дорсальную (теменную) и вентральную (височную) систему передачи информации. Примерно 70% всей популяции ГК сетчатки составляют нейроны парвоцеллюлярной системы (Р-системы) и 10% – магноклеточной системы (М-системы). Свойства ГК, которые образуют эти системы, согласуются с факторами, определяющими возникновение эффекта Брока-Зульцера. Поэтому представляет интерес использование эффекта Брока-Зульцера для изучения свойств и функций этих систем. О свойствах нейронов в рассматриваемых системах известно следующее.

Магноцеллюлярная система берет начало от крупных ГК сетчатки (аналогов фазических Y-клеток) с большими рецептивными полями, высокой чувствительностью к контрасту (ниже 16%) и специфичностью для высоких временных и низких пространственных частот [19], которые передают широкополосный, в основном ахроматический сигнал на М-слои латерального колен-

Рис. 7. Зависимость эффекта Брока–Зульцера от углового размера тестового поля. Обозначения: яркость тестового поля 40.7 кд/м²; размер поля от 30 до 180 угловых минут: кривая 1 - 180 угловых минут, кривая 2 - 150, кривая 3 - 120, кривая 4 - 90, кривая 5 - 60, кривая 6 - 30 угловых минут.

чатого ядра таламуса (LGN) и далее до слоев $4C\alpha$ и 6 области V1 зрительной коры [18–22]. Клетки этого пути реагируют на включение стимула, мерцание и доминируют на периферии сетчатки, тем самым обеспечивая периферическое зрение.

Парвоцеллюлярная система берет начало от малых ГК сетчатки — Р-клеток, аналогов тонических Х-клеток, наиболее плотно расположенных в центральной ямке, с небольшими рецептивными полями, низкой скоростью аксональной проводимости, несущих информацию о красно-зеленой части спектра к Р-слоям латерального коленчатого ядра таламуса (LGN), которые, в свою очередь, проецируются на $4C\beta$ и 6 слои V1 области зрительной коры [18, 20-22]. Клетки Р-пути имеют низкую чувствительность к контрасту (они реагируют при насыщении контраста более 16%), при этом они специфичны к восприятию высоких пространственных (выше 7,0 цикл/градус) и низких временных частот [18-21].

Отростки нейронов магноцеллюлярной системы из первичной зрительной коры дают проекции в основном в область V5/MT экстрастриарной коры, которая специфична к восприятию движения. Проекции нейронов Р-системы направлены в область V4 нижней височной коры, детекторные нейроны которой обеспечивают восприятие деталей и объектное зрение. Нейроны магносистемы, отростки которых направляются преимущественно к дорзальному потоку, обрабатывают информацию о стереопсисе, контуре, положении в пространстве, движении и его направлении [23], обеспечивают пространственное зрение [24, 25] и глобальное описание изоб-

ражения [20, 24]. Нейроны парвоцеллюлярной системы, которые формируют вентральный путь, играют ведущую роль в передаче информации о цвете, процессах различения отдельных предметов и деталей объектов, то есть локальном анализе поля зрения [23, 24]. Подводя итог, важно отметить, что системы обеспечивают разный уровень детализации и скорости передачи информации [25]: М-система – менее 100 мс, Р-система – более 100 мс.

Экспериментальные данные показывают, что М- и Р-системы не являются полностью независимыми [26, 27], поэтому согласованность взаимодействия этих систем имеет фундаментальное значение [28]. Эффект Брока—Зульцера может стать инструментом, который позволит не только изучать функциональное состояние этих систем в разных условиях, но также, что немаловажно, служить маркером дисбаланса в их взаимодействии. На сегодняшний день контрастная чувствительность нейронов этих систем в разном диапазоне пространственных частот наиболее активно используется для оценки состояния магнои парвоцеллюлярной системы.

Результаты исследований контрастной чувствительности при адаптации к экстремальным воздействиям [29] и на моделях психопатологии [28, 30-31] указывают на изменение характера взаимодействия магно- и парвоцеллюлярной систем. Взаимодействие магно- и парвоклеточной систем обеспечивает целостность восприятия, как неотъемлемое условие построения мозгом объективной внутренней картины внешнего мира, определяющей поведение. При адаптации к экстремальным воздействиям и срыве адаптации в условиях первого психотического эпизода контрастная чувствительность зрительной системы изменяется в диапазоне низких пространственных частот, к восприятию которых более специфичны нейроны магноклеточной системы, формирующей дорзальный путь. Анализ полученных данных с позиций теории треморно-модуляционного сигнала (ТМС), которая также раскрывает природу эффекта Брока-Зульцера, позволяет предположить, что смещение баланса в сторону активности магноклеточной системы приводит к увеличению поля суммирования сигнала и увеличению коэффициента превышения видимой яркости, т. е. увеличению эффекта Брока-Зульцера. Другими словами, чем более выражен сдвиг в сторону активности магноклеточной системы, тем выше и влево будет смещен график, отражающий эффект Брока-Зульцера. Таким образом, полученные физиологические данные [28] интерпретируются нами с позиций модели треморномодуляционного сигнала, что позволяет объяснить движение точки максимальной контрастной чувствительности в экстремальных условиях функционирования и продемонстрировать возможность использования эффекта Брока–Зульцера в качестве маркера и инструмента для оценки функционального состояния и степени рассогласования между магно- и парвоцеллюлярной системами.

выводы

Нами предложена модель формирования эффекта Брока-Зульцера, основанная на теории треморного модуляционного сигнала в зрительной системе. Этот взгляд значительно проясняет и упрощает представления о физической природе процессов, происходящих в зрительной системе при формировании эффекта Брока-Зульцера. Показана возможность использования эффекта Брока–Зульцера в качестве маркера и инструмента оценки функционального состояния, адаптации организма к изменяющимся условиям окружающей среды. Понимание природы этого явления имеет исключительное теоретическое и практическое значение для различных областей знаний физики, философии, психологии, медицины и др.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Это исследование не получало какого-либо специального гранта от финансирующих агентств в государственном, коммерческом или некоммерческом секторах.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. A. Broca and D. Sulzer, J. Physiol. Pathol. Générale, 4, 632 (1902).
- 2. Р. М. Мещерский, Эффект Брока-Зульцера (Наука, М., 1985).
- 3. S. M. Berman and A. L. Stewart, Biol. Cybernetics, 34, 171 (1979).
- D. M. Eagleman, J. E. Jacobson, and T. J. Sejnowski, Nature, 428 (6985), 854 (2004).
- 5. А. Л. Ярбус, Роль движений глаз в процессе зрения (Наука, М., 1965).
- R. Knight, C. Mazzi, and S. Savazzi, Exp. Brain Res., 233 (12), 3527 (2015).
- T. Jaeger and C. Kraemer, Perceptual Motor Skills, 51 (3), 945 (1980).
- A. Gorea and C. W. Tyler, Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 110 (15), 1330 (2013).
- 9. H. Rieiro, S. Martinez-Conde, A. P. Danielson, et al., Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **109** (48), 19828 (2012).

- V. Kalnysh and A. Shvets, Ukr. J. Occupational Health, 3 (48), 10 (2016).
- 11. S. I. Lyapunov, J. Optical Technol., 85 (2), 100 (2018).
- 12. S. I. Lyapunov, J. Optical Technol., 84 (1), 16 (2017).
- 13. S. I. Lyapunov, 84 (9), 613 (2017a).
- 14. S. I. Lyapunov, J. Optical Technol., 81 (6), 349 (2014).
- 15. G. J. Barton, S. Nagshineh, K.H. Ruddock, Biol. Cubern. 27 (4), 189 (1977).
- L. G. Ungerleider and M. Mishkin, In *Analysis of Visual Behavior*, Ed. by D. J. Ingle, M. A. Goodale, and R. J. W. Mansfield (MIT Press, Cambridge, 1982), pp. 549–586.
- M. A. Goodale and A. D. Milner, Trends Neurosci., 15 (1), 20 (1992).
- J. J. Nassi and E. M. Callaway, Nat. Rev. Neurosci., 10 (5), 360 (2009).
- A. M. Derrington and P. Lennie, J. Physiol., 3 (57), 219 (1984).
- D. H. Hubel and T. N. Wiesel, J. Comp. Neurol., 146 (4), 421 (1972).
- E. Kaplan and R. M. Shapley, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 83, 2755 (1986).

- 22. W. H. Merigan and J. H. R. Maunsell, Ann. Rev. Neurosci., **16**, 369 (1993).
- 23. M. S. Livingston and D. H. Hubel, Science. **240**, 740 (1988).
- 24. D. J. Calderone, M. J. Hoptman, A. Martinez, et al., Cereb. Cortex, **23**, 1849 (2013).
- 25. E. Kaplan and E. Benardete, Progr. Brain Res., **134**, 17 (2001).
- 26. E. H. F. de Haan, S. R. Jackson, and T. Schenk, Cortex, **98**, 1 (2018).
- 27. E. Freud, M. Behrmann, and J. C. Snow, Open Mind: Discoveries in Cognitive Science. **4**, 40 (2020).
- 28. И. И. Шошина и Ю. Е. Шелепин, Механизмы глобального и локального анализа зрительной информации при шизофрении (BBM, СПб., 2016).
- 29. I. I. Shoshina, I. S. Sosnina, K. A. Zelenskiy, et al., Biophysics, **65** (4), 681 (2020).
- 30. I. I. Shoshina, Y. E. Shelepin, E. A. Vershinina, and K. O. Novikova, Human Physiol., **41** (3), 251 (2015).
- I. I. Shoshina, Y. E. Shelepin, S. A. Konkina, et al., Neurosci. Behav. Physiol., 44, 244 (2014).

A Model of the Broca-Sulzer Effect

S.I. Lyapunov* and I.I. Shoshina**, ***

*Prokhorov General Physics Institute, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 38, Moscow, 119991 Russia

**Saint-Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7-9, St. Petersburg, 199034 Russia

***Siberian Federal University, Svobodny prosp. 82/1, Krasnoyarsk, 660041 Russia

The Broca–Sulzer phenomenon is one of the aspects of the problem of individual differences in the perception of visual world, the mystery of consciousness. The Broca–Sulzer effect occurs when brightness enhancement is observed under the stimulus condition over a short period. Although this effect has been studied for a long time, there is no satisfactory theory of the occurrence mechanism. In this paper, a model for the formation of the Broca–Sulzer effect based on the theory of the tremor signal modulation in the visual system is proposed. Also, this paper demonstrates the possibility of applying the Broca–Sulzer effect as a marker and a tool for assessing the functional state, adaptation and maladaptation to changing environmental conditions. Understanding the nature of the phenomenon has exceptional theoretical and practical significance for various fields of knowledge.

Keywords: Broca–Sulzer effect, model of tremor modulation signal, brightness, brightness of adaptation, theory of two pathways, marker of functional state