УДК 543.4 (045)

# ЧАСТОТНЫЕ И ВРЕМЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ НАСЕКОМЫХ В ОПТИЧЕСКОМ ДИАПАЗОНЕ

© 2023 г. С.И. Зиенко<sup>\*, #</sup>, В.Л. Жбанова<sup>\*, ##</sup>

\*Филиал Национального исследовательского университета «МЭИ» в Смоленске, Энергетический проезд, 1, Смоленск, 214013, Россия <sup>#</sup>E-mail: stanislav-zienko@rambler.ru <sup>##</sup>E-mail: vera-zhbanova@eandex.ru Поступила в редакцию 27.01.22 г. После доработки 29.06.22 г. Принята к публикации 14.09.22 г.

Исследованы свойства монохромной, дихромной и трихромной зрительной системы насекомого в частотной и временной области. В основе метода исследования лежит представление оптической среды зрительной системы насекомого в виде динамического звена, имеющего вход и выход. Для аппроксимации спектральных кривых применена функция Гаусса. Исследование инерционных свойств такого звена во временной области выполнено путем подачи на его вход сигналов в форме δ-функции или единичной функции. Установившиеся вынужденные колебания на выходе исследуемого динамического звена определяются при подаче на вход гармонического воздействия. Предложена методика построения кривых спектральной чувствительности для монохромного, дихромного и трихромного зрения насекомых в частотной области, установлено, что спектры обладают свойствами сверхширокополосных сигналов. Обнаружено, что динамическое звено зрительной системы насекомого обладает свойством усиления оптического сигнала на участках ультрафиолета и синей части спектра во временной и частотной области. Выявлено, что при частоте равной и выше частоты диэлектрической релаксации оптическая среда зрительной системы насекомого не реагирует на электромагнитное излучение. Это явление в наибольшей степени проявляется в ультрафиолетовой и синей части спектра. Установлено, что показатель широкополосности оптических сигналов µ изменяется от 0.41 до 1.21, таким образом, зрительная система насекомого обладает сверхширокополосными свойствами. Показано, что число периодов световых колебаний в зрительной системе насекомых, имеющей спектр в форме кривой Гаусса, связано с показателем µ простым соотношением. Выявлено, что при частоте, равной и выше частоты диэлектрической релаксации, оптическая среда зрительной системы насекомого не реагирует на электромагнитное излучение. Это явление в наибольшей степени проявляется в ультрафиолетовой и синей части спектра. Полученные новые знания могут найти применение при создании матричных твердотельных фотоприемников в ультрафиолетовой и синей части спектра.

Ключевые слова: монохромное зрение, насекомые, спектр, динамическое звено, импульсная характеристика, переходная характеристика.

DOI: 10.31857/S0006302923010106, EDN: OAIXWK

Насекомые – крупнейшая группа живых организмов, населяющих нашу планету. Несмотря на различный образ жизни устройство зрительной системы почти у всех насекомых одинаково: это фасеточный глаз [1–4]. Он состоит из омматидий – отдельных глазков, которые смотрят в различных направлениях. В каждом омматидии есть своя линза; она фокусирует свет на нескольких фоторецепторных клетках, объединенные в зрительную палочку. Свет, воздействуя на эти клетки, вызывает последовательность нервных импульсов, передаваемых в мозг насекомого по зрительному нерву. Очевидно, основное преимущество фасеточного глаза состоит в том, что такой глаз обладает большим углом обзора. Многим же млекопитающим, и человеку в том числе, приходится поворачивать голову. Однако за такое преимущество глазу насекомого пришлось пожертвовать резкостью изображения, ведь резкость зависит от диаметра отверстия, через которое свет входит в оптическую систему. Острота зрения или разрешающая способность характеризует способность глаза различать степень расчлененности объектов, в том числе отличать две точки от одной более крупной. Для фасеточного глаза существует простая зависимость между расстоянием до объекта и числом различимых деталей: чем ближе объект, тем больше деталей видит насекомое.

Характерно то, что зрительные клетки, как и твердотельные фотополупроводниковые материалы, поглощают фотоны определенной энергии, отраженные окружающими предметами или исходящие непосредственно от источника. Они воспринимают лучистую энергию в определенном диапазоне длин волн и отличают свет от теплового воздействия лучей. Зрительную клетку фасеточного глаза может возбудить единичный фотон, кроме того, она обладает свойством анализа поляризации света и восприятия, невидимых человеком лучей на определенной длине волны.

Цветовое зрение насекомых основано на использовании двух или трех фотоприемников с разными спектральными характеристиками. Под фотоприемниками понимают определенный тип фоторецепторов со специфическим зрительным пигментом. Спектральная чувствительность фотоприемника определяется свойствами зрительного пигмента и условиями проникновения света к фоторецепторам.

Для различения цветов необходимо присутствие максимум двух фотоприемников. Однако фасеточные глаза термитов имеют только один фотоприемник, поэтому они неспособны к цветовому зрению. В связи с этим условно выделяют три типа зрения: монохромное, дихромное и трихромное. Их графики, построенные по данным работы [3], представлены на рис. 16, в.

Максимальная чувствительность единственного фотоприемника термитов проявляется при излучении с длинной волны около 500 нм (рис. 1а). У жуков-бронзовок в наличии два фотоприемника, поэтому они способны к цветовому зрению (рис. 1б). Существуют насекомые, которые способны различать цвета только одной (верхней или нижней) половинкой фасеточного глаза. Так, у стрекозы единственный фотоприемник верхней половины глаза обнаруживает максимум светочувствительности в области 420 нм, в нижней его половине найдены два фотоприемника с пиками чувствительности при 515 и 619 нм (рис. 1в).

Для упрощения анализа на рис. 1 выделены три характерных участка длин волн: А – первый, Б – второй и В – третий. Анализ кривых, изображенных на рис. 1, показывает, что спектральные кривые на участках Б по форме близки к друг другу и, следовательно, насекомые разного происхождения имеют одинаковую светочувствительность. Участок А на рис. 16 расположен в ультрафиолетовом диапазоне, невидимом для человека. В то же время у насекомых спектр для красного цвета, в отличие от глаза человека, здесь отсутствует. В настоящее время установлено, что у

БИОФИЗИКА том 68 № 1 2023



**Рис. 1.** Графики относительной спектральной чувствительности глаз насекомых разных типов зрения: монохромного (а), дихромного (б) и трихромного (в).

большинства насекомых есть ультрафиолетовый, синий и зеленый фоторецепторы.

Особенностью света, в котором протекает процесс зрительного восприятия насекомыми,



**Рис.** 2. Дифференциальная функция распределения монохромного зрения насекомого в диапазоне частот G(f) (сплошная кривая); аппроксимация функции G(f) кривыми Гаусса (кривые 1 и 2); Or – огибающая спектра; 3 – аппроксимация одной кривой Гаусса, 4 – групповое время задержки.

являются его малые временные интервалы. Например, для длины волны 600 нм (оранжевый цвет), период колебаний равен ~2 фс, что соответствует фемтосекундному масштабу времени. Это означает фактически полную реализацию возможностей оптического сигнала. Один период оптического колебания — предельная длительность светового импульса и одновременно предельная «скорость» оптического отклика материальной среды.

Оптика импульсов из малого числа колебаний светового поля интересна как с фундаментальной, так и с прикладной точки зрения. Надо иметь в виду, что фемтосекундные оптические импульсы, содержат внутри себя всего несколько периодов электромагнитных колебаний [5, 6]. В литературе эти вопросы практически не рассматривались. Между тем решение этих задач имеет большой научный и практический интерес.

Цель работы заключается в исследовании зрительной системы насекомых различного происхождения в частотной и временной области. В рамках цели были поставлены следующие задачи:

 построение кривых спектральной чувствительности зрения насекомых в диапазоне частот;

 исследование импульсных и переходных характеристик динамического звена;

 изучение частотных характеристик динамического звена.

Следует учесть, что в-основном биологические системы имеют нелинейную зависимость согласно психофизиологическому закону Вебера-Фехнера. И зрительная система насекомых – не исключение. При решении поставленных задач в исследовании будет применяться необходимый математический аппарат, в том числе — линейный.

#### ПОСТРОЕНИЕ КРИВЫХ СПЕКТРАЛЬНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ЗРЕНИЯ НАСЕКОМЫХ В ДИАПАЗОНЕ ЧАСТОТ

Вначале рассмотрим процесс построения кривой спектральной чувствительности для монохромного зрения насекомых. Переход от шкалы длин волн к шкале энергии выполняли по формуле  $E = 1240/\lambda$ , где  $\lambda$  в нм и E в эВ (рис. 2). Затем находили начальное значение энергии  $E_0$ , при котором интенсивность равна нулю. В данном случае  $E_0 = 1.945$  эВ.

После этого переходили к шкале частот. Ее находили следующим образом. Из шкалы энергии *E* вычитали энергию  $E_0$ , в результате получали шкалу локальной энергии  $E - E_0$ . Затем учитывали переход от энергии E к энергии  $E - E_0$  с помощью коэффициента  $m = E_n/(E_n - E_0)$ , где  $E_n$  – энергия, соответствующая пику спектральной кривой; рассчитывали частоту по формуле: f = mv. Здесь  $v = (E - E_0)/h$ ,  $h = 4.1 \cdot 10^{-15}$  эВ·с – постоянная Планка. Окончательно имеем  $f = (m/4.1) \cdot (E - E_0) \cdot 10^{15}$  Гц. В расчете за единицу частоты принимали величину равную  $10^{15}$  Гц [7, 8]. По такой же методике строили частотные спектры для дихромного (кривая Б) и трихромного (кривая B) зрения насекомых (рис. 3а,6).

Что касается спектров дихромного (кривая А, рис. 1б) и трихромного (кривые А и Б, рис. 1в) зрения, они содержат фононную компоненту. Для ее устранения переходили от шкалы длин волн к шкале частот. В качестве примера рассмотрим процесс преобразования кривой А (рис. 16). На рис. 4 показана спектральная кривая А в частотном диапазоне, нормированная по площади, равной единице. Для того чтобы вычесть линейный наклонный фон из исходного спектра, задавали значение функции в виде уравнения прямой: y = kx + b. Для данных указанных на рис. 4, значение k = 2.9 и b = -0.52. В этом случае базовая линия имеет вид пунктирного отрезка прямой 1. Результат вычитания, выполненный с помощью математического пакета Origin [9], представлен на рис. За в виде кривой А. Аналогичным образом строили спектральные кривые А и В, изображенные на рис. 1в.

Спектры, изображенные на рис. 2 и 3а,б, нормировали по площади, равной единице. Другими словами, выполнялось условие нормировки:

$$\int_0^\infty G(f)df = 1.$$
 (1)



**Рис. 3.** Дифференциальные функции распределения дихромного (а) и трихромного (б) зрения насекомых в диапазоне частот.

Важным параметром спектральной линии является ее ширина, которая является мерой ее немонохроматичности. Если  $\Delta f/f_m << 1$ , то колебания во времени описываются гармонической функцией.

Вместе с тем, когда  $\Delta f u f_m$  сопоставимы по величине, в оптике нет четкого определения характерной величины их отношения. В то же время в радиотехнических приложениях для оценки ширины спектра вводится показатель широкополосности, который определяется из следующего соотношения [10]:

$$\mu = \frac{\Delta f}{f_m} = \frac{f_{\text{макс}} - f_{\text{мин}}}{\left(f_{\text{макс}} + f_{\text{мин}}\right)/2},$$
(2)

где  $f_m$ ,  $f_{\text{мин}}$  и  $f_{\text{макс}}$  – средняя, минимальная и максимальная частоты энергетического спектра,  $\Delta f = f_{\text{макс}} - f_{\text{мин}}$  – ширина полосы частот сигнала на его полувысоте. Численные значения спектральных кривых, изображенных на рис. 2 и 3а,6, и вспомогательных данных ( $E_0$  и *m*), используемых при их построении, представлены в табл. 1.

Сигналы в диапазоне  $0.25 \le \mu \le 2$  называют сверхширокополосными. При этом сверхширокополосные сигналы с  $\mu = 2$  относятся к видеосигналам, с  $0.1 \le \mu \le 0.2 - \kappa$  широкополосным и с  $\mu \le 0.001 - \kappa$  узкополосным.

Узкополосные и сверхширокополосные сигналы существенно отличаются друг от друга. Узкополосные синусоидальные сигналы обладают уникальными свойствами. При таких широко используемых преобразованиях, как сложение, вычитание, интегрирование, дифференцирование их форма остается прежней. Здесь и далее под формой понимается закон изменения сигнала во времени. Преобразованные сигналы могут различаться только амплитудой и сдвигом во времени. В противоположность им у сверхширокополосного сигнала при указанных (и других) преобра-

Тип зрения	Участок	$f_m$ , ×10 <sup>15</sup> Гц	∆ <i>f</i> , ×10 <sup>15</sup> Гц	<i>H</i> , отн. ед.	<i>E</i> <sub>0</sub> , эВ	т	μ	<i>f<sub>r</sub></i> , ×10 <sup>15</sup> Гц
Монохромное	А	0.60	0.52	1.77	1.94	4.61	0.86	0.81
Дихромное	А	0.57	0.34	2.91	1.80	2.27	0.60	0.43
	Б	0.60	0.57	1.68	1.94	4.61	0.9	0.89
Трихромное	А	0.76	0.33	2.96	1.80	8.64	0.43	0.37
	Б	0.55	0.65	1.43	2.15	3.80	1.18	0.80
	В	0.49	0.61	1.50	1.95	5.00	1.21	0.69

Таблица 1. Основные параметры спектральных кривых насекомых в частотной области



Рис. 4. Задание базовой линии (пунктир) в виде линейной функции.

зованиях изменяются не только параметры, но и форма [11, 12]. В табл. 1 приведены рассчитанные по формуле (3) значения  $\mu$  для разных типов зрения насекомых. Можно видеть, что величина  $\mu$ находится в диапазоне  $1.21 \ge \mu \ge 0.43$ , и по определению зрительная система насекомых разного типа обладает свойствами сверхширокополосных сигналов.

#### ИМПУЛЬСНЫЕ И ПЕРЕХОДНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ДИНАМИЧЕСКОГО ЗВЕНА

Оптическую среду зрительной системы насекомого удобно представить для анализа в виде динамического звена, имеющего вход и выход. Во временной области для исследования инерционных свойств такого звена выполняют путем подачи на его вход сигналов в форме  $\delta$ -функции или единичной функции 1(*t*). Реакцию звена на  $\delta$ -функцию называют импульсной (временной) характеристикой *g*(*t*), а на единичную функцию 1(*t*) – переходной характеристикой *h*(*t*). Функции *g*(*t*) и *h*(*t*) связаны между собой соотношением:



**Рис. 5.** Модуль (кривая 1) импульсной характеристики и мнимая компонента (кривая 2) комплексной импульсной характеристики монохромного зрения насекомого. Сплошная линия – численный расчет, пунктир – аппроксимация кривой Гаусса.

$$h(t) = \int_0^t g(t)dt.$$
 (3)

Импульсную (временную) характеристику находят по формуле обратного преобразование Фурье:

$$g^{*}(t) = \int_{0}^{\infty} G(f) \exp(-2\pi f t) df.$$
 (4)

Вначале решение интеграла (5) выполнено численным методом для монохромного зрения (функция G(f), рис. 2). Результаты расчета для модуля импульсной характеристики приведены на рис. 5 (кривая 1). Численный метод дает высокую точность расчета, но не позволяет установить влияние параметров частотного спектра ( $f_m$  и  $\Delta f$ ) на временные характеристики переходного процесса. Для установления их влияния аппроксимируем функцию G(f) одной кривой (кривая 3 на рис. 2) и двумя кривыми Гаусса (пики 1 и 2 на

Число кривых Гаусса	Номер кривой на рис. 2	Площадь, отн. ед.	Пик, ×10 <sup>15</sup> Гц	Ширина, ×10 <sup>15</sup> Гц	Амплитуда, отн. ед.
1	3	0.99	0.62	0.44	1.78
2	1	0.56	0.54	0.41	1.31
	2	0.44	0.76	0.49	0.82

Таблица 2. Параметры аппроксимации частотного спектра монохромной системы зрения

рис. 2) [13]. Параметры аппроксимации приведены в табл. 2.

Когда спектр описывается одной кривой Гаусса (2), модуль импульсной (временной) характеристики g(t) может быть получен из решения соотношений (2) и (4) в аналитическом виде [14]:

$$g(t) = C \exp(-at^2), \tag{5}$$

где коэффициент C = 1 – амплитуда импульсной характеристики, параметр  $a = 3.5\Delta f^2$ . Из соотношения (6) можно видеть, что форма импульсной (временной) характеристики определяется шириной спектра  $\Delta f$  и не зависит от пиковой частоты. Расчетная графическая зависимости g(t), построенная с учетом данных табл. 2, приведены на рис. 5 в виде кривой *3*.

В случае аппроксимации спектра двумя кривыми Гаусса импульсная (временная) характеристика имеет вид [15–17]:

$$g(t) = \{A_1^2(t) + A_2^2(t) + 2A_1(t)A_2(t)\cos(2\pi\Omega t)\}^{1/2}, (6)$$
  
rge  $A_1(t) = C_1\exp(-\alpha_1 t^2), A_2(t) = C_2\exp(-\alpha_2 t^2), \alpha_1 =$   
=  $3.5\Delta f_1^2, \alpha_2 = 3.5\Delta f_2^2, \Omega = f_2 - f_1.$ 

Результаты расчета по формуле (7) с учетом данных табл. 2 представлены на рис. 5 в виде кривой 2. В данном случае результаты аналитического расчета хорошо согласуются с данными численного анализа (кривая 1, рис. 5). Это связано с тем, что, как показывает анализ уравнения (7), форма кривой g(t) зависит не только от ширины спектра  $\Delta f$ , но от разности пиковых частот  $\Omega = f_2 - f_1$ . В то же время аппроксимация спектра одной кривой Гаусса позволяет получить простое аналитическое соотношение (6) для оценки длительности переходного процесса в оптической среде глаза насекомого.

Импульсная (временная) характеристика по физическому смыслу отражает нелинейные свойства процесса перехода глаза насекомого из закрытого состояния в открытое состояние. Соотношение (6) с учетом соотношения (2) можно привести к виду

$$g(t) = \exp(-3.5\mu^2 (t/T_m)^2),$$
 (7)

где  $T_m = 1/f_m$  — период колебаний. Длительность переходного процесса  $t_n$  оценим на уровне 0.03, затем, полагая  $t_n = nT_0$ , где n — число периодов колебаний, находим связь числа колебаний с показателем широкополосности:

$$n = 1/\mu. \tag{8}$$

В соответствии с данными табл. 1 минимальное значение показателя широкополосности составляет  $\mu_{min} \approx 0.4$  и максимальное –  $\mu_{max} \approx 1.2$ . Согласно выражению (9) это соответствует дли-

БИОФИЗИКА том 68 № 1 2023

тельности переходного процесса монохромного зрения насекомых, равной от 0.8 до 2.5 периодов колебаний света.

В общем случае интеграл (4) с учетом соотношения (6) не имеет аналитического решения. Численное решение его с данными, представленными в табл. 1, приведено в виде графика h(t) на рис. 5. Можно видеть, что значение переходной характеристики меняется от 0 до максимального, равного  $h(\infty) = 0.93$ . В тоже время при  $t = \infty$  можно получить для  $h(\infty)$  простое соотношение:  $h(\infty) = C \cdot 0.47/\Delta f$ . Коэффициент С – имеет размерность – число фотонов в единицу времени (одну фемтосекунду). Коэффициент передачи (по мощности) динамического звена находится как в работе [18]:

$$k_{\max} = h(\infty)/1(t) = C \cdot 0.47/\Delta f,$$
 (9)

где 1*(t)* — единичная функция или функция Хевисайда.

Из соотношения (10) следует, что когда ширина спектра не превышает критического значении  $\Delta f_{\rm kp} = 0.47 \cdot 10^{15}$  Гц, коэффициент передачи больше единицы. Следовательно, в такой ситуации динамическое звено обладает свойством усиления оптического сигнала. Согласно данным табл. 1 этому условию удовлетворяет участки А дихромного и трихромного спектра глаза насекомых.

Для исследования данного явления было выполнено численное решение интеграла (5) для участков A и Б дихромного (рис. 3а) и участков A, Б и В трихромного зрения (рис. 3б). Результаты расчета в виде графиков g(t) представлены на рис. 6а,б. Затем по известным значениям g(t) выполняли численное решение интеграла (4). Графические зависимости h(t) приведены там же на рис. 6а,б.

Численные значения  $k_{\text{max}}$  для участков А и Б дихромного и участков А, Б и В трихромного зрения на основании данных численного расчета (рис. 6а,б) представлены в табл. 3. В ней также приведены величина времени нарастания  $t_n$ , измеренное на уровне 0.1,...,0.9 от максимального значения для каждого из участков. Здесь также приведены данные для монохромного зрения.

Анализ данных табл. 3 показывает, что участкам А дихромного и трехмерного зрения, в отличие от других, соответствуют повышенные значения  $k_{\rm max}$ , равные 1.69 и 1.72. Это указывает на существование в зрительной системе насекомых механизма усиления оптического излучения в ультрафиолетовой и синей части спектра. Данный результат согласуется с результатами исследования, опубликованные в научной литературе [1]. В ней отмечается высокая чувствительность фасеточных глаз к ультрафиолету и синему свету



**Рис. 6.** Импульсные (временные) g(t) и переходные характеристики h(t) для дихромного (а) и трихромного зрения (б). Численные значения kmax указаны напротив соответствующих кривых h(t).

и проявляется у всех насекомых. Исключение красных лучей из видимой части спектра не обязательно, например, дневные бабочки и мухи реагируют на красный цвет [2, 3].

Важное значение для переходного процесса имеют потери энергии  $\Delta E$ , Их величину находили с помощью равенства Парсеваля [19]:

$$\Delta E = \int_{0}^{\infty} g^{2}(t) dt.$$
 (10)

Численные значения энергии  $\Delta E$  для различных типов зрения приведены в табл. 3. Анализ этих данных показывает, что эффект усиления света на участке А дихромного и трихромного зрения сопровождается заметными потерями энергии равными ~1.11 и ~1.20 эВ. На других участках спектра подобные потери, примерно, в два раза меньше.

#### ЧАСТОТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ДИНАМИЧЕСКОГО ЗВЕНА

Частотные характеристики описывают установившиеся вынужденные колебания на выходе исследуемого динамического звена при подаче на вход гармонического воздействия. Частотные характеристики являются энергетическими характеристиками системы, которые устанавливают связь между спектрами входного и выходного сигналов, представляющих прямое преобразование Фурье от функции времени g(t).

По известной зависимости g(t) вычисляли комплексную частотную характеристику  $r^*(f)$ . Для этого использовали формулу прямого преобразование Фурье [7, 20]:

$$r^*(f) = \int_0^\infty g(t) \exp(-2\pi j f t) dt.$$
(11)

Функция (12) содержит вещественную a(f) и мнимую части b(f).

$$k^*(f) = a(f) + j \cdot b(f).$$
 (12)

Модуль функции (13) вычисляли по формуле

$$k(f) = \sqrt{a^2(f) + b^2(f)}.$$
 (13)

Величину фазового сдвига находили по формуле:

$$\varphi(f) = -\operatorname{arctg} \frac{b(f)}{a(f)}.$$
(14)

Тип зрения	Участок	k <sub>max</sub>	<i>t</i> н, фс	$\Delta E$ , $\Im B$
Монохромное	Б	0.93	1.35	0.63
Дихромное	А	1.60	2.10	1.11
	Б	0.88	1.00	0.59

Таблица 3. Численные параметры временных характеристик



**Рис.** 7. Частотные характеристики зрительной системы насекомого: (a) – амплитудно-частотные характеристики (участок A дихромного зрения), 1 – вещественная составляющая спектра a(f), 2 – мнимая составляющая спектра b(f), 3 – модуль r(f), 4 – групповое время запаздывания; (б) – амплитудные фазочастотные характеристики, (участок A), 1 – дихромное зрение, 2 – трихромное зрение.

Для оценки временных процессов используют понятие группового времени запаздывания. В общем случае групповое время запаздывания определяется первой производной фазового спектра (15) со знаком минус:

$$\tau(f) = -\frac{1}{360} \cdot \frac{d\phi}{df}.$$
 (15)

Здесь фазовый угол  $\phi(f)$  измеряется в угловых градусах, нормирующий множитель имеет величину 360°. Графические амплитудно-частотные характеристики и амплитудные фазочастотные характеристики зрительной системы насекомого, приведены на рис. 7а и 7б соответственно. Кривая 4, изображенная на рис. 7а, показывает зависимость группового времени запаздывания от частоты. При частоте, равной частоте диэлектрической релаксации  $f_r$ , производная  $d\phi/df$  в соотношении (16) равна нулю, оптическая среда зрительной системы насекомого не реагирует на электромагнитное излучение. По существу, частота  $f_r$  представляет собой предельное значение частоты, при которой оптическая среда не реагирует на оптическое излучение. При этом вещественная составляющая комплексного спектра (кривая 1, рис. 7а) принимает нулевое значение, т. е. активные потери энергии отсутствует, а модуль r(f) (кривая 3, рис. 7а) становится, как следует из формулы (14), равным мнимой компоненте (кривая 2, рис. 7а). В последнем случае зрительная система насекомого проявляет емкостные свойства. Поэтому в точке а (рис. 7б) происходит завершение кривой годографа радиус-вектора

БИОФИЗИКА том 68 № 1 2023

зрительной системы насекомого. Тот факт, что на рис. 76 амплитудные фазочастотные характеристики не охватывают начала координат, свидетельствуют об устойчивости режима усиления. Значения частоты диэлектрической релаксации  $f_r$ для зрительных систем насекомых различного происхождения приведены в табл. 1. Из сопоставления этих данных можно видеть, что дихромное и трихромное зрения на участке А имеют частоту  $f_r$ , которая по величине меньше пиковой частоты  $f_m$ , тогда как другие типы зрения имеют обратную картину.

Численное значение модуля частотной характеристики r(0) находим из соотношения (12), полагая в нем частоту f = 0:

$$r(0) = \int_0^\infty g(t)dt.$$
(16)

Соотношение (17) совпадает с интегралом (4), если в нем положить  $t = \infty$ . Тогда  $r(0) = k_{\max}$  и, следовательно, эффект усиления света у дихромного и трихромного зрения (участок A) проявляется и в частотной области. Это явление можно объяснить, если рассмотреть закон Бугера–Ламберта для поглощения света

$$I = I_0 \exp(-ax), \tag{17}$$

где a — положительный показатель поглощения; x — толщина поглощающего слоя;  $I_0$  — интенсивность света, входящего в среду; I — интенсивность света, прошедшего слой толщиной x. Впервые особенности среды с отрицательным поглощением света рассмотрел советский физик В.А. Фабрикант. Им было показано, что для такой среды закон (18) имеет другой вид:

 $I = I_0 \exp(|a|x),$ 

где |a| — положительная величина, что соответствует не ослаблению, а усилению света по мере продвижения его через вещество. Иначе говоря, в усиливающей среде показатель поглощения среды становится отрицательным. Этим объясняется то, что подобную среду иногда называют средой с отрицательным показателем поглощения. Это означает, что в такой среде лавинообразно возрастает число фотонов за счет актов вынужденного излучения.

#### выводы

1. Предложена методика построения кривых спектральной чувствительности для монохромного, дихромного и трихромного зрения насекомых в частотной области.

2. Установлено, что показатель широкополосности оптических сигналов µ изменяется от 0.41 до 1.21 и, по определению (2), зрительная система насекомого обладает сверхширокополосными свойствами.

3. Показано, что число периодов световых колебаний в зрительной системе насекомых, имеющей спектр в форме кривой Гаусса, связано с показателем  $\mu$  простым соотношением:  $n = 1/\mu$ .

4. Обнаружено динамическое звено зрительной системы насекомого, обладающее свойством усиления оптического сигнала на участках ультрафиолета и синей части спектра во временной и частотной области.

5. Выявлено, что при частоте равной и выше частоты диэлектрической релаксации оптическая среда зрительной системы насекомого не реагирует на электромагнитное излучение. Это явление в наибольшей степени проявляется в ультрафиолетовой и синей части спектра.

6. Полученные новые знания могут найти применение при создании матричных твердотельных фотоприемников в ультрафиолетовой, и синей части спектра.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов исследований.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. В. П. Тыщенко, Физиология насекомых (Высшая школа, М., 1986).
- 2. M. J. Klowden, Physiological Systems in Insects. Academ. Press, 2007. 688 p.
- 3. Nation J. L. *Insect Physiology and Biochemistry*, 2nd Edition (CRC Press, 2008).
- B.-M. Song and Ch.-H. Lee, Front Neural Circuits, 12, 16 (2018). DOI: 10.3389/fncir.2018.00016
- 5. В. Г. Беспалов, С. А. Козлов, А. Н. Петров и др. Фемтосекундная оптика и фемтотехнология (Университет ИТМО, СПб., 2018).
- Ю. А. Шполянский, Автореф. дисс. ... докт. физмат. наук (Университет ИТМО, СПб., 2010).
- С. И. Зиенко и В. Л. Жбанова, Прикладная физика, № 3, 46 (2021). DOI: 10.51368/1996-0948-2021-3-39-46
- S. I. Zienko and V. L. Zhbanova, Scientific and Technical Journal of Information Technologies, Mechanics and Optics, **21** (6), 828 (2021). DOI: 10.17586/2226-1494-2021-21-6-828-836
- О. П. Исакова, Ю. Ю. Тарасевич и Ю. И. Юзюк, Обработка и визуализация данных физических экспериментов с помощью пакета Origin (Книжный дом «Либриком», М., 2009).
- 10. О. В. Лазоренко и Л. Ф. Черногор, Радиофизика и радиоастрономия, **13** (2), 166 (2008).
- 11. *Ultra-wideband Radar Technology*, Ed. by D. James and P. E. Taylor (CRC Press, Boca Raton, 2000).
- 12. Э. В. Семенов, Автореф. дисс. ... докт. техн. наук (М., 2012).
- А. В. Коваленко, С. М. Вовк и Е. Г. Плахтий, Журн. прикладной спектроскопии, 88 (2), 297 (2021).
- 14. Я. Б. Зельдович и А. Л. Мышкис, Элементы прикладной математики (Наука, М., 1972).
- S. I. Zienko and D. S. Slabkovsky, Technical Physics Letters, 45 (46), 537 (2019).
- S. I. Zienko and D. S. Slabkovsky, Optics and Spectroscopy, **127** (3), 564 (2019).
- 17. С. И. Зиенко и Д. С. Слабковский, Прикладная физика, № 1, 36 (2020).
- М. П. Туманов, Теория линейных систем автоматического управления: Учебное пособие (МГИЭМ, М., 2005).
- 19. И.С. Гоноровский, *Радиотехнические цепи и сигналы* (Радио и связь, М., 1986).
- 20. В. В. Пасынков и В. С. Сорокин, *Материалы электронной техники*, 3-е изд. (Издательство «Лань», СПб.: 2001).

## Frequency and Time Domain Characteristics of the Insect Visual System in Optic Flow

### S.I. Zienko\* and V.L. Zhbanova\*

\*Branch of National Research University "Moscow Power Engineering Institute" in Smolensk, Energeticheskii proezd 1, Smolensk, 214013 Russia

Frequency and time domain properties of the monochromatic, dichromatic, and trichromatic visual system in an insect have been studied. The research method is based on the representation of the optical flow field of the insect visual system in the form of a dynamic link with an input and output. The Gaussian function was used to approximate the spectral curves. The study of the inertial properties of such a link in the time domain was performed by applying signals to its input in the form of a  $\delta$ -function or a unit function. The steady-state forced oscillations at the output of the investigated dynamic link are determined when a harmonic effect is applied to the input. A technique for constructing spectral sensitivity curves for monochrome, dichromatic, and trichromatic vision of insects in the frequency domain is proposed; it has been established that the spectra exhibit the properties of ultra wideband signals. It has been found that the dynamic link of the insect visual system is capable of amplifying the optical signal over ultraviolet and blue parts of the spectrum in the time and frequency domain. It has been revealed that at a frequency equal to or higher than the frequency of dielectric relaxation, the optical flow field of the insect's visual system does not sense electromagnetic radiation. This phenomenon is most pronounced in ultraviolet and blue parts of the spectrum. It has been established that the optical signal wideband index  $\mu$  varies from 0.41 to 1.21; thus, the visual system of an insect has ultra wideband properties. It has been shown that the number of periods of light oscillations in the visual system of insects, which has a spectrum in the form of a Gaussian curve, is related to the exponent  $\mu$  by a simple relationship. New knowledge gained can be used for creation of matrix solid-state photodetectors in ultraviolet and blue parts of the spectrum.

Keywords: monochrome vision, insects, spectrum, dynamic link, impulse response, transient response