



НАУЧНЫЕ ШКОЛЫ МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

ВЕКТОРНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ: ОТ ПОВЕДЕНИЯ К НЕЙРОНУ



Издательство Московского университета

Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова
Научные школы Московского университета

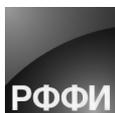
ВЕКТОРНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ: ОТ ПОВЕДЕНИЯ К НЕЙРОНУ

Под редакцией
Е. Н. Соколова, А. М. Черноризова, Ю. П. Зинченко



Издательство Московского университета
2019

УДК 159.95
ББК 88.3
В26



Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 18-113-00088, не подлежит продаже

Рецензенты

Ю. И. Александров, доктор психологических наук, профессор, член-корреспондент РАН

А. Н. Гусев, доктор психологических наук, профессор

Научные редакторы

Е. Н. Соколов, доктор биологических наук, профессор, академик РАН

А. М. Черноризов, доктор психологических наук, профессор

Ю. П. Зинченко, доктор психологических наук, профессор, академик РАН

Векторная психофизиология: от поведения к нейрону / Под ред. **В26** Е. Н. Соколова, А. М. Черноризова, Ю. П. Зинченко. — М. : Издательство Московского университета, 2019. — 768 с., ил.

ISBN 978-5-19-011301-3

В монографии представлены результаты многолетних (1971–2017) экспериментальных и теоретических исследований мозговых основ психики, базирующихся на идеях новой научной концепции в современной психофизиологии — векторной психофизиологии. Обсуждаются данные, полученные в рамках подхода «Человек — Нейрон — Модель» в психофизических, поведенческих и нейрофизиологических экспериментах с человеком и животными.

Для специалистов гуманитарных и естественнонаучных профилей, а также для студентов, бакалавров, магистрантов и аспирантов, специализирующихся в области психологии и нейронаук.

УДК 159.95
ББК 88.3

Vector Psychophysiology: From Behavior to Neuron / Ed. by E. N. Sokolov, A. M. Chernorizov, Yu. P. Zinchenko. Moscow: Moscow University Press, 2019. 768 p.

The monograph presents the results of long-term (1971–2017) experimental and theoretical studies of the brain foundations of the mind, based on the ideas of a new scientific concept in modern psychophysiology — vector psychophysiology. The data obtained in the framework of the “Human — Neuron — Model” approach in psychophysical, behavioral and neurophysiological experiments with humans and animals are discussed.

For specialists in humanities and natural sciences, as well as for students, bachelors, masters, and postgraduates, specializing in psychology and neuroscience.

Оглавление

Авторы монографии	5
Вступительное слово ректора Московского университета академика В. А. Садовниченко	7
Евгений Николаевич Соколов (1920–2008) — основатель кафедры психофизиологии в Московском университете и основоположник новой научной школы в отечественной и мировой психофизиологии: основные этапы научного пути. <i>А. М. Черноризов, Н. Н. Данилова</i>	8
О методологических основаниях психофизиологической школы векторной психофизиологии: «Человек — Нейрон — Модель». <i>А. М. Черноризов, Ю. П. Зинченко</i>	15
Чингиз Абильфазович Измайлов — выдающийся ученый-психофизиолог, один из основателей научной школы векторной психофизиологии. <i>Ю. А. Чудина</i>	33
Психофизиология в системе координат современной постнеклассической науки. <i>Ю. П. Зинченко</i>	39
Предисловие. Векторный код в нейронных сетях. <i>Е. Н. Соколов, А. М. Черноризов</i>	42
Часть I. Проверка гипотезы о векторном кодировании информации в психофизических экспериментах с человеком и поведенческих опытах на животных	49
Глава I-1. Сферическая модель цветового зрения. <i>Ч. А. Измайлов</i>	51
Глава I-2. От вероятностей условных рефлексов на цветовые стимулы к перцептивному цветовому пространству. <i>А. В. Латанов, Е. Н. Соколов</i> .	98
Глава I-3. Векторная модель кодирования локальных параметров стимула в зрительной системе человека. <i>Г. Вайткявичус, Е. Н. Соколов, Р. Станикунас, А. Швегжда</i>	215
Глава I-4. Векторная модель кодирования элементов формы зрительных изображений. <i>Ю. А. Чудина</i>	256
Часть II. Векторный код в вызванных потенциалах и электроретинограмме человека и животных	297
Глава II-1. Сетчаточные механизмы хроматического и ахроматического зрения лягушки. <i>М. М. Зимачев, Ч. А. Измайлов, А. М. Черноризов, В. Н. Гудков</i>	299
Глава II-2. Четырехканальный механизм кодирования цвета и категориальных характеристик стимула в зрительной системе человека. <i>Ч. А. Измайлов</i>	345
Глава II-3. Векторный код в гамма-ритме человека. <i>Н. Н. Данилова, Е. Н. Соколов, А. А. Кисельников</i>	379

Часть III. Векторный код в нейронной активности	411
Глава III-1. Векторный принцип обработки информации о цвете в слое биполярных клеток сетчатки карпа <i>Carpio Cyprinus L.</i> <i>А. М. Черноризов, Е. Н. Соколов</i>	413
Глава III-2. Векторный принцип кодирования яркости света в зрительной системе беспозвоночных: исследование электроретинограммы и суммарной электрической активности оптического нерва улитки <i>Helix pomatia L.</i> <i>Е. Д. Шехтер, А. М. Черноризов, Д. Ф. Гадельшина, Л. К. Хлудова, В. Н. Гудков</i>	461
Глава III-3. Векторный принцип кодирования интенсивности света в зрительной системе беспозвоночных: внутриклеточная регистрация нейронной активности сетчатки интактного глаза улитки <i>Helix pomatia L.</i> <i>А. М. Черноризов, В. Н. Гудков, Л. К. Хлудова</i>	485
Глава III-4. Два типа фоторецепторов в ахроматической системе виноградной улитки <i>Helix Pomatia L.</i> : внутриклеточное исследование энзиматически изолированных светочувствительных клеток сетчатки. <i>Е. Д. Шехтер, Т. Н. Греченко, Л. К. Хлудова, А. И. Ковалев</i>	510
Глава III-5. Векторный принцип кодирования параметров движения стимула в зрительной системе кошки. <i>Г. Вайткявичюс, Р. Шатинскас, Р. Станикунас, А. Швевжда, Е. Н. Соколов</i>	524
Глава III-6. Кодирование яркостных и цветовых различий в нейронных сетях первичной зрительной коры и наружного коленчатого тела кролика. <i>В. Б. Полянский, Д. В. Евтихин, Д. Э. Алымкулов, Е. Н. Соколов</i> ..	553
Часть IV. Векторная психофизиология: итоговые обобщения и перспективные направления исследований	579
Глава IV-1. Векторный подход к описанию когнитивных процессов и исполнительных механизмов: обобщенная сферическая модель механизмов цветового зрения. <i>Е. Н. Соколов</i>	581
Глава IV-2. Многомерные когнитивные пространства. <i>Е. Н. Соколов, А. М. Черноризов</i>	606
Глава IV-3. Векторная психофизиология и нейрофизиологический конструктивизм: зрительное восприятие как специфическая форма «языков мозга». <i>Ч. А. Измайлов, А. М. Черноризов</i>	619
Глава IV-4. Геометрические модели в исследованиях сенсорных систем животных и человека: достижения и перспективы. <i>Ч. А. Измайлов, А. М. Черноризов</i>	649
Глава IV-5. Векторная психофизиология Е. Н. Соколова: расширенный математический формализм. <i>В. Е. Дубровский, А. В. Гарусев</i>	678
Глава IV-6. Классические и квантовоподобные модели нейросетей и познавательных процессов: анализ с позиций векторной психофизиологии. <i>Б. И. Беспалов</i>	700
Приложение	757

Авторы монографии

Алымкулов Джекшен Эмилович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории «Физиология сенсорных систем и управления поведением животных» при кафедре высшей нервной деятельности человека и животных, биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Беспалов Борис Иванович, кандидат психологических наук, старший научный сотрудник кафедры психологии труда и инженерной психологии, факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Вайткявичус Генрих Генрихович, кандидат физико-математических наук, доктор психологических наук, профессор кафедры общей психологии, факультет философии, Вильнюсский университет, Литва

Гадельшина Динара Фаритовна, студентка кафедры психофизиологии, факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Гарусев Александр Владимирович, научный сотрудник лаборатории «Восприятие», факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Греченко Татьяна Николаевна, доктор психологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник лаборатории «Психофизиология» ИП РАН, Москва

Данилова Нина Николаевна, доктор психологических наук, профессор кафедры психофизиологии, факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Дубровский Виктор Ефимович, научный сотрудник лаборатории «Восприятие», факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Гудков Владимир Николаевич, старший преподаватель кафедры психофизиологии, факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Зимачев Михаил Михайлович, старший инженер кафедры психофизиологии, факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Евтихин Дмитрий Владимирович, кандидат биологических наук, доцент кафедры высшей нервной деятельности человека и животных, биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Измайлов Чингиз Абильфазович, доктор психологических наук, профессор кафедры психофизиологии, факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Кисельников Андрей Александрович, кандидат психологических наук, старший научный сотрудник кафедры психофизиологии, факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Ковалев Артем Иванович, младший научный сотрудник, лаборатория «Восприятие», факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Латанов Александр Васильевич, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой высшей нервной деятельности человека и животных, биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Полянский Владимир Борисович, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией «Физиология сенсорных систем и управления поведением животных» при кафедре высшей нервной деятельности человека и животных, биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Соколов Евгений Николаевич, доктор биологических наук, профессор, академик РАО, заведующий кафедрой психофизиологии (1971–2000), факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Станикунас Ритис Антанович, доктор физических наук, доцент кафедры общей психологии, факультет философии, Вильнюсский университет, Литва

Хлудова Людмила Константиновна, кандидат психологических наук, доцент кафедры психофизиологии, факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Черноризов Александр Михайлович, доктор психологических наук, профессор, заведующий кафедрой психофизиологии (с 2000 г.), факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Чудина Юлия Александровна, кандидат психологических наук, доцент кафедры социальной и дифференциальной психологии, РУДН, Москва

Шатинкас Ромуалдас Витовтович, кандидат биофизических наук, доцент, Вильнюсский университет, Институт биологии, Литва

Швежда Альгимантас Альфредович, доктор биологических наук, старший научный сотрудник кафедры общей психологии, факультет философии, Вильнюсский университет, Литва

Шехтер Евгения Дмитриевна, кандидат психологических наук, старший научный сотрудник кафедры психофизиологии, факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, Москва

Вступительное слово ректора Московского университета академика В. А. Садовниченко

Два с половиной века истории Московского университета — это целая эпоха научных свершений нескольких поколений ученых, которых «поставил на крыло» старейший университет России и достижения которых являются неотъемлемой частью отечественной и мировой сокровищницы знаний. Хранителями достижений и традиций университета в фундаментальной науке и образовании являются научные школы. Перед нами труд, открывающий новую страницу в просветительской деятельности МГУ имени М. В. Ломоносова, посвященной научным и научно-образовательным центрам, сформировавшимся в его стенах под руководством выдающихся российских ученых. Коллективный труд «Векторная психофизиология: от поведения к нейрону» представляет собой обобщение многолетних (1971–2017) экспериментальных и теоретических исследований мозговых основ психики, базирующихся на идеях профессора Е. Н. Соколова (1920–2008). Имя Е. Н. Соколова тесно связано с развитием нового научного направления в Московском университете и мировой науке — векторной психофизиологии. Кафедра психофизиологии, созданная в 1971 г. Е. Н. Соколовым на факультете психологии, превратилась к настоящему времени в один из ведущих международных научно-педагогических центров в области наук о «мозге и психике». Выдающиеся исследования Е. Н. Соколова сделали его имя — и неразрывно связанное с ним имя Московского университета — символом оригинальной научной школы, международное признание которой отмечено присуждением Е. Н. Соколову в 1998 г. самой высокой награды Международной Психофизиологической Ассоциации при ООН — «ПРЕМИИ СТОЛЕТИЯ-1998». Знаменателен вклад Е. Н. Соколова в развитие научных и образовательных традиций Московского университета. При тесном участии Е. Н. Соколова в МГУ был создан «Центр магнитной томографии и спектроскопии», являющий собой современную базу для реализации ведущего принципа классического университетского образования — «обучение через исследование». Жизнь, целиком отданная науке во славу Московского университета, и венчающий ее фундаментальный труд, посвященный самой великой тайне человека — сознанию, ставит Е. Н. Соколова в один из поколений в поколение продолжающийся ряд великих «людей Московского университета». Всех этих людей отличает соединение необыкновенной силы воли с «необыкновенною силою понятия», «жажда науки» — всё то, что, по мнению А. С. Пушкина, так ярко выделяло основателя Московского университета М. В. Ломоносова.

В. А. Садовничий

**Евгений Николаевич Соколов (1920–2008) —
основатель кафедры психофизиологии в Московском
университете и основоположник новой научной
школы в отечественной и мировой психофизиологии:
основные этапы научного пути**

А. М. Черноризов, Н. Н. Данилова



**Евгений Николаевич Соколов
1920–2008**

Ученый-психофизиолог с мировым именем. Основатель кафедры психофизиологии факультета психологии МГУ имени М. В. Ломоносова. Доктор биологических наук, заслуженный профессор Московского университета. Действительный член РАО и Академии медико-технических наук РФ. Почетный президент Российской ассоциации психофизиологов. Иностраный член Национальной академии наук США. Почетный член Американской академии наук и искусств и Академии наук Финляндии. Член Международной ассоциации психофизиологов (IOP) и Центрального совета Международной организации по исследованию мозга (IBRO). Награжден золотой медалью имени И. П. Павлова и специальным дипломом Американской ассоциации психофизиологических исследований «За выдающийся вклад в психофизиологию». Удостоен награды международной ассоциации психофизиологов «ПРЕМИЯ СТОЛЕТИЯ-1998».

Е. Н. Соколов — автор и вдохновитель огромного ряда фундаментальных исследований в области психологии и нейрофизиологии психических процессов и состояний, активный организатор нейронаук в России и за рубежом. Его имя неразрывно ассоциируется с одной из ведущих в мире научно-педагогических школ в области психофизиологии — кафедрой психофизиологии факультета психологии МГУ имени М. В. Ломоносова.

Е. Н. Соколов — создатель оригинального научного направления и школы в отечественной и мировой психофизиологии — векторной психофизиологии, исследователь, которому удалось по-новому выстроить предмет психофизиологии. В отличие от традиционного понимания психофизиологии как науки о протекании физиологических реакций организма на внешние воздействия, Е. Н. Соколов сформулировал и в своих трудах теоретически и экспериментально обосновал положение о том, что психофизиология — это наука о нейронных механизмах психических процессов и состояний. Методологическую стратегию исследований, предложенную Е. Н. Соколовым и успешно реализуемую под его руководством его учениками и последователями, можно представить в виде цикла «Человек — Нейрон — Модель». Включение концептуальной модели в качестве промежуточного и организующего звена реализует монистический подход к решению проблемы отношения мозга и психики. Психофизиологическое исследование начинается с изучения психического явления на макроуровне, затем осуществляется с помощью раскрытия нейронных механизмов тех или иных процессов в опытах на животных и завершается построением адекватной модели, ассимилирующей как особенности изучаемого психического процесса, так и характеристики нейронов.

Научная деятельность Е. Н. Соколова началась в 1947 г. во время обучения в аспирантуре Института философии АН СССР, где он, вчерашний фронтовик, в секции психологии, созданной в 1945 г. С. Л. Рубинштейном, под руководством С. В. Кравкова провел исследование, посвященное проблемам восприятия. Уже в этой работе развивалось учение И. П. Павлова об анализаторах и его представление об ориентировочном рефлексе, которые послужили Е. Н. Соколову основой для создания детекторной концепции восприятия и так широко известной сейчас концепции нервной модели стимула и ориентировочного рефлекса. Кандидатская диссертация Е. Н. Соколова «Восприятие в свете учения И. П. Павлова», защищенная в 1950 г., помимо анализа наследия И. П. Павлова, включала в себя и результаты конкретных исследований механизмов зрительного восприятия.

В 1953 г. А. Р. Лурия (1902–1977) приглашает Е. Н. Соколова работать по совместительству в его лаборатории в Институте дефектологии АПН СССР, где объективные методы регистрации вегетативных и электроэнцефалографических реакций использовались при диагностике нарушений зрения и слуха. Здесь совместно с сотрудниками Института Е. Н. Соколовым

проводятся исследования механизмов восприятия и ориентировочной деятельности, а также взаимодействия двух сигнальных систем в норме и в патологии.

В 1954 г. по рекомендации А. Н. Леонтьева Е. Н. Соколов вместе с известными советскими учеными — Б. М. Тепловым, А. В. Запорожцем, Г. С. Костюком, А. Н. Леонтьевым и Е. А. Асратяном — впервые принял участие в XIV Международном конгрессе по психологии в г. Монреале. Его доклад «Высшая нервная деятельность и проблемы восприятия» содержал основные направления изучения ориентировочного рефлекса, которые Евгений Николаевич развивал в последующие годы и которые нашли отражение в его монографии «Восприятие и условный рефлекс» (1958), изданной, помимо нашей страны, в США, Великобритании, Мексике и Японии. Здесь Е. Н. Соколов посещает лабораторию проф. Д. Хебба (D. Hebb) в университете Макгилл. Через 28 лет Е. Н. Соколов, уже видный ученый, вновь посетил г. Монреаль, где в 1982 г. проходил первый Международный психофизиологический конгресс, на котором была создана Международная психофизиологическая организация (ассоциированная с ООН) (International Organization of Psychophysiology, I. O. P., associated with UN) и учрежден журнал «Международный журнал психофизиологии» (International Journal of Psychophysiology). На конгрессе состоялась бурная дискуссия о предмете психофизиологии. В этой дискуссии Е. Н. Соколов и Хосе Дельгадо (J. Delgado) провидчески отстаивали определение психофизиологии как науки о нейронных механизмах психических процессов и состояний.

Первые самостоятельные психофизиологические исследования в Московском университете, которые положили начало формированию самостоятельной школы в отечественной психофизиологии, были задуманы и проведены по инициативе Е. Н. Соколова в 1950–1960 гг. в лаборатории анализаторов при кафедре психологии философского факультета. На этом этапе в центре внимания стало изучение открытого И. П. Павловым ориентировочного рефлекса — безусловно-рефлекторной реакции на новизну. Все эти данные были обобщены в ныне классической книге «Восприятие и условный рефлекс» (1958), которая приобрела мировую известность и была издана в США, Англии, Японии, Аргентине и Мексике. По этой тематике в 1960 г. Е. Н. Соколов в качестве приглашенного профессора прочитал курсы лекций в Стэнфордском и Калифорнийском университетах США. В 1964 г. в лаборатории анализаторов были развернуты широкомасштабные психофизиологические исследования механизмов памяти и обучения. Исследование начиналось с психологического изучения функций памяти и обучения и завершалось анализом физиологических механизмов. Память была проанализирована на модели угашения ориентировочного рефлекса («негативного обучения») на макроуровне и при изучении следовых эффектов в нейронах на микроуровне. В исследованиях механизмов памяти

Е. Н. Соколов одним из первых в мировой нейрофизиологии применил методы экстра- и внутриклеточной регистрации реакций отдельных нейронов, в результате чего был обнаружен конкретный нейронный механизм опережающего отражения — формирование нервной модели стимула. В результате внутриклеточных исследований механизмов памяти был описан эффект привыкания отдельного нейрона, лежащий в основе механизма запоминания. Были выявлены нейронные механизмы двух принципиально различных типов обучения: обучения, зависящего от организации информации, и обучения, зависящего от организации ответного действия (стимул-зависимый и эффект-зависимый типы обучения соответственно). Результаты данного цикла работ лаборатории освещены в книге Е. Н. Соколова «Механизмы памяти» (1961) и в циклах лекций Е. Н. Соколова, прочитанных им в Московском университете, Кембриджском и Оксфордском университетах (Англия), на кафедре психологии Массачусетского технологического института США (1974), а также в Софийском и Будапештском университетах (1975). Е. Н. Соколов активно занимается разработкой нейронных и молекулярных механизмов памяти и обучения, обращая особое внимание на постсинаптические механизмы пластичных перестроек, в частности на эндогенный пейсмекерный механизм. Эти результаты опубликованы в работах «Пейсмекерный потенциал нейрона» (1975), «Нейронные механизмы памяти и обучения» (1981). Исследования в области нейрофизиологических механизмов памяти и обучения выдвинули Е. Н. Соколова в число ведущих психофизиологов мира.

В 1971 г. на факультете психологии МГУ Е. Н. Соколовым при поддержке декана факультета, проф. А. Н. Леонтьева, и проф. А. Р. Лурии была создана кафедра психофизиологии. С 1971 по 2000 г. Е. Н. Соколов возглавлял кафедру психофизиологии и всю свою жизнь был ее бессменным идейным руководителем. На основе его идей на кафедре были развернуты исследования механизмов восприятия, памяти и научения, функциональных состояний мозга и начаты психофизиологические исследования эмоций и стресса. Изучение процессов восприятия стимулировало развитие нового направления в работе Е. Н. Соколова — исследования соотношения перцептивного и семантического пространств представления данных (на примере восприятия цвета и семантики цветообозначений). В дальнейшем этот же подход, то есть многомерный анализ системы вербальных обозначений, был распространен на другие предметные области и позволил перейти к компьютерной системе количественной оценки структуры усваиваемых понятий с целью диагностики и объективного контроля структуры знаний обучаемого, определения способа его ориентировки в учебном материале и степени усвоения системы понятий на каждом этапе обучения.

По итогам обобщения результатов разносторонних психофизиологических исследований, реализованных на основе подхода «Человек —

Нейрон — Модель», Е. Н. Соколов сформулировал общие принципы организации сенсорных и исполнительных систем мозга в виде модели концептуальной рефлекторной дуги и затем разработал на ее основе векторную концепцию переработки информации в нейронных сетях. Векторная концепция объединяет в рамках единой непротиворечивой системы понятий детекторную и ансамблевую теории кодирования сенсорной информации. Более того, согласно этой концепции, векторный принцип кодирования распространяется и на нейронные механизмы исполнительных и модулирующих механизмов, что позволяет объяснить удивительную согласованность во взаимодействии сенсорной сферы и поведения. Результаты этого цикла исследований отражены в курсе лекций, прочитанных проф. Е. Н. Соколовым в 1996 г. в Университете Вашингтона (г. Сент-Луис, США), а также в ряде новаторских спецкурсов, подготовленных и прочитанных Е. Н. Соколовым для студентов МГУ: «Психофизиология гештальта», «Механизмы памяти и обучения», «Механизмы ориентировочного рефлекса и ориентировочно-исследовательской деятельности», «Механизмы сознания», «Векторная психофизиология». Основные положения векторной теории когнитивных процессов и исполнительных механизмов и их экспериментальное обоснование представлены в ряде фундаментальных монографий: «Искусственные органы чувств» (совм. с Г. Г. Вайтквичюсом и С. В. Фоминым, 1979), «Психофизиология» (1981), «Нейробионика» (совм. с Л. Г. Шмелевым, 1983), «Нейронные механизмы памяти и обучения» (1984), «Теоретическая психофизиология» (1986), «Психофизиология цветового зрения» (совм. с Ч. А. Измайловым и А. М. Черноризовым, 1989), «Нейроинтеллект: от нейрона к компьютеру» (совм. с Г. Г. Вайтквичюсом, 1989), «The orienting response in information processing» (совм. с J. A. Spinks, R. Naatanen, H. Lyytinen, 2002), «Восприятие и условный рефлекс: Новый взгляд» (2003), «Очерки по психофизиологии сознания» (2010).

В 1995 г. по инициативе Е. Н. Соколова в МГУ имени М. В. Ломоносова создан Центр МРТ-исследований, открывший новые перспективы для развития отечественной нейронауки и проведения экспериментальных исследований на мировом уровне. Посвятивший всю свою жизнь психофизиологии, Е. Н. Соколов, как никто другой, осознавал всю сложность пограничного положения этой науки, развивающейся на стыке психологии, биологии и математики. В этой связи он уделял особое внимание разработке общеметодологических проблем современной психофизиологии как науки о нейронных механизмах психических процессов и состояний. Результаты анализа предмета и данных современной психофизиологии в рамках предложенного им методологического подхода «Человек — Нейрон — Модель» отражены в книгах «Психофизиология» (1981), «Теоретическая психофизиология» (1986) и обобщающих работах последних лет — «Восприятие и условный рефлекс: Новый взгляд» (2003) и «Очерки по психофизиологии

сознания» (2008). Знаком признания и высокой оценки вклада Е. Н. Соколова в разработку методологических проблем психофизиологии послужило избрание его председателем секции «Психология» на Международном конгрессе по методологии, логике и философии науки в 1987 г. (Москва).

Развивая отечественную психофизиологию как неотъемлемую часть мировой науки, Е. Н. Соколов выступил инициатором ряда международных научно-исследовательских проектов, реализованных на кафедре психофизиологии совместно с зарубежными партнерами: «Соотношение фазического и тонического ориентировочного рефлексов» (совм. с Университетом Нового Уэльса, Австралия), «Цветовой образ» (совм. с Институтом зрения Университета г. Эйндховена, Нидерланды), «Механизмы цветового зрения» (совм. с Университетом имени Вашингтона г. Сиэтл и Университетом г. Сент-Луис, США), «Механизмы цветового и яркостного контраста» (совм. с Институтом зрения Университета г. Эйндховена, Нидерланды, и кафедрой психологии Университета г. Хельсинки, Финляндия), «Психофизиология эмоций» (совм. с Университетом г. Вупперталь, Германия).

Как настоящий учитель, Е. Н. Соколов уделял огромную часть своего времени работе с учениками. Основной принцип подготовки специалистов, который он активно проповедовал всю жизнь, — это обучение через исследование. Такой подход к обучению означает, что с самого начала своей специализации студент включается в выполнение реальной научно-исследовательской работы. Специализация осуществляется также через спецпрактикум и систему специальных курсов, посвященных обсуждению современных теорий и экспериментальных данных отечественной и зарубежной психофизиологии. По предложению Е. Н. Соколова в 1995 г. на кафедре психофизиологии разработан и внедрен в процесс обучения новый спецпрактикум «Основы нейронауки», представляющий собой базу для профессионального обучения через исследование и направленный на приобретение современных знаний из разных областей нейробиологии и психофизиологии. В качестве одной из важных перспективных задач такого междисциплинарного практикума Е. Н. Соколов видел создание на факультете психологии научно-педагогической базы для открытия в МГУ новой специальности — в области нейронауки.

Лекции Е. Н. Соколова, на которых «душа обязана трудиться», всегда отличались насыщенностью информацией, стройностью и строгостью изложения, привлечением современных научных данных. Их основное содержание опубликовано в нескольких учебных пособиях: «Физиология высшей нервной деятельности» (часть 1 — 1974, часть 2 — 1981), «Психофизиология» (1979), «Теоретическая психофизиология» (1986), «Психофизиология: нейрон. Компьютеризованный курс» (1988). Под руководством Е. Н. Соколова написаны десятки курсовых и дипломных работ, кандидатских и докторских диссертаций. Для многих его учеников общение с ним стало

истинной школой культуры научного исследования и мышления, главными предметами которой для Евгения Николаевича всегда оставались самостоятельность научного поиска, достойный уровень профессионализма в изучаемой области, корректность экспериментирования, аккуратность и строгость в изложении результатов, уважение к оппоненту. Курсы лекций Е. Н. Соколова слушали студенты и преподаватели Кембриджского, Оксфордского, Софийского, Будапештского, Стэнфордского, Калифорнийского и Хельсинкского университетов, Массачусетского технологического института. Активная педагогическая деятельность Е. Н. Соколова отмечена присуждением ему премии имени М. В. Ломоносова (дважды) и звания «Почетный профессор Московского университета».

Мировая научная общественность по достоинству оценила вклад проф. Е. Н. Соколова в развитие современной психофизиологии. В 1975 г. Е. Н. Соколов был избран иностранным членом Национальной академии наук США и в 1976 г. — членом Американской академии искусств, в 1984 г. — иностранным членом Академии наук Финляндии и почетным членом Международной ассоциации психофизиологов. В 1985 г. за выдающийся вклад в развитие теории рефлекторных механизмов работы мозга Академия наук СССР наградила Е. Н. Соколова Золотой медалью имени И. П. Павлова. В 1989 г. Американская ассоциация психофизиологических исследований вручила Е. Н. Соколову «Памятную медаль Общества Психофизиологов США за фундаментальный вклад в науку», которым награждаются ученые, чьи труды носят фундаментальный характер и оказывают заметное влияние на развитие науки. В 1992 г. за заслуги в области науки Е. Н. Соколов был удостоен премии имени М. В. Ломоносова. На IX съезде Международной ассоциации психофизиологов в сентябре 1998 г. в Италии состоялось вручение самой высокой награды ассоциации — «ПРЕМИИ СТОЛЕТИЯ-1998» — пяти ведущим психофизиологам мира: Д. Линдсли (D. Lindsley), Г. Г. Джасперу (G. Jasper), Х. Дельгадо (J. Delgado), Н. П. Бехтеревой и Е. Н. Соколову. Награды вручены за выдающийся вклад этих ученых и возглавляемых ими научных школ в развитие психофизиологии и связанных с ней нейронаук. За боевые и трудовые заслуги перед отечеством Е. Н. Соколов награжден орденом Красной Звезды, орденом Отечественной войны II степени, медалями «За победу над Германией в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.», «За оборону Москвы», «За освобождение Варшавы», Орденом Трудового Красного Знамени, медалями «За трудовую доблесть», «За доблестный труд», «В ознаменование 100-летия со дня рождения Владимира Ильича Ленина».

Коллеги и ученики Е. Н. Соколова высоко оценивают его вклад в становление и развитие психологии. Выход в свет трудов созданной под его руководством научной школы является знаменательным событием в жизни Московского университета и отечественной науки.

О методологических основаниях психофизиологической школы векторной психофизиологии: «Человек — Нейрон — Модель»

А. М. Черноризов, Ю. П. Зинченко

Содержание

Введение

Раздел 1. История становления и развития научно-педагогической школы психофизиологии в Московском университете (1950–1971 гг.)

Раздел 2. Основные направления исследований и достижения школы Е. Н. Соколова в области фундаментальной психофизиологии (1971–2017 гг.)

- 2.1. Базовая парадигма психофизиологического исследования в школе Е. Н. Соколова: «Человек — Нейрон — Модель»
- 2.2. Обобщенная модель информационных процессов в сенсорных и исполнительных системах мозга — модель концептуальной рефлекторной дуги
- 2.3. Разработка нового направления исследований в школе Е. Н. Соколова — векторной психофизиологии
- 2.4. Когнитивная психофизиология
- 2.5. Механизмы стресса и стрессоустойчивости
- 2.6. Разработка методологических оснований психофизиологии

Раздел 3. Основные направления исследований и достижения школы Е. Н. Соколова в области прикладной психофизиологии

Раздел 4. Особенности организации педагогической деятельности в научной школе Е. Н. Соколова

Раздел 5. Общественное признание вклада научной школы Е. Н. Соколова в развитие отечественной и мировой психологии

Заключение. Перспективы развития научной психофизиологической школы в Московском университете

Литература



Декан факультета психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, проф. Ю. П. Зинченко, и проф. Е. Н. Соколов на встрече, посвященной перспективам развития психофизиологии в стенах Московского университета

Введение

Становление научно-педагогической школы психофизиологии в Московском университете в 1950–1971 гг. неразрывно связано с именем ее основателя и руководителя — Соколова Евгения Николаевича, профессора, академика РАО, иностранного члена Национальной Академии Наук США и Академии наук Финляндии, лауреата «ПРЕМИИ СТОЛЕТИЯ» Международной психофизиологической организации. Е. Н. Соколов — один из ведущих представителей отечественной психофизиологии, ученый с мировым именем, активный организатор широкомасштабных психофизиологических исследований в стране и за рубежом.

К числу ведущих ученых научной школы Е. Н. Соколова принадлежат профессор факультета психологии Московского университета — проф. Н. Н. Данилова, проф. Ч. А. Измайлов, проф. Г. Г. Аракелов, проф. А. М. Черноризов. Из стен научной школы Е. Н. Соколова вышли в большую науку проф. О. С. Виноградова (Институт биофизики, г. Пущино-на-Оке), проф. П. М. Балабан (Директор Института высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН), проф. Э. А. Голубева (Психологический Институт РАО),

проф. Т. Н. Греченко (Институт психологии РАН), проф. В. Б. Полянский и проф. А. В. Латанов (биологический факультет МГУ), проф. Г. Г. Вайткявичус (Вильнюсский госуниверситет, Литва), проф. Г. В. Парамей (Университет г. Ливерпуль, Англия).

Психофизиология функционирует на стыке психологии, биологии, математики и образует естественнонаучный базис психологии (Черноризов, 2007). В школе Е. Н. Соколова психофизиология рассматривается как наука о нейронных механизмах психических процессов, состояний и индивидуальных различий (Соколов, 1980, 1981, 1986).

При этом исследования механизмов психики организуются системным образом на основе предложенной Е. Н. Соколовым методологической схемы «Человек — Нейрон — Модель». Согласно этой схеме, изучение психических процессов человека дополняется регистрацией реакций нейронов животных, а интерпретация психических процессов и реакций отдельных нейронов достигается *построением модели из нейроноподобных элементов*. Реакции всей модели как целого должны соответствовать характеристикам психических процессов, а реакции отдельных нейроноподобных элементов модели — совпадать с реакциями реальных нейронов. Таким образом, основное внимание исследователей в школе Е. Н. Соколова сконцентрировано на изучении принципов кодирования информации в нейронных сетях, обеспечивающих реализацию психических процессов. Это привело к возникновению нового направления в психофизиологии — *векторной психофизиологии*, в рамках которой предложен универсальный ключ для интеграции явлений психики и физиологии (Соколов, 1986, 1995, 2003, 2010).

Раздел 1. История становления и развития научно-педагогической школы психофизиологии в Московском университете (1950–1971 гг.)

Первые психофизиологические исследования в Московском университете, которые положили начало формированию самостоятельной школы в отечественной психофизиологии, были задуманы и проведены по инициативе Е. Н. Соколова в 1950–1960-е гг. в *лаборатории анализаторов* при кафедре психологии философского факультета. На этом этапе в центре внимания было изучение открытого И. П. Павловым *ориентировочного рефлекса* — безусловно-рефлекторной реакции на новизну. Интерес к ориентировочному рефлексу на кафедре психологии, возглавляемой в то время А. Н. Леонтьевым, был связан с исследованиями П. Я. Гальперина, который рассматривал ориентировочно-исследовательскую деятельность как основу психических процессов. Лаборатория анализаторов тесно сотрудничала с кафедрой высшей нервной деятельности биолого-почвенного факультета МГУ, возглавляемой проф. Л. Г. Ворониным. В рамках данного сотрудничества возникло новое направление исследований, получившее в дальнейшем

мировое признание, — изучение соотношения ориентировочного и условного рефлексов методами электроэнцефалографии, электродермографии и миографии. Основным итогом многолетних исследований в этой области явилась разработка *концепции нервной модели стимула*, объясняющей нейронный механизм генерации «сигнала новизны», инициирующего запуск ориентировочного рефлекса. В результате повторения раздражения, в том числе индифферентного, в памяти формируется его след — нервная модель. В случае если новый стимул не совпадает со сложившейся ранее нервной моделью, возникает сигнал рассогласования, который и запускает ориентировочный рефлекс (Соколов, 1958).

Ориентировочный рефлекс был описан как сложная многокомпонентная реакция активации, обеспечивающая непроизвольное внимание. В этой связи были исследованы реакции депрессии альфа-ритма (Э. А. Голубева), реакции усвоения биопотенциалами мозга ритма световых мельканий (Н. Н. Данилова, В. А. Ильянок), динамика сосудистых реакций (О. С. Виноградова) и порогов чувствительности (М. Б. Михалевская, Р. П. Стеклова) при угашении и растормаживании ориентировочного рефлекса, а также в процессе выработки условного рефлекса.

Все эти данные были обобщены в ныне классической монографии Е. Н. Соколова «Восприятие и условный рефлекс» (1958), которая приобрела мировую известность и была издана в США, Англии, Японии, Аргентине и Мексике. По этой тематике в 1960 г. Е. Н. Соколов в качестве приглашенного профессора прочитал курсы лекций в Стенфордском и Калифорнийском университетах США.

Результаты исследований ориентировочного рефлекса в лаборатории анализаторов (Е. Н. Соколов, Э. А. Голубева, Н. Н. Данилова, М. Б. Михалевская, Р. П. Стеклова) совместно с сотрудниками кафедры высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ (Л. Г. Воронин, Н. В. Дубровинская, Т. Г. Бетелева, В. Б. Полянский) и Института дефектологии (О. С. Виноградова) отражены в монографиях (Виноградова, 1975; Фомин и др., 1979; Соколов, Шмелев, 1983; Данилова, 1985, 1992; Соколов, 1986) и сборниках научных трудов — «Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность» (1958), «Ориентировочный рефлекс и вопросы высшей нервной деятельности» (1959), «Пейсмекерный потенциал» (1966), «Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии» (1974).

Исследования нервной модели стимула определили следующий шаг в изучении ориентировочного рефлекса: возник вопрос о том, какие именно нейроны участвуют в таком «следообразовании». Регистрация нейронной активности различных структур мозга кролика выявила два типа нейронов — с устойчивыми и изменяющимися реакциями. Нейроны с устойчивыми реакциями, не меняющимися при повторении стимулов, были обна-

ружены в верхнем двухолмии, наружном коленчатом теле и зрительной коре кролика. В зрительной коре были найдены нейроны — детекторы интенсивности, избирательно реагирующие на определенные значения интенсивности света. Нейроны с изменяющимися реакциями, которые обнаружили динамику, сходную с динамикой развития и угашения ориентировочного рефлекса, были открыты в гиппокампе и получили название нейронов новизны и нейронов тождества (О. С. Виноградова). Нейроны новизны реагировали на изменения стимуляции. При повторении сигналов ответы нейронов новизны подавлялись и сменялись активностью нейронов тождества. На основе сопоставления устойчивых реакций нейронов зрительной коры с пластичными перестройками реакций у нейронов гиппокампа был сделан вывод о том, что детекторы коры представлены на нейронах гиппокампа пластичными синапсами, уменьшающими свой вес при повторной активации соответствующего детектора. В итоге формирование нервной модели стимула предстало как образование матрицы пластических синапсов, образованных детекторами на гиппокампальном нейроне (Виноградова, 1975; Соколов, 1981). Свое дальнейшее развитие идеи о роли гиппокампа в механизмах ориентировочного рефлекса и памяти получили развитие в работах Е. Н. Соколова и его последователей в 70–90-е гг. прошлого столетия (Соколов, 2003; Sokolov, Vinogradova, 1987; Vinogradova, 2001).

Начиная с 1964 г. в Лаборатории анализаторов были развернуты широкомасштабные психофизиологические исследования механизмов *памяти и обучения*. В соответствии с методологической схемой «Человек — Нейрон — Модель» исследование начиналось с психологического изучения функций памяти и обучения и завершалось анализом нейронных механизмов. Память была проанализирована на модели угашения ориентировочного рефлекса — негативного обучения — на макроуровне и при изучении следовых эффектов в нейронах — на микроуровне. В результате внутриклеточных исследований механизмов памяти был описан *эффект привыкания* отдельного нейрона, лежащий в основе механизма запоминания (А. Л. Ярмизина-Крылова, Т. Н. Греченко, Т. А. Палихова, Л. К. Хлудова). Были выявлены нейронные механизмы двух принципиально различных *типов обучения*: обучения, зависящего от организации информации, и обучения, зависящего от организации ответного действия (стимул-зависимый и эффект-зависимый типы обучения соответственно). Результаты данного цикла работ были обобщены в сборнике научных трудов «Пейсмекерный потенциал» (1966), монографиях Е. Н. Соколова «Механизмы памяти» (1969) и «Нейронные механизмы памяти и обучения» (1981), освещены в циклах лекций, прочитанных им в Московском университете, Кембриджском и Оксфордском университетах (Англия), на кафедре психологии Массачусетского технологического института США (1974), а также в Софийском и Будапештском университетах (1975).

Логическим продолжением исследований в сенсорной психофизиологии и психофизиологии памяти и обучения явилось формирование в 1960-х гг. нового направления психофизиологических исследований — изучения *исполнительных механизмов поведения*. В рамках этого направления были получены уникальные данные о свойствах особых нервных клеток у беспозвоночных — *командных нейронов*, управляющих отдельными фрагментами поведения и даже целостными поведенческими актами (Г. Г. Аракелов, Е. Д. Шехтер, Л. К. Хлудова, Т. А. Палихова, Т. Н. Греченко, Е. Г. Литвинов, П. М. Балабан). Командные нейроны, обнаруженные позднее и в нервной системе позвоночных животных, по-видимому, входят в состав механизмов *принятия решения*.

В результате обобщения многолетних исследований механизмов восприятия, памяти, обучения и движений Е. Н. Соколовым была предложена универсальная схема организации механизмов поведения в виде *модели концептуальной рефлекторной дуги*. Модель уточняет представления В. М. Сеченова и И. П. Павлова о свойствах и строении рефлекторной дуги (сенсорный вход, кора, реакция) и включает блоки рецепторов, преддетекторов, детекторов, модулирующих нейронов, командных нейронов, премоторных нейронов, мотонейронов и мышц.

На базе Лаборатории психофизиологии при факультете психологии МГУ в январе 1971 г. была создана **кафедра психофизиологии**. Кафедра психофизиологии была организована по инициативе и активном участии проф. А. Н. Леонтьева (декана факультета психологии МГУ), проф. А. Р. Лурии, проф. П. Я. Гальперина и проф. Е. Н. Соколова.

Раздел 2. Основные направления исследований и достижения школы Е. Н. Соколова в области фундаментальной психофизиологии (1971–2017 гг.)

Многолетние комплексные психофизиологические исследования мозговых механизмов психики, проводившиеся в Московском университете на основе *подхода «Человек — Нейрон — Модель»*, позволили сформулировать общие принципы организации систем мозга в виде модели *концептуальной рефлекторной дуги* и разработать на ее основе *векторную концепцию* переработки информации в нейронных сетях.

2.1. Базовая парадигма психофизиологического исследования в школе Е. Н. Соколова: «Человек — Нейрон — Модель»

В соответствии с подходом «Человек — Нейрон — Модель» (Соколов, 1980, 1981, 1983, 1986, 2003, 2010) психофизиологическое исследование начинается с анализа психофизических (человек) и поведенческих (животное) данных, а также вегетативных и электроэнцефалографических реакций на макроуровне. Основной задачей этого этапа является выявление

и количественное описание функциональных зависимостей между сенсорным входом (сигнал) и моторным выходом (реакция, в т. ч. речевая) в условиях строгого контроля параметров стимуляции. Аналогичный подход используется в психофизиологии при регистрации вегетативных реакций, вызванных потенциалов мозга и изменений суммарной электрической активности мозга с целью вскрыть физиологические механизмы субъективных явлений. Однако ни вегетативные, ни электроэнцефалографические показатели не имеют прямого отношения к реализации собственно субъективных явлений. Наиболее тесно с возникновением субъективных явлений связаны реакции нейронов высших отделов мозга. Как объединить данные, полученные на макроуровне (поведение, психофизика, электроэнцефалограмма), с результатами регистрации реакций отдельных нервных клеток на микроуровне? Интеграция этих данных в рамках школы Е. Н. Соколова достигается построением модели в виде системы связанных между собой нейроноподобных элементов. К модели предъявляются два жестких требования: вся модель в целом должна воспроизводить закономерности макроуровня, а реакции каждого нейроноподобного ее элемента должны соответствовать реакциям реальных нейронов. Таким образом, весь ход психофизиологического исследования можно представить схемой: Человек (макроуровень) — Нейрон (микроуровень) — Модель (интеграция макро- и микроуровней). После создания модели начинается ее проверка, уточнение и модификация на основе экспериментов, подсказанных моделью как формой рабочей гипотезы. Обобщенную модель информационных процессов в нейронных сетях можно представить в виде модели концептуальной рефлекторной дуги (Sokolov, 1983A; Соколов, 1986, 2003, 2010).

2.2. Обобщенная модель информационных процессов в сенсорных и исполнительных системах мозга — модель концептуальной рефлекторной дуги

Модель концептуальной рефлекторной дуги (МКРД) включает три блока переработки сенсорной информации и ее трансформации в исполнительные команды поведения (Соколов, 1986, 2003). Первым блоком в МКРД является блок рецепторов, выделяющих определенную категорию входных сигналов. Вторым блоком является блок детекторов, трансформирующих сигналы рецепторов в форму, эффективную для селективного возбуждения детекторов, которые образуют карту (экран) отображения сигналов. Карты детекторов проецируются параллельно на командные нейроны, управляющие моторными реакциями через блоки премоторных нейронов. Блоки мотонейронов и эффекторов образуют механизм реализации реакций. Командные нейроны и мотонейроны, а также входы детекторов к командным нейронам находятся под контролем со стороны модулирующих нейронов. Параллельный путь модуляции сенсорного потока представлен проекцией

детекторных карт на нейроны новизны и тождества. События, представленные на детекторных картах, записываются в нейронах долговременной памяти. Удержание следа в кратковременной памяти также реализуется при участии специализированных нейронов. На командных нейронах сходятся пути от детекторов, нейронов долговременной и кратковременной памяти. Модулирующие нейроны определяют приоритеты срабатывания командных нейронов.

Все перечисленные блоки образуют первую сигнальную систему. Для человека характерным является блок «сигнала сигналов» — второй сигнальной системы, которая представлена специальными нейронами, реализующими символическую функцию, когда сигнал-символ выступает заместителем группы событий, представленных на нейронах долговременной памяти.

2.3. Разработка нового направления исследований в школе Е. Н. Соколова — векторной психофизиологии

Термином «векторная психофизиология» можно кратко охарактеризовать суть новой научной концепции в современной психофизиологии (Соколов, 1986, 1995, 2003, 2009; Соколов и др., 2017). Эта концепция объединяет в рамках единой непротиворечивой системы понятий детекторную и ансамблевую теории кодирования сенсорной информации. Более того, согласно этой теории, векторный принцип кодирования распространяется и на нейронные механизмы исполнительных и модулирующих механизмов, что позволяет объяснить удивительную согласованность во взаимодействии сенсорных процессов и поведенческих реакций (Соколов, 2003, 2010).

Векторная психофизиология — это раздел психофизиологии, который основан на данных о векторном кодировании информации в нейронных сетях, организованных и функционирующих по принципам концептуальной модели рефлекторной дуги. Суть основных идей векторного подхода состоит в следующем (Соколов и др., 1979; Вайткявичус, Соколов, 1989; Соколов, 2003; Sokolov, 2000). Внешний сигнал представлен в нервной системе определенной комбинацией возбуждений нейронного ансамбля — *вектором возбуждения*. Важнейшей операцией, реализуемой в нейронных сетях, является нормировка вектора возбуждения, в результате чего сигналы кодируются разной *ориентацией вектора возбуждения*. Нормировка вектора возбуждения означает, что всё множество сигналов в нервной системе может быть представлено на поверхности *сферы*, размерность которой определяется числом независимых элементов нейронного ансамбля. Различия между сигналами измеряются в сферической модели евклидовыми расстояниями между концами соответствующих векторов возбуждения. Принцип векторного кодирования может быть распространен и на *управление исполнительными механизмами поведения* — реакциями вегетативной нервной системы и моторными реакциями (включая движения речевых

мышц). Управление реакциями осуществляется комбинациями возбуждений, генерируемых командными нейронами. Командный нейрон передает управляющий вектор возбуждения на ансамбль премоторных нейронов, которые через мотонейроны определяют компоненты вектора поведенческой реакции. Важнейшими элементами нейронной сети, участвующими в обработке информации, служат *нейроны-модуляторы*, изменяющие коэффициенты синаптических связей между нейронами. Важной формой адаптивного поведения является условный рефлекс. Процесс выработки условного рефлекса связан с трансформацией синаптических контактов между элементами нейронного ансамбля, кодирующими сигнал на входе, и командным нейроном, управляющим данной реакцией. Этот набор синаптических связей образует *вектор синаптических связей*. В ходе выработки условного рефлекса вектор синаптических связей становится коллинеарным вектору возбуждения. Реакция командного нейрона, равная скалярному произведению вектора возбуждения и вектора синаптических связей, достигает при этом максимума. Соответственно, вероятность вызова условной реакции на подкрепляемый раздражитель достигает максимума. Вероятность вызова реакции на дифференцировочный раздражитель определяется скалярным произведением вызываемого им вектора возбуждения и сформированного вектора связей. Таким образом, исследование вероятностей условных реакций открывает возможность расшифровки принципов кодирования сигнала нейронным ансамблем.

Наиболее убедительные экспериментальные данные, подтверждающие основные положения векторной психофизиологии, получены при изучении зрительного восприятия (цвета, формы, движения) и зрительно-управляемого поведения (Измайлов и др., 1989; Соколов, 2003, 2010). Так, в психофизических исследованиях *цветового зрения человека* с использованием методов многомерного шкалирования обнаружено, что воспринимаемый цвет определяется направлением фиксированного по длине четырехкомпонентного вектора возбуждения. Спектральные характеристики координат отдельных векторов возбуждения соответствуют спектральным характеристикам возбуждений четырех типов нейронов: двух цветоопponentных (красно-зеленых и сине-желтых) и двух ахроматических (яркостных и темновых). Субъективное различие между цветами равно модулю разности их векторов возбуждения. Три угла цветовой гиперсферы соответствуют субъективным характеристикам цвета: цветовому тону, светлоте и насыщенности. С другой стороны, исследования условных реакций на цветовые стимулы у обезьян и рыб, обладающих цветовым зрением, показали, что всё множество различаемых этими животными цветов также можно представить точками на поверхности сферы в четырехмерном пространстве. Таким образом, векторная модель цветового зрения, реконструированная по схеме «Человек — Нейрон — Модель», подтверждает справедливость принципов

векторного кодирования сигналов в сенсорных и исполнительных системах мозга. Исследования цветового зрения с позиций векторной психофизиологии открывают новые перспективы перед методами многомерного анализа (многомерное шкалирование, факторный анализ), которые из формальных процедур редукции данных становятся приемом, позволяющим на основе психофизических (поведенческих) данных раскрывать нейронную организацию исследуемой функции.

Согласно векторной психофизиологии векторный код задействован и в процессе *ассоциативного обучения* (Соколов, 2000). Существуют две формы декларативной памяти — образная и семантическая. При формировании условного рефлекса память реализуется в тех пластичных синаптических контактах командного нейрона, по которым он получал возбуждения. При переучивании веса синапсов принимают новые значения. Это соответствует свойствам процедурной памяти. *Образная долговременная декларативная память* связана с формированием так называемых гностических единиц — нейронов, фиксирующих отдельные события. Возбуждение гностических единиц долговременной памяти в отсутствие внешнего воздействия приводит к возникновению представления, соответствующего этому событию. Декларативная память, регистрируя события, затем устойчиво их сохраняет. Собственные векторы матрицы различий между следами памяти образуют базис пространства декларативной памяти, в котором следы эталонов представлены точками. Сравнение пространства декларативной памяти с перцептивным пространством тех же стимулов, но воспринимаемых непосредственно, показывает их изоморфизм. След каждого эталона связан со следовым вектором возбуждений, который может сопоставляться с афферентным вектором возбуждения, приводя к субъективной оценке различия следа и актуально действующего стимула. Изоморфизм пространства декларативной памяти и пространства предетекторов означает, что геометрическая модель экрана декларативной памяти, получаемая методом многомерного шкалирования, также должна иметь вид сферической поверхности. *Кратковременная (рабочая, оперативная) память* хранит след события в легко доступной для различных когнитивных операций форме. Исследование кратковременной памяти основано на разном по длительности отставлении тестового стимула от эталона при оценке различия между ними. Матрица субъективных различий между эталоном и отставленным по времени тест-стимулом позволяет построить пространство краткосрочной памяти, которое практически совпадает с пространством непосредственного восприятия этих стимулов. Вектор возбуждения краткосрочной памяти может сопоставляться с вектором возбуждения тест-стимула, что приводит к генерации оценки их различия. *Семантическая память* — форма декларативной памяти — хранит связи групп элементов образной памяти с другим ее элементом, являющимся символом этой

группы. Элементы группы образуют значение символа. При подаче стимула-символа происходит активация элементов символизируемой группы. Возбуждение этих элементов образует вектор возбуждения образной декларативной памяти. При подаче другого стимула-символа возбуждается другой ансамбль элементов долговременной памяти, образующих другой вектор возбуждения. Абсолютная разность величин этих векторов возбуждения определяет семантическое различие этих стимулов-символов. Если вектора возбуждения, генерируемые стимулами-символами, совпадают, то такие символы являются синонимами. Предъявляя испытуемому пары стимулов-символов для оценки различия их значений, можно получить матрицу субъективных семантических различий и на ее основе построить семантическое пространство, изоморфное тому пространству памяти, на основе которого определяются значения символов. Каждый стимул-символ представлен в семантическом пространстве вектором возбуждения образной памяти. Стимулы-символы сами могут составлять группы, представленные символами высшего порядка. Изоморфизм перцептивных, мнемических и семантических пространств является еще одним доказательством сформулированного И. П. Павловым принципа взаимодействия сигнальных систем и открывает новые возможности в раскрытии мозговых механизмов первой и второй сигнальных систем (Соколов, 2004).

Векторный принцип кодирования информации обнаруживается и в *реакциях вегетативной нервной системы*, в частности в механизмах вегетативной регуляции сердечного ритма (Данилова, 1985, 1992, 2006). Комбинации возбуждений симпатической и парасимпатической систем образуют векторное пространство. Разным рефлексам — ориентировочному и пассивно-оборонительному — соответствуют разные траектории изменений в этом векторном пространстве и, соответственно, разные реакции изменений сердечного ритма. Спектральный анализ обнаруживает разные по частоте вариации сердечного ритма, что предполагает четырехкомпонентную структуру механизмов такой модуляции: два дыхательных модулятора, сосудистые колебания и гуморальные осцилляции. Четырехмерная векторная структура обнаруживается и при изучении кросс-спектров дыхания и сердечного ритма. При этом вклад сосудистого и гуморального компонентов в сердечный ритм и дыхание возрастает с ростом личностной тревожности и увеличением информационной нагрузки. Модуляторы сердечного ритма коррелируют с различными ритмами ЭЭГ (Данилова, 1985, 1992).

Векторный подход к кодированию внешних сигналов, обучению и управлению реакциями открывает возможность интеграции нейронных механизмов и психологических закономерностей в единой непротиворечивой модели исследуемого психологического процесса. Результаты огромного числа исследований, выполненных в рамках векторного подхода, отражены в курсе лекций, прочитанных проф. Е. Н. Соколовым

в 1996 г. в Университете Вашингтона в г. Сент-Луис (США), докладах на XXVI Международном психологическом конгрессе (Канада, 1996), на XIII (Турция, 2006) и XIV (Россия, 2008) Международных психофизиологических конгрессах. Данные, полученные при изучении зрительного восприятия, эмоций, памяти, обучения и семантики с позиций векторной психофизиологии, обобщены в ряде монографий и программных статей (Соколов, Шмелев, 1983; Соколов, 1986, 1995, 2003, 2009; Sokolov, Izmailov, 1983; Sokolov, Boucsein, 2000).

2.4. Когнитивная психофизиология

В последние годы на кафедре психофизиологии интенсивно развивается новое направление, активно поддержанное Е. Н. Соколовым и связанное с изучением роли *высокочастотной ритмической активности мозга* (гамма-ритма) в нейронных механизмах, модулирующих процессы кодирования информации на сенсорном и исполнительном уровнях (Данилова, 2006). На основе применения комплекса методов, измеряющих активность узкополосных гамма-осцилляторов по многоканальной ЭЭГ человека, а также определения его источников в структурах мозга с помощью дипольного анализа и использования томографических магнитно-резонансных срезов мозга обследуемых лиц показано, что кратковременные вспышки гамма-ритма представляют собой особую высокочастотную форму активации локальных нейронных сетей мозга. Гамма-ритм как универсальный механизм активации включен во все сенсорные и когнитивные процессы. Экспериментальные результаты, подтверждающие это положение, получены в отношении восприятия, произвольного и непроизвольного внимания, процессов памяти. Показано, что мозг использует множество разночастотных и узкополосных гамма-осцилляторов. Каждый из них характеризуется острой и избирательной настройкой на определенную частоту. Узкополосные гамма-осцилляторы, переходя в режим генерации частотноспецифической активности, создают условия для избирательной активации мозга и тем самым обеспечивают выполнение сенсорных, моторных и когнитивных функций специализированных нейронных сетей (Данилова, Быкова, Пирогов, Соколов, 2001–2003). В настоящее время проверяется гипотеза об участии гамма-ритма в работе механизма, кодирующего субъективные и перцептивные различия.

2.5. Механизмы стресса и стрессоустойчивости

К 1990 г. на кафедре сформировалось новое направление фундаментальных исследований, связанное с изучением механизмов стресса и стрессоустойчивости в норме и патологии. К настоящему времени в рамках этого направления разработан соответствующий оригинальный экспериментальный

подход, основанный на комплексном использовании электрофизиологических, биохимических и психологических показателей (Аракелов, 2006). По результатам исследований предложены методы профилактики и лечения стрессовых расстройств у здоровых людей и больных с психосоматическими расстройствами.

2.6. Разработка методологических оснований психофизиологии

В рамках школы Е. Н. Соколова много внимания уделяется разработке общеметодологических проблем современной психофизиологии как науки о нейронных механизмах психических процессов и состояний. Новизна и продуктивность практикуемого в школе методологического подхода состоит в предложении рассматривать психофизиологию как органическую составную часть нейронауки, развивающуюся на стыке (пересечении) психологии, нейрофизиологии и математики. Результаты методолого-экспериментального анализа современной психофизиологии в рамках такого подхода отражены в книгах «Психофизиология» (Соколов, 1981), «Теоретическая психофизиология» (Соколов, 1986), «Психофизиология» (Данилова, 2001), «Восприятие и условный рефлекс: Новый взгляд» (Соколов, 2003), «Психофизиология» (под ред. Ю. И. Александрова, 2006), «Очерки по психофизиологии сознания» (Соколов, 2010). Знаком признания и высокой оценки вклада кафедры психофизиологии в разработку методологических проблем современной психофизиологии послужило избрание Е. Н. Соколова председателем секции «Психология» на Международном конгрессе по методологии, логике и философии науки в 1987 г. (Москва).

Раздел 3. Основные направления исследований и достижения школы Е. Н. Соколова в области прикладной психофизиологии

Основные темы прикладных исследований на кафедре психофизиологии связаны с разработкой и совершенствованием методов *биологической обратной связи, детекции скрываемых знаний, диагностики и коррекции функциональных состояний* (Г. Г. Аракелов, Н. Н. Данилова, С. А. Исайчев). Эти направления исследований, сформированные в ответ на запросы со стороны практической психологии, являются относительно новыми для школы психофизиологии Е. Н. Соколова, традиционно ориентированной на фундаментальную науку. Однако — в полном соответствии с принципом «нет хорошей практики без хорошей теории» — знания, полученные в фундаментальных исследованиях, оказались востребованными в прикладных разработках. На основе изучения механизмов функциональных состояний и их роли в регуляции поведения животных и психической деятельности человека и с привлечением векторной теории кодирования информации разработан комплекс новых психофизиологических методов объективной оценки функциональных состояний, включающих построение

векторного пространства сердечного ритма и семантического эмоционального пространства (Данилова, 1992). Применение этих методов позволяет объективно оценивать индивидуальную тревожность субъекта и определять его стрессоустойчивость, выявлять нарушения механизмов регуляции функциональных состояний, не обнаруживаемые по другим физиологическим показателям и результатам психологического тестирования. Построение и анализ векторного пространства сердечного ритма плода человека предложены в качестве неинвазивного метода изучения пренатального развития, предсказывающего возможные отклонения в поведении ребенка в постнатальный период.

С привлечением данных фундаментальной психофизиологии экспериментально обоснован новый эффективный способ объективной психофизиологической диагностики и коррекции стрессовых состояний. На метод получено положительное заключение патентной экспертизы Института государственной патентной экспертизы РФ. Использование этого метода в клинике нервных болезней для профилактики и лечения дистрессовых расстройств оказалось (для случая больных с диагнозом «пограничное состояние») даже более эффективным, нежели традиционные фармакологические способы лечения (Араkelов, 1995, 2006).

Раздел 4. Особенности организации педагогической деятельности в научной школе Е. Н. Соколова

Основной принцип подготовки специалистов в рамках школы — *обучение через исследование*. Это означает, что с самого начала своей специализации студент включается в выполнение реальной научно-исследовательской работы. Специализация осуществляется также через спецпрактикум и систему специальных курсов, посвященных обсуждению актуальных проблем современной психофизиологии. По инициативе Е. Н. Соколова в 1995 г. на кафедре психофизиологии был разработан и внедрен в процесс обучения новый спецпрактикум «Основы нейронауки», представляющий собой базу для профессионального обучения через исследование и направленный на приобретение современных знаний из разных областей нейробиологии и психофизиологии. Одной из важных перспективных задач такого междисциплинарного Практикума является создание на факультете психологии (или в МГУ) научно-педагогической базы для открытия новой специальности — в области нейронауки. Подготовка таких специалистов широкого профиля рассчитана на объединение усилий со стороны разных факультетов МГУ (психологического, биологического, физического, химического, фундаментальной медицины и механико-математического) и научно-исследовательских учреждений (Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Институт психологии РАН).

Раздел 5. Общественное признание вклада научной школы Е. Н. Соколова в развитие отечественной и мировой психологии

Мировая и отечественная наука по достоинству оценивает вклад представителей отечественной психофизиологической школы в развитие современной психофизиологии. В 1984 г. Е. Н. Соколов за выдающийся вклад в развитие теории рефлекторных механизмов работы мозга был награжден Золотой медалью имени И. П. Павлова. В 1988 г. Американская Ассоциация Психофизиологических исследований вручила Е. Н. Соколову специальный диплом «За выдающийся вклад в психофизиологию», которым награждаются ученые, чьи труды носят фундаментальный характер и оказывают заметное влияние на развитие науки. На проходившем в Италии IX съезде Международной ассоциации психофизиологов в 1998 г. Е. Н. Соколову была вручена самая престижная премия Международной ассоциации психофизиологов — «ПРЕМИЯ СТОЛЕТИЯ-1998».

В этом же году активная научно-педагогическая деятельность Е. Н. Соколова была отмечена присуждением ему Премии имени М. В. Ломоносова и звания «Заслуженный профессор Московского университета». Монография проф. Н. Н. Даниловой «Функциональные состояния: механизмы и диагностика» (1984) в 1986 г. отмечена премией, дипломом и медалью Минвуза СССР «За научную работу» в высшей школе.

Научно-исследовательская деятельность школы Е. Н. Соколова поддержана *грантами* разного уровня: *РФФИ*, *РГНФ*, «*Университеты России*», *ISF*, *Fogarty (США)*, *ERNF (США)*, *INTAS*. За период с 1994 по 2009 г. представителями школы выполнены работы более чем по 70 российским и зарубежным грантам и научно-исследовательским программам (договорам).

Раздел 6. Взаимодействие психофизиологической школы Е. Н. Соколова с научными центрами в России и за рубежом

При реализации своих научных программ представители школы Е. Н. Соколова активно взаимодействует с российскими и зарубежными научно-исследовательскими центрами и университетами. Кафедра психофизиологии является инициатором и организатором ряда научно-исследовательских проектов, реализуемых на межфакультетском уровне в Московском университете. Так, в 1995–1996 гг. по инициативе и при непосредственном участии проф. Е. Н. Соколова в МГУ имени М. В. Ломоносова создается Центр магнитно-резонансной томографии и спектроскопии, открывающий новые перспективы для развития отечественной нейронауки и проведения экспериментальных исследований на мировом уровне. В 1997 и 2003 гг. сотрудники кафедры на конкурсной основе получили возможность проводить исследования на базе этого центра. На протяжении многих лет кафедра сотрудничает с Лабораторией нейрофизиологических

основ психики ИП РАН (с 2010 г. — Лаборатория психофизиологии имени В. Б. Швыркова), механико-математическим факультетом (каф. дискретной математики, каф. теории интеллектуальных систем) и биологическим факультетом Московского университета (каф. высшей нервной деятельности) в области исследований зрительного восприятия и разработки искусственных органов чувств роботов с элементами искусственного интеллекта.

В период с 1985 по 2009 г. кафедра психофизиологии выступила инициатором ряда *международных научных исследовательских проектов в области психофизиологии*: «Соотношение фазического и тонического ориентировочного рефлексов» (совместно с Университетом Нового Уэлса, Австралия), «Цветовой образ» (совместно с Институтом Зрения Университета Эйндховена, Нидерланды), «Механизмы цветового зрения» (совм. с Университетом имени Вашингтона г. Сизтл, США, и Университетом г. Сент-Луис, США), «Механизмы цветового и яркостного контраста» (совм. с Институтом зрения Университета Эйндховена, Нидерланды, и кафедрой психологии Университета г. Хельсинки, Финляндия), «Психофизиологические механизмы восприятия лиц и эмоций» (совм. с государственным университетом г. Вупперталь, Германия). В 1975 г. по инициативе и с участием кафедры осуществлен перевод и организовано издание книги К. Прибрама «Языки мозга», а в 1998 г. — фундаментальной монографии известного финляндского ученого, Иностранного члена РАН Ристо Наатанена «Внимание и функции мозга».

Заключение. Перспективы развития научной психофизиологической школы в Московском университете

Перспективы фундаментальной психофизиологии в университете критическим образом связаны с привлечением в эту область науки современных неинвазивных технологий регистрации активности мозга человека. В условиях Московского университета это означает активное использование в психофизиологических исследованиях научно-исследовательской базы Центра магнитно-резонансной томографии и спектроскопии. Одной из главных задач такого сотрудничества является разработка методов совмещения данных мозговой локализации источников ЭЭГ-активности, получаемых в психофизиологических опытах с человеком, со структурными срезами мозга, получаемыми на томографе. В перспективе информативность такого объединения функциональных (ЭЭГ) и структурных (срезы мозга) данных может быть приближена к информативности мощных (но пока очень дорогостоящих) методов позитронно-эмиссионной томографии и функциональной магнитно-резонансной томографии.

Важным элементом перспективы психофизиологии в университете является теоретическое и экспериментальное развитие оригинальной концепции векторной психофизиологии. В этой связи необходимо развивать

экспериментальную базу для проведения клеточных исследований, результаты которых позволят в полном объеме реализовать методологический подход психофизиологической школы к интеграции психологии и естествознания — «Человек — Нейрон — Модель».

С учетом современных условий существования университетской науки в России, можно отнести к перспективным направлениям развития психофизиологии в Московском университете развитие ее прикладных приложений, которые, однако, мыслятся как проекция на практику достижений фундаментальной психофизиологии.

Однако при любом сценарии развития событий мы с полной уверенностью можем присоединиться к словам замечательного нейробиолога П. В. Симонова, адресованным из XX в. нам, психологам века XXI: «Я убежден, что приближающееся 21-е столетие явится в значительной мере веком психофизиологии в обеих ее ипостасях: нейробиологической и психологической, естественнонаучной и гуманитарной. Новейшие методы нейронаук обогатят нас знанием о работе мозга, о котором, в лучшем случае, только догадывались наши великие предшественники, а психология, став подлинной наукой... существенно обогатит современное человековедение» (Симонов, 1999).

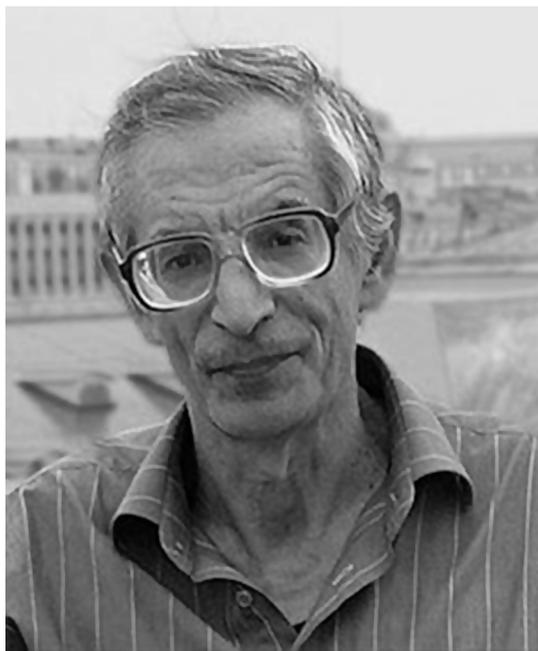
Литература

- Аракелов Г. Г. Стресс и его механизм // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 45–54.
- Аракелов Г. Г. Механизмы стресса // Психофизиология / Под ред. Ю. И. Александрова. СПб.: Питер, 2014. С. 332–337.
- Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М.: Наука, 1975.
- Данилова Н. Н. Функциональные состояния: механизмы и диагностика. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985.
- Данилова Н. Н. Психофизиологическая диагностика функциональных состояний. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992.
- Данилова Н. Н. Психофизиология. М.: Аспект-Пресс, 2001.
- Данилова Н. Н. Психофизиология функциональных состояний // Психофизиология / Под ред. Ю. И. Александрова. СПб.: Питер, 2014. С. 157–179.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса / Под ред. проф. Е. Н. Соколова и О. С. Виноградовой. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970.
- Ориентировочный рефлекс и вопросы высшей нервной деятельности: Сборник статей. М.: АПН РСФСР, 1959.
- Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность: Сборник статей. М.: АПН РСФСР, 1958.
- Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии / Под ред. Е. Н. Соколова. М.: Просвещение, 1964.
- Пейсмекерный потенциал. Тбилиси: Мецниереба, 1975.

- Симонов П. В.* Павлов и психофизиология XXI века // Журн. высш. нервн. деят. им. П. П. Павлова. 1999. Т. 49 (2). С. 179–184.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1958.
- Соколов Е. Н.* Механизмы памяти. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969.
- Соколов Е. Н.* Психофизиология: предмет, методы и задачи // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1980. № 1. С. 3–16.
- Соколов Е. Н.* (1981а). Нейронные механизмы памяти и обучения. М.: Наука, 1981.
- Соколов Е. Н.* (1981б). Психофизиология. Лекции по спецкурсу для студентов факультетов психологии гос. университетов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981.
- Соколов Е. Н., Шмелев А. Г.* Нейробионика. М.: Наука, 1983.
- Соколов Е. Н.* Теоретическая психофизиология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986.
- Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Нейроинтеллект: От нейрона к нейрокомпьютеру. М.: Наука, 1989.
- Соколов Е. Н.* Принцип векторного кодирования в психофизиологии // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 3–13.
- Соколов Е. Н.* Векторное представление ассоциативного обучения // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2000. Т. 50 (1). С. 80–87.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс: Новый взгляд. М.: УМК «Психология»; Московский психолого-социальный институт, 2003.
- Соколов Е. Н.* Вычисление семантических различий в нейронных сетях // Нейрокомпьютеры. 2004. № 2. С. 69–78.
- Соколов Е. Н.* Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А., Черноризов А. М.* Векторный код в нейронных сетях: от «Рефлекса» к «Системе», от «Нейрона-детектора» к «Нейронному ансамблю» «как вверху, так и внизу; как внизу, так и вверху» // Материалы Международной научной конференции памяти Е. Н. Соколова и Ч. А. Измайлова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2016. С. 20–34.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
- Черноризов А. М.* «Проблемное поле» современной психофизиологии: от нанонейроники до сознания // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2007. № 3. С. 15–43.
- Черноризов А. М.* Психофизиологическая школа Е. Н. Соколова // Вестн. Моск. ун-та. Серия 14. Психология. 2010. № 4. С. 4–21.
- Sokolov E. N., Izmailov Ch. A.* The conceptual reflex arc: a model of neural processing as developed for color vision // Modern Issues in Perception / Ed. by H. G. Geissler. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, 1983. P. 192–216.
- Sokolov E. N.* The neuronal mechanisms of the orienting reflex / Ed. by E. N. Sokolov, O. S. Vinogradova. New Jersey: Lawrence Erlbaum Publishers, 1975. P. 217–235.
- Sokolov E. N.* Model of cognitive processes // Advances in Psychological Sciences. Vol. 2: Biological and Cognitive Aspects / Ed. by M. Saborin, F. Craik, M. Robert. East Sussex, UK: Psychology Press, 1998. P. 355–379.
- Sokolov E. N.* Perception and the conditioning reflex: vector encoding // International Journal of Psychophysiology. 2000. Vol. 35. P. 197–217.
- Sokolov E. N., Boucsein W. A.* A psychophysiological model of emotion space // Integrative Physiological and Behavioral Science, 2000. Vol. 35 (2). P. 81–119.
- The Orienting Response in Information Processing / E. N. Sokolov, Y. A. Spinks, R. Naatanen, H. Lyytinen. Mahwah, Lawrence Erlbaum Associates, 2002.
- Vinogradova O. S.* Hippocampus as comparator: Role of two input and two output systems of the hippocampus in selection and registration of information // Hippocampus. 2001. Vol. 11. P. 578–598.

**Чингиз Абильфазович Измайлов — выдающийся
ученый-психофизиолог, один из основателей научной
школы векторной психофизиологии**

Ю. А. Чудина



**Чингиз Абильфазович Измайлов
1944–2011**

Доктор психологических наук, профессор кафедры психофизиологии факультета психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, заслуженный профессор Московского университета, выдающийся ученик Е. Н. Соколова, один основателей научной школы векторной психофизиологии

Чингиз Абильфазович Измайлов родился 26 марта 1944 г. в г. Дербент Дагестанской АССР, в 1976 г. закончил факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова, с 1985 г. — доктор психологических наук, с 1989 г. — профессор, в 2005 г. удостоен звания «Заслуженный профессор Московского университета». Более 30 лет проф. Ч. А. Измайлов преподавал на кафедре психофизиологии МГУ и в других вузах созданные им оригинальные учебные курсы «Психофизиология восприятия», «Психофизика и психофизиологические измерения», «Цвет и эмоции человека», «Категориальная структура зрительного восприятия», «Сравнительная психофизиология цветового зрения» и другие. Ч. А. Измайлов скончался 28 сентября 2011 г., похоронен на Востряковском кладбище г. Москвы.

Чингиз Абильфазович Измайлов был настоящим учителем, учителем с большой буквы — человеком, который всей своей жизнью, всем своим самоотверженным служением науке показывал пример того, каким должен быть ученый. В личном общении с ним и при чтении его научных трудов всегда складывалось впечатление невероятной легкости, с которой он обсуждал и описывал сложные психофизические закономерности, выдвигал смелые и нестандартные предположения и гипотезы. Немногие знают, что за этой легкостью стояли годы изнурительной, тяжелейшей работы, связанной с постоянным научным поиском.

Ч. А. Измайлов работал в области экспериментальной психофизики и психофизиологии сенсорных систем, уделяя особое внимание зрительно-му восприятию. Важнейшим в этой области является подбор стимуляции, определение процедуры предъявления стимулов, использование адекватных методов регистрации ответных реакций. Всё это составляет методическую основу исследования, без которой невозможно получение достоверного и валидного результата. Практически все научные достижения и открытия проф. Ч. А. Измайлова появились на свет благодаря его таланту экспериментатора. Надо отметить, что экспериментальная психофизика и психофизиология являются одними из сложнейших областей психологической науки, но в то же время представляют необходимую естественнонаучную базу знаний и представлений о человеке, его психических особенностях и когнитивных процессах.

Одной из центральных проблем психофизиологии зрительного восприятия является проблема целостного отражения окружающего мира, понимания мозговых механизмов видения. Решение этой проблемы связано с получением ответов на многочисленные вопросы. Каким образом в нервной системе может быть представлена сенсорная информация? Какие нейронные механизмы лежат в основе зрительного восприятия? Как происходит формирование зрительного образа? Существуют ли закономерности взаимодействия между внешним стимулом и зрительной системой? Являются ли особенности строения зрительной системы адаптивно настроенными на внешний сигнал? Какими элементами зрительной системы осуществляется восприятие цвета, формы, видимого пространства? Что позволяет человеку видеть мир цветным? Как осуществляется восприятие лицевой экспрессии и почему мы обязательно видим на лице эмоцию? Почему видимая форма может соотноситься с разным содержанием? Что такое зрительная категоризация и как удается уловить семантическую структуру изображения? Чем определяется зрительный образ — устройством зрительной системы, особенностями стимуляции или прошлым опытом наблюдателя? Связана ли способность видеть мир цветным с эволюционным развитием мозга и нервной системы? Существуют ли универсальные элементы зрительного анализа? Может ли формальная языковая структура быть основой

целостного зрительного восприятия? Содержание этих и многих других вопросов, сформулированных проф. Ч. А. Измайловым, стало предметом экспериментального изучения и теоретического анализа для целого ряда психофизиологических исследований, предпринятых на кафедре психофизиологии.

Среди основных научных достижений проф. Ч. А. Измайлова можно выделить следующие:

1. Создание сферической модели цветового зрения.
2. Создание сферической модели эмоциональной экспрессии.
3. Разработка моделей восприятия формы и графических особенностей изображения.
4. Создание языковой теории восприятия.

Надо отметить, что основой его экспериментальных исследований являлся векторный принцип кодирования сенсорных сигналов в нервной системе. Согласно этому принципу, распознавание видимой сцены осуществляется зрительной нейронной сетью, состоящей из цепочки активированных рецепторов, преддетекторов и детекторов. Вектор возбуждения формируется набором преддетекторов на основе возбуждения соответствующих рецепторов, а вектор связей является характеристикой детектора. Совпадение этих векторов приводит к активации определенного детектора и распознаванию конкретного изображения. На основе экспериментальной верификации векторного принципа Ч. А. Измайловым была разработана сферическая модель восприятия цвета, которая затем была распространена на другие зрительные признаки и трансформирована в обобщенную сферическую модель восприятия (цвета, элементов конфигурации формы, эмоциональных выражений, семантики). Как правило, сферическая модель представлена многомерным пространством, декартовы координаты которого — в математической форме — отражают функциональные особенности нейронных каналов, а сферические координаты, вычисляемые как углы между векторами постоянной длины, — субъективные видимые признаки изображения.

Для построения в экспериментах Ч. А. Измайлова геометрической модели восприятия, адекватно отражающей лежащие в его основе нейрофизиологические механизмы, необходимо было оценить попарные различия между всеми возможными комбинациями определенного набора стимулов. Такие оценки попарных различий или меры различий могут быть получены с помощью различных процедур и психофизиологических методов, разработка которых осуществлялась при активном участии проф. Ч. А. Измайлова. Эти методы включают попарное сравнение стимулов в психофизиологическом эксперименте, регистрацию зрительного вызванного потенциала различия на мгновенную замену стимулов (ЗВП) и регистрацию электроретинограммы на мгновенную замену стимулов (ЭРГ). Как было показано в работах проф. Ч. А. Измайлова, все три показателя являются адекватной

мерой различия между стимулами и могут быть использованы для исследования и моделирования процессов зрительного восприятия.

В рамках этой методологии проф. Ч. А. Измайловым была создана сферическая модель цветового зрения, основанная на измерениях надпороговых цветовых различий, ЗВПР и ЭРГ на цветовые стимулы. Согласно модели цветового зрения цветовые стимулы представлены набором точек, составляющих сферическую поверхность в четырехмерном евклидовом пространстве. Определенный цветовой стимул представлен в модели цветовой точкой, которая является концом соответствующего вектора и характеризуется четырьмя декартовыми и тремя сферическими координатами. Сферические координаты отражают психофизические характеристики цветового стимула: цветовой тон, яркость-светлота и насыщенность. Декартовы координаты этой точки представляют нейрофизиологический механизм кодирования цветовой информации, реализующийся на основе взаимодействия нейронных каналов, сгруппированных попарно в двухканальные модули. Двухканальный модуль является одним из основных механизмов зрительной системы, используемых для распознавания ключевых характеристик изображения. Модель цветового зрения представлена двумя двухканальными модулями: хроматическим и ахроматическим. Хроматический модуль предназначен для анализа спектрального состава светового излучения, ахроматический модуль — для анализа интенсивности излучения. Результатом взаимодействия этих модулей является формирование такой характеристики, как насыщенность цвета.

В сравнительных исследованиях аппретурных и пигментных цветов было показано, что в обоих случаях сферическая модель цветового зрения является универсальной. Моделирование восприятия цветовой семантики на примере прилагательных русского языка, обозначающих цветовые характеристики внешнего мира, выявило особенность семантического цветового пространства, в котором отсутствует такая характеристика, как цветовая насыщенность.

Геометрический подход к исследованию восприятия был использован Ч. А. Измайловым для изучения эмоций, где на его основе была разработана модель эмоциональной экспрессии, базирующаяся на данных анализа субъективных оценок надпороговых различий между выражениями лица и отдельно — на данных регистрации ЗВПР на мгновенную замену изображений лица. Модель эмоций представлена в виде четырехмерного сферического пространства, декартовы координаты которого отражают вклад гипотетических преддетекторов эмоций, представленных нейронами, селективно настроенными на выделение кривизны рта и бровей. Декартовы координаты были также проинтерпретированы в терминах субъективных эмоциональных характеристик «удовольствие — неудовольствие», «активность — пассивность», «напряжение», «спокойствие», что перекликается

с классическими исследованиями восприятия эмоций. На основе анализа модели эмоций была сформулирована гипотеза, согласно которой определенное сочетание графических элементов лица активирует детектор конкретной эмоции, которая характеризуется эмоциональным тоном, яркостью и насыщенностью, по аналогии с цветовым зрением.

В специально организованных экспериментах проф. Ч. А. Измайловым было осуществлено исследование восприятия формы и графических изображений, составленных из линий. Исследования различения линий разной ориентации осуществлялись на основе всех трех способов получения мер различия: на основе субъективных оценок, ЗВПР и ЭРГ. В результате было показано, что восприятие ориентации линий является универсальным механизмом у человека и животных (на примере лягушки) и осуществляется на основе схожих нейронных механизмов. Дальнейшие исследования восприятия изображений, составленных из комбинаций линий (двухлинейных и трехлинейных фигур), показали, что результаты их различения могут быть описаны двумя разными типами сферической модели. Один тип сферической модели, отражающий различительный механизм восприятия, характеризуется метрической структурой точек, представленной в сферическом многомерном пространстве. Другой тип модели представлен категориальной, неметрической структурой расположения точек в маломерном пространстве.

На основе многочисленных экспериментальных исследований и теоретических обобщений проф. Ч. А. Измайловым была создана языковая теория зрительного восприятия. Эта теория является теоретическим обобщением результатов многолетней экспериментальной работы. Основополагающими в этой теории являются представления о зрительном восприятии как о языковой структуре, которая предполагает наличие особого «зрительного алфавита», из элементов которого по правилам «зрительной грамматики» строятся «зрительные слова», а на основе «зрительного синтаксиса» — зрительные сцены, соответствующие языковым предложениям. Такое возможно, только если, как предполагал Ч. А. Измайлов, допустить, что организм не извлекает информацию из среды, а производит ее сам, то есть строит ее по языковым законам с учетом сложности зрительных механизмов. При этом размерность зрительного алфавита задает размерность (сложность) воспринимаемого мира, а не наоборот. Именно с этим связана неодинаковость отражения окружающего мира животными, зрительная система которых обладает разной размерностью (составом) их «зрительного алфавита».

Ч. А. Измайлов выделяет четыре класса зрительных феноменов, которые соответствуют языковым феноменам: сенсорные образы = буквы или слоги, способы конструирования перцептов = грамматика, перцептивные образы = слова или морфемы, зрительная сцена = словосочетание или предложение.

В рамках языковой теории зрительного восприятия в качестве метода выявления основных языковых форм зрения — зрительных букв и слов — было использовано моделирование восприятия двух разных типов зрительных стимулов, различение которых по-разному осуществляется зрительной системой.

На основе одного типа стимулов зрительная система формирует представление о «зрительных буквах» или, возможно, даже «зрительных слогах», а другой тип стимулов является основой для «зрительных слов» или «морфем». При этом процесс выявления «зрительных букв» представлен в виде сферического многомерного пространства, обладающего метрической структурой, а процесс выявления «зрительных слов» — маломерным неметрическим пространством с категориальной структурой.

В качестве базисного механизма зрительного языка Ч. А. Измайлов предлагает использовать универсальный двухканальный модуль, осуществляющий спецификацию субъективной переменной, которая в зависимости от типа стимула может соответствовать зрительной букве или зрительному слову. Двухканальный модуль представлен в сферической модели двухмерной плоскостью, декартовы координаты которой отражают активность двух реципрокных нейронных каналов, являющихся нейрофизиологической основой различения стимула, а угловая координата точки-стимула определяет субъективную переменную анализа этого стимула. Каждому стимулу в этой плоскости соответствует точка на поверхности окружности, которая является концом двухмерного вектора. Двухканальные модули, выявляющие элементы зрительного алфавита, могут объединяться в многоканальные сети, на основе активности которых мы видим набор зрительных букв или слогов.

Языковая теория зрительного восприятия Ч. А. Измайлова при поверхностном знакомстве с ней поражает своей захватывающей простотой (как известно, всё гениальное — просто), мнимой очевидностью и гармоничностью. При дальнейшем рассмотрении она преобразуется и еще больше поражает своей красотой, глубиной и точностью.

Нам представляется, что литературное наследие Ч. А. Измайлова, как литературное наследие любого талантливого человека, достойно изучения и найдет своего читателя в силу того, что является источником новых скрытых идей и поводом для дальнейшего творческого поиска, главное — продолжать этот путь...

Основные научные достижения и результаты оригинальных, но при этом очень точных и адекватных предмету исследования экспериментов Ч. А. Измайлова опубликованы более чем в 70 научных работах, среди которых 3 монографии, 2 учебно-методических пособия и множество статей в ведущих отечественных и зарубежных журналах.

Психофизиология в системе координат современной постнеклассической науки

Ю. П. Зинченко

Сегодня ситуация и в психологической науке в целом и в психофизиологии в частности может быть охарактеризована как активное развитие междисциплинарных связей при возрастающей дифференциации и специализации научного знания и взаимопроникновении различных наук. На уровне методологического анализа это проявляется в форме отчетливо выраженного методологического либерализма или даже методологического плюрализма, когда в рамках изучения определенных проблем можно видеть встречное движение различных теоретических и прикладных направлений, течений и подходов, методов и методик. В последние годы происходит быстрое становление новых междисциплинарных областей исследований на стыке нейронаук и социальных наук (прежде всего, социальной психологии и поведенческой экономики), получивших названия социальной нейронауки и социальной психофизиологии. Процесс концептуальной перестройки привел к формированию новых научных сообществ и лабораторий, периодических изданий и направлений учебной подготовки. С 2006 г. издается два новых междисциплинарных журнала: “Social Cognitive and Affective Neuroscience” (SCAN) и “Social Neuroscience”, организовано научное общество “Society for Social Neuroscience”.

Эволюция современной науки, определяемая идеалами постнеклассической рациональности, идет в направлении понимания изучаемых объектов как сложных саморазвивающихся открытых систем. При этом представление о сложных системах как процессах постоянного обмена веществом, энергией и информацией с внешней средой, благодаря которым система воспроизводится в качестве своеобразного инварианта в меняющихся взаимодействиях, необходимо, но уже недостаточно. Сложные системы рассматриваются как саморазвивающиеся, так как в них осуществляется процесс перехода от одного типа саморегуляции к другому. В фокус современной психофизиологии попадают уже не только нейроны и нейронные сети (макрообъекты), но и отдельные органеллы, молекулярные и генетические механизмы нервных клеток. Для обозначения этого нового уровня исследований в современной психофизиологии проф. Е. Н. Соколов и проф. Ричард Мэгин (Richard Magin) предложили ввести термин «нанонейроника».

В связи со сменой научных парадигм психофизиология претерпела значительные перемены, трансформировавшие ее из так называемой классической (Вундтовской) психофизиологии в современную науку о нейронных

механизмах психических процессов и состояний. Для постнеклассической науки характерен переход от феноменологического описания эволюции к ее структурному описанию, переход от видения объектов исследования как саморегулирующихся систем к их видению в качестве более сложных саморазвивающихся систем. Сложным саморазвивающимся системам присуща уровневая организация элементов и способность порождать новые уровни, оказывающие обратное воздействие на ранее сложившиеся. Такая система на каждом этапе развития сохраняет свою открытость и обмен с внешней средой. На определенных этапах — фазовых переходах — прежняя организованность нарушается, рвутся внутренние связи системы, и она вступает в полосу динамического хаоса. На этапах фазовых переходов имеется спектр возможных направлений развития системы. В некоторых из них возможно упрощение системы, ее разрушение и гибель в качестве сложной самоорганизации. Но возможны и сценарии возникновения новых уровней организации, переводящие систему в качественно новое состояние саморазвития.

Адекватное изучение сложных систем требует разработки новых исследовательских средств, поэтому внедрение в науку постнеклассического подхода сопровождается пересмотром не только общенаучной, но и конкретно-научной методологии. Последнее выражается в обновлении онтологической модели предмета исследований и, как следствие, в разработке новых экспериментальных технологий и базирующихся на них новых научных направлений. Не остались в стороне от процессов такого концептуального обновления современные нейронауки и психофизиология. Бурное развитие неинвазивных технологий визуализации активности мозга в 1990-е гг. (функциональной магнитно-резонансной томографии, фМРТ, и позитронно-эмиссионной томографии, ПЭТ) открыло перед учеными принципиально новые возможности для изучения мозговых механизмов когнитивных процессов (восприятия, мышления, сознания), социального познания и социального поведения.

Освоение саморазвивающихся систем предполагает расширение смыслов категории причинности, в первую очередь связанных с представлениями о превращении возможности в действительность, и о целевой причинности. Целевая причинность вводит новые смыслы в понимание вероятностных процессов и вероятностной причинности. В ходе развития меняется мера вероятности события. То, что представлялось маловероятным в начальном состоянии развития, может стать более вероятным при формировании новых уровней организации. С изменением характера причинных связей приобретает новый смысл понятие циклической причинности.

Постнеклассический подход к изучению сложных саморазвивающихся систем предполагает учет позиции самого ученого — его ценностно-целевых особенностей, которые определяются как типом изучаемого объекта

и достижениями науки в определенный исторический период, так и принятыми в культуре этого исторического периода ценностями. Одним из ключевых факторов развития картины мира исследователя является его принадлежность или соотнесенность с определенной научной школой. Научную школу можно понимать как особый способ организации научной деятельности, сущность которого состоит в единстве процессов познания и передачи научного опыта. Анализ деятельности научной школы позволяет понять механизмы создания нового знания в связи со становлением и развитием исследователей и тем самым подойти к пониманию роли ценностей и смыслов субъекта исследования в развитии предметного содержания науки. Научная школа представляет собой объединение ученых, в котором органически соединяются общение и познание, научный поиск и обучение исследователю мастерству, генерирование новых идей и их критическое осмысление. Всё это в полной мере относится научной школе, созданной Е. Н. Соколовым, и творческое развитие которой привело к созданию оригинального исследовательского направления отечественной психофизиологии — векторной психофизиологии. Благодаря традициям научной школы векторной психофизиологии сегодня предметная область (онтология) современной психофизиологии развивается в рамках постнеклассической парадигмы не только «вглубь» (нейроны и нейронные сети), но и «вширь» (в разные области психологии).

Предисловие. Векторный код в нейронных сетях

Е. Н. Соколов, А. М. Черноризов

Ключевые слова: ансамбль предетекторов, вектор возбуждения, детектор, вектор синаптических весов, сферическая карта детекторов, командный нейрон, синаптическая пластичность

Психофизические исследования с человеком и поведенческие опыты на животных, регистрация суммарной электрической активности и реакций отдельных нейронов позволили сформулировать сферическую модель когнитивных процессов (Фомин и др., 1979; Соколов, 2003, 2010). Согласно этой модели мозговые механизмы представлены модулями, в состав которых входят рецепторы, нейроны-предетекторы и детекторные нейроны, образующие карту, на которой отображаются внешние стимулы. Нейроны-предетекторы, получающие сигналы от рецепторов, образуют ансамбль, состоящий из ограниченного числа клеток. Внешний стимул вызывает в ансамбле предетекторов определенную комбинацию возбуждений, которую формально можно представить вектором, компонентами которого служат возбуждения отдельных нейронов ансамбля предетекторов. Эти векторы возбуждения предетекторов подвергаются нормировке, в результате чего векторы, возникающие в данном ансамбле при всех адресованных к нему стимулах, оказываются одинаковыми по своей длине. Вектор возбуждения, возникший в ансамбле предетекторов при действии стимула, поступает на все детекторы параллельно. Но каждый детектор обладает своим специфическим набором весов синаптических контактов, образующих его вектор синаптических связей. При этом векторы возбуждения у всех предетекторов, принадлежащих данному ансамблю, равны по своей длине. Таким образом, вершины равных по длине векторов предетекторов описывают сферическую поверхность в пространстве, размерность которого определяется числом нейронов в ансамбле предетекторов. Вместе с тем детекторы, обладая равными по длине векторами весов синаптических контактов, также образуют сферическую поверхность в пространстве, размерность которого определяется числом синаптических контактов на каждом детекторе. Поскольку число предетекторов равно числу контактов на каждом детекторе, то пространство предетекторов изоморфно пространству детекторов.

Как достигается отображение внешних стимулов на карте нейронов-детекторов? Каждый детектор получает пресинаптические возбуждения от предетекторов и умножает их на соответствующие веса синапсов,

создавая моносинаптические вызванные постсинаптические потенциалы (ВПСП). В каждом детекторе эти моносинаптические ВПСП суммируются, образуя сложные ВПСП, которые равны сумме попарных произведений компонентов вектора возбуждения и вектора синаптических весов данного детектора. Но эта сумма попарных произведений представляет собой скалярное произведение вектора возбуждения преддетекторов на вектор весов синаптических контактов определенного детектора. Итак, реакция детектора равна скалярному произведению вектора возбуждения, вызванного стимулом, на вектор синаптических весов этого детектора. Скалярное произведение равно также длине одного вектора на длину другого и на косинус угла между ними. Но векторы возбуждения равны по длине для всех стимулов, адресованных данному ансамблю преддетекторов. Векторы синаптических весов равны также для всех детекторов детекторной карты. Следовательно, ответ детектора определяется только углом между действующим вектором возбуждения и вектором весов синаптических связей того детектора, реакцию которого мы ищем. Когда угол между этими векторами равен нулю, то косинус равен единице и скалярное произведение достигает максимума. Если же угол между векторами является прямым, то косинус равен нулю, и ответ детектора отсутствует. Другими словами, ответ детектора тем больше, чем ближе вектор возбуждения вектору весов синаптических контактов данного детектора. Веса синаптических контактов фиксированы и, будучи равными по своей длине, у разных детекторов отличаются только ориентацией. При изменении стимула на входе вектор возбуждения, оставаясь той же длины, изменяется по ориентации. Поступая параллельно на все детекторы, этот вектор возбуждения вызовет максимальную реакцию в том детекторе, вектор синаптических весов которого совпадает с ним по ориентации. Можно сказать, что вектор возбуждения автоматически найдет тот детектор, в котором вызовет максимальную реакцию. В остальных детекторах реакции будут тем меньше, чем больше ориентация их векторов синаптических весов отличается от ориентации действующего вектора возбуждения.

Итак, каждый стимул определяется многомерным вектором возбуждения, которому соответствует определенный детектор, максимально возбужденный этим стимулом. При замене одного стимула другим меняется вектор возбуждения, и максимум возбуждения переходит на другой детектор, смещаясь на сферической карте детекторов. Чем больше различие между стимулами, тем на большее расстояние переместится фокус возбуждения по сферической карте детекторов. При этом различие между стимулами равно расстоянию между вершинами векторов возбуждения, что соответствует абсолютной величине разности векторов возбуждения, кодирующих эти стимулы. Разность сменяющихся векторов возбуждения реализуется в специальных фазических нейронах. Их спайковый разряд определяет

величину вызванного потенциала различия, амплитуда которого прямо пропорциональна различию между стимулами.

Сферическая модель позволяет объяснить избирательную выработку условного рефлекса под влиянием подкрепления. Для этого необходимо учесть, что сигналы преддетекторов конвергируют не только на детекторы, но и на командные нейроны, управляющие поведением. Входы преддетекторов поступают на командные нейроны через пластичные синапсы, которые под влиянием активации данного командного нейрона изменяются так, что в ходе обучения становятся равны пресинаптическим возбуждениям. Реакция командного нейрона равна скалярному произведению вектора возбуждения преддетекторов на вектор пластичных синаптических весов командного нейрона. В связи с тем, что в ходе обучения вектор пластичных синапсов командного нейрона приближается к вектору возбуждения преддетекторов, по завершению обучения они становятся равны, и ответ командного нейрона на условный раздражитель достигает максимума. Командный нейрон становится функциональным детектором условного стимула. Дифференцировочные раздражители вызывают тем меньшую реакцию командного нейрона, чем больше их отличие от условного раздражителя и чем больше их векторы возбуждения отличаются от вектора возбуждения условного стимула. Чем больше амплитуда ВПСП командного нейрона, тем более плотную пачку спайков он вызывает. Поступая на моторные нейроны, эта пачка спайков вызывает в них активацию, определяющую вероятность поведенческой реакции. Таким образом, активность командного нейрона преобразуется в вероятность возникновения условных реакций. При замене условного раздражителя на новый условный стимул последний под влиянием подкрепления подвергается переучиванию, и командный нейрон начинает избирательно реагировать на этот условный стимул. В этом случае вектор пластичных синапсов командного нейрона становится равен вектору возбуждения этого нового условного раздражителя. Таким образом, сферическая модель интегрирует процессы восприятия и выработки условных рефлексов.

Адекватность сферической модели процессам восприятия и процедуре обучения систематически проверялась в отношении цветового зрения. В результате обработки матрицы субъективных цветовых различий методом многомерного шкалирования было обнаружено, что всё множество цветов локализуется на поверхности гиперсферы, лежащей в четырехмерном пространстве. При этом отдельные цвета кодировались векторами возбуждения одинаковой длины (*глава I-1*). Абсолютные значения векторных разностей в высокой степени положительно коррелировали с исходными цветовыми различиями. При замене одного цвета другим в зрительной коре регистрировался вызванный потенциал различия, амплитуда которого тесно коррелировала с субъективным различием, а цветовое пространство,

построенное по матрице амплитуд вызванных потенциалов, выявляло четырехмерное сферическое цветовое пространство, совпадающее с пространством, полученным из субъективных цветовых различий (*глава II-2*).

Принцип сферического отображения цветовых стимулов оказался адекватным и при изучении восприятия формы (*главы I-3, I-4, II-2*). Так, матрица субъективных различий, полученная в результате замены одного наклона линии другим наклоном, при обработке ее методом многомерного шкалирования обнаружила двумерное пространство в форме окружности, каждой точке которой соответствовала линия определенной ориентации. При усложнении фигур до двух линий размерность пространства восприятия формы увеличивалась, образуя четырехмерную сферическую структуру. Такое же расширение пространства формы было подтверждено на основе анализа вызванных потенциалов, регистрируемых при мгновенной замене стимулов (*главы II-1, II-2*). Эти данные хорошо объясняются в векторной модели тем, что реакции детекторов наклона линий в зрительной коре определяются двумя факторами, характеризующими размерность синаптических весов детекторов (*глава I-3*).

Далее анализ матриц вероятностей условных реакций, полученных при многократной переделке условных инструментальных рефлексов на цветочные стимулы при пищевом подкреплении на обезьянах, показал, что их сенсорное цветовое пространство представляет собой четырехмерную гиперсферу, тождественную цветовому пространству человека. Координаты цветовых сигналов в цветовом пространстве обезьяны совпадают с реакциями четырех типов нейронов ее наружного коленчатого тела. Это означает, что основу формирования условных рефлексов на цвет образуют красно-зеленый, сине-желтый, яркостный и темновой преддетекторы (*глава I-2*).

Возможность определения геометрической структуры цветового пространства на основе матрицы вероятностей условных рефлексов была подтверждена в опытах на кроликах. Полученное в этих поведенческих экспериментах четырехмерное сферическое цветовое пространство совпало с цветовым пространством кролика, которое было рассчитано по матрице вызванных потенциалов на цветовые различия. Регистрация спайковой активности нейронов зрительной коры и наружного коленчатого тела кролика показала, что при смене цвета эти структуры получают начальный спайковый разряд, плотность потенциалов действия в котором положительно коррелировала с амплитудой вызванного потенциала. Матрица числа спайков раннего разряда позволила получить координаты четырехмерного цветового пространства кролика, которое совпало с его цветовым пространством, найденным по матрице амплитуд вызванных потенциалов на замену цветов, а также с цветовым пространством, основанным на анализе вероятностей условных рефлексов. На основе полученных данных было сделано

заключение о том, что уже на уровне сетчатки присутствует механизм изменения цветовых различий. Кроме раннего разряда, нейроны наружного коленчатого тела и зрительной коры кролика обладали тоническим разрядом. Но если в наружном коленчатом теле тонические разряды определяли реакции градуальных цветовых преддетекторов, то в зрительной коре тонические разряды определяли реакции цветоселективных детекторов (*глава III-6*). То, что ранний спайковый разряд, определяющий цветовое различие, возникает именно в сетчатке, было подтверждено в опытах на сетчатке лягушки. При замене одного цвета на другой регистрируется *b*-волна ЭРГ. Матрица, составленная из амплитуд *b*-волн, возникающих на цветовые замены, позволила получить цветовое пространство лягушки, которое также оказалось сферическим и четырехмерным (*глава II-1*).

Исследования цветового зрения методом условных рефлексов продолжились на рыбах. Матрицы вероятностей условных рефлексов и здесь показали, что цветовое пространство рыбы является сферическим четырехмерным пространством (*глава I-2*). Параллельно с изучением условных рефлексов на цветовые стимулы у рыб на изолированной сетчатке проводилась внутриклеточная регистрация реакций отдельных горизонтальных и биполярных клеток. По свойствам реакций на цветовые стимулы тонические биполярные клетки были поделены на четыре группы: цветооппонентные «красно-зеленые» и «сине-желтые» клетки, нецветооппонентные яркостные и темновые клетки. Амплитуда реакций этих биполяров близко совпадает с характеристиками четырех осей цветового пространства рыбы, построенного по данным поведенческих опытов. Это позволило заключить, что в основании условных рефлексов на цвет лежат реакции четырех типов биполярных клеток сетчатки (*глава III-1*).

Таким образом, можно говорить об эволюционной преемственности четырехмерного сферического цветового пространства. Однако при выпадении цветовых фоторецепторов четырехмерное цветовое пространство редуцируется до двумерного черно-белого пространства. При этом сферическая структура такого двумерного ахроматического пространства сохраняется. Так, в сетчатке виноградной улитки присутствует только один пигмент — родопсин. Однако методом внутриклеточной регистрации было обнаружено два типа фоторецепторов. Одни возбуждались светом, обнаруживая деполаризацию мембранного потенциала, а другие тормозились светом, демонстрируя гиперполяризацию (*главы III-2, III-3, III-4*). Вместе эти два типа фоторецепторов образуют ансамбль, реализующий векторное кодирование интенсивности света. Этот вектор возбуждения, компонентами которого являются реакции де- и гиперполяризующихся клеток, при всех изменениях интенсивности остается постоянным по длине, так что разным интенсивностям соответствуют равные по длине, но разные по ориентации векторы возбуждения (*глава III-3*).

На основе сравнительного анализа механизмов обработки цветowych стимулов у человека и животных можно выделить общий векторный принцип кодирования сенсорных сигналов. Особенностью этого принципа является нормировка векторов возбуждения, в результате которой векторное пространство образует сферическую поверхность. Применительно к восприятию цвета каждая точка такой поверхности соответствует определенному цвету. Различия между цветами измеряются расстояниями, разделяющими вершины тех векторов, которые эти цвета кодируют. Ощущение цвета возникает в результате активации специфического цветового детектора, занимающего определенное место на сферической цветовой карте. Эта активация цветового детектора возникает тогда, когда действующий вектор возбуждения цветowych преддетекторов совпадает с вектором синаптических весов данного детектора. Выработка условных рефлексов на цветowych стимулы связана с пластичными синапсами командного нейрона, веса которых — под влиянием подкрепления — становятся равными пресинаптическим возбуждениям.

Распространение векторного принципа кодирования на другие виды сигналов (*глава III-5*), а также поведенческие реакции позволяет сформулировать обобщенную сферическую модель когнитивных процессов и исполнительных механизмов (*глава IV-1*).

В процессе эволюции возрастает сложность когнитивных процессов, что находит отражение в увеличении размерности когнитивного пространства. Сферическая структура когнитивных экранов позволяет реализовать такое расширение когнитивного пространства за счет сложной организации, при которой каждый новый слой нейронов образует новый уровень отображения событий (*глава IV-2*). С дальнейшим увеличением числа двумерных модулей, участвующих в построении сферического пространства, его размерность возрастает, образуя многомерную сферическую структуру, детекторы которой избирательно настроены на всё более сложные комбинации признаков стимулов. Теперь каждое изображение можно представить вектором в пространстве, размерность которого определяется числом ортогональных векторов. Координаты векторов, представляющих данный набор изображений, позволяют вычислить абсолютные значения векторных различий и сравнить их с исходными субъективными различиями между изображениями. Следующий шаг связан с построением когнитивного пространства — четырехмерного для комбинаций яркости и ориентации, а также восьмимерного для представления в нём линий разной ориентации и цвета. Эти пространства являются сферическими: отдельным точкам этих пространств соответствуют селективные детекторы, выделяющие или комбинации яркости и ориентации, или комбинации цвета и ориентации. Многомерное пространство гностических единиц возникает в результате объединения нескольких элементарных (двумерных) модулей. Объединение

двух элементарных модулей образует четырехмерное сферическое пространство с гностическими единицами, избирательно реагирующими на разные комбинации возбуждений двух элементарных модулей. Комбинация трех элементарных модулей создает восьмерное когнитивное пространство с гностическими единицами, избирательно реагирующими на разные комбинации возбуждений трех элементарных модулей. Размерность когнитивного пространства возрастает с ростом числа объединенных элементарных модулей.

Использование математических моделей (в частности, метрических пространственных моделей) (*главы IV-4, IV-5, IV-6*) в качестве инструмента для изучения нейрофизиологических механизмов когнитивных процессов позволяет сформулировать гипотезу, согласно которой не только речь, мышление и память имеют явную языковую структуру, но и зрительное восприятие — это тоже своеобразный язык, обладающий всеми языковыми атрибутами (алфавитом, грамматикой, синтаксисом) (*глава IV-3*). В этом смысле восприятие представляет собой удобный объект для исследования нейрофизиологических механизмов как собственно речи, так и языков общения с внешним миром (восприятия).

Литература

- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс: Новый взгляд. М.: УМК «Психология»; Московский психолого-социальный институт, 2003.
- Соколов Е. Н.* Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.

Часть I

Проверка гипотезы о векторном кодировании информации в психофизических экспериментах с человеком и поведенческих опытах на животных

Глава I-1

Сферическая модель цветового зрения

Экспериментальное исследование и моделирование

Ч. А. Измайлов

Ключевые слова: цветовое зрение, многомерное шкалирование, перцептивные пространства, сферическая модель

Содержание

Раздел 1. Введение

Раздел 2. Классическое трехмерное цветовое пространство и проблемы, которые породила эта геометрическая модель в области психометрики цвета

Раздел 3. Методология нового подхода к построению цветового пространства

Раздел 4. Сферическая модель цветоразличения

Раздел 5. Топология и метрика сферического цветового пространства

Раздел 6. Психофизиологические характеристики сферического цветового пространства

6.1. Хроматическая составляющая цветового пространства

6.2. Ахроматическая составляющая цветового пространства. Функция белизны

6.3. Подпространство ахроматических цветов

Раздел 7. Обобщенная сферическая модель цветового зрения

7.1. Основная гипотеза и экспериментальная процедура ее проверки

7.2. Размерность цветового пространства

7.3. Сферичность цветового пространства

7.4. Вращение цветового пространства

Раздел 8. Четырехмерное цветовое пространство

8.1. Структура четырехмерного цветового пространства

8.2. Метрика хроматических и ахроматических различий в четырехмерном цветовом пространстве

Литература

Раздел 1. Введение

Наиболее фундаментальным формальным описанием свойств цветового зрения человека является геометрическая модель субъективного цветового пространства. Исаак Ньютон (Newton, 1672) первым предложил модель цветового пространства в виде пространства смешения цветов («цветовой круг Ньютона»). Все современные исследования в области цветового зрения направлены, в конечном счете, на получение данных, позволяющих уточнить или развить те или иные аспекты цветового пространства.

Для построения цветового пространства человека используются три класса экспериментальных методов:

- методы смешения цветов и составление по данным смешения линейных цветовых уравнений как базиса цветового пространства;
- методы измерения отдельных цветовых функций, используемых в качестве отдельных осей координат при построении цветового пространства: пороговые методы, метод констелляций, субъективное шкалирование с помощью методов Л. Терстоуна и С. Стивенса;
- методы измерения больших (надпороговых) цветовых различий и построение цветового пространства методами многомерного шкалирования.

В данной главе обосновывается положение о том, что геометрическое моделирование — это не просто формальный язык, используемый для схематического описания феноменов цветового зрения. Оно представляет собой особый подход, который включает в себя формальное описание не только субъективных феноменов восприятия цвета, но и нейрофизиологических механизмов, реализующих эту феноменологию. Эта особенность обусловлена рядом факторов, связанных с развитием «геометрического подхода» в исследованиях цветового зрения. Первый из них состоит в измерении субъективных «расстояний» (различий) между цветами. При решении этой проблемы существует два направления. Одно из них задано работами Г. Фехнера, который предложил вычислять субъективное расстояние, интегрируя пороговые различия. Развитие этого подхода можно найти в работах Dzhafarov & Colonius (2001) и Dzhafarov (2002). Другое направление связано с оценками непосредственно субъективных расстояний как надпороговых различий. У истоков этого направления лежат работы Л. Терстоуна (метод сравнительных суждений), С. Стивенса (методы прямой оценки) и Р. Бойнтонна с сотрудниками (метод называния, или метод взвешенной классификации). Как было показано, например, в работах Бойнтонна с сотрудниками (Boynnton, Gordon, 1965) и в наших работах (Измайлов, 1981; Izmailov, 1982; Izmailov, Sokolov, 1991), оценки больших цветовых различий содержат в себе всю информацию о различении стимулов. В этих работах все пороговые функции цветового зрения и функции смешения цветов были получены, основываясь только на данных надпорогового различения цвето-

вых стимулов. С другой стороны, переход к оценкам больших различий позволил решить глобальную задачу построения однородного цветового пространства, которую не удавалось решить, основываясь на пороговых измерениях (Измайлов, 1980; Izmailov, 1982; Izmailov, Sokolov, 1991; Соколов, Измайлов, 1984). Для решения этой задачи принципиальное значение имело развитие метода многомерного шкалирования в работах Торгерсона, Шепарда, Крускала, Кэрролла и др. (Torgerson, 1958; Shepard, 1962; Kruskal, 1964; Shepard, Carroll, 1966; Wish, Carroll, 1971). Решающую роль здесь сыграло представление межстимульного различия как геометрического расстояния. Это можно рассматривать как второй важный фактор развития геометрического подхода к изучению зрительного восприятия. И, наконец, третий фактор, определяющий важность геометрического подхода для исследования восприятия цвета, состоит в соединении в рамках единой метрической модели субъективной феноменологии зрительного восприятия с нейрофизиологическими процессами, протекающими в зрительной системе человека и животных. Развитие этого последнего аспекта геометрического моделирования зрительного восприятия в виде сферической модели цветового зрения и является основной задачей данной работы. В соответствии с данной задачей содержание работы делится на две части. В первой части монографии — психофизической — основное внимание уделяется построению цветового пространства человека методами оценки цветовых различий и названия цветов, а затем — верификации этой геометрической модели путем сравнения цветовых функций, выведенных формальным образом из модели, с аналогичными психофизическими функциями, полученными разными авторами в экспериментах с пороговыми измерениями и смешением цветов. Во второй части книги — психофизиологической — сферическая модель цветового зрения обосновывается данными измерения больших цветовых различий методом регистрации вызванных потенциалов различения и сопоставлением определенных формальных характеристик модели с электрофизиологическими характеристиками зрительной системы позвоночных.

Раздел 2. Классическое трехмерное цветовое пространство и проблемы, которые породила эта геометрическая модель в области психометрики цвета

Цветовое зрение человека разделяется на два отдельных, хотя и взаимосвязанных процесса, которые обозначаются как ахроматическое и хроматическое зрение.

К ахроматическому зрению относят феномены, связанные с ощущениями изменений в интенсивности света, попадающего в глаз. В этом случае речь идет о такой характеристике цвета, как субъективная яркость, которую называют «светлотой», если свет излучается источником непосредственно

в глаз. Если же свет попадает в глаз, отражаясь от однородной матовой поверхности, то эту характеристику цвета называют «белизной». Диапазон изменения данной субъективной характеристики ограничен от «светлого» до «темного» в первом случае и от «белого» до «черного» — во втором. Субъективная яркость, или светлота, является первой базисной характеристикой цвета.

К хроматическому зрению относятся феномены, связанные с ощущениями изменений в спектральном составе света, попадающего в глаз. В этом случае речь идет о двух других базисных характеристиках цвета — цветовом тоне и насыщенности. Причем эти две характеристики одни и те же для излученного и отраженного света. Часто эти характеристики объединяют термином «хроматичность», или «цветность». Цветовое пространство, таким образом, состоит из двух подпространств: хроматического, представляющего разные цвета равной яркости, и ахроматического, представляющего только изменение яркости одного и того же цвета. В соответствии с числом субъективных характеристик цвета, подпространство ахроматических цветов строится в виде одномерной линейной шкалы, значения которой вычисляются через логарифмическую психофизическую функцию для излученного света и степенную функцию — для отраженного света. Подпространство хроматических цветов рассматривается как двумерное, одна координата которого задана цветовым тоном, а другая — насыщенностью цвета. Наиболее распространенной геометрической моделью хроматического подпространства служит так называемая двумерная диаграмма цветности МКО (Международной осветительной комиссии). Она представляет собой часть евклидовой плоскости в форме треугольника с закругленными вершинами. Его границы образованы цветами равной яркости, которые воспринимаются человеком при освещении глаза монохроматическими излучениями и смесями двух монохроматических излучений из двух концов видимого спектра — фиолетового и красного. На этой плоскости две базисные цветовые характеристики представлены полярной системой координат: горизонтальный угол точки на цветовой диаграмме представляет цветовой тон излучения, а радиальное расстояние точки от геометрического центра диаграммы — цветовую насыщенность. Центральная точка диаграммы представляет белый цвет, то есть цвет с нулевой насыщенностью.

Значимость хроматического и ахроматического подпространств для описания цветового зрения определяется значимостью общего цветового пространства, которое было построено во второй половине XIX в. на основе фундаментальных экспериментов по смешению цветов и составлению цветовых уравнений. В результате этих экспериментов было показано, что феномены смешения цветов могут быть математически описаны с помощью алгебраических уравнений с тремя неизвестными. Если в качестве таких неизвестных выбрать три определенных (базисных) цвета, то любое

цветовое уравнение, полученное в экспериментах по смешению цветов, может быть линейно преобразовано в уравнение с тремя базисными цветами (Wyszecki, Stiles, 1982; Измайлов, Соколов, Черноризов, 1989). В соответствии с этими данными Грассманом было разработано «векторное цветовое пространство», в котором каждый цвет был представлен трехмерным вектором, длина которого определялась яркостью цвета, а направление — значениями цветового тона и насыщенности. Большую роль в формировании данной геометрической модели — трехмерного векторного пространства — сыграла идея, сформулированная независимо Т. Юнгом (Yung, 1807) и Г. Гельмгольцем (Helmholts, 1852) о трех типах светочувствительных приемников в сетчатке глаза человека, определяющих физиологическую основу цветового зрения и объясняющих трехмерный базис цветовых уравнений. Эта идея через много лет, в середине XX в., была подтверждена в чрезвычайно тонких экспериментах по измерению световой чувствительности отдельных фоторецепторов сетчатки животных и человека.

Парадоксально, что именно теория Юнга — Гельмгольца, фундаментально обоснованная тщательными экспериментами по составлению цветовых уравнений и измерению чувствительности фоторецепторов, привела цветовую науку в тупик, из которого исследователи никак не могли найти выход в течение ста с лишним лет. Причина этого парадокса была в одной проблеме, которая возникла сразу же, как только была сформулирована геометрическая модель в виде трехмерного векторного пространства. Проблема заключалась в том, что, с формальной точки зрения, законы смешения цветов задавали аффинное векторное пространство, в котором было определено только сложение векторов и умножение вектора на скаляр. В этом пространстве не было задано расстояние между концами векторов, что необходимо для вычисления цветовых различий между цветами-векторами. В то же время экспериментальные методы измерения пороговых (бесконечно малых) межстимульных различий уже были разработаны Фехнером и широко применялись для построения разных функций цветоразличения. С формальной точки зрения, решение данной проблемы состоит в том, чтобы найти основания для преобразования трехмерного аффинного пространства в трехмерное линейное, то есть определить метрику в этом пространстве. В отечественной литературе по восприятию цвета такое пространство называется равноконтрастным, а в англоязычной литературе — однородным (uniform color space). В наших работах используется термин из физики — изотропное пространство, то есть пространство с одинаковыми свойствами (в нашем случае, цветовыми различиями) по всем направлениям (Измайлов, Соколов, 1978; Измайлов, Соколов, Черноризов, 1989). Методология пороговых измерений и основанная на них модель Фехнера позволяли получить данные о цветовых различиях, которые могли служить

экспериментальной базой для выявления геометрического выражения расстояния в цветовом пространстве, то есть определить его метрику. Именно так пытались решить эту проблему в течение почти ста лет, но красивого решения никак не получалось (Wyszecki, Stiles, 1982; Измайлов, Соколов, Черноризов, 1989). В качестве паллиатива, после многих лет безуспешных попыток решить эту задачу, МКО приняла вариант решения, известный под названием «диаграмма цветности МКО-64» (рис. 1).

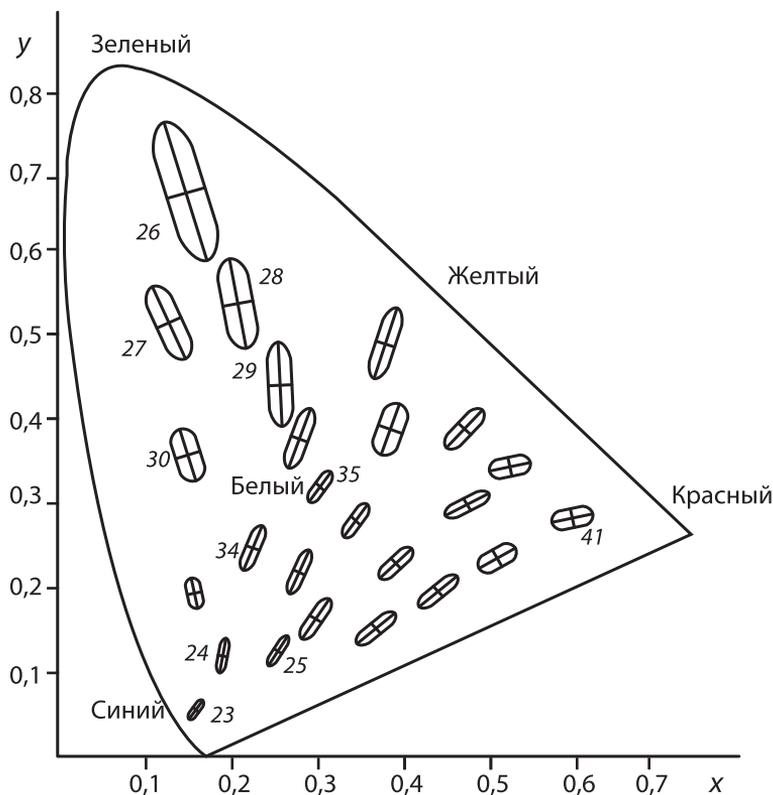


Рис. 1. Диаграмма цветности (подпространство цветов равной яркости), принятая в 1931 г. Международной комиссией по освещению (МКО) как стандартная математическая модель для измерения цветовых различий

Овалы на диаграмме (эллипсы МакАдама) иллюстрируют анизотропность этой плоскости по отношению к пороговым цветовым различиям: в изотропном пространстве все эллипсы должны быть кругами одинакового радиуса (Wyszecki, Stiles, 1982).

Ситуация несколько прояснилась, когда МакАдам (MacAdam, 1963) и Джадд (Judd, 1967), исследуя метрические характеристики цветового пространства, обнаружили, что цветовое различие не соответствует клас-

сическому понятию метрики как кратчайшему расстоянию между точками по геодезической линии, на чём основывалась идея Фехнера и все попытки решения этой проблемы. Экспериментальные измерения расстояний на геодезической линии, заданной в цветовом пространстве законами смешения цветов, показали, что пошаговое суммирование малых различий между двумя разными точками-цветами через промежуточные точки всегда оказывалось больше, чем различие, измеренное однократно как расстояние непосредственно между двумя крайними точками. При этом расхождение было тем больше, чем больше было расстояние между точками в пространстве или чем больше промежуточных шагов между крайними точками-цветами производилось при измерении. Джадд обозначил этот феномен как «систематическая неаддитивность геодезической цветового пространства» (Judd, 1967). Феномен Джадда — Мак Адама показывает, что модель Фехнера (интегрирование бесконечно малых), в соответствии с которой воспринимаемое различие между стимулами вычисляется как сумма пороговых различий, для цветового пространства не годится. Наши исследования, результаты которых излагаются далее, показывают, что цветовое пространство человека характеризуется более сложной структурой, в которой пространственные и метрические характеристики принадлежат разным геометриям.

Раздел 3. Методология нового подхода к построению цветового пространства

Как уже было сказано, методология нашего подхода основана на экспериментах с измерением больших надпороговых различий между стимулами. Типичный пример такого эксперимента состоит в предъявлении испытуемому пары стимулов, и он должен оценивать степень цветового различия в баллах от 0 (цветовое равенство) до 9 (максимально различные цвета). Какое именно различие является максимальным, испытуемому не указывается; он должен выбрать его сам, в ходе опыта. Пары выбираются из фиксированного набора стимулов в случайном порядке. Предъявления также рандомизированы, и общее число предъявлений равно $n \times 2^m$, где n — число стимулов, а m — число предъявлений каждой пары. По результатам экспериментов составляется матрица попарных различий, которая проверяется на симметричность относительно главной диагонали, а также на коррелированность по предъявлениям и по испытуемым (если данные объединяются по группе испытуемых). В таблице 1 приведен пример такой итоговой матрицы, полученной в работе Измайлова (Izmailov, 1982).

Матрица цветовых различий анализируется метрическим методом многомерного шкалирования, и в результате анализа вычисляются координаты точек-стимулов в евклидовом пространстве и показатели значимости полученного решения. Показатели значимости разделяются на формальные

Таблица 1

Матрица попарных цветовых различий между 17 стимулами (16 монохроматических цветов и белый цвет)

В последнем столбце приведены собственные значения, полученные в результате анализа матрицы метрическим методом многомерного шкалирования (Izmailov, 1982)

λ , нм	№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Собственные значения
425	1	0	12	21	24	28	65	65	68	75	74	75	74	71	68	66	65	60	14860
440	2		0	14	19	24	61	62	64	73	74	76	76	72	69	68	68	59	9800
450	3			0	5	16	58	62	62	70	73	76	77	73	70	70	70	57	2416
460	4				0	10	58	61	61	68	74	77	81	74	73	71	71	54	740
466	5					0	56	58	62	69	72	77	79	77	75	73	74	58	635
520	6						0	8	27	53	60	68	73	79	84	84	84	59	394
525	7							0	25	50	55	63	73	79	83	84	84	57	286
554	8								0	39	41	52	68	72	77	77	78	40	194
570	9									0	15	33	46	51	62	63	67	30	126
575	10										0	26	42	48	61	62	65	32	100
600	11											0	29	41	48	50	53	45	32
613	12												0	12	27	29	32	52	0
625	13													0	17	20	24	60	-16
635	14														0	4	10	63	-72
650	15															0	7	64	-144
675	16																0	66	-194
Белый	17																	0	-352

и содержательные (Шепард, 1981; Shepard, Carroll, 1966; Измайлов, 1980). Формальные показатели оценивают либо степень соответствия (коэффициент корреляции Пирсона, собственные значения или характеристические корни матрицы попарных оценок), либо степень расхождения («стресс Крускала») межточечных расстояний в полученном пространстве и исходных оценок матрицы различий. Например, распространенным формальным критерием оценки размерности полученного пространства служит число наибольших характеристических корней (собственных значений) матрицы различий (Torgerson, 1958; Измайлов, 1980; Терехина, 1986). Содержательные показатели основываются на осмысленности полученного решения с точки зрения уже имеющихся в научной литературе данных о цветоварийности (Shepard, Carroll, 1966; Шепард, 1981; Терехина, 1986).

Как показывают экспериментальные данные, матрица попарных различий между стимулами содержит детальную информацию о цветовом восприятии (Ekman, 1954; Helm, 1964; Indow, Kanazawa, 1963; Измайлов, Соколов, 1978; Измайлов, 1980; Izmailov, 1982; Sokolov, Izmailov, 1983; Paramei et al., 1991; Sokolov, Izmailov, 1991; Izmailov, 1995; Измайлов и др., 2002; Bimler et al., 2006). Но наиболее эффективный метод извлечения этой информации — многомерное шкалирование — предполагает очень трудное для экспериментального исследования условие. Оно связано с квадратичным увеличением числа необходимых оценок по сравнению с числом анализируемых стимулов. А ограничение минимально необходимого числа стимулов, в свою очередь, вызывает трудности в метрической определенности пространства (Torgerson, 1958; Shepard, 1962; Шепард, 1981; Терехина, 1986).

Один из вариантов решения этой проблемы состоит в использовании алгоритмов, которые не требуют полной матрицы попарных оценок, поскольку при небольшом числе измерений пространства различения стимулов она имеет существенную избыточность (Терехина, 1986). Но, с другой стороны, именно избыточность матрицы попарных различий и дает надежность полученного решения, а ее устранение может привести к тому, что «с водой будет выплеснут и ребенок». Более эффективным является подход, который можно обозначить как «векторный анализ близостей» (analyze of proximities). В работе Shepard & Carroll (1966) этот подход был разработан применительно к данным, полученным методом называния цветов. Метод называния основан на порядковой классификации стимулов по четырем основным и четырем комбинированным классам цветов — синему, зеленому, желтому, красному, сине-зеленому, зелено-желтому, желто-красному и красно-синему (Boynnton, Gordon, 1965). Бойнтон и Гордон (Boynnton, Gordon, 1965) убедительно показали, что данные называния цветов содержат точную количественную информацию о таких тонких характеристиках цвета, как сдвиг цветового тона при изменении яркости стимула (эффект Бецольда — Брюкке). Шепард и Кэрролл (Shepard, Carroll, 1966) предложили

рассматривать стимул как четырехкомпонентный вектор, компоненты которого заданы взвешенными частотами классификации стимулов. Введение расстояния между концами векторов в качестве меры цветового сходства позволило получить полную матрицу попарных сходств (различий) и использовать затем для анализа такой матрицы метод многомерного шкалирования.

В наших работах используется векторный анализ близостей с модификацией метода называния цветов. Она основана на взаимосвязанности феноменов белизны ахроматических цветов и насыщенности хроматических цветов (подробно этот аспект цветового зрения будет рассмотрен ниже), которая особенно полно проявляется при включении в анализ таких переменных, как яркость и одновременный контраст стимулов. Поэтому при классификации мы использовали еще два класса названий (белый и черный), а также несколько модифицировали процедуру порядкового взвешивания классов (Измайлов, 1985; Измайлова и др., 1988; Sokolov, Izmailov, 1991; Bimler, Paramei, 2006; Bimler, Paramei, Izmailov, 2006).

Раздел 4. Сферическая модель цветоразличения

Шепард и Кэрролл (Shepard, Carroll, 1966), анализируя методом многомерного шкалирования данные Бойнтона и Гордона (Boynton, Gordon, 1965) для равноярких спектральных цветов, показали, что минимальная размерность пространства различения этих стимулов зависит от формального критерия, по которому соотносят исходные субъективные оценки и межточечные расстояния в пространстве. Если критерий предусматривает только локальную монотонность этого соотношения, то пространство может быть даже одномерным. Для двумерного пространства, аналогичного хроматической диаграмме, достаточно требования глобальной монотонности, а критерий глобальной линейности выполняется только для случая трехмерного евклидова пространства. Анализ работ разных авторов по многомерному шкалированию субъективных различий между равнояркими цветами свидетельствует о справедливости этих условий для самых разных экспериментальных данных (Измайлов, 1980). Сопоставляя эти условия с содержательными данными о двух субъективных характеристиках цвета — цветовом тоне и насыщенности — Шепард и Кэрролл сделали вывод о том, что выполнения второго условия достаточно для принятия решения о размерности цветового пространства. Если же в рассматриваемые условия включить требование изотропности цветового пространства, то следует выбрать критерий глобальной линейности. Можно ли совместить эти два условия — двумерности цветовых характеристик и изотропности цветового пространства? Применение нашего подхода к построению цветового пространства позволяет ответить на этот вопрос утвердительно. Рассмотрим, в частности, результаты анализа полученной в работе Измайлова (Izmailov,

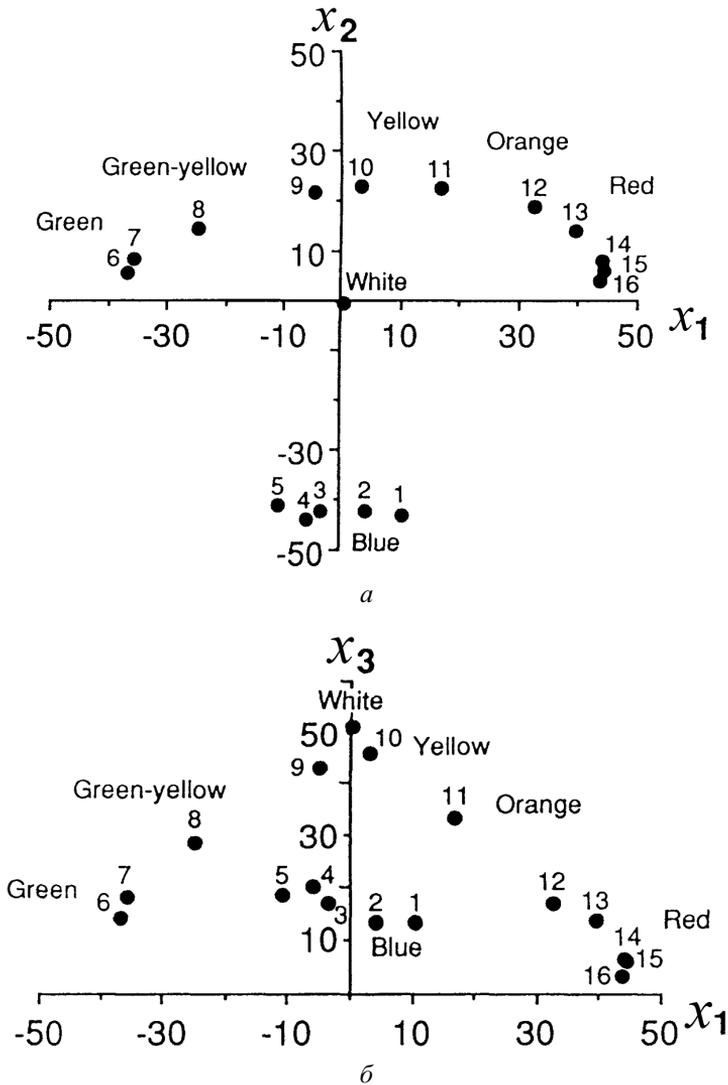


Рис. 2. Трехмерное евклидово пространство, полученное в работе Измайлова (1982) методом многомерного шкалирования больших цветовых различий между равнояркими монохроматическими цветами

a — проекция цветных точек на горизонтальную плоскость x_1x_2 пространства; *b* — проекция цветных точек на вертикальную плоскость x_1x_3 пространства. Обозначения цветов: Blue — голубой, Green — зеленый, Green-Yellow — зелено-желтый, Yellow — желтый, Orange — оранжевый, Red — красный, White — белый. Цифры рядом с цветными точками соответствуют порядковому номеру цветового стимула в табл. 1. Подробнее см. в тексте

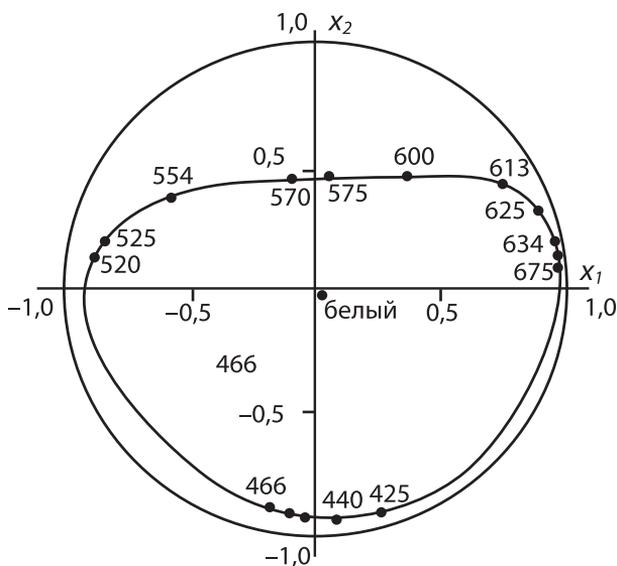


Рис. 3. Проекция монохроматических цветов на плоскость x_1x_2 экватора цветовой сферы для тех же данных, что и на рис. 2, *a*

1982) матрицы различий для равноярких спектральных цветов (см. выше табл. 1). Они свидетельствуют о том, что получить хорошее линейное соответствие (с коэффициентом линейной корреляции 0,98–0,99) между исходными оценками попарных цветовых различий и геометрическими расстояниями между цветами в евклидовом пространстве можно только в том случае, если размерность пространства равна трем. Это согласуется с результатами анализа данных по называнию цветов (Boynton, Gordon, 1965), который провели Шепард и Кэрролл методом многомерного шкалирования (Shepard, Carroll, 1966). Решить эту задачу в двумерном евклидовом пространстве, как это пытались многие авторы, принципиально невозможно. Однако существенная особенность полученного в этой работе решения состоит в том, что в трехмерном евклидовом пространстве цветные точки располагаются не повсюду, а образуют поверхность постоянной положительной кривизны — поверхность сферы. Это видно, если проанализировать положение точек-стимулов в полученном пространстве. На рис. 2, *a* приведена проекция цветных точек на горизонтальную плоскость пространства (оси x_1x_2), а на рис. 2, *б* — на вертикальную плоскость (оси x_1x_3).

Мы видим, что на плоскости x_1x_2 цвета располагаются в полном соответствии с классической диаграммой цветности (рис. 1). Цветовой тон стимула определяется горизонтальным углом, а белый цвет располагается в центре диаграммы, то есть насыщенность характеризуется удаленностью цветовой точки от центра. В то же время на второй плоскости точки расположены не случайно. Максимально насыщенные спектральные цвета

Таблица 2

Показатели сферичности, полученные для цветовых точек в трехмерном евклидовом пространстве (Izmailov, 1982)

№	λ , нм	x_1	x_2	x_3	R
1	425	10,5	-43,0	13,4	46,2
2	440	4,2	-42,4	13,4	44,7
3	450	-3,4	-42,3	17,0	45,7
4	460	-5,8	-45,8	20,2	48,6
5	466	-10,9	-41,2	18,4	46,4
6	520	-36,6	5,5	14,1	39,6
7	525	-35,7	8,4	18,0	40,9
8	554	-24,0	14,4	28,5	40,1
9	570	-5,0	21,4	43,1	48,4
10	575	3,1	22,8	45,8	51,2
11	600	16,7	22,2	33,5	43,5
12	613	32,6	18,8	17,0	41,3
13	625	39,5	13,7	13,5	43,0
14	635	44,0	8,0	6,6	45,2
15	650	44,5	6,0	5,9	45,3
16	675	43,7	3,8	3,1	44,0
17	Белый	0,4	-0,6	51,2	51,2
Средний радиус					45,1
Стандартное отклонение					3,5
Коэффициент вариации					7,8
Коэффициент корреляции					0,995

(синий, зеленый, красный) имеют минимальные значения координаты x_3 , а белый — максимальное значение. Другие спектральные цвета, характеризующиеся промежуточными значениями насыщенности, располагаются между ними в соответствии со значениями координаты x_3 . Это значит, что насыщенность цвета задается в цветовом пространстве не просто радиальным расстоянием на плоскости x_1x_2 , как на цветовой диаграмме МКО, а углом между осью x_3 и плоскостью x_1x_2 , то есть вертикальным углом радиуса-вектора точки-стимула. Таким образом, две цветовые характеристики образуют в цветовом пространстве двумерное подпространство, но не в виде евклидовой плоскости, а в виде поверхности сферы (рис. 3).

Около точек указаны соответствующие цветам длины волн. Штриховой линией показано положение пурпурных цветов на геодезической линии смещения красного (675 нм) и фиолетового (425 нм) цветов.

Сферичность полученной структуры точек-стимулов («толщина» сферической поверхности, которая образуется за счет воздействия случайных факторов в опытах) оценивается по коэффициенту вариации радиусов-векторов, направленных от точки пересечения трех осей координат к каждой точке-стимулу. С помощью итерационной программы определяется такое положение начала системы координат, при котором дисперсия радиусов-векторов минимальна и в эту точку помещался центр сферы. Коэффициент вариации радиусов-векторов вычисляли как отношение стандартного отклонения к среднему в процентах. В табл. 2 приведены значения координат цветowych точек в трехмерном пространстве, радиусов-векторов точек-стимулов, средний радиус и коэффициент вариации.

В разных опытах с равнорядными стимулами (Соколов, Измайлов, 1978; Измайлов, 1980; Соколов и др., 1980; Izmailov, 1982; Sokolov, Izmailov, 1983) эта величина была не более 8–10% от длины среднего радиуса, что позволяет с высокой достоверностью говорить о сферической структуре цветового пространства.

Раздел 5. Топология и метрика сферического цветового пространства

Положение цветowych точек на сферической поверхности по своим топологическим характеристикам полностью соответствует плоскости хроматической диаграммы МКО. Анализ расположения цветов равной яркости на поверхности сферы в трехмерном евклидовом пространстве (рис. 2, а, б) показывает, что монохроматические цвета образуют криволинейную траекторию на поверхности сферы, сохраняя свою последовательность в спектре. При этом более насыщенные цвета спектра (красные, зеленые, синие) располагаются на периферии, а менее насыщенные (желтые и голубые) — ближе к полюсу сферы. Смешанные цвета также располагаются в строгом соответствии со своим цветовым тоном, пурпурные цвета располагаются между синим и красным концами спектра. В зависимости от насыщенности цвета располагаются по меридиану от экватора до полюса сферы. При этом чем менее насыщен цвет, тем ближе он оказывается к полюсу, на котором располагаются белые цвета. Таким образом, две полярные координаты сферической модели цветоразличения (горизонтальный и вертикальный углы) прямо характеризуют такие субъективные характеристики цветового сигнала, как цветовой тон и насыщенность соответственно. Как показали вычисления (Измайлов, 1980), на цветовой сферической поверхности воспроизводятся все феномены смещения цветов, так же как на плоской диаграмме цветности МКО. На рис. 4 приводится функция цветовой дополнителности, которая иллюстрирует один из законов цветового смещения.

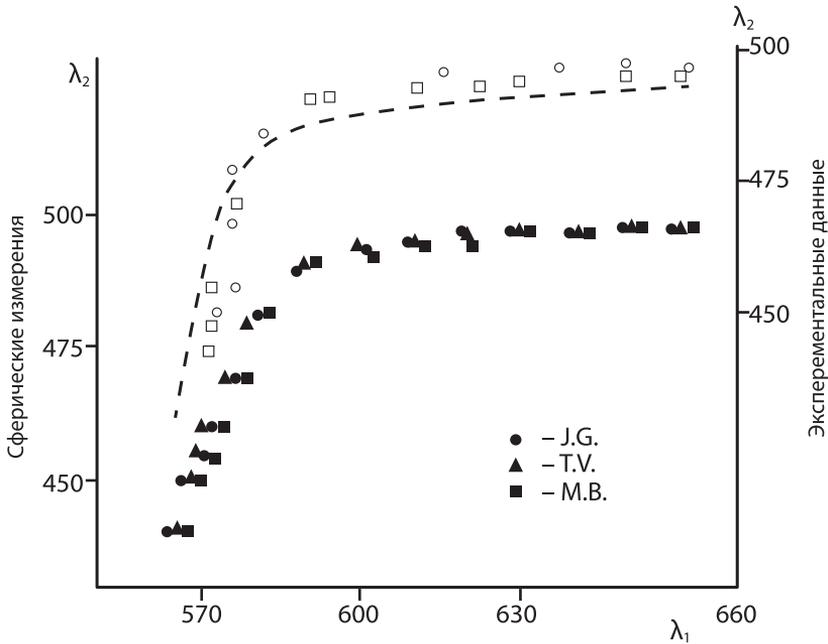


Рис. 4. Функция цветовой дополнителности пары цветов, характеризующая второй закон смешения цветов (Измайлов с соавт., 1989)

По оси абсцисс отложена длина волны (λ_1) одного монохроматического стимула в паре, а по оси ординат — длина волны (λ_2) второго, дополнительного к нему стимула. Левая ось ординат характеризует вычисления в сферической модели, построенной по оценкам больших цветовых различий в работе Измайлова и Соколова (1978), а правая ось ординат — результаты пороговых измерений (Федоров, 1935) и стандартизованную функцию МОК (пунктирная линия). J.G., T.V., M.B. — инициалы трех испытуемых.

Сравнение экспериментальных и вычисленных в рамках сферической модели данных показывает их полное соответствие друг другу. Это означает, что топологически подпространство равноярких цветов представляет собой риманову поверхность, геодезическая линия которой (кратчайшее расстояние между двумя цветовыми точками) задана малой дугой большого круга сферы. В то же время метрика цветового пространства (уравнение, определяющее расстояние между цветовыми точками на сфере через координаты этих точек) является евклидовой, поскольку решение, полученное методом многомерного шкалирования, основывается на евклидовом пространстве. Для корректности метрического анализа в работе Измайлова (1980) было проведено исследование цветового пространства с использованием не евклидовой, а сферической метрики цветовых различий. С этой целью исходные меры различий (S_{ij}) рассматривались не как евклидовы расстояния (евклидова модель цветовых различий), а как расстояния

по малой дуге большого круга сферы (сферическая модель цветовых различий). Для последующего анализа методом многомерного шкалирования эти оценки различий преобразовывались в евклидовы расстояния (D_{ij}) по формуле:

$$D_{ij} = 2R \sin\left(\frac{S_{ij}}{2R}\right), \quad (1)$$

где R — радиус цветовой сферы. Значение R определяется следующим образом. Если предположение, что все цвета располагаются на сфере, верно, то в соответствии с законами смешения цветов сечение цветовой сферы плоскостью r, g, b (где r, g и b — три основных цвета, максимально удаленных друг от друга) даст круг со сферическим треугольником ($Srg + Sgb + Sbr$). Для максимально насыщенных (теоретических) цветов этот круг сечения будет совпадать с большим кругом сферы, а радиус круга сечения будет равен радиусу цветовой сферы. Для реальных цветов этот радиус вычисляется непосредственно из сферического треугольника по формуле:

$$R = \frac{Srg + Sgb + Sbr}{2\pi}. \quad (2)$$

Для реальных стимулов — даже чистых, монохроматических излучений — радиус круга R , образованного треугольником rgb на плоскости сечения, всегда будет меньше радиуса сферы, и чем более широкополосными будут излучения-стимулы, тем больше будет расхождение этих радиусов. Поэтому истинный радиус цветовой сферы R^* может быть только больше, чем задано в уравнении (1), то есть:

$$R^* = R + q, \quad (3)$$

где q — величина ошибки, которую вносит отклонение стимулов от максимальной насыщенности цвета. Мы проверили, насколько будут расходиться результаты анализа одной и той же матрицы цветовых различий в предположении, что величина q варьирует в пределах от 0 до 40% от R (с шагом в 10%), аналогично ошибке вариации радиуса цветовой сферы. В табл. 3 приводятся результаты такого анализа для данных, полученных в работе Indow, Kanazawa (1964) для равноярких цветов Манселла.

Видно, что результат многомерного шкалирования практически не зависит от того, каковы наши предположения о структуре исходных оценок цветовых различий. Данные «стресса» и коэффициента линейной корреляции показывают, что для всех вариантов q трехмерное пространство с евклидовой метрикой является одинаково «хорошим» решением. Точно так же показатели сферичности подтверждают, что флуктуации точек при этом не выходят за пределы 10% ошибки.

Таблица 3

Влияние величины ошибки, вносимой отклонением стимулов от максимальной насыщенности цвета, на сферичность цветового пространства (подробнее см. в тексте)

$q/R, \%$	Сферичность			r	Стресс
	$R_{\text{ср.}}$	Станд. откл.	$k, \%$		
0	1,115	0,100	8,93	0,989	0,050
10	1,174	0,104	8,87	0,990	0,048
20	1,207	0,111	9,19	0,990	0,047
30	1,235	0,115	9,30	0,990	0,048
40	1,242	0,118	9,51	0,990	0,048
Евклидова модель	1,300	0,131	10,0	0,990	0,049

Всё это означает, что наше предположение о сферической структуре исходных оценок цветовых различий не зависит от выбранной нами величины R и последующие выводы о метрической структуре цветового пространства не искажаются при вычислении R по формулам (1) и (2). В работе Измайлова (1980) приводится сравнение сферической и евклидовой метрик цветового пространства по результатам многомерного шкалирования приведенных в работе Бойнтон и Гордона (Boynnton, Gordon, 1965) экспериментальных данных по различению монохроматических стимулов. На рис. 5 приведены корреляционные поля, показывающие соответствие между исходными оценками различий и межточечными расстояниями на цветовой сфере, вычисленными на основе евклидовой метрики цветового пространства, а на рис. 6 — на основе сферической метрики.

На графиках хорошо видно, что в диапазоне малых и средних величин корреляционные поля совершенно одинаковы, и разница в метриках (в пользу евклидовой метрики) обнаруживается только при сравнении очень больших цветовых различий. Это связано с тем, что на сфере Евклидово расстояние между двумя точками представлено хордой, стягивающей дугу сферического расстояния. Нелинейность отношения между дугой и хордой (с учетом 10-процентной ошибки измерения) проявляется только для углов, которые больше 90° , то есть только для очень больших различий. Иначе говоря, локально цветовое пространство можно рассматривать как евклидово (ошибка здесь не выходит за пределы ошибки измерения), но глобально «неевклидовость» цветового пространства будет сказываться при выводе из модели цветовых функций. Это объясняет, почему отдельные пороговые цветовые функции удается выводить из моделей, которые основываются на линейных преобразованиях трехмерного пространства смешения цветов, а функции, характеризующие структуру надпороговых различий, — не удается.

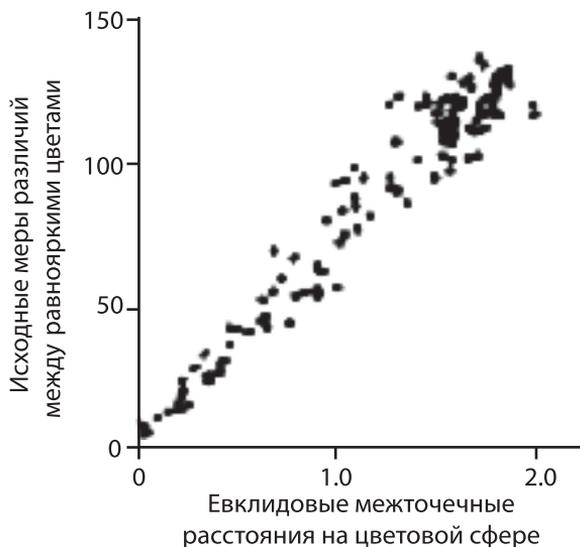


Рис. 5. Корреляционное поле сравнения исходных мер различий между 16 равнояркими монохроматическими цветами (*ось ординат*) и межточечными расстояниями на цветовой сфере (*ось абсцисс*), вычисленными на основе евклидовой метрики цветковых различий (Измайлов, 1980)

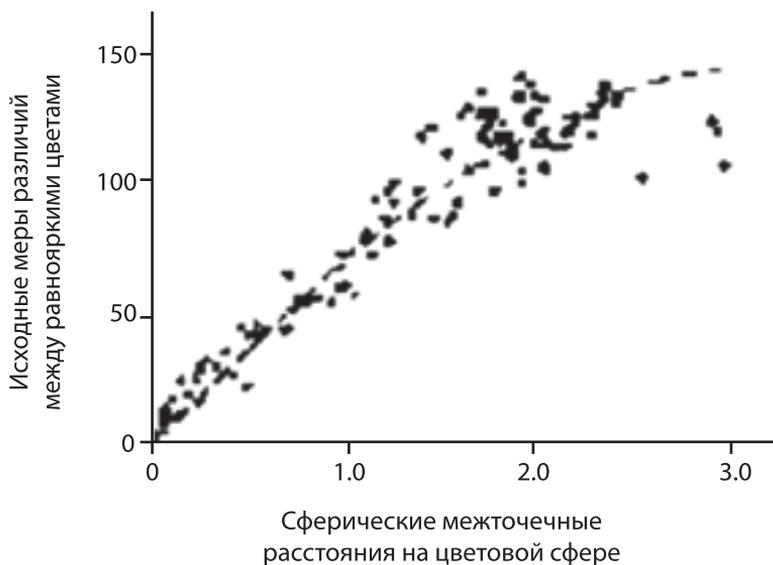


Рис. 6. Корреляционное поле сравнения исходных мер различий между 23 равнояркими монохроматическими цветами (*ось ординат*) и межточечными расстояниями на цветовой сфере (*ось абсцисс*), вычисленными на основе сферической метрики цветковых различий (Измайлов, 1980)

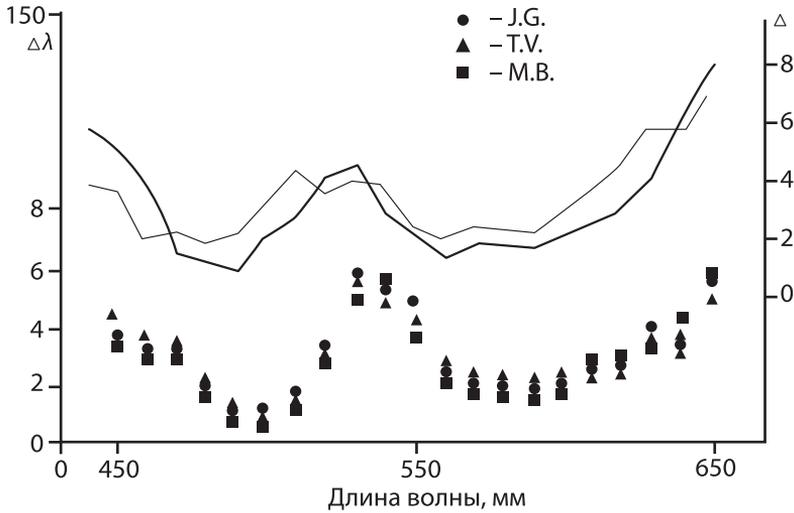


Рис. 7. Кривая цветоразличения спектральных цветов

По оси абсцисс отложена длина волны цвета (нм), а по оси ординат — порог цветоразличения ($\Delta\lambda$, нм). Сплошными линиями показаны данные Бедфорда и Вишецки (Bedford, Wyszecki, 1958) для двух испытуемых. Точками, треугольниками и квадратами указаны пороги значения порогов $\Delta\lambda$ (нм), вычисленные на цветовой сфере для трех испытуемых (Измайлов, Соколов, 1978)

Таким образом, мы получили подтверждение высказанного выше положения о сложной структуре пространства равноярких цветов, точки которого задаются уравнением сферы:

$$x_{1i}^2 + x_{2i}^2 + x_{3i}^2 = R, \quad (4)$$

а расстояния между точками определяются евклидовой метрикой:

$$d_{ij}^2 = \sum_{k=1}^3 (x_{ik} - x_{jk})^2. \quad (5)$$

Сферическое цветовое пространство, в отличие от всех ранее предлагавшихся в цветовой науке моделей, основано на больших цветовых различиях, то есть оно, прежде всего, адекватно представляет глобальную метрику цветовых различий, но в нём также адекватно представлена и локальная метрика, связанная с пороговыми величинами и близкими к пороговым значениям различиями. Это косвенно следует из согласованности пороговых измерений с пространством смешения цветов, но мы можем проверить это и непосредственно, сравнивая экспериментально измеренные пороговые цветовые функции с аналогичными функциями, выведенными из сферической модели цветоразличения. Результаты такого сравнения для функций

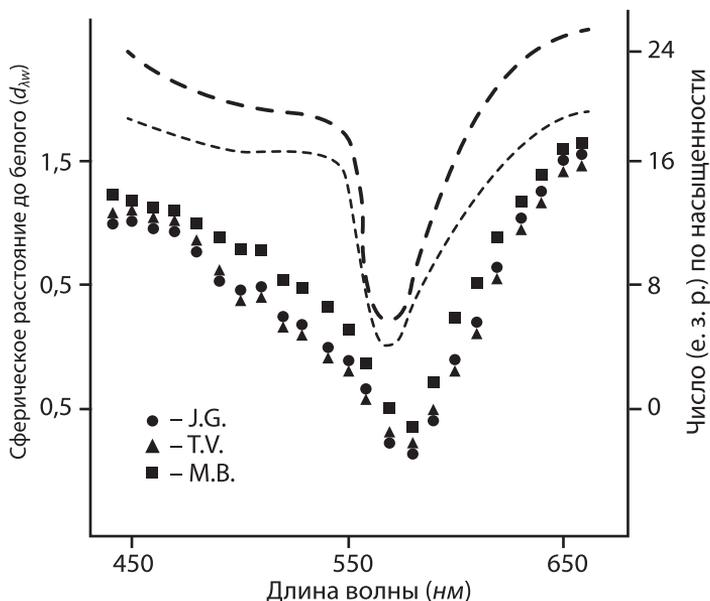


Рис. 8. График зависимости числа едва заметных различий (е. з. р.) по насыщенности (ось ординат) от длины волны монохроматического цвета, нм (ось абсцисс)

Штриховой линией (правая ордината) показаны данные Мартина, Уэбертона и Моргена для двух испытуемых (взято из работы Федорова, 1935). Точками, треугольниками и квадратами (левая ордината) обозначены расстояния на сфере в радианной мере от того или иного монохроматического цвета до белого полюса ($d_{\lambda w}$), вычисленные по данным для трех испытуемых в работе Измайлова (1980)

цветового тона (рис. 7) и насыщенности (рис. 8) монохроматических стимулов подтверждают адекватность сферической модели для описания данных порогового цветоразличения (Измайлов, 1980; Sokolov, Izmailov, 1983; Измайлова и др., 1988).

Раздел 6. Психофизиологические характеристики сферического цветового пространства

6.1. Хроматическая составляющая цветового пространства

Рассмотренные выше характеристики цветового зрения относятся к субъективной феноменологии цвета, или к функциональному описанию цветового зрения. Существенной особенностью сферической модели является ее согласованность с нейрофизиологическими характеристиками зрительной системы (Sokolov, Izmailov, 1983; Измайлов, Соколов, Черноризов, 1989). Это означает, что функциональная адекватность этой модели основана на ее структурной согласованности с нейронной сетью, осуществляющей в зрительной системе человека детектирование интенсивности

и спектрального состава светового излучения. Структурные характеристики цветового зрения представлены в сферической модели декартовой системой координат, которые рассматриваются как система цветоопponentных механизмов зрения (Измайлов, 1980; Sokolov, Izmailov, 1983). Рассмотрим, насколько адекватна такая интерпретация. Полученная методом многомерного шкалирования пространственная структура распределения цветовых точек основана только на данных различения цветов, то есть на метрических характеристиках этой структуры, и поэтому произвольна относительно выбранной системы координат. Решение о ее единственности достигается за счет ориентации осей. При этом направления первых двух осей должны совпадать с положением в полученной конфигурации точек трех спектральных цветов, имеющих константный цветовой тон: синий (470 нм), зеленый (500 нм) и желтый (575 нм), а положительное направление третьей оси координат — с положением белого цвета. Константные цветовые тона характеризуют положение нейтральных точек в функциях цветовой оппoнентности и служат основой при построении этих функций (Jameson, Hurvich, 1955). Поэтому возможность заданной этими условиями ориентации декартовых осей координат в цветовом пространстве и построенные на этой основе функции зависимости каждой декартовой координаты цветового стимула от длины волны цвета служат доказательством правильности решения.

Графики на рис. 9, *a*, *б* показывают полное совпадение первых двух координатных функций (x_1 и x_2) с измерениями функций цветовой оппoнентности ($r-g$ и $b-y$) психофизическими (Jameson, Hurvich, 1955) и нейрофизиологическими (De Valois, 1973) методами.

Однако функция, характеризующая третью ось координат подпространства равнорядных цветов, существенно отличается от обычной ахроматической характеристики, в качестве которой традиционно используется фотопическая кривая видности (функция $bl-wh$ на рис. 9б). Поэтому характеристика третьей оси координат подпространства равнорядных цветов требует отдельного рассмотрения.

6.2. Ахроматическая составляющая цветового пространства.

Функция белизны

Как мы уже обозначали выше, традиционно в цветовой науке к ахроматической характеристике зрения относят воспринимаемую яркость или светлоту (белизна для отраженного от поверхности света). Она описывается функцией спектральной эффективности излучения, характеризующей светлоту монохроматических излучений, и рассматривается как отдельная от хроматической характеристики цвета. В нашей работе мы выделили ее как подпространство ахроматических цветов. Но с другой стороны, в хроматическом подпространстве есть такая независимая характеристика цвета,

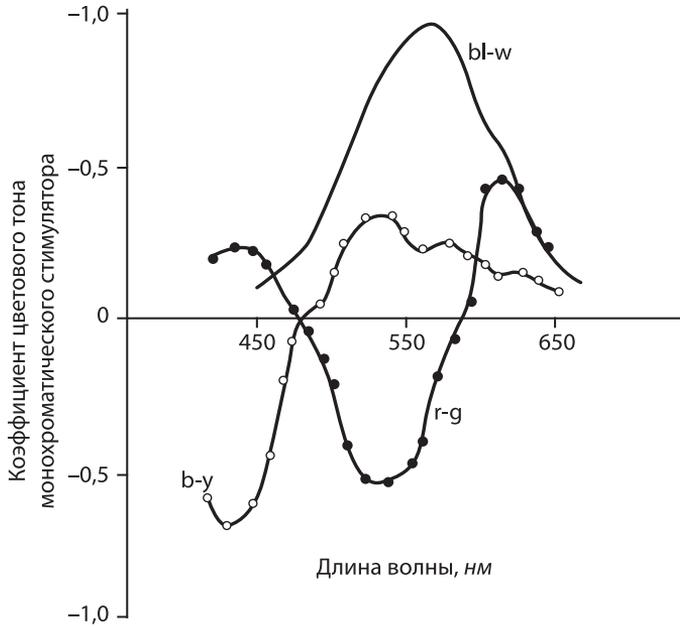


Рис. 9, а. Красно-зеленая ($r-g$), сине-желтая ($b-y$) и черно-белая ($bl-w$) цветоопponentные функции зрительной системы, полученные в работе Jameson & Hurvich (1955). Обозначения осей см. на рисунке

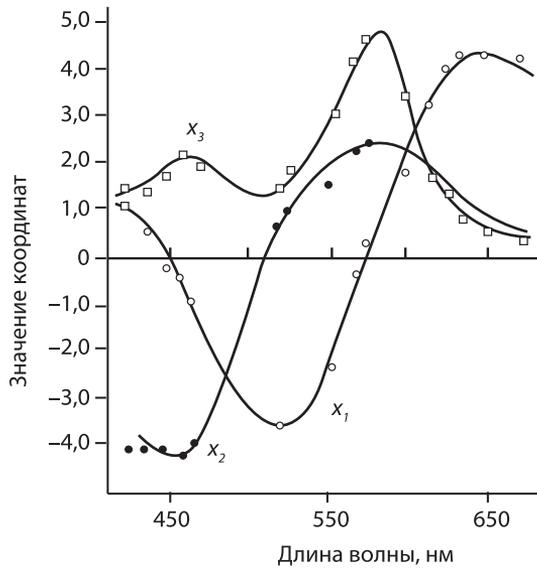


Рис. 9, б. Функции зависимости трех декартовых координат (x_1 , x_2 , x_3) сферического цветового пространства от длины волны (нм) монохроматических цветов равной яркости (Izmailov, 1995). Обозначения осей см. на рисунке

как насыщенность, которая определяется как величина, обратная степени выраженности в данном конкретном цвете белого цвета. Чем меньше белого в данном цвете, тем больше насыщенность цвета, и наоборот. Максимально насыщенный цвет имеет нулевую белизну, а чистый белый цвет имеет нулевую насыщенность. В подпространстве равноярких цветов наряду со всеми цветами представлен и чистый белый как центральная точка хроматической диаграммы и как полюс в сферической модели цветоразличения. Эта субъективная феноменологическая двойственность белого цвета долгое время игнорировалась в цветовой науке до тех пор, пока Эванс (Evans, 1964) и Хеггелюнд (Heggelund, 1974) не сформулировали ее как проблему бимодальности ахроматического зрения, рассматривая светлоту и белизну цвета как независимые переменные. Изменение первой характеристики обозначается как «посветление-потемнение», а изменение второй — как «побеление-почернение».

В отличие от кривой видности, полученная в сферической модели функция третьей координаты (функция белизны) имеет два пика: больший — в области 570–590 нм и меньший — в области 480–500 нм. В области спектра 500–520 нм функция имеет небольшое понижение и к краям спектра понижается почти до нуля (Измайлов, 1981). Расхождение между традиционной ахроматической функцией и функцией белизны, полученной многомерным шкалированием цветовых различий, позволяет выдвинуть гипотезу о новой содержательной интерпретации оси x_3 . Если традиционная функция характеризует яркость равноэнергетического спектра, то в сферической модели ахроматическая функция характеризует белизну равнояркого спектра. Такая интерпретация согласуется с представлениями о бимодальности ахроматического зрения (Heggelund, 1974) и предполагает различное поведение этих функций при одинаковых изменениях условий стимуляции.

Наиболее существенное влияние на эти функции должны оказывать два типа изменений, прямо связанных с ахроматической характеристикой зрения: 1) изменение яркости цветовых стимулов; 2) переход от темновой адаптации к адаптации глаза к белому свету. Влияние этих изменений стимуляции на кривую видности подробно исследовано в различных работах (Федоров, 1935; Purdy, 1931).

При интерпретации этой функции в работе Измайлова (1981) рассматривается два типа ее изменения в зависимости от «потемнения» или «почернения» цветов. Если третья координата является яркостной характеристикой спектра (как кривая видности), то уменьшение или увеличение яркости стимулов в диапазоне фотопического зрения не должно влиять на нее. Точно по тем же причинам изменение адаптации сетчатки к белому свету не должно приводить к изменению этой функции. Если же верна интерпретация этой координаты как ахроматической составляющей равноярких цветов, определяющей белизну цвета, то изменение этой функции

должно соответствовать изменению насыщенности при указанных условиях стимуляции. На рис. 10 показаны графики зависимости значения третьей оси координат в сферической модели от длины волны цвета $x_3(\lambda)$ для трех условий цветовой стимуляции: 1) уровень яркости монохроматических стимулов (1000 троландов), 2) стимулы уменьшаются по яркости относительно 1000 троландов на одну логарифмическую единицу (100 троландов); 3) стимулы зачерняются за счет предварительной адаптации сетчатки к сильному белому свету.

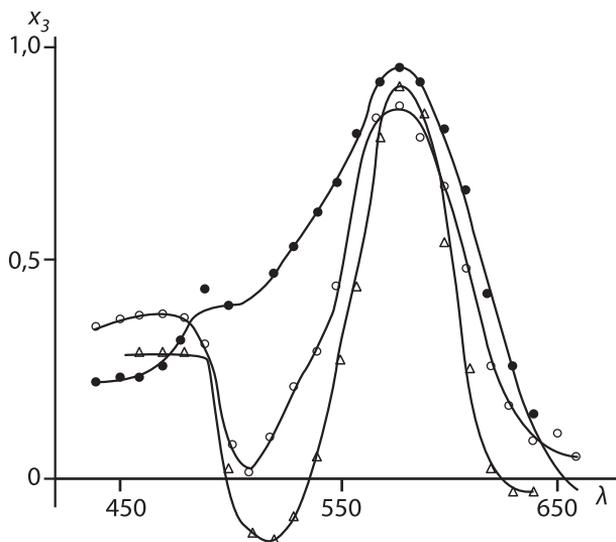


Рис. 10. Изменение формы ахроматической функции $x_3(\lambda)$, выведенной из сферической модели различения равноряких цветов (показано кружками) при условии «потемнения» вследствие уменьшения яркости стимулов на одну логарифмическую единицу (точки) и при условии «почернения» вследствие адаптации глаза испытуемого к яркому белому свету (треугольники) (Измайлов, 1981)

Приведенные результаты ясно показывают, что под влиянием изменения яркости стимулов значение третьей координаты меняется у различных цветов по-разному. На краях спектра «потемнение» приводит к некоторому уменьшению, а в середине спектра — к увеличению координаты x_3 . То есть при яркостном «потемнении» синие и красные цвета спектра увеличиваются в насыщенности, а желто-зеленые уменьшаются, приближаясь к нейтральному. Этот эффект хорошо согласуется с данными Парди (Purdy, 1931) о зависимости насыщенности от яркости цвета. Это показывает прямую связь третьей оси координат с белизной цвета, определяющей его насыщенность, но не яркость. В то же время влияние «почернения» приводит

к однонаправленному сдвигу всех цветов спектра в сторону уменьшения координаты x_3 , что, в свою очередь, вызывает увеличение насыщенности цветов по всему спектру. Полученное увеличение насыщенности цветов после адаптации к белому свету подтверждает предложенную выше интерпретацию такой адаптации как смешения с черным цветом.

Рассмотренная выше интерпретация третьей оси координат цветовой сферы как функции белизны равноярких цветов сталкивается с очень большой проблемой спецификации нейрофизиологического механизма, реализующего эту функцию в зрительной системе. Кривая видности потому и принималась исследователями, что она имела явную нейрофизиологическую основу в виде интеграла чувствительности фоторецепторов. Решение этой проблемы будет рассмотрено далее, когда мы проанализируем более обширную информацию об интегральном цветовом пространстве и нейрофизиологических механизмах цветового зрения.

6.3. Подпространство ахроматических цветов

Выше мы уже отмечали, что в соответствии с устоявшейся в литературе точкой зрения ахроматическое подпространство рассматривается как одномерная линейная шкала, значения которой связаны только с интенсивностью светового излучения логарифмической функцией. Разработанные Стивенсом методы оценки надпороговых различий между такими стимулами показали, что для некоторых условий световой стимуляции лучше использовать степенную, а не логарифмическую функцию. Однако при этом принципиальная структура пространства не менялась, поэтому термин «ахроматическое пространство» в литературе не использовался, а сохранялся фехнеровский термин «психофизическая функция яркости». Как мы увидим далее, это объясняется тем же локально линейным отношением между сферической и евклидовой метриками различий в сферическом цветовом пространстве, которое мы демонстрировали для равноярких цветов (рис. 5 и 6). Именно поэтому эксперименты нужно было построить таким образом, чтобы различия между стимулами вышли за пределы этого линейного отношения в область нелинейности. В основе такого эксперимента, детальное описание которого изложено в работах Соколова и Измайлова (1984), Izmailov & Sokolov (1991), лежало усиление межстимульного различия за счет одновременного контраста, возникающего при сочетании яркостей теста и окружающего фона. В этих экспериментах по различению стимулов, меняющихся только по светлоте и предъявляемых в условиях меняющегося по яркости фона, было показано, что для построения изотропного пространства светлотных различий между стимулами разной яркости нужно иметь не менее двух координат евклидова пространства. На рис. 11 приведены результаты таких опытов для одного из испытуемых.

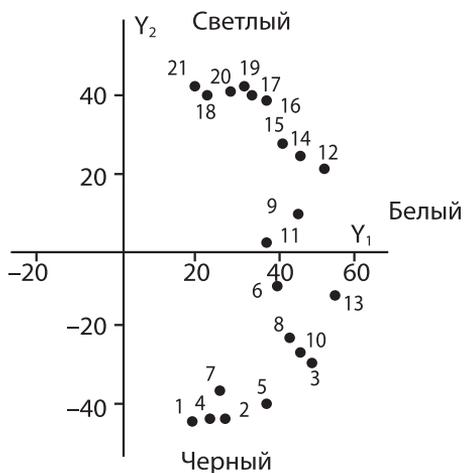


Рис. 11. Двумерное пространство различения яркости стимулов, предъявляемых в виде тестового диска, окруженного кольцом внешнего поля (Измайлов, 1985; Izmailov, Sokolov, 1991). Сочетания яркостей фона и теста позволяют увеличить диапазон восприятия тестового поля от «очень светлого» (яркий тест на темном фоне) до «черного» (слабый тест на ярком фоне). Значения яркостей теста и фона для всех стимулов приведены в табл. 4

Видно, что точки-стимулы в этом двумерном евклидовом пространстве располагаются не по всей плоскости, а образуют траекторию, близкую к полуокружности постоянного радиуса. Величина случайных флуктуаций точек относительно окружности («толщина» окружности) измеряется отношением дисперсии радиусов всех точек к среднему радиусу и равна для разных испытуемых 10–12%. При равном 0,98–0,99 коэффициенте корреляции между исходными оценками различий и соответствующими им межточечными евклидовыми расстояниями можно однозначно говорить о сферической структуре пространства ахроматических сигналов. На одном конце этой дуги находится наиболее светлый тестовый сигнал, предъявляемый на самом темном фоне, а на другом конце — наиболее темный тестовый сигнал, предъявляемый на самом ярком фоне (глубокий черный цвет). Промежуточные по светлоте сигналы располагаются на этой полуокружности в полном соответствии с угловой характеристикой точек (точнее, соответствующих им радиусов-векторов). Чем светлее воспринимаемый сигнал, тем на больший угол он отстоит на полуокружности от чистого черного цвета. Это позволяет специфицировать светлоту ахроматического сигнала в сферической модели величиной горизонтального угла, измеряемого против часовой стрелки. Данные результаты хорошо согласуются со сферической моделью искусственных органов чувств, предложенной в работе Фомина и др. (1979) и описывающей различение яркостей в виде однопараметрической функции от двух переменных, связанных между собой уравнением двумерной сферы (см. выше уравнение (1)). Однако при наличии принципиального сходства между двумя пространственными моделями обнаружилось расхождение в их метрических характеристиках. Так, в формальной модели Фомина и др. (1979) предполагалось, что различие между точками-стимулами измеряется длиной малой дуги окружности. Однако в работах Соколова и Измайлова (1984), Измайлова и др. (1988), Izmailov &

Таблица 4

Координаты цветовых точек в двумерном евклидовом пространстве и показатели сферичности полученной конфигурации точек

№ п/п	Яркость, кд/м ²		x_1	x_2	R
	Фон	Тест			
1	100	0,2	-45	19	49
2	10	0,2	-44	27	52
3	1	0,2	-28	50	57
4	100	1,0	-44	23	50
5	10	1,0	-40	37	54
6	1	1,0	-8	41	42
7	100	2,0	-36	25	44
8	10	2,0	-22	44	49
9	1	2,0	10	45	46
10	100	10	-27	47	54
11	10	10	1	38	38
12	1	10	22	52	56
13	100	20	-11	54	55
14	10	20	25	46	52
15	1	20	28	41	50
16	100	100	40	36	54
17	10	100	41	35	54
18	1	100	41	22	47
19	100	200	44	31	54
20	10	200	42	29	51
21	1	200	43	20	47
Средний радиус					50,2
Стандартное отклонение					5,0
Коэффициент вариации, %					10,0
Коэффициент корреляции					0,978

Примечание. В таблице представлены средний радиус цветовой сферы, стандартное отклонение от среднего радиуса, коэффициент вариации радиусов, коэффициент корреляции евклидовых расстояний между цветовыми точками на поверхности сферы с соответствующими значениями исходной матрицы субъективных различий (Измайлов, Соколов, Черноризов, 1989).

Sokolov (1991) показано, что воспринимаемым различиям по светлоте точнее соответствует евклидова метрика, так же, как это было установлено для хроматических различий. В этом случае модель различения яркости характеризуется следующей системой уравнений:

$$x_{1I}^2 + x_{2i}^2 = R, \quad (6)$$

$$d_{ij}^2 = \sum_{k=1}^2 (x_{ik} - x_{jk})^2. \quad (7)$$

Первое уравнение фиксирует пространственные свойства модели, то есть представление стимулов как точек окружности в пространстве x_1x_2 . Второе уравнение выражает метрику модели, согласно которой воспринимаемое различие между стимулами измеряется как евклидово расстояние между точками, представляющими эти стимулы на окружности. В соответствии с моделью психофизическая функция, связывающая воспринимаемую яркость (светлоту) φ и фотометрическую яркость стимула α , имеет следующий вид:

$$\varphi_I = a \ln \alpha_I + b, \quad (8)$$

где значения φ представлены значениями сферической координаты соответствующих точек-стимулов в пространстве модели.

Декартовы координаты точек-стимулов в двумерном пространстве модели интерпретировались в работе как вклады в различение яркостей двух каналов нейронной сети ахроматического зрения человека. Один канал в этой сети (ось x_1) увеличивал свою активацию при возрастании яркости стимула, а другой канал (ось x_2) увеличивал свою активацию при убывании яркости. Наиболее простой гипотезой о нейрофизиологической основе такой сети может быть ссылка на ON- и OFF-клетки сетчатки и НКТ, которые обнаруживают именно такую зависимость своей активности от изменения интенсивности светового стимула (Измайлов, Исайчев, Шехтер, 1998). В соответствии с терминологией Юнга (Jung, 1973) они обозначены как Вг или В (от англ. 'brightness') и Да или D (от англ. 'darkness') — механизмы (световой и темновой) зрительной системы. В-механизм имеет предположительно синусную характеристику выходного возбуждения и представлен биполярной осью координат в сферической модели. Да-механизм имеет косинусную характеристику и в сферической модели представлен униполярной осью координат. На рис. 12, а показаны графики, полученные нами в терминах сферической модели ахроматического зрения человека (см. рис. 11) для тестовых стимулов, яркость которых превышает яркость фона. Линии показывают теоретические значения функций активности В- и D-каналов, а точки — экспериментальные данные. На рис. 12, б показаны графики, рассчитанные нами по данным активности нервных клеток зрительной коры кошки в работе Poggio et al. (1969).

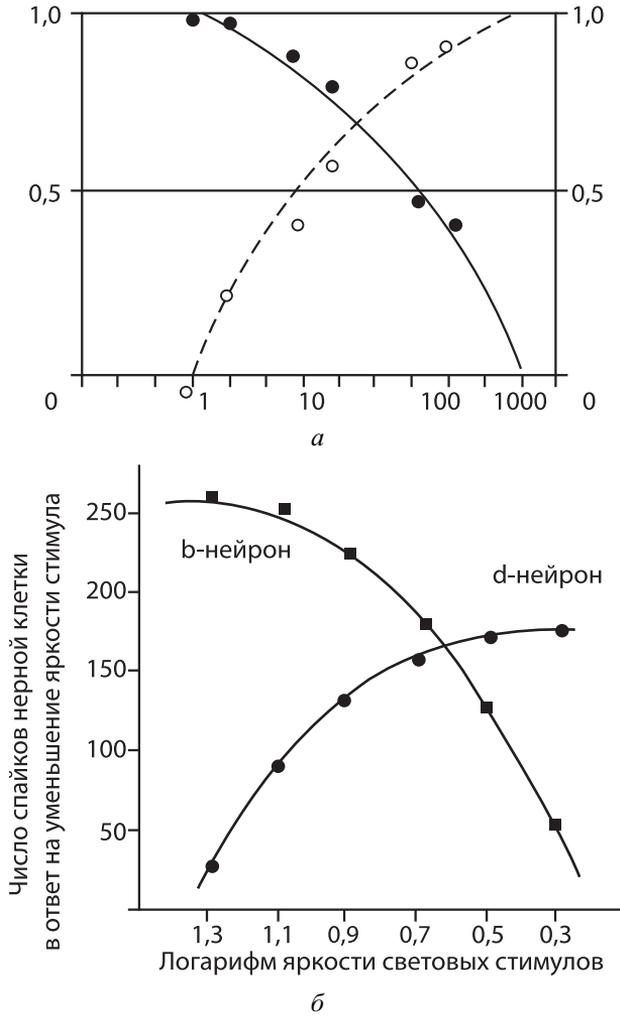


Рис. 12. Интерпретация двух координат хроматического пространства как двух нейронных каналов различения интенсивности света

а — графики, полученные в терминах сферической модели ахроматического зрения человека (рис. 11) для тестовых стимулов, яркость которых превышает яркость фона. По оси абсцисс отложены значения яркости стимулов (L , кд/м²). Обозначения: линии — теоретические функции активности В- и D-каналов, точки — экспериментальные данные;

б — реакции нервных клеток зрительной коры кошки на вспышки белого света разной яркости (Poggio et al., 1969). Обозначения осей см. на рисунке

Как видно из этих графиков, функции, описывающие связь декартовых координат точек с физическими характеристиками стимулов, хорошо согласуются с электрической активностью отдельных звеньев зрительной системы.

Раздел 7. Обобщенная сферическая модель цветового зрения

7.1. Основная гипотеза и экспериментальная процедура ее проверки

Сферические пространства, полученные для различения световых сигналов, отличающихся только по спектральному составу или только по интенсивности излучения, позволяют по-новому подойти к выделенной выше задаче построения изотропной пространственной модели для сигналов, различающихся одновременно по обеим характеристикам. Размерность цветового пространства, очевидно, определяется общим числом механизмов, участвующих как в анализе интенсивности, так и в анализе спектрального состава излучения. Для начала логично было бы полагать, что три хроматических механизма и два ахроматических будут представлены в пятимерном евклидовом пространстве. Но можно предположить и наличие другого решения. Если в зрительной системе механизм хроматического и ахроматического зрения связаны в одну систему, то размерность общего евклидова пространства может быть меньше пяти. Формально это будет выражаться следующим образом. Обозначим общее цветовое различие между двумя излучениями как ΔS , хроматическое различие — как ΔC , а ахроматическое, соответственно, как ΔW . В терминах цветовых различий связь между ними традиционно выражается следующим образом:

$$\Delta S^2 = \Delta C^2 + \Delta W^2. \quad (9)$$

Согласно уравнению сферической модели в координатах евклидова пространства величины ΔC и ΔW рассчитываются по уравнениям:

$$\Delta C^2 = \Delta x_1^2 + \Delta x_2^2 + \Delta x_3^2, \quad (10)$$

$$\Delta W^2 = \Delta y_1^2 + \Delta y_2^2. \quad (11)$$

Если справедлива гипотеза, что цветовое пространство пятимерно, то выражение (9) действительно представляет его метрику. Если же верна вторая гипотеза, то выражение (9) преобразуется:

$$\Delta S^2 = \Delta C^2 + \Delta W^2 + f(\Delta C, \Delta W), \quad (12)$$

где f — характеристика общности хроматического и ахроматического подпространств.

Экспериментальная проверка этих гипотез осуществлялась путем построения методом многомерного шкалирования общей пространственной

модели для стимулов, меняющихся одновременно по цветовому тону, насыщенности и светлоте. Детальное описание этих экспериментов приводится в работе Измайлова (1985). Основной методической проблемой этих экспериментов был выбор процедуры для измерения межстимульных различий. Поскольку стимулы должны варьироваться по всем трем цветовым характеристикам, то их должно быть достаточно много, чтобы каждая характеристика была представлена достаточно полно. Для исследования было взято 256 стимулов (25 монохроматических цветов в диапазоне 425–675 нм и один белый стимул, спектральная характеристика которого приводится в работе Izmailov & Sokolov (1991)). Каждый из этих 26 стимулов варьировался по шести уровням яркости (0,2; 2,0; 10; 20; 100 и 200 кд/м²). Понятно, что прямые оценки всех попарных различий для стимулов, меняющихся в таком большом диапазоне и по светлоте, и по цветности одновременно, оказывались невозможными. По этой причине была использована процедура получения цветовых различий косвенным путем на основе метода называния цветов (Boynnton, Gordon, 1965). Высокая надежность и точность этого метода для получения информации о надпороговых различиях продемонстрирована в ряде работ (Boynnton, Gordon, 1965). Существенным достоинством метода называния цветов является также существенное повышение статистической надежности данных за счет увеличения числа предъявлений одного и того же стимула, поскольку здесь оцениваются не пары стимулов, а каждый в отдельности. Каждый из 156 стимулов предъявлялся испытуемому 10 раз для левого глаза и 10 раз для правого. Предъявления производились в случайном порядке. В опыте участвовали трое испытуемых с нормальным цветовым зрением. Стимулы предъявлялись на оптической установке, которая представляет собой визуальный фотометр ВФ-58, доукомплектованный двумя мощными источниками света (диапроекторы «Свитязь-М»), кареткой для быстрой замены цветных интерференционных фильтров и Максвелловским зрачком для фокусировки стимула в фовеальной области сетчатки. Величина стимула равнялась 2°, а длительность — 1 с.

В отличие от классического метода называния цветов, основанного на четырехкатегориальных оценках (красный, желтый, зеленый, синий), в данной работе применялся пятикатегориальный метод называния с включением названия «белый» (Измайлова и др., 1988; Izmailov, Sokolov, 1991). В ответ на предъявление стимула испытуемый должен был назвать цветовую категорию, к которой относится, по его мнению, стимул. Число категорий определялось пятью основными цветовыми названиями, а также промежуточными, представляющими собой двойную (например, желто-красный или красно-желтый) или тройную (например, бело-сине-зеленый, красно-бело-желтый) комбинацию из пяти основных названий. Никакими другими названиями (типа голубой или светло-бирюзовый) пользоваться

не разрешалось. Порядок следования названий в составной категории определялся степенью выраженности основного цвета в стимуле. На первое место ставилось название цвета, тон которого, по мнению испытуемого, был наиболее выражен в стимуле, а на последнее — название наименее выраженного цветового тона.

В результате опытов для каждого испытуемого была получена матрица частот различных категорий, суммированных для левого и правого глаза. Элементом матрицы являлась частота отнесения данного стимула к каждой из категорий. Эта матрица частот была преобразована далее в матрицу частот основных названий путем их «взвешивания» следующим образом. Если категория содержит только одно основное название (например, синий, белый), его частота умножается на 10. Если категория представляет собой двойное название (например, сине-зеленый), то для первого основного названия частота этой категории умножается на 6, а для второго — на 4. В случае тройного названия веса распределяются как 5 : 3 : 2 соответственно порядку использования основных названий. В результате такого взвешивания частот по основным названиям каждый стимул был представлен как пятимерный вектор взвешенных частот. Исходные данные, усредненные по трем испытуемым, приводятся в работе Измайлова (1985). Полученная матрица векторов была преобразована в матрицу цветовых различий, которые вычислялись как расстояния между концами пятимерных векторов. Матрица цветовых различий затем анализировалась на ЭВМ методом неметрического многомерного шкалирования по алгоритму Янга и Торгерсона (Шепард, 1981; Терехина, 1986). В результате анализа для каждой матрицы были вычислены:

- координаты точек в k -мерном евклидовом пространстве (k — число используемых основных категорий);
- характеристические корни, по которым оценивается значимость каждой оси пространства;
- коэффициенты линейной корреляции между исходными мерами, приведенными в матрице исходных различий, и межточечными евклидовыми расстояниями, вычисленными по полученным в результате обработки исходных данных координатам точек.

7.2. Размерность цветового пространства

Размерность цветового пространства оценивалась по числу положительных характеристических корней, определяющих необходимую для каждой матрицы размерность действительного евклидова пространства, в котором можно описать безошибочно исходные данные как расстояния между точками. Однако вследствие случайных ошибок в суждениях испытуемых нулевые значения корней могут измениться как в положительную сторону, так и в отрицательную. Поэтому на практике истинную размерность опре-

деляют по наибольшим положительным корням. Анализ полученных результатов показал, что для общей цветовой матрицы существенны только четыре измерения, хотя получено пять положительных характеристических корней. Разница между первыми четырьмя и пятым характеристическим корнем настолько велика (три порядка), что пятой координатой можно было пренебречь.

Такое же решение дают и значения коэффициентов линейной корреляции между исходными оценками различий и евклидовыми межточечными расстояниями в пространстве от одного до пяти измерений. Эти коэффициенты, равные соответственно 0,687; 0,886; 0,968; 0,998 и 1,00, дают представление о том, насколько достаточно число координат, выделенных по наибольшим характеристическим корням. По ним также можно сделать вывод, что для общего цветового пространства достаточно четырех измерений.

Таким образом, полученные данные позволяют утверждать, что, основываясь на тех же формальных критериях, по которым в ранних работах минимальная размерность светлотного пространства была оценена как равная двум, хроматического — как равная трем, минимальная размерность евклидова пространства, необходимого для описания различения одновременно хроматических и ахроматических стимулов, равна четырем.

7.3. Сферичность цветового пространства

Рассмотрим теперь предположение о том, что цветовые точки полученной пространственной структуры заполняют не всё евклидово пространство, а образуют в нём поверхность постоянной положительной кривизны — поверхность сферы. Как уже было отмечено выше, доказательство сферичности, полученной многомерным шкалированием конфигурации точек, заключается в поиске геометрического центра, то есть точки, которая расположена на одинаковом расстоянии от всех имеющихся цветовых точек-стимулов. При этом между исходными оценками различий и межточечными расстояниями должна сохраняться высокая степень линейной корреляции. Поскольку расстояния от центра сферы до каждой точки получены из экспериментальных данных, то они могут флуктуировать вследствие ошибок в оценках испытуемых. Поэтому на практике ищется такая точка в качестве центра сферы, для которой разброс этих расстояний (радиусов) минимален. Для поиска применяется итерационная процедура, которая минимизирует стандартное отклонение вычисляемых на каждом шаге радиусов от среднего радиуса. В качестве начальной точки был взят центр тяжести исходной конфигурации точек. После нахождения оптимального в указанном смысле центра вся конфигурация точек линейно сдвигается так, чтобы центр сферы совпадал с началом осей координат. Разброс радиусов измеряется коэффициентом вариации —

в процентах отношения стандартного отклонения к среднему радиусу. Достоверность гипотезы о сферичности оценивается по тому, насколько малая вариативность радиусов может быть получена при максимально возможном коэффициенте корреляции между исходными оценками различий и межточечными расстояниями. В табл. 5 приведены показатели сферичности, полученные для конфигурации точек четырехмерного пространства в сравнении с полученными данными для двумерного ахроматического и трехмерного хроматического подпространств (Измайлов, 1980; Соколов, Измайлов, 1984; Izmailov, 1982; Sokolov, Izmailov, 1983).

Таблица 5

Формальные показатели размерности (характеристические корни и коэффициенты линейной корреляции) и сферичности (средний радиус, стандартное отклонение радиусов, коэффициенты вариации) пространства различения стимулов для конфигураций точек в ахроматическом, хроматическом и общем цветовом пространстве

Варианты цветового пространства	Средний радиус	Ст. откл. радиусов	Коэффициент вариации	Коэффициент корреляции
Двумерное пространство для 21 ахроматического цвета	5,02	0,50	10,0	0,978
Трехмерное пространство для спектральных цветов яркостью 100 троландов	5,05	0,53	10,4	0,994
Общее четырехмерное цветовое пространство	3,87	0,56	14,4	0,998

Эти данные показывают, что во всех трех случаях разброс радиусов, то есть «толщина» сферического слоя, в котором расположены цветовые точки, менее 15% от среднего радиуса. Учитывая высокие коэффициенты корреляций и то, что величина разброса самих оценок межстимульных различий достигает 10–20% от средней оценки, можно утверждать, что полученная конфигурация точек, представляющая цвета различной яркости и разного спектрального состава, действительно располагается на поверхности сферы в четырехмерном евклидовом пространстве.

7.4. Вращение цветового пространства

Как уже было отмечено, в сферической модели цветоразличения Декартовы оси интерпретируются как система оппонентных механизмов, связанных с цветовыми точками определенной формой зависимости, поэтому из множества возможных систем координат необходимо выбрать такую систему, которая соответствует этой интерпретации. Кроме хроматических цветов для определения искомой ориентации осей можно использовать белые цвета различной светлоты. В соответствии с интерпретацией третьей оси евклидова пространства как ахроматической составляющей цветового сигнала направление третьей оси должно совпадать с положением белого цвета, имеющего максимальную светлоту. Иначе говоря, белый цвет должен проецироваться на плоскости хроматических осей координат в точку их пересечения. Для того чтобы получить единственную систему координат в четырехмерном пространстве, достаточно этих четырех точек, которые должны быть совмещены с тремя осями координат. Вращая полученную конфигурацию точек так, чтобы положения наиболее яркого белого цвета и цветов, имеющих константные тона, как можно точнее совпадали с направлением соответствующих осей, находят искомую систему координат, которая и представляет цветооппонентные механизмы в сферической модели. Проверить адекватность этого решения можно по графику, представляющему проекцию цветовых точек на плоскость z_1 и z_2 (рис. 13). На этом графике видно, что ось z_1 проходит через зеленый цвет ($\lambda = 500$ нм), ось z_2 — через синий ($\lambda = 466$ нм) и желтый ($\lambda = 575$ нм) цвета, а все белые цвета, расположенные вдоль оси z_3 , проецируются в область пересечения осей z_1 и z_2 .

Таким образом, в отличие от традиционной точки зрения на зрительную систему как «арифметическую комбинацию» двух хроматических (цветооппонентных) каналов и одного яркостного канала, полученные нами экспериментальные данные обосновывают гипотезу о более сложном характере объединения ахроматического и хроматического механизмов в общую сеть, при котором у сети появляются совершенно новые качества. Рассмотрим это положение более детально.

Раздел 8. Четырехмерное цветовое пространство

8.1. Структура четырехмерного цветового пространства

Вернемся к интерпретации декартовых осей координат сферического цветового пространства как нейронных каналов зрительной системы и угловых координат как субъективных характеристик цвета. На рис. 13 видно, что горизонтальный угол цветовой точки на всех графиках точно согласуется с цветовым тоном стимула (аналогично графику подпространства равноярких цветов на рис. 3).

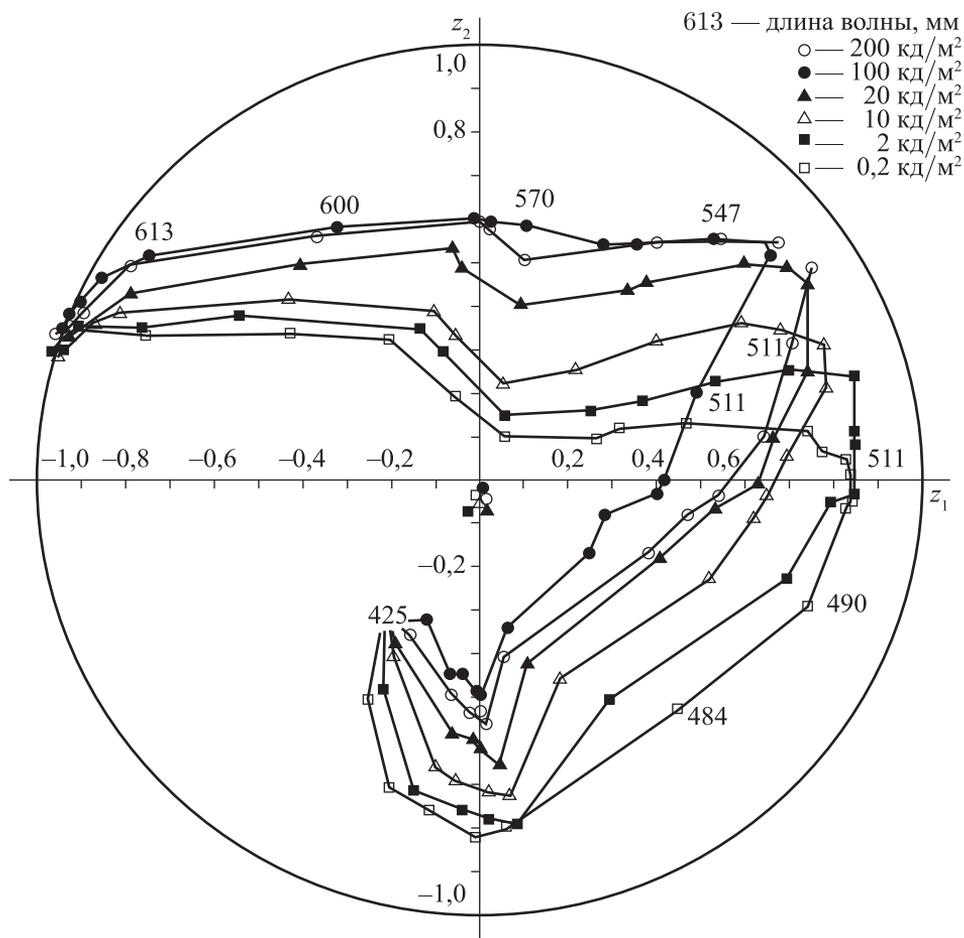


Рис. 13. Проекция стимулов, представляющих 25 монохроматических цветов и один белый цвет, которые менялись по яркости от 0,2 до 200 кд/м², на плоскость первых двух координат ($z_1 z_2$) четырехмерного цветового пространства

Каждая линия связывает 25 монохроматических цветов одного уровня яркости. Шесть точек белых цветов, различающихся по яркости, проецируются в область пересечения координат $z_1 z_2$ (Измайлов, 1985).

Это означает, что интерпретация декартовых осей z_1 и z_2 четырехмерного пространства должна соответствовать двум цветоопponentным каналам зрительной системы. Графики на рис. 14 показывают правильность такой интерпретации.

Вопрос заключается в том, что представляют собой третья и четвертая координаты цветового пространства и как они соотносятся с координатами хроматического и ахроматического подпространств. Обратимся к графику на рис. 15, представляющему положение цветowych точек на плоскости $z_3 z_4$ цветового пространства. Для наглядности здесь представлены толь-

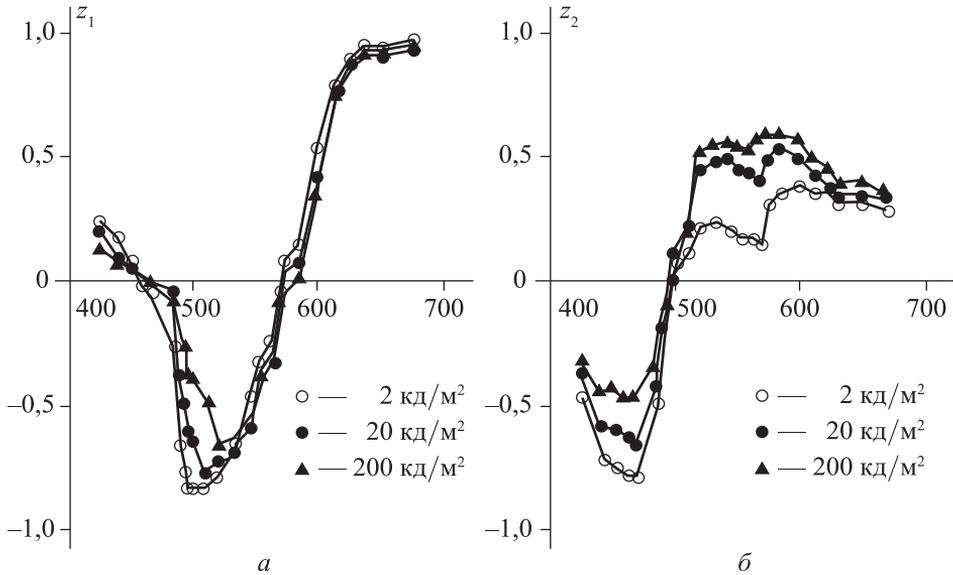


Рис. 14. Зависимость координат z_1 (а) и z_2 (б) от длины волны цвета (λ , нм), полученная для монохроматических цветов в общей сферической модели цветового зрения

Точками, треугольниками и квадратами обозначены уровни яркости стимулов: 200, 20 и 2 кд/м² соответственно. Графики этих функций соответствуют характеристикам двух цветоопponentных каналов ($r-g$ и $b-y$) зрительной системы человека. Подробнее см. в тексте

ко восемь цветов (из 25 монохроматических стимулов) и белый цвет с их вариациями по яркости. Прежде всего, обращает на себя внимание график, определяющий положение белого цвета в зависимости от его яркости. Он представляет собой часть окружности, точки которой однозначно соответствуют по их угловой характеристике на плоскости значению яркости стимула. Этот график по всем характеристикам согласуется с графиком на рис. 11, представляющим траекторию белых цветов в ахроматическом подпространстве. На рис. 11 эти стимулы (у которых значение яркости окружающего фона существенно меньше яркости внутреннего поля) представлены точками в правом верхнем квадранте плоскости y_1y_2 . Значит, плоскость z_3z_4 включает в себя подпространство, аналогичное двумерному ахроматическому пространству y_1y_2 . Что же происходит с хроматическими цветами на этой плоскости? Графики хроматических цветов на плоскости z_3z_4 обладают двумя примечательными особенностями. Во-первых, их изменение по яркости повторяет траекторию изменения по яркости белого цвета в форме дуги, направленной от самого яркого к самому темному цвету. Во-вторых, положение на плоскости графика каждого монохроматического цвета по отношению к графику белого цвета монотонно смещается от центра к периферии в прямом соответствии с белизной или в обратном

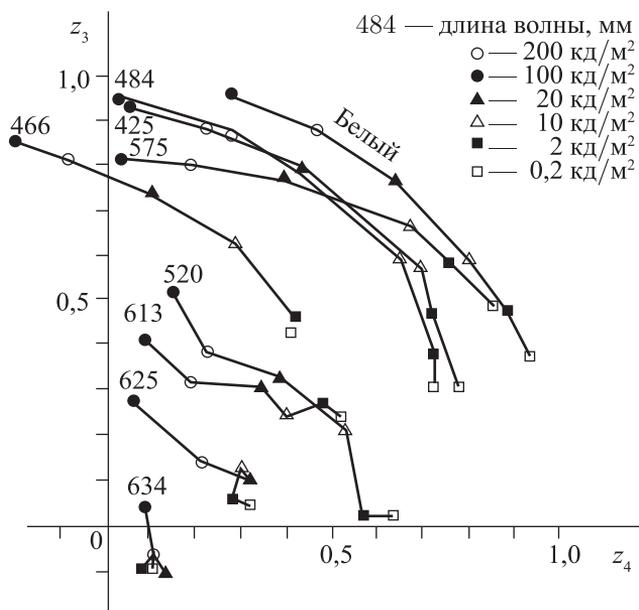


Рис. 15. Проекция восьми основных спектральных стимулов и белого цвета, меняющихся по шести уровням яркости ($\text{кд}/\text{м}^2$), на плоскость третьей и четвертой координат (z_3z_4) четырехмерного цветового пространства

Каждая линия связывает точки, представляющие один и тот же цвет на разных уровнях яркости. Остальные спектральные цвета дают аналогичную картину

соответствии с насыщенностью цвета. Плоскость z_3z_4 характеризует цвет по тем самым двум ахроматическим характеристикам, которые выделяли Эванс и Хеггелюнд как «светлоту» и «белизну». Причем это относится не только к ахроматическим, но и к хроматическим стимулам. В то же время радиальное расстояние точки от центра плоскости z_3z_4 находится в обратном отношении с радиальным расстоянием этой же точки на хроматической плоскости z_1z_2 четырехмерного цветового пространства. Если обозначить одно из них как R_{12} , а другое — как R_{34} , то их отношение будет выражаться уравнением:

$$R_{12}^2 + R_{34}^2 = 1.$$

Это значит, что насыщенность и белизна представляют собой изменение одной и той же характеристики цветового пространства, которая определяется углом между хроматической (z_1z_2) и ахроматической (z_3z_4) плоскостями четырехмерного цветового пространства. Такое определение насыщенности и белизны цвета приводит к новой интерпретации нейрофизиологического механизма детекции этой характеристики цвета.

Из четырехмерного сферического цветового пространства следует, что кодирование цветового тона осуществляется двумя каналами (z_1 и z_2), анализирующими спектральный состав излучения и представленными в зрительной системе двумя типами цветоопponentных нейронов, а кодирование светлоты — двумя каналами (z_3 и z_4), анализирующими интенсивность излучения и представленными также двумя типами клеток — В- и D-нейронами. В отличие от цветового тона и светлоты кодирование насыщенности не представлено в зрительной системе собственным двухканальным механизмом и поэтому не связано непосредственно с анализом какой-либо отдельной физической характеристики излучения. Этим объясняется возникшая в цветовой науке проблема определения физического коррелята насыщенности (Judd, 1967). У такой субъективной характеристики цвета, как насыщенность (это относится равным образом и к белизне цвета), просто нет никакого физического коррелята, поскольку она не связана непосредственно с анализом излучения, а возникает как чисто психофизиологический сетевой эффект вследствие объединения двухканального хроматического и двухканального ахроматического механизмов в общую четырехканальную сеть — гиперсферу в четырехмерном евклидовом пространстве.

8.2. Метрика хроматических и ахроматических различий в четырехмерном цветовом пространстве

Из приведенных выше данных следует, что различие световых излучений по цветности ΔC определяется евклидовой метрикой в трехмерном пространстве равнорядных цветов:

$$\Delta C^2 = \Delta x_1^2 + \Delta x_2^2 + \Delta x_3^2, \quad (13)$$

а различие световых излучений по светлоте ΔW — евклидовой метрикой в двумерном пространстве:

$$\Delta W^2 = \Delta y_1^2 + \Delta y_2^2. \quad (14)$$

В то же время общее цветовое пространство представляет собой сферу в четырехмерном евклидовом пространстве, где общее цветовое различие характеризуется следующим выражением:

$$\Delta S = \Delta z_1^2 + \Delta z_2^2 + \Delta z_3^2 + \Delta z_4^2. \quad (15)$$

Это означает, что общее цветовое различие, выраженное отдельно через хроматическое и ахроматическое различия, будет представлено уравнением (12), а не уравнением (9). Вывод уравнения (12) в явном виде требует дополнительного анализа соотношений между характеристиками цвета, представленными в общем цветовом пространстве (рис. 2, а, 3, 13),

и соответствующими характеристиками в подпространствах цветоразличения и различения светлоты.

Поскольку в сферической модели цветового зрения декартова система координат рассматривается как система цветоопponentных механизмов зрительной системы, первый шаг анализа состоит в сопоставлении цветоопponentных функций $z_1(\lambda)$ и $z_2(\lambda)$, полученных в общем цветовом пространстве (рис. 14), с аналогичными функциями $x_1(\lambda)$ и $x_2(\lambda)$, полученными в сферической модели для равноярких цветов (рис. 9, а). Графики, приведенные на рис. 14, а для красно-зеленых и сине-желтых опponentных функций, демонстрируют точное соответствие данным на рис. 9, а. Это позволяет сделать однозначный вывод о том, что в четырехмерном цветовом пространстве первые две координаты действительно характеризуют два цветоопponentных механизма цветоразличения и тем самым являются эквивалентными аналогичным координатам в сферической модели различения равноярких цветов. Поэтому можно записать:

$$z_1(\lambda) = x_1(\lambda), \quad (16)$$

$$z_2(\lambda) = x_2(\lambda). \quad (17)$$

Эти равенства также можно проиллюстрировать, сравнивая рис. 2, а и 13, где представлены проекции монохроматических цветов на плоскость первых двух координат (характеризующих только хроматическую составляющую сигналов) для равноярких цветов (рис. 2, а) и цветов разной яркости (рис. 13). Эти траектории полностью совпадают между собой как по общему направлению, так и по положению на общей траектории конкретных спектральных цветов.

Рассмотрим теперь две следующие координаты общей сферической модели: $z_3(\lambda)$ и $z_4(\lambda)$. В отличие от первых двух координат цветового пространства z_1 и z_2 , характеризующих хроматическую составляющую цвета, координаты z_3 и z_4 характеризуют ахроматическую составляющую цвета. Поэтому их необходимо сравнивать с ахроматическими составляющими, полученными в сферической модели для равноярких цветов, — координата $x_3(\lambda)$ и в сферической модели светлоты — координаты $y_1(L)$ и $y_2(L)$. Сопоставление функций $x_3(\lambda)$ с функциями $z_3(\lambda)$ и $z_4(\lambda)$, проведенное в работе Измайлова (1981), показало, что между этими функциями нет прямого соответствия. Особенно заметно расхождение между этими функциями при сравнении их динамики под влиянием яркостных изменений. Функции $x_3(\lambda)$ для разных уровней яркостей имеют две области пересечения в сине-зеленой области и крайней красной области спектра, тогда как функции $z_3(\lambda)$ и $z_4(\lambda)$ монотонно сдвигаются по своим значениям при изменении яркости. Это говорит о том, что $z_3(\lambda)$ и $z_4(\lambda)$ не являются прямыми характеристиками насыщенности цвета, как это показано для $x_3(\lambda)$ (Измайлов,

1980, 1981; Izmailov, Sokolov, 1991). Однако выше было показано, что через координату x_3 , так же как и через координаты z_3 и z_4 , определяется насыщенность (белизна) цвета, поэтому они могут сравниваться по этому основанию. Из уравнения [4], представляющего трехмерное пространство равнорядных цветов, общего уравнения четырехмерного пространства (которое было сформулировано на основании объединения хроматической ($z_1 z_2$) и ахроматической ($z_3 z_4$) плоскостей цветового пространства) и уравнений [16] и [17] можно вывести следующее выражение для соотношения между ахроматическими характеристиками общей сферической модели z_3 и z_4 и ахроматической характеристикой сферической модели цветоразличения x_3 :

$$x_3^2(\lambda) = z_3^2(\lambda) + z_4^2(\lambda) = 1 - z_1^2(\lambda) - z_2^2(\lambda). \quad (18)$$

Рассмотрим теперь два графика, приведенные на рис. 16, а и 16, б. На них показана зависимость двух ахроматических координат z_3 и z_4 от яркости в общей сферической модели цветового зрения в сравнении с аналогичной зависимостью двух координат y_1 и y_2 от яркости в сферической модели ахроматического зрения (Соколов, Измайлов, 1984; Izmailov, Sokolov, 1991). Из этой модели следует, что светлота ахроматических цветов

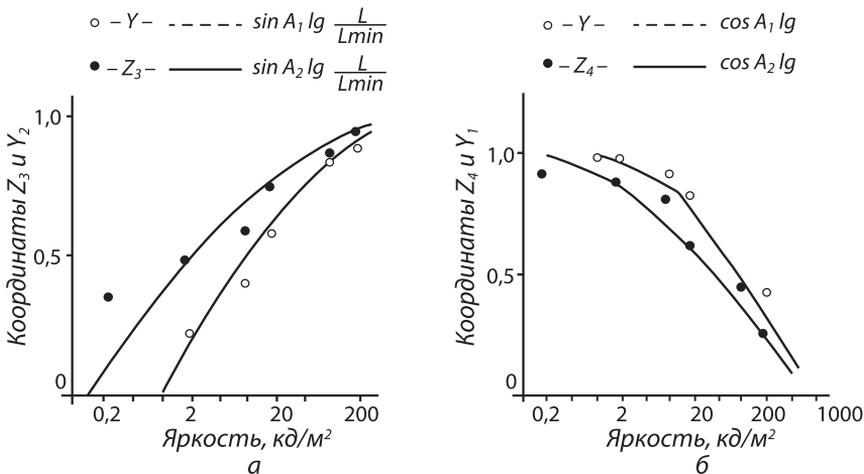


Рис. 16. Координаты z_3 и z_4 в общей сферической модели цветового зрения характеризуют ахроматическую компоненту цветового сигнала
 а — функции зависимости координат z_3 и y_2 от яркости для нейтральных цветов. Линией показаны теоретические расчеты (уравнение (11)), а точками — экспериментальные данные;
 б — функции зависимости координат z_4 и y_1 от яркости для нейтральных цветов. Линией показаны результаты теоретических расчетов (уравнение (10)), а точки представляют экспериментальные данные. Подробнее см. в тексте

определяется как точка на сфере через две координаты y_1 и y_2 следующим образом:

$$y_1 = \cos\left(A \lg \frac{L}{L_{\min}}\right), \quad (19)$$

$$y_2 = \sin\left(A \lg \frac{L}{L_{\min}}\right), \quad (20)$$

где A — это константа масштаба, характеризующая диапазон яркостей, используемых в конкретном опыте и равная:

$$A = \frac{1,57}{\lg L_h - \lg L_{\min}}. \quad (21)$$

На рис. 16, а и 16, б кружками показаны значения нормированных координат y_1 и y_2 , вычисленных из экспериментальных данных, приведенных в работе Терехиной (1986), а тонкими пунктирными линиями показаны построенные по уравнениям [10] и [11] функции для этих же условий эксперимента ($L_{\text{фона}} L_{\text{теста}}$; $L_{\max} = 1000$ кд/м², $L_{\min} = 1$ кд/м²).

Поскольку в общей сферической модели цветового зрения координаты z_3 и z_4 характеризуют ахроматическую компоненту цветового сигнала, то для нейтральных, ахроматических цветов должны выполняться следующие равенства:

$$z_3 = \cos\left(A \lg \frac{L}{L_{\min}}\right), \quad (22)$$

$$z_4 = \sin\left(A \lg \frac{L}{L_{\min}}\right), \quad (23)$$

где $L_{\max} = 1000$ кд/м² и $L_{\min} = 0,1$ кд/м². Функции, вычисленные в соответствии с уравнениями [22] и [23], показаны на рис. 16, а и 16, б сплошными линиями, а сплошными кружками показаны координаты z_3 и z_4 , полученные экспериментально для шести значений яркости белого цвета.

Прямое соответствие экспериментальных данных и теоретических расчетов, с одной стороны, подтверждает сферическую модель ахроматического зрения, предложенную в работе Соколова и Измайлова (1984), а с другой — позволяет сделать вывод о прямом соответствии двух координат в модели ахроматического зрения y_1 и y_2 двум координатам общей сферической модели цветового зрения z_4 и z_3 . Из рис. 15, 16, а и 16, б прямо следует, что воспринимаемая светлота стимула однозначно определяется углом на плоскости $z_3 z_4$, отсчитываемым от оси z_4 до радиуса-вектора точки. Это аналогично расчету угловой координаты точки на плоскости $y_1 y_2$ в модели ахроматического зрения. Для ахроматического стимула этот угол однозначно определяет координаты z_3 и z_4 соответствующей ему точки в цветовом пространстве. Однако для хроматических цветов, как это видно на рис. 15,

координаты z_3 и z_4 зависят не только от светлоты, но и от насыщенности цвета. При этом чем больше насыщенность цвета, то есть чем меньше белизна, тем меньшие значения будут иметь координаты z_3 и z_4 этого цвета по сравнению с белым цветом равной светлоты. Поэтому для определения координат z_3 и z_4 для хроматических цветов необходимо в уравнениях [22] и [23] делать поправку на насыщенность (или белизну) цвета следующим образом:

$$z_3 = x_3 y_2 = x_3 \sin\left(A \lg \frac{L}{L_{\min}}\right), \quad (24)$$

$$z_4 = x_3 y_1 = x_3 \cos\left(A \lg \frac{L}{L_{\min}}\right), \quad (25)$$

или, учитывая уравнение (19):

$$z_3 = \sqrt{1 - z_1^2 - z_2^2} \sin\left(A \lg \frac{L}{L_{\min}}\right), \quad (26)$$

$$z_4 = \sqrt{1 - z_1^2 - z_2^2} \cos\left(A \lg \frac{L}{L_{\min}}\right). \quad (27)$$

Проверить справедливость последних уравнений для различных монохроматических цветов можно, вычислив по ним z_3 и z_4 и сравнив их с экспериментальными значениями z_3 и z_4 , полученными в результате построения общей сферической модели цветового зрения. Такие расчеты показывают, что экспериментальные данные очень близко соответствуют расчетным данным, несмотря на довольно разнообразные формы функций $z_3(L)$ и $z_4(L)$, связанные с изменениями насыщенности в зависимости от яркости (Измайлов, 1981).

Сравнение расчетных функций (уравнения (26), (27)) с аналогичными функциями для ахроматических цветов (уравнения (19), (20)) показывает, что соответствие в последнем случае больше, чем для монохроматических цветов. Это объясняется тем, что коэффициент белизны $x_3(\lambda)$, использованный в формулах (26) и (27), взят из эмпирических данных, тогда как для ахроматических цветов значение $x_3(\lambda) = 1$ рассчитано из теоретических соображений. Использование стандартизированной функции $x_3(\lambda)$ (аналогично стандартизированной функции видности $v(\lambda)$) позволило бы получить расчетные функции $z_3(L)$ и $z_4(L)$ более точными и гладкими.

Подставим теперь в уравнение (15), описывающее различие в общем четырехмерном цветовом пространстве, с правой стороны соответствующие значения из уравнений (16) и (17) для z_1 и z_2 и уравнений (24) и (25) для z_3 и z_4 . Получим:

$$\Delta S^2 = \Delta x_1^2 + \Delta x_2^2 + \Delta(x_3 y_2)^2 + \Delta(x_3 y_1)^2.$$

Прибавим к обеим частям уравнения x_3^2 :

$$\Delta S^2 + \Delta x_3^2 = (\Delta x_1^2 + \Delta x_2^2 + \Delta x_3^2) + \Delta(x_3 y_2)^2 + \Delta(x_3 y_l)^2.$$

В соответствии с уравнением (13) выражение в квадратных скобках заменим на ΔC^2 и получим:

$$\Delta S^2 = \Delta C^2 - \Delta x_3^2 + \Delta(x_3 y_2)^2 + \Delta(x_3 y_l)^2.$$

Подставляя разности между парой сигналов i и j в скобки под знаком Δ , имеем:

$$\Delta S^2 = \Delta C^2 - \Delta x_3^2 + (x_{3i} y_{2i} - x_{3j} y_{2j})^2 + (x_{3i} y_{1i} - x_{3j} y_{1j})^2,$$

откуда после раскрытия скобок и перегруппировки получим:

$$\Delta S^2 = \Delta C^2 + 2x_{3i} x_{3j} [1 - (y_{2i} y_{2j} + y_{1i} y_{1j})].$$

Выражение в квадратных скобках представляет скалярное произведение векторов i и j единичного круга на плоскости $y_1 y_2$, поэтому

$$\Delta S^2 = \Delta C^2 + 2x_{3i} x_{3j} (1 - \cos \alpha).$$

Выражение $1 - \cos \alpha$ можно заменить через синус половинного угла:

$$\Delta S^2 = \Delta C^2 + 2x_{3i} x_{3j} 2 \sin^2(\alpha/2).$$

В сферической модели ахроматического зрения величина $2 \sin(\alpha/2)$ характеризует воспринимаемое различие между сигналами, представленными двумя радиусами-векторами с углом α между ними. В системе координат y_1 и y_2 это и есть различие по светлоте ΔW . Поэтому имеем:

$$\Delta S^2 = \Delta C^2 + 2x_{3i} x_{3j} \Delta W^2 / 2,$$

или

$$\Delta S^2 = \Delta C^2 + x_{3i} x_{3j} \Delta W^2. \quad (28)$$

Уравнение (28) показывает, что общее цветовое различие между двумя световыми стимулами i и j составлено из трех компонентов: из различия по хроматичности (ΔC), различия по светлоте (ΔW) и вклада общего компонента x_3 , который входит и в различие по светлоте, и в различие по хроматичности. Этот общий компонент характеризует цветовую «белизну» (Измайлов, 1981), которая включена как в хроматичность светового излучения (как характеристика насыщенности), так и в белизну (как второе качество светлоты, отличающееся от «светимости» (Heggelund, 1974)). Только в хроматичность белизна входит обратной пропорциональностью,

так что чем больше белизны, тем меньше хроматичности, а в светлоте — прямой пропорциональностью. При отдельной оценке светлоты или хроматичности зрительная система обязательно учитывает белизну цветов, поэтому при вычислении общего различия между сигналами через отдельно полученные светлотные и цветовые различия вклад этой компоненты как бы удваивается. Из уравнения [28] видно, как общее различие должно быть скорректировано в связи с этим удвоенным вкладом белизны.

Рассмотренные в данной работе результаты построения общего цветового пространства и частных подпространств указывают на одну важную особенность цветового зрения. Во всех случаях структура самого пространства и его метрика достаточно просто выражаются через Декартову систему координат, то есть через нейрофизиологические характеристики зрения. При этом рассмотрении выявляется, что хроматическое подпространство и ахроматическое подпространство имеют одинаковую нейрофизиологическую структуру в виде двухканальной сети. Когда же мы пытаемся соотносить между собой непосредственно три субъективные характеристики цвета либо соотносим их через физические характеристики (спектральный состав и интенсивность) излучения, то возникают сложные проблемы вплоть до парадоксов. Это означает, что ключ к решению проблем восприятия цвета и, возможно, зрительного восприятия в целом, лежит в устройстве нейронных сетей зрительной системы. Один из основных результатов рассмотренных здесь исследований состоит в обосновании положения о нейрофизиологической структуре основного модуля такого устройства, который мы назвали двухканальным механизмом различения простых одномерных стимулов (Измайлов и др., 1998; Соколов, Измайлов, 1988). Это положение хорошо согласуется с результатами других психофизических и электрофизиологических исследований, представленных в данной монографии. Это послужило основанием для формулировки и обсуждения гипотезы о модульной организации «языков мозга» (Глава IV–4).

Литература

- Соколов Е. Н., Зимачев М. М., Измайлов Ч. А., Брусенцов Н. П., Маслов С. П., Рамиль Х. А. Автоматическая диагностика цветового зрения // Психологический журнал. 1980. № 1 (3). С. 58–84.
- Измайлов Ч. А. Сферическая модель цветоразличения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980.
- Измайлов Ч. А. Многомерное шкалирование ахроматической составляющей цвета // Нормативные и дескриптивные модели принятия решений / Под ред. Б. Ф. Ломова и др. М.: Наука, 1981. С. 98–110.
- Измайлов Ч. А. Восприятие цвета: механизм модели. Дисс. ... докт. психол. наук. Москва, 1985.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н. Метрические характеристики сферической модели цветоразличения // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1978. № 2. С. 47–61.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.

- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д.* Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1998. № 3. С. 29–40.
- Измайлова Т. В., Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А., Ливищ Г. Я.* Общая сферическая модель различения цветовых сигналов // Вопросы психологии. 1988. № 1. С. 137–149.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Сукретная Л. М., Шехтер Л. М.* Семантическое пространство искусственных цветовых названий // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1992. № 1. С. 3–14.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Цветовое зрение. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.
- Терехина А. Ю.* Анализ данных методом многомерного шкалирования. М.: Наука, 1986.
- Федоров Н. П.* Курс общего цветоведения. М.: ОНТИ, 1935.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. Проблемы моделирования сенсорных систем. М.: Наука, 1979.
- Шенард Р.* Многомерное шкалирование и неметрические представления // Нормативные и дескриптивные модели принятия решений. М.: Наука, 1981. С. 84–97.
- Poggio G. F., Baker F. N., Lamarre Y., Sanseverino E. R.* Afferent inhibition at input to visual cortex of the cat // Journal of Neurophysiology. 1969. Vol. 32(6). Pp. 892–915.
- Bedford R. E., Wyszecki G.* Wavelength discrimination for point sources // The Journal of the Optical Society of America. 1958. Vol. 48(2). Pp. 129–135.
- Bimler D., Paramei G. V.* Facial-expression affective attributes and their configural correlates: components and categories // The Spanish Journal of Psychology. 2006. Vol. 9, Issue 1. Pp. 19–31.
- Bimler D. L., Izmailov Ch. A., Paramei G. V.* A whiter shade of pale, a blacker shade of dark: Parameters of spatially induced blackness // Visual Neuroscience. 2006. Vol. 23. Pp. 579–582.
- Boynton R. M., Gordon J.* Bezold-Bücke hue shift measured by color-naming technique // The Journal of the Optical Society of America. 1965. Vol. 55. Pp. 78–86.
- De Valois R. L.* Central mechanisms of color vision // Handbook of sensory physiology. Central Processing of Vision Information / Jung R. (ed.). Berlin: Springer-Verlag. 1973. Vol. VII, part. 3a. Pp. 209–253.
- Dzhafarov E. N., Colonius H.* Multidimensional Fechnerian Scaling: Basics // Journal of Mathematical Psychology. 2001. Vol. 45(5). Pp. 670–719.
- Dzhafarov E. N.* Multidimensional Fechnerian scaling: Pairwise comparisons, regular minimality, and nonconstant self-similarity // Journal of Mathematical Psychology. 2002. Vol. 46. Pp. 583–608.
- Ekman G.* Dimensions of color vision // The Journal of Psychology. 1954. Vol. 38(2). Pp. 467–474.
- Evans R. M.* Variables of perceived color // The Journal of the Optical Society of America. 1964. Vol. 54. Pp. 1467–1474.
- Hegghund D.* Achromatic color vision. II. Measurement of simultaneous achromatic contrast within a bidimensional system // Vision Research. 1974. Vol. 14. Pp. 1081–1088.
- Helm C. E.* A multidimensional ratio scaling analysis of perceived color relations // The Journal of the Optical Society of America. 1964. Vol. 54. Pp. 256–262.
- Helmholts H. L. P.* On the theory of compound colors // Philosophical Magazine. 1852. Vol. 4. Pp. 519–534.
- Indow T., Kanazawa K.* Multidimensional mapping of Munsell colors varying in hue, chroma, and value // Journal of experimental psychology. 1960. Vol. 59(5). Pp. 330–336.
- Izmailov Ch. A.* Uniform color space and multidimensional scaling (MDS) // Psychophysical Judgement and the Process of Perception / I. G. Geissler, P. Pethold (eds.). Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wiss., 1982. Pp. 52–62.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Spherical model of color and brightness discrimination // Psychological Science. 1991. Vol. 2. Pp. 249–259.

- Izmailov Ch. A.* Spherical model of discrimination of self-luminous and surface colors // Geometric representations of perceptual phenomena / Eds. R. D. Luce, M. D. D'Zmura and A. K. Romney. Mahwah, New Jersey. Lawrence Erlbaum Associates Publishers, 1995. Pp. 153–168.
- Jameson D., Hurvich L. M.* Some quantitative aspects of an opponent-color theory. 1. Chromatic responses and spectral saturation // The Journal of the Optical Society of America. 1955. Vol. 45. Pp. 546–552.
- Judd D. B.* Interval scales, ratio scales, and additive for sizes of differences perceived between members of a geodesic series // The Journal of the Optical Society of America. 1967. Vol. 57. Pp. 380–386.
- Jung R.* Visual perception and neurophysiology // Handbook of sensory physiology. Central Processing of Vision Information / R. Jung, ed. Berlin: Springer-Verlag. 1973. Vol. 7, part 3. Pp. 3–152.
- Kruskal J. B.* Nonmetric multidimensional scaling. A numerical method // Psychometrika. 1964. Vol. 29, Issue 2. Pp. 115–129.
- MacAdam D. L.* Non-linear relations of psychometric scale values to chromatic differences // The Journal of the Optical Society of America. 1963. Vol. 13. Pp. 754–760.
- Newton I.* New theory about light and colors // Philosophical Transactions of the Royal Society. 1672. 7 (80). Pp. 3075–3087.
- Paramei G. V., Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Multidimensional scaling of large chromatic differences by normal and color-deficient subjects // Psychological Science. 1991. Vol. 2. Pp. 244–248.
- Purdy D. McL.* On the saturation and chromatic thresholds of the spectral colours // British Journal of Psychology. General Section. 1931. Vol. 21(3). Pp. 283–313.
- Shepard R. N.* The analysis of proximities: Multidimensional scaling with an unknown distance function // Psychometrika. 1962. Vol. 27. Pp. 125–140.
- Shepard R. N., Carroll J. D.* Parametric representation of nonlinear data structures // Multivariate analysis: proceedings of an international symposium held in Dayton, Ohio, June 14–19, 1965 / Krishnaiah P. R. (ed.). N. Y.: Acad. Press., 1966. Pp. 561–592.
- Sokolov E. N., Izmailov Ch. A.* Conceptual reflex arc and color vision // Modern issues of perception / Geissler H. G., ed. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissen; Amsterdam: North Holland Publ. Comp., 1983. Pp. 192–216.
- Torgerson W. S.* Theory and method of scaling. Oxford, England: Wiley, 1958.
- Wish M., Carroll J. D.* Multidimensional scaling with differential weighting of dimensions // Mathematics in the Archaeological and Historical Sciences / Ed. by D. G. Kendall, R. Hodson, P. Tautu. Edinburgh, 1971. Pp. 150–167.
- Wyszecki G. W., Stiles W. S.* Color science: concepts and methods, quantitative data and formulas. 2nd ed. N. Y., Toronto, Singapore: Wiley, 1982.
- Young T.* On the Theory of Light and Colours // Philosophical transactions of the Royal Society of London. 1802. Vol. 92. Pp. 12–48.

Глава I-2

От вероятностей условных рефлексов на цветовые стимулы к перцептивному цветовому пространству

Экспериментальное исследование и моделирование

А. В. Латанов, Е. Н. Соколов

Ключевые слова: ахроматическое зрение, хроматическое зрение, *Carpio Cyprinus L.*, *Macaca rhesus*, инструментальные условные рефлексы, условно-рефлекторные дифференцировки, факторный анализ, перцептивные пространства, сферическая модель

Содержание

Введение: формулировка целей и задач исследования

МЕТОДИКИ ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТОВ, АНАЛИЗА И ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ДАННЫХ

Раздел 1. Эксперименты на карпах

1. Объект исследования
2. Экспериментальная установка
 - 2.1. Стимулы
 - 2.1.1. Стимулы в экспериментах по дифференцировкам цветовых стимулов, не подравненных по субъективной яркости
 - 2.1.2. Стимулы в экспериментах по дифференцировкам стимулов разной яркости
 - 2.1.3. Стимулы в экспериментах по подравниванию цветовых стимулов по световой эффективности
 - 2.1.4. Стимулы в экспериментах по дифференцировкам цветовых стимулов, подравненных по световой эффективности
3. Обучение
 - 3.1. Дифференцировки
 - 3.2. Подравнивание цветовых стимулов по световой эффективности
4. Построение стимульного (перцептивного) пространства

Раздел 2. Эксперименты на обезьянах

1. Объект исследования
2. Экспериментальная установка и стимуляция
 - 2.1. Экспериментальная камера и условия эксперимента
 - 2.2. Стимулы
 - 2.2.1. Стимулы в экспериментах по дифференцировкам цветовых стимулов, не подравненных по субъективной яркости

- 2.2.2. Стимулы в экспериментах по дифференцировкам стимулов различной яркости
- 2.2.3. Стимулы в экспериментах по подравниванию цветовых стимулов по воспринимаемой яркости
- 2.2.4. Стимулы в экспериментах по дифференцировкам цветовых стимулов, подравненных по воспринимаемой яркости
- 3. Обучение
 - 3.1. Дифференцировки
 - 3.2. Подравнивание цветовых стимулов по воспринимаемой яркости
- 4. Обработка данных
 - 4.1. Определение субъективно равноярких стимулов
 - 4.2. Построение стимульного (перцептивного) пространства

ПЕРЦЕПТИВНЫЕ ПРОСТРАНСТВА ЯРКОСТИ И ЦВЕТА

Раздел 3. Эксперименты на карпах

- 1. Дифференцировки ахроматических стимулов
- 2. Перцептивное пространство яркости у карпа

Раздел 4. Эксперименты на обезьянах

- 1. Дифференцировки ахроматических стимулов
- 2. Перцептивное пространство яркости у обезьян

Раздел 5. Сравнительная характеристика перцептивных пространств яркости карпа и обезьяны

- 1. Сферичность двумерного пространства яркости
- 2. Кодирование воспринимаемой яркости углом на плоскости двумерного пространства яркости
- 3. Корреляция частоты инструментальных реакций со скалярными произведениями между двумерными векторами, соответствующими стимулам

ПЕРЦЕПТИВНЫЕ ПРОСТРАНСТВА РАВНОЯРКИХ ЦВЕТОВЫХ СТИМУЛОВ

Раздел 6. Методики получения равноярких цветовых стимулов

- 1. Подравнивание цветовых стимулов по субъективной яркости
- 2. Подравнивание цветовых стимулов по световой эффективности
- 3. Подравнивание цветовых стимулов по воспринимаемой яркости у обезьян

Раздел 7. Эксперименты на карпах

- 1. Цветовые дифференцировки
- 2. Перцептивное пространство равноярких цветовых стимулов у карпов

Раздел 8. Эксперименты на обезьянах

- 1. Цветовые дифференцировки
- 2. Перцептивное пространство равноярких цветовых стимулов у обезьян
- 3. Сравнительная характеристика перцептивных пространств равноярких цветовых стимулов у карпов и обезьян
 - 3.1. Сферичность трехмерного пространства равноярких цветовых стимулов

- 3.2. Кодирование цветового тона углом на хроматической плоскости трехмерного цветового пространства
- 3.3. Кодирование насыщенности углом, образованным комбинированной хроматической и ахроматической осями трехмерного цветового пространства
- 3.4. Корреляция частоты инструментальных реакций со скалярными произведениями между трехмерными векторами, соответствующими стимулам

ПЕРЦЕПТИВНЫЕ ПРОСТРАНСТВА ЦВЕТОВЫХ СТИМУЛОВ, НЕ ПОДРАВНЕННЫХ ПО ВОСПРИНИМАЕМОЙ ЯРКОСТИ

Раздел 9. Эксперименты на карпах

1. Дифференцировки стимулов, различающихся по цветовому тону и воспринимаемой яркости
2. Перцептивное пространство различающихся по цветовому тону и воспринимаемой яркости стимулов у карпов

Раздел 10. Эксперименты на обезьянах

1. Дифференцировки стимулов, различающихся по цветовому тону и воспринимаемой яркости
2. Перцептивное пространство стимулов, различающихся по цветовому тону и воспринимаемой яркости, у обезьян
3. Сравнительная характеристика перцептивных пространств цветовых стимулов разной яркости у карпов и обезьян
 - 3.1. Сферичность четырехмерного пространства цветов разной яркости
 - 3.2. Связь цветового тона с углом на хроматической плоскости четырехмерного цветового пространства
 - 3.3. Связь субъективной яркости (светлоты) с углом на ахроматической плоскости четырехмерного цветового пространства
 - 3.4. Кодирование насыщенности углом, образованным комбинированными хроматическими и ахроматическими осями четырехмерного цветового пространства
 - 3.5. Корреляция частоты инструментальных реакций со скалярными произведениями между четырехмерными векторами, соответствующими стимулам

ОБЩЕЕ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Частота условно-рефлекторных реакций как мера стимульных различий
2. Сферичность перцептивных пространств цвета и яркости
3. Сравнительный анализ перцептивных пространств яркости у животных и человека
4. Сравнительный анализ перцептивных пространств равноярких цветов у животных-трихроматов и человека
5. Сравнительный анализ перцептивных пространств стимулов, различающихся по цветовому тону и по яркости, у животных-трихроматов и человека

Литература

Введение: формулировка целей и задач исследования

Сравнительно-физиологические исследования высшей нервной деятельности показывают, что более развитая нервная система отличается и более сложной аналитико-синтетической деятельностью. Эволюция высшей нервной деятельности тесным образом связана с развитием сенсорных систем. Именно уровень развития сенсорных систем определяет сложность поведенческих механизмов, играющих решающую роль в адаптивной сигнальной деятельности при усложнении условий окружающей среды. Чем совершеннее сенсорные системы, тем более разнообразны и сложны механизмы поведения. Как показывают сравнительно-физиологические исследования сенсорных систем, в силу экологических особенностей в пределах одного класса животных могут быть не меньшие различия, чем между классами. Так, у большинства млекопитающих цветовое зрение или практически отсутствует, или представлено в зачаточном состоянии. И только у представителей отряда приматов цветовое зрение развито в полной мере. В то же время представители филогенетически далеких таксономических групп позвоночных (например, некоторые рыбы, рептилии, птицы и приматы) могут иметь сходные механизмы цветового зрения.

Традиционным научным направлением кафедры высшей нервной деятельности является сравнительное исследование сенсорных систем животных, в частности нейронных механизмов зрения у представителей разных видов. В работах, проводившихся под руководством Е. Н. Соколова в 1980–1990-е гг., исследовались нейронные механизмы цветового зрения у различных представителей позвоночных, обладающих трихроматическим цветовым зрением, — карповых рыб и обезьян.

Яркость и спектральный состав излучения являются первичными свойствами зрительных сигналов, на которых базируются остальные атрибуты зрительных объектов. Нейронная организация каналов цвета и яркости отличается относительной простотой, что делает популярным моделирование цветовых и яркостных каналов широким кругом специалистов (Глезер и др., 1975; Фомин и др., 1979; Соколов, Вайткявичус, 1989; Derefeltdt, 1991). Теоретические представления об общих механизмах цветового зрения были сформулированы Е. Н. Соколовым в 1980-х гг. в рамках так называемой сферической модели цветоразличения и первоначально были основаны на психофизических данных, полученных на человеке.

Перцептивные пространства цвета и яркости у человека

Методом многомерного шкалирования попарных балльных оценок цветовых различий показано, что у нормального трихромата стимулы, различающиеся по спектральному составу и яркости, представлены на поверхности гиперсферы в четырехмерном евклидовом перцептивном пространстве (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989). Одноцветные стимулы,

различающиеся только по яркости, формируют двумерное пространство яркости. При подравнении цветовых стимулов по субъективной яркости, четырехмерное пространство редуцируется до трехмерной сферы.

Субъективные различия между цветами можно получить не только их прямым сравнением, но и косвенно, используя метод называния цветов. В этом случае каждый предъявляемый испытуемому спектральный стимул относится им к определенной цветовой категории с некоторой вероятностью, которая обусловлена случайными ошибками в эксперименте.

Таким образом, каждый цвет характеризуется специфическим вектором частот, с которыми он относится к разным цветовым категориям. Представляя цвет таким вектором частот, вычисляют различия между стимулами как расстояния между концами соответствующих этим стимулам векторов частот. Обработывая полученную таким образом матрицу стимульных различий методом многомерного шкалирования, выделено пространство спектральных стимулов, совпадающее по своим свойствам с пространством, полученным на основе прямых оценок.

Возможность построения пространств яркости и цвета у животных-трихроматов

Совпадение цветовых пространств, полученных в результате прямых оценок спектральных различий и на основе категоризации спектральных стимулов, открывает возможность построения цветового пространства с использованием частоты условных инструментальных реакций при выработке цветовых дифференцировок у животных. В этом случае подкрепляемый спектральный стимул чередуется с несколькими ДС при последовательном предъявлении или подается с ними в паре при использовании методики выбора. В результате случайных ошибок (реакции на неподкрепляемые стимулы или отсутствие ответа на сигнальный) стимул, подкрепляемый в данной серии, характеризуется вектором частот реакций на все стимулы (УС и несколько ДС). Последовательно подкрепляя разные спектральные стимулы, составляют матрицу частот условных инструментальных реакций (матрицу смещения) и на ее основе вычисляют матрицу корреляций между векторами, представляющими стимулы. Обработывая корреляционную матрицу методом факторного анализа (Кулаичев, 2002), выделяют факторы, составляющие базис цветового пространства животных.

Возможность построения цветового пространства по результатам выработки дифференцировочных условных рефлексов вытекает из анализа нейронных механизмов кодирования сенсорной информации и, в частности, спектральных свойств стимулов (Соколов, 1995, 1996 а). Реализация условной реакции на цветовой стимул определяется возбуждением того командного нейрона, который запускает специфическое движение. В свою очередь, командный нейрон получает через пластичные синапсы сигнала

лы от нейронов-детекторов. Под влиянием пищевого подкрепления, которое активирует систему «награждения», пластичные синапсы детекторов на командном нейроне возрастают пропорционально силе их активации. В результате в ходе обучения пластичные синапсы приобретают «веса», пропорциональные возбуждениям детекторов при действии условного раздражителя. Таким образом, командный нейрон становится избирательно настроенным на данный условный раздражитель. При этом вероятность генерации условной реакции определяется порогом активации командного нейрона. Дифференцировочные стимулы, активируя другие детекторы, не получают подкрепления, поэтому их пластичные синапсы слабеют. Чем дальше дифференцировочный раздражитель отстоит от условного, тем ниже вероятность того, что он вызовет условную реакцию. Таким образом, вероятности условных реакций содержат информацию о степени возбуждения тех детекторов, которые участвуют в восприятии дифференцировочных стимулов. И эта информация может быть извлечена путем анализа поведенческих данных.

Вырабатывая инструментальные дифференцировки на стимулы, различающиеся по спектральному составу и яркости, с использованием методов многомерного анализа определена структура пространств яркости и спектральных стимулов у карпов (*Carpio Cyprinus L.*) и обезьян (*Macaque rhesus*) — животных, обладающих трихроматическим зрением.

МЕТОДИКИ ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТОВ, АНАЛИЗА И ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ДАННЫХ

Исследования различения яркости и цвета стимулов проводились на двух видах животных, обладающих хорошо развитым трихроматическим зрением, — карпах (*Carpio Cyprinus L.*) и обезьянах (*Macaca rhesus*).

Раздел 1. Эксперименты на карпах

(Леонова и др., 1994; Евтихин и др., 1995; Латанов и др., 1997;
Латанов, 2010, а, б; Latanov et al., 1999)

1. Объект исследования

В экспериментах использовали шесть карпов весом 250–300 г в возрасте 1,5–3 года. Рыбы содержались в 100-литровых аквариумах по одной-две особи при температуре воды 18–21°C с суточным режимом освещения. В период экспериментов карпов кормили только во время опытов.

2. Экспериментальная установка

Опыты проводились в аквариуме размером 70 × 35 × 40 см, обклеенном со всех сторон черной бумагой для устранения внешних зрительных

раздражителей во время эксперимента. Аквариум состоял из двух отсеков: стартового и экспериментального, разделенных пластиковой перегородкой с поднимающейся дверцей. На передней стенке аквариума (экспериментальный отсек) было оставлено свободное от бумаги окно для подачи двух стимулов. С внутренней стороны аквариума на леске подвешивались две бусины, соответствующие двум пространственно разнесенным стимулам. Расстояние от перегородки до передней стенки экспериментального отсека равнялось 29 см, что соответствует зоне четкого видения для данного вида рыб (Протасов и др., 1966).

2.1. Стимулы

Для предъявления стимулов во всех экспериментах на карпах использовался стандартный цветной графический монитор. Энергетические спектры пушек монитора, генерирующих «первичные» красный, зеленый и синий цвета, представлены на рис. 1.

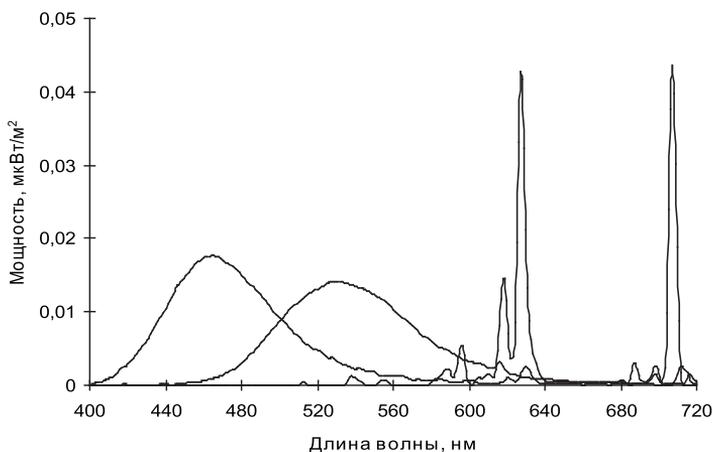


Рис. 1. Энергетические спектры «первичных» (слева направо: синего, зеленого и красного) цветов монитора максимальной интенсивности

Спектр красного включает два пика с максимумами около 630 и 700 нм. Спектры аппроксимированы с шагом 1 нм.

При смешении «первичных» цветов их спектры смешивались аддитивно. Для предъявления стимулов на мониторе использовалась оригинальная программа, которая позволяла задавать интенсивность излучения каждого «первичного» цвета (электронной пушки) в диапазоне 64 градаций. Энергетические спектры стимулов измерялись на спектрофотометре (монохроматор МДР-2, детектор ФЭУ-83). Калибровка спектрофотометра производилась по стандартному источнику СИРШ-6-40 с цветовой температурой нити накала 2840 К. Все спектры корректировались в соответствии со спектральной чувствительностью детектора и монохроматора, а также с учетом

спектров поглощения слоя воды и стекла аквариума. Энергию стимулов измеряли радиационным термоэлементом РТН-20С, подключенным к микровольтметру Ф-139. Измеряя суммарную (по двум или трем электронным пушкам) энергию цветовых смесей, было показано, что энергии электронных пушек суммируются аддитивно.

Для спецификации цветовых стимулов строили диаграмму цветности (цветовой треугольник) (рис. 3, 4), основанную на спектрах поглощения трех колбочковых пигментов семейства карповых (рис. 2).

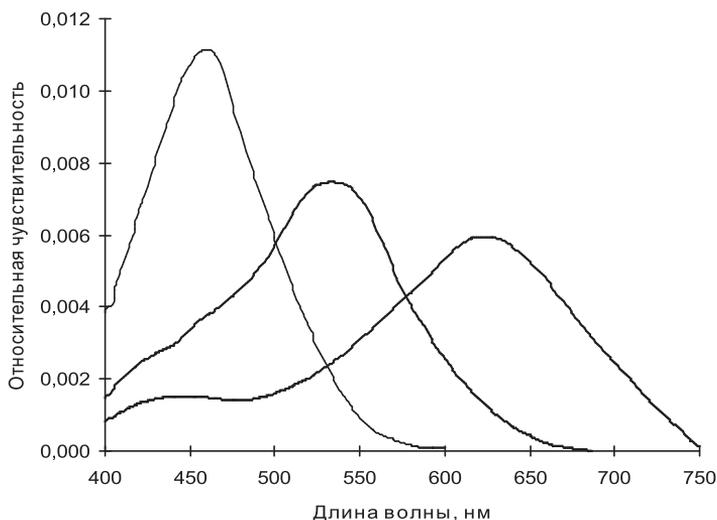


Рис. 2. Пронормированные по количеству квантов (по площади спектра) спектры поглощения колбочек семейства карповых с пиками максимальной чувствительности около 460, 535 и 625 нм

Относительная чувствительность приведена в долях от площади каждого спектра. Спектры взяты из работы Ф. Хароси (Harosi, 1976), скорректированы в соответствии с относительным поглощением глазных сред (Burkhardt, 1966) и аппроксимированы с шагом 1 нм.

Числами около точек, соответствующих стимулам, отмечены доминирующие длины волн (нм). Треугольник с вершинами, соответствующими «первичным» цветам (стимулы 483, 538 и 624 нм), ограничивает область возможных на данном мониторе цветов для карпа.

Цветовой треугольник для карповых строили так же, как и диаграмму цветности МКО-31 (Джадд, Вышецки, 1978), с той лишь разницей, что вместо функций смещения цветов для системы Стандартного Наблюдателя МКО-31 использовали спектры поглощения колбочковых пигментов карпа

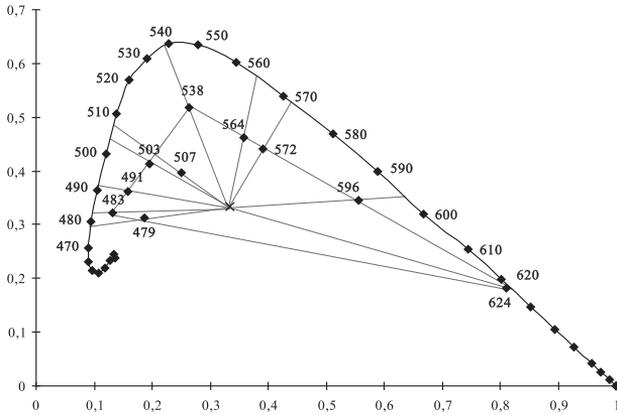


Рис. 3. Расположение на цветовом треугольнике карпа цветовых стимулов, не подравненных по световой эффективности

(Narosi, 1976), пронормированные по числу квантов:

$$x_i = \frac{r_i}{r_i + g_i + b_i}, \quad y_i = \frac{g_i}{r_i + g_i + b_i},$$

где x_i и y_i — координаты i -й длины волны на диаграмме цветности, r_i , g_i и b_i — относительное поглощение фотонов i -й длины волны для трех фоторецепторов в диапазоне $i = 400\text{--}750$ нм.

Используя спектральные характеристики стимулов, вычисляли их координаты на цветовом треугольнике:

$$x = \frac{X}{X + Y + Z}, \quad y = \frac{Y}{X + Y + Z},$$

где

$$X = \int_{400}^{750} r(\lambda)E(\lambda) d\lambda, \quad Y = \int_{400}^{750} g(\lambda)E(\lambda) d\lambda, \quad Z = \int_{400}^{750} b(\lambda)E(\lambda) d\lambda,$$

$r(\lambda)$, $g(\lambda)$ и $b(\lambda)$ — спектры поглощения колбочек, $E(\lambda)$ — энергетический спектр стимула.

Точка в центре диаграмм цветности соответствует «белому» (для карпа) стимулу, вызывающему равную активацию трех колбочковых механизмов. По диаграмме цветности определяли такие цветовые характеристики стимулов, как доминирующая длина волны и спектральная чистота. Доминирующую длину волны цветового стимула определяли путем продолжения линии, соединяющей точку «белого» стимула (с координатами $x = 0,333$ и $y = 0,333$) и точку, соответствующую данному стимулу, до линии, ограничивающей цветовой треугольник карпа, то есть область «видимых» сетчаткой карпа цветов. Спектральная чистота цветового стимула отражает

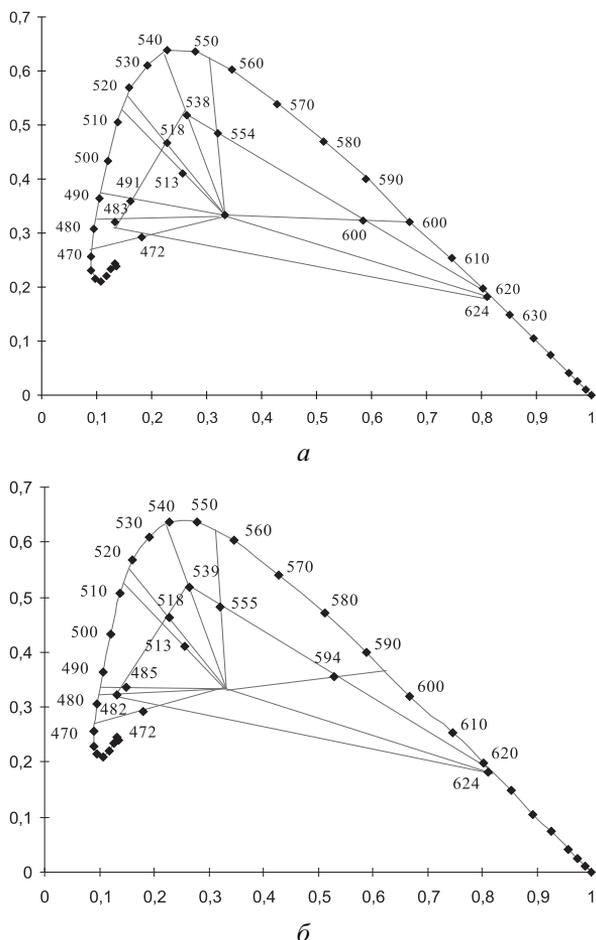


Рис. 4. Расположение на цветовом треугольнике карпа стимулов, подравненных по световой эффективности
a — стимулы, используемые в дифференцировках на карпе № 5; *б* — то же для карпа № 6. Остальные обозначения — как на рис. 3

степень его отличия от белого. По диаграмме цветности эта характеристика определяется как отношение длины отрезка от точки, соответствующей «белому», до точки, соответствующей цветовому стимулу, к длине отрезка от «белой» точки, проведенного через точку цветового стимула, до линии, ограничивающей цветовой треугольник. Максимальной спектральной чистотой на всех диаграммах цветности (рис. 3, 4, 5, 7) характеризуется красный стимул, что связано с узким спектром «красной» пушки монитора (рис. 1), а минимальной спектральной чистотой — широкополосный стимул, образованный смешением трех пушек монитора.

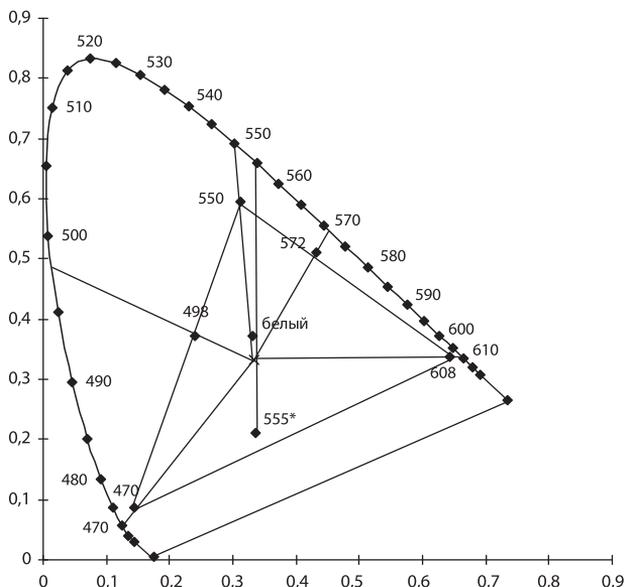


Рис. 5. Расположение на диаграмме цветности МКО-31 цветowych стимулов, не подравненных по воспринимаемой яркости

Треугольник с вершинами, соответствующими «первичным» цветам (стимулы 470, 550 и 608 нм), ограничивает область возможных на данном мониторе цветов. Звездочкой отмечена доминирующая волна цвета, дополнительного к пурпурному. Остальные обозначения — как на рис. 3.

При выработке дифференцировок стимулы размером 40×40 мм предъявлялись парами на темном фоне экрана на расстоянии (между центрами) 140 мм. В экспериментах по определению спектральной эффективности предъявлялся один стимул, положение которого (справа или слева) менялось в псевдослучайном порядке. Все опыты проводились в условиях фотопической адаптации при фоновой освещенности вольфрамовыми лампами накаливания около 50 лк над поверхностью воды.

2.1.1. Стимулы в экспериментах по дифференцировкам цветowych стимулов, не подравненных по субъективной яркости

В данной части исследования использовались 10 цветowych стимулов разной яркости. Расположение данных стимулов на цветовом треугольнике карпа приведено на рис. 3; их координаты цветности и энергетические характеристики представлены в табл. 1.

Для обозначения цветowych стимулов использовали доминирующую длину волны в его спектре (рис. 3), которая связана с такой субъективной характеристикой цвета, как его тон. Например, широкополосный стимул,

Таблица 1

Характеристики цветовых стимулов, не подравненных по световой эффективности и используемых в экспериментах по дифференцировкам у карпов

Вычисление координат цветности описано в разделе 1 (2.1). Доминирующая длина волны и спектральная чистота стимулов определялись по цветовому треугольнику карпов (рис. 3)

Доминирующая λ , нм	Координаты X	Цветности Y	Мощность, Вт/м ²	Спектральная чистота	Относительная эффективность
479	0,188	0,312	0,127	0,60	0,51
483	0,133	0,322	0,231	0,85	0,97
491	0,158	0,362	0,133	0,76	0,33
503	0,195	0,414	0,116	0,71	0,24
507	0,250	0,396	0,197	0,43	0,39
538	0,265	0,518	0,146	0,61	0,18
564	0,357	0,461	0,133	0,55	0,24
572	0,392	0,442	0,222	0,57	0,51
596	0,555	0,344	0,178	0,69	1,00
624	0,811	0,181	0,178	0,97	0,34

составленный из смеси трех первичных цветов монитора и вызывающий ощущение белого у человека, для карпа характеризуется доминирующей длиной волны 507 нм.

Поскольку зрительная система всех позвоночных обладает неодинаковой спектральной чувствительностью в разных участках видимого спектра, необходимо было оценить используемые стимулы по их эффективности (по субъективной яркости). При использовании монохроматических излучений такую оценку можно произвести на основе полученных поведенческими методами литературных данных о спектральной чувствительности костистых рыб (Yager, 1967; Neumeier, 1984). Однако при использовании широкополосных стимулов необходимо непосредственно оценить световую эффективность таких стимулов. Результаты по определению световой эффективности описаны ниже. Пронормированная по максимуму относительная эффективность, приведенная в табл. 1, рассчитывалась как произведение эффективности стимула, полученной на основе данных по подравнению по субъективной яркости, и физической яркости данного стимула. В соответствии с такой оценкой яркостной составляющей цветовых стимулов их эффективность связана с воспринимаемой (субъективной) яркостью.

2.1.2. Стимулы в экспериментах по дифференцировкам стимулов разной яркости

В экспериментах по дифференцировкам стимулов различной яркости использовали 10 широкополосных (507 нм, табл. 1) стимулов различной яркости (табл. 2).

Таблица 2

Удельная мощность стимулов, используемых в экспериментах по дифференцировкам по яркости на карпах

Значения мощности рассчитаны с учетом коэффициента поглощения слоя воды и стекла экспериментального отсека аквариума

Номер стимула	Мощность, мВт/м²
1	146,1
2	138,5
3	124,2
4	92,1
5	63,5
6	41,6
7	29,3
8	18,4
9	12,3
10	5,6

2.1.3. Стимулы в экспериментах по подравниванию цветовых стимулов по световой эффективности

В экспериментах по подравниванию цветовых стимулов по световой эффективности на двух карпах (№ 5 и 6) использовались 9 цветовых стимулов (табл. 3).

При изменении яркости каждой цветовой смеси интенсивность излучения первичных цветов монитора подбиралась такой, чтобы соотношение спектральных составляющих оставалось постоянным, то есть спектр результирующей смеси не изменял своей формы, что обеспечивало постоянство цветового тона при изменении интенсивности стимулов. В экспериментах использовались наборы стимулов с постоянной доминирующей длиной волны, но разной интенсивности, из которых определяли те значения интенсивности каждого цветового стимула, которые вызывали 75% условных реакций.

Таблица 3

Характеристики стимулов, подравненных по световой эффективности и используемых в экспериментах по цветовым дифференцировкам у карпов

Вычисление координат цветности описано в разделе 1 (2.1). Доминирующая длина волны и спектральная чистота стимулов определялись по цветовому треугольнику карпов (рис. 4)

	Доминирующая λ , нм	Координаты X	Цветности Y	Мощность, мВт/м ²	Спектральная чистота
Карп № 5	472	0,182	0,293	1,520	0,63
	482	0,133	0,322	1,160	0,87
	491	0,162	0,359	2,398	0,73
	513	0,257	0,410	1,167	0,40
	518	0,229	0,465	3,675	0,58
	538	0,265	0,518	3,739	0,60
	554	0,320	0,484	2,780	0,51
	600	0,586	0,322	0,990	0,75
	624	0,811	0,181	1,219	0,97
Карп № 6	472	0,182	0,293	1,117	0,62
	482	0,133	0,322	0,650	0,86
	485	0,151	0,338	0,660	0,81
	513	0,257	0,410	1,167	0,41
	518	0,228	0,464	0,670	0,59
	539	0,265	0,518	2,520	0,63
	555	0,321	0,483	3,470	0,40
	594	0,531	0,355	0,357	0,67
		624	0,811	0,181	0,699

2.1.4 Стимулы в экспериментах по дифференцировкам цветовых стимулов, подравненных по световой эффективности

В данной части работы использовались 9 цветовых стимулов, подравненных по световой эффективности. Расположение этих стимулов на цветовом треугольнике карпа приведено на рис. 4; их координаты цветности и энергетические характеристики представлены в табл. 3.

3. Обучение

В экспериментах использовали традиционную пищедобывательную методику, разработанную Н. В. Праздниковой (1953). Перед выработкой зрительных дифференцировок карпов предварительно обучали выполнять двигательную реакцию — «хватание» бусины.

3.1. Дифференцировки

Карпов обучали задаче двухальтернативного выбора той из двух бусин, которая пространственно соответствовала стимулу определенной интенсивности или определенного спектрального состава, используемому как условный стимул (УС). Инструментальные реакции, когда карпы «выбирали» бусину, которая пространственно соответствовала дифференцировочному стимулу (ДС), не подкрепляли. В одном опыте использовали до девяти различных ДС. Стимулы предъявляли одновременно парами — УС и один из ДС. Положение УС в паре (слева или справа) и последовательность ДС изменяли в псевдослучайном порядке с использованием специальной программы.

Во время опыта экспериментатор включал стимулы только после того, как карпы занимали «стартовую» позицию у дверцы, соединяющей два отсека аквариума. Карпы получали подкрепление (мотыль), если после включения пары стимулов они схватывали бусину, расположенную над местом, куда проецировался УС. Вслед за осуществлением реакции (на УС или ДС) стимулы выключали. Если в течение 10 с карпы не осуществляли выбор, то стимулы также выключали. Следующую пару стимулов включали лишь после того, как карпы возвращались в стартовый отсек. В течение одного опыта предъявляли до 200–250 пар стимулов. Опыты проводили до достижения стадии градиента генерализации, когда частоты «ошибочных» реакций на ДС монотонно зависели от степени его отличия от УС. Как правило, на этой стадии обучения частоты «ошибочных» реакций на ДС незначительно варьировали от опыта к опыту. Включение стимулов, регистрация реакций на стимулы и межсигнальных реакций осуществлялось экспериментатором нажатием соответствующих клавиш специального пульта, подключенного к компьютеру. Время реакции (от начала экспозиции стимулов до момента осуществления выбора) также фиксировалось экспериментатором нажатием соответствующих клавиш пульта и регистрировалось программой с точностью 10 мс. Регистрировали также и «отказы», когда карпы в течение 10 с не осуществляли выбора при входе из стартового в экспериментальный отсек или когда после предъявления стимулов они оставались в стартовом отсеке. Подачу подкрепления осуществлял экспериментатор.

3.2. Подравнивание цветовых стимулов по световой эффективности

Для каждого из 9 стимулов (рис. 4, табл. 3) определяли интенсивность, вызывающую 75-процентный уровень частоты реакции. Сначала у карпов вырабатывали пищедобывательный рефлекс на стимул надпороговой интенсивности. При этом стимул предъявляли в случайном порядке слева или справа. Подкрепляли только те реакции, когда карпы «схватывали» ту бусину, под которой появлялся стимул. Обучение продолжалось до достижения 90–95-процентной частоты правильного ответа и снижения уровня межсигнальных реакций.

Затем животному по той же схеме предъявляли набор стимулов одного цветового тона, но разной яркости (предварительные опыты). Таким образом, определялся ряд яркостей стимула, для которых частоты правильных ответов составляли 50–85%. Последовательность подачи стимулов различных яркостей в предварительном опыте изменяли в псевдослучайном порядке. На завершающей стадии эксперимента одноцветные стимулы разной яркости из полученного в предварительных опытах ряда подавались блоками по 25 стимулов. Эти блоки предъявляли в порядке уменьшения интенсивности. По результатам последнего этапа строили график зависимости частоты ответов от энергии стимулов. По этому графику определяли значение интенсивности данного цвета, соответствующее 75-процентной частоте правильного ответа. Подравненные таким образом по световой эффективности цветовые стимулы использовали в опытах по дифференцировкам.

4. Построение стимульного (перцептивного) пространства

Для статистической обработки данных использовали пакет статистических программ STADIA (Кулаичев, 2002). По результатам дифференцировок для каждой серии по кривым обучения анализировали динамику частоты ответов на ДС (кривые обучения), а также динамику межсигнальных реакций и «отказов». По кривым обучения определяли те опыты на стадии градиента генерализации, в которых частоты «ошибочных» реакций на каждый ДС монотонно зависели от степени его отличия от УС. При этом частоты реакций на каждый ДС, как правило, незначительно варьировали от опыта к опыту. Для выявления однородных (по соотношению частот на ДС) опытов применяли метод кластерного анализа.

Для выявления перцептивных пространств из частот инструментальных ответов на стадии градиента генерализации составляли матрицы смешения. В этих матрицах каждый стимул был представлен вектором (столбцом), составленным из частот инструментальных реакций на этот стимул в каждой серии дифференцировок с определенным УС. Каждой серии соответствовали строки матриц смешения. На основе матриц смешения вычисляли матрицы попарных линейных корреляций между векторами, представляющими стимулы. Матрицы корреляций обрабатывали методом факторного анализа (Иберла, 1980) для выявления базисных осей пространства этих векторов.

Раздел 2. Эксперименты на обезьянах

(Латанов и др., 1991; Евтихин и др., 1997; Латанов и др., 1997; Латанов, 2010а, б; Latanov et al., 1999)

1. Объект исследования

Эксперименты проводили на самцах-резусах. В серии по дифференцировкам цветовых стимулов, не подравненных по воспринимаемой яркости,

использовали трех обезьян — Ю. (9 лет), Ф. (8 лет) и К. (5 лет). В сериях по дифференцировкам стимулов по яркости, а также по дифференцировкам цветовых стимулов, подравненных по воспринимаемой яркости, использовали двух обезьян — В. (8 лет) и К. (10 лет). Особь К. участвовала ранее в первой серии.

Животных содержали в условиях вивария в индивидуальных клетках. Содержание и уход за животными осуществлялись в соответствии с утвержденными нормами (Лапин и др., 1987). Для поддержания уровня пищевой (питьевой) мотивации за сутки перед опытами кормление не производили.

2. Экспериментальная установка и стимуляция

2.1. Экспериментальная камера и условия эксперимента

Эксперименты проводили в камере размером $2 \times 1,5 \times 1,5$ м с фоновой освещенностью около 50 лк, соответствующей условиям фотопической адаптации для обезьян. Животные находились в нефиксированном состоянии в приматологическом кресле с закрепленными перед каждой передней лапой рычагами, положение которых во время опытов по дифференцировкам «оцифровывали» программой (с использованием аналого-цифрового преобразователя) и записывали на диск компьютера. В экспериментах по дифференцировкам стимулов, не подравненных по воспринимаемой яркости, для регистрации инструментальных реакций использовали педаль, соединенную с кнопкой. Графический монитор, на котором предъявляли стимулы, располагали на расстоянии 60 см от глаз обезьян. Около рта животных во время эксперимента укрепляли трубку, соединенную шлангом с перистальтическим насосом, управляемым компьютерной программой. Положительные реакции обезьян автоматически подкрепляли молоком или соком в объеме 0,1 мл.

2.2. Стимулы

В экспериментах по дифференцировкам стимулов по яркости, а также по дифференцировкам цветовых стимулов, подравненных по воспринимаемой яркости, для генерации стимулов использовали стандартный цветной графический монитор. Интенсивность «первичных» цветов монитора (красного, зеленого и синего) изменяли в диапазоне 64 градаций яркости. Квадратные стимулы размером 4 угл. град. предъявляли парами на темном фоне экрана; расстояние между их центрами составляло 140 мм. Спектральный состав и яркость, а также положение стимулов (справа или слева) задавали специальной программой.

В экспериментах по дифференцировкам цветовых стимулов, не подравненных по воспринимаемой яркости, стимулы (квадраты размером 1° угл.) предъявляли по одному в центре экрана цветного телевизора *Trinitron* (*Sony*), управляемого компьютером по видеовходу в режиме EGA (*enhanced graphic adapter*) с набором 16 цветов.

2.2.1. *Стимулы в экспериментах по дифференцировкам цветовых стимулов, не подравненных по субъективной яркости*

В данной серии использовали семь цветовых стимулов разной яркости. Измерение спектральных характеристик и яркости стимулов описано выше в разделе 1 (п. 2.1). Расположение данных стимулов на диаграмме цветности МКО-31 приведено на рис. 5; их цветовые и энергетические характеристики представлены в табл. 4.

Таблица 4

Характеристики цветовых стимулов, не подравненных по воспринимаемой яркости и используемых в экспериментах по дифференцировкам у обезьян

Вычисление координат цветности описано в разделе 1 (2.1). Доминирующая длина волны и спектральная чистота стимулов определялись по диаграмме цветности МКО-31 (рис. 5)

Стимулы	Координаты X	Цветности Y	Доминирующая λ , нм	Мощность, Вт/м ²	Спектральная чистота
красный	0,644	0,337	608	0,031	0,95
зеленый	0,312	0,594	550	0,044	0,75
желтый	0,432	0,511	572	0,036	0,85
синий	0,145	0,087	470	0,209	0,90
пурпурный	0,335	0,211	555*	0,076	0,48
голубой	0,241	0,372	498	0,093	0,29
белый	0,332	0,372	—	0,289	0,12

* — доминирующая длина волны цвета, дополнительного к пурпурному

2.2.2. *Стимулы в экспериментах по дифференцировкам стимулов различной яркости*

В экспериментах использовали 10 черно-белых стимулов яркостью от 1 до 37 кд/м² (табл. 5) с координатами цветности $x = 0,340$ и $y = 0,304$ в соответствии с Международной системой спецификации цветов МКО31. Координаты цветности и яркость стимулов измеряли телевизионным колориметром-яркомером ВКЯ-1 (точность измерения координат цветности — 0,001, яркости — 0,5; ошибка измерения яркости — 5%).

2.2.3. *Стимулы в экспериментах по подравниванию цветовых стимулов по воспринимаемой яркости*

Для подравнивания цветовых стимулов по воспринимаемой яркости использовали методику *минимального движения* (от англ. *minimum motion technique*), разработанную С. Анстисом и П. Каванахом (Anstis, Cavanagh, 1983). Данная методика базируется на существовании в зрительной системе отдельных каналов для анализа различных свойств зрительных объектов — формы, цвета, яркости и движения. Известно, что канал анализа движения

Таблица 5

**Яркость стимулов, используемых
в экспериментах по дифференцировкам
по яркости у обезьян**

Номер стимула	Яркость, кд/м ²
1	37
2	27
3	22
4	16
5	10
6	6
7	4
8	2
9	1,5
10	1

использует информацию об изменении воспринимаемого яркостного контраста в зрительном поле (Schiller et al., 1989). При этом показано, что этот канал нечувствителен к спектральной неоднородности зрительного поля (Merigan et al., 1991).

Допустим, нам необходимо подравнять по яркости два цвета, например красный и зеленый. Для этого использовали две цветные решетки, определенным образом сменяющие друг друга на экране монитора. Одну решетку (основную) составляли из красных и зеленых полос, а другую (смешанную) — из двух желтых (обязательно смеси цветов — красного и зеленого, составляющих основные решетки,) полос разной яркости. Все полосы в решетках имели одинаковую ширину. Если красно-зеленую решетку быстро сменяли решеткой, составленной из темных и ярких желтых полос, и при этом каждая смена решеток сопровождалась смещением полос на четверть цикла (на половину ширины полосы вправо), то таким образом создавали иллюзию движения решетки направо при условии, когда красная полоска субъективно ярче зеленой. Если воспринимаемые яркости красной и зеленой полосок приблизительно равны, то темная желтая полоска не сливалась (не ассоциировалась) ни с красной, ни с зеленой полоской, и поэтому иллюзии движения не возникало.

Для предъявления решеток была разработана оригинальная программа. Четыре решетки последовательно предъявляли в одном и том же месте экрана в моменты времени от T1 до T4 (рис. 6).

Решетки, предъявляемые в моменты времени T1 и T3, составлены из подравниваемых по субъективной яркости цветов, а решетки, предъявля-

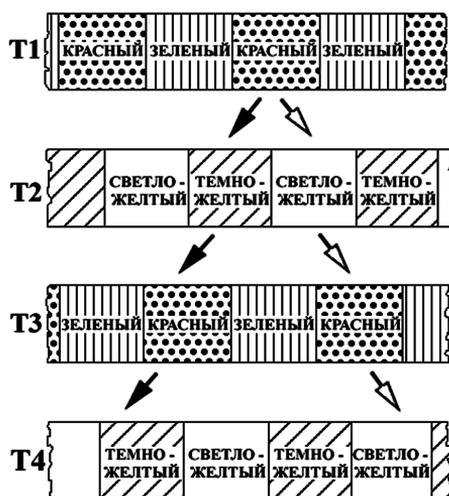


Рис. 6. Схема, иллюстрирующая последовательное предъявление четырех решеток, вызывающих иллюзию движения в экспериментах по подравниванию цветовых стимулов по воспринимаемой яркости у обезьян

емые в моменты времени T2 и T4 — из их аддитивных смесей с контрастом яркости 15%. Решетки, предъявляемые в моменты времени T1 и T3, T2 и T4, различаются фазовым сдвигом на 180° .

Каждая последующая решетка смещалась на четверть цикла (на половину ширины одной полоски) относительно предыдущей. Направление кажущегося движения, показанное стрелками, зависело от соотношения яркостей цветных полосок, составляющих решетки. В приведенном на рис. 6 примере основная решетка составлена из красных и зеленых полос, а смешанная — из темной и светлой желтых полос. Если красные полосы в основной решетке темнее, чем зеленые, возникает иллюзия, что более темные красные полосы в решетке, предъявляемой в момент времени T1 (или T3), смещаются влево к темным желтым полоскам в решетке, предъявляемой в момент времени T2 (или T4). Напротив, если красные полосы светлее зеленых, кажется, что они смещаются вправо к светлым желтым полоскам.

Четыре решетки последовательно предъявляли одну за другой в одном и том же месте цветного графического монитора компьютера. Две решетки составляли из цветов, которые необходимо было подравнивать, и отличались сдвигом полосок на половину цикла по фазе (рис. 6, решетки, предъявляемые в моменты времени T1 и T3). Две другие решетки, предъявляемые в моменты времени T2 и T4, составляли из двух аддитивных смесей, образованных в результате смешения подравниваемых цветов, одна полоска в которых была немного темнее, а другая — немного светлее, чем полусумма яркостей подравниваемых цветов. Эти решетки также отличались фазовым сдвигом полосок на половину цикла по фазе, а их яркостный контраст составлял 15%. Контраст яркости вычислялся по формуле:

$$C = \frac{L_1 - L_2}{L_1 + L_2},$$

где L_1 и L_2 — яркости соответственно яркой и темной полосы. Суммарная яркость смешанных решеток подбиралась равной суммарной яркости основных решеток с целью минимизации мельканий и поддержания уровня адаптации на постоянном уровне, чем достигались оптимальные условия для восприятия движения.

Частота каждого цикла, в котором предъявляли четыре решетки, составляла 8,75 Гц. Для контроля временной частоты предъявления решеток использовали режим графического дисплея с четырьмя страницами видеопамати. Графические изображения каждой из четырех решеток, предъявляемых в моменты времени T1-T4 (рис. 6), заранее записывали в страницы видеопамати. Последовательный вывод кадров, содержащих графическую информацию четырех страниц видеопамати, осуществляли в соответствии с вертикальной синхронизацией запуска развертки. Размер решеток составлял 22×3 угл. град., пространственная частота — 1 цикл/град. С применением данной методики осуществлено подравнивание по субъективной яркости девяти цветовых стимулов (табл. 6).

Таблица 6

Характеристики цветовых стимулов, подравненных по субъективной яркости и используемых в экспериментах по дифференцировке у обезьян

Доминирующую длину волны и спектральную чистоту стимулов определяли по диаграмме цветности МКО-31 (рис. 7)

Стимулы	Координаты цветности		Доминирующая λ , нм	Яркость, кд/м ²		Спектральная чистота
	X	Y		Обез. В.	Обез. К.	
синий	0,155	0,076	465	9	9	0,89
сине-зеленый	0,230	0,280	485	15	15	0,40
зеленый	0,310	0,557	549	16	17	0,64
желто-зеленый	0,392	0,492	567	14	15	0,66
желтый	0,418	0,482	572	21	18	0,71
оранжевый	0,516	0,402	589	14	14	0,75
красный	0,595	0,345	605	12	12	0,83
пурпурный	0,280	0,160	565*	10	10	0,61
белый	0,295	0,285	—	12	13	0,19

* — доминирующая длина волны цвета, дополнительного к пурпурному цвету.

2.2.4. Стимулы в экспериментах по дифференцировкам цветовых стимулов, подравненных по воспринимаемой яркости

В данной серии использовали девять подравненных по воспринимаемой яркости стимулов. Координаты цветности и яркость стимулов измеряли телевизионным колориметром — яркомером ВКЯ-1. Характеристики этих стимулов приведены в табл. 6, а спецификация — на рис. 7.

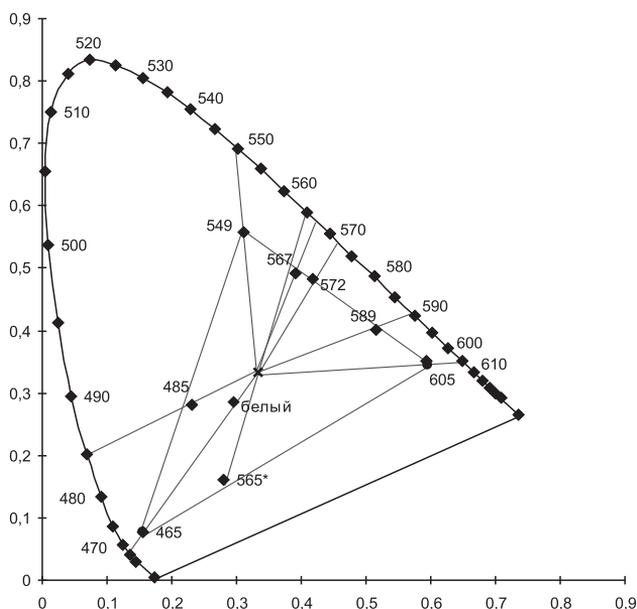


Рис. 7. Расположение равноярких цветовых стимулов на диаграмме цветности МКО-31

Треугольник с вершинами, соответствующими «первичным» цветам (стимулы 465, 549 и 605 нм), ограничивает область возможных на данном мониторе цветов. Остальные обозначения — как на рис. 5.

3. Обучение

3.1. Дифференцировки

Все эксперименты на обезьянах проводили в автоматическом режиме под контролем оригинальных компьютерных программ. В экспериментах по выработке дифференцировок УС и ДС предъявляли последовательно в случайном порядке. В ответ на предъявление УС животных обучали нажимать на педаль передней лапой. Для поддержания пищевой мотивации УС предъявляли чаще, чем каждый из шести ДС (33% против 11%). Условную реакцию считали правильной и подкрепляли, если животное в течение 4 с после предъявления сигнального стимула нажимало на педаль. Латентный период измеряли от момента предъявления стимула до замыкания контакта при нажатии на кнопку, связанную с педалью. Продолжительность

межстимульного интервала варьировали в случайном порядке в диапазоне 4,5–10,5 с. В течение одного опыта всего предъявляли от 150 до 450 стимулов. Поведенческие показатели животных (все нажатия на педаль, их продолжительность и латентные периоды с точностью 1 мс) регистрировали и записывали на диск компьютера при использовании оригинальной программы. По достижении стадии градиента генерализации, когда частоты реакций на ДС незначительно варьировали в течение нескольких опытов, начинали серию с другим УС.

В остальных экспериментах при выработке инструментальных дифференцировок использовали парадигму двухальтернативного выбора. Обучение животных проводили в два этапа. Предварительно обезьян обучали выполнять инструментальную реакцию — двигать любым из пары рычагов в направлении «на себя» передней лапой в ответ на предъявление пары черно-белых или цветных стимулов. Рычаги длиной 20 см (от оси фиксации) закрепляли на осях двух прецизионных резисторов. Полную угловую траекторию движения рычагов принимали за 100%. Вся траектория была разделена на «стартовый» диапазон (отклонение рычагов не более чем на 20% полной траектории от крайнего положения) и диапазон, превышающий 80% от полной траектории, достижение которого считалось реакцией.

Затем обезьян обучали «выбирать» один из рычагов, который пространственно соответствовал стимулу определенной яркости или цвета, используемого как условный. В то же время неподкрепляемые реакции на ДС вытормаживали. Обезьянам постепенно усложняли задачу, увеличивая количество ДС до девяти. Стимулы предъявляли одновременно парами — УС и какой-либо ДС. Если животное в течение 10 с после предъявления стимулов осуществляло выбор, выполняя движение одним из рычагов, подавали подкрепление. После осуществления обезьянами выбора стимулы отключали, и следующая пара стимулов подавалась лишь после того, как оба рычага животные возвращали в «стартовый» диапазон. Продолжительностью межстимульного интервала варьировали в случайном порядке в диапазоне 2–6 с.

В ходе эксперимента регистрировали инструментальные ответы (выбор УС или ДС), количество межсигнальных реакций (отклонения рычагов за пределы «стартового» диапазона в течение межстимульного интервала), а также латентные периоды ответов с точностью 10 мс. За латентный период принималось время двигательной реакции обезьяны от момента предъявления стимулов до момента достижения уровня реакции. Если в течение 10 с после предъявления стимулов животное не перемещало ни один из рычагов в диапазон, соответствующий реакции, стимулы выключали. В течение одного опыта предъявляли 270–360 пар стимулов. По достижении стадии градиента генерализации начинали следующую серию опытов с другим УС. Каждая серия с определенным УС включала 5–9 опытов.

3.2. Подравнивание цветовых стимулов по воспринимаемой яркости

Обучение обезьян подравниванию цветов по воспринимаемой яркости проводили в три этапа. Сначала обезьян обучали реагировать отклонением рычага на кажущееся движение решетки в любом направлении. Для этого использовались одинаковые черно-белые решетки, при экспозиции которых на экране создавалась отчетливая иллюзия движения влево или вправо. Иллюзия явного движения достигалась предъявлением в момент времени T2 и T4 точно таких же решеток, как и в моменты времени T1 и T3 (рис. 8).

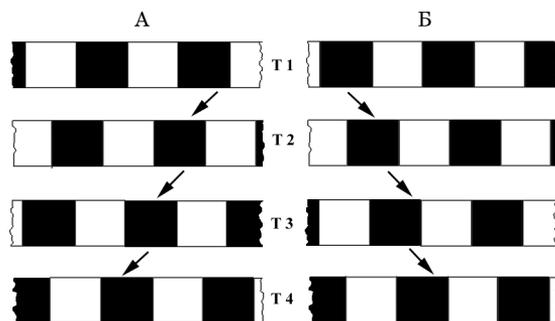


Рис. 8. Схема предъявления черно-белых решеток, вызывающих иллюзию движения у обезьян в направлениях налево (А) и направо (Б)

Направление движения такой решетки определялось тем, в какую сторону на четверть периода была сдвинута решетка в момент времени T2 и T4. На этой стадии обучения подкреплялось движение любым рычагом в ответ на движение решетки. Затем обезьян обучали реагировать на движение в определенном направлении (влево или вправо) нажатием пространственно соответствующего рычага (левого или правого). При этом также применяли черно-белые решетки с явным движением влево или вправо.

На третьем этапе с обезьянами, обученными реагировать на движение в определенном направлении, проводили эксперимент по подравниванию цветов по воспринимаемой яркости. В данном эксперименте животным в 75% случаев предъявлялись контрольные решетки. В этих решетках контраст яркости составляющих их пар подравниваемых цветов был высок, и поэтому у обезьян возникала отчетливая иллюзия движения в том или ином направлении. «Правильные» ответы животных на такие решетки подкреплялись, и их частота достигала 90–100%. В 25% случаев предъявлялись тестовые решетки, в которых яркость одного цвета фиксировали (фиксированный цвет), а яркостью второго варьировали (подравниваемый цвет). Никакие реакции животных при экспозиции тестовых решеток не подкрепляли. Обычно использовали до 10 значений яркости подравниваемого цвета. В случае отсутствия реакции на такие решетки в течение

10 с данную решетку предъявляли снова. Это делали с целью устранения «пропусков» реакций на тестовые решетки, при экспозиции которых движение воспринималось менее четким или не воспринималось животными совсем, поскольку в противном случае обезьяны просто «ждали» предъявления контрольных решеток с явным движением. Всего в течение одного опыта предъявляли 500–1000 решеток (контрольных и тестовых вместе). В тестовых решетках яркостью подравниваемого цвета варьировали в пределах до 10 различных значений. Таким образом, каждую тестовую решетку с определенной яркостью подравниваемого цвета предъявляли 10–30 раз.

4. Обработка данных

4.1. Определение субъективно равноярких стимулов

По результатам опытов для каждой пары подравниваемых цветов анализировали ответы обезьян на иллюзию движения решеток, составленных из этих цветов, в разных направлениях. В общих координатных осях строили два графика зависимости частоты реакций на кажущееся движение вправо и влево от яркости подравниваемого цвета. Проекция точки пересечения этих графиков на ось яркости соответствовала яркости подравниваемого цвета, которая субъективно наиболее близка к яркости фиксированного цвета. Обычно в точке пересечения графиков частоты реакций вправо и влево были близки к 50%, что свидетельствовало о случайном выборе рычага в условиях отсутствия (или неопределенности направления) иллюзии движения.

4.2. Построение стимульного (перцептивного) пространства

Процедура построения стимульных пространств описана в выше разделе 1 (п. 4). Возможность построения цветового пространства по результатам выработки дифференцировочных условных рефлексов вытекает из анализа нейронных механизмов кодирования цвета. Реализация условной реакции на цветовой стимул определяется возбуждением того командного нейрона, который запускает специфическое движение. В свою очередь, командный нейрон получает через пластичные синапсы сигналы от нейрон-детекторов. Под влиянием пищевого подкрепления, которое активирует систему «награждения», пластичные синапсы детекторов на командном нейроне возрастают пропорционально силе их активации. В результате в ходе обучения пластичные синапсы приобретают «веса», пропорциональные возбуждениям детекторов при действии условного раздражителя. Таким образом, командный нейрон становится избирательно настроенным на данный условный раздражитель. Возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП) в командном нейроне определяет генерацию потенциалов действия. При этом вероятность генерации условной реакции определяется порогом генерации потенциалов действия. Дифференцировочные стимулы, активируя другие детекторы, не получают подкрепления, поэтому их

пластичные синапсы ослабевают. Чем больше дифференцировочный раздражитель отличается от условного, тем ниже вероятность того, что он вызовет условную реакцию. Таким образом, вероятности условных реакций содержат информацию о степени возбуждения тех детекторов, которые участвуют в их восприятии. И эта информация может быть извлечена путем анализа поведенческих данных.

ПЕРЦЕПТИВНЫЕ ПРОСТРАНСТВА ЯРКОСТИ И ЦВЕТА

С целью построения перцептивного пространства яркости методом инструментальных дифференцировок исследовано различение стимулов по яркости у карпов и обезьян.

Раздел 3. Эксперименты на карпах

(Леонова и др., 1994; Евтихин и др., 1995; Латанов и др., 1997; Латанов, 2010 а, б; Latanov et al., 1999)

1. Дифференцировки ахроматических стимулов

(Евтихин и др., 1995; Латанов, 2010 а, б)

В данной части работы эксперименты проведены на двух других карпах (№ 3 и 4). С каждым карпом проведено по шесть серий по дифференцировкам стимулов, составленных из трех первичных цветов монитора десяти уровней яркости каждого (табл. 2). Первичные цвета смешивали в одинаковой пропорции, поэтому доминирующая длина волны таких стимулов составляла для карпов около 507 нм (человеком эти стимулы воспринимались как черно-белые). В каждой серии в качестве УС использовали один из десяти таких стимулов различной яркости: стимулы 1, 2, 4, 6, 8 и 10 для карпа № 3; стимулы 1, 3, 5, 7, 9 и 10 для карпа № 4 (табл. 2). В одном опыте предъявляли 20–30 пар каждого из девяти ДС с УС. Число опытов в каждой серии варьировало от пяти до семи в зависимости от скорости обучения животных.

По мере обучения усредненная частота условных реакций на УС, предъявляемый в парах с девятью ДС, возрастала. При этом частота реакций на все ДС уменьшалась. Обычно к четвертому опыту частоты ответов на ДС снижались до определенного уровня, незначительно варьируя в последующих опытах. Эта стадия обучения классифицировалась как стадия градиента генерализации, поскольку при этом частота реакций на ДС монотонно уменьшалась с увеличением различия между данными ДС и УС.

Градиент генерализации характеризуется устойчивым снижением вероятности условного ответа в зависимости от отличия каждого дифференцировочного стимула от условного. Градиент генерализации определяется

снижением эффективности сигналов, связывающих определенный тип детекторов с командным нейроном. Градиент генерализации характеризует устойчивое состояние синапсов, когда процесс обучения уже закончился. Стабилизация градиента генерализации совпадает с достижением плато (около 80% реакций) для условного стимула. Одновременно происходит исчезновение спонтанных реакций в межстимульном интервале, которые можно рассматривать как «крайние» дифференцировочные стимулы. Таким образом, градиент генерализации отражает рельеф пластичных синапсов и воспроизводит степень возбуждения детекторов.

Примеры типичных кривых обучения приведены на рис. 9, 10.

Для ДС, наиболее близких по яркости с УС, частота реакций в последних опытах серий достигала 30–50%, монотонно уменьшаясь по мере увеличения яркостных различий между ДС и УС (рис. 9, 10, *a*). На отдельных фрагментах приведены распределения частот реакций на УС и ДС в первом (рис. 9, 10, *б*) и последнем (рис. 9, 10, *в*) опытах каждой серии. При сравнении распределения частот реакций в первом и последнем опытах видно, что по мере обучения формируется градиент частот реакций, определяемый различиями между ДС и УС. Градиент генерализации отчетливо проявляется на распределениях частот в последних опытах каждой серии (рис. 9, 10, *в*), хотя иногда он формировался уже в первом опыте (рис. 10, *б*).

Относительное число межсигнальных реакций (к общему числу предъявлений) в первом опыте каждой последующей серии возрастало до нескольких процентов, а в последующих — постепенно уменьшалось, что коррелировало с динамикой вероятностей на ДС. Также в начале каждой новой серии возрастало (обычно до 2% от общего числа проб) число «отказов» — проб без реакций. К четвертому-пятому опыту в серии этот показатель снижался до нуля.

Таким образом, на стадии градиента генерализации частоты «ошибочных» реакций на различные ДС оказались пропорциональными яркостным различиям между ДС и УС. Из частот реакций на ДС составляли матрицы смешения, которые использовали для построения перцептивного пространства яркости у карпов.

2. Перцептивное пространство яркости у карпа

(Евтихин и др., 1995; Латанов, 2010 а, б)

Для построения пространства яркости для каждого карпа отдельно составляли матрицы смешения, столбцы которых соответствовали ДС, предъявляемым в паре с УС, а строки — опытам в серии с определенным УС (табл. 7, 8).

Матрицы смешения содержат частоты реакций на ДС в двух последних опытах каждой проведенной серии. В данных матрицах каждому стимулу соответствовал вектор-столбец. На основе этих матриц вычисляли матрицы

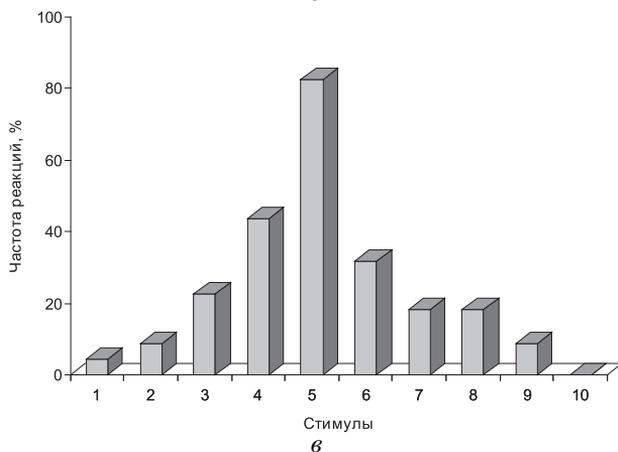
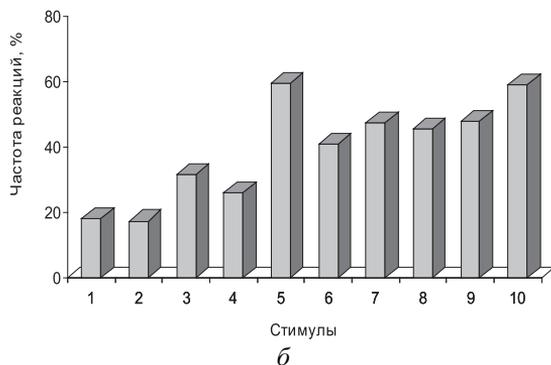
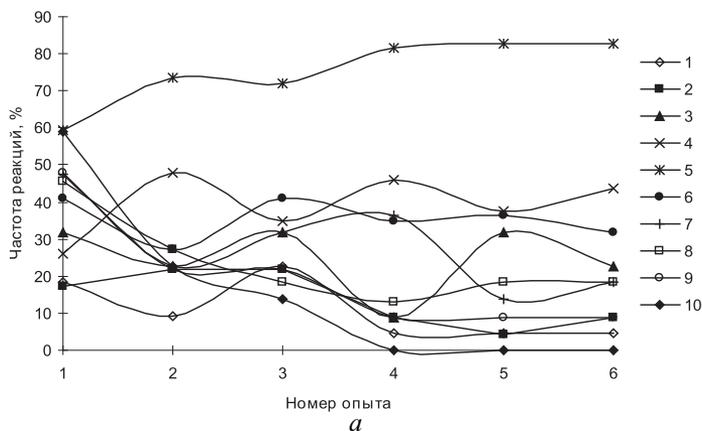
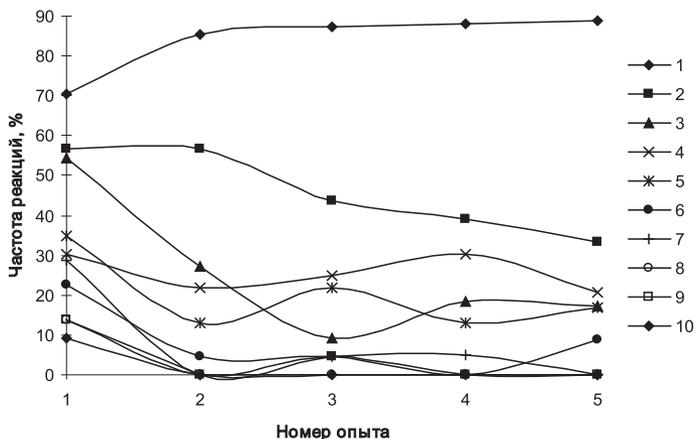
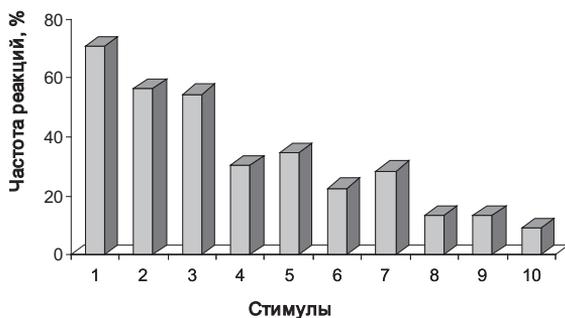


Рис. 9. Динамика частот инструментальных ответов карпа № 4 на стимулы разной яркости

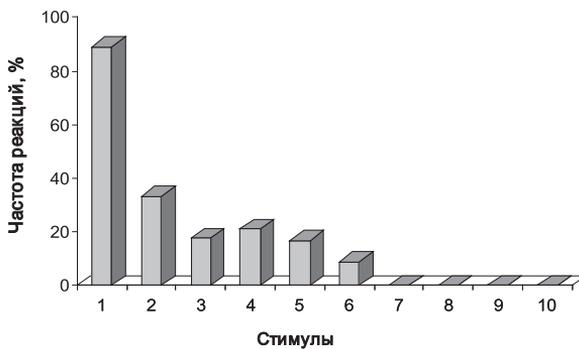
a — динамика частот инструментальных ответов карпа № 4 на стимулы разной яркости в серии с УС 5 ($63,5 \text{ мВт/м}^2$). Кривые для каждого ДС пронумерованы в соответствии с табл. 2; *б*, *в* — распределение частот инструментальных ответов в первом и в последнем опытах соответственно. Частоты на подкрепляемый стимул вычислены для сочетаний со всеми ДС



a



б



в

Рис. 10. Динамика частоты инструментальных ответов карпа № 3 на стимулы разной яркости

a — динамика частоты инструментальных ответов карпа № 3 на стимулы разной яркости в серии с УС 1 ($146,1 \text{ мВт/м}^2$). Кривые для каждого ДС пронумерованы в соответствии с табл. 2. *б, в* — распределение частот инструментальных ответов в первом и последнем опытах соответственно. Частоты на подкрепляемый стимул вычислены для сочетаний со всеми ДС

Таблица 7

Матрица смещения, составленная из частот (%) инструментальных реакций карпа № 3 на ДС разной яркости (столбцы) при их предъявлении в паре с УС в двух последних опытах соответствующих серий (строки)

Стимулы пронумерованы в соответствии с табл. 2

Условный стимул (УС)	Дифференцировочные стимулы (ДС)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	—	39,1	18,2	30,4	13,0	0,0	4,8	0,0	0,0	0,0
1	—	33,3	17,4	20,8	16,7	8,7	0,0	0,0	0,0	0,0
2	36,4	—	34,8	26,1	13,0	21,7	13,6	4,5	0,0	0,0
2	40,9	—	34,8	21,7	8,7	21,7	13,6	0,0	0,0	0,0
4	18,2	8,7	45,5	—	30,4	22,7	4,5	4,5	4,3	0,0
4	13,6	33,3	21,7	—	34,8	21,7	9,5	9,1	0,0	0,0
6	4,5	0,0	4,8	26,1	39,1	—	36,4	18,2	9,1	4,5
6	0,0	0,0	8,7	8,7	39,1	—	27,3	9,1	22,7	4,3
8	0,0	0,0	0,0	5,0	13,0	4,8	28,6	—	50,0	13,6
8	0,0	0,0	0,0	0,0	12,5	17,4	45,5	—	43,5	12,5
10	0,0	0,0	0,0	0,0	8,7	13,6	23,8	19,0	39,1	—
10	0,0	0,0	0,0	4,3	4,3	9,1	23,8	23,8	26,1	—

Примечание. В строках матрицы пропущены частоты реакций на УС, поскольку они принимают различные значения при сочетании УС с каждым из ДС в отдельности.

попарных корреляций между векторами, представляющими стимулы. Корреляции принимались как меры стимульного сходства. Корреляционные матрицы обрабатывали методом факторного анализа для выявления базисных осей пространства яркости.

Из матриц корреляций для каждого карпа выделено по два значимых фактора. Теоретически минимальная размерность действительного евклидова пространства определяется числом всех выделенных факторов, но вследствие случайных ошибок и незначительного влияния каких-либо неопределенных условий в экспериментах в решении появляются факторы, вклад которых в общую дисперсию пренебрежимо мал. Собственные значения значимых факторов для карпа № 3 составляли 5,73 и 2,36, которые обуславливали соответственно 57,3 и 23,6% дисперсии экспериментальных данных. Для карпа № 4 собственные значения факторов составляли 6,13 и 2,4, которые обуславливали соответственно 61,3 и 24,0% дисперсии экспериментальных данных. В полученных решениях эти факторы определяли 81–85% дисперсии экспериментальных данных, поэтому для построения

Таблица 8

Матрица смещения, составленная из частот (%) инструментальных реакций карпа № 4 на ДС разной яркости (столбцы) при их предъявлении в паре с УС в двух последних опытах соответствующих серий (строки)

Стимулы пронумерованы в соответствии с табл. 2

Условный стимул (УС)	Дифференцировочные стимулы (ДС)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	—	36,0	8,7	29,2	25,0	8,7	0,0	0,0	0,0	0,0
1	—	34,8	21,7	16,7	13,0	21,7	0,0	0,0	0,0	0,0
3	17,4	33,3	—	36,0	25,0	8,7	0,0	0,0	0,0	0,0
3	20,0	38,1	—	40,0	23,8	10,5	0,0	0,0	0,0	0,0
5	4,5	4,3	31,8	37,5	—	36,4	13,6	18,2	8,7	0,0
5	4,5	8,7	22,7	43,5	—	31,8	18,2	18,2	8,7	0,0
7	0,0	0,0	4,5	21,7	34,8	50,0	—	27,3	18,2	18,2
7	0,0	0,0	0,0	12,5	26,1	47,8	—	40,9	9,1	4,3
9	0,0	0,0	4,3	0,0	4,2	30,4	18,2	47,8	—	34,8
9	0,0	0,0	0,0	0,0	13,0	9,1	36,4	40,9	—	36,4
10	0,0	0,0	0,0	0,0	4,3	22,7	22,7	36,4	52,2	—
10	0,0	0,0	0,0	0,0	4,3	21,7	27,3	22,7	41,7	—

Примечание. В строках матрицы пропущены частоты реакций на УС, поскольку они принимают различные значения при сочетании УС с каждым из ДС в отдельности.

сенсорного пространства яркости мы ограничились только двумя первыми факторами.

Таким образом, перцептивные пространства яркости у карпов оказались двумерными. Координаты стимулов в полученных пространствах приведены в табл. 9. Оказалось, что стимулы располагались на плоскости двух факторов на полуокружности в соответствии с монотонным изменением их яркости — от самых ярких (стимулы 146,1 и 138,5) на положительном полюсе оси x_1 до самых темных (стимулы 12,3 и 5,6 мВт/м²) на отрицательном полюсе оси x_1 (рис. 11).

На графике приведены проекции для обоих карпов. Числами обозначена яркость стимулов (мВт/м²).

Стимулы промежуточных значений яркости (41,6 и 63,5 мВт/м²) на данной проекции оказались вблизи положительного полюса оси x_2 с минимальными значениями координат по оси x_1 . Такое расположение стимулов в соответствии с монотонным изменением их яркости позволяет рассматривать оси x_1 и x_2 как соответствующие биполярному световому и моно-

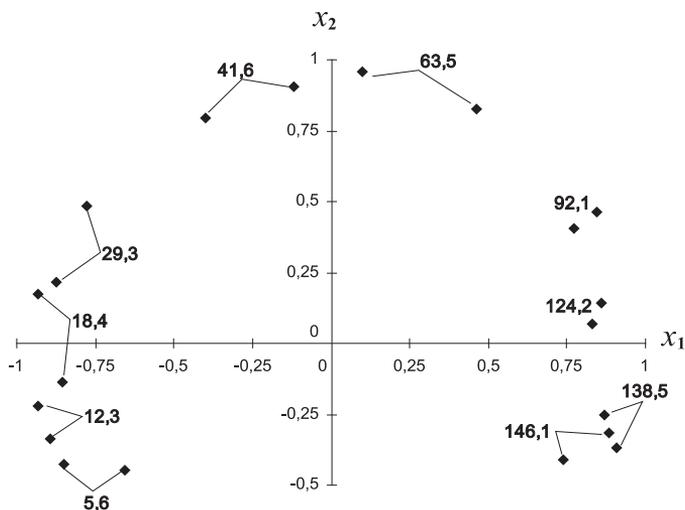


Рис. 11. Проекция стимульных точек на плоскость, образованную биполярной световой (x_1) и униполярной темновой (x_2) осями перцептивного пространства яркости у карпов

полярному темновому ахроматическим каналам. В соответствии с такой интерпретацией горизонтальный угол, характеризующий положение стимульных точек на данной плоскости, отражает субъективную яркость.

Длины радиусов-векторов, соответствующих стимулам разной яркости, варьировали незначительно, о чём свидетельствуют малые значения коэффициентов вариации (табл. 9).

Малые вариации длин радиусов-векторов свидетельствуют о достаточности двумерной размерности для описания экспериментальных данных и о сферическом расположении (на дуге окружности) стимулов в двумерном пространстве яркости у карпов.

Раздел 4. Эксперименты на обезьянах

(Латанов и др., 1991; Евтихин и др., 1997; Латанов и др., 1997; Латанов, 2010 а, б; Latanov et al., 1999)

1. Дифференцировки ахроматических стимулов

(Евтихин и др., 1997; Латанов, 2010 а, б)

В данной части работы на двух обезьянах (В. и К.) проведено по десять серий опытов с дифференцировкой черно-белых стимулов. В каждой серии в качестве УС использовали один из десяти стимулов различной яркости (табл. 5). Количество опытов в различных сериях варьировало от пяти до девяти в зависимости от скорости выработки дифференцировок.

Координаты стимулов и длины их радиусов-векторов в двумерном перцептивном пространстве яркости у карпов

Стимулы пронумерованы в соответствии с табл. 2

Стимулы	Карп № 3			Карп № 4		
	x_1	x_2	Радиус-вектор	x_1	x_2	Радиус-вектор
1	0,883	-0,316	0,938	0,740	-0,412	0,847
2	0,871	-0,252	0,907	0,907	-0,366	0,978
3	0,860	0,142	0,872	0,829	0,068	0,832
4	0,773	0,405	0,873	0,843	0,464	0,962
5	0,100	0,959	0,964	0,462	0,827	0,947
6	-0,117	0,903	0,911	-0,398	0,794	0,888
7	-0,875	0,214	0,901	-0,776	0,486	0,916
8	-0,857	-0,136	0,868	-0,932	0,173	0,948
9	-0,930	-0,219	0,955	-0,892	-0,337	0,954
10	-0,654	-0,448	0,793	-0,850	-0,427	0,951
Коэффициент вариации			0,056			0,055

По мере обучения частоты реакций на ДС, предъявляемые в парах с УС, постепенно уменьшались. Обычно после четвертого-пятого опытов частоты ответов на ДС снижались до определенного уровня, незначительно варьируя в последующих опытах. Эта стадия обучения классифицировалась как стадия градиента генерализации, поскольку при этом частота реакций на ДС монотонно уменьшалась с увеличением различия между данными ДС и УС (рис. 12, 13, в).

В первых опытах каждой серии частоты ответов на все стимулы возрастали (рис. 12, 13, а, б). Увеличение частоты инструментальных реакций на различные ДС означает, что эффективность пластичных синапсов возрастает в широком диапазоне при отмене подкрепления прежнего УС. Такую широкую потенциацию пластичных синапсов можно объяснить активацией ориентировочного рефлекса, который проявляется в генерализованной потенциации синапсов. По мере повторения нового УС ориентировочный рефлекс угасает, и его положительное влияние на эффективность синапсов исчезает (Виноградова, 1976). Вместе с тем положительное пищевое подкрепление нового УС ведет к избирательной потенциации тех синапсов, которые с ним связаны. Одновременно формируется новый градиент генерализации, который определяется отличием ДС от нового УС.

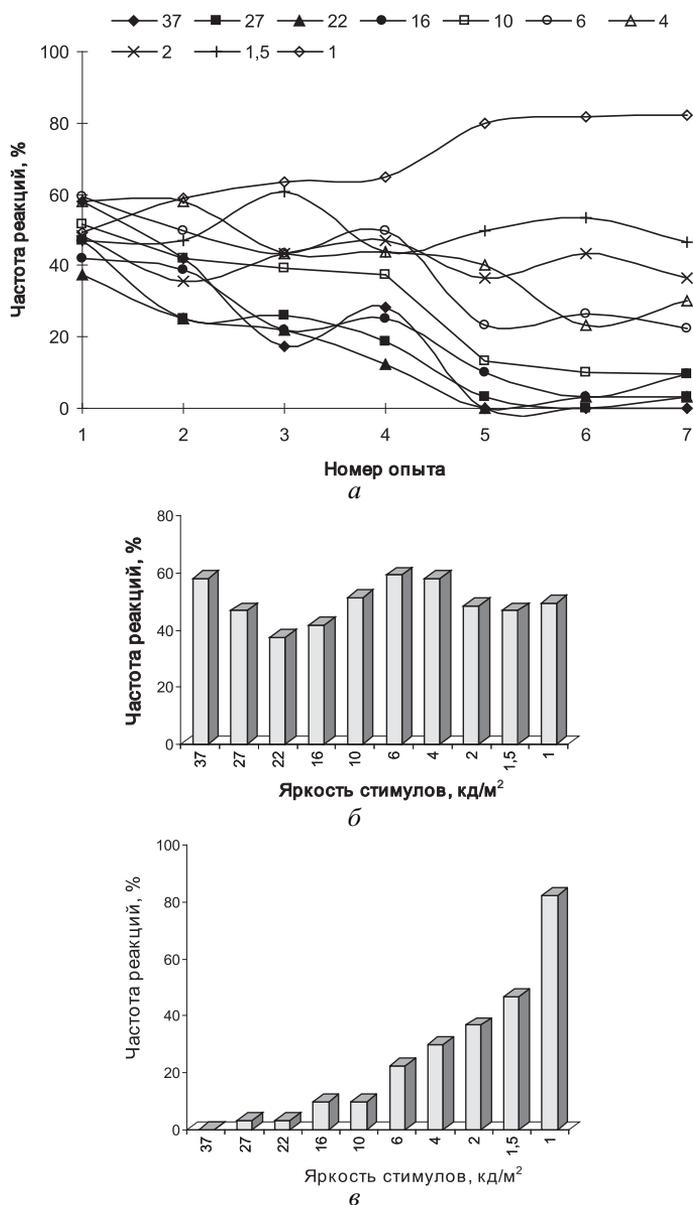


Рис. 12. Динамика частот инструментальных ответов обезьяны В. на стимулы разной яркости

а — динамика частот инструментальных ответов обезьяны В. на стимулы разной яркости в серии с подкрепляемым стимулом 1 кд/м². Числами над графиком обозначена яркость стимулов в кд/м². *б* и *в* — распределение частот инструментальных ответов в первом и последнем опытах соответственно. Частоты реакций на УС вычислены для сочетаний со всеми ДС

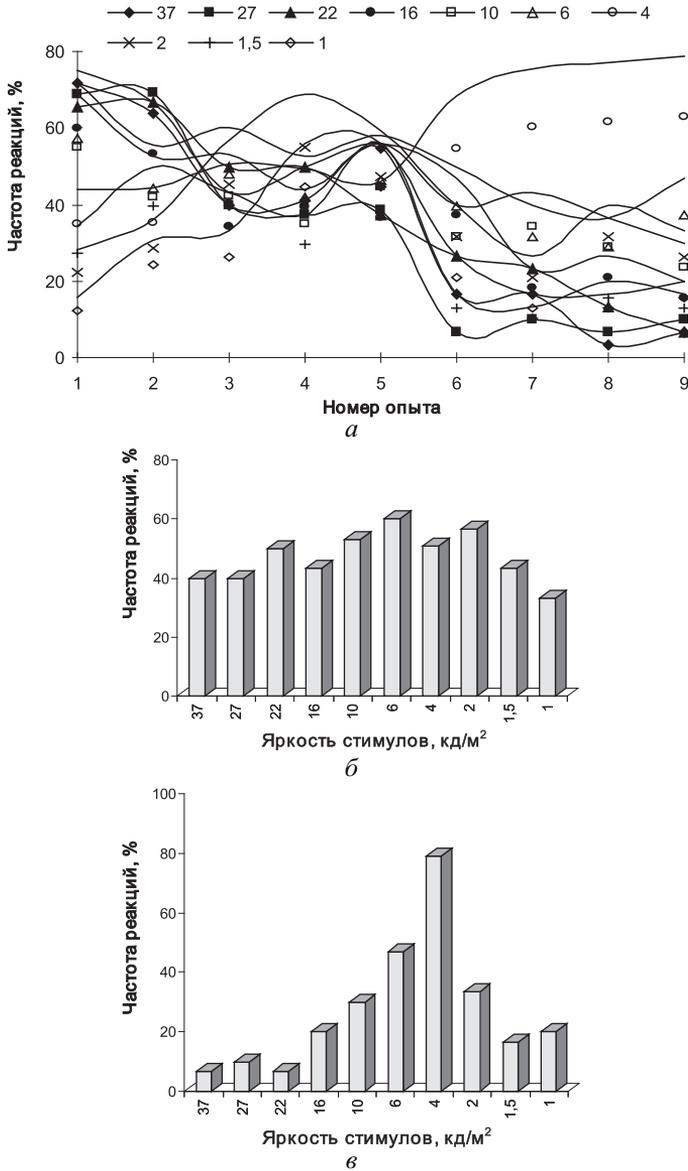


Рис. 13. Динамика частоты инструментальных ответов обезьяны К. на стимулы различной яркости

а — динамика частоты инструментальных ответов обезьяны К. на стимулы различной яркости в серии с подкрепляемым стимулом 4 кд/м². *б* и *в* — распределение частот инструментальных ответов в третьем и последнем опытах соответственно. Частоты реакций на УС вычислены для сочетаний со всеми ДС. Остальные обозначения — как на рис. 12

В последующих опытах возрастали частоты ответов на ДС, близкие к УС по яркости, а относительное число ответов на другие ДС снижалось. Для ДС, близких по яркости к УС, частоты реакций достигали 35–50% (рис. 12, 13). Обучение на стимулы крайних значений яркости (например, на самый темный, рис. 12) проходило быстрее, чем на стимулы с промежуточными значениями яркости (рис. 13).

Относительное число межсигнальных реакций (к общему количеству предъявлений) в первых двух-трех опытах каждой серии возрастало, а в последующих опытах их число постепенно уменьшалось, что сочеталось с динамикой частоты ответов на ДС. Однако полного угашения межсигнальных реакций обычно не наблюдалось. В первых опытах каждой серии отмечалось также относительно большое число реализаций (так называемых «отказов»), в которых отсутствовали реакции как на УС, так и на ДС. Как правило, доля таких реализаций в начале каждой серии составляла от двух до десяти процентов от общего числа предъявлений, а затем постепенно снижалась до нуля.

2. Перцептивное пространство яркости у обезьян

(Евтихин и др., 1997; Латанов, 2010 а, б)

Для выявления сенсорного пространства яркости составляли матрицы смещения частот реакций размерностью 10×10 , столбцы которых соответствовали предъявляемым стимулам, а строки — сериям, в которых указанный стимул подкреплялся (табл. 10, 11).

Частоты ответов, составляющие данные матрицы, усреднялись по двум последним опытам в каждой серии, то есть на стадии градиента генерализации (рис. 12, 13, в). Таким образом, в данных матрицах каждый стимул характеризовался вектором-столбцом частот ответов. На основе этих матриц вычисляли матрицы попарных корреляций между векторами, представляющими стимулы. Корреляционные матрицы обрабатывали методом факторного анализа для выявления базисных осей перцептивного пространства яркости у обезьян. В результате обработки матриц корреляций для каждой обезьяны выделено по два значимых фактора. Для обезьяны В. собственные значения двух факторов составляли 6,4 и 2,1 (64 и 21% от общей дисперсии); для обезьяны К. — 6,2 и 2,1 (62 и 21% от общей дисперсии).

Таким образом, перцептивные пространства яркости у обезьян оказались двумерными, а факторы, образующие эти пространства, определяли 83–85% дисперсии экспериментальных данных. Координаты стимулов различной яркости в полученных пространствах представлены в табл. 12.

На плоскости выделенных факторов стимулы располагались на полукружности в соответствии с монотонным изменением их яркости (рис. 14) — от самых ярких (стимулы 27 и 37 кд/м²) на положительном

Таблица 10

Матрица смещения, составленная из частот (%) инструментальных реакций обезьяны В. на ДС разной яркости (столбцы) при их предъявлении в паре с УС

Частоты усреднены по двум последним опытам соответствующих серий (строки). Стимулы пронумерованы в соответствии с табл. 5

Условный стимул (УС)	Дифференцировочные стимулы (ДС)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	—	37,2	29,9	21,4	18,2	8,7	6,8	0,8	0,9	0,0
2	41,7	—	38,4	30,0	18,4	15,0	6,7	3,3	1,7	1,7
3	39,4	31,8	—	37,9	25,8	18,2	10,7	9,1	1,5	0,0
4	24,2	25,9	35,6	—	38,7	26,1	19,3	6,5	1,6	1,6
5	16,0	17,6	33,1	41,4	—	38,2	30,0	12,7	6,4	3,2
6	10,6	10,1	17,1	28,7	43,0	—	40,8	15,6	9,3	12,6
7	3,3	6,7	8,1	16,7	26,3	31,2	—	33,4	21,3	23,4
8	1,7	3,4	5,0	6,7	15,0	23,4	36,7	—	41,7	40,0
9	7,5	10,6	7,4	7,5	10,6	19,4	16,7	32,9	—	61,1
10	0,0	1,7	3,3	6,5	9,9	24,7	26,7	40,0	50,0	—

Примечание. В строках матрицы пропущены частоты реакций на УС, поскольку они принимают различные значения при сочетании УС с каждым из ДС в отдельности.

полюсе оси x_1 до самых темных (стимулы 1 и 1,5 кд/м²) на отрицательном полюсе оси x_1 .

На графике приведены проекции для обеих обезьян. Числами обозначены значения яркости стимулов в кд/м².

Стимулы промежуточных значений яркости (6 и 10 кд/м²) на данной проекции оказались вблизи положительного полюса оси x_2 с минимальными значениями координат по оси x_1 . Такое расположение стимулов в соответствии с монотонным изменением их субъективной яркости позволяет рассматривать оси x_1 и x_2 как соответствующие биполярному световому и монополярному темновому ахроматическим каналам. В соответствии с такой интерпретацией горизонтальный угол, характеризующий положение стимульных точек на данной плоскости, отражает субъективную яркость.

Длины радиусов-векторов, соответствующих стимулам разной яркости, варьировали незначительно, о чём свидетельствуют малые значения коэффициентов вариации (0,035 и 0,02, табл. 12). Малые вариации длин радиусов-векторов свидетельствуют о сферическом (на дуге окружности) расположении стимулов в пространстве и о достаточности двумерной размерности для описания пространства яркости у обезьян.

Таблица 11

Матрица смещения, составленная из частот (%) инструментальных реакций обезьяны К. на ДС разной яркости (столбцы) при их предъявлении в паре с УС

Частоты усреднены по двум последним опытам соответствующих серий (строки). Стимулы пронумерованы в соответствии с табл. 5

Условный стимул (УС)	Дифференцировочные стимулы (ДС)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	—	41,7	31,2	18,4	16,7	10,0	8,4	5,0	0,0	0,0
2	42,4	—	42,5	35,0	15,1	21,3	6,2	4,5	1,6	3,0
3	29,5	39,7	—	39,1	28,0	16,2	13,3	1,5	4,3	1,5
4	26,7	21,7	38,4	—	35,0	25,0	18,4	13,4	5,0	6,7
5	11,1	17,5	20,0	48,8	—	43,8	27,5	10,0	12,5	5,0
6	8,3	9,8	21,2	27,8	44,3	—	46,9	22,8	11,6	6,6
7	5,0	8,4	10,0	23,4	33,4	41,7	—	36,7	18,4	18,4
8	4,5	4,5	5,9	7,4	20,9	26,9	35,9	—	47,1	36,8
9	1,6	0,0	6,6	9,6	6,6	21,3	29,2	36,1	—	46,8
10	0,0	4,7	4,8	9,4	12,6	25,3	23,7	33,5	38,1	—

Примечание. В строках матрицы пропущены частоты реакций на УС, поскольку они принимают различные значения при сочетании УС с каждым из ДС в отдельности.

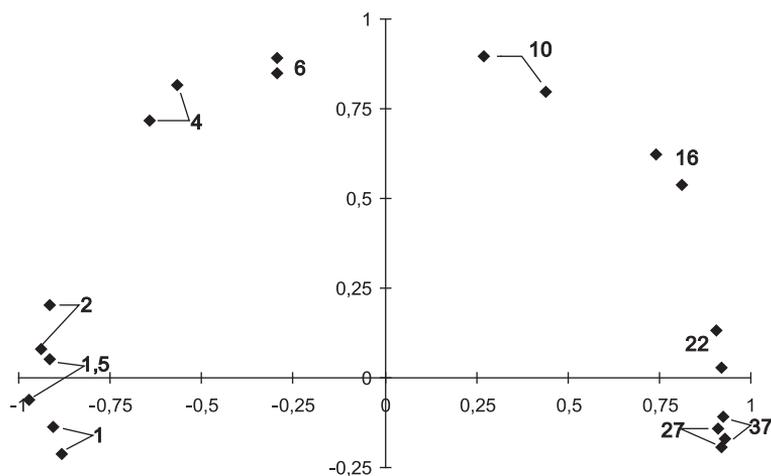


Рис. 14. Проекция стимульных точек на плоскость, образованную биполярной световой (x_1) и униполярной темновой (x_2) осями перцептивного пространства яркости у обезьян

Координаты стимулов и длины их радиусов-векторов в двумерном перцептивном пространстве яркости у обезьян

Стимулы пронумерованы в соответствии с табл. 5

Стимулы	Обезьяна В.			Обезьяна К.		
	x_1	x_2	Радиус-вектор	x_1	x_2	Радиус-вектор
1	0,931	-0,168	0,946	0,926	-0,107	0,932
2	0,922	-0,193	0,942	0,909	-0,143	0,921
3	0,905	0,133	0,914	0,919	0,028	0,919
4	0,813	0,536	0,979	0,742	0,622	0,960
5	0,438	0,798	0,910	0,272	0,896	0,937
6	-0,294	0,848	0,898	-0,292	0,892	0,939
7	-0,569	0,817	0,995	-0,644	0,718	0,965
8	-0,938	0,078	0,941	-0,916	0,201	0,938
9	-0,970	-0,060	0,972	-0,913	0,052	0,915
10	-0,884	-0,211	0,909	-0,907	-0,137	0,917
Коэффициент вариации			0,035			0,020

Таким образом, как у карпов, так и у обезьян пространства яркости оказались двумерными, подобными аналогичным пространствам яркости у человека, полученным методами психофизики. Модель одновременного яркостного контраста (Фомин и др., 1979; Соколов, 1996 в) объясняет биполярную конфигурацию световой оси (x_1) при одновременном предъявлении УС и ДС. Ось x_2 , в соответствии с данной моделью, является темновой осью, максимальное значение координат по которой имеют стимулы промежуточных значений субъективной яркости.

Преобразование сигналов яркостного и темнового нейронов в разные вероятности условных реакций включает ряд стадий. На первой стадии векторы возбуждения, образованные возбуждениями яркостного и темнового нейронов, подвергаются нормировке, в результате которой векторы возбуждения для разных интенсивностей стимуляции становятся равными по длине. На второй стадии вектор возбуждения преддетекторов трансформируется в вектор возбуждения детекторов, который затем поступает на командные нейроны. На третьей стадии под влиянием положительного пищевого подкрепления происходит потенциация синапсов командного нейрона, избирательно связанного с запуском двигательной реакции на подкрепляемый УС.

Раздел 5. Сравнительная характеристика перцептивных пространств яркости карпа и обезьяны

1. Сферичность двумерного пространства яркости

Выявленные пространства яркости у карпов и обезьян оказались двумерными. Вклад в общую дисперсию двух выделенных факторов составлял 80–90%. Такие высокие значения относительной части от общей дисперсии свидетельствуют о достаточности двумерной модели для описания яркостных различий. Длины радиусов-векторов стимульных точек в двумерном пространстве варьировали незначительно, о чём свидетельствуют низкие значения их коэффициентов вариации (0,055 и 0,056 у карпов, табл. 9; 0,02 и 0,035 у обезьян, табл. 12). Малые значения коэффициентов вариации означают, что стимулы в пространстве располагаются в тонком слое вблизи дуги окружности. Таким образом, двумерные пространства яркости удовлетворяют свойству сферичности.

2. Кодирование воспринимаемой яркости углом на плоскости двумерного пространства яркости

В проекции на плоскость, образованную двумя выделенными факторами, углы радиусов-векторов стимульных точек монотонно связаны с физической яркостью стимулов и могут рассматриваться как мера светлоты (воспринимаемой яркости) (рис. 11, 14). Логарифм яркости стимулов высоко коррелирует с углом радиусов-векторов стимульных точек на ахроматической плоскости: коэффициент линейной корреляции составляет 0,964 ($p < 0,001$) и 0,969 ($p < 0,001$) для карпов № 3 и № 4 соответственно; 0,994 ($p < 0,001$) и 0,991 ($p < 0,001$) для обезьян В. и К. соответственно. Графики зависимости светлоты, представленной углом на плоскости двумерного пространства яркости у обезьян, от логарифма яркости (рис. 15, *нижний график*) отражают линейную связь между величинами.

Углы на ахроматической плоскости отсчитываются в направлении по часовой стрелке относительно точки, соответствующей стимулу минимальной яркости. На верхнем графике связь аппроксимирована параболой, на нижнем — линейной функцией.

Аналогичные графики для карпов (рис. 15, *верхний график*) соответствуют функции Фехнера (Пэдхем, Сондерс, 1978), связывающей видимую яркость с физической. Фехнеровский логарифмический закон, который предсказывает прямолинейную зависимость, справедлив там, где выполняется закон Вебера, согласно которому дифференциальный порог составляет постоянную часть раздражителя. Однако при низких яркостях закон Вебера не выполняется, поэтому логарифмическая зависимость имеет место только при относительно высоких уровнях яркости. Как и на аналогичном графике, полученном Фехнером для человека, близкая к линейной зависимости на графиках (рис. 15, *вверху*) отмечается только для высоких

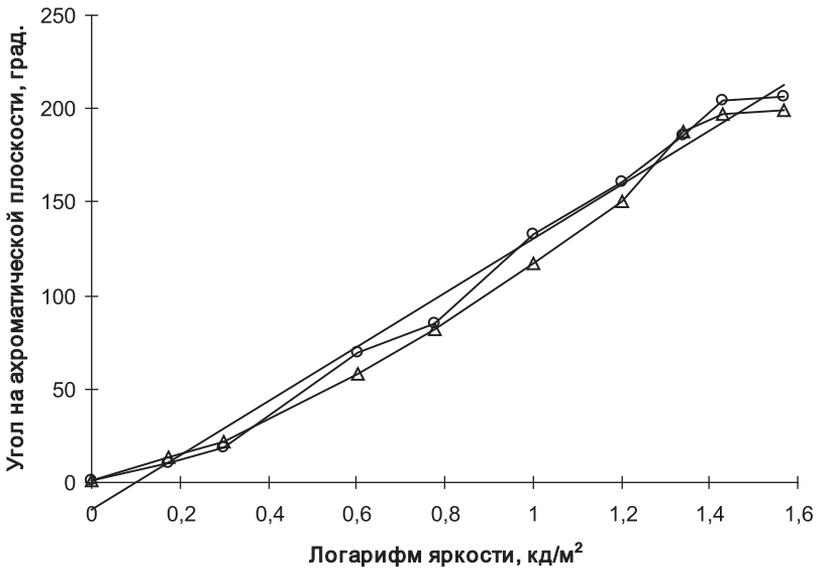
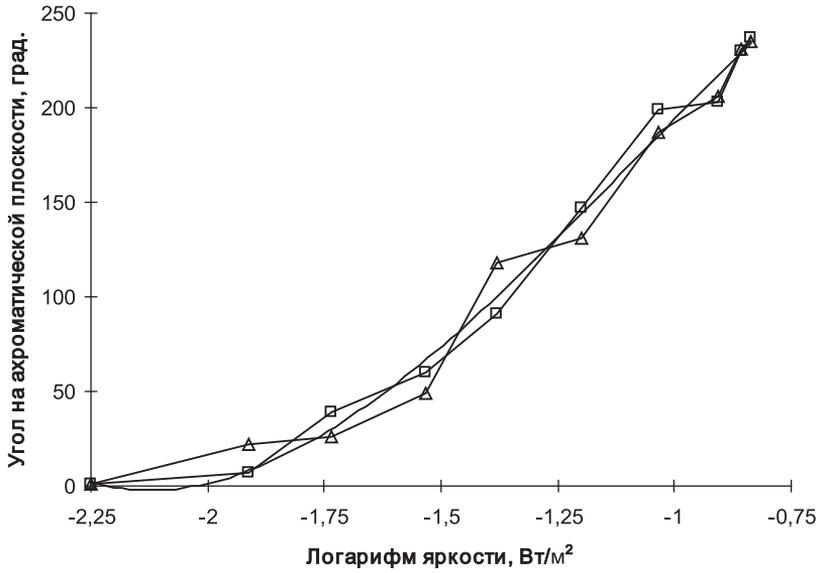


Рис. 15. Связь угла радиусов-векторов стимульных точек на ахроматической плоскости карпов (*вверху*) и обезьян (*внизу*) с логарифмом яркости стимулов

значений интенсивности. Отсутствие на графиках для обезьян зависимости, подобной функции Фехнера, объясняется использованием в экспериментах относительно высоких яркостей ($1-37$ кд/м²).

Сферическая структура пространства яркости дает объяснение отклонений от линейной зависимости между субъективной яркостью и логарифмом физической интенсивности. При приближении значений интенсивности к крайним значениям низких и высоких интенсивностей мы вступаем в области, где евклидовы пороговые различия всё больше отличаются от длин геодезических линий на сфере. Тем самым исходная посылка о равенстве едва заметных различий, основанная на законе Вебера, нарушается. Как следствие, нарушается закон интегрирования Фехнера, базирующийся на постоянстве пороговых различий. Субъективная яркость измеряется углом поворота вектора возбуждения, который при 90° и 0° достигает предельного значения.

Нарушение линейности, постулируемой законом Вебера, отмечается в диапазоне яркости менее 10^{-1} кд/м². В экспериментах на карпах яркость стимулов была значительно ниже, что, по-видимому, и обусловило отклонение от линейности в диапазоне низких значений яркости. Таким образом, полученные в наших экспериментах зависимости воспринимаемой яркости от физической яркости соответствуют классическим психофизическим данным, полученным на человеке.

3. Корреляция частоты инструментальных реакций со скалярными произведениями между двумерными векторами, соответствующими стимулам

При выработке условного рефлекса на командном нейроне формируется вектор синаптических весов, равный вектору возбуждения детекторов. При этом командный нейрон генерирует частоту потенциалов действия, пропорциональную скалярному произведению вектора возбуждения детекторов на вектор весов синаптических контактов. Но спайковый разряд командного нейрона в ходе опыта определяет вероятность возникновения условных реакций. Таким образом, вероятность возникновения условной реакции равна скалярному произведению вектора возбуждения на вектор синаптических весов. Но вектор весов пластичных синапсов определяется вектором возбуждения детекторов, который сам зависит от вектора возбуждения предетекторов. Таким образом, вероятность условных реакций должна быть равной скалярному произведению векторов реакций.

Проверка соответствия модели, на основе которой выявляется базис перцептивного пространства яркости на основе частот инструментальных реакций животных, состоит в сравнении экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью. С этой целью оценивалась корреляция между частотами ответов животных на ДС в сериях с разными УС

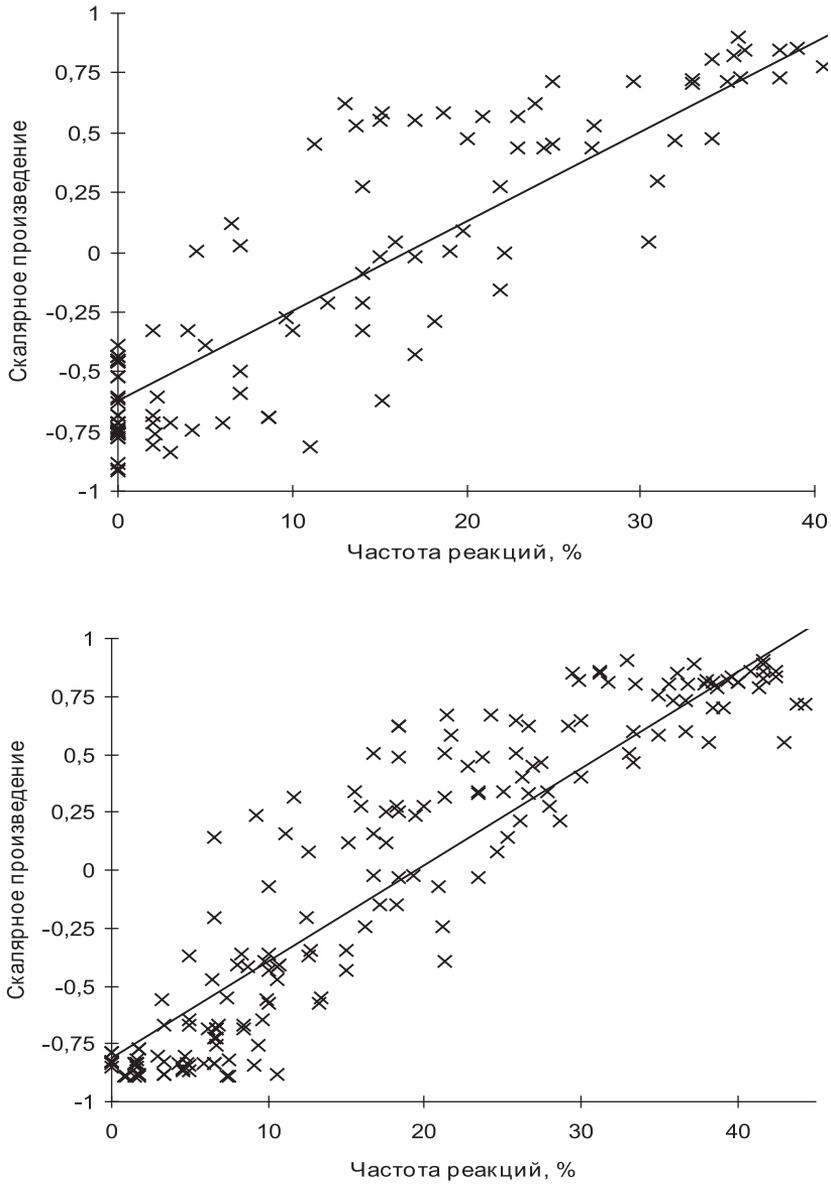


Рис. 16. Связь скалярных произведений между двумерными векторами, представляющими стимулы в двумерном ахроматическом пространстве карпов (*вверху*) и обезьян (*внизу*), с частотами реакций из соответствующих матриц смешения

На обоих графиках связь аппроксимирована линейной функцией

и скалярными произведениями между двумерными векторами, представляющими стимулы в ахроматических пространствах животных. Коэффициенты линейной корреляции между этими величинами составляли 0,913 ($p < 0,001$) и 0,912 ($p < 0,001$) для карпов № 3 и № 4 соответственно и 0,930 ($p < 0,001$) и 0,925 ($p < 0,001$) для обезьян В. и К. соответственно. Корреляционные поля, отражающие связь этих величин, представлены на рис. 16.

Высокая корреляция свидетельствует о том, что скалярные произведения двумерных векторов, представляющих стимулы в перцептивном ахроматическом пространстве, линейно связаны с частотами реакций на ДС в сериях с различными УС.

Приведенные графики позволяют судить об адекватности двумерной сферической модели для описания надпороговых различий между ахроматическими стимулами. Чем больше скалярное произведение между векторами, представляющими стимулы, тем ближе расположены в пространстве эти стимулы и, соответственно, тем больше частота «ошибок» на тот из них, который используется как ДС, в то время как другой используется в данной серии как УС.

Таким образом, принципы анализа, лежащие в основе векторной модели кодирования яркостных различий и используемые для выявления перцептивного пространства стимулов разной яркости, являются адекватными целям данного исследования, что подтверждается совпадением экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью.

Сопоставляя результаты данной части исследования и результаты о четырехмерной структуре пространства цветовых стимулов, различающихся по яркости и цвету, можно сделать вывод о том, что двумерное пространство яркости одноцветных стимулов является подпространством общего цветового пространства, кодирующего как цветовые, так и яркостные признаки. Когда сравниваемые раздражители одинаковы по спектральному составу, хроматические механизмы не вовлекаются в процесс различения стимулов, что выражается в редукции четырехмерного пространства в двумерное, описывающее только яркостные различия.

ПЕРЦЕПТИВНЫЕ ПРОСТРАНСТВА РАВНОЯРКИХ ЦВЕТОВЫХ СТИМУЛОВ

Раздел 6. Методики получения равноярких цветовых стимулов

1. Подравнивание цветовых стимулов по субъективной яркости

(Латанов, 2010 а, б)

При исследовании цветоразличения у животных стимулы различного спектрального состава предварительно подравнивают по воспринимаемой

яркости, чтобы устранить (или, по крайней мере, минимизировать) вклад механизмов кодирования яркости в процесс различения цветовых стимулов. Поскольку зрительная система животных характеризуется различной чувствительностью к излучениям разных диапазонов видимого спектра, встает задача определить значения яркостей цветовых стимулов, оказывающих на зрительную систему одинаковое влияние по какому-либо критерию. При использовании для стимуляции монохроматических излучений для этого достаточно подравнять их по какому-либо пороговому критерию, например по кривой видности (V), отражающей спектральную чувствительность зрительной системы животных. Спектральная чувствительность исследована у многих животных, у которых изучается цветовое зрение (Yager, 1967; Nuboer, Moed, 1983; Neumeier, 1991; Jacobs, 1993). Полученные в таких работах функции спектральной чувствительности (V) обычно используются для подравнивания монохроматических излучений по субъективной яркости. Однако при использовании широкополосных спектральных излучений, например генерируемых графическими мониторами, необходимо оценить эффективность таких стимулов непосредственно в конкретных экспериментальных условиях.

Ниже в п. 2 описываются результаты подравнивания широкополосных цветовых стимулов по субъективной яркости у карпов и обезьян. Затем эти подравненные по субъективной яркости стимулы использовались в дифференцировках с целью выявления перцептивного пространства субъективно равных цветов.

2. Подравнивание цветовых стимулов по световой эффективности

В данной части работы эксперименты выполнены на двух карпах (№ 5 и № 6). Для определения световой эффективности каждого из девяти широкополосных цветовых стимулов, используемых затем в цветовых дифференцировках, на каждом карпе проведено по девять серий опытов. Количество опытов серии варьировало от 8 до 13 в зависимости от скорости обучения животных. Сначала проводили предварительные опыты (от 3 до 7), в которых у карпов вырабатывали инструментальный рефлекс на данный цветовой стимул надпороговой интенсивности.

Обучение продолжалось до достижения 90–95-процентной частоты правильного ответа и снижения уровня межсигнальных реакций. Затем проводили опыты (от 3 до 7) по определению такого диапазона надпороговых значений яркости для каждого стимула (4–5 значений), в котором частота реакций карпов на эти стимулы составляла от 50 до 85–90%. По результатам последнего этапа строили график зависимости частоты ответов от яркости стимулов, по которому находилось то значение яркости стимула, при котором частота правильных ответов составляла 75%. Примеры графиков, по которым определяли такие значения яркостей, приведены на рис. 17.

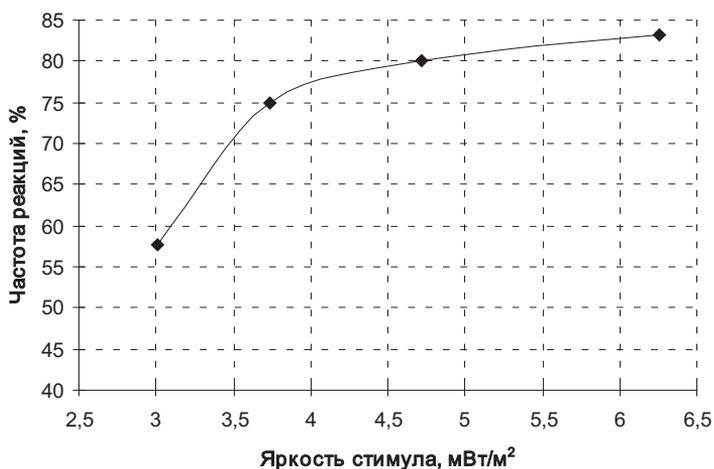
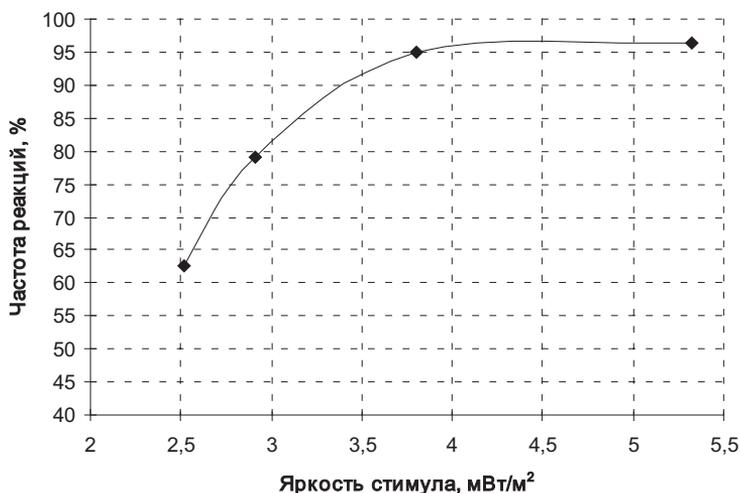


Рис. 17. Зависимость частоты реакций карпа № 5 от яркости стимулов 554 нм (вверху) и 538 нм (внизу)

По графикам определялась яркость стимулов, при которой частота реакций составляла 75%.

Результаты подравнивания по пороговому критерию (75-процентному уровню условных реакций) приведены на рис. 18.

Доминирующие длины волн определялись по цветовому треугольнику карпа (рис. 4)

Определенные таким образом субъективно равнояркие для карпов стимулы использовались в дальнейшем в дифференцировках. Расположение данных стимулов на цветовом треугольнике карпа приведено на рис. 4;

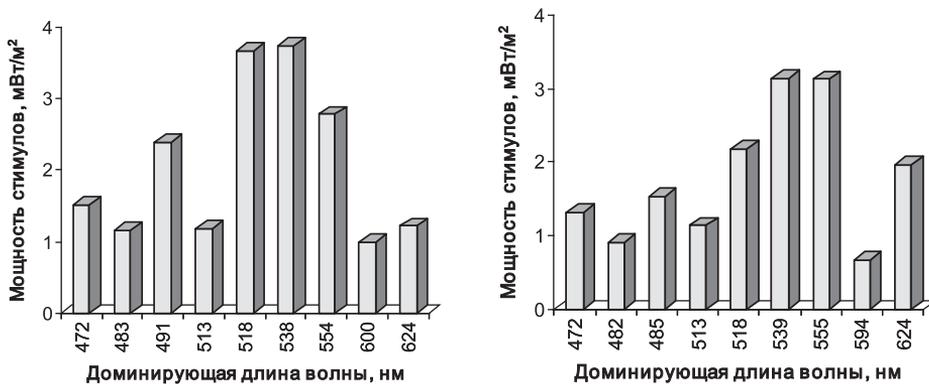


Рис. 18. Интенсивность (мощность) цветowych стимулов, вызывающих 75-процентный уровень условных реакций, у карпа № 5 (слева) и карпа № 6 (справа)

их координаты цветности и энергетические характеристики представлены в табл. 3.

1.3. Подравнивание цветowych стимулов по воспринимаемой яркости у обезьян

В ходе эксперимента на двух обезьянах (В. и К.) проведено по 8 серий по подравниванию 9 цветов по субъективной яркости. «Синяя» пушка монитора оказалась самой низкой по яркости (максимальное значение — 9 кд/м²), поэтому остальные цвета подравнивались по воспринимаемой яркости к этому цветовому стимулу. Используя методику «минимального движения», к синему подравнивали пять цветов (раздел 2, п. 3) — зеленый, красный, желтый, белый и желто-зеленый. Затем к желто-зеленому подравнивался пурпурный, а к пурпурному подравнивались сине-зеленый и оранжевый.

На рис. 19 представлены результаты двух серий опытов по подравниванию. Чем больше был контраст (по абсолютной величине) по яркости между подравниваемыми цветами в тестовых решетках, тем, по-видимому, «отчетливее» (чаще) обезьяны видели кажущееся движения решетки в том или ином направлении.

Это выражалось в увеличении частот реакций правым или левым рычагом, соответствующих кажущемуся движению налево или направо. Обычно при сильном контрасте в яркости (когда подравниваемый цвет был ярче фиксированного) частота условных реакций на движение влево составляла 70% и более. При меньшей яркости подравниваемого цвета частота условных реакций на движение влево уменьшалась и при некотором значении яркости составляла около 50%, то есть животные, по-видимому, «затруднялись» определить движение в определенном направлении и реагировали случайным образом. При дальнейшем уменьшении яркости подравниваемого цвета увеличивалась частота условных реакций правым рычагом, то есть

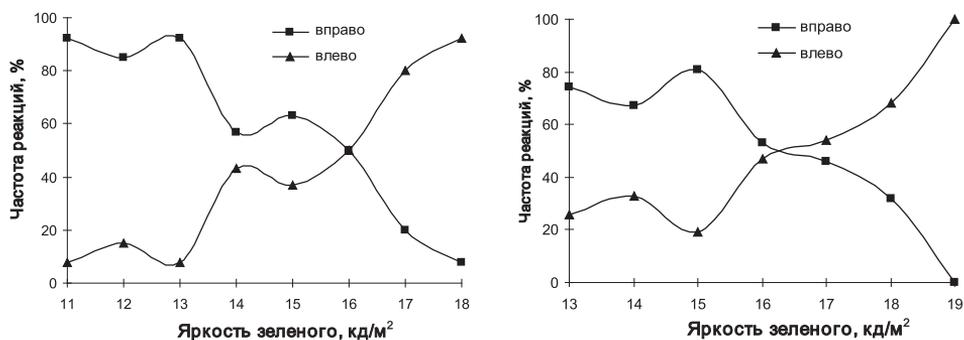


Рис. 19. Частоты инструментальных реакций обезьяны В. на кажущееся движение вправо и влево при предъявлении решеток, составленных из синего (9 кд/м^2) и зеленого меняющейся яркости (*слева*) и красного (12 кд/м^2) и зеленого меняющейся яркости (*справа*)

на кажущееся движение вправо. Значение яркости подравниваемого цвета, при котором частоты реакций животных составляли примерно 50% (то есть обезьяны реагировали случайным образом), считалось точкой, равной воспринимаемой яркости двух цветов, из которых составлялись тестовые решетки.

Таким образом, девять цветовых стимулов, подравненные один через другой предположительно были равны по субъективной яркости. Кроме того, были проведены два эксперимента для проверки результатов, полученных с использованием данного метода как гарантирующего транзитивность подравненных значений яркости. Например, если к синему подравняли зеленый (рис. 19, *слева*) и красный, то при подравнении зеленого к красному для зеленого должно быть получено такое же значение яркости, как и при подравнении его к синему (рис. 19, *справа*). На обезьяне В. провели подравнение зеленого к красному (рис. 19, *слева*) (ранее эти цвета были подравнены по яркости к синему), на обезьяне К. — белого к красному (также подравненные вначале к синему). Значения яркостей подравниваемых цветов, полученных в дополнительных опытах, совпали со значениями в опытах, проведенных ранее. Характеристики субъективно равных цветовых стимулов приведены в табл. 6.

Раздел 7. Эксперименты на карпах

(Латанов, 2010 а, б)

1. Цветовые дифференцировки

В экспериментах по дифференцировкам использовали девять подравненных по световой эффективности цветовых стимулов (табл. 3). Эксперименты проводили на двух карпах (№ 5 и № 6), у которых предварительно было произведено подравнение цветовых стимулов по световой

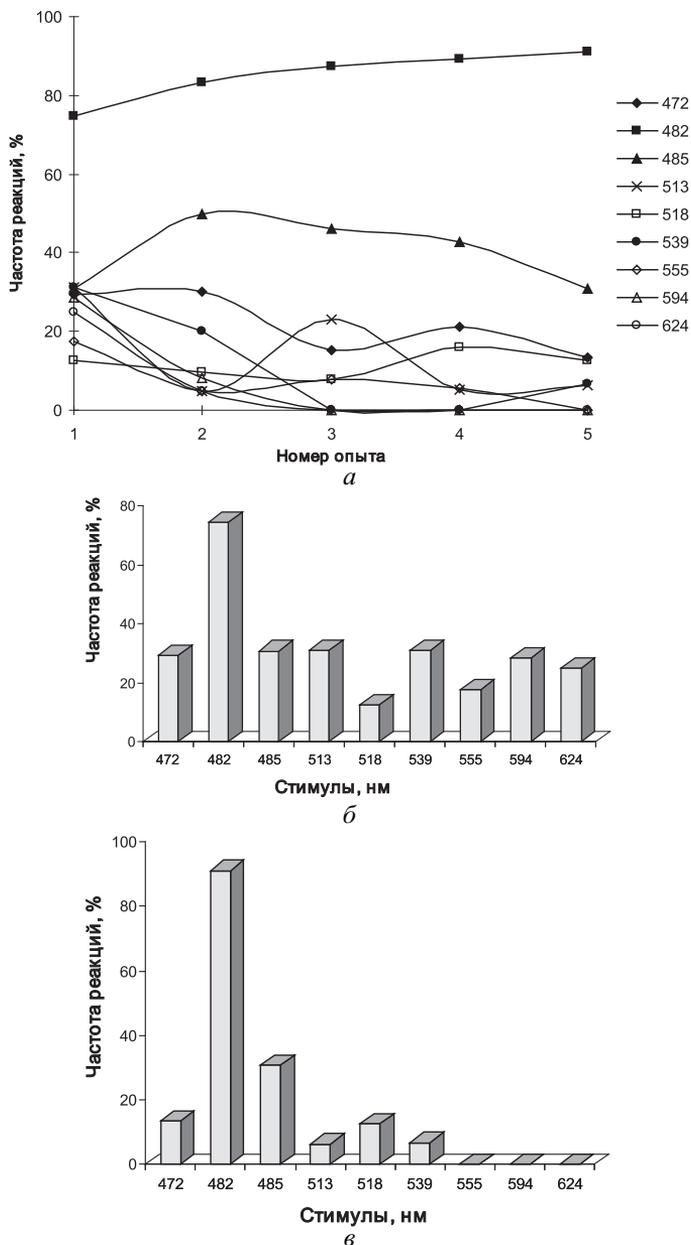


Рис. 20. Динамика частоты инструментальных ответов карпа № 6 на цветные стимулы

a — динамика частоты инструментальных ответов карпа № 6 на цветные стимулы в серии с УС 482 нм. Кривые обучения для каждого ДС обозначены доминирующей длиной волны; *б* и *в* — распределение частот инструментальных ответов в первом и последнем опытах соответственно. Частоты реакций на УС вычислены для сочетаний со всеми ДС

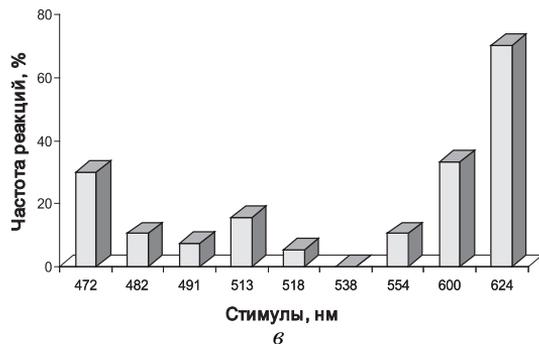
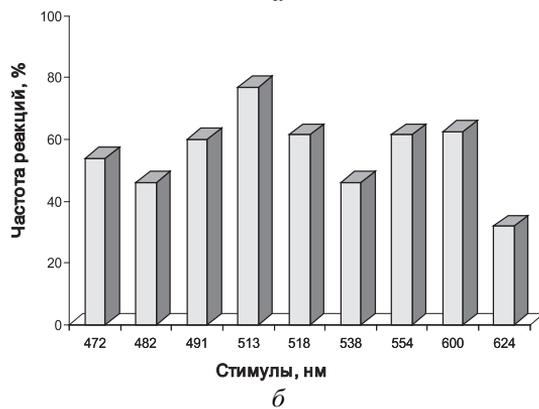
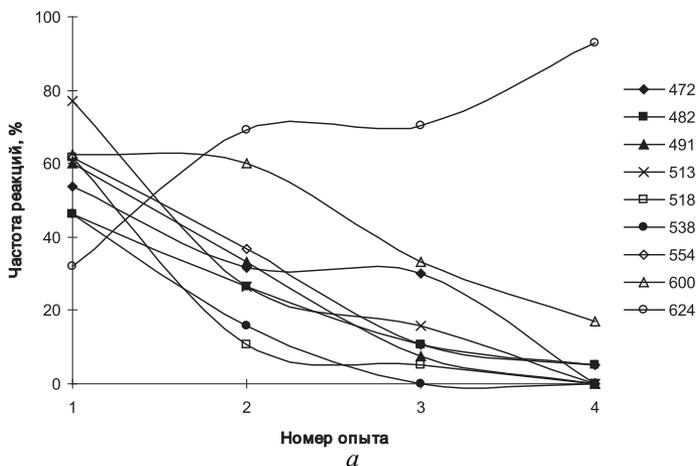


Рис. 21. Динамика частоты инструментальных ответов карпа № 5 на цветовые стимулы

a — динамика частоты инструментальных ответов карпа № 5 на цветовые стимулы в серии с УС 624 нм. Кривые обучения для каждого ДС обозначены доминирующей длиной волны; *б* и *в* — распределение частот инструментальных ответов в первом и последнем опытах соответственно. Частоты реакций на УС вычислены для сочетаний со всеми ДС

эффективности (раздел 6, п. 1). На каждом карпе проведено по семь серий экспериментов. В каждой серии вырабатывали предъявляемый в парах с остальными ДС инструментальный условный рефлекс на один из девяти цветовых стимулов. Количество опытов варьировало в различных сериях от четырех до восьми в зависимости от скорости выработки дифференцировок. Типичные кривые обучения приведены на рис. 20 и 21.

В первом опыте каждой серии карпы «переучивались» на новый стимул; для таких опытов характерно резкое возрастание частот ответов на все стимулы (рис. 21, а, б). В последующих двух-трех опытах частоты ответов на ДС снижались до определенного уровня. В некоторых сериях реакции на некоторые ДС вытормаживались совсем: например, на стимул 538 нм в последнем опыте (рис. 21, а, в), на стимулы 555, 594 и 624 нм также в последнем опыте (рис. 20, а, в). На стадии градиента генерализации частота ответов на ДС была тем ниже, чем больше этот стимул отличался по спектральным характеристикам от УС. Так, в первом опыте серии с УС 482 нм частоты ответов на все ДС составляли 13–30% (рис. 20, а, б). В последнем опыте данной серии (рис. 20, в) на ДС 485 и 472 нм (наиболее близкие к УС) частоты составляли соответственно 30,8 и 13,3%, а на ДС, содержащие длинноволновые излучения (555, 596 и 624 нм), реакции вытормаживались совсем. На ДС, содержащие средне- и коротковолновые излучения (513, 518 и 539 нм), реакции не вытормаживались и составляли 6–12%. Отчетливо прослеживается динамика частот на ДС в серии с УС 624 нм УС (рис. 21). В последнем опыте данной серии вытормаживались реакции на стимул 538 нм (оппонентный к УС), при этом относительно высокие частоты реакций вызывали стимул 600 нм, а также стимулы 472 нм и 513 нм, в состав которых входит УС (первичный красный).

2. Перцептивное пространство равноярких цветовых стимулов у карпов

Данные по выработке цветовых дифференцировок представлялись в виде прямоугольной матрицы смешения, составленной из частот инструментальных ответов на ДС серии на стадии градиента генерализации (табл. 13, 14).

В данных матрицах каждый стимул характеризуется вектором — столбцом, составленным из частот ответов на данный стимул. Вычислив коэффициенты корреляции между векторами, представляющими стимулы, для каждого животного были получены матрицы корреляций размером 9×9 , которые обрабатывались методом факторного анализа для выявления базисных осей стимульного пространства. В результате обработки корреляционных матриц методом факторного анализа для каждого карпа выделено по три значимых фактора. Собственные значения этих факторов, их вклады в общую дисперсию, а также накопленная дисперсия представлены в табл. 15.

Таблица 13

Матрица смешения, составленная из частот (%) инструментальных реакций карпа № 5 на ДС разного цвета (столбцы) при их предъявлении в паре с УС в опытах на стадии градиента генерализации в соответствующих сериях (строки)

Стимулы отмечены доминирующей длиной волны

Условный стимул (УС), нм	Дифференцировочные стимулы (ДС), нм								
	472	482	491	513	518	538	554	600	624
482	24,6	—	21,6	13,8	2,6	0,0	6,5	5,3	0,0
491	12,2	39,4	—	35,9	23,1	0,0	15,4	8,3	11,5
518	8,0	7,7	14,7	14,5	—	43,9	31,7	15,4	13,2
538	13,8	4,2	3,8	7,7	15,4	—	7,7	40,1	3,8
554	12,5	3,8	0,0	32,5	3,8	27,9	—	25,0	14,3
600	9,5	17,5	14,1	21,6	12,9	24,1	35,2	—	26,5
624	8,1	5,6	3,6	5,0	4,5	6,3	29,0	20,2	—

Примечание. В строках матрицы пропущены частоты реакций на УС, поскольку они принимают различные значения при сочетании УС с каждым из ДС в отдельности.

Таблица 14

Матрица смешения, составленная из частот (%) инструментальных реакций карпа № 6 на ДС разного цвета (столбцы) при их предъявлении в паре с УС в опытах на стадии градиента генерализации в соответствующих сериях (строки)

Стимулы отмечены доминирующей длиной волны

Условный стимул (УС), нм	Дифференцировочные стимулы (ДС), нм								
	472	482	485	513	518	539	555	594	624
482	19,2	—	36,2	7,4	14,1	1,8	5,6	0,0	2,1
485	10,7	36,4	—	34,6	19,2	0,0	15,4	8,3	9,6
518	4,5	10,0	19,5	18,2	—	30,3	25,8	14,5	4,2
539	3,3	0,0	0,0	2,8	14,1	—	51,8	0,0	9,1
555	8,3	7,3	12,6	30,1	10,3	32,2	—	0,0	2,6
594	9,3	21,3	16,1	23,3	11,0	21,1	40,3	—	21,6
624	11,3	3,6	7,4	0,0	0,0	6,3	33,2	10,7	—

Примечание. В строках матрицы пропущены частоты реакций на УС, поскольку они принимают различные значения при сочетании УС с каждым из ДС в отдельности.

Факторные нагрузки (координаты) стимулов в выявленном трехмерном пространстве представлены в табл. 16 и 17.

Таблица 15

Характеристики факторов, составляющие базис перцептивного пространства равноярких цветов у карпов

	Параметр	Факторы		
		1	2	3
Карп № 5	Собственное значение	3,12	1,59	1,16
	Дисперсия (%)	44,5	22,7	16,6
	Накопленная дисперсия (%)	44,5	67,2	83,8
Карп № 6	Собственное значение	3,14	1,40	1,23
	Дисперсия (%)	44,8	20	17,6
	Накопленная дисперсия (%)	44,8	64,8	82,4

Таблица 16

Координаты цветовых стимулов и длины их радиусов-векторов в трехмерном перцептивном пространстве равноярких цветов у карпа № 5

Стимулы отмечены доминирующей длиной волны

Стимул, нм	Координаты стимулов			Радиус-вектор
	x_1	x_2	x_3	
472	0,056	-0,759	0,149	0,775
482	-0,332	-0,858	0,014	0,920
491	-0,472	-0,616	0,518	0,933
513	-0,177	-0,141	0,956	0,982
518	-0,533	0,451	0,192	0,724
538	-0,058	0,826	0,002	0,828
554	0,260	0,548	0,716	0,939
600	0,528	0,455	0,214	0,729
624	0,817	0,016	0,110	0,825
Коэффициент вариации				0,113

В проекции на плоскость x_1x_2 (рис. 22, 23, вверху) точки, соответствующие стимулам, располагаются в соответствии с кругом Ньютона.

Так, стимулы длинноволновой (624 и 600 нм, рис. 22; 624 и 594 нм, рис. 23) и средневолновой (518 нм, рис. 22; 518 и 539 нм, рис. 23) частей спектра располагаются на противоположных концах оси x_1 . Стимулы

Таблица 17

Координаты цветовых стимулов и длины их радиусов-векторов в трехмерном евклидовом пространстве равноярких цветов у карпа № 6

Стимулы отмечены доминирующей длиной волны

Стимул, нм	Координаты стимулов			Радиус-вектор
	x_1	x_2	x_3	
472	0,323	-0,806	0,039	0,869
482	0,087	-0,945	0,083	0,952
485	-0,160	-0,686	0,489	0,858
513	-0,108	-0,041	0,976	0,983
518	-0,814	0,062	0,068	0,820
539	-0,545	0,567	-0,216	0,815
555	0,172	0,699	0,618	0,949
594	0,500	0,482	0,043	0,696
624	0,690	0,298	-0,311	0,814
Коэффициент вариации				0,104

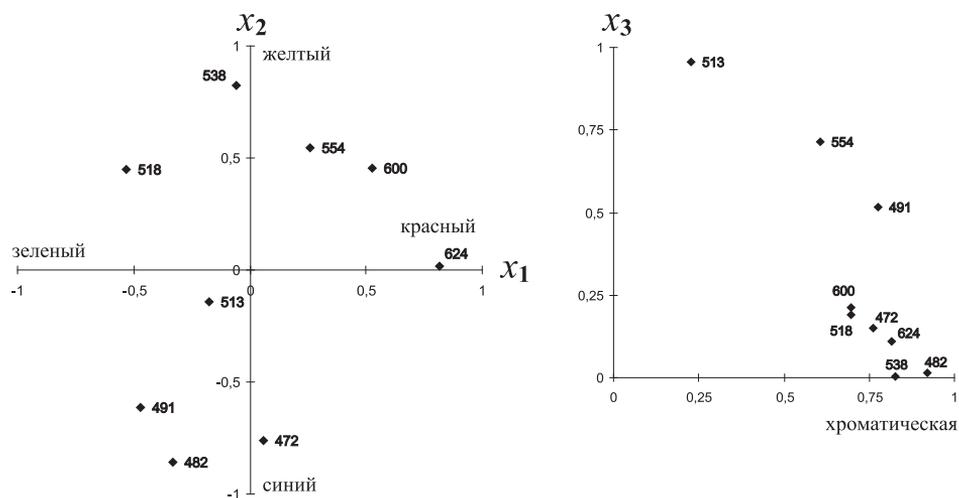


Рис. 22. Проекция стимульных точек на две плоскости трехмерного пространства равноярких цветов у карпа № 5

Слева — проекция на плоскость, образованную цветоопponentными осями (x_1 и x_2); справа — проекция на плоскость, образованную обобщенной хроматической ($\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$) и ахроматической (x_3) осями

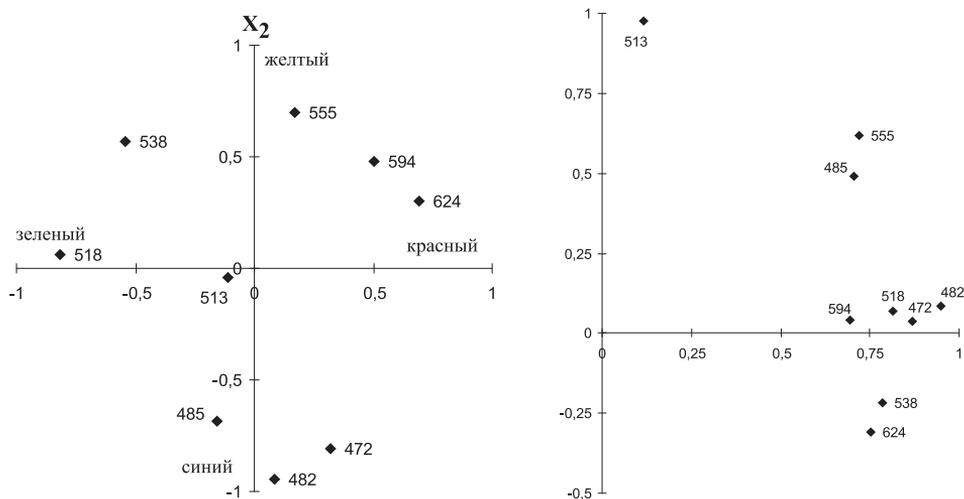


Рис. 23. Проекция стимульных точек на две плоскости трехмерного пространства равноярких цветов у карпа № 6

Слева — проекция на плоскость, образованную цветоопонентными осями (x_1 и x_2); справа — проекция на плоскость, образованную обобщенной хроматической ($\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$) и ахроматической (x_3) осями

среднедлинноволновой (554 нм, рис. 22; 555 нм, рис. 23) и коротковолновой частей спектра (472 и 482 нм, на обоих рисунках) — на противоположных концах оси x_2 , ортогональной оси x_1 . Стимулы, образованные смешением коротко- и средневолновых излучений (491 нм, рис. 22; 485 нм, рис. 23), располагаются на плоскости x_1x_2 между средне- и коротковолновыми стимулами. Широкополосный стимул 513 нм (серый для человека), образованный смешением первичных цветов монитора, на обеих проекциях располагался ближе к центру данной плоскости. Такая конфигурация стимульных точек на плоскости x_1x_2 позволяет интерпретировать первые два фактора как цветокодирующие каналы: один (ось x_1) кодирует оппонентность между средне- и длинноволновыми излучениями, а другой (ось x_2) — оппонентность между коротковолновыми излучениями и суммой средне- и длинноволновых излучений.

Для удобства представления данных мы «свернули» хроматическую плоскость x_1x_2 в комбинированную хроматическую ось $\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$, координата на которой численно соответствовала длине радиусов-векторов стимульных точек на плоскости x_1x_2 и отражала вклад хроматических каналов в конфигурацию стимулов. На плоскости, образованной комбинированной хроматической осью и осью x_3 , представляющей третий фактор (рис. 22, 23, внизу), широкополосный стимул 513 нм, характеризующийся минимальной спектральной чистотой (табл. 3), располагается на полюсе оси x_3 . Спектральная чистота излучения связана с такой субъективной ха-

рактической характеристикой цвета, как насыщенность. Поэтому широкополосный стимул 513 нм является наименее насыщенным. Более насыщенные стимулы 482, 539 и 624 нм, представленные первичными цветами монитора, располагаются вблизи полюса комбинированной хроматической оси. При этом стимулы 482 и 624 нм характеризуются наибольшими значениями спектральной чистоты (0,86–0,97, табл. 3). Остальные стимулы, образованные смешением каких-либо двух первичных излучений, на обеих проекциях занимают промежуточное положение между наиболее и наименее насыщенными. Такая конфигурация стимулов означает, что угол в данной проекции отражает свойство насыщенности стимулов.

Таким образом, перцептивное пространство равноэффективных (и, предположительно, равноярких) цветовых стимулов у карпов имеет трехмерную конфигурацию. Три выделенных фактора определяют около 82–84% дисперсии экспериментальных данных у обоих животных, что позволяет считать трехмерность полученного пространства стимулов минимальной размерностью. Незначительная вариация длин радиусов-векторов (коэффициенты вариации 0,113 и 0,104, табл. 16, 17) подтверждает минимальную трехмерную конфигурацию пространства равноярких стимулов и означает, что все цветовые точки располагаются в тонком сферическом слое в трехмерном евклидовом пространстве.

Раздел 8. Эксперименты на обезьянах

(Латанов, 2010 а, б)

1. Цветовые дифференцировки

В данной части работы эксперименты проводили на двух обезьянах (В. и К.), на которых было произведено подравнивание стимулов по субъективной яркости (раздел 1, п. 2). С каждой обезьяной проведено по девять серий дифференцировок. В каждой серии в качестве УС использовался один из девяти стимулов различного спектрального состава, выравненных по субъективной яркости (характеристики стимулов приведены в табл. 6; спецификация стимулов в системе МКО-31 — на рис. 7). Количество опытов в различных сериях варьировало от четырех до шести. В первом опыте каждой серии частоты реакций на все стимулы возрастали и составляли 30–60% (рис. 24; 25, а, б).

По мере обучения частота на УС увеличивалась, а на ДС — уменьшалась. На стадии градиента генерализации частоты реакций на ДС монотонно зависели от степени их сходства с УС (рис. 24, 25, в). Например, в серии с желто-зеленым УС (рис. 24, а, в) наиболее высокие частоты «ошибочных» ответов вызывали желтый и зеленый стимулы, а в серии с пурпурным УС (рис. 25, а, в) — синий и красный, смешением которых образован

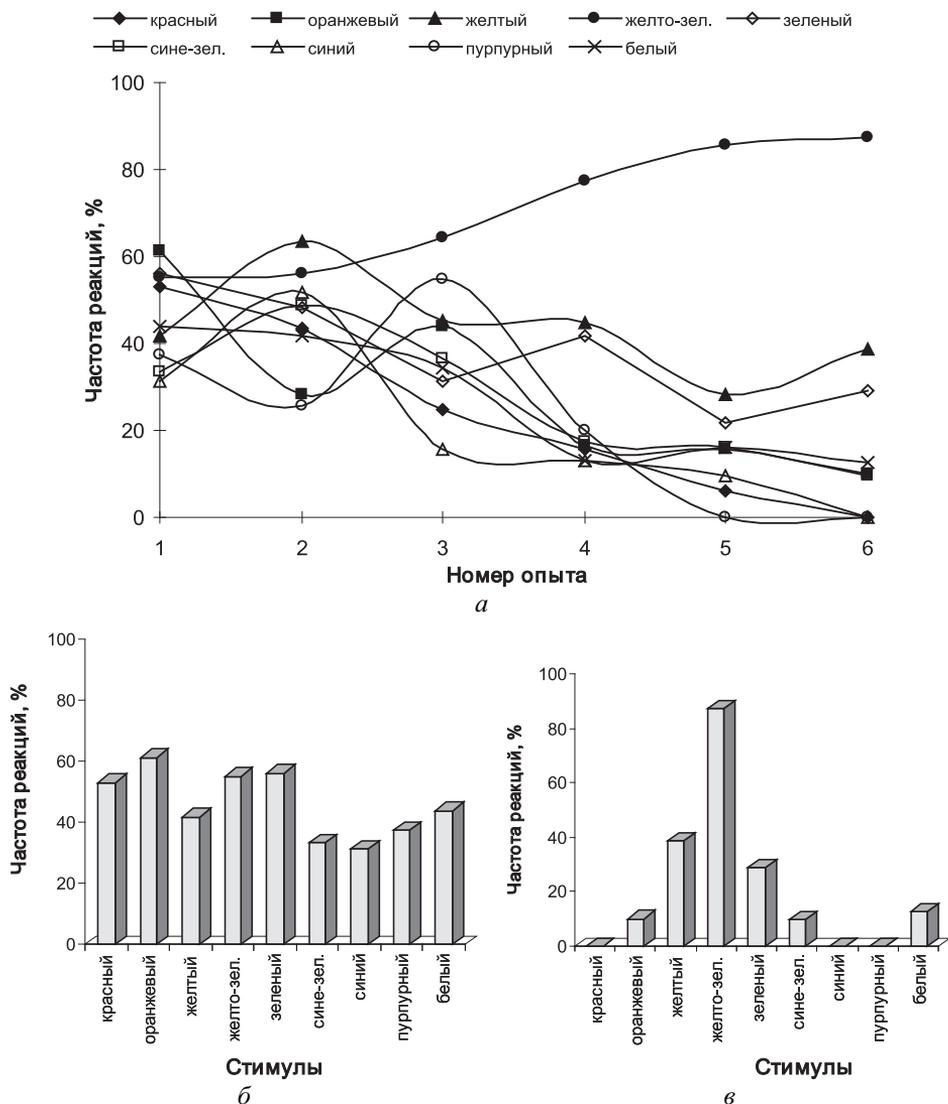


Рис. 24. Динамика частот инструментальных ответов обезьяны К. на цветные стимулы с подкрепляемым желто-зеленым УС

a — динамика частот инструментальных ответов обезьяны К. на цветные стимулы в серии с подкрепляемым желто-зеленым УС; *б, в* — распределение частот инструментальных ответов в первом и последнем опытах соответственно. Частоты на УС вычислены для сочетаний со всеми ДС

данный УС. Напротив, реакции на ДС, дополнительные к УС, обычно вытормаживались совсем: например, на пурпурный в серии с желто-зеленым УС (рис. 24, *а, в*), а также на желто-зеленый в серии с пурпурным УС (рис. 25, *а, в*).

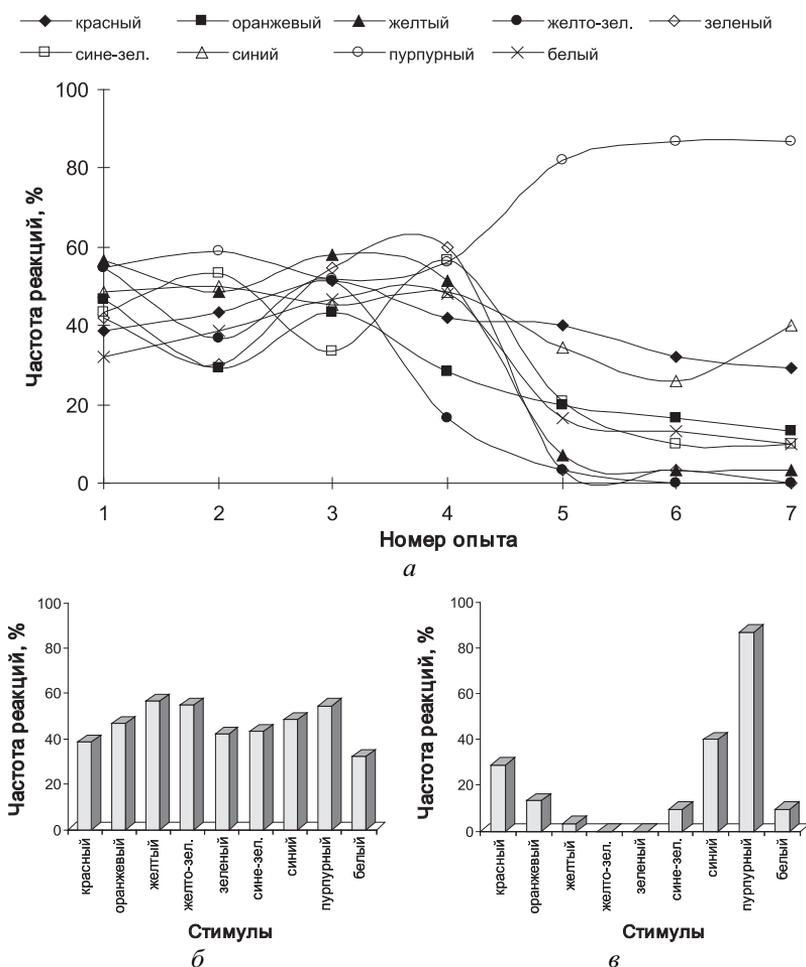


Рис. 25. Динамика частот инструментальных ответов обезьяны К. на цветовые стимулы в серии с пурпурным УС

a — динамика частот инструментальных ответов обезьяны К. на цветовые стимулы в серии с пурпурным УС; *б*, *в* — распределение частот инструментальных ответов в первом и последнем опытах соответственно. Частоты на УС вычислены для сочетаний со всеми ДС

2. Перцептивное пространство равноярких цветовых стимулов у обезьян

Для выявления перцептивного пространства равноярких цветовых стимулов из частот инструментальных ответов составляли матрицы смешения размерностью 9×9 , столбцы которых соответствовали ДС, а строки — стимулам, используемым в данной серии как УС (табл. 18, 19).

Частоты, из которых составлялись данные матрицы, усреднялись по двум-трем последним опытам в каждой серии, то есть на стадии градиента генерализации. Таким образом, в данных матрицах каждый стимул представлялся вектором-столбцом частот ответов. На основе этих матриц

Таблица 18
Матрица смещения, составленная из частот (%) инструментальных реакций обезьяны В. на ДС разного цвета (столбцы) при их предъявлении в паре с УС

Частоты усреднены на стадии градиента генерализации в соответствующих сериях (строки)

Условный стимул (УС)	Дифференцировочные стимулы (ДС)										
	красный	оранжевый	желтый	желто-зеленый	зеленый	сине-зеленый	синий	пурпурный	белый		
красный	—	26,6	20,4	0,0	0,0	0,0	7,5	19,4	12,0		
оранжевый	16,0	—	26,5	5,0	6,7	0,0	1,6	7,2	9,6		
желтый	8,2	21,9	—	31,2	12,9	5,9	0,0	3,0	11,8		
желто-зеленый	9,8	7,8	30,6	—	20,0	9,8	3,0	0,0	16,0		
зеле-ный	2,0	1,5	22,4	21,0	—	19,6	9,1	1,5	12,0		
сине-зеленый	8,0	0,0	4,2	13,6	25,8	—	20,0	8,7	29,4		
синий	7,8	0,0	2,0	6,2	16,1	23,5	—	18,8	18,9		
пурпурный	13,0	11,1	4,2	0,0	6,5	4,4	13,8	—	8,3		
белый	10,4	12,3	14,6	12,5	19,4	23,4	9,2	14,9	—		

Примечание. В строках матрицы пропущены частоты реакций на УС, поскольку они принимают различные значения при сочетании УС с каждым из ДС в отдельности.

Таблица 19
Матрица смешения, составленная из частот (%) инструментальных реакций обезьяны К. на ДС разного цвета (столбцы) при их предъявлении в паре с УС

Частоты усреднены на стадии градиента генерализации в соответствующих сериях (строки)

Условный стимул (УС)	Дифференцировочные стимулы (ДС)										
	красный	оранжевый	желтый	желто-зеленый	зеленый	сине-зеленый	синий	пурпурный	белый		
красный	—	37,3	9,8	3,9	2,1	0,0	7,3	32,1	7,5		
оранжевый	25,0	—	19,6	13,2	4,1	0,0	1,8	15,9	9,6		
желтый	14,6	29,9	—	36,4	10,6	1,3	1,9	4,9	13,5		
желто-зеленый	2,6	11,8	29,4	—	19,1	12,8	3,5	1,2	15,7		
зеленый	2,6	3,9	13,7	31,2	—	24,7	8,8	2,5	11,5		
сине-зеленый	7,5	1,3	2,0	14,5	17,0	—	26,3	13,6	23,5		
синий	13,2	2,6	0,0	6,8	13,3	37,3	—	33,3	15,4		
пурпурный	20,5	11,8	3,9	1,3	2,1	11,8	17,9	—	5,8		
белый	14,6	13,2	11,8	14,5	10,4	22,4	14,0	13,4	—		

Примечание. В строках матрицы пропущены частоты реакций на УС, поскольку они принимают различные значения при сочетании УС с каждым из ДС в отдельности.

вычислялись матрицы попарных корреляций между векторами, представляющими стимулы. Корреляционные матрицы обрабатывались методом факторного анализа для выявления базисных осей сенсорного пространства равноярких цветов. В результате обработки матриц корреляций для двух обезьян методом факторного анализа выделено по три значимых фактора, определяющих 81–86% дисперсии экспериментальных данных. Собственные значения этих факторов, их вклады в общую дисперсию, а также накопленная дисперсия представлены в табл. 20. Факторные нагрузки (координаты) стимулов в выявленном трехмерном пространстве представлены в табл. 21 и 22.

Таблица 20

Характеристики факторов, составляющие базис перцептивного пространства равноярких цветов у обезьян

	Параметр	Факторы		
		1	2	3
Обезьяна В.	Собственное значение	3,60	2,70	1,05
	Дисперсия (%)	40,0	29,5	11,5
	Накопленная дисперсия (%)	40,0	79,5	81,0
Обезьяна К.	Собственное значение	3,50	3,00	1,20
	Дисперсия (%)	39,0	34,0	13,0
	Накопленная дисперсия (%)	39,0	73,0	86,0

Таким образом, сенсорные пространства равноярких цветовых стимулов у обезьян оказались трехмерными. Незначительная вариация длин радиусов-векторов (с коэффициентами вариации 0,068 и 0,052, табл. 21, 22) подтверждает минимальную трехмерную конфигурацию пространства стимулов и означает, что все цветовые точки располагаются в тонком слое на поверхности трехмерной сферы.

На рис. 26 и 27, *слева* представлены проекции стимульных точек на плоскость x_1x_2 , образованную осями x_1 и x_2 перцептивного цветового пространства обезьян.

Стимульные точки располагаются на данной плоскости в соответствии с расположением цветов на круге Ньютона. Так, красный и зеленый стимулы располагаются на противоположных концах оси x_1 , а желтый и синий — на противоположных концах оси x_2 , ортогональной оси x_1 . Такая конфигурация точек дает основание для интерпретации двух факторов, представленных данными осями, как двух цветооппонентных красно-зеленого

Таблица 21

Координаты стимулов и длины их радиусов-векторов в трехмерном перцептивном пространстве равноярких цветов у обезьяны В.

Стимул	Координаты стимулов			Радиус-вектор
	x_1	x_2	x_3	
Красный	0,930	0,229	-0,052	0,959
Оранжевый	0,420	0,818	-0,140	0,930
Желтый	-0,409	0,640	-0,174	0,779
Желто-зеленый	-0,508	0,711	-0,036	0,875
Зеленый	-0,483	0,357	0,627	0,868
Сине-зеленый	-0,215	-0,646	0,523	0,858
Синий	-0,139	-0,695	0,679	0,982
Пурпурный	0,666	-0,621	-0,029	0,911
Белый	-0,055	-0,088	0,917	0,923
Коэффициент вариации				0,068

Таблица 22

Координаты стимулов и длины их радиусов-векторов в трехмерном перцептивном пространстве равноярких цветов у обезьяны К.

Стимул	Координаты стимулов			Радиус-вектор
	x_1	x_2	x_3	
Красный	0,815	0,143	-0,289	0,877
Оранжевый	0,637	0,600	-0,225	0,903
Желтый	0,013	0,852	-0,149	0,865
Желто-зеленый	-0,674	0,579	-0,194	0,910
Зеленый	-0,775	0,317	0,549	1,000
Сине-зеленый	-0,499	-0,818	-0,019	0,959
Синий	0,039	-0,748	0,532	0,919
Пурпурный	0,749	-0,485	0,223	0,919
Белый	-0,007	-0,168	0,984	0,998
Коэффициент вариации				0,052

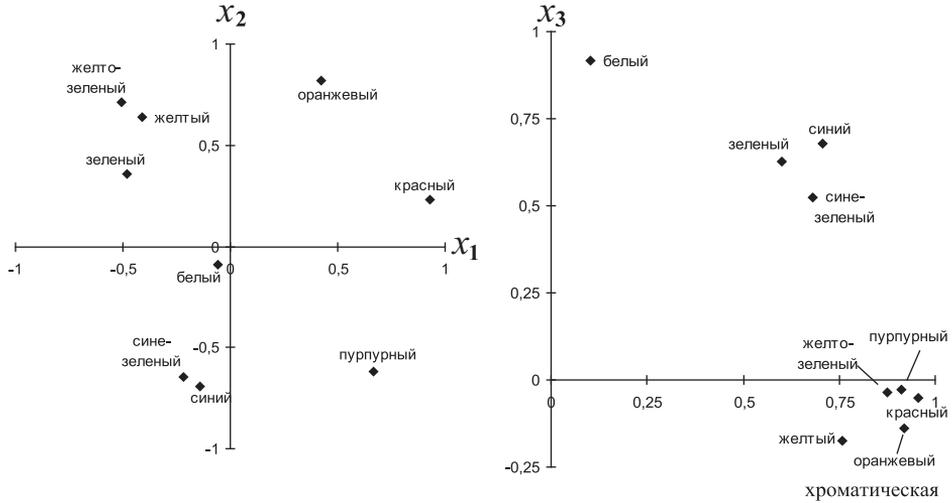


Рис. 26. Проекция стимульных точек на две плоскости трехмерного пространства равноярких цветов у обезьяны В.

Слева — проекция на плоскость, образованную цветоопонентными осями (x_1 и x_2); справа — проекция на плоскость, образованную обобщенной хроматической ($\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$) и ахроматической (x_3) осями

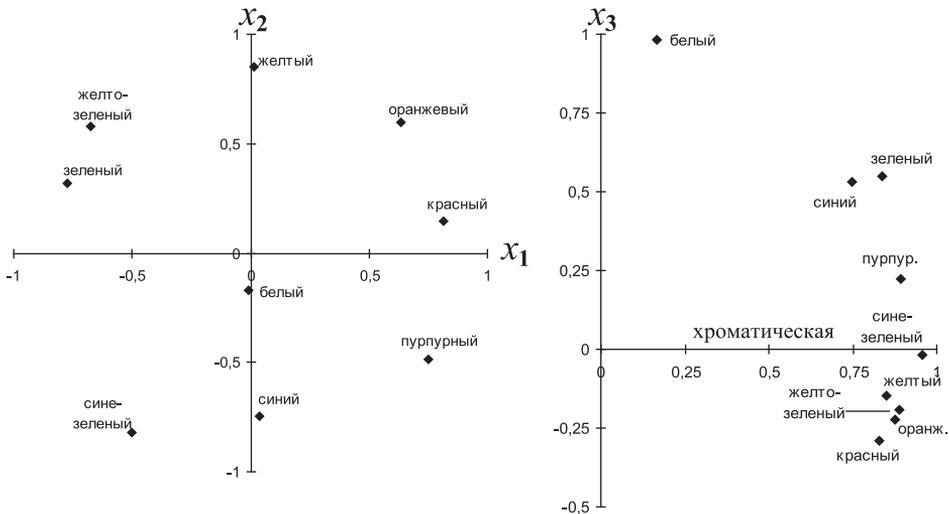


Рис. 27. Проекция стимульных точек на две плоскости трехмерного пространства равноярких цветов у обезьяны К.

Слева — проекция на плоскость, образованную цветоопонентными осями (x_1 и x_2); справа — проекция на плоскость, образованную обобщенной хроматической ($\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$) и ахроматической (x_3) осями

и сине-желтого каналов. Стимулы, образованные смешением первичных цветов, располагаются в проекции x_1x_2 между компонентами, из которых они образованы. Так, пурпурный цвет, получаемый смешением красного и синего, располагается на плоскости x_1x_2 между этими стимулами, а сине-зеленый стимул располагается между первичными синим и зеленым. Белый стимул, образованный смешением красного, зеленого и синего, располагается в центре цветовой плоскости.

Для исследования распределения стимулов в направлении оси x_3 строили проекцию стимульных точек на плоскость, образованную этой осью и комбинированной осью $\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$, координата на которой численно соответствует длине радиусов-векторов стимульных точек на плоскости x_1x_2 и отражает вклад цветоопponentных каналов в конфигурацию стимулов. Стимульные точки располагаются в такой проекции на дуге окружности (рис. 26, 27, *слева*). Максимальное значение координаты белого стимула по оси x_3 позволяет рассматривать эту ось как отражающую степень ахроматичности, интерпретируемой как свойство белизны. При этом координата белого стимула на комбинированной хроматической оси близка к нулю. Свойство ахроматичности, представленное в цветовом пространстве осью x_3 , коррелирует со спектральной чистотой (табл. 6). На другой стороне дуги располагаются стимулы, характеризующиеся большими значениями спектральной чистоты. Стимулы с промежуточными значениями спектральной чистоты располагаются между двумя крайними положениями. Исключение составляет синий цвет, характеризующийся высокой спектральной чистотой и относительно высоким значением координаты по оси x_3 .

Таким образом, угол в координатах этих осей увеличивается с увеличением ахроматичности (белизны) и, соответственно, с уменьшением хроматичности. В условиях, когда цветовые стимулы подравнены по субъективной яркости, влияние яркости на свойство насыщенности значительно уменьшается, и насыщенность главным образом определяется свойством ахроматичности, то есть степенью сходства цвета с белым (серым), которое обратно пропорционально спектральной чистоте. Таким образом, угол, образованный радиусами-векторами стимульных точек на данной плоскости, может интерпретироваться как насыщенность цветовых стимулов.

Подравнивание цветовых стимулов по воспринимаемой яркости приводит к тому, что перцептивное пространство таких стимулов у обезьян имеет трехмерную конфигурацию. Три выделенных фактора определяют более 80% дисперсии экспериментальных данных у обоих животных, что позволяет считать трехмерность полученного пространства стимулов минимальной размерностью. Незначительная вариация длин радиусов-векторов (коэффициенты вариации 0,068 и 0,052, табл. 21, 22) подтверждает минимальную трехмерную конфигурацию пространства равноряких стимулов

и означает, что все цветовые точки располагаются в тонком слое на поверхности трехмерной сферы.

3. Сравнительная характеристика перцептивных пространств равноярких цветовых стимулов у карпов и обезьян

3.1. Сферичность трехмерного пространства равноярких цветовых стимулов

Выявленные пространства равноярких цветовых стимулов у карпов и обезьян оказались трехмерными. Вклад в общую дисперсию трех выделенных факторов составлял 81–86%. Высокие значения относительной части от общей дисперсии свидетельствуют о достаточности трехмерной модели для описания различий для равноярких цветовых стимулов. Длины радиусов-векторов стимульных точек в трехмерном пространстве варьировали незначительно, о чём свидетельствуют низкие значения коэффициентов вариации их усредненных величин (табл. 16, 17, 21, 22). Для всех выделенных пространств длины радиусов-векторов варьировали незначительно — коэффициенты вариации составляли 0,10–0,11 для карпов и 0,05–0,07 для обезьян. Малые значения коэффициентов вариации означают, что стимулы в пространстве располагаются в тонком слое на сферической поверхности. Таким образом, трехмерные цветовые пространства удовлетворяют свойству сферичности.

3.2. Кодирование цветового тона углом на хроматической плоскости трехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную двумя цветооппонентными факторами, углы радиусов-векторов стимульных точек монотонно связаны с доминирующими длинами волн стимулов и могут рассматриваться как мера воспринимаемых хроматических свойств (рис. 22, 23, 26; 27, *справа*). Доминирующая длина волны определяет такую субъективную характеристику цветовосприятия, как цветовой тон. Углы радиусов-векторов стимульных точек на хроматической плоскости высоко коррелируют с доминирующей длиной волны этих стимулов: коэффициенты линейной корреляции между указанными величинами составляли 0,954 ($p < 0,001$) и 0,975 ($p < 0,001$) для карпов № 5 и № 6 соответственно и 0,970 ($p < 0,001$) и 0,958 ($p < 0,001$) для обезьян В. и К. соответственно. На рис. 28 представлены графики, отражающие линейную связь этих величин.

3.3. Кодирование насыщенности углом, образованным комбинированной хроматической и ахроматической осями трехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную комбинированной хроматической и ахроматической осями трехмерных цветовых пространств карпов (рис. 22; 23, *внизу*) и обезьян (рис. 26, 27, *справа*), точки, представляющие стимулы, располагаются в соответствии с их насыщенностью. При этом большими значениями координат по обобщенной хроматической оси

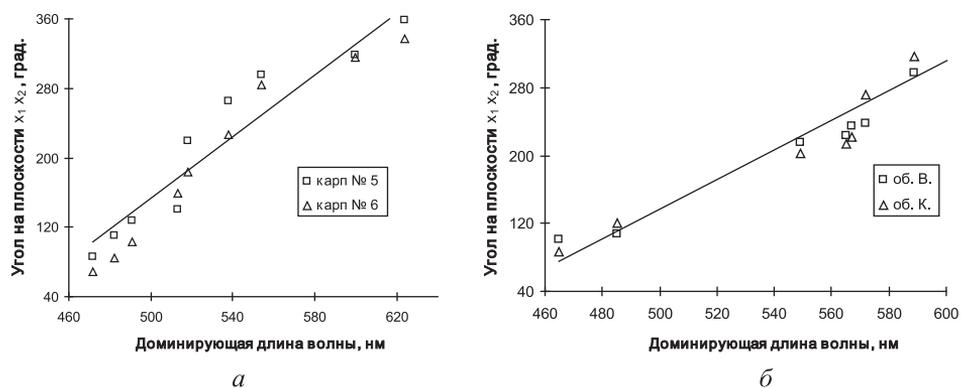


Рис. 28. Связь углов радиусов-векторов стимульных точек на плоскости, образованной цветоопponentными осями трехмерного пространства равноярких цветов у карпов (слева) и обезьян (справа), с доминирующей длиной волны цветowych стимулов

На обоих графиках связь аппроксимирована линейной функцией

$\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$ характеризуются насыщенными стимулы, а большими значениями координат по ахроматической оси x_3 — ненасыщенные стимулы. Объективной мерой насыщенности для широкополосных стимулов является их спектральная чистота (табл. 3, 6). В условиях, когда цветовые стимулы подравнены по субъективной яркости, влияние этого свойства на насыщенность уменьшается.

Коэффициенты линейной корреляции между величиной угла радиусов-векторов стимульных точек на комбинированной плоскости цветового пространства и спектральной чистотой стимулов составляли 0,687 ($p < 0,05$) и 0,641 ($p < 0,1$) для карпов № 5 и № 6 соответственно. Низкие значения как самих коэффициентов корреляции, так и их статистической значимости свидетельствуют об отсутствии линейной связи между величиной угла и спектральной чистотой. Монотонная зависимость этих величин описывается нелинейной функцией. Коэффициенты корреляции для аналогичных показателей у обезьян, вычисленные для всех стимулов, оказались не достоверны (0,628, ($p < 0,1$) и 0,586 ($p < 0,1$)). Однако линейную связь между углом на данной плоскости и спектральной чистотой нарушает только один стимул (синий, 465 нм), характеризующийся высокой спектральной чистотой и низким значением насыщенности в соответствии с проекцией данного стимула на плоскость «насыщенности». После исключения данного стимула из анализа были получены высокие значения коэффициентов корреляции: 0,858 ($p < 0,01$) и 0,813 ($p < 0,05$) для обезьян В. и К. соответственно, что свидетельствует о линейной связи между спектральной чистотой и углом радиусов-векторов стимульных точек на комбинированной плоскости цветового пространства обезьян. Графики, отражающие

связь между спектральной чистотой и величиной угла радиусов-векторов на комбинированной плоскости, приведены на рис. 29.

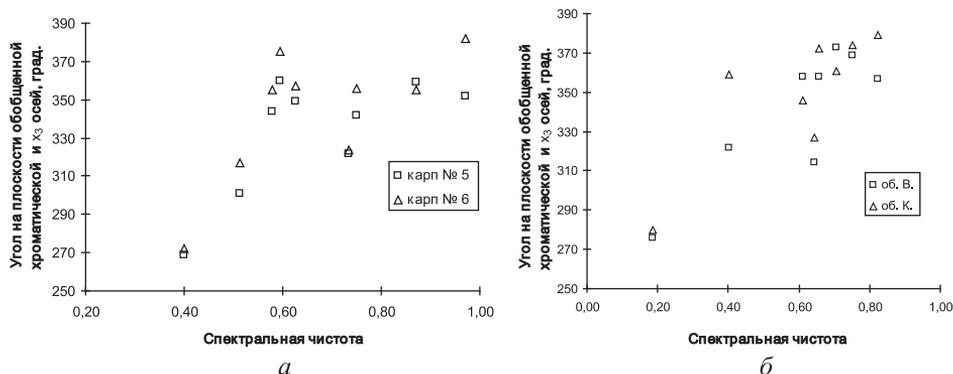


Рис. 29. Связь угла радиусов-векторов стимульных точек на плоскости, образованной обобщенной хроматической ($\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$) и ахроматической (x_3) осями трехмерного пространства равноярких цветов у карпов (слева) и обезьян (справа), со спектральной чистотой цветowych стимулов

Таким образом, насыщенность цветowych стимулов кодируется также двумя координатами, и этому свойству соответствует угол на комбинированной плоскости трехмерного цветowego пространства.

3.4. Корреляция частоты инструментальных реакций со скалярными произведениями между трехмерными векторами, соответствующими стимулам

Проверка соответствия модели, на основе которой выявляется базис перцептивного пространства яркости на основе частот инструментальных реакций животных, состоит в сравнении экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью. С этой целью оценивалась корреляция между полученными в эксперименте частотами инструментальных ответов животных со скалярными произведениями между трехмерными векторами, представляющими стимулы в перцептивных пространствах равноярких цветов у животных. Коэффициенты линейной корреляции между этими величинами составляли 0,849 ($p < 0,001$) и 0,802 ($p < 0,001$) для карпов № 5 и № 6 соответственно и 0,801 ($p < 0,001$) и 0,866 ($p < 0,001$) для обезьян В. и К. соответственно. Корреляционные поля, отражающие связь этих величин, приведены на рис. 30.

Высокая корреляция свидетельствует о том, что скалярные произведения трехмерных векторов, представляющих стимулы в перцептивном цветовом пространстве, линейно связаны с частотами реакций на ДС в сериях с различными УС. Приведенные корреляционные поля позволяют судить об адекватности трехмерной сферической модели для описания надпорого-

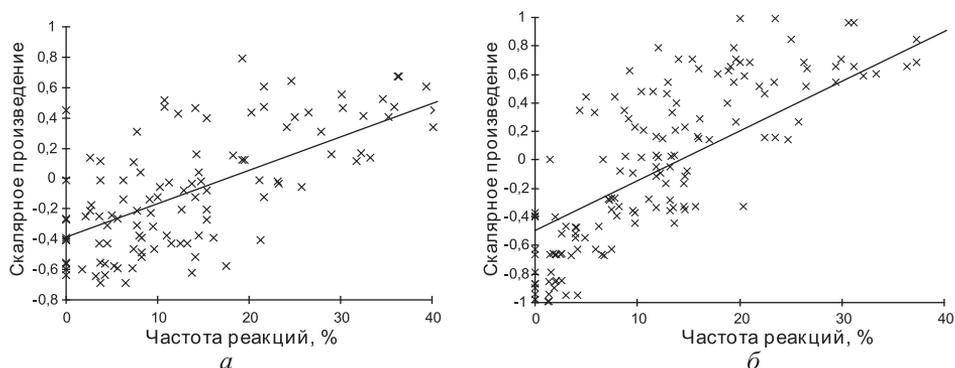


Рис. 30. Связь скалярных произведений между трехмерными векторами, представляющими стимулы в трехмерном пространстве равноярких цветов у карпов (слева) и обезьян (справа), с частотами реакций из соответствующих матриц смешения

На обоих графиках связь аппроксимирована линейной функцией

вых цветовых различий. Чем больше скалярное произведение между векторами, представляющими стимулы, тем ближе расположены в пространстве эти стимулы, и, соответственно, тем больше частота «ошибок» на тот из них, который используется как ДС, в то время как другой используется в данной серии как УС.

Таким образом, принципы анализа, лежащие в основе векторной модели кодирования различий субъективно равноярких цветовых стимулов и используемые для выявления перцептивного цветового пространства, являются адекватными целям данного исследования, что подтверждается совпадением экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью.

Сопоставляя результаты данной части исследования и результаты по четырехмерной структуре пространства цветовых стимулов, различающихся по субъективной яркости (см. ниже разделы 9–10), можно сделать вывод о том, что трехмерное пространство равноярких цветовых стимулов является подпространством общего цветового пространства, кодирующего как цветовые, так и яркостные признаки. Когда сравниваемые раздражители подравнены по субъективной яркости, уровни возбуждения двух каналов кодирования яркости имеют постоянное соотношение. Из-за того, что зрительная система животных характеризуется неодинаковой чувствительностью к различным диапазонам спектра видимого света, субъективно равнояркие цветовые стимулы различаются по физической яркости и вызывают неодинаковую по амплитуде активацию светового (ON) и темнового (OFF) каналов. Однако при этом соотношение возбуждений этих каналов остается постоянным, что формально приводит к редукции двух осей ахроматического пространства в одну, интерпретируемую как свойство близости.

ПРОСТРАНСТВО ЦВЕТОВЫХ СТИМУЛОВ, НЕ ПОДРАВНЕННЫХ ПО ВОСПРИНИМАЕМОЙ ЯРКОСТИ

Раздел 9. Эксперименты на карпах

(Леонова и др., 1994; Латанов, 2010 а, б)

1. Дифференцировки стимулов, различающихся по цветовому тону и воспринимаемой яркости

В экспериментах по дифференцировкам использовали десять цветowych стимулов, не подравненных по воспринимаемой яркости (рис. 3, табл. 1). На двух карпах проведено по восемь серий экспериментов, в каждой из которых вырабатывали инструментальный условный рефлекс по выбору одного из десяти стимулов, предъявляемого в парах с девятью остальными (дифференцировочными). Количество опытов варьировало в различных сериях от четырех до двенадцати в зависимости от способности рыб дифференцировать тот или иной стимул. Примеры кривых обучения приведены на рис. 31 и 32. Анализируя динамику частот реакций на УС и ДС процесс обучения можно разделить на две стадии. На первой стадии начиная со второй серии происходило «переучивание» карпов на следующий УС. Для первого опыта каждой серии на стадии «переучивания» на новый стимул характерны высокие частоты ответов на стимул, подкрепляемый в предыдущей серии (624 нм), а также на стимулы, наиболее близкие к нему по спектральному составу (596, 572 и 564 нм) (рис. 31, а, б). При этом минимальное значение частоты ответов отмечалось для стимула 538 нм, оппонентного стимулу 624 нм.

Обучение дифференцировкам широкополосного стимула с доминирующей длиной волны 507 нм (белого для человека) проходило медленнее, чем в сериях с другими УС (рис. 32). В первом опыте серии с этим УС частота ответов на все стимулы варьировала в диапазоне 15–50%. Снижение относительного числа реакций на ДС в процессе обучения в данной серии происходило значительно медленнее, чем, например, в серии с УС 483 нм. Если при дифференцировках стимула 483 нм (рис. 31, а) уже к 3-му опыту частоты ответов на ДС значительно снижались, то в серии с УС 507 нм это происходило только к 9-му опыту (рис. 32, а).

По мере обучения частоты ответов на ДС снижались и в нескольких последующих опытах незначительно варьировали в определенном диапазоне. Эта стадия классифицировалась как стадия градиента генерализации, когда частоты «ошибочных» ответов на ДС монотонно зависели от степени его отличия от УС. Так, при дифференцировках стимула 483 нм в трех последних опытах чаще всего карпы «выбирали» наиболее близкие к нему по спектральному составу ДС 491 и 503 нм, (23,9 и 21,8% для карпа № 1 соответственно, табл. 23; 29,9 и 18,8% для карпа № 2, табл. 24). ДС 479

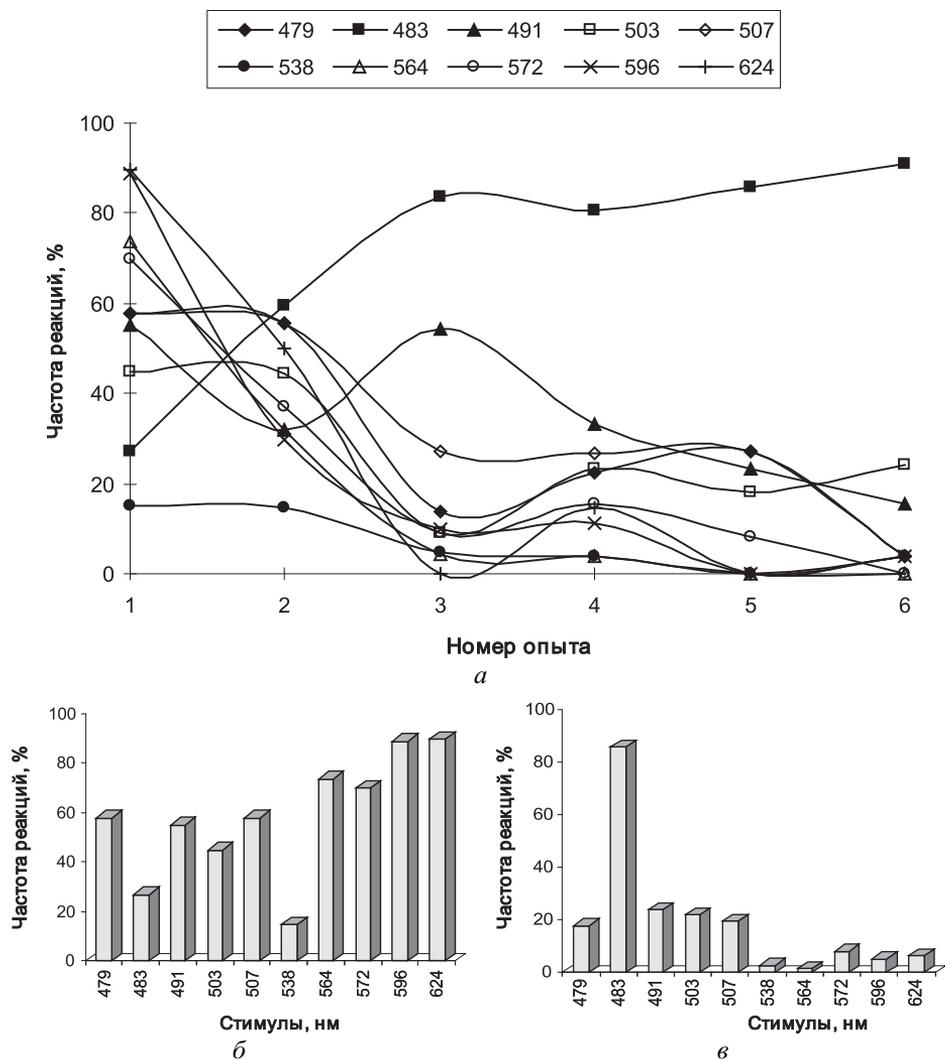


Рис. 31. Частоты инструментальных ответов карпа № 1 на цветовые стимулы в серии с УС 483 нм

a — динамика частот инструментальных ответов, кривые обучения для каждого ДС обозначены доминирующей длиной волны; *б* — распределение частот инструментальных ответов в первом опыте; *в* — то же в трех последних опытах (частоты усреднены). Частоты реакций на УС вычислены для сочетаний со всеми ДС

и 507 нм, в состав которых входит данный УС (первичный синий), вызывали реакции относительно реже.

В серии с УС 507 нм в последних опытах карпы относительно редко «выбирали» стимулы первичных цветов монитора (483, 538 и 624 нм) (рис. 32 А, В; табл. 23, 24), в то время как на более широкополосные (составленные из двух первичных цветов) и, по-видимому, субъективно более

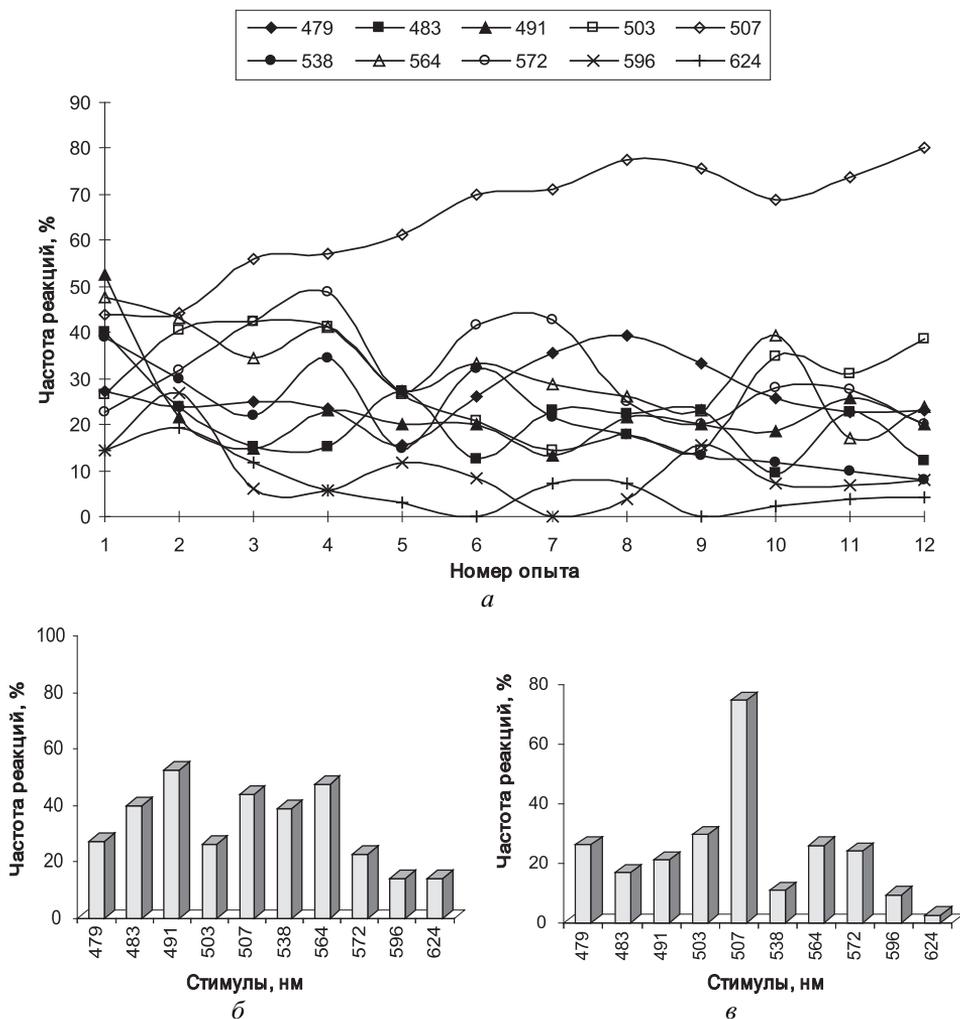


Рис. 32. Частоты инструментальных ответов карпа № 1 на цветные стимулы в серии с УС 507 нм

a — динамика частот инструментальных ответов, кривые обучения для каждого ДС обозначены доминирующей длиной волны; *б* — распределение частот инструментальных ответов в первом опыте; *в* — то же в четырех последних опытах (частоты усреднены). Частоты реакций на УС вычислены для сочетаний со всеми ДС

близкие к широкополосному стимулу 507 нм оба карпа продолжали реагировать с относительно большой частотой (рис. 32 А, В; табл. 23, 24).

Во всех сериях, в которых как УС использовались три стимула, представленные первичными (синим, зеленым и красным) цветами монитора — 483, 538 и 624 нм, а также стимулы 564 и 572 нм, образованные смешением первичных зеленого (538 нм) и красного (624 нм) в разных пропорциях, карпы реагировали с минимальной частотой на стимулы, оппонентные

Таблица 23

Матрица смещения, составленная из частот (%) инструментальных реакций карпа № 1 на ДС (столбцы) при их предъявлении в паре с УС в соответствующих сериях (строки)

Частоты усреднены на стадии градиента генерализации. Стимулы отмечены доминирующими длинами волн

Условный стимул (УС), нм	Дифференцировочные стимулы (ДС), нм									
	479	483	491	503	507	538	564	572	596	624
479	—	8,9	8	0	14,2	2	0	0	4,8	2,1
483	17,8	—	23,9	21,8	19,3	2,5	1,2	7,9	5	6,2
503	6,7	10,5	27,1	—	17,3	16,5	18,8	2,5	3,7	1,9
507	29,4	17,8	19,9	24,5	—	16,3	23,7	29,3	7	3,4
538	5,4	11,1	5,7	9,3	9,3	—	21,8	1,9	5,7	3,7
564	0	0	0	6	7,6	25,5	—	37,9	0	0
572	0	0	6,7	2,7	3,2	16	24,7	—	10,1	2,9
624	17,4	3,2	11	6,4	9,5	1,5	7,9	14,2	31	—

Примечание. В строках матрицы пропущены частоты реакций на УС, поскольку они принимают различные значения при сочетании УС с каждым из ДС в отдельности.

Таблица 24

Матрица смещения, составленная из частот (%) инструментальных реакций карпа № 2 на ДС (столбцы) при их предъявлении в паре с УС в соответствующих сериях (строки)

Частоты усреднены на стадии градиента генерализации. Стимулы отмечены доминирующими длинами волн

Условный стимул (УС), нм	Дифференцировочные стимулы (ДС), нм									
	479	483	491	503	507	538	564	572	596	624
479	—	13	16	0	12,5	4	0	0	4,3	4,2
483	13,4	—	29,9	18,8	12,7	3,2	1,9	4,7	5,8	3,7
503	4,6	6,5	24,6	—	13	11,8	17,1	0	0	2,8
507	26,6	16,7	20,5	24,7	—	14,3	23,6	28,3	6	3,2
538	2,2	4,4	7,7	9,3	10,6	—	21,1	10,9	4,4	1,5
564	0	0	0	7,1	10,7	25,9	—	39,3	0	0
572	0	0	5	4	4,8	9	27	—	9,7	4,4
624	11,6	3,2	6,6	3,8	5,7	2	8,9	12,8	32,2	—

Примечание. В строках матрицы пропущены частоты реакций на УС, поскольку они принимают различные значения при сочетании УС с каждым из ДС в отдельности.

к УС: УС 483 и 479 нм против ДС 564 и 572 нм, УС 538 нм против 624 нм, и наоборот. При этом наибольшая частота «ошибочных» (на ДС) реакций во всех сериях отмечалась для стимулов, в которых какой-либо УС, представленный первичным цветом, использовался как компонент дифференцировочного, и, наоборот, высокая частота реакций отмечалась на ДС, представленный каким-либо первичным цветом, когда данный ДС использовался как компонент смешанного УС.

В начале каждой серии в течение 2–3 опытов возрастало относительное число межсигнальных реакций. В последующих опытах их число постепенно снижалось, что коррелировало с динамикой числа реакций на ДС в серии. Однако полного угашения межсигнальных реакций не отмечалось. Относительное число «отказов», когда карпы не осуществляли какой-либо выбор, также возрастало в начале каждой серии, уменьшаясь практически до нуля в конце серии, что также коррелировало с динамикой числа реакций на ДС.

2. Перцептивное пространство различающихся по цветовому тону и воспринимаемой яркости стимулов у карпов

Данные по выработке дифференцировок представлялись в виде прямоугольной матрицы смешения, составленной из частот усредненных по последним опытам каждой серии на стадии стабилизации инструментальных ответов — «ошибочного» выбора каждого ДС, предъявляемого в паре с УС (табл. 23, 24). В данных матрицах каждый стимул представлен вектором-столбцом, образованным из частот ответов на данный стимул в различных сериях. Вычислив коэффициенты корреляции между векторами, представляющими стимулы, для каждого карпа были получены матрицы корреляций размером 10×10 . Корреляции между векторами, представляющими стимулы, рассматривались как меры стимульного сходства. Такие корреляционные матрицы обрабатывались методом факторного анализа для выявления их собственных векторов, представляющих базис перцептивного пространства этих стимулов.

Теоретически минимальная размерность действительного евклидова пространства определяется числом всех выделенных факторов, но вследствие случайных ошибок и незначительных влияний каких-либо неопределенных условий в экспериментах в решении появляются факторы, вклад которых в общую дисперсию относительно мал. В результате обработки корреляционных матриц методом факторного анализа для каждого карпа выделено по четыре значимых фактора. Собственные значения этих факторов, их вклады в общую дисперсию, а также накопленная дисперсия представлены в табл. 25.

В полученных решениях эти факторы определяли 75–76% дисперсии экспериментальных данных, поэтому для построения сенсорного цветового

Таблица 25

Характеристики факторов, составляющих базис перцептивного цветового пространства карпов

	Параметр	Факторы			
		1	2	3	4
Карп № 1	Собственное значение	2,68	2,3	1,37	1,15
	Дисперсия (%)	26,8	23	13,7	11,5
	Накопленная дисперсия (%)	26,8	49,8	63,5	75
Карп № 2	Собственное значение	2,75	2,36	1,35	1,13
	Дисперсия (%)	27,5	23,6	13,5	11,3
	Накопленная дисперсия (%)	27,5	51,1	64,6	75,9

Таблица 26

Координаты стимулов и длины их радиусов-векторов в четырехмерном перцептивном цветовом пространстве карпа № 1

Стимулы отмечены доминирующей длиной волны

Стимул, нм	Координаты стимулов				Радиус-вектор
	x_1	x_2	x_3	x_4	
479	-0,053	-0,511	0,668	-0,371	0,921
483	-0,111	-0,620	0,081	0,223	0,673
491	0,008	-0,455	0,154	0,823	0,884
503	-0,154	-0,249	-0,335	0,782	0,900
507	-0,273	-0,030	0,616	0,441	0,881
538	-0,393	0,067	-0,588	-0,301	0,772
564	-0,395	0,693	-0,230	-0,047	0,831
572	-0,085	0,826	0,236	-0,026	0,864
596	0,929	0,121	0,065	-0,041	0,940
624	0,948	0,028	-0,051	-0,107	0,956
Коэффициент вариации					0,107

пространства мы ограничились только этими факторами. Факторные нагрузки (координаты) стимулов в выявленном четырехмерном пространстве представлены в табл. 26 и 27.

Содержательная интерпретация выделенных факторов (осей) базируется на анализе проекций представляющих стимулы точек на различные плоскости четырехмерного пространства. Так, в проекции на плоскость, образованную осями x_1 и x_2 (рис. 33), точки, соответствующие стимулам, располагаются в соответствии с кругом Ньютона.

Координаты стимулов и длины их радиусов-векторов в четырехмерном перцептивном цветовом пространстве карпа № 2

Стимулы отмечены доминирующей длиной волны

Стимул, нм	Координаты стимулов				Радиус-вектор
	x_1	x_2	x_3	x_4	
479	-0,090	-0,356	0,796	-0,351	0,944
483	-0,101	-0,647	0,056	0,419	0,779
491	-0,136	-0,427	0,233	0,781	0,889
503	-0,174	-0,047	-0,045	0,774	0,796
507	-0,220	0,212	0,704	0,306	0,870
538	-0,558	0,061	-0,564	-0,361	0,874
564	-0,284	0,768	-0,169	-0,016	0,836
572	0,011	0,776	0,103	-0,068	0,786
596	0,926	-0,040	-0,090	-0,188	0,950
624	0,925	-0,061	-0,136	-0,217	0,962
Коэффициент вариации					0,084

Стимулы длинноволновой (624 и 596 нм) и средневолновой (538 нм) частей спектра располагаются на противоположных концах оси x_1 . Стимулы промежуточной между длинно- и средневолновой (564 и 572 нм) и коротковолновой (483 нм и с доминированием коротковолнового излучения — 479

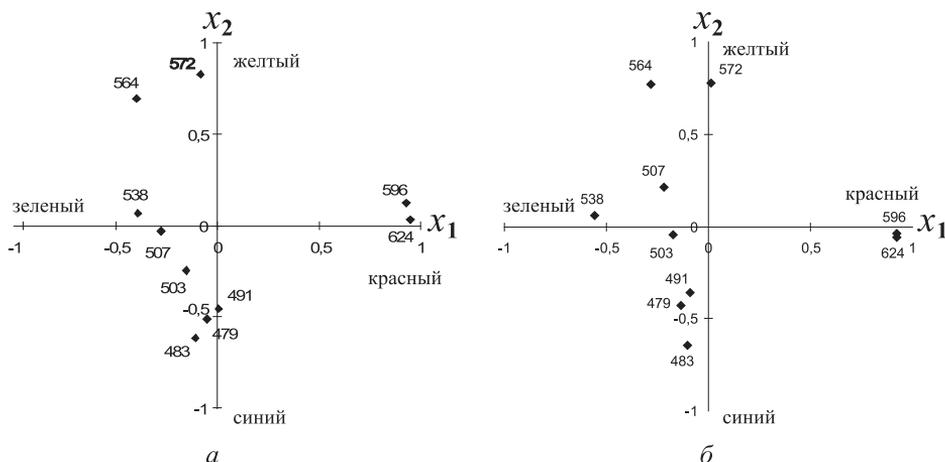


Рис. 33. Проекция стимульных точек на плоскость, образованную цветооппозитными осями четырехмерного цветового пространства карпа № 1 (слева) и карпа № 2 (справа)

и 491 нм) частей спектра — на противоположных концах оси x_2 , ортогональной оси x_1 .

Стимул промежуточной между 572 и 538 нм длины волны (564 нм) располагается на данной плоскости между этими стимулами. Стимул 503 нм, образованный смешением средне- и коротковолновых излучений, располагается между стимулом 538 нм с одной стороны и стимулами коротковолновой части спектра с другой. Широкополосный стимул 507 нм (эквивалентный белому для человека) является средневолновым для карпа и смещен на проекции к стимулу 538 нм.

Все стимулы в проекции на плоскость x_1x_2 располагаются в соответствии с доминирующими длинами волн, рассчитанными на основе цветового треугольника для карпа (рис. 3). Такая конфигурация стимульных точек позволяет интерпретировать факторы, представляющие оси x_1 и x_2 , как цветоопponentные красно-зеленый и желто-синий каналы соответственно, а горизонтальный угол на данной плоскости связан с доминирующей длиной волны стимулов, которая определяет такую субъективную характеристику стимула, как цветовой тон.

Поскольку в данной части исследования стимулы не подравнивались по субъективной яркости, необходимо было оценить используемые стимулы по их эффективности. При использовании монохроматических излучений такую оценку можно произвести на основе литературных данных о спектральной чувствительности костистых рыб, полученных поведенческими методами (Yager, 1967; Neumeier, 1984). Однако при использовании широкополосных стимулов необходимо непосредственно оценить световую эффективность таких стимулов. Результаты по определению световой эффективности описаны выше в разделе 1 (п. 3.2), а относительная эффективность используемых стимулов приведена в табл. 1. Согласно нашим результатам, наименьшей эффективностью характеризуется средневолновый стимул 538 нм. Относительно малыми значениями эффективности характеризовались стимулы, содержащие средневолновые излучения 491, 503, 507 и 564 нм. Эффективность стимулов определяется их физической яркостью, а также чувствительностью карпов к определенному диапазону излучений, составляющих данный стимул. В соответствии с такой оценкой яркостной составляющей цветовых стимулов их эффективность связана с воспринимаемой (субъективной) яркостью.

В проекции стимульных точек на плоскость, образованную осями x_3 и x_4 (рис. 34), наименее эффективный (и, вероятно, субъективно более темный) для карпов стимул 538 нм (показатель эффективности 0,18) располагается на отрицательном полюсе оси x_3 . В направлении по часовой стрелке эффективность стимулов, расположенных практически на дуге окружности, возрастает до 0,51 для стимула 479 нм (табл. 1), который располагается ближе к положительному полюсу оси x_3 .

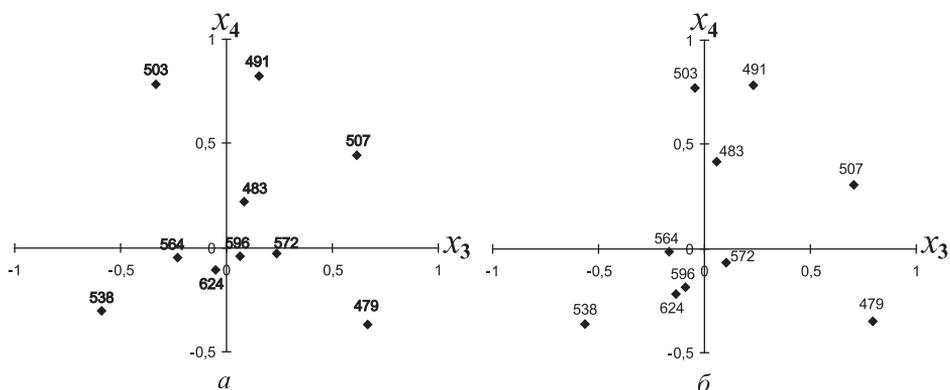


Рис. 34. Проекция стимульных точек на плоскость, образованную ахроматическими осями четырехмерного цветового пространства карпа № 1 (слева) и карпа № 2 (справа)

Наибольшее значение координаты по оси x_4 , ортогональной оси x_3 , имеют стимулы с промежуточной эффективностью 503 нм (0,24) и 491 нм (0,33).

Такое расположение стимулов в соответствии с монотонным изменением их субъективной яркости позволяет рассматривать оси x_3 и x_4 как представляющие соответственно световой и темновой ахроматические каналы. Модель одновременного яркостного контраста (Фомин и др., 1979; Соколов, 1996 в) объясняет биполярную конфигурацию световой оси (x_3) при одновременном предъявлении УС и ДС. Ось x_4 , в соответствии с данной моделью, представляет темновой механизм. Максимальное значение координат по этой оси имеют стимулы промежуточных значений субъективной яркости. В соответствии с такой интерпретацией горизонтальный угол, характеризующий положение стимульных точек на плоскости x_3x_4 , отражает субъективную яркость.

Согласно нашим результатам только часть стимулов располагается на данной плоскости в соответствии с показателем эффективности, отражающим субъективную яркость. Остальные пять стимулов проецируются в область начала координат, два из которых (596 и 483 нм) характеризуются высокой эффективностью, а у остальных трех показатель эффективности составляет 0,24–0,51 (табл. 1). Можно предположить, что ахроматические механизмы не вносят существенного вклада в различение раздражителей, которые характеризуются пренебрежимо малыми значениями координат по ахроматическим (x_3 и x_4) осям. По данным К. Неймеер с соавторами (Neumeuer et al., 1991), при выработке дифференцировок на темный стимул, когда светлый является дифференцировочным (D-серия, по определению К. Неймеер), золотые рыбки «используют» цветовые различия. Напротив, когда у рыб вырабатывают рефлекс на светлый стимул, а темный является дифференцировочным (L-серия, по определению К. Неймеер), животные

«используют» яркостные различия. Такая разная «стратегия» животных может иметь место и в наших исследованиях, поскольку используемые стимулы различаются по яркости. Причем трудность разделения этих «стратегий» увеличивается при использовании в одном опыте сразу девяти ДС разных по спектральному составу и яркости.

С другой стороны, в проекции на хроматическую плоскость стимулы среднекоротковолновой части спектра 479–538 нм занимают локальную область и характеризуются невысокими значениями хроматических координат по сравнению с остальными стимулами. Можно предположить, что относительно малые цветовые различия «компенсируются» включением в процесс дифференцировки раздражителей ахроматических механизмов, что выражается в больших различиях между этими стимулами в координатах ахроматических осей. Для различения остальных стимулов оказывается «достаточно» спектральных различий, в связи с чем ахроматические механизмы практически «не вовлекаются» при дифференцировках этих стимулов.

Несмотря на то, что карпы, по-видимому, используют две «стратегии» при дифференцировках, соотношения частот инструментальных реакций на различные ДС тем не менее содержат информацию о преимущественном включении хроматических механизмов при различении стимулов в диапазоне 564–624 нм и стимула 483 нм. При различении среднекоротковолновых стимулов карпы, видимо, «используют» как хроматические, так и ахроматические свойства стимулов.

В проекции на плоскость x_1x_2 стимулы 483, 564, 572, 596 и 624 нм располагаются ближе к полюсам хроматических осей, а стимулы 503–538 нм — ближе к началу координат (рис. 33). Такое положение стимулов 483, 596 и 624 нм на хроматической плоскости коррелирует с их относительно высокой спектральной чистотой, составляющей 0,69–0,97. Кроме того, стимулы 483 и 596 нм характеризуются также относительно высокой эффективностью (субъективной яркостью). Спектральная чистота цветового стимула определяет такую субъективную характеристику, как его насыщенность. По нашим данным, для некоторых стимулов их спектральная чистота (и, соответственно, насыщенность) оказалась пропорциональна длине радиуса-вектора стимульной точки на хроматической плоскости. Исследования на человеке показали, что насыщенность цвета определяется также и яркостью: с уменьшением яркости цветового стимула его насыщенность уменьшается (Пэдхем, Сондерс, 1978). Низкие значения хроматических координат стимулов 491–538 нм и, соответственно, малые длины представляющих их радиусов-векторов коррелируют с их низкими яркостными показателями (табл. 1), что может обуславливать их низкую насыщенность.

С другой стороны, в проекции на плоскости ахроматических осей x_3x_4 длины радиусов-векторов стимульных точек, напротив, обратно пропорциональны спектральной чистоте (и, следовательно, насыщенности) стимулов

(рис. 34). Если представить длины радиусов-векторов как обобщенные координаты двух хроматических и двух ахроматических осей в плоскостях x_1x_2 и x_3x_4 , вычисленных по формулам $\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$ и $\sqrt{x_3^2 + x_4^2}$ соответственно, четырехмерное пространство преобразуется в плоскость.

В проекции точек на эту плоскость (рис. 35) стимулы располагаются в зависимости от их насыщенности с большими значениями координат по обобщенной хроматической оси для насыщенных (в порядке уменьшения 624, 596, 572, 564 и 483 нм) и с большими значениями координат по обобщенной ахроматической оси для ненасыщенных (в порядке уменьшения 503, 507, 479, 491 и 538 нм) стимулов.

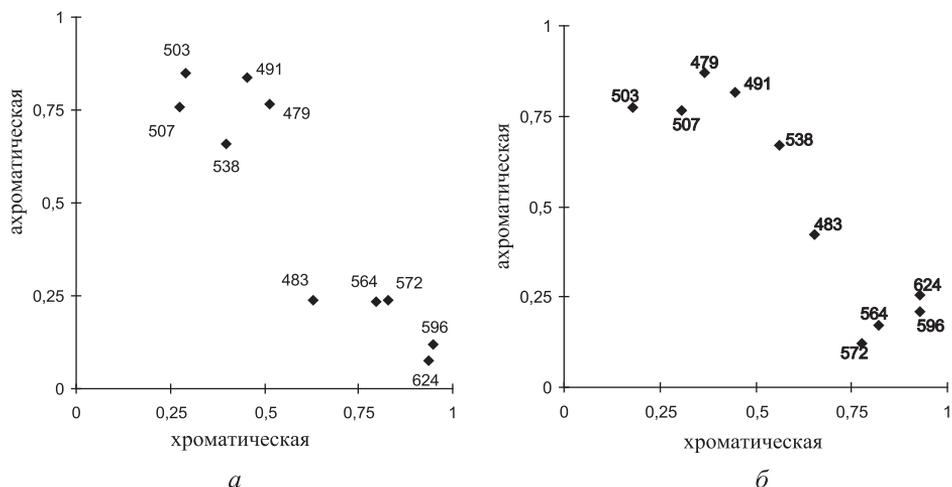


Рис. 35. Проекция стимульных точек на плоскость, образованную обобщенной хроматической и обобщенной ахроматической осями четырехмерного цветового пространства карпа № 1 (слева) и карпа № 2 (справа)

Наименее насыщенный стимул 507 нм (эквивалентный белому для человека) характеризуется высоким значением координаты по обобщенной ахроматической оси и низким значением координаты по обобщенной хроматической оси. У наиболее насыщенных стимулов 596 и 624 нм соотношение данных координат обратное. Смешанные (из первичных цветов) стимулы на данной проекции занимают промежуточное положение. Такая конфигурация стимульных точек на данной плоскости позволяет интерпретировать угол, образованный их радиусами-векторами, как насыщенность стимулов. Малые углы соответствуют наиболее насыщенным стимулам, а с уменьшением насыщенности угол увеличивается и достигает максимума для широкополосного стимула 507 нм.

Таким образом, десять цветовых стимулов, используемых в последовательных сериях дифференцировок как УС, представлены в четырехмерном

перцептивном пространстве карпа, в котором каждая ось соответствует информационным каналам, обеспечивающим различение данных стимулов. Значения радиусов-векторов стимульных точек в четырехмерном пространстве варьировали незначительно (коэффициенты вариации составляли 0,107 и 0,084, табл. 26, 27). Незначительная вариация длин радиусов-векторов стимульных точек означает, что четыре оси перцептивного цветового пространства карпов составляют его минимальную размерность и являются достаточными для описания различения стимулов. В пользу этого утверждения свидетельствует значительное увеличение дисперсии длин радиусов-векторов стимульных точек, вычисленное по трем факторам, коэффициенты вариации при этом составляли 0,288 и 0,344 для карпов № 1 и № 2 соответственно. Малые значения коэффициентов вариации в четырехмерном решении означают, что все стимульные точки располагаются в тонком сферическом слое в четырехмерном евклидовом пространстве.

Раздел 10. Эксперименты на обезьянах

(Латанов и др., 1991, 1997; Latanov et al., 1999; Латанов 2010 а, б)

1. Дифференцировки стимулов, различающихся по цветовому тону и воспринимаемой яркости

В экспериментах по дифференцировкам использовали семь цветовых стимулов разной яркости (табл. 4). На каждой из трех обезьян проведено по семь серий экспериментов, в каждой из которых вырабатывали инструментальный условный рефлекс на один из семи стимулов. Реакции на остальные шесть стимулов (дифференцировочные) не подкреплялись и в процессе обучения вытормаживались. Количество опытов варьировало в различных сериях в зависимости от индивидуальных способностей животных к выработке дифференцировок. Так, с обезьяной Ю. в семи сериях дифференцировок проводилось от 8 до 13 опытов, с обезьяной Ф. — от 3 до 8 опытов, а с обезьяной К. — 4–5 опытов.

Для анализа процесса обучения частоты инструментальных реакций рассчитывались в блоках по 100 стимулов. Каждый блок содержал 33–34 условных и 10–12 каждого из дифференцировочных стимулов. По частотам реакций, рассчитанным в блоках, строились кривые обучения. Примеры кривых обучения приведены на рис. 36–38.

Перед дифференцировками у обезьяны Ю. предварительно вырабатывали рефлекс на УС, который в дальнейшем предъявлялся с дифференцировочными. Поэтому у этого животного в первом же блоке на УС отмечались высокие частоты ответов (рис. 36, а, б; 37, а, б). При этом данная обезьяна часто реагировала на стимул, подкрепляемый в предыдущей серии (синий, рис. 36, а, б, и зеленый, рис. 37, а, б), а также на наиболее близкий к нему

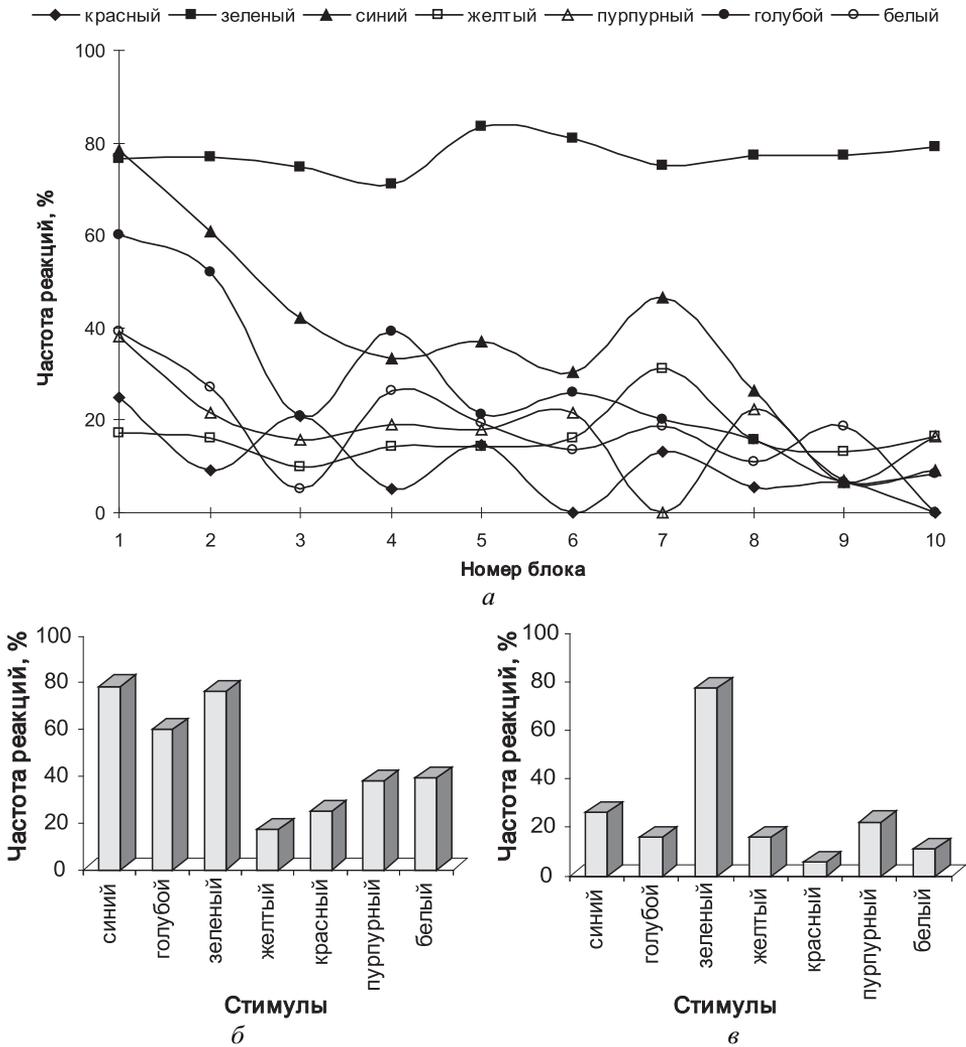


Рис. 36. Динамика частот инструментальных ответов обезьяны Ю. на цветные стимулы в серии с зеленым УС

а — динамика частот инструментальных ответов; *б* — распределение частот инструментальных ответов в первом блоке; *в* — то же в 5–10-м блоках (частоты усреднены по всем блокам)

стимул (голубой, рис. 36, *а*, *б*). В последующих блоках частоты реакций на эти стимулы уменьшались.

В серии с зеленым УС (рис. 36) реакции на ДС не вытормаживаются совсем; начиная с 5-го блока частоты реакций на все ДС варьируют в определенном для каждого стимула диапазоне. Эту стадию выработки дифференцировок можно классифицировать как стадию градиента генерализации. Усредненные по 5–12 блокам (рис. 36, *а*) частоты реакций на каждый ДС

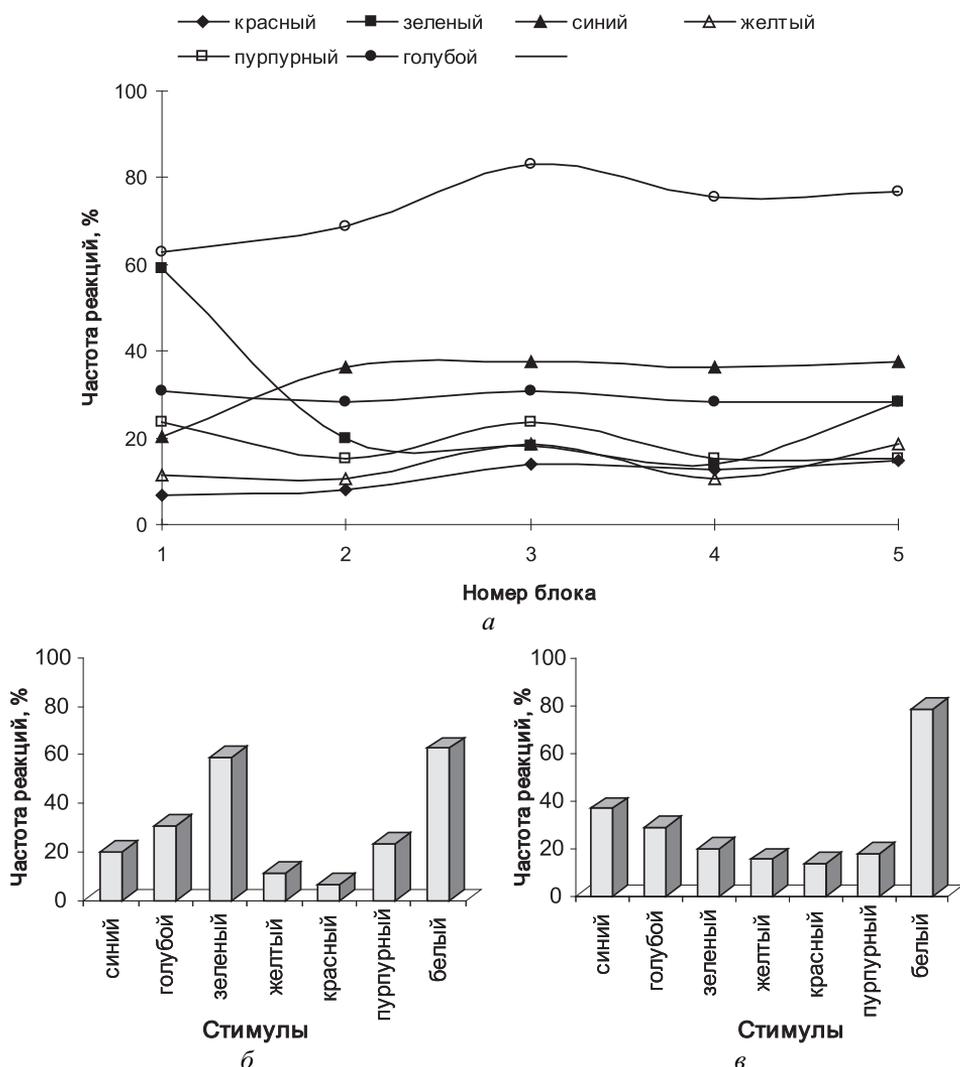


Рис. 37. Динамика частот инструментальных ответов обезьяны Ю. на цветовые стимулы в серии с белым УС

а — динамика частоты инструментальных ответов; *б* — распределение частот инструментальных ответов в первом блоке; *в* — то же в 2–5-м блоках (частоты усреднены по всем блокам)

приведены на диаграмме (рис. 36, *в*). На этой стадии дифференцировок обезьяна реже всего реагировала на красный ДС (табл. 28), оппонентный зеленому УС и, следовательно, наиболее от него отличный. Мы предположили, что частоты «ошибочных» реакций на ДС могут отражать степень его сходства с УС. Наиболее высокие частоты «ошибочных» реакций вызывают голубой (37,7%) и синий (35,5%) (табл. 28).

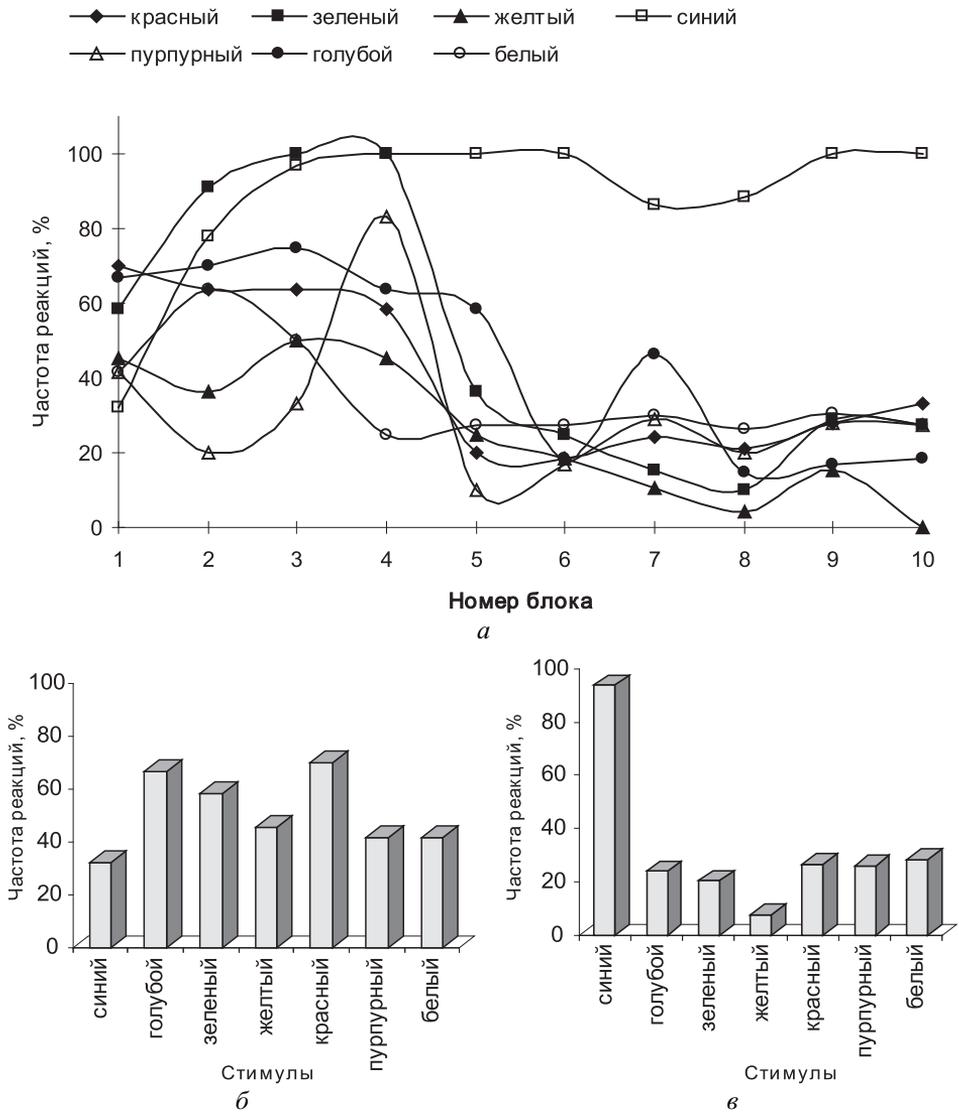


Рис. 38. Динамика частоты инструментальных ответов обезьяны Ф. на цветные стимулы в серии с синим УС

a — динамика частоты инструментальных ответов; *б* — распределение частот инструментальных ответов в первом блоке; *в* — то же в 6–10-м блоках (частоты усреднены по всем блокам)

Поскольку в данной части исследования применяемые стимулы не выровнены ни по воспринимаемой яркости, ни по насыщенности, нельзя исключить того, что различия в частотах реакций на УС и на тот или иной ДС определяются не только их спектральными отличиями. Например, синий ДС, вероятно, имеет сходство с зеленым УС по насыщенности, поскольку

ку первичные цвета монитора «синий» и «зеленый» являются наиболее насыщенными по сравнению со всеми остальными стимулами. Сходство условного зеленого с дифференцировочным голубым определяется тем, что зеленый вместе с синим является компонентом голубого.

В серии с белым УС (рис. 37, *a*) уже начиная со второго блока частоты на каждый ДС стабилизировались в определенном диапазоне (рис. 37, *б*), который предположительно зависел от степени сходства ДС с УС. Высокие частоты «ошибочных» реакций на синий (37%) и голубой (29%), по-видимому, определяются сходством этих стимулов по яркости (табл. 4). Также вероятно некоторое сходство белого УС с голубым (широкополосной смесью зеленого и синего) и по низкой насыщенности, определяемой их низкой спектральной чистотой (рис. 5).

В экспериментах на обезьянах Ф. и К. рефлекс на УС, который в дальнейшем предьявлялся с дифференцировочными, предварительно не вырабатывали. Поэтому в первых четырех блоках на кривых обучения (рис. 38, *a*, *б*) отмечается относительно высокая (более 60%) частота реакций на ДС (красный), который в предыдущей серии использовался как УС. При этом частота на УС возрастала уже во втором блоке. Начиная с 6-го блока частоты реакций на все ДС незначительно варьировали в определенном диапазоне, и эта стадия классифицировалась как стадия стабилизации. Наиболее редко (7,6%) вызывал реакцию желтый ДС (оппонентный УС), в то время как частоты реакций на другие ДС варьировали в диапазоне 20–30%.

По данным экспериментов по дифференцировкам составляли матрицы смещения (табл. 28–30), составленные из частот реакций обезьян на все стимулы (столбцы) в сериях с определенным УС (строки).

Во всех сериях, в которых как УС использовались четыре основных цвета, минимальные частоты реакций отмечались для оппонентных стимулов. Наибольшие частоты «ошибочных» (на ДС) реакций во всех сериях отмечались для стимулов, в которых какой-либо УС первичного цвета использовался как компонент дифференцировочного. И наоборот, высокие вероятности отмечались на ДС какого-либо первичного цвета, когда данный стимул использовался как компонент смешанного УС.

2. Перцептивное пространство различающихся по цветовому тону и воспринимаемой яркости стимулов у обезьян

В матрицах смещения (табл. 28–30) в каждой строке, соответствующей серии дифференцировок с определенным УС, представлены усредненные частоты ответов животных по нескольким блокам, соответствующим стадии градиента генерализации (рис. 36–38). В данных матрицах каждый стимул представлен вектором-столбцом, образованным частотами ответов на данный стимул в различных сериях. За меру сходства между стимулами

Таблица 28

Матрица смешения, составленная из частот (%) инструментальных реакций обезьяны Ю. на предъявляемые стимулы (столбцы) в семи сериях дифференцировок (строки)

Частоты усреднены на стадии градиента генерализации

Условный стимул	Предъявляемые стимулы						
	Красный	Зеленый	Желтый	Синий	Пурпурный	Голубой	Белый
Красный	82,5	13,9	24,3	20,4	28,6	15,1	14,5
Зеленый	7,9	76,1	15,5	35,5	26,1	37,7	16,9
Желтый	28,8	48,8	95,3	17,5	26,8	40,4	26,8
Синий	22,8	12,9	7,8	87,3	25,0	32,1	28,3
Пурпурный	34,6	25,3	31,6	33,6	90,6	31,3	38,2
Голубой	21,4	40,4	44,4	43,6	47,7	80,4	40,0
Белый	13,8	20,2	15,7	37,0	17,9	29,0	78,5

Таблица 29

Матрица смешения, составленная из частот (%) инструментальных реакций обезьяны Ф. на предъявляемые стимулы (столбцы) в семи сериях дифференцировок (строки)

Частоты усреднены на стадии градиента генерализации

Условный стимул	Предъявляемые стимулы						
	Красный	Зеленый	Желтый	Синий	Пурпурный	Голубой	Белый
Красный	88,3	9,9	20,6	20,5	27,0	12,2	12,3
Зеленый	10,2	84,5	15,0	30,8	17,5	36,2	16,8
Желтый	22,6	33,0	92,0	12,2	22,9	33,8	25,2
Синий	26,7	20,4	7,6	93,7	26,1	23,9	28,5
Пурпурный	29,9	22,0	22,2	36,8	94,5	22,7	30,7
Голубой	17,0	43,2	34,6	40,9	41,4	88,5	31,3
Белый	16,0	20,4	33,2	38,1	18,2	39,2	83,4

принимался коэффициент линейной корреляции между векторами (столбцами в матрицах смешения), представляющих стимулы. Матрицы корреляций размером 7×7 обрабатывались методом факторного анализа для выявления их собственных векторов, представляющих базис стимульного пространства.

В результате обработки корреляционных матриц методом факторного анализа для каждой обезьяны выделено по четыре значимых фактора. Собственные значения этих факторов, их вклады в общую дисперсию, а также накопленная дисперсия представлены в табл. 31. Факторные нагрузки (ко-

Таблица 30

Матрица смешения, составленная из частот (%) инструментальных реакций обезьяны К. на предъявляемые стимулы (столбцы) в семи сериях дифференцировок (строки)

Частоты усреднены на стадии градиента генерализации

Условный стимул	Предъявляемые стимулы						
	Красный	Зеленый	Желтый	Синий	Пурпурный	Голубой	Белый
Красный	82,5	8,9	16,1	13,4	26,7	10,4	9,7
Зеленый	6,4	84,6	18,9	31,7	17,2	59,0	20,8
Желтый	14,5	28,4	93,8	11,7	28,4	57,3	46,8
Синий	18,8	19,8	7,3	87,6	24,8	48,5	45,6
Пурпурный	31,0	22,0	21,8	35,6	81,5	20,3	31,2
Голубой	18,9	37,0	47,5	38,6	29,5	84,3	46,9
Белый	9,3	13,1	10,9	29,7	14,5	32,3	78,7

Таблица 31

Характеристики факторов, составляющих базис перцептивного цветового пространства обезьян

	Параметр	Факторы			
		1	2	3	4
Обезьяна Ю.	Собственное значение	1,938	1,751	1,353	1
	Дисперсия (%)	27,7	25	19,3	14,3
	Накопленная дисперсия (%)	27,7	52,7	72	86,3
Обезьяна Ф.	Собственное значение	1,837	1,65	1,319	0,966
	Дисперсия (%)	26,2	23,6	18,8	13,8
	Накопленная дисперсия (%)	26,2	49,8	68,6	82,4
Обезьяна К.	Собственное значение	2,022	1,575	1,274	0,915
	Дисперсия (%)	28,9	22,5	18,2	13,1
	Накопленная дисперсия (%)	28,9	51,4	69,6	82,7

ординаты) стимулов в выявленном четырехмерном пространстве представлены в табл. 32–34.

Содержательная интерпретация выделенных факторов (осей) базируется на анализе проекций представляющих стимулы точек на различные

Таблица 32

Координаты стимулов и длины их радиусов-векторов в четырехмерном перцептивном цветовом пространстве обезьяны Ю.

Стимул, нм	Координаты стимулов				Радиус-вектор
	x_1	x_2	x_3	x_4	
Красный	0,834	0,323	-0,043	0,164	0,911
Зеленый	-0,866	0,324	-0,030	0,152	0,937
Желтый	-0,094	0,793	0,473	-0,197	0,949
Синий	-0,074	-0,931	0,222	-0,025	0,960
Пурпурный	0,051	-0,043	0,053	0,939	0,943
Голубой	-0,438	-0,105	0,528	0,514	0,864
Белый	0,050	0,009	0,933	0,077	0,937
Коэффициент вариации					0,035

Таблица 33

Координаты стимулов и длины их радиусов-векторов в четырехмерном перцептивном цветовом пространстве обезьяны Ф.

Стимул, нм	Координаты стимулов				Радиус-вектор
	x_1	x_2	x_3	x_4	
Красный	0,795	0,254	-0,107	0,141	0,853
Зеленый	-0,878	0,241	-0,060	0,032	0,913
Желтый	-0,015	0,799	0,414	-0,212	0,924
Синий	-0,021	-0,915	0,256	-0,046	0,951
Пурпурный	0,054	-0,071	0,075	0,960	0,967
Голубой	-0,475	-0,052	0,619	0,240	0,818
Белый	0,076	0,014	0,917	-0,001	0,921
Коэффициент вариации					0,059

плоскости четырехмерного пространства. Так, в проекции на плоскость, образованную осями x_1 и x_2 (рис. 39, а–41, а), точки, соответствующие стимулам, располагаются в соответствии с кругом Ньютона.

Красный и зеленый стимулы располагаются на противоположных концах оси x_1 , желтый и синий стимулы — на противоположных концах оси x_2 , ортогональной x_1 . Голубой как смесь синего и зеленого располагается между синим и зеленым, но ближе к центру, чем два компонента, из которых он образован. Белый, а также пурпурный (доминирующая длина волны дополнительного к пурпурному — 555 нм) стимулы на данной плоскости проецируются в область начала координат. Центральное положение пурпурного

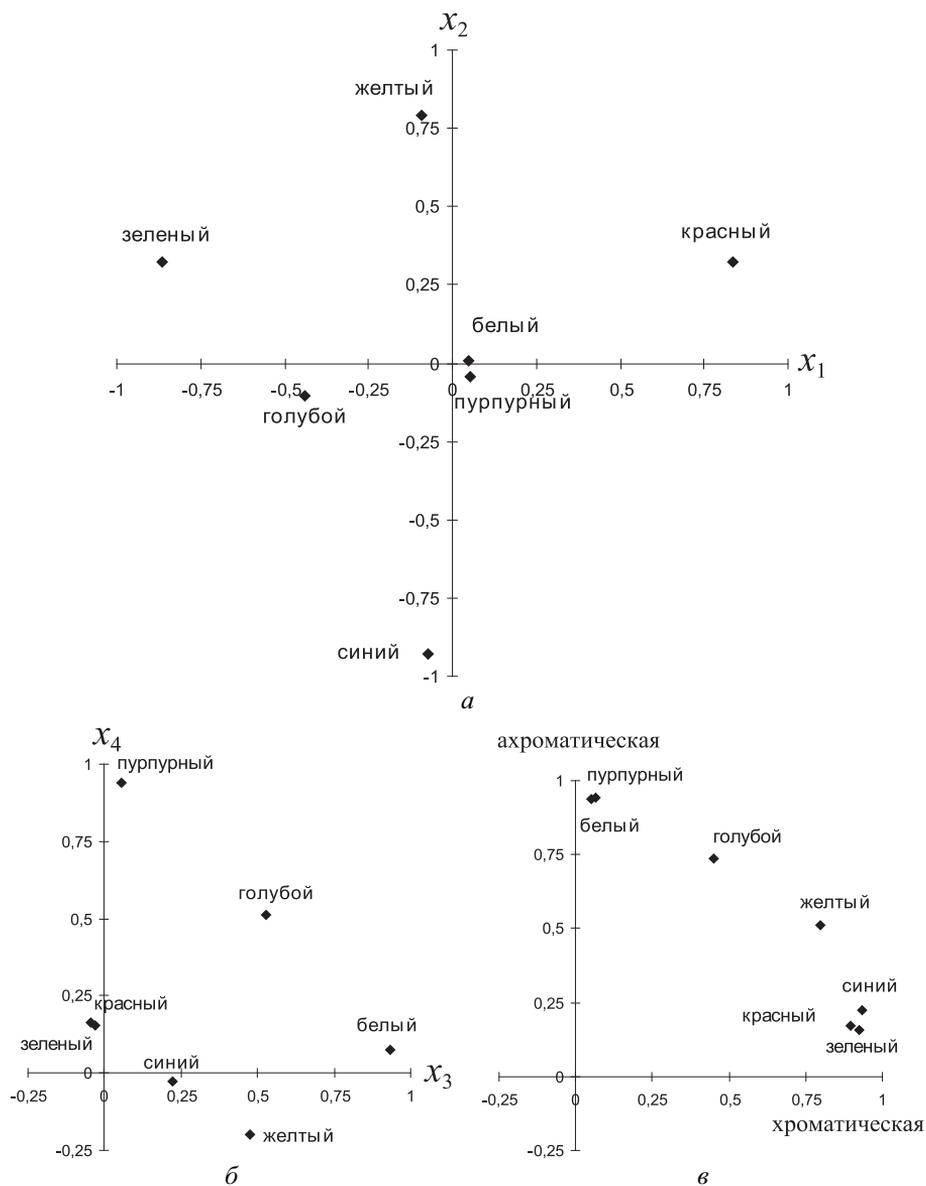


Рис. 39. Проекция стимульных точек на различные плоскости четырехмерного цветового пространства обезьяны Ю.

a — проекция на плоскость, образованную цветоопонентными осями; *б* — проекция на плоскость, образованную ахроматическими осями; *в* — проекция на плоскость, образованную обобщенными хроматической и ахроматической осями

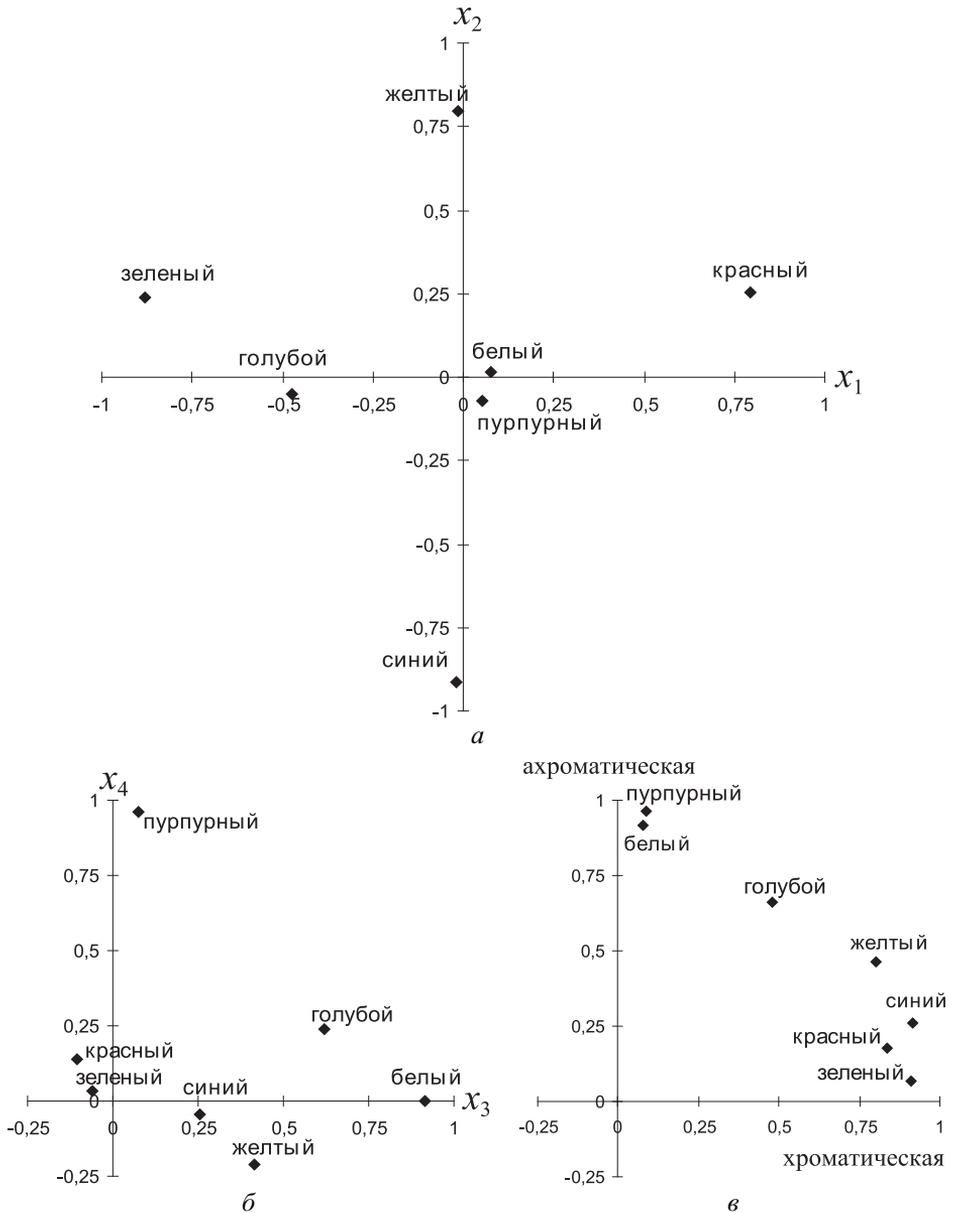


Рис. 40. Проекция стимульных точек на различные плоскости четырехмерного цветового пространства обезьяны Ф.

a — проекция на плоскость, образованную цветоопонентными осями; *б* — проекция на плоскость, образованную ахроматическими осями; *в* — проекция на плоскость, образованную обобщенными хроматической и ахроматической осями

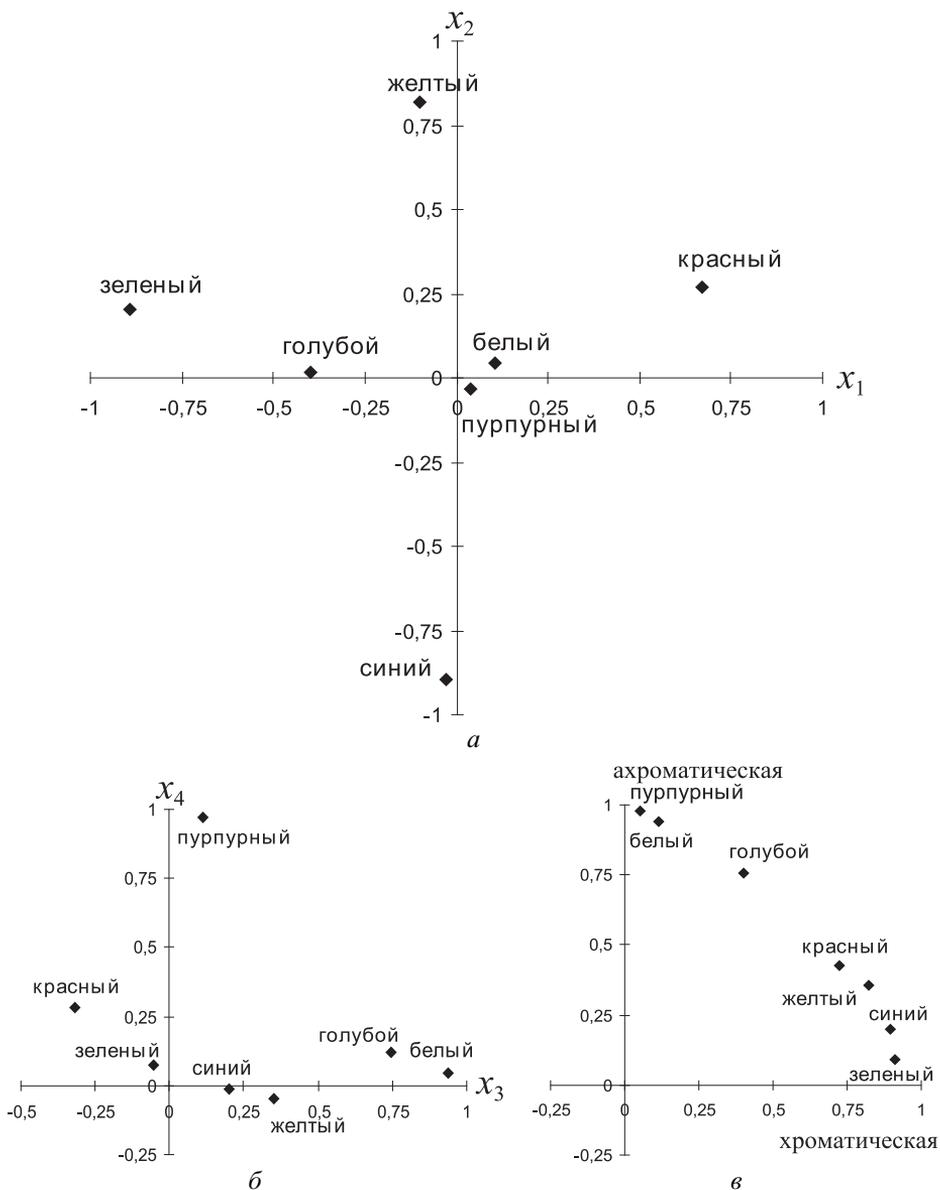


Рис. 41. Проекция стимульных точек на различные плоскости четырехмерного цветового пространства обезьяны К.

a — проекция на плоскость, образованную цветоопонентными осями; *б* — проекция на плоскость, образованную ахроматическими осями; *в* — проекция на плоскость, образованную обобщенными хроматической и ахроматической осями

Координаты стимулов и длины их радиусов-векторов в четырехмерном перцептивном цветовом пространстве обезьяны К.

Стимул, нм	Координаты стимулов				Радиус-вектор
	x_1	x_2	x_3	x_4	
Красный	0,673	0,267	-0,320	0,284	0,841
Зеленый	-0,890	0,201	-0,053	0,075	0,917
Желтый	-0,101	0,818	0,351	-0,048	0,897
Синий	-0,029	-0,897	0,201	-0,014	0,920
Пурпурный	0,038	-0,034	0,114	0,972	0,979
Голубой	-0,399	0,014	0,747	0,123	0,855
Белый	0,104	0,044	0,939	0,043	0,946
Коэффициент вариации					0,054

стимула, возможно, связано с тем, что различие этого стимула было основано не на его цветовых свойствах, а скорее на яркостных, поскольку этот стимул (по субъективным оценкам человека) был темнее, чем все остальные. Такая конфигурация стимульных точек на плоскости x_1x_2 позволяет интерпретировать первые два фактора как цветооппонентные красно-зеленый и желто-синий каналы, а горизонтальный угол на данной плоскости связан с доминирующей длиной стимулов, которая определяет такую субъективную характеристику стимула, как цветовой тон.

В проекции на плоскость, образованную осями x_3 и x_4 (рис. 39, б–41, б), стимулы, представленные первичными цветами — зеленым, красным и синим, а также желтым, проецируются в область начала координат. Можно предположить, что ахроматические механизмы вносят незначительный вклад в различие этих стимулов, поскольку данные стимулы представляют основные цвета и характеризуются большими цветовыми различиями. Из оставшихся трех стимулов наиболее темный для обезьян (и для человека) пурпурный ($0,076 \text{ Вт/м}^2$, табл. 4) располагается вблизи полюса оси x_4 , тогда как наиболее светлый — белый ($0,289 \text{ Вт/м}^2$) — вблизи полюса оси x_3 . Голубой стимул ($0,093 \text{ Вт/м}^2$) занимает промежуточное положение между белым и пурпурным. Субъективно относительно яркий (по оценкам человека) желтый располагается вблизи наиболее светлого белого. Таким образом, максимальную координату по оси x_3 имеет самый яркий белый, а максимальную координату по оси x_4 — самый темный пурпурный.

Оси x_3 и x_4 по своим характеристикам соответствуют яркостному и темновому каналам соответственно. Расположение стимулов на данной проекции в одном квадранте, по-видимому, связано с отсутствием влияния

одновременного контраста, который обуславливает появление отрицательной ветви на оси x_3 , выявленной в аналогичных экспериментах на карпах при одновременном предъявлении дифференцируемых стимулов (раздел 6, п. 2). Такая конфигурация стимульных точек в осях яркостного и темнового каналов позволяет интерпретировать угол на плоскости x_3x_4 (полярная координата радиусов-векторов стимульных точек) как соответствующий субъективной яркости.

В проекции на плоскость x_1x_2 первичные цветовые стимулы и желтый располагаются ближе к полюсам хроматических осей, а голубой, пурпурный и белый — ближе к началу координат (рис. 39, а–41, а). Такое положение стимулов на хроматической плоскости коррелирует со спектральной чистотой (табл. 4), определяемой по диаграмме цветности. Так, спектральная чистота стимулов первой группы составляла 0,75–0,95, тогда как для стимулов второй группы — 0,12–0,48. Спектральная чистота цветового стимула определяет такую субъективную характеристику, как его насыщенность. По нашим данным, спектральная чистота (и, следовательно, насыщенность) оказалась пропорциональна длине радиуса-вектора стимульных точек на хроматической плоскости.

С другой стороны, в проекции на плоскости ахроматических осей x_3x_4 длины радиусов-векторов стимульных точек, напротив, обратно пропорциональны спектральной чистоте (и насыщенности) стимулов (рис. 39, б–41, б). Представляя длины радиусов-векторов в плоскостях x_1x_2 и x_3x_4 , вычисленных по формулам $\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$ и $\sqrt{x_3^2 + x_4^2}$ соответственно, как обобщенные координаты двух хроматических и двух ахроматических осей, четырехмерное пространство преобразуется в плоскость. Проекция точек на эту плоскость (рис. 39, в–41, в) показывает, что стимулы располагаются по дуге в зависимости от насыщенности с большими значениями координат по обобщенной хроматической оси для насыщенных стимулов (красного, синего и зеленого) и с большими значениями координат по обобщенной ахроматической оси для ненасыщенных стимулов — самого яркого белого и самого темного пурпурного. Наименее насыщенные белый и пурпурный стимулы характеризуются высоким значением координаты по обобщенной ахроматической оси и низким значением координаты по обобщенной хроматической оси. У насыщенных стимулов соотношение данных координат обратное. Смешанные голубой и желтый стимулы в данной проекции занимают промежуточное положение между крайними значениями спектральной чистоты и, соответственно, насыщенности. Таким образом, угол, образованный радиусами-векторами стимульных точек на этой плоскости, можно интерпретировать как насыщенность стимулов. Малые углы (в направлении против часовой стрелки относительно обобщенной хроматической оси) соответствуют наиболее насыщенным стимулам, а с уменьшением насыщенности

угол увеличивается и достигает максимума для белого и пурпурного стимулов.

Таким образом, перцептивное пространство цветowych стимулов, не подравненных по воспринимаемой яркости, у обезьян имеет четырехмерную структуру. В таком пространстве каждая ось соответствует информационным каналам, обеспечивающим различие данных стимулов. Значения радиусов-векторов стимульных точек в четырехмерном пространстве варьировали незначительно (коэффициенты вариации составляли 0,035, 0,059 и 0,054, табл. 32–34). Незначительная вариация длин радиусов-векторов стимульных точек означает, что четыре оси перцептивного цветового пространства обезьян составляют его минимальную размерность и являются достаточными для описания различия стимулов. В пользу этого утверждения свидетельствует значительное увеличение дисперсии длин радиусов-векторов стимульных точек, вычисленное по трем факторам, коэффициенты вариации при этом составляли 0,409, 0,382 и 0,376 для обезьян Ю., Ф. и К. соответственно. Малые значения коэффициентов вариации в четырехмерном решении означают, что все стимульные точки располагаются в тонком сферическом слое в четырехмерном евклидовом пространстве.

3. Сравнительная характеристика перцептивных пространств цветowych стимулов разной яркости у карпов и обезьян

3.1. Сферичность четырехмерного пространства цветов разной яркости

Сенсорные пространства стимулов, различающихся по цветовому тону и спектральному составу, у карпов и обезьян оказались четырехмерными. Вклад в общую дисперсию четырех выделенных факторов составлял 82–86% у обезьян и 75–76% у карпов. Высокие значения вклада четырех факторов в общую дисперсию свидетельствуют о достаточности четырехмерной модели для описания различий цветowych стимулов различной яркости. Длины радиусов-векторов стимульных точек в четырехмерном пространстве варьировали незначительно, о чём свидетельствуют низкие значения коэффициентов вариации их усредненных величин (0,107 и 0,084 у карпов, табл. 26, 27; 0,035–0,059 у обезьян, табл. 32–34). Малые значения коэффициентов вариации означают, что стимулы в пространстве располагаются в тонком слое на сферической поверхности. Таким образом, четырехмерные цветowych пространства удовлетворяют свойству сферичности.

3.2. Связь цветового тона с углом на хроматической плоскости четырехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную двумя цветооппонентными факторами, углы радиусов-векторов стимульных точек монотонно связаны с доминирующей длиной волны стимулов, определяющей их цветовой тон, и могут рассматриваться как мера воспринимаемых хроматических свойств (рис. 33, 39, а–41, а). Углы радиусов-векторов стимульных точек на хрома-

тической плоскости высоко коррелируют с доминирующей длиной волны стимулов: коэффициенты линейной корреляции между указанными величинами составляли 0,981 ($p < 0,001$) и 0,955 ($p < 0,001$) для карпов № 1 и № 2 соответственно и 0,973 ($p < 0,005$), 0,966 ($p < 0,005$) и 0,953 ($p < 0,005$) для обезьян Ю., Ф. и К. соответственно. На рис. 42 приведены графики, отражающие связь этих величин.

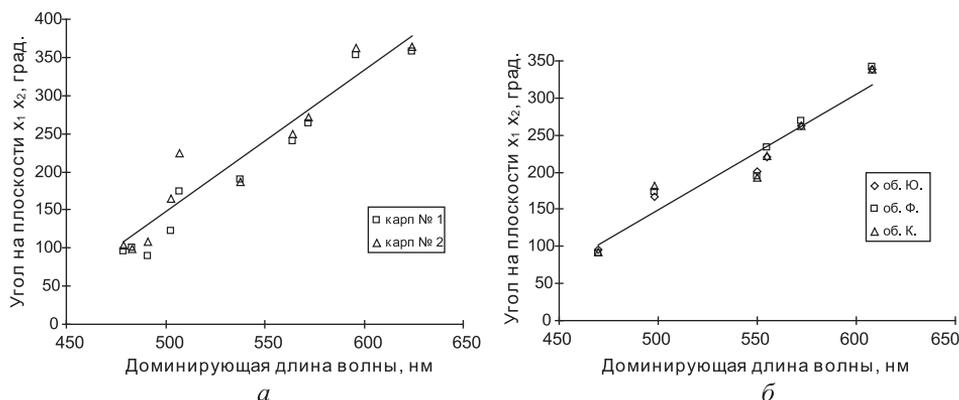


Рис. 42. Связь угла радиусов-векторов стимульных точек на плоскости, образованной цветооппонентными осями четырехмерного цветового пространства карпов (слева) и обезьян (справа), с доминирующей длиной волны цветовых стимулов

На обоих графиках связь аппроксимирована линейной функцией

3.3. Связь субъективной яркости (светлоты) с углом на ахроматической плоскости четырехмерного цветового пространства

Эффективность стимулов, используемых в экспериментах на карпах (табл. 1), оценивалась на основе их световой эффективности, определяемой в специальной части исследования (раздел 1, п. 2). Пронормированная по максимальному значению (для стимула 596 нм) относительная эффективность стимулов рассчитывалась также с учетом их энергетических характеристик. В проекции на ахроматическую плоскость x_3x_4 перцептивного пространства карпов только 5 стимулов из 10 используемых располагаются в соответствии с их эффективностью (рис. 34). Предполагается, что ахроматические механизмы не вовлекаются при различении карпами стимулов, проецирующихся в область начала координат ахроматической плоскости.

Так же, как и у карпов, в проекции на ахроматическую плоскость сенсорного пространства обезьян только 3 стимула из 7 располагались в соответствии с монотонным изменением яркости (рис. 39, б–41, б). Поскольку при использовании спектрально широкополосных стимулов невозможно определить их относительную эффективность без прямой ее оценки поведенческими пороговыми методами, при интерпретации ахроматических

осей x_3 и x_4 мы руководствовались энергетическими характеристиками стимулов.

Углы радиусов-векторов пяти стимульных точек на ахроматической плоскости цветового пространства карпов высоко коррелируют с относительной эффективностью стимулов (табл. 1): коэффициенты линейной корреляции между указанными величинами составляли 0,987 ($p < 0,005$) и 0,969 ($p < 0,01$) для карпов № 1 и № 2 соответственно. Вычисленный суммарно для трех животных коэффициент корреляции между логарифмом яркости трех стимулов и их положением на ахроматической плоскости (углом радиуса-вектора) цветового пространства обезьян составлял 0,971 ($p < 0,001$). На рис. 43 представлены графики, отражающие связь этих величин.

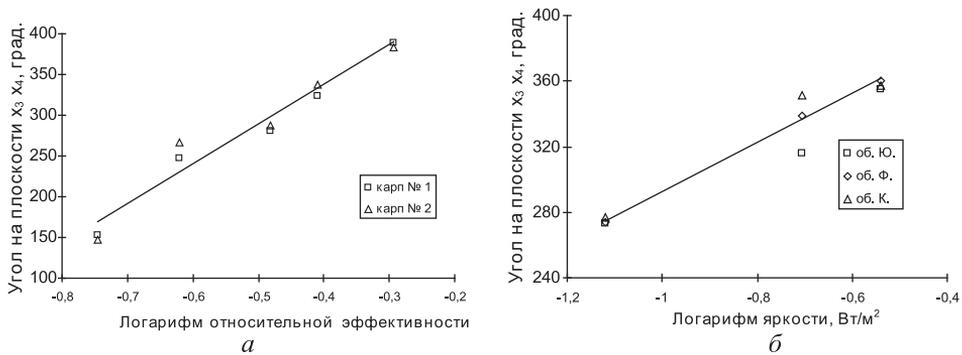


Рис. 43. Связь с яркостью цветовых стимулов угла радиусов-векторов стимульных точек на плоскости, образованной ахроматическими осями четырехмерного цветового пространства карпов (слева) и обезьян (справа).

На обоих графиках связь аппроксимирована линейной функцией. Расчет относительной эффективности стимулов, используемых в экспериментах на карпах, описан в соответствующем разделе методики

Таким образом, углы радиусов-векторов стимульных точек на ахроматической плоскости монотонно связаны с яркостными свойствами стимулов и могут рассматриваться как мера воспринимаемой яркости (светлоты).

3.4. Кодирование насыщенности углом, образованным комбинированными хроматическими и ахроматическими осями четырехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную комбинированными хроматическими и ахроматическими осями четырехмерных цветовых пространств карпов (рис. 35) и обезьян (рис. 39, в-41, в), точки, представляющие цветные стимулы, располагаются в соответствии с их насыщенностью. Цветовые стимулы располагаются по дуге в зависимости от насыщенности с большими значениями координат по обобщенной хроматической оси $\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$ для насыщенных стимулов и с большими значениями координат

нат по обобщенной ахроматической оси $\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$ для ненасыщенных стимулов. Объективной мерой насыщенности для широкополосных стимулов является их спектральная чистота (табл. 1, 4). Однако это свойство также зависит и от длины волны, и от яркости цветовых стимулов.

Физиологическая интерпретации осей (факторов) стимульного пространства основывается на существовании монотонной связи какого-либо стимульного свойства с изменением координаты по какой-либо одной оси или с изменением полярных координат на плоскости. При выработке дифференцировок животные, по-видимому, могут использовать как все стимульные различия одновременно (цветовой тон, светлоту и насыщенность), так и одно или два из них. Если при различении какого-либо стимула животные не используют одно из его свойств, то проекция представляющей этот стимул точки на ось пространства, связанную с данным свойством, нарушает монотонную связь, на которой и базируется интерпретация данной оси.

Например, при дифференцировках некоторых цветовых стимулов, не подравненных по субъективной яркости, карпы могли «использовать» либо цветовой тон, либо воспринимаемую яркость и цветовой тон (раздел 1, п. 1). В аналогичных экспериментах при дифференцировках пурпурного стимула обезьяны, по-видимому, «выделяли» его по низкой субъективной яркости. Поэтому в проекции на цветовой плоскости данный стимул располагался в области начала координат рядом с белым (рис. 39, *а*,—41, *а*), что свидетельствует о незначительной роли цветовых механизмов при различении данного стимула. Напротив, в проекции на ахроматическую плоскость (рис. 39, *б*,—41, *б*) данный стимул отчетливо выделялся по темновой оси, тогда как основные цветооппонентные стимулы в данной проекции располагались в области начала координат, что, по-видимому, связано с вовлечением преимущественно хроматических механизмов при различении этих стимулов. Свойство насыщенности зависит не только от спектральной чистоты стимула, но и от цветового тона (доминирующей длины волны) и яркости стимулов. Поэтому относительно темный пурпурный при средней спектральной чистоте может быть слабо насыщенным, что нарушает монотонность связи между углом радиусов-векторов стимульных точек на комбинированной плоскости и спектральной чистотой стимулов. В этой связи при оценке корреляции мы исключили данный стимул из анализа. При анализе проекций на комбинированную плоскость пространства карпов спектральная чистота стимулов 564, 572 и 596 нм также не соответствует монотонной связи этого свойства с величиной угла на данной плоскости, интерпретируемой как насыщенность. При оценке корреляции эти стимулы также были исключены из анализа.

Коэффициенты линейной корреляции между величиной угла радиусов-векторов стимульных точек на комбинированной плоскости цветового

пространства и спектральной чистотой стимулов составляли 0,818 ($p < 0,05$) и 0,753 ($p < 0,05$) для карпов № 1 и № 2 соответственно и 0,939 ($p < 0,01$), 0,914 ($p < 0,05$) и 0,896 ($p < 0,05$) для обезьян Ю., Ф. и К. соответственно. Графики, отражающие связь между спектральной чистотой и величиной угла радиусов-векторов на комбинированной плоскости, приведены на рис. 44.

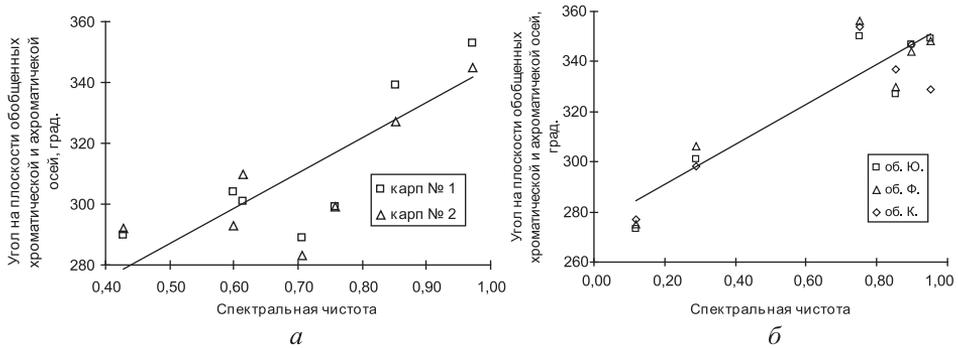


Рис. 44. Связь угла радиусов-векторов стимульных точек на плоскости, образованной обобщенными хроматической и ахроматической осями четырехмерного цветового пространства карпов (слева) и обезьян (справа), со спектральной чистотой цветowych стимулов

На обоих графиках связь аппроксимирована линейной функцией

Таким образом, насыщенность цветowych стимулов кодируется также двумя координатами, и этому свойству соответствует угол на комбинированной плоскости четырехмерного цветового пространства.

3.5. Корреляция частоты инструментальных реакций со скалярными произведениями между четырехмерными векторами, соответствующими стимулам

Проверка соответствия выявленной конфигурации цветового пространства экспериментальным данным состоит в оценке связи (корреляции) частоты реакции на тот или иной стимул, когда он дифференцируется в различных условиях (в сериях с различными условными стимулами) с каким-либо параметром, отражающим степень сходства стимулов в четырехмерном цветовом пространстве. Как показали проведенные исследования, частота реакции на ДС стимул монотонно зависит от степени его сходства с УС.

В соответствии со сферической моделью векторного кодирования сигналов (Соколов, 1996 а) величина ответа командных элементов концептуальной рефлекторной дуги определяется скалярным произведением между вектором возбуждения ансамбля детекторов, конвергирующих на командном нейроне, и вектором связи данного командного нейрона, сформированном в процессе обучения дифференцировкам. Величина ответа командных элементов отражается в частоте ответа животных на тот или иной диффе-

ренцировочный стимул. Согласно модели, каждому стимулу в ЦНС соответствует максимально возбужденный детектор, ответ которого определяется набором возбуждений ограниченного количества отдельных нейронных механизмов, составляющих базис перцептивного пространства.

В процессе выработки дифференцировок какого-либо стимула в результате подкрепления на командном нейроне формируется вектор связи, совпадающий по направлению с вектором возбуждения ансамбля детекторов, который активируется данным стимулом. Поскольку детекторы имеют перекрывающиеся селективные характеристики, каждый стимул в определенной степени возбуждает и другие детекторы. Степень возбуждения каждого детектора определяется сходством предъявляемого стимула со стимулом, который кодируется данным детектором. Вырабатывая в последовательных сериях дифференцировки на различные стимулы, получаем набор векторов связей командного нейрона, которые выражаются в определенном распределении частот инструментальных реакций. Частота реакции на данный стимул зависит от того, насколько вектор возбуждения, вызванный этим стимулом и приходящий на командный нейрон, совпадает по направлению с его вектором связей, то есть определяется скалярным произведением между этими векторами.

В результате факторного анализа из матриц корреляций, вычисленных на основе матриц смещения и отражающих степень сходства между отдельными стимулами, выделяются факторы, составляющие базис перцептивного пространства животных. Каждый фактор соответствует уровню возбуждения определенного нейронного механизма, активирующегося предъявляемыми стимулами. Каждый стимул вызывает специфический набор возбуждений нейронных механизмов, составляющих стимул-специфический вектор. Величина (частота) ответа, в соответствии с моделью, определяется скалярным произведением между векторами возбуждения, вызываемыми условным и дифференцировочным стимулами. При этом вектор возбуждения, соответствующий УС, представляет собой вектор связи гипотетического командного нейрона, сформированный в результате подкрепления данного УС.

Проверка соответствия модели, объясняющей такой способ выявления базиса перцептивного пространства, состоит в сравнении экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью. С этой целью оценивалась корреляция между частотами инструментальных ответов животных, полученными в эксперименте, со скалярными произведениями между четырехмерными (по числу осей пространства) векторами, представляющими стимулы в перцептивных пространствах животных. Коэффициенты линейной корреляции между этими величинами составляли 0,798 ($p < 0,001$) и 0,827 ($p < 0,001$) для карпов № 1 и № 2 соответственно и 0,843 ($p < 0,001$), 0,889 ($p < 0,001$) и 0,876 ($p < 0,001$) для обезьян Ю.,

Ф. и К. соответственно. Корреляционные поля, отражающие связь этих величин, представлены на рис. 45.

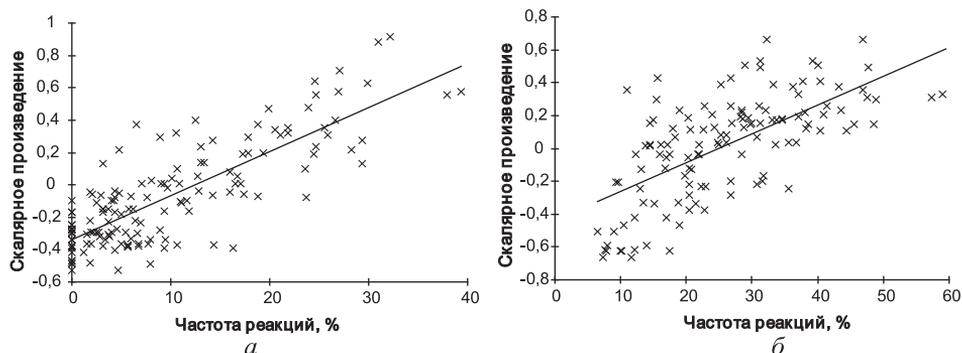


Рис. 45. Связь скалярных произведений между четырехмерными векторами, представляющими стимулы в четырехмерном цветовом пространстве карпов (*слева*) и обезьян (*справа*), с частотами реакций из соответствующих матриц смешения. На графиках приведены данные для всех животных. На обоих графиках связь аппроксимирована линейной функцией.

Относительно высокая корреляция свидетельствует о том, что представляющие стимулы в перцептивном цветовом пространстве скалярные произведения между четырехмерными векторами прямо пропорционально связаны с частотами реакций на ДС в сериях с различными УС, что свидетельствует об адекватности четырехмерной сферической модели для описания надпороговых цветовых и яркостных различий. Чем больше скалярное произведение между четырехмерными векторами, представляющими стимулы, тем ближе эти стимулы расположены в пространстве, и, соответственно, тем больше частота «ошибок» на тот из них, который используется как ДС, в то время как другой используется как УС.

Таким образом, принципы анализа, лежащие в основе векторной модели кодирования стимульных различий и используемые для выявления перцептивного пространства цветовых стимулов разной яркости, являются адекватными целям данного исследования, что подтверждается совпадением экспериментально полученных и предсказанных моделью мер стимульных сходств.

* * *

Методом факторного анализа матриц смешения карпов и обезьян, полученных по данным дифференцировок цветовых стимулов, различающихся по яркости, выявлена четырехмерная структура сенсорных перцептивных пространств этих животных, сходная с той, которая была получена методами прямых оценок и названия цветов у человека. Полученные результаты вступают в противоречие с традиционными взглядами, согласно которым

цветовое зрение трихроматов основано на трех оппонентных каналах, постулированных Герингом, — двух цветовых и одного яркостного. Как показали наши исследования, и у карпов, и у обезьян различение цветовых стимулов разной яркости основано на двух цветооппонентных и двух ахроматических информационных каналах, которым ставятся в соответствие нейронные механизмы, подробно изученные у используемых в экспериментах животных.

ОБЩЕЕ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Частота условно-рефлекторных реакций как мера межстимульных различий

В психофизике в качестве меры различий между стимулами обычно используются вербальные прямые оценки субъективных различий. Используя методы многомерного шкалирования, по таким оценкам выявляют перцептивные пространства, в которых евклидовы расстояния между точками, представляющими стимулы, интерпретируются как субъективные различия. Основным критерием адекватности модели, на которой базируется интерпретация осей перцептивного пространства, является связь между исходными данными (субъективными оценками межстимульных различий) и расстояниями между стимулами в выявленном пространстве. Эта связь оценивается по коэффициенту линейной корреляции между исходными оценками и стимульными различиями, предсказанными моделью (Соколов, Измайлов, 1984; Izmailov et al., 1991). В этих исследованиях коэффициенты корреляций составляли 0,90–0,99, что свидетельствовало о достаточном соответствии структуры выделенных цветовых и яркостных пространств человека исходным субъективным оценкам.

В соответствии с принципом векторного кодирования, лежащим в основе интегративных процессов между афферентной и эфферентной частями концептуальной рефлекторной дуги (Соколов, 1995, 1996 в), выраженная частотой реакций величина поведенческого ответа животных при выработке дифференцировок определяется тем, насколько не совпадает по направлению вектор возбуждения, приходящий на командный нейрон от множества детекторов отдельных стимулов, с направлением его вектора связи, то есть скалярным произведением между этими векторами. При условии постоянной длины векторов возбуждения и связи, в соответствии с условием сферичности модели, амплитуда (частота) реакции определяется косинусом угла между этими векторами.

Проверка соответствия модели, на основе которой выявляется базис перцептивного пространства, состоит в сравнении экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью. С этой целью оценивалась корреляция между частотами инструментальных ответов животных, полученными в эксперименте, со скалярными произведениями между векторами,

представляющими стимулы в перцептивных пространствах животных (Латанов и др., 1997; Латанов, 2010 а, б). Коэффициенты линейной корреляции составляли 0,80–0,93 при высокой достоверности (во всех случаях $p < 0,001$). Относительно высокая корреляция свидетельствует о том, что скалярные произведения векторов, представляющих стимулы в различных перцептивных пространствах, линейно связаны с частотами реакций на ДС в сериях с различными УС. Чем больше величина скалярного произведения между стимул-специфическими векторами, тем ближе расположены в перцептивных пространствах стимулы и, соответственно, тем больше частота «ошибок» на тот из них, который используется как ДС, в то время как другой используется в данной серии как УС.

Таким образом, принципы анализа, лежащие в основе сферической модели кодирования межстимульных различий и используемые для выявления перцептивных пространств, являются адекватными целям данного исследования, что подтверждается совпадением экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью.

2. Сферичность перцептивных пространств цвета и яркости

Сферическая модель отображения сигналов означает, что стимул-специфические векторы возбуждения, представленные активностью отдельных нейронных каналов, составляющих базис перцептивного пространства, равны по длине. Перцептивное пространство соответствует свойству сферичности, если длины радиусов-векторов стимульных точек в данном пространстве варьируют незначительно. В пространствах цвета и яркости, выявленных на основе прямых оценок межстимульных различий у человека (Соколов, Измайлов, 1984; Izmailov et al., 1991), коэффициенты вариации длин радиусов-векторов стимульных точек составляли около 0,08–0,11, что удовлетворяет свойству сферичности. Во всех полученных в данной работе пространствах коэффициенты вариации длины радиусов-векторов, соответствующих стимулам, также варьировали незначительно и составляли 0,02–0,11 (Латанов, 2010а, б). Малый разброс длин радиусов-векторов означает, что стимулы во всех пространствах располагаются близко к поверхности сферы и, следовательно, выявленная размерность перцептивных пространств достаточна для описания межстимульных различий. Таким образом, всё множество воздействующих на зрительную систему сигналов формально можно представить точками на сферической поверхности в пространстве, размерность которого определяется числом параллельно работающих нейронных каналов.

3. Сравнительный анализ перцептивных пространств яркости у животных и человека

В исследованиях на карпах и обезьянах показано, что ахроматическое зрение основано на двух нейронных каналах обработки информации о яр-

кости стимулов. Характер распределения стимульных точек на плоскости ахроматического пространства показывает, что яркость стимула монотонно связана с углом, образуемым радиусом-вектором данного стимула на ахроматической плоскости (рис. 11, 14). Этот угол может рассматриваться как мера воспринимаемой яркости (светлоты). Воспринимаемой яркости (светлоте) ахроматических стимулов соответствует угловая величина, зависящая от угла вектора возбуждения, сформированного из реакций биполярного (оппонентного) и униполярного ахроматических механизмов. Пространства яркости, полученные в данной работе по частотам инструментальных реакций, принципиально совпадают с аналогичным пространством человека, полученного методом многомерного шкалирования прямых оценок яркостных различий (Соколов, Измайлов, 1984). В наших экспериментах стимулы предъявлялись парами, то есть животные «выбирали» УС или ДС стимулы в условиях одновременного контраста. Тормозное реципрокное пространственное взаимодействие между локальными участками анализатора, представленного двумя ON- и двумя OFF-нейронами, определяет оппонентный характер световой оси (Соколов, 1996 в).

Структура ахроматического зрения рассматривается разными авторами как базирующаяся на двух механизмах: оппонентном, представленным «бело-чернокодирующими» (Wh-BI) нейронами (Соколов, 1996 в), или механизмом «светимость — чернота» (luminous-black, Heggelund, 1993), и униполярном, представленным «серокодирующим» (Gr) нейроном (Соколов, 1996в), или механизмом белизны (white-process) (Heggelund, 1993).

На рис. 46 приведены характеристики светового и темнового нейронных каналов в зависимости от яркости стимулов.

Кривая зависимости активности светового канала, представленного осью x_1 , от логарифма яркости стимула совпадает по форме с функцией

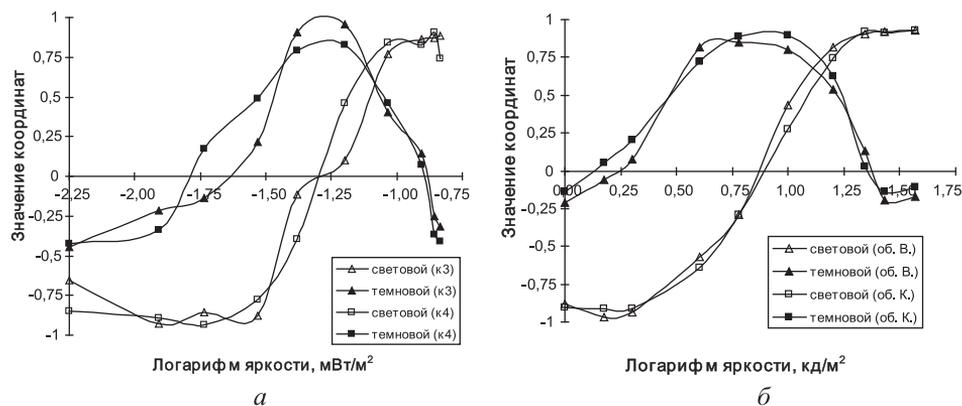


Рис. 46. Зависимость координат стимулов по осям x_1 и x_2 , представляющих соответственно световой и темновой ахроматические каналы пространства яркости у карпов (слева) и обезьян (справа), от логарифма яркости стимулов

оппонентного ахроматического свойства тестового стимула от его контраста с окружающим фоном. Эта функция отражает активность бело-чернокодирующего механизма (Wh-BI; Соколов, 1996 в), или механизма светимости — чернота (luminous-black) (Heggelund, 1993). Согласно двумерным моделям ахроматического зрения (Соколов, 1996 в; Heggelund, 1993) отрицательные значения координат оппонентного канала, представленного осью x_1 , для темных стимулов соответствуют по абсолютной величине уровню возбуждения соседнего локального анализатора, освещенного более ярким светом.

Кривая зависимости активности темного канала, представленного осью x_2 , от логарифма яркости стимула напоминает униполярную функцию свойства тестового стимула от его контраста с окружающим фоном. Эта функция отражает активность серокодирующего механизма (Gr; Соколов, 1996в), или механизма белизны (white-process) (Heggelund, 1993). Максимальная активность этого канала при средних значениях яркости объясняется ослаблением тормозных влияний со стороны оппонентного ахроматического механизма, когда его активность минимальна (Соколов, 1996в; Heggelund, 1993).

Относительно середины диапазона яркости стимулов, используемых в наших экспериментах, негативный участок кривой активности светового канала соответствует более темным, а позитивный — более светлым стимулам. Если аргумент ахроматических функций, представленных на рис. 46, преобразовать из логарифма яркости в модуль контраста между яркостью стимулов и серединой диапазона яркости и инвертировать отрицательные значения координат светового канала, то полученные таким образом новые функции (рис. 47) представляют собой характеристики светового (ON-) и темного (OFF-) нейронных каналов, кодирующих яркостные различия между локальными участками зрительного анализатора.

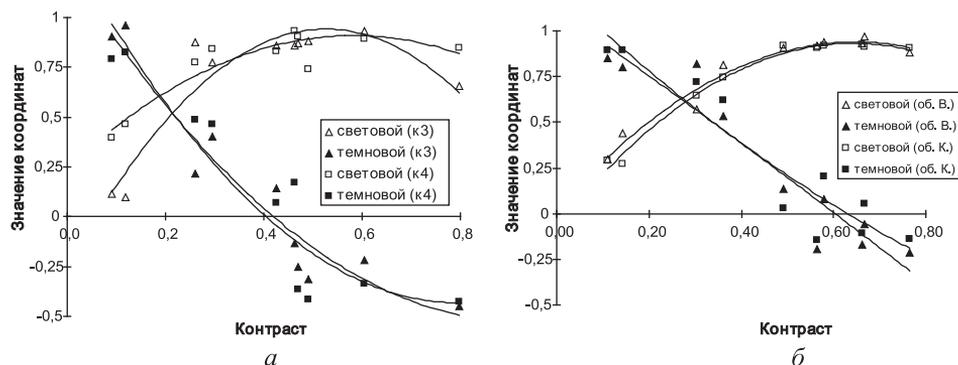


Рис. 47. Функции зависимости светового и темного каналов пространства яркости от контраста яркости стимулов у карпов (слева) и обезьян (справа)

Функции получены в результате преобразования графиков, представленных на рис. 46. Описание преобразования приведено в тексте

Полученные функции совпадают с аналогичными функциями для двух типов ахроматических ГК кошек и обезьян (Shapley, Perry, 1986), а также *B*- и *D*-нейронов зрительной коры кошки (Young, 1973). Аналогичные функции, предсказанные сферической моделью ахроматического зрения (Соколов, Вайткявичюс, 1989), были также получены в результате многомерного шкалирования яркостных различий, выраженных через амплитуду *b*-волны электроретинограммы моллюска и лягушки, и компонента P120 зрительных вызванных потенциалов затылочных и височных корковых областей человека (Измайлов и др., 1998 а). Эти результаты можно рассматривать как нейрофизиологический базис двумерного пространства яркости животных и человека.

Из других млекопитающих двумерная структура ахроматического пространства выявлена также у кроликов с использованием таких же инструментальных дифференцировок (Полянский и др., 1995). В ряде работ описаны градуальные и селективные реакции нейронов зрительной коры кроликов на изменение интенсивности светового стимула, которые могут рассматриваться как нейрофизиологический базис ахроматического пространства этих животных (Латанов и др., 1988; Polyansky et al., 1973).

Ахроматическое зрение рыб, в отличие от млекопитающих, исследовано недостаточно подробно. Однако в некоторых работах (Weiler, Wagner, 1984; Neumeier et al., 1991) показано, что в сетчатке рыб имеются физиологические предпосылки для разделения зрительной системы на цветовой и ахроматический каналы.

4. Сравнительный анализ перцептивных пространств равноярких цветов у животных-трихроматов и человека

На основе матриц смешения, составленных из частот инструментальных ответов карпов (табл. 13, 14) и обезьян (табл. 18, 19) на ДС, у всех животных выделено по три значимых фактора, составляющих базис пространства равноярких цветовых стимулов. В проекции на плоскость, образованную двумя цветооппонентными факторами, углы радиусов-векторов стимульных точек монотонно связаны с цветовым тоном стимулов и могут рассматриваться как мера воспринимаемых хроматических свойств (рис. 22, 23, 26, 27, *слева*). Углы радиусов-векторов стимульных точек на хроматической плоскости высоко коррелируют с доминирующей длиной волны этих стимулов (рис. 28).

На плоскости, образованной комбинированной хроматической осью $\sqrt{x_1^2 + x_2^2}$ и осью x_3 , представляющей третий фактор (рис. 22, 23, 26, 27, *справа*), углы радиусов-векторов стимульных точек отражают свойство насыщенности стимулов. Насыщенность цвета определяется главным образом таким объективным свойством, как спектральная чистота излучения. Эта характеристика цвета, определяемая по диаграмме цветности МКО-31

(рис. 7) для обезьяны и по цветовому треугольнику для карпа (рис. 4), высоко коррелировала с углом радиусов-векторов стимульных точек на данной плоскости (рис. 29).

Интерпретация базисных осей данного сенсорного пространства базируется на многочисленных нейрофизиологических данных по цветовому зрению рыб и приматов. На рис. 48 представлены цветоопponentные функции, полученные по результатам исследования спектральных характеристик БП (a — Черноризов, 1999) и ГоК (b — Измайлов и др., 1989; Черноризов, 1995) карпа и по сферической модели перцептивного цветового пространства карпов (ϵ).

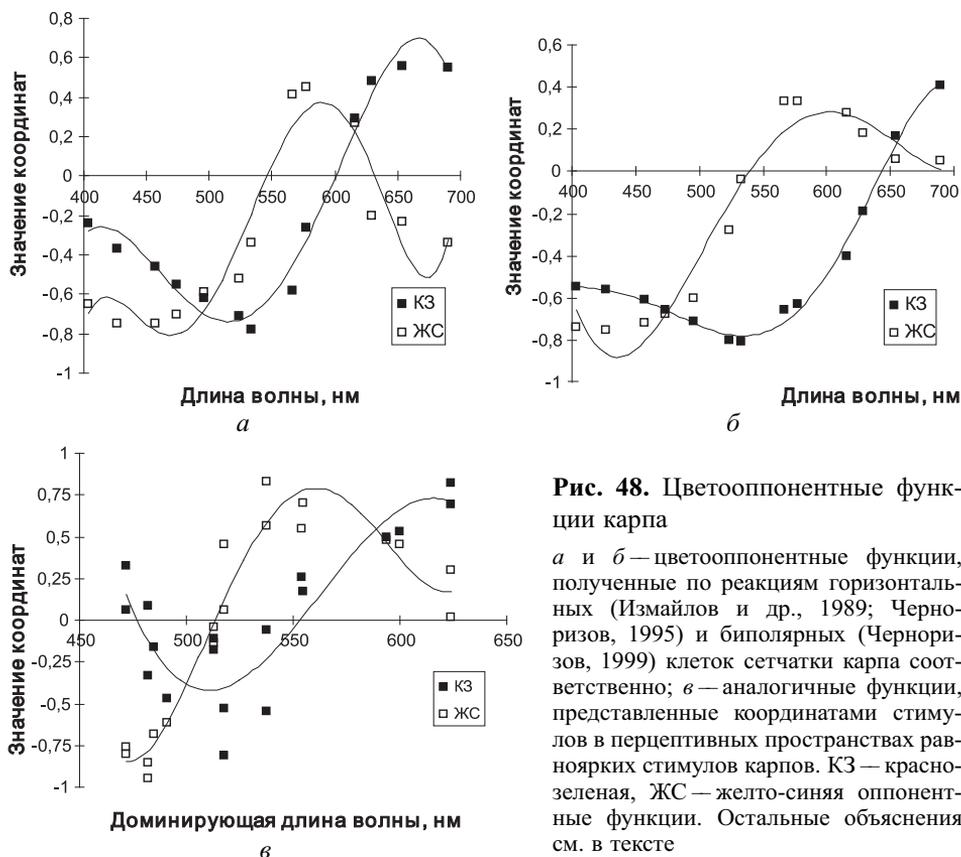


Рис. 48. Цветоопponentные функции карпа

a и b — цветоопponentные функции, полученные по реакциям горизонтальных (Измайлов и др., 1989; Черноризов, 1995) и биполярных (Черноризов, 1999) клеток сетчатки карпа соответственно; ϵ — аналогичные функции, представленные координатами стимулов в перцептивных пространствах равноярких стимулов карпов. КЗ — красно-зеленая, ЖС — желто-синяя опponentные функции. Остальные объяснения см. в тексте

Приведенные цветоопponentные функции показывают хорошее совпадение: свойства цветоопponentных функций, рассчитанных по сферической модели перцептивного пространства карпа, закономерно соотносятся со свойствами спектральных реакций БП и ГоК сетчатки карпа, что является свидетельством об адекватности модели для описания механизмов цветокодирования у карпов.

Мы не можем напрямую сопоставить с соответствующими данными других авторов характеристики насыщенности, рассчитанные по сферической модели перцептивных пространств карпов и обезьян, поскольку практически во всех работах по исследованию цветового зрения используются исключительно монохроматические излучения. При использовании широкополосных стимулов свойство насыщенности находится в обратной зависимости от ширины спектра стимулов (при условии их субъективной равной яркости), что отражается в такой характеристике, как спектральная чистота. Поэтому наименее насыщенным является стимул, составленный из трех первичных цветов монитора (513 нм — для карпов, белый — для обезьян) (рис. 22, 23, 26, 27, *справа*). Более узкие по спектру стимулы, представленные первичными цветами монитора, являются наиболее насыщенными.

Структура перцептивного пространства равноярких цветов у животных-трихроматов оказалась аналогичной структуре пространства равноярких цветов у человека (Соколов, Измайлов, 1984; Izmailov et al., 1991). Причем в указанных работах структура этого пространства не зависела от типа исходных данных: одинаковое решение получалось как с использованием метода называния цветов, так и по прямым оценкам субъективных различий равноярких цветов.

Как показывают наши данные, при уравнивании цветов по субъективной яркости пространство не редуцируется до двух цветооппонентных осей. В решении всегда присутствует третий фактор (ось), по своим свойствам сходный с униполярным механизмом белизны (Heggelund, 1993) ахроматического пространства. С позиций сферической модели цветового зрения (Соколов, Измайлов, 1984; Соколов, 1996 б, 1996 г), в условиях равной яркости стимулов третья ось представляет собой комбинацию уравненных возбуждений светового и темного каналов. Но поскольку зрительная система характеризуется неодинаковой чувствительностью к различным частям видимого спектра, абсолютные значения возбуждений ахроматических каналов и, соответственно, результат их комбинации для разных спектральных композиций будут различны.

В трехмерном пространстве этот механизм связан с таким субъективным свойством, как белизна, обратным свойству спектральной чистоты. Таким образом, в цветовом пространстве присутствует фактор (а в зрительной системе — механизм) для кодирования серо-белых стимулов, которые воспринимаются как собственно цвета в отсутствии яркостного контраста. Так как белый (у обезьян) и широкополосный (513 нм у карпов) стимулы характеризуются высоким, а другие стимулы — более низким значением координаты по оси x_3 , эта ось может интерпретироваться как связанная с насыщенностью. Такая интерпретация согласуется с моделью различения субъективно равноярких цветов, согласно которой не только цветовой тон

определяется двумя евклидовыми координатами, но и изменение цветовой насыщенности также определяется двумя ортогональными направлениями в трехмерном евклидовом пространстве: одно из них представляется радиальным направлением на плоскости x_1x_2 , а другое — направлением оси x_3 (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989; Соколов, 1996). Другими словами, изменение цветового тона характеризуется горизонтальным углом, а насыщенность — вертикальным углом в трехмерном евклидовом пространстве равноярких стимулов.

5. Сравнительный анализ перцептивных пространств стимулов, различающихся по цветовому тону и по яркости, у животных-трихроматов и человека

Исследование ахроматического зрения у карпа и обезьяны показало, что оно является двумерным. С другой стороны, анализ пространства цветов равной яркости обнаружил пространство трех измерений. Можно было предположить, что пространство цветов разной яркости имеет пять измерений. Однако не исключена возможность того, что два ахроматических канала и два хроматических канала образуют систему, размерность которой равна четырем. Чтобы проверить, какое предположение является верным, были проведены эксперименты на карпах и обезьянах, в которых цветовые стимулы не выравнялись по субъективной яркости. Стимулы различного спектрального состава и яркости последовательно использовались в качестве условных и дифференцировочных раздражителей. Выбранный в качестве УС цветовой стимул определенной яркости при правильной реакции на него подкреплялся пищей (карап) или соком (обезьяна). ДС при реакции на них пищей или соком не подкреплялись. При достижении градиента генерализации вводился новый условный раздражитель, и производилось новое обучение. Из частот реакций на УС и ДС составлялись матрицы смещения, которые затем преобразовывались в матрицы корреляций для последующего факторного анализа.

На основе матриц смещения, составленных из частот инструментальных ответов карпов (табл. 23, 24) и обезьян (табл. 28–30) на ДС, у всех животных выделено по четыре значимых фактора (табл. 25–27, 31–34), составляющих базис пространства стимулов, различающихся по цветовому тону и по яркости. В проекции на плоскость, образованную двумя цветооппонентными факторами, углы радиусов-векторов стимульных точек монотонно связаны с цветовым тоном стимулов и могут рассматриваться как мера воспринимаемых хроматических свойств (рис. 33; 39, a , 41, a). Так же, как и в пространстве равноярких цветов, углы радиусов-векторов стимульных точек на хроматической плоскости высоко коррелируют с доминирующей длиной волны этих стимулов (рис. 49).

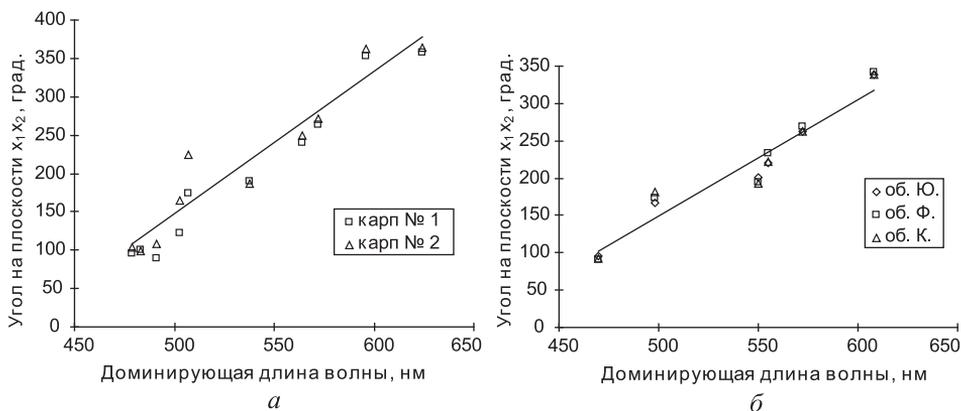


Рис. 49. Связь угла радиусов-векторов стимульных точек с доминирующей длиной волны цветowych стимулов на плоскости, образованной цветоопponentными осями четырехмерного цветового пространства карпов (слева) и обезьян (справа)

На обоих графиках связь аппроксимирована линейной функцией

На плоскости, образованной осями x_3 и x_4 перцептивных пространств карпов и обезьян, углы радиусов-векторов стимульных точек монотонно связаны с субъективной яркостью (рис. 34, 39, б–41, б, 50).

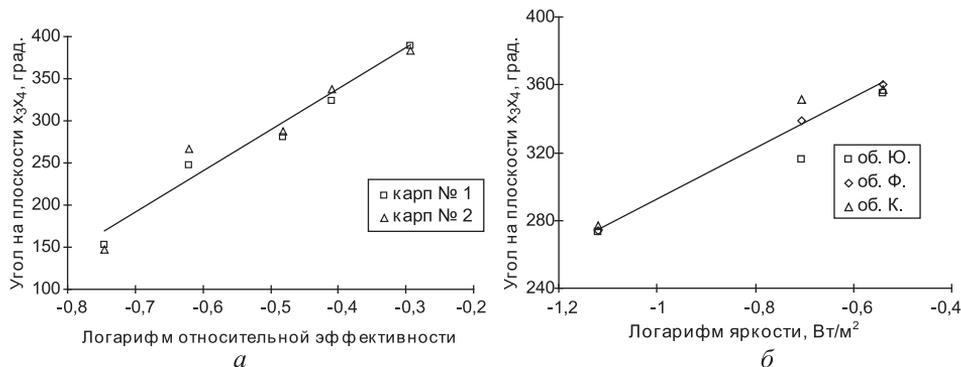


Рис. 50. Связь угла радиусов-векторов стимульных точек с яркостью цветowych стимулов на плоскости, образованной ахроматическими осями четырехмерного цветового пространства карпов (вверху) и обезьян (внизу)

На обоих графиках связь аппроксимирована линейной функцией. Расчет относительной эффективности стимулов, используемых в экспериментах на карпах, описан в соответствующем разделе методики

Субъективная яркость стимулов, используемых в экспериментах с карпами, оценивалась с учетом их эффективности. Только пять (503, 491, 507, 479 и 538 нм — первая группа) из десяти стимулов располагаются на этой проекции в соответствии с их относительной эффективностью (с координатами более 0,5 хотя бы по одной оси), а остальные (483, 564, 572, 596

и 624 нм — вторая группа) характеризуются низкими значениями координат по ахроматическим осям (с координатами менее 0,5 по обеим осям) (рис. 34). Исходя из литературных данных (Neumeyer et al., 1991), в зависимости от соотношения яркости условного и дифференцировочного стимулов, рыбы могут использовать разные критерии при их различении — либо цветовые, либо яркостные различия. По-видимому, эти стимулы вызывали большую активацию ахроматических, нежели цветовых каналов, что подтверждается также относительно малыми цветовыми различиями, оцениваемыми по расстояниям между точками, представляющими эти стимулы, на хроматической плоскости (рис. 33). Стимулы второй группы характеризуются большими цветовыми различиями, и при их различении активируются главным образом цветовые каналы. Функции, отражающие активность светового и темного каналов в условиях одновременного контраста между цветовыми стимулами (рис. 51, а, б), совпадают с аналогичными функциями, полученными в ахроматической серии (рис. 46), и могут интерпретироваться как два субъективных свойства ахроматических сигналов.

После преобразования, описанного разделе 5 (п. 2), эти функции трансформируются в характеристики светового и темного ахроматических каналов (рис. 51, средний график).

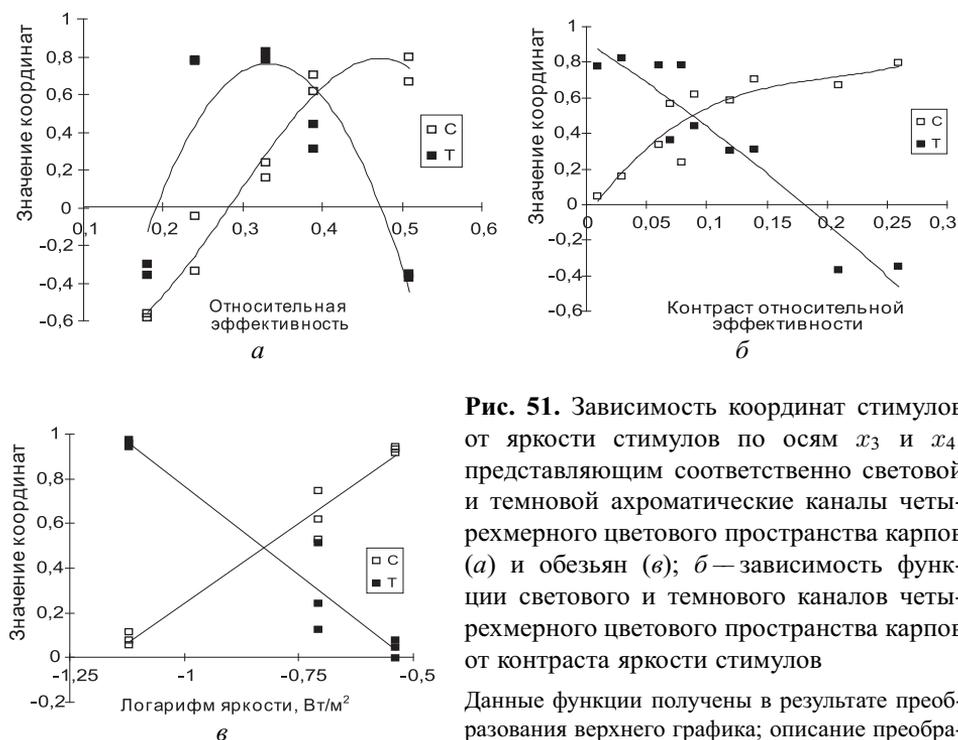


Рис. 51. Зависимость координат стимулов от яркости стимулов по осям x_3 и x_4 , представляющим соответственно световой и темновой ахроматические каналы четырехмерного цветового пространства карпов (а) и обезьян (б); б — зависимость функции светового и темного каналов четырехмерного цветового пространства карпов от контраста яркости стимулов

Данные функции получены в результате преобразования верхнего графика; описание преобразования приведено в тексте. С — световой, Т — темновой каналы

На плоскости, образованной комбинированными хроматической и ахроматической осями (рис. 35; 39, в–41, в), углы радиусов-векторов стимульных точек отражают свойство насыщенности стимулов. Насыщенность цвета определяется главным образом таким объективным свойством, как спектральная чистота излучения. Это свойство, определяемое по диаграмме цветности МКО-31 (рис. 5) для обезьяны и по цветовому треугольнику для карпа (рис. 3), высоко коррелировало с углом радиусов-векторов стимульных точек на данной плоскости (рис. 52).

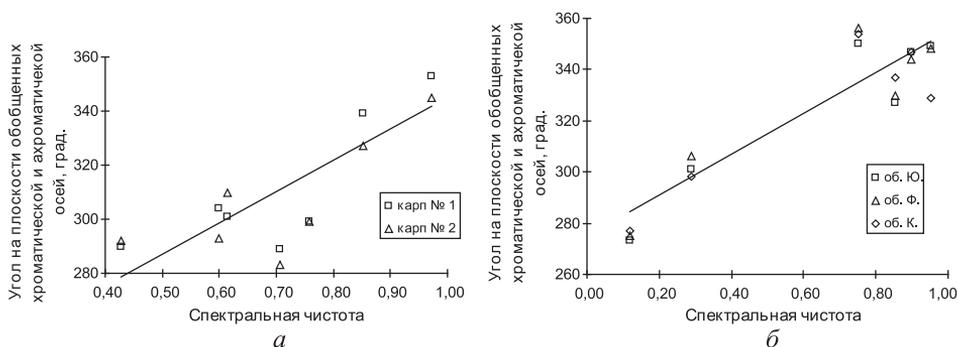


Рис. 52. Связь угла радиусов-векторов стимульных точек со спектральной чистотой цветных стимулов на плоскости, образованной обобщенными хроматической и ахроматической осями четырехмерного цветового пространства карпов (слева) и обезьян (справа)

На обоих графиках связь аппроксимирована линейной функцией

Интерпретация базисных осей четырехмерного цветового перцептивного пространства базируется на многочисленных нейрофизиологических данных по цветовому зрению рыб и приматов. На рис. 53 представлены цветоопponentные функции, полученные из сферической модели перцептивного цветового пространства карпов (слева) и обезьян (справа).

Данные функции хорошо совпадают с аналогичными функциями, рассчитанными по нейрофизиологическим данным — по реакциям БП и ГоК сетчатки карпа (рис. 48) и нейронов НКТ обезьяны, а также по результатам моделирования ответов БП сетчатки человека (рис. 54).

Свойства цветоопponentных функций, полученных из сферической модели перцептивного цветового пространства как карпов, так и обезьян закономерно соотносятся со свойствами спектральных реакций цветокодирующих нейронов. Это свидетельствует об адекватности используемой модели для описания механизмов цветокодирования у животных-трихроматов.

Интерпретация ахроматических осей подробно обсуждалась в разделе 5 (п. 2). В условиях, когда стимулы различаются по нескольким свойствам одновременно, нельзя исключить того, что животные во время выработки дифференцировок могут использовать разные критерии, по которым

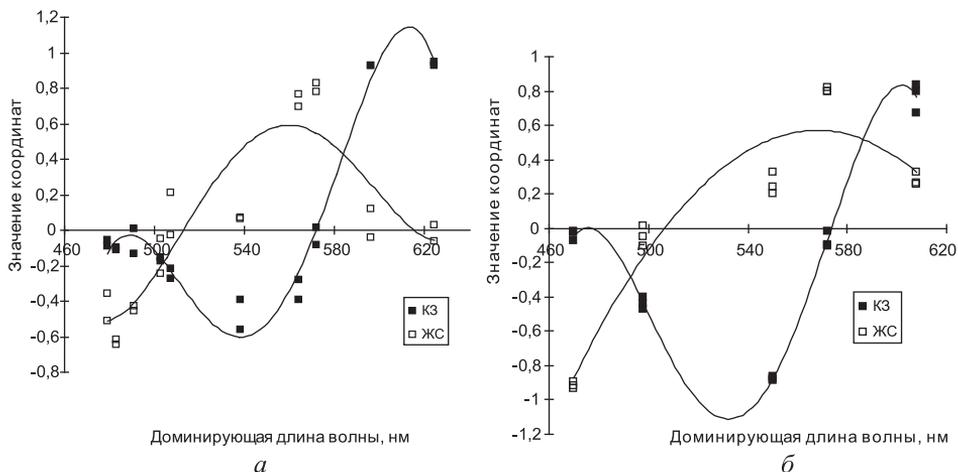


Рис. 53. Цветоопponentные функции, представленные координатами стимулов в четырехмерных перцептивных цветовых пространствах карпов (*слева*) и обезьян (*справа*)

КЗ — красно-зеленая, ЖС — желто-синяя опponentные функции. Остальные объяснения см. в тексте

они могут различать стимулы. Это приводит к тому, что некоторые стимулы, отличающиеся по всем (в наших экспериментах по трем) стимульным свойствам, сравниваются только по одному критерию, по которому они субъективно различаются в наибольшей степени. В процессе выработки дифференцировок возможно закрепление критериев, приводящее к тому, что в первичных данных (в матрицах смешения) отсутствует информация о тех или иных стимульных различиях (цветовых, яркостных и по насыщенности).

Мы не можем напрямую сопоставить характеристики насыщенности, рассчитанные по сферической модели перцептивных пространств карпов и обезьян, с соответствующими данными других авторов, поскольку практически во всех работах по исследованию цветового зрения используются исключительно монохроматические излучения. При использовании широкополосных стимулов, не подравненных по субъективной яркости, свойство насыщенности обратно зависит от ширины спектра стимулов (от спектральной чистоты) и более сложным образом от их яркости. Поэтому менее насыщенными являются стимулы, образованные смешением двух-трех первичных цветов монитора (рис. 35; 39, *в* — 41, *в*). Более узкие по спектру стимулы, представленные первичными цветами монитора, являются наиболее насыщенными. Особенно отчетливо это видно на соответствующих проекциях для обезьян (рис. 39, *в* — 41, *в*).

Таким образом, хроматическая и ахроматическая системы работают как единое целое, образуя гиперсферу в четырехмерном, а не в пятимерном

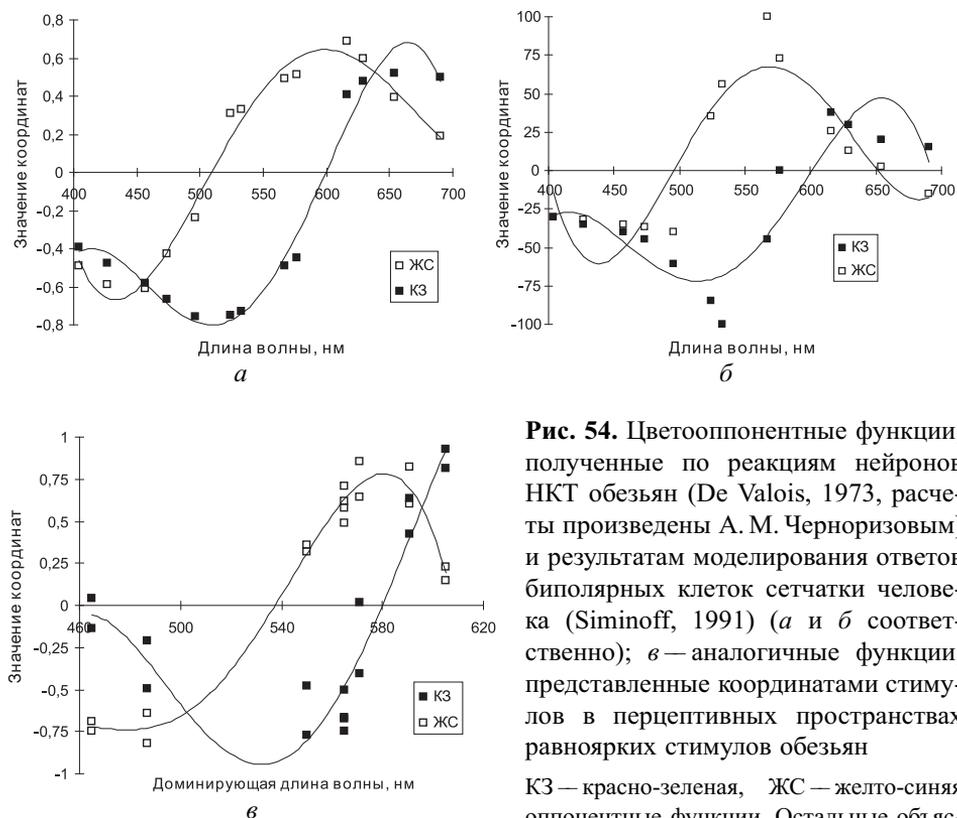


Рис. 54. Цветоопponentные функции, полученные по реакциям нейронов НКТ обезьян (De Valois, 1973, расчеты произведены А. М. Черноризовым) и результатам моделирования ответов биполярных клеток сетчатки человека (Siminoff, 1991) (а и б соответственно); в — аналогичные функции, представленные координатами стимулов в перцептивных пространствах равноярких стимулов обезьян
 КЗ — красно-зеленая, ЖС — желто-синяя опponentные функции. Остальные объяснения см. в тексте

пространстве. Вместе с тем это четырехмерное цветовое пространство образует три субъективных характеристики цвета: цветовой тон, субъективную яркость и насыщенность, представленные тремя угловыми координатами. Если четыре декартовы координаты цветового пространства представляют нейронные механизмы цветового кодирования, то три сферические координаты представляют субъективные аспекты цветового восприятия: цветовой тон, субъективную яркость и насыщенность. Эти субъективные характеристики определяются тем положением, которое занимает на цветовой сфере соответствующий детектор цвета.

Структура перцептивного пространства стимулов, различающихся по цветовому тону и по яркости, у животных-трихроматов оказалась аналогичной структуре пространства таких же стимулов у человека (Соколов, Измайлов, 1984; Izmailov et al., 1991). Четырехмерное цветовое пространство, в котором представлено всё многообразие цветовых стимулов разной яркости, описывает все три характеристики цветового зрения, которым соответствуют различные плоскости этого пространства. Плоскость, образованная цветокодирующими опponentными осями x_1 (красно-зеленая)

и x_2 (желто-синяя), представляет всё многообразие спектральных комбинаций, определяющих цветовой тон стимулов.

Ахроматическая плоскость, образованная световым и темновым каналами, описывает различия по субъективной яркости. Две ахроматические оси x_3 и x_4 , соответствующие световому и темновому каналам ахроматического зрения, образуют плоскость, описывающую различия цветовых стимулов по субъективной яркости. В условиях одновременного контраста эти функции усложняются: для темных стимулов, сравниваемых с более светлыми, к световой оси добавляется отрицательная часть, кодирующая предметные (в условиях контраста) ахроматические стимулы. В связи с появлением отрицательной оси функция темного канала становится симметричной относительно нулевой точки световой оси. При последовательном предъявлении стимулов (в отсутствии контраста) функции светового и темного каналов приобретают типичную форму активности светового (ON-типа) и темного (OFF-типа) нейронов.

Свойство насыщенности представляет собой более сложную комбинацию с использованием широкополосных стимулов по сравнению с монохроматическими излучениями. Насыщенность цветов зависит от длины волны излучения и от его яркости, а также от количества спектральных компонент, смешением которых образуется стимул. В проекции на цветовую плоскость длина радиусов-векторов стимульных точек тем меньше, чем больше первичных цветов входят в состав стимула, то есть чем шире его спектральный состав. Ширина спектра определяет такую объективную характеристику стимулов, как их спектральная чистота. В проекции на ахроматическую плоскость длина радиусов-векторов стимульных точек, напротив, прямо зависит от ширины спектра стимула. В данной работе при интерпретации свойства насыщенности мы можем сопоставить его лишь со спектральной чистотой. Свойство насыщенности на сферической модели определяется соотношением длин радиусов-векторов стимульных точек на хроматической и ахроматической плоскостях, то есть соотношением выраженных через длины радиусов-векторов обобщенных хроматических и ахроматических координат. В проекции на плоскость комбинированных координатных осей насыщенность стимулов представлена углом соответствующих им радиусов-векторов.

Совпадение стимульных переменных, определяющих различия по яркости и по цвету и выявляемых по показателям инструментального поведения у животных и по прямым оценкам у испытуемого человека, свидетельствует о применимости подхода, используемого в данной работе, для исследования различных аспектов зрения методом инструментальных дифференцировок. Принципиальное совпадение пространств яркости и цвета у человека и животных дает возможность использовать частоты инструментальных реакций при выработке дифференцировок как меру межстимульных различий.

Таким образом, методические подходы и алгоритмы, традиционно используемые в психофизике для определения базиса сенсорных пространств, применимы для исследования механизмов восприятия у животных при использовании в качестве меры межстимульных различий показателей условно-рефлекторных реакций.

Стимульные переменные, выявляемые методом многомерного анализа и составляющие базис цветовых перцептивных пространств человека и животных, по своим свойствам соответствуют ответам цветокодирующих нейронов различных уровней зрительной системы. Это свидетельствует о том, что сферическая модель воспроизводит свойства цветоопponentных нейронов (рис. 48, 53, 54), кодирующих спектральные различия, а также световых (ON-) и темновых (OFF-) нейронов, кодирующих яркостные различия (рис. 46, 47, 51). Такие количественные соответствия (высокая корреляция между физическими свойствами стимулов и их свойствами, вычисленными по модели) выгодно отличают сферическую модель от большого числа моделей цветового зрения. Векторный принцип преобразования информации в концептуальной рефлекторной дуге, лежащий в основе алгоритмов и приемов для выявления перцептивных пространств по частотам условно-рефлекторных реакций, согласуется с классическими представлениями о градиенте генерализации, развиваемые в Павловской школе. Явление градиента генерализации объясняется представлениями о векторном кодировании сигнала, когда условный раздражитель вызывает вектор возбуждения, представляющий собой одновременное возбуждение некоторого множества детекторов, «настроенных» на различные диапазоны изменения какого-либо стимульного признака, но имеющих перекрывающиеся селективные характеристики. Центральным звеном сферической модели являются такие функциональные элементы, как детекторы, однозначно кодирующие набор первичных признаков, и командные нейроны, запускающие фиксированный набор двигательных программ условно-рефлекторной реакции. С позиций сферической модели процесс интеграции сенсорной и исполнительных частей рефлекторной дуги описывается в терминах векторных операций.

Изменение угла между вектором возбуждения детекторов и вектором связи командного нейрона с набором детекторов выражается в вариациях величины условно-рефлекторных реакций, выраженных через их частоту. Эти вариации определяются степенью сходства между УС и ДС.

Существенной особенностью сферической модели является ее универсальность для описания либо цветовых, либо яркостных межстимульных различий, а также в случае когда раздражители отличаются и по цвету, и по яркости. В последнем случае перцептивное пространство представляет собой четырехмерную сферу, включающую как цветовые, так и яркостные оси. При устранении различия по какому-либо одному стимульному

свойству четырехмерное пространство редуцируется до частных случаев. Трехмерное пространство субъективно равноярких цветовых стимулов и двумерное пространство яркости являются частными случаями общего четырехмерного цветового пространства.

Методологические подходы и методы анализа, использованные в данной работе, открывают перспективы для исследования процессов преобразования сенсорной информации как в других каналах зрительной системы (формы, ориентации, движения), так и в других анализаторах.

Литература

- Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М.: Наука, 1975.
- Джадд Д., Вышецки Г. Цвет в науке и технике. М.: Мир, 1978.
- Евтихин Д. В., Латанов А. В., Соколов Е. Н. Перцептивное пространство яркости у карпа (*Carpio Cyprinus L.*) // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1995. № 45 (5). С. 964–975.
- Евтихин Д. В., Латанов А. В., Соколов Е. Н. Перцептивное пространство яркости у обезьяны (*Macaque rhesus*) // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1997. № 47 (1). С. 98–108.
- Иберла К. Факторный анализ. М.: Статистика, 1980.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д. Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1998. № 3. С. 29–40.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Кулаичев А. П. Методы и средства анализа данных в среде Windows: Stadia. М.: Информатика и компьютеры, 2002.
- Латин Б. А., Джикидзе Э. К., Фридман Э. П. Руководство по медицинской приматологии. М.: Медицина, 1987.
- Латанов А. В. (2010а). Сравнительная нейробиология цветового зрения животных-трихроматов. Экспериментальное исследование и моделирование // Высшая нервная деятельность: вчера и сегодня. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010. С. 240–279.
- Латанов А. В. (2010б). Сравнительная нейробиология цветового зрения животных-трихроматов. Экспериментальное исследование и моделирование // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2010. № 4. С. 110–139.
- Латанов А. В., Полянский В. Б., Исаев И. В. Зависимость ответов нейронов зрительной коры кролика от интенсивности световой вспышки // Сенсорные системы. 1988. № 2 (4). С. 359–367.
- Латанов А. В., Полянский В. Б., Соколов Е. Н. Четырехмерное сферическое цветовое пространство обезьяны // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1991. № 41 (4). С. 636–646.
- Леонова А. Ю., Латанов А. В., Полянский В. Б., Соколов Е. Н. Перцептивное цветовое пространство карпа (*Carpio Cyprinus L.*) // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1994. № 44 (6). С. 1059–1069.
- Праздников Н. В. Пищевые двигательные рефлексы и условный тормоз у рыб // Труды института физиологии им. И. П. Павлова. 1953. № 2. С. 370–384.
- Протасов В. Р., Дарков А. А., Малинин Л. К. Зрительные образы в распознавании и сигнализации рыб // Изв. АН СССР. Серия Биология. 1966. Вып. 1. С. 59–75.
- Пэдхем Ч., Сондерс Дж. Восприятие света и цвета. М.: Мир, 1978.

- Полянский В. Б., Рудерман Г. Л., Гаврилова В. В., Соколов Е. Н., Латанов А. В.* Различные кроликом интенсивностей света и построение его ахроматического пространства // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1995. № 45 (5). С. 957–963.
- Соколов Е. Н.* (1996 а). Векторное кодирование и нейронные карты // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1996. № 46 (1). С. 7–14.
- Соколов Е. Н.* (1996 б). Проблема гештальта в нейробиологии // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1996. № 46 (2). С. 229–240.
- Соколов Е. Н.* (1996 в). Векторная модель одновременного контраста ахроматических стимулов // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1996. № 46 (3). С. 419–428.
- Соколов Е. Н.* (1996 г). Нейронная сеть, имитирующая одновременный контраст равноярких цветов // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1996. № 46 (6). С. 979–988.
- Соколов Е. Н.* Принцип векторного кодирования в нервной системе // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 3–13.
- Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Нейроинтеллект: От нейрона к компьютеру. М.: Наука, 1989.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Цветовое зрение. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.
- Латанов А. В., Леонова А. Ю., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н.* Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1997. № 47 (2). С. 308–319.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. Проблемы моделирования сенсорных систем. М.: Наука, 1979.
- Черноризов А. М.* Нейронные механизмы цветового зрения: дисс. ... докт. психол. наук. М., 1999.
- Черноризов А. М., Соколов Е. Н.* Электроретинограмма темноадаптированного интактного карпа *Carpio surpinus* L. на замену цветов // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1995. № 45 (1). С. 155–162.
- Anstis S. M., Cavanagh P.* A minimum motion technique for judging equiluminance // Colour vision: Physiology and psychophysics / Eds. J. D. Mollon, L. T. Sharpe. London: Academic Press, 1983. Pp. 156–166.
- Burkhardt D. A.* The goldfish electroretinogram: Relation between photopic spectral sensitivity functions and cone absorption spectra // Vision research. 1966. Vol. 6(9–10). Pp. 517–532.
- Latanov A. V., A. Yu. Leonova, Evtikhin D. V., Sokolov E. N.* Colour spaces of animal-trichromats (*Rhesus monkeys* and carps) revealed by instrumental discrimination learning // Complex Brain Functions: Conceptual Advances in Russian Neuroscience / Eds. R. Millar, A. M. Ivanitsky, P. M. Balaban. Harwood Academic Publishers, 1999. Pp. 233–245.
- Harosi F. I.* Spectral relations of cone photopigments in goldfish // The Journal of general physiology. 1976. Vol. 68(1). Pp. 65–80.
- Heggelund P.* Simultaneous luminance contrast with chromatic colors // Vision research. 1993. Vol. 33. Pp. 1709–1722.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Spherical model of color, brightness discrimination // Psychological science. 1991. Vol. 2(4). Pp. 249–259.
- Jacobs G. H.* The distribution and nature of colour vision among the mammals // Biological Reviews. 1993. Vol. 68(3). Pp. 413–471.
- Jung R.* Visual perception and neurophysiology // Handbook of Sensory Physiology / Ed. R. Young. New York: Springer-Verlag. 1973. Vol. VII/3/3A. Pp. 3–152.
- Merigan W. H., Katz L. M., Maunsell J. H.* The effects of parvocellular lateral geniculate lesions on the acuity and contrast sensitivity of macaque monkeys // Journal of Neuroscience. 1991. Vol. 11. Pp. 994–1001.

- Neumeyer C.* On spectral sensitivity in the goldfish: Evidence for neural interactions between different “cone mechanisms” // *Vision research*. 1984. Vol. 24. Pp. 1223–1231.
- Neumeyer C., Wietsma J. J., Spekrijse H.* Separate processing of “color” and “brightness” in goldfish // *Vision research*. 1991. Vol. 31. Pp. 537–549.
- Nuboer J. F. W., Moed P. J.* Increment threshold spectral sensitivity in the rabbit // *Journal of comparative physiology*. 1983. Vol. 151(3). Pp. 353–358.
- Single unit reactions in the visual cortex of the unanesthetized rabbit to light flashes of different intensities / V. B. Polyansky, E. N. Sokolov, E. V. Polkoshnikov, M. M. Zimachev // *Vision research*. 1973. Vol. 13. Pp. 809–827.
- Schiller P. H., Logothetis N. K., Charles E. R.* The function of the color-opponent and broad-band channels in perception at isoluminance // *Investigative Ophthalmology & Visual Science (Suppl.)*. 1989. Vol. 30. Pp. 232.
- Shapley R., Perry V. H.* Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles // *Trends in Neurosciences*. 1986. Vol. 9. Pp. 229–235.
- Siminoff R.* Simulated bipolar cells in fovea of human retina. II. Spectral responses of bipolar cells // *Biological cybernetics*. 1991. Vol. 64. Pp. 505–510.
- Valois de R. L.* Central mechanisms of color vision // *Central processing of visual information A: Integrative function and comparative data*. Ch. 3. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag, 1973. Vol. 7. Pp. 209–253.
- Weiler R., Wagner H.-J.* Light dependent change of cone-horizontal interactions in carp retina // *Brain research*. 1984. Vol. 298. Pp. 1–9.
- Yager D.* Behavioral measures and theoretical analysis of spectral sensitivity and spectral saturation in the goldfish, *Carassius auratus* // *Vision research*. 1967. Vol. 7. Pp. 707–727.

Глава I-3

Векторная модель кодирования локальных параметров стимула в зрительной системе человека

Экспериментальное исследование и моделирование

Г. Вайткявичус, Е. Н. Соколов, Р. Станикунас, А. Швегжда

Ключевые слова: зрение, восприятие ориентации, адаптация, моделирование, векторное описание

Содержание

Введение

Раздел 1. Векторная модель кодирования локальных признаков стимула

1. Блок-схема векторной модели кодирования локальных признаков стимула
2. Векторное кодирование параметра стимула и формирование реакций выходных нейронов — нейронов-детекторов в локальном канале
3. Структура анализатора наклона контура изображения
4. Психофизические свойства моделей
 - 4.1. Влияние длительного наблюдения на воспринимаемый наклон прямой линии
 - 4.2. Адаптационные эффекты в двумерной векторной модели
 - 4.3. Адаптация и чувствительность к изменению наклона

Раздел 2. Экспериментальная проверка двумерной и многомерной моделей в психофизических экспериментах с человеком

1. Эффект нормализации при восприятии наклона прямой
2. Сопоставление свойств моделей с данными психофизических исследований восприятия человеком ориентации линий
 - 2.1. Экспериментальное исследование эффекта нормализации
 - 2.1.1. Методика
 - А) Обоснование эксперимента, стимульная ситуация и ход эксперимента
 - Б) Стимулы
 - В) Процедура
 - Г) Представление данных
 - Д) Статистическая обработка полученных данных

3. Эффекты последействия наклона (*tilt after-effect*)
4. Дифференциальная чувствительность «анализатора ориентаций» и влияние на нее адаптации

Раздел 3. Сравнение данных психофизических исследований восприятия наклона линий с нейрофизиологическими данными об анализаторе наклона линий человека и животных

1. Структура анализатора наклона элементов контура изображения
2. Свойства нейронов-детекторов: эффект «смещения» наклонов
3. Влияние адаптации на ориентационную характеристику отдельных детекторов

Выводы

Литература

Введение

Впервые идею векторного кодирования параметров дистального зрительного стимула в нервной системе высказал Г. Йоханссон (Johansson 1950; Jansson, 1994). По мнению автора, зрительная система решает вопрос о том, какой дистальный стимул мог бы соответствовать проксимальному стимулу, то есть изображению объекта на сетчатках левого и правого глаза. Так как изображения на сетчатках являются проекциями дистального стимула, то зрительная система использует свойства проективного преобразования для решения этой задачи. Поверхность сетчатки, на которой создается изображение объекта, близка к поверхности сферы.

В общем случае по изображению объекта на сетчатке нельзя однозначно решить, какой реальный объект соответствует этому изображению. Если изображение движется по сетчатке, то восстановить дистальный стимул (объект) во многих случаях становится легче. Как сами координаты фрагментов изображения объекта, так и их изменения при движении изображения на сетчатке описываются двумя углами, то есть малым набором параметров, которые удобно рассматривать как компоненты некоего вектора. По мнению Йоханссона, этим вектором и оперирует зрительная система, решая задачу восстановления дистального стимула по его двумерному изображению на сетчатке глаза. Такой подход позволяет объяснить восприятие движения зрительного объекта в трехмерном пространстве и его объемной формы.

Однако вышеупомянутый подход не рассматривает то, как в нервной системе происходит кодирование отдельных (локальных) признаков проксимального стимула. Известно, что в зрительной системе имеются нейроны, чувствительные к разным параметрам зрительного стимула: цвету, ориентации, направлению движения, бинокулярной диспаратности. Остается неясным, какова связь вышеизложенного векторного описания стимула с нейронами — детекторами, селективно реагирующими на разные параметры стимула.

* * *

Для того чтобы понять, как работает зрительный анализатор, необходимо иметь представление о том, «что» и «как» выделяется в процессе локального анализа стимула. Для конкретности обратимся к рассмотрению модели нейронной сети, выделяющей такой локальный признак, как «ориентация контура фрагмента изображения объекта». При этом предполагается, что аналогичным образом нейронная сеть может выделять и другие признаки — такие как, например, положение фрагмента объекта в трехмерном пространстве, его направление и скорость движения.

Раздел 1. Векторная модель кодирования локальных признаков стимула

1. Блок-схема векторной модели кодирования локальных признаков стимула

Вначале кратко изложим основные положения, лежащие в основе векторной модели механизма, кодирующего локальные признаки стимула (Фомин и др., 1979).

Положение 1. Значение измеряемого параметра определяется дискретно, по номеру максимально возбужденного (селективного к этому параметру) выходного нейрона, который в дальнейшем будем называть нейроном-детектором. Формально это можно представить схемой, показанной на ис. 1.

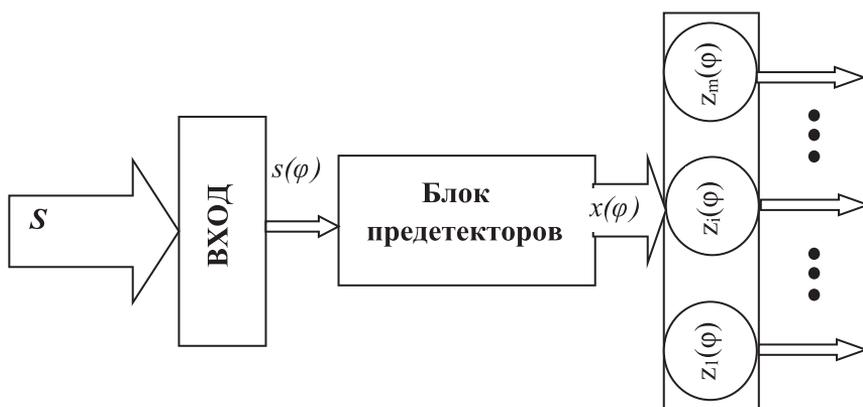


Рис. 1. Блок-схема определения параметра φ стимула

Сигнал S действует на вход системы, где находятся рецепторы (или нейроны), чувствительные к параметру φ , который принимает любое значение в интервале: $\varphi \in (\varphi_0, \varphi_m)$

Сигнал S трансформируется рецепторами в сигнал $s(\varphi)$, который поступает на вход блока преддетекторов, где он преобразуется в набор сигналов $x_i(\varphi)$ ($i = 1, \dots, n$). На выходе нейронной сети имеется набор из m нейронов ($j = 1, \dots, m$), которые под воздействием сигналов $x_i(\varphi)$ генерируют сигнал $z_j(\varphi)$, зависящий от значения параметра φ . Здесь $z_j(\varphi)$ — непрерывная дифференцируемая функция, удовлетворяющая условию: $z_j(\varphi = \varphi_j) = \max_{\varphi \in (\varphi_0, \varphi_m)} z_j(\varphi) = c$. Всё это означает, что j -й выходной нейрон максимально реагирует тогда, когда значение параметра φ равно φ_j ; c — константа. Поэтому этот нейрон будем называть детектором значения параметра φ .

Положение 2. Детекторы параметра φ линейно суммируют входные сигналы, то есть $z_j(\varphi) = \sum_i^n \alpha_{ji} x_i(\varphi)$, где $x_i(\varphi)$ являются пока неизвестными функциями, описывающими зависимость реакций гипотетических n нейро-

нов от значения параметра φ стимула $S(\varphi = \varphi_1, \dots, \varphi_m)$, а α_{ji} — коэффициенты, указывающие на то, какая часть сигнала $x_i(\varphi)$ поступает на вход j -го ($j = 1, \dots, m$) выходного нейрона.

На рис. 2 представлена возможная реализация блок-схемы рис. 1 на примере системы, анализирующей ориентацию линии. В левой части рисунка показана часть сетчатки. Рецепторы на сетчатке изображены затененными кружками. На вход блока преддетекторов поступают сигналы не от всех рецепторов, а только от рецепторов, расположенных в участках, обозначенных окружностями. Эти участки образуют рецептивные поля (РП) локального канала.

Все локальные каналы функционируют параллельно, и на выходе каждого из них максимально возбуждается только один из нейронов-детекторов. Распределение выходных сигналов, селективных к параметру φ нейронов (нейронов-детекторов параметра φ), для двух локальных каналов показано кривыми. По номеру максимально возбужденного нейрона определяется значение параметра φ фрагмента стимула, представленного в РП локального канала. Таким образом, все локальные каналы в совокупности определяют значение параметра φ (в данном случае ориентацию) отдельных фрагментов изображения контура изображения.

Положение 3. По предположению, в блоке преддетекторов формируется набор из n элементов, зависимость реакций которых от значения параметра φ описывается линейно независимыми функциями $x_i(\varphi)$ ($i = 1, \dots, n$). Вид этих функций пока неизвестен и неизвестно, как они формируются.

Свет действует на рецепторы (затененные кружки), расположенные в разных участках сетчатки (рецептивных полях, РП) локального канала, которые отмечены окружностями. Сигналы от рецепторов поступают на вход подсистемы локального анализа — блок преддетекторов. На выходе канала имеется набор селективных к ориентации детекторов. Оптимальная ориентация для детектора показана представляющим нейрон отрезком прямой в кружке. В представленном канале *вверху* максимально реагирует 15-й нейрон, а *внизу* — 35-й детектор. Формирование множества селективных к ориентации детекторов неизвестно, что помечено в блоке знаком «?», представленном внизу одного из локальных РП.

2. Векторное кодирование параметра стимула и формирование реакций выходных нейронов — нейронов-детекторов в локальном канале

Итак, выходной сигнал детектора можно рассчитать из следующего выражения: Итак, выходной сигнал детектора можно рассчитать из следующего выражения:

$$z_j(\varphi) = \sum \alpha_{ji} x_i(\varphi), \quad (1)$$

что в векторной форме можно записать следующим образом:

$$z_j(\varphi) = (\mathbf{A}_j, \mathbf{E}(\varphi)) = |\mathbf{A}_j| |\mathbf{E}(\varphi)| \cos[\mathbf{A}_j, \mathbf{E}(\varphi)], \quad (2)$$

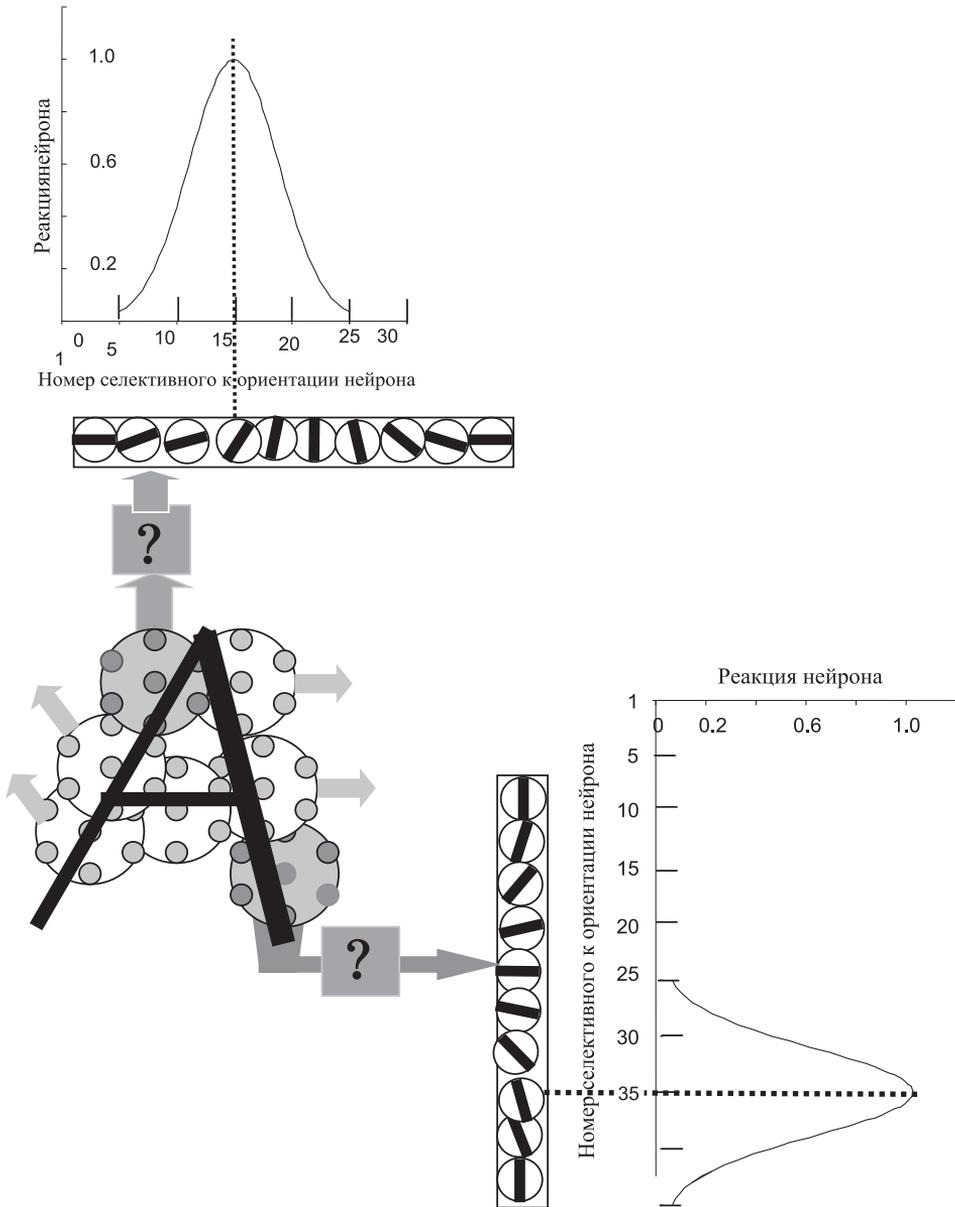


Рис. 2. Набор локальных подсистем (каналов) для выделения и определения ориентации локальных фрагментов контура изображения объекта (буквы А)

где $A_j = \{\alpha_{ji}\}$ ($j = 1, \dots, m; i = 1, \dots, n$) и $E(\varphi) = \{x_i(\varphi)\}$ — вектор связи и вектор воздействий соответственно. Задача состоит в том, чтобы найти такие векторы A_j , чтобы j -й выходной нейрон возбудился максимально (больше любого другого нейрона), когда параметр $\varphi = \varphi_j$. В дальнейшем будем полагать, что модуль вектора связи A_j постоянен для всех нейронов,

то есть $|A_j| = \text{const}$. Таким образом, геометрический смысл выражения (2) следующий: реакция j -го нейрона пропорциональна проекции вектора воздействий (возбуждения) на его вектор связи. Очевидно, что нейрон возбуждается максимально, когда его вектор связи коллинеарен вектору воздействия (возможный вариант, при котором вектор связи ортогонален вектору воздействий (Vaitkevicius et al., 1983), в дальнейшем не рассматривается).

Следовательно, выбранный способ кодирования аналогичен кодированию параметра φ направлением, или ориентацией, вектора воздействий $E(\varphi)$. Локальный канал имеет набор эталонных векторов $\{A_j\}$, и выходные нейроны-детекторы определяют, который из векторов этого набора менее всего отличается по ориентации от вектора воздействий. Формально выбранный способ кодирования можно описать так. Пусть параметр φ стимула S определяется числом, принимающим любое значение из интервала $[\varphi_0, \varphi_m]$, то есть стимул S определяется точкой в указанном интервале. Значение этого параметра на выходе канала определяется уже набором реакций $\{x_i(\varphi), i = 1, \dots, n\}$ нейронов (точнее, отношением их реакций, или ориентацией вектора воздействия $E(\varphi)$). Так как длина (модуль) вектора не влияет на значение определяемого параметра φ , то каждому значению этого параметра φ_k соответствует точка на n -мерной сфере. Итак, выбранный способ кодирования соответствует отображению точки из интервала $[\varphi_0, \varphi_m]$ в точку на поверхности n -мерной сферы. Чем больше площадь, на которую отображается параметр, тем выше чувствительность системы отсчета. Очевидно, что чувствительность системы увеличивается при увеличении площади отображения на сферу, а влияние шума при определении ориентации вектора уменьшается. Однако влияние шума на уровне рецепторов или на входе системы в лучшем случае не изменится.

Указанная площадь отображения зависит как от числа, так и от вида функций $x_i(\varphi)$. Не трудно убедиться, что чем больше число функций $x_i(\varphi)$, тем больше указанная область отображения (Каралус, 1987).

3. Структура анализатора наклона контура изображения

С учетом проведенного анализа опишем формальную структуру векторной модели механизма для определения наклона контура изображения. В целом вся модель (рис. 2) состоит из большого набора локальных анализаторов $\{L_i\}$ ($i = 1, \dots, N$), получающих сигналы от рецепторов, расположенных в малых участках S_i сетчатки глаза. Эти участки сетчатки будем считать рецептивными полями (РП) локальных анализаторов. Сигналы от рецепторов поступают на вход блока преддетекторов, где формируются реакции двух линейно независимых элементов. Ответ этих нейронов зависит от ориентации (φ) отрезка прямой l_φ (или прямой, аппроксимирующей линию), представленной в их РП.

Зависимость реакций предетекторов от наклона прямой можно определить из следующих соображений. Рассмотрим двумерный случай, то есть случай, когда имеется только две линейно независимые функции $x_1(\varphi)$ и $x_2(\varphi)$. В этом случае интервал значений $\varphi \in [\varphi_0, \varphi_m]$ отображается на дугу окружности. Расстояние по дуге между точками φ и $\varphi + \Delta$ ($\Delta = \text{const}$) пропорционально углу $\Delta\Psi(\varphi)$:

$$\Delta\Psi(\varphi) = E(\varphi), \quad E(\varphi + \Delta) = \arccos(E(\varphi), E(\varphi + \Delta)) \quad (3)$$

Следовательно, длина всей дуги будет равна:

$$\Psi = \int_{\varphi_0}^{\varphi_m} \Delta\Psi(\varphi) d\varphi. \quad (4)$$

Итак, задача состоит в том, чтобы найти такие функции $x_j(\varphi)$, при которых величина Ψ была бы максимальной и не превысила заданного значения¹ — Ψ_Σ , то есть имеем изопериметрическую вариационную задачу. Если чувствительность к изменению некоторых значений φ не должна быть одинаковой на всём интервале, то выражение (4) можно переписать следующим образом:

$$\Psi_C = \int w(\varphi)\Delta\Psi(\varphi) d\varphi, \quad (5)$$

где $w(\varphi)$ — заданная функция, определяющая цену чувствительности в точке φ . Задача состоит в том, чтобы найти такие функции $x_j(\varphi)$, чтобы функционал (5) был бы максимальным, а общая длина дуги не превысила заданного значения Ψ_Σ (изопериметрическая вариационная задача). В случае когда $w(\varphi) = \text{const}$, задача решается просто. Площадь отображения, очевидно, должна быть максимальной и, по условию, равной Ψ_Σ . Функции $x_1(\varphi)$ и $x_2(\varphi)$ являются независимыми и определяют, как меняются длины проекции вектора $E(\varphi)$ на две взаимно ортогональные оси при изменении значения параметра φ . Таким образом, $x_1(\varphi) = A \cos[\lambda(\varphi) + \theta]$ и $x_2(\varphi) = A \sin[\lambda(\varphi) + \theta]$, где θ — фазовый сдвиг, $\lambda(\varphi)$ — некоторая непрерывно возрастающая от φ функция, A — произвольная константа, определяющая радиус сферы. В данном случае объективное значение угла меняется от 0° до 180° , то есть $\varphi \in (0^\circ, 180^\circ)$, а, исходя из однозначности отображения, максимальная длина интервала, куда отображается φ , имеет значение $\varphi \in (0^\circ, 360^\circ)$. Итак, $\lambda(\varphi) = 2\varphi$. Если предположить, что чувствительность к изменению φ одинакова во всем интервале $[\varphi_0, \varphi_m]$ ($w(\varphi) = \text{const}$), то функции

$$x_1(\varphi) = A \cos(2\varphi + \theta) \quad \text{и} \quad x_2(\varphi) = A \sin(2\varphi + \theta) \quad (6)$$

¹ Это условие определяется из однозначности отображения интервала $[\varphi_0, \varphi_m]$ на дугу окружности. В случае кодирования ориентации контура, когда $0^\circ \leq \varphi \leq 180^\circ$, величина дуги не может превысить длины окружности, то есть ориентация вектора, определяющего ориентацию контура, может меняться в пределах $[0^\circ, 360^\circ]$.

будут оптимальными. В данном случае интервал $[\varphi_0 = 0^\circ, \varphi_m = 180^\circ]$ отображается на интервал максимальной длины $[0^\circ, 360^\circ]$.

Далее сигналы преддетекторов поступают на вход набора детекторов ориентации. Каждый из нейронов этого набора максимально реагирует только на определенную ориентацию линии. В целом по номеру максимально возбужденного нейрона можно с заданной дискретностью определить ориентацию отрезка линии. Итак, сказанное можно формально описать такой схемой:

$$\{l_\varphi\} \xrightarrow{T_1} \{x_1(\varphi) = a(\rho) \cos 2\varphi, x_2(\varphi) = a(\rho) \sin 2\varphi\} \xrightarrow{T_2} \{a(\rho) \cos 2(\varphi - \varphi_i)\},$$

где T_1 — преобразование распределения набора реакций фоторецепторов на линию l_φ в реакцию двух преддетекторов (см. работу Каралюс, 1987); T_2 — преобразование реакций преддетекторов в реакцию набора детекторов ориентации; $a(\rho)$ — некоторая непрерывная, дифференцируемая по ρ (длине отрезка прямой в РП) функция; φ_i — оптимальная для i -го нейрона детектора ориентация линии l_φ .

В настоящее время гипотеза о наличии в зрительной системе детекторов ориентации с характеристиками вида $a(\rho) \cos 2(\varphi - \varphi_i)$ не вызывает больших возражений (Bednar, Miikkulainen, 2000; Clifford et al., 2001). Однако при этом остается открытым вопрос, как организуются реакции этих нейронов. В литературе по умолчанию предполагается, что реакции нейронов-детекторов являются независимыми и в совокупности образуют набор (гребенку δ -образных функций). Эти функции определяют компоненты многомерного вектора. Итак, возникает вопрос, чем отличается двумерная модель (вектор имеет только две компоненты — реакции двух преддетекторов: см. уравнение (6)) от многомерной модели, где реакция каждого выходного нейрона-детектора рассматривается как компонента вектора? Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим свойства многомерной (Bednar, Miikkulainen, 2000; Clifford et al., 2001; Sekular, Blake, 2002) и двумерной (Фомин и др., 1979; Соколов, Вайткявичюс, 1989) моделей. При этом особенно важно найти такие свойства, которыми обладала бы одна модель, а другая ими не обладала. Далее останемся сравнить свойства моделей со свойствами зрительной системы человека. При этом используем как известные, описанные в литературе свойства, так и проведем, в отсутствие данных, психофизические эксперименты с целью выяснить, какими из этих свойств обладает зрительная система человека.

4. Психофизические свойства моделей

Прежде всего, рассмотрим, как вышеописанные модели объясняют известные адаптационные иллюзии восприятия наклона прямой. Их, по нашим сведениям, впервые описал Джером Гибсон (Gibson, 1933, 1937; Gibson, Radner, 1937).

4.1 Влияние длительного наблюдения на воспринимаемый наклон прямой линии

Дж. Гибсон (1933, 1937) показал, что при длительном наблюдении за наклонной прямой, слегка отличающейся от вертикали или горизонтали, ее воспринимаемый наклон непрерывно меняется так, что субъективный ориентационный дрейф прямой направлен в сторону ближайшей вертикали или горизонтали. Этот эффект был назван «эффектом нормализации». По мнению Гибсона, в зрительной системе имеются два эталона: эталон вертикали и эталон горизонтали. Этим двум эталонам соответствуют отдельные нейронные центры. Произвольная прямая возбуждает эти центры в разной степени. Ориентация рассматриваемой прямой определяется отношением их реакций. Однако нормы не являются неизменными: те прямые, которые доминируют в зрительном поле, и становятся нормами. При этом обе нормы остаются ортогональными друг к другу. Эффект нормализации объясняется тем, что в процессе длительного наблюдения (адаптации) зрительная система меняет норму, которой становится прямая, доминирующая в зрительном поле. В описанном случае наблюдаемая прямая всё сильнее возбуждает более возбужденный центр одной из норм, а возбуждение центра другой нормы при этом уменьшается. Это происходит благодаря изменению чувствительности центров норм — чувствительность одного центра растет, а другого уменьшается. То, что феномен нормализации имеет место, легко убедиться в простом эксперименте. При длительном наблюдении за дугой, представленной на рис. 3, *a*, субъективно ее кривизна уменьшается — дуга выпрямляется, становится всё более и более похожей на вертикаль.



Рис. 3. Стимулы, используемые для демонстрации адаптационных эффектов нормализации и последствия наклона

Длительно рассматривая дугу *a*, можно видеть, что ее кривизна уменьшается (*эффект нормализации*). Если затем перевести взгляд на вертикальную прямую *б*, то можно заметить, что вертикаль искривилась: она изогнулась в противоположную сторону относительно ранее рассматриваемой дуги (*эффект ориентационного последействия*)

После длительного наблюдения за прямой восстановление чувствительности центров норм происходит не мгновенно, а постепенно. Это означает, что произвольная прямая будет возбуждать центры после адаптации иначе, чем до адаптации. Следовательно, наклон одной и той же прямой до и после адаптации будет восприниматься иначе. Этот эффект Гибсон назвал «ориентационным последействием» (*tilt after-effect*). Наблюдать этот эф-

фekt можно, оценивая вертикаль на рис. 3, б до и после предварительного длительного наблюдения за дугой на рис. 3, а.

Несмотря на то, что описанные эффекты известны давно, их объяснение сталкивается с трудностями. Первое объяснение дал еще сам Гибсон, согласно которому воспринимаемый наклон произвольной прямой определяется отношением сигналов двух нервных центров — «центра горизонтали» и «центра вертикали». Однако эксперименты по определению влияния наклона φ адаптивной прямой на воспринимаемый наклон диагональной прямой ($\varphi = 45^\circ$) не подтвердили гипотезы Гибсона: полученные экспериментальные данные были противоположны эффектам, предсказанным моделью Гибсона (Cambell, Maffei, 1971; Mitchell, Muir, 1976). Основным недостатком модели Гибсона заключался в том, что не была определена ориентационная чувствительность «центров норм», а также были неверно определены сами нормы (горизонталь и вертикаль). Попытки объяснить адаптационные эффекты насыщением (Koehler, Wallach, 1944), инерцией латеральных тормозных связей (Ganz, 1966; Sekuler, Littlejohn, 1974) также не увенчались успехом (Соколов, Вайткявичюс, 1989; Clifford et al., 2001). В итоге для объяснения кодирования наклона была предложена многомерная модель (Bednar, Miikkulainen, 2000; Clifford et al., 2001; Sekuler, Blake, 2002). Как уже отмечалось, такая модель имеет большой набор независимых детекторов ориентации. По номеру нейрона, чья реакция является максимальной, то есть больше всех других нейронов рассматриваемой популяции, и определяется наклон прямой.

Так как после адаптации меняется воспринимаемый наклон прямой, это означает, что одна и та же прямая до и после адаптации максимально возбуждает разные детекторы ориентации. Как это происходит в многомерной и двумерной моделях? Как при длительном возбуждении меняется чувствительность детекторов и каково функциональное значение этого изменения? Х. Барлоу (Barlow, 1969) высказал предположение, что в процессе адаптации увеличивается чувствительность зрительной системы к изменению детектируемого параметра. Дискриминационная чувствительность определяется минимальной величиной изменения ориентации прямой, при которой меняется номер максимально возбужденного детектора (Фомин и др., 1979; Clifford et al., 2001; Sekuler, Blake, 2002). Рис. 4 иллюстрирует то, как эта идея реализуется в многомерной модели. Дифференциальный порог к изменению ориентации определяется величиной $\Delta\varphi_n = |\varphi_i - \varphi_{i\pm 1}|/2$, то есть расстоянием на оси абсцисс от точки, где i -й детектор возбужден максимально, до точки, где реакция этого детектора становится равной реакции соседнего детектора).

Изменение ориентации прямой на эту величину ($\Delta\varphi_n$) приведет к изменению номера максимально возбужденного нейрона детектора. До адаптации (рис. 4, а) величина ($\Delta\varphi_n$) определяется длиной интервала между

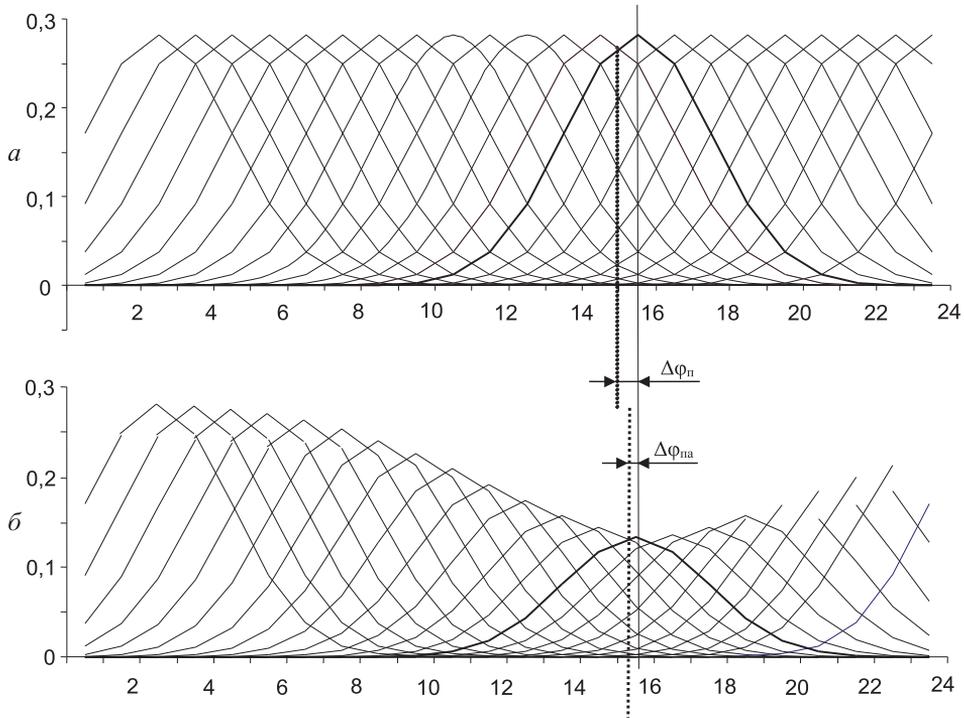


Рис. 4. Ориентационные характеристики детекторов до и после адаптации

По оси абсцисс — наклон прямой в градусах, а по оси ординат — реакция нейрона в условных единицах. Ориентационная чувствительность одних и тех же детекторов до (а) и после (б) адаптации. До адаптации прямая $l_\varphi = 15,5^\circ$ (наклон $\varphi = 15,5^\circ$) максимально возбуждала 15-й детектор. После адаптации его чувствительность максимально уменьшилась, а изменение чувствительности других детекторов было тем меньше, чем больше детектируемая ими ориентация отличалась от ориентации адаптирующей прямой ($l_\varphi = 15,5^\circ$)

двумя вертикальными прямыми — сплошной (оптимальный наклон для i -го детектора) и пунктирной (наклон, при котором реакции двух соседних детекторов равны). Здесь φ_i и $\varphi_{i\pm 1}$ — это оптимальные для двух ближайших, соседних детекторов наклоны прямых. Предположим, что в процессе адаптации чувствительность детекторов падает. Уменьшение чувствительности тем больше, чем больше возбужден детектор. На рис. 4, б показаны ориентационные характеристики детекторов после адаптации к прямой с наклоном $\varphi = 15,5^\circ$. Как видно, до адаптации 14-й детектор был максимально возбужден прямой с наклоном $\varphi = 15,5^\circ$ (сплошная вертикальная линия указывает предъявляемый наклон прямой). Чтобы система смогла заметить изменение в наклоне прямой, необходимо, чтобы изменился номер максимально возбужденного нейрона. Как видно, для этого наклон прямой следует изменить на величину $\Delta\varphi_n$ — интервал между пунктирной и сплошной вертикальными прямыми.

В рассматриваемом случае максимум возбуждения смещается с 14-го на 13-й детектор. После адаптации ориентационные характеристики указанных соседних детекторов пересекаются при другом наклоне прямой (см. рис. 4, б: пороговое изменение наклона равно $\Delta\varphi_{na}$, причем $\Delta\varphi_{na} < \Delta\varphi_n$). Как видно, смещение максимума возбуждения на популяции детекторов произойдет при меньшем изменении ($\Delta\varphi_{na}$) наклона прямой. Изменение чувствительности в этом случае определяется крутизной огибающей характеристики детекторов линией, а также наклоном прямой, где измеряется чувствительность.

Ряд авторов полагает, что именно такой механизм адаптации имеет место в зрительной системе (Sekuler, Blake, 2002; Clifford, et al., 2001; Bednar, Miikkulainen, 2000). Восстановление чувствительности после адаптации происходит с некоторым запаздыванием. В результате воспринимаемый наклон одной и той же прямой, отличающейся от адаптационной, до и после адаптации будет разным. Этот эффект называется эффектом последействия восприятия наклона прямой. Благодаря описанному механизму адаптации многомерная модель восприятия наклона прямой будет обладать следующими особенностями.

1. Эффект последействия не зависит от наклона тестовой прямой.
2. На нейронном уровне оптимальный наклон стимула для отдельных детекторов в процессе адаптации не меняется (не меняется ориентационная чувствительность детектора наклона, уменьшается только его общая чувствительность).
3. В процессе адаптации восприятие долго рассматриваемой (адаптирующей) прямой не меняется.

Так как второй и третий вывод имеют существенное значение для экспериментальной проверки моделей, то рассмотрим их более подробно. По предположению, в процессе адаптации изменение чувствительности детекторов прямо пропорционально их возбуждению. В результате уровень возбуждения детекторов будет выравниваться, но максимум возбуждения при этом не должен смещаться с одного нейрона на другой. Это означает, что при длительном наблюдении за одной и той же прямой ее воспринимаемый наклон не должен меняться. Итак, описанная модель не может объяснить «эффект нормализации» при восприятии наклона прямой. Однако эффект нормализации обнаружен экспериментально. Его впервые описал Дж. Гибсон, который отметил, что воспринимаемый наклон прямой, мало отличающейся от вертикали или горизонтали, в процессе длительного наблюдения непрерывно меняется: субъективно прямая поворачивается к ближайшей вертикали или горизонтали (см. также: Koehler, Wallach, 1944).

После Дж. Гибсона эффект нормализации изучался мало (Валлах и Колер, 1944). Однако наличие или отсутствие этого эффекта при восприятии

наклона может быть веским доказательством в пользу одной из рассматриваемых моделей. Как уже указывалось, в многомерной модели нет эффекта нормализации.

Рассмотрим теперь, как адаптационные эффекты объясняются в рамках двумерной векторной модели. Подробно этот вопрос теоретически исследован в работах Фомина, Соколова, Вайткявичюса (1979) и Vaitkevicius et al. (1983). Здесь сосредоточимся только на следствиях этого анализа.

4.2. Адаптационные эффекты в двумерной векторной модели

Как уже указывалось, воспринимаемый наклон прямой зависит от отношения сигналов на выходе двух нейронов (преддетекторов), определяющих ориентацию вектора воздействия. Предполагается, что в процессе длительного наблюдения за одной и той же прямой чувствительность преддетекторов падает: чем больше возбужден преддетектор, тем больше уменьшится его чувствительность. Если прямая в равной мере возбуждает оба преддетектора, то в процессе адаптации величина реакций обоих нейронов уменьшится в равной мере, то есть ориентация вектора воздействия не изменится, а следовательно, не изменится и номер максимально возбужденного нейрона детектора. Таким образом, те прямые, которые в равной мере возбуждают оба преддетектора, в процессе адаптации воспринимаются стабильными — их воспринимаемый наклон не меняется. Кроме того, предварительная адаптация к этой группе (первой) прямых не влияет на последующее восприятие наклона других прямых. Так как вертикальная и горизонтальная прямые во время адаптации воспринимаются стабильными, то они, согласно модели, должны одинаково возбуждать оба преддетектора (уравнение (6)). Согласно выражению (6) это возможно, если $\theta = 45^\circ$.

Следует выделить и вторую группу прямых линий, которые возбуждают только один из преддетекторов. Так как в процессе адаптации меняется только реакция одного преддетектора, а реакция второго (невозбужденного) остается равной нулю, то и в этом случае воспринимаемый наклон такой прямой не меняется. Однако после адаптации к подобным прямым последующее восприятие наклона других прямых изменится. Этим вторая группа прямых линий отличается от первой.

Если в выражении значение $\theta = 45^\circ$, то формально нетрудно показать, что первая группа прямых имеет один из следующих наклонов:

$$\varphi = 0^\circ, 45^\circ, 90^\circ \text{ и } 135^\circ, \quad (7)$$

а вторую группу образуют прямые со следующими наклонами:

$$\varphi = 22,5^\circ, 67,5^\circ, 112,5^\circ \text{ и } 157,5^\circ. \quad (8)$$

Итак, согласно двумерной модели, в процессе длительного наблюдения за одной и той же прямой происходит непрерывное изменение воспринимаемого наклона этой прямой. При этом все прямые субъективно дрейфуют

к одной из ближайших прямых первой группы (выражение (7)). Изменение направления субъективного дрейфа происходит при наклонах, указанных в выражении (8). Следует отметить, что Гибсон не исследовал и ничего не говорил о влиянии адаптации на восприятие прямой с наклоном в 45° . Так как такими свойствами многомерная модель не обладает, то наличие или отсутствие описанного эффекта нормализации при восприятии человеком наклона прямых линий может служить подтверждением либо двумерной, либо многомерной модели.

Пока мы говорили о психофизических свойствах моделей. Рассмотрим, каковы различия этих моделей на нейронном уровне. Основное различие заключается в том, как меняется в процессе адаптации ориентационная чувствительность детекторных нейронов. Согласно многомерной модели, адаптация к одной и той же прямой не должна менять оптимальный наклон для нейрона, детектирующего этот наклон. Согласно же двумерной модели такое изменение оптимального наклона всегда произойдет, за исключением нейронов, детектирующих один из неподверженных адаптации наклонов (см. (7) и (8)). Этот вывод следует из того, что при адаптации к этим прямым ориентация вектора воздействия не меняется (меняется только его длина). Формально можно показать (Vaitkevicius et al., 2009), что прямым с наклоном (см. (7) и (8)) соответствуют собственные векторы оператора адаптации. При адаптации к прямым с другими наклонами ориентация вектора воздействия будет меняться, а следовательно, будут меняться и оптимальные наклоны для детекторов ориентации.

4.3. Адаптация и чувствительность к изменению наклона

Согласно двумерной модели адаптация меняет дифференциальную чувствительность системы. Однако изменение чувствительности не может быть тотальным для всех наклонов, и изменение чувствительности зависит от наклона адаптирующей прямой. В самом деле, согласно модели ориентационные характеристики преддетекторов выбраны так, что значение параметра $\varphi \in (0^\circ, 180^\circ)$ отображается на максимально возможную дугу окружности $(0^\circ, 360^\circ)$. Любые изменения характеристик преддетекторов, сохраняя однозначность отображения, не могут увеличить площадь отображения. Если увеличивается площадь отображения для одних значений параметра φ (в этом случае, как уже указывалось, увеличивается дифференциальная чувствительность системы к этим наклонам), то она неизбежно уменьшится для других его значений. Это означает, что если увеличивается чувствительность к одним значениям параметра φ , то она неизбежно должна уменьшиться для других его значений. Далее, если прямая в процессе адаптации меняет чувствительность обоих преддетекторов в равной мере, то до и после адаптации к этим стимулам все прямые породят векторы воздействия одной и той же ориентации, а следовательно, дифференциальная

Таблица 1

Адаптационные эффекты к изменениям наклона прямой линии, предсказываемые двумерной и многомерной моделями механизмов ориентации

Адаптационные свойства	Двумерная модель	Многомерная модель
Наличие и свойства эффекта нормализации	Прямые с произвольным наклоном в процессе адаптации субъективно поворачиваются в сторону одной из ближайшей прямой с наклоном 0° , 45° , 90° , 135° . Изменение направления субъективного дрейфа происходит при следующих наклонах: $22,5^\circ$, $67,5^\circ$, $112,5^\circ$ и $157,5^\circ$	Нет эффекта нормализации
Свойства ориентационного эффекта последействия	Ориентационный эффект последействия зависит как от угла между тестовой и адаптирующей прямыми, так и от ориентации адаптирующей прямой. Этот эффект максимален для тестовых прямых с наклонами 0° , 45° , 90° , 135° и отсутствует для тестовых прямых с наклонами $22,5^\circ$, $67,5^\circ$, $112,5^\circ$ и $157,5^\circ$	Для всех наклонов ориентационный эффект последействия зависит только от угла между тестовой и адаптирующей прямыми и не зависит от ориентации адаптирующей прямой
Изменение дифференциальной чувствительности	Адаптация к прямым с наклонами 0° , 45° , 90° , 135° не должна менять дифференциальную чувствительность системы, а максимальные изменения в дифференциальной чувствительности должны наблюдаться после адаптации к прямым с наклонами $22,5^\circ$, $67,5^\circ$, $112,5^\circ$ и $157,5^\circ$	После адаптации к прямой любого наклона увеличивается чувствительность к изменению наклона этой прямой. Изменение дифференциальной чувствительности к другим наклонам не исследовалось
Влияние адаптации на ориентационную характеристику нейрона-детектора	Не меняется ориентационная характеристика только детекторов, избирательных к наклонам 0° , $22,5^\circ$, 45° , $67,5^\circ$, 90° , $112,5^\circ$, 135° и $157,5^\circ$. Ориентационные характеристики других детекторов под влиянием адаптации меняются	Ориентационная характеристика с точностью до постоянного множителя не меняется (то есть ее форма остается неизменной)

чувствительность к наклону не должна меняться. Вообще говоря, величина изменения дифференциальной чувствительности будет зависеть от наклона адаптирующей прямой.

Как меняется чувствительность в соответствии с вышеописанной многомерной моделью? Согласно вышесказанному, адаптация к любой прямой должна увеличивать дифференциальную чувствительность. Однако остается неясным, как она изменится во всем диапазоне наклонов $\varphi \in (0^\circ, 180^\circ)$. Эти различия с модификацией ориентационной чувствительности опять можно использовать для экспериментальной проверки рассмотренных моделей.

Отмеченные различия в предсказании адаптационных эффектов двумя моделями сведены в табл. 1.

Раздел 2. Экспериментальная проверка двумерной и многомерной моделей в психофизических экспериментах с человеком

1. Эффект нормализации при восприятии наклона прямой

Сначала рассмотрим, имеют ли место эффекты нормализации наклона при длительном наблюдении за одной и той же прямой. Рассмотрим, как отображаются прямые с наклоном $\varphi \in (0^\circ, 180^\circ)$ в двумерное пространство $\{x_1(\varphi), x_2(\varphi)\}$. Учитывая выражение (6), (где $\theta = 45^\circ$), физические (реальные) прямые с наклоном, указанным в (7) и (8), отображаются в двумерное пространство так, как показано на рис. 5, б.

По оси абсцисс и ординат — значения выходных сигналов $x_1(\varphi)$ и $x_2(\varphi)$ предетекторов соответственно. Неподверженные адаптации прямые в этом двумерном пространстве соответствуют сплошным жирным (стабильным — прямые с наклоном $0^\circ, 45^\circ, 90^\circ$) и пунктирным ($\pm 22,5^\circ, 67,5^\circ$) линиям. Пунктирными линиями показаны нестабильные прямые, а стрелками, исходящими из них, указано направление адаптационного дрейфа (направление «нормализационного» дрейфа).

В данном случае углы между исходными физическими прямыми увеличиваются два раза, и они поворачиваются на угол 45° относительно вертикали (рис. 5, б). Согласно проведенному выше анализу, двумерная модель предсказывает, что при длительном наблюдении за прямыми с наклонами, близкими к $0^\circ, 45^\circ$ и 90° , должен наблюдаться субъективный дрейф в сторону одной ближайшей из указанных прямых. Точками реверсии субъективного дрейфа должны быть наклоны $22,5^\circ$ и $67,5^\circ$.

На рис. 5, б показан предсказываемый субъективный ориентационный дрейф в двумерной модели при длительном наблюдении за одной и той же прямой. Сплошные жирные прямые линии соответствуют стабильным прямым, к которым в процессе адаптации субъективно дрейфуют все другие прямые линии (за исключением показанных пунктиром линий, не подверженных адаптации). Как видно, изменение направления дрейфа происходит

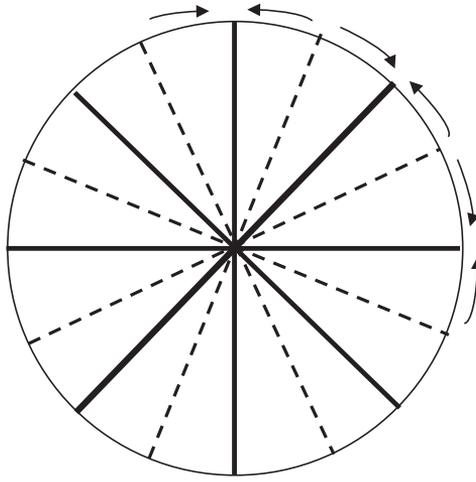
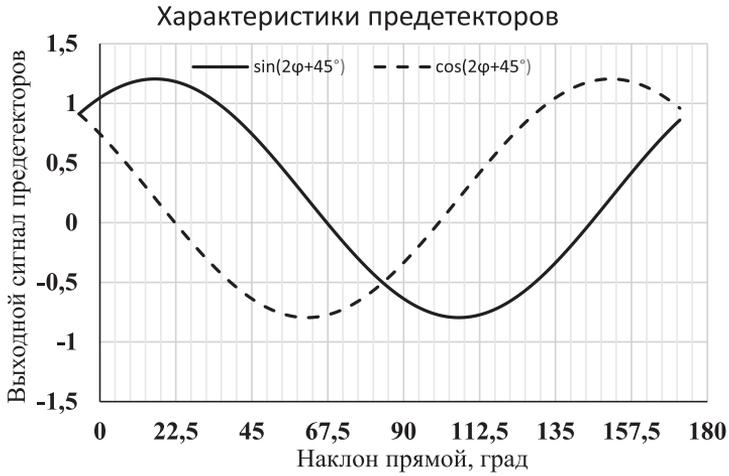


Рис. 5. Субъективный ориентационный дрейф в двумерной модели при длительном наблюдении за одной и той же прямой

a — реакция преддетекторов (ось ординат) на прямую с наклоном φ (на оси абсцисс); *б* — распределение неподверженных адаптации прямых

при наклонах, отмеченных пунктирными прямыми. Итак, дрейф всегда направлен в сторону ближайшей стабильной прямой, отмеченной непрерывной жирной сплошной прямой.

2. Сопоставление свойств моделей с данными психофизических исследований восприятия человеком ориентации линий

2.1. Экспериментальное исследование эффекта нормализации

2.1.1. Методика

А) Обоснование эксперимента, стимульная ситуация и ход эксперимента

Задача эксперимента — проверить, имеет ли место предсказанный двумерной моделью дрейф воспринимаемого наклона (рис. 5, б). При планировании эксперимента мы исходили из предположения, что эффекты нормализации и последействия связаны с локальными процессами (см. также: Dragoi et al., 2000, 2003; Von der Heydt et al., 2005; Dickinson, Badcock, 2013; Knapen et al., 2010; Mathot, Theeuwes, 2013).

Б) Стимулы

Использовались два стимула: адаптирующий и тестовый (тест-стимул). Оба стимула предъявлялись в разных участках зрительного поля с расстоянием между ними 6° . Используемые стимулы и временная диаграмма стимуляции показаны на рис. 6.

В центре зрительного поля предъявлялись адаптирующие прямые с наклоном в l_{φ_a} . Обычно это были три прямые длиной в 2° . Наличие трех адаптирующих прямых облегчало испытуемому задачу по фиксации взора и уменьшало произвольную оптомоторную реакцию при кратковременном включении сравниваемой прямой (тест-прямой). Расстояние между адаптирующими прямыми составляло 20 мин зрительного угла. Наклон отрезков адаптирующих прямых задавался экспериментатором. Использовались пять различных прямых: $\varphi_a = \varphi_{\text{соб}} - 10^\circ$, $\varphi_{\text{соб}} + 10^\circ$, где $\varphi_{\text{соб}} = 0^\circ$, 45° и 90° (неподверженные адаптации наклоны прямых). Точнее, $\varphi_a = -10^\circ$, 10° , 35° , 55° и 80° .

Далее, на расстоянии 6° зрительного угла предъявлялась тест-прямая l_{φ} той же длины, что и адаптирующая. Стимулы генерировались на экране дисплея «Philips 201CS» с длиной диагонали 50,4 см. Кадровая частота — 75 Гц. Контраст изображения был равен 1, а интенсивность свечения линии — 80 кд/м^2 .

В) Процедура

В начале эксперимента испытуемый адаптировался в течение 10 минут в темноте (время $t_{\text{пр}}$ на рис. 6, б). После этой предварительной темновой адаптации испытуемому предъявлялись адаптирующие прямые. В течение 1 мин испытуемый видел только эти прямые, а затем на экране дополнительно появлялась тест-прямая l_{φ} . Во время всего опыта испытуемый фиксировал взгляд в центре адаптирующих прямых (черный кружок). Тест-прямая была видна в течение 0,2–1 с ($t_{\text{тест}}$). Наклон φ этой прямой был

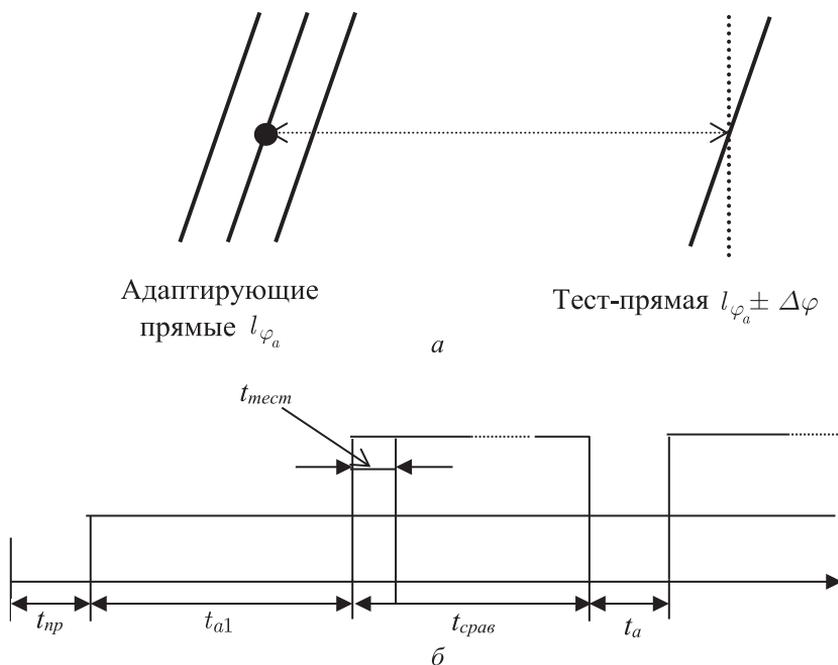


Рис. 6. Стимулы, используемые в экспериментах

a — адаптирующие прямые показаны в левой части рисунка. Тест-прямая показана в правой части рисунка; *b* — временная диаграмма эксперимента: t_{np} — время темновой предварительной адаптации; t_{a1} — начальное время адаптации к адаптирующим прямым ($t_{a1} = 1$ мин); $t_{тест}$ — время предъявления тест-прямой ($t_{тест} = 0,2 \dots 1$ с); $t_{срав}$ — время, предназначенное для ответа; t_a — время адаптации до повторного предъявления тест-стимула ($t_a = 10$ с)

равен $\varphi = \varphi_a + 0,5^\circ \cdot n$, где n — случайно выбираемое компьютером целое число из интервала $[-10; 10]$. Иначе говоря, тест-прямая могла быть с равной вероятностью повернута с шагом $\pm 0,5^\circ$ как против, так и по часовой стрелке до $\pm 5^\circ$ относительно адаптирующей прямой (угол поворота против часовой стрелки считался положительным). Таким образом, всего предъявлялась двадцать одна тест-прямая. В эксперименте использовался метод «вынужденного двухальтернативного ответа» (*2 force choice*), то есть испытуемый должен был сообщить, повернута ли тест-прямая против или по часовой стрелке относительно адаптирующей. Свой выбор испытуемый фиксировал нажатием на соответствующую клавишу. Одна сессия эксперимента длилась до тех пор, пока каждое значение наклона тест-прямой не предъявлялось пять раз (то есть всего за сессию предъявлялось 105 тест-прямых).

Стимулы предъявлялись монокулярно. Испытуемый находился на расстоянии 1 м от экрана дисплея и наблюдал за изображением через круглое отверстие, ограничивающее поле зрения 20° (во избежание влияния контура видимого поля на восприятие ориентации прямых).

Г) Представление данных

Рассмотрим возможные ответы испытуемого в двух случаях: (1) когда воспринимаемый наклон в процессе адаптации не менялся; (2) когда наблюдался адаптационный дрейф воспринимаемого наклона.

Случай (1). Пусть во время адаптации наклон прямой *A* (жирная прямая на рис. 7, *a*) субъективно не меняется.

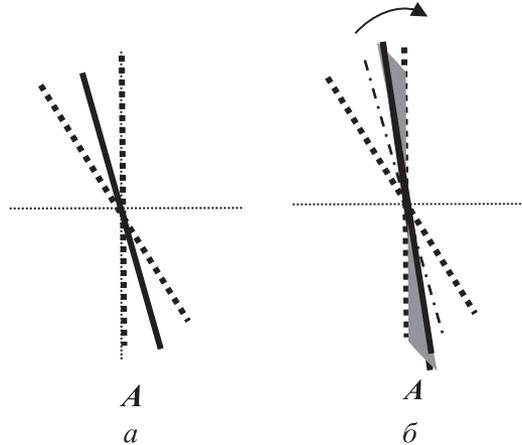


Рис. 7. Адаптационный субъективный дрейф (поворот) отрезка, составляющего угол (-10°) с вертикалью, и его измерение

a — случай, когда эффект нормализации отсутствует. Воспринимаемая ориентация адаптационной прямой не меняется — она делит пополам сектор, в котором с равной вероятностью предъявляются тест-прямые. Адаптационная прямая — жирная прямая (*A*), а пунктирные линии — сектор, в котором возможно представление тест-прямой; *b* — случай, когда имеет место эффект нормализации. В результате адаптации адаптационная прямая субъективно поворачивается по часовой стрелке, то есть воспринимаемое ее положение, показанное жирной прямой (*A*), оказывается повернутой по часовой стрелке относительно физической прямой (штрихпунктирной линией). При этом воспринимаемая прямая (*A*) несимметрично делит пунктиром обозначенный сектор, в котором с равной вероятностью предъявляются тест-прямые. В сером секторе предъявленные тест-прямые воспринимаются повернутыми по часовой стрелке относительно субъективно воспринимаемой адаптационной линии (жирная линия). При этом число таких ответов будет меньше числа ответов «тест-прямая повернута против часовой стрелки» (когда тест-прямая воспринимается в светлом секторе)

Тест-прямые предъявляются в секторе, очерченном двумя пунктирными прямыми. Этот сектор адаптационной прямой (выделен жирной прямой) делится на две равные части. Так как тест-прямая с любым наклоном предъявляется в очерченном секторе с одинаковой вероятностью, то в этом случае вероятность (частота или число) обоих типов ответов в течение одной сессии («тест-прямая повернута по или против часовой стрелки относительно адаптационной») была бы равной.

Случай (2). Пусть в процессе адаптации прямая с наклоном в (-10°) субъективно поворачивается по часовой стрелке (рис. 7, *b*). Адаптационная прямая воспринимается в положении, отмеченном сплошной жирной прямой (рис. 7, *b*), и она делит пунктиром очерченный сектор на две неравные

по величине части. В течение опыта испытуемому предъявляется тест-прямая, наклон которой, как и раньше, с равной вероятностью задается в секторе, отмеченном пунктирными прямыми. Предъявляемая тест-прямая симметрично с шагом $\pm 0,5^\circ$ меняется относительно адаптационной прямой (штрихпунктирной линии) $\varphi = -10^\circ$. Как видно, жирная прямая (субъективно воспринимаемая адаптационная прямая **A**) делит штрихпунктиром очерченный сектор на две несимметричные части (левый светлый сектор больше правого затененного серого сектора). Задача испытуемого сказать, повернута ли тест-прямая относительно (**A**) прямой «по» или «против» часовой стрелки, то есть сказать, воспринимается ли тест-прямая в светлом или сером секторе. Если **A** прямая субъективно воспринимается повернутой в сторону вертикали, то тест-прямая чаще будет восприниматься повернутой «против», чем «по» часовой стрелке.

Д) Статистическая обработка полученных данных

Целью эксперимента было проверить, меняется ли восприятие наклона прямой при непрерывном длительном наблюдении за ней. Литературные данные не позволяют делать окончательный вывод о наличии адаптационного процесса (Gibson, 1933; Muller et al., 1999; Dragoi et al., 2000). Для статистической обработки данных исходили из следующей модели. Полагаем, что испытуемый оценивает значение случайной величины $Y_i = \Psi_{ti} + \varepsilon$, где $i = 1, \dots, 21$ — номер предъявляемой тест-прямой, Ψ_{ti} — значение воспринимаемого наклона в отсутствие помех, ε — случайная величина. По предположению, ε не зависит ни от i , ни от величины Ψ_{ti} и имеет нормальное распределение $N(0, \sigma^2)$. Для проверки этого предположения при анализе полученных данных использовались тесты Колмогорова — Смирного и Шапиро — Вилк, а также и непараметрические методы анализа. Оценка испытуемым наклона была дихотомической: он решал, является ли тест-прямая повернутой «против» или «по» часовой стрелке относительно воспринимаемой адаптирующей прямой, то есть является ли величина $Y_i > \varphi_a$.

Чтобы подсчитать частоту однотипных ответов ($Y_i > \varphi_a$) для всех испытуемых, использовались полученные экспериментальные данные. Как уже указывалось, во время одной сессии испытуемому 21 раз показывались тест-прямые различного наклона при заданной ориентации адаптационной прямой. Каждый из четырех испытуемых оценивал, повернута ли каждая тест-прямая относительно адаптационной прямой «по» или «против» часовой стрелки 5 раз (в сумме 105 раз). Формально обработку полученной информации можно описать так. По окончании одной сессии подсчитывалось число каждого из двух возможных ответов $y_{k,j}(s, a)$ (повернута ли воспринимаемая заданная тест-прямая «по» (0) или «против» (1) часовой стрелки), где k — порядковый номер предъявления одной и той же тест-прямой ($k \leq 5$); j — число наклонов тест-прямой ($j \leq 21$), s — номер испытуемого ($s \leq 4$); a — наклон адаптационной прямой ($a \leq 5$). Таким образом,

при заданном значении адаптационной прямой (5 значений) для каждого испытуемого определялась зависимость числа одного типа ответа от наклона предъявляемой тест-прямой (21 значение: см. методику), то есть определялось $y_j(s, a) = \sum_{k=1}^5 y_{k,j}(s, a) < 5$. В результате были получены четыре такие зависимости (для каждого испытуемого). Зная зависимости $y_j(s, a)$, можно подсчитать число однотипных ответов для каждого испытуемого (при заданной адаптационной прямой), то есть $y(s, a) = \sum_{j=1}^{21} y_j(s, a) < 5 \cdot 21$. Наконец, по этим зависимостям для всех испытуемых подсчитывалось как среднее суммарное число одного типа ответа, так и частота этого ответа при заданном значении наклона адаптационной прямой, то есть $y(a) = \sum_{s=1}^4 y(s, a) < 5 \cdot 21 \cdot 4$ или $Y(a) = \sum_{s=1}^4 \frac{y(s,a)}{N}$, где $N = 5 \cdot 21 \cdot 4$. Заметим, что если адаптационная прямая не подвержена адаптации, то число обоих типов ответов теоретически должно быть одинаковым и частота одного из ответов должна быть равной 0,5. В противном случае частоты двух ответов не будут равными. Наряду с частотой ответа можно подсчитывать среднее число однотипных ответов: если адаптационная прямая не подвержена адаптации, то число этих ответов должно быть равным (21/2). Чтобы избежать дробных чисел, число ответов умножается на два. Для дальнейшего анализа будем использовать функцию $y(a)$, характеризующую зависимость частоты ответов «тест-прямая повернута по часовой стрелке относительно адаптирующей прямой» от физического значения наклона адаптирующей прямой. Зная эту зависимость, нетрудно определить среднее число ответов для всех испытуемых (тест-прямая повернута по часовой стрелке), то есть когда воспринимаемый наклон тест-прямой не больше наклона адаптирующей (то есть $\varphi \leq \varphi_a$). Полагалось, что это число имеет нормальное распределение (см. выше п. «Д») «Статистическая обработка полученных данных»). Подсчитывались как частота и среднее число ответов, так и 95-процентный доверительный интервал этой величины. Использовались и непараметрические методы оценки полученных данных.

Е) Испытуемые

В опытах принимало участие 4 испытуемых. Все испытуемые имели нормальное зрение. При статистической обработке использовались все полученные данные.

2.2. Результаты экспериментов

На рис. 8 представлены суммарные результаты опытов.

По оси абсцисс отложен физический наклон адаптирующей прямой (напомним, что наклон прямых определялся относительно вертикали), а по левой оси ординат отложено среднее для всех испытуемых число ответов «повернута по часовой стрелке», а по правой оси ординат — частота этого

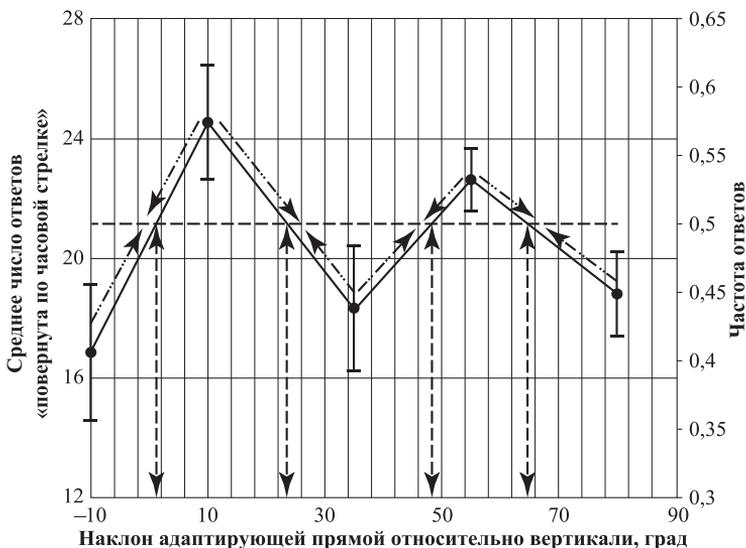


Рис. 8. Зависимость среднего числа ответов «тест-прямая повернута по часовой стрелке относительно адаптирующей» от наклона этой прямой

По оси абсцисс — наклон адаптирующей прямой относительно вертикали в градусах. На левой оси ординат отложено число ответов «тест-прямая повернута по часовой стрелке относительно адаптирующей», а на правой оси ординат — частота указанных ответов. Вертикальными отрезками показан 95% доверительный интервал

ответа (см. выше п. Д. «Статистическая обработка полученных данных»), подсчитанная также по результатам всех испытуемых. Отрезок вертикальной прямой представляет 95% доверительный интервал. Пунктиром отмечена частота ответов (0,5), когда число обоих типов ответов одинаково (частота ответов — предъявленная тест-прямая повернута «по» и «против» часовой стрелке).

Как видно из рисунка, число указанных ответов зависит от наклона адаптирующей прямой. Что это означает? Рассмотрим случай (сессию), когда адаптирующая прямая имела наклон (-10°) (знак «-» означает, что адаптирующая прямая повернута против часовой стрелки относительно вертикали: см. рис. 7). Согласно рис. 8 все испытуемые в данном случае во время этой сессии (при предъявлении двадцати одной тестовой прямой) в среднем с частотой $\sim 0,4$ говорили, что предъявленные тест-прямые были повернуты по часовой стрелке относительно адаптирующей прямой (или, что тоже самое, с частотой $1 - 0,4 = 0,6$ говорили «повернута против часовой стрелки»). При этом среднее число ответов «тест-прямая повернута по часовой стрелке» равно $\sim 8,5$ (против альтернативного ответа «повернута против часовой стрелки» — $\sim 12,5$). На правой оси это соответствует числу $2 \cdot 8,5 = 17$ (или $2 \cdot 12,5 = 25$).

Итак, это означает, что в процессе адаптации прямая с наклоном $l_{\varphi} = -10^{\circ}$ воспринимается повернутой по часовой стрелке в сторону вертикали. Иначе говоря, в этом случае испытуемый воспринимает тест-прямую в сером секторе реже, чем в светлом, то есть часть тест-прямых, реально расположенных в сером секторе, воспринимаются расположенными в светлом секторе, а значит, тест-прямая будет чаще восприниматься в левом секторе, чем в правом (рис. 7). Из этого факта можно делать вывод, что адаптирующая прямая субъективно повернута по часовой стрелке (рис. 7), то есть наблюдается адаптационный дрейф «по часовой стрелке». Это и предсказывалось двумерной моделью.

Аналогичным образом можно объяснить увеличение числа ответов испытуемых «повернута по часовой стрелке» (среднее за сессию $\sim 12,5 = 25/2$) при адаптации к прямой с наклоном в 10° (рис. 8). Таким образом, тест-прямая будет чаще находиться в правом секторе, чем в левом секторе между воспринимаемой адаптирующей прямой и вертикалью. Это означает, что адаптационный дрейф наклона этой прямой направлен против часовой стрелки в сторону вертикали. В итоге испытуемый чаще будет отмечать, что тест-прямая повернута «по», чем «против часовой стрелки» относительно воспринимаемой адаптирующей прямой. Итак, при адаптации к прямым, ориентированным под углом (-10°) и (10°) относительно вертикали, адаптационный дрейф направлен в противоположные стороны «по» и «против» часовой стрелки соответственно. На основе данных рис. 8 можно предполагать, что величина адаптационного дрейфа уменьшается при уменьшении угла указанных прямых относительно вертикали. Если предположить, что величина дрейфа меняется линейно между двумя соседними экспериментальными точками графика, представленном на рис. 8, то можно ожидать, что адаптационный дрейф будет равен нулю в точке, где прямая, соединяющая точки ($-10^{\circ}, 17$) и ($10^{\circ}, 25$), пересекается с пунктирной горизонтальной прямой, то есть частота обоих ответов («по» и «против») будет одинаковой и равной 0,5. Как видно из рис. 8, это произойдет при адаптации к прямой с наклоном в $\sim 0^{\circ}$ (показано пунктирной стрелкой).

Далее, на рис. 8 видно, что во всём диапазоне углов наклона от 0° до $22,5^{\circ}$ частота ответов «повернута по часовой стрелке» больше частоты альтернативного ответа, то есть адаптационный дрейф направлен в сторону вертикали, хотя его величина уменьшается при приближении к точке $22,5^{\circ}$.

Аналогичные выводы можно сделать относительно адаптационного дрейфа, порожденного прямыми с наклоном 35° , 55° и 80° . В свою очередь, в диапазоне углов $22,5-(45-48)^{\circ}$ частота ответов «повернута по часовой стрелке» теперь уже меньше частоты альтернативного ответа, то есть адаптационный дрейф меняет свое направление и направлен в сторону наклона 45° . Далее, в интервале $(45-48)-67^{\circ}$ адаптационный дрейф опять меняет направление от наклона 67° в сторону 45° . Отметим, что величина

адаптационного дрейфа равна нулю при наклонах адаптирующей прямой, равной 0° , $22,5^\circ$, $(45-48^\circ)$, 67° и 90° (то есть наклон этих прямых при длительном наблюдении не меняется). Однако свойства первой группы прямых с наклонами 0° , $(45-48^\circ)$ и 90° (см. выражение (7)) отличаются от свойств второй группы прямых с наклонами $22,5^\circ$ и 67° . При малых отклонениях наклона первой группы прямых их воспринимаемый наклон меняется, приближаясь к ближайшей прямой первой группы (см. [7]). При изменении наклона второй группы прямых (см. выражение (8)) адаптационный дрейф направлен в сторону от этих прямых к ближайшей прямой первой группы.

Итак, согласно данным, представленным на рис. 8, можно сделать следующие выводы. Прямые с наклонами -10° , 35° , и 80° в процессе адаптации субъективно поворачиваются по часовой стрелке, приближаясь к вертикали, к диагонали (к прямой с наклоном в 45°) и горизонтали соответственно. Это соответствует тому, что предсказывалось двумерной векторной моделью (рис. 5). В многомерной модели эффект нормализации отсутствует. Далее, говоря об эффекте нормализации, необходимо отметить следующее. Существуют три вида стабильных прямых, которые обладают одновременно двумя характерными свойствами: (1) воспринимаемый наклон этих прямых в процессе адаптации не меняется; (2) эти прямые являются «центром притяжения» для других прямых: при длительном наблюдении за другими прямыми они субъективно поворачиваются в сторону ближайшей стабильной прямой. Эти прямые в равной мере возбуждают оба детектора. Нестабильные прямые возбуждают только один из детекторов. Наличие нестабильных и не подверженных адаптации прямых с наклоном в $22,5^\circ$ и $67,5^\circ$ непосредственно в эксперименте не обнаружено. Однако на основе имеющихся данных можно утверждать, что реверсия адаптационного дрейфа должна происходить где-то в интервале: $10-35^\circ$ и $55-80^\circ$ (рис. 8). Это соответствует модельным представлениям. Вместе с тем следует отметить, что адаптационные изменения, лежащие в основе субъективного дрейфа, протекают довольно быстро — в течение 1 мин (см. также: Muller et al., 1999; Dragoi et al., 2000). Согласно полученным данным после 1 мин изменения в восприятии наклона адаптационной прямой являются незначительными и нестабильными. Нестабильность дрейфа может быть связана с малыми движениями головы.

Итак, можно предположить, что прямые с наклонами $22,5^\circ$ и $67,5^\circ$ являются особенными. Вблизи этих наклонов при адаптации происходит реверсия адаптационного дрейфа (рис. 8). Данное свойство адаптации не изучалось. Однако наличие реверсии вблизи указанных наклонов неожиданно подтверждается исследованиями свойств отдельных чувствительных к ориентации нейронов (детекторов ориентации) зрительной системы животных (Jin et al. 2005; Dragoi et al., 2003, 2000). Эти данные подробно будут рассмотрены ниже в разделе о нейронных механизмах анализатора наклона.

3. Эффекты последействия наклона (*tilt after-effect*)

Рассмотрим теперь, может ли 2-D модель объяснить другой адаптационный эффект, а именно — эффект последействия наклона. Согласно этому эффекту предварительная адаптация к прямой l_φ с наклоном φ влияет на последующее восприятие наклона тест-прямой l_{φ_T} . Вкратце приведем уже ранее выполненные расчеты этого эффекта в предлагаемой модели (Соколов, Вайткявичюс, 1989; Фомин и др., 1979). Результаты расчетов совместно с экспериментальными данными, полученными другими авторами (Gibson, 1937; Campbell, Maffei, 1971), приведены на рис. 9.

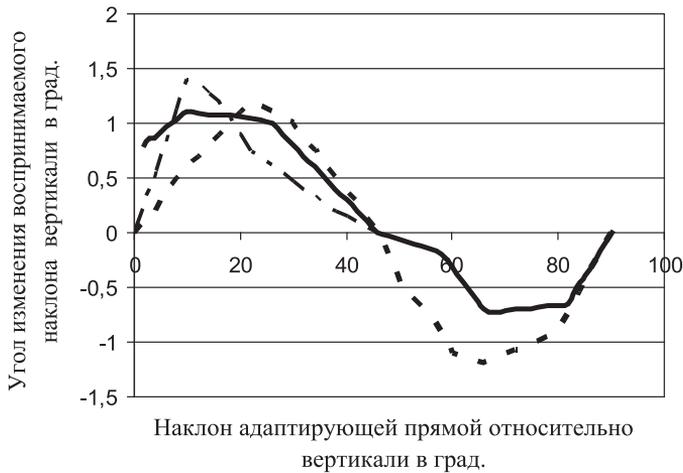


Рис. 9. Зависимость величины эффекта последействия наклона от ориентации адаптирующей прямой

Пунктирная кривая — расчетная зависимость, другие кривые — экспериментальные зависимости (подробнее см. текст)

На рисунке показано, как наклон адаптирующей прямой (его значение отложено на оси абсцисс) влияет на воспринимаемый наклон вертикали. По оси ординат отложен угол, на который следует повернуть объективную вертикаль, чтобы она воспринималась как вертикаль. Положительный угол означает, что поворот следует осуществлять по часовой стрелке. Пунктирная кривая соответствует расчетной зависимости, а две другие кривые являются экспериментальными (взяты из работ: Gibson, 1933; Gibson, Radner, 1937). Как видно, 2-D модель способна объяснить эффект последействия, причем для его объяснения не нужно делать никаких добавочных предположений: как эффект нормализации, так и эффект последействия являются следствиями срабатывания одного и того же механизма. Однако следует отметить, что модельные кривые несколько отличаются от экспериментальных. Первые являются симметричными относительно точки 45° , а экспериментальные зависимости не являются таковыми — влияние адаптирующих

прямых с наклоном больше 45° на восприятие наклона вертикальной прямой меньше, чем влияние прямых с наклоном меньше 45° . Это различие можно объяснить, если учесть, что на воспринимаемый наклон прямой влияет не менее двух факторов: влияние предварительной адаптации (*tilt after-effect*) и влияние латерального торможения между нейронами, чувствительными к ориентации (Blakemore, Tobin, 1972; Blakemore et al., 1970). Второй фактор мы будем называть симультанным контрастом в пространстве наклона прямых (речь идет о симультанном контрасте при восприятии наклона прямых: см. Фомин и др., 1979; Vaitkevicius et al., 2009). В результате симультанного контраста острые углы субъективно воспринимаются больше, а тупые — меньше реальных углов (Фомин и др., 1979). Следовательно, благодаря контрасту прямые образующие стороны острых углов отталкиваются друг от друга, а стороны тупых углов притягиваются. В опытах с адаптацией тест-прямые предьявляются сразу после выключения адаптирующих прямых. Из-за инерции возбуждение, вызванное адаптирующей прямой, исчезает не сразу, и благодаря этому между «адаптирующей и тест-прямыми» наблюдается взаимодействие типа «симультанный контраст». Наличие такого взаимодействия показали экспериментально Р. Секулер и Дж. Литтлджон (1974) (см. также Schmid et al., 2014). Итак, благодаря *tilt after-effect* вертикальная прямая отталкивается от адаптирующей прямой, если угол между прямыми меньше 45° , и притягивается к адаптирующей прямой, если угол больше 45° (рис. 9). Однако благодаря симультанному контрасту прямые отталкиваются друг от друга, если угол между ними не больше 90° . Таким образом, на участке наклонов $0-45^\circ$ изменения, вызванные адаптацией и симультанным контрастом, усиливают друг друга, а на участке $45-90^\circ$, наоборот, уменьшают их суммарное влияние. Как показали расчеты, учет этого двойного взаимодействия позволяет объяснить асимметрию зависимости, показанной на рис. 9 (Vaitkevicius et al., 2009).

Итак, согласно обеим обсуждаемым моделям (двумерной и многомерной) влияние предварительной адаптации на восприятие ориентации прямых с наклоном $\varphi = 0^\circ$, 45° и 90° одинаково, что имеет экспериментальное подтверждение (Mitchell, Muir, 1976). Однако предсказываемое 2-D моделью влияние предварительной адаптации на воспринимаемый наклон других прямых будет меньше. Кроме того, оно будет минимальным для прямых с наклонами $22,5^\circ$ и $67,5^\circ$. Это отличается от предсказаний многомерной модели, согласно которой эффект последствия не зависит от наклона тест-прямой. К сожалению, этот вывод непосредственно экспериментально не проверялся. Согласно косвенным нейрофизиологическим данным, адаптация изменяет оптимальный наклон для детекторов ориентации, причем степень такого влияния зависит от детектируемого нейроном наклона (Jin et al., 2005; Dragoi et al., 2003, 2000). Это согласуется с предсказанием

двумерной модели. Согласно же многомерной модели оптимальный наклон детектора не должен зависеть от адаптации.

Наконец, следует отметить, что адаптационные искажения восприятия наклона прямой нельзя объяснить симультанным контрастом (Sekuler, Littlejohn, 1974). На самом деле, как уже отмечено выше, острые углы — благодаря симультанному контрасту при таком способе наблюдения — субъективно воспринимаются больше, а тупые — меньше объективных (Blakemore, Tobin, 1972; Blakemore et al., 1970). Это отличается от искажений, вызванных адаптацией. Влияние адаптации на восприятие наклона исчезает, когда угол между тестовой и адаптирующей прямыми равен 45° (рис. 10).

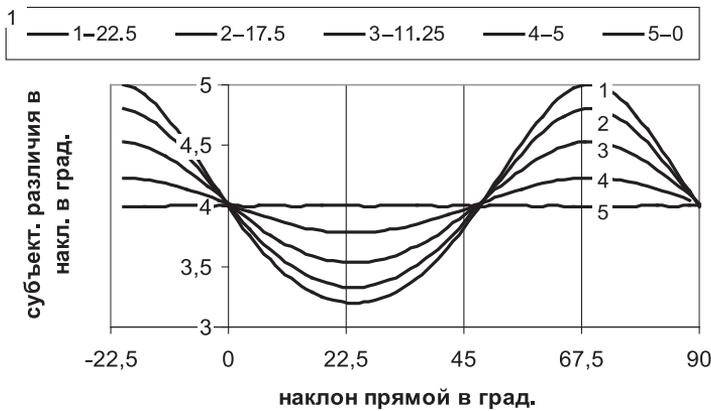


Рис. 10. Влияние адаптации на «воспринимаемый» угол $\Delta\Psi$ между двумя прямыми l_φ и $l_{\varphi+\Delta\varphi}$

По оси абсцисс — значение φ , а по оси ординат — «измеренный моделью» угол $\Delta\Psi$ между указанными прямыми, когда объективно этот угол равен $\Delta\varphi = 4^\circ$. Зависимости, помеченные цифрами, подсчитаны при следующих наклонах адаптирующей прямой: 1-я при $22,5^\circ$, 2-я — $17,5^\circ$, 3-я — $11,25^\circ$, 4-я — 5° и 5-я — 0°

Искажение же в восприятии угла между двумя одновременно видимыми прямыми исчезает, когда он равен 90° (Blakemore, Tobin, 1972; Blakemore et al, 1970). Подробнее этот вопрос рассмотрен в работах Соколова и Вайткявичюса (1989) и Vaitkevicius et al. (2009). К сожалению, в литературе эти две иллюзии иногда смешиваются (Ganz, 1966; Sekuler, Littlejohn, 1974; Bednar, Miikkulainen, 2000).

4. Дифференциальная чувствительность «анализатора ориентаций» и влияние на нее адаптации

В ряде работ (Barlow, 1969; Barlow, Foldiak, 1989; Фомин др., 1979; Clifford et al., 2001; Westheimer, Gee, 2002) высказывается гипотеза, согласно которой адаптация увеличивает дифференциальную чувствительность

сенсорной системы. Рассмотрим, как меняется дифференциальная чувствительность в 2-D модели. В этой модели «субъективное» различие в наклонах двух прямых l_φ и $l_{\varphi+\Delta\varphi}$ ($\Delta\varphi$ — угол между двумя прямыми) определяется углом между векторами воздействия, соответствующими этим прямым. Как этот угол меняется в результате предварительной адаптации к прямой с наклоном φ_a ? На рис. 10 показаны зависимости величины угла $\Delta\Psi$ между векторами $E(\varphi/\varphi_a)$ и $E(\varphi + \Delta\varphi/\varphi_a)$, соответствующими прямым с наклонами φ и $\varphi + \Delta\varphi$ от значения φ после предварительной адаптации к прямой с наклоном φ_a .

Измеряя угол $\Delta\Psi$, система определяет угол между прямыми l_φ и $l_{\varphi+\Delta\varphi}$, то есть измеряет угол $\Delta\varphi$ (иначе говоря, угол $\Delta\Psi$ является оценкой системы объективного угла $\Delta\varphi$). На рисунке по оси абсцисс отложен угол φ , а по оси ординат — угол $\Delta\Psi$ в градусах для случая, когда объективный угол равен $\Delta\varphi = 4^\circ$. Кривые, помеченные цифрами 1, 2, ..., 5, соответствуют зависимостям при разных значениях наклона адаптирующей прямой.

Из данных, приведенных на рис. 10, можно сделать следующие выводы.

1. Наклон φ_a адаптирующей прямой влияет на величину угла, измеренного моделью, однако форма рассчитанной кривой не зависит от φ_a . Для одних наклонов измеренное значение угла больше объективного значения, а для других — меньше. Если измеренное значение угла больше объективного, то адаптация увеличивает чувствительность системы; в противном случае происходит ее уменьшение. Как и следовало ожидать, общего увеличения чувствительности к любым изменениям наклона не происходит. Адаптация только «перераспределяет» ее: для одних наклонов она увеличивается, а для других — уменьшается.

2. Строго говоря, адаптация не влияет на чувствительность к изменению наклона стабильных прямых, то есть вертикали ($\varphi = 0^\circ$), диагонали ($\varphi = \pm 45^\circ$) и горизонтали ($\varphi = 90^\circ$). Однако величина угла $\Delta\Psi$, определяющего чувствительность к изменению указанных наклонов, зависит от знака $\Delta\varphi$. Как видно, адаптация увеличивает чувствительность системы к повороту вертикальной прямой против часовой стрелки ($\Delta\varphi < 0$) и уменьшает ее к повороту по часовой стрелке. При усреднении чувствительность не меняется. Далее, адаптация к самим стабильным прямым вообще не меняет дифференциальную чувствительность к наклону прямой. Этот вывод нам не кажется неожиданным. В самом деле, в естественных условиях восприятия вертикальные и горизонтальные контуры превалируют. Логично думать, что дифференциальная чувствительность в этих условиях является оптимальной, и нет необходимости ее менять, если не меняются превалирующие в зрительном поле контуры (вертикальные, горизонтальные или диагональные).

3. Чувствительность к изменению ориентации вертикальных и горизонтальных прямых практически мало зависит от наклона адаптирующей прямой.

4. Под влиянием адаптации максимально меняется чувствительность к наклонам в $22,5^\circ$ и $67,5^\circ$. При этом изменения в чувствительности тем меньше, чем больше наклон адаптирующей прямой отличается от наклона прямой $22,5^\circ$.

Какие изменения чувствительности предсказывает многомерная модель? Как уже говорилось, чувствительность модели зависит как от формы кривой, огибающей ориентационные характеристики детекторов после адаптации (рис. 4), так и от плотности детекторов (ось абсцисс на рис. 4). Пока эти параметры не определены, трудно делать какие-либо теоретические выводы. Однако дифференциальная чувствительность в многомерной модели после адаптации к прямой любого наклона должна всегда видоизменяться (увеличиваться к любым прямым, близким по наклону к адаптирующей прямой). К сожалению, влияние адаптации на способность человека заметить изменения в ориентации прямых недостаточно хорошо изучено, а имеющиеся экспериментальные данные очень противоречивы. Кроме того, говоря здесь о чувствительности, следует иметь в виду два ее аспекта: минимально различимое изменение контраста (Barlow, 1969; McMahon, MacLeod, 2003) и минимально различимое изменение наклона (Regan, Beverley, 1985; Wenderoth, Johnstone, 1988; Clifford et al., 2000; Clifford, et al., 2001; Westheimer, Gee, 2002).

Влияние адаптации на чувствительность к изменению ориентации вертикальной прямой исследовалось рядом авторов. Х. Барлоу с соавторами (Barlow et al., 1976) на основе экспериментальных данных пришел к выводу, что адаптация не влияет на чувствительность к изменению ориентации вертикальной/горизонтальной прямой, и это совпадает с тем, что предсказывается 2-D моделью. Д. Риган и К. Биверли (Regan, Beverley, 1985) нашли, что дифференциальная чувствительность уменьшается, когда наклон тест-прямой близок к наклону адаптирующей линии, и это лишь частично совпадает со свойствами двумерной модели. С. Клиффорд с соавторами (Clifford et al., 2001) частично подтвердил эти данные, однако в работе утверждается, что адаптация к вертикальной прямой мало влияет на чувствительность вблизи ее, а к прямым, ортогональным к адаптирующей, чувствительность увеличивается. В свою очередь, Дж. Вестгеймер и А. Ги (Westheimer, Gee, 2002) пришли к противоположному выводу, хотя они использовали для измерения порогов ту же методику, что и предыдущие авторы. Они утверждают, что чувствительность к наклонам, ортогональным к адаптирующему, не меняется. В чём причина таких разногласий? Нам кажется, что при измерении порогов не исключается влияние пространственных взаимодействий между стимулами, которые связаны с симультанным контрастом, увеличивающем малые различия в ориентации двух одновременно видимых контуров (Blakemore, Tobin, 1972; Blakemore et al., 1970). Эти взаимодействия выходят за рамки одного рецептивного поля

(Nelson, Frost, 1978). На психофизическом уровне они порождают эффекты, имеющие сходство с *tilt after-effect* лишь при малых углах между прямыми (Sekuler, Littlejohn, 1974; Соколов, Вайткявичюс, 1989). Таким образом, есть основание предполагать, что механизмы последействия и латеральное торможение, лежащее в основе симультанного контраста, являются разными процессами (Соколов, Вайткявичюс, 1989). Этим частично можно объяснить разноречивые экспериментальные данные о дифференциальной чувствительности к ориентации прямой.

Однако какие выводы можно сделать из имеющихся экспериментальных данных? Во-первых, в большинстве работ показано влияние адаптации на чувствительность к изменению наклона прямой, причем величина этого влияния зависит от наклона адаптирующей прямой. Во-вторых, вертикальная адаптирующая прямая практически не видоизменяет чувствительность зрительной системы к наклонам, близким к вертикали.

Таким образом, имеющиеся в литературе экспериментальные данные не могут однозначно ни подтвердить, ни опровергнуть правильность положений двумерной модели. Нужны дополнительные эксперименты. Рассмотрим теперь нейрофизиологические данные о структуре анализатора наклона контура изображения.

Раздел 3. Сравнение данных психофизических исследований восприятия наклона линий с нейрофизиологическими данными об анализаторе наклона линий человека и животных

1. Структура анализатора наклона элементов контура изображения

Как уже отмечалось, впервые идею о двумерности анализатора наклона сформулировал Дж. Гибсон, который утверждал, что воспринимаемый наклон определяется отношением возбуждений двух норм — нормы вертикали и нормы горизонтали. В дальнейшем оказалось, что такими нормами объяснить восприятие наклона прямых при адаптации нельзя. В начале 90-х годов прошедшего столетия Д. Фостер и П. Уорд (1991) на основе психофизических данных вновь вернулись к гипотезе о двумерности анализатора наклона. Авторы утверждают, что наклон прямой зависит от реакции двух фильтров с взаимно ортогональными характеристиками. Это совпадает с описанной нами ранее моделью, в которой наклон определяется отношением выходных сигналов двух преддетекторов с ортогональными ориентационными характеристиками (Фомин, Соколов, Вайткявичюс, 1979; Vaitkevicius et al., 1983; Соколов, Вайткявичюс, 1989). Однако на нейронном уровне этот вопрос мало исследовался. По имеющимся у нас сведениям, первые нейрофизиологические данные о возможной двумерной структуре анализатора наклона были получены О. Крейтцфельдом и М. Ито (Creutzfeldt, Ito, 1968). Анализируя постсинаптические потенциалы ориентационных детекторов зрительной коры кошки, авторы пришли к выводу,

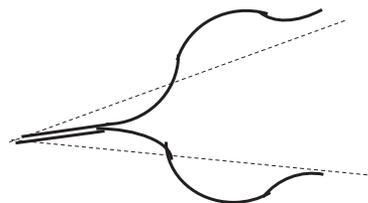
что на вход этих нейронов поступают сигналы от двух независимых монокулярных источников. Свойства этих источников, к сожалению, не изучались. Нами на основе факторного анализа реакций детекторных нейронов зрительной системы кошки показано, что реакции этих нейронов можно получить, суммируя сигналы от двух нейронов с линейно независимыми характеристиками (Sokolov et al., 2007). При этом возникает вопрос о том, где в зрительной системе могли бы быть локализованы преддетекторы? Вопрос, где такая специализированная преддетекторная структура в зрительной системе может быть локализована, не рассматривался. Однако преддетекторы и детекторы ориентации могут находиться в одной и той же анатомической структуре и даже в одной и той же колонке зрительной коры.

2. Свойства нейронов-детекторов: эффект «смещения» наклонов

Если двумерная модель описывает работу реального зрительного анализатора, то она должна обладать еще одним важным свойством, а именно — она должна воспроизводить эффект смещения наклонов. Этот эффект аналогичен эффекту смещения цветов, согласно которому любой цвет можно получить путем смещения в соответствующих пропорциях трех других цветов. Применительно к восприятию наклона этот эффект можно было бы сформулировать так: восприятие любого наклона можно получить, предъявляя в рецептивном поле (РП) (или смешивая в РП) локального анализатора две прямые. На первый взгляд, это является абсурдным утверждением, так как в реальных условиях при предъявлении двух прямых мы всегда способны их видеть как две отдельные прямые, а не одну прямую с промежуточным наклоном. Однако в реальных условиях размеры предъявляемых прямых таковы, что их изображение находится в РП многих локальных анализаторов и оценка ориентации происходит на основе реакций многих анализаторов. В работе В. Вилюнаса с соавторами (Viliunas et al., 1999) исследовалось восприятие наклона отдельных фрагментов прямых, составляющих стороны острого угла. Было показано, что воспринимаемая ориентация фрагментов одной и той же стороны угла зависит от расстояния между вершиной и фрагментом этого угла. В окрестности вершины воспринимаемый наклон обоих сторон близок к биссектрисе этого угла, а по мере удаления от вершины воспринимаемый наклон приближается к объективному значению, то есть воспринимается так, как в несколько утрированной форме показано на рис. 11.

Рис. 11. Искажение фрагментов острого угла локальной системой анализа

Пунктиром показан объективно предъявляемый угол, а сплошной — оценка ориентации фрагментов угла локальной системой



Б. Бернс и Р. Притчард (Burns, Pritchard, 1971) изучали реакции нейронов-детекторов ориентации зрительной коры кошки на предъявления разных фрагментов острого угла. На основе полученных данных авторы восстановили картину того, что «видит» детектор при наличии в его РП разных фрагментов острого угла. Картина, по крайней мере качественно, совпадает с тем, что показано на рис. 11. Оказалось, что в окрестности острого угла, когда в РП локального анализатора проецируются две прямые, зрительная система реагирует так, как будто на ее входе имеется одна прямая с промежуточным наклоном. Это и является эффектом смещения наклонов.

Далее следует отметить одну иллюзию, которая, по нашему мнению, имеет отношение к эффекту смещения. Рассмотрим это более подробно. Пусть в РП анализатора проецируются две прямые l_{φ_1} и l_{φ_2} , которым соответствуют два вектора воздействия:

$$E(\varphi_1) = \{\cos(2\varphi_1), \sin(2\varphi_1)\} \quad \text{и} \quad E(\varphi_2) = \{\cos(2\varphi_2), \sin(2\varphi_2)\}.$$

По предположению, в локальном анализаторе происходит линейное суммирование воздействий, в силу чего имеем:

$$\begin{aligned} E(\varphi_1) + E(\varphi_2) &= \{\cos(2\varphi_1) + \cos(2\varphi_2), \sin(2\varphi_1) + \sin(2\varphi_2)\} = \\ &= 2 \cos(\varphi_1 - \varphi_2) \{\cos(\varphi_1 + \varphi_2), \sin(\varphi_1 + \varphi_2)\}. \end{aligned}$$

Итак, суммарный вектор воздействия имеет ориентацию $(\varphi_1 + \varphi_2)$ (это соответствует наклону прямой $(\varphi_1 + \varphi_2)/2$), а его длина определяется множителем $\cos(\varphi_1 - \varphi_2)$. Последнее означает, что длина этого вектора будет равна нулю, когда прямые ортогональны $\varphi_1 - \varphi_2 = 90^\circ$. Таким образом, локальный анализатор в этом случае не возбуждается — он «не видит» стимула в РП. В литературе описана иллюзия «разорванных проводов»: если человек видит два тонких пересекающихся провода, то в месте их пересечения провода не видны — они в этом месте воспринимаются разорванными. Если ветер качает провода, то место разрыва также «качается» (Артамонов, 1964).

3. Влияние адаптации на ориентационную характеристику отдельных детекторов

Согласно многомерной модели ориентационная чувствительность детекторов при длительном их возбуждении прямой оптимального наклона не должна меняться. Меняется только ее амплитуда, то есть общая чувствительность детектора падает (одинаково уменьшается величина реакции детектора для всех стимулов), а оптимальный наклон не меняется.

Согласно 2-D векторной модели ее адаптационные свойства принципиально отличаются от свойств многомерной модели, а именно — предважительная адаптация в общем случае меняет ориентационные характери-

стики детекторных нейронов. Это результат того, что в процессе адаптации чувствительность первичных детекторов уменьшается при увеличении степени их возбуждения. Таким образом, сигнал на выходе более возбужденного преддетектора во время адаптации падает значительно, чем сигнал другого менее возбужденного преддетектора. Так как восстановление чувствительности преддетекторов не происходит мгновенно после выключения адаптирующего стимула, то реакция преддетекторов на один и тот же стимул до и после адаптации будет различной. Так как чувствительность более возбужденного адаптирующим стимулом преддетектора падает в большей степени, чем чувствительность менее возбужденного преддетектора, то реакция первого преддетектора на новый стимул уменьшится относительно больше, чем реакция второго преддетектора. Следовательно, отношение реакций обоих преддетекторов до и после адаптации изменится, то есть ориентация действующего вектора $E(\varphi)$, порожденного одним и тем же стимулом, до и после адаптации будет разным. Учитывая, что детекторный нейрон реагирует максимально, если его вектор связи с преддетекторами коллинеарен действующему вектору $E(\varphi)$, то один и тот же стимул до адаптации может быть оптимальным для данного нейрона, а после адаптации таковым может и не быть. Для того чтобы стимул был снова оптимальным, его нужно повернуть так (изменить наклон прямой), чтобы порожденный им вектор воздействия снова стал оптимальным для исследуемого нейрона, то есть был коллинеарен вектору связи детектора.

Таким образом, обе модели имеют разные свойства, характеризующие влияние адаптации на восприятие и кодирование наклона прямой линии. Рассмотрим, каковы экспериментальные данные и как их можно было бы объяснить представленными моделями.

Согласно данным, полученным рядом авторов, оптимальная ориентация многих нейронов в процессе адаптации не просто меняется, но меняется особым образом (Dragoi et al., 2000, 2003; Jin et al., 2005). Направление эффекта последействия для одной и той же тест-прямой зависит от угла между вертикалью и адаптирующей прямой: в одном случае тест-прямая субъективно удаляется от адаптирующей, а в другом случае, наоборот, приближается к ней. Как уже говорилось, остается неясным, как объяснить эти данные с точки зрения многомерной модели.

Рассмотрим эти результаты более подробно с точки зрения двумерной модели. Для этого исследуем ситуацию, которая была использована в вышеуказанных экспериментальных работах. Рассмотрим, какова ориентация действующего вектора $E(\varphi)$, порожденного тест-прямой, в трех случаях: без адаптации (1) и в условиях предварительной адаптации к двум различного наклона адаптирующим прямым (2,3) (эти условия использовались в указанных экспериментальных работах).

Пусть наклон тест-прямой во всех трех случаях не меняется и равен 30° (относительно вертикали). Далее одна адаптирующая прямая имеет наклон (-10°) , то есть эта прямая $l_{\varphi_a} = -10^\circ$ повернута против часовой стрелки на (-10°) относительно вертикали, а вторая адаптирующая прямая имеет наклон 70° (то есть повернута по часовой стрелке относительно вертикали). Таким образом, физический угол между тест- и адаптирующими прямыми равен $\pm 40^\circ$. При моделировании рассматриваются три случая:

1) тест-прямая предъявлялась без предварительной адаптации (подсчитывался вектор $E(\varphi)$);

2) тест-прямая предъявлялась после предварительной адаптации к прямой с наклоном (-10°) (подсчитывался вектор $E(\varphi/\varphi_a = -10^\circ)$);

3) тест-прямая предъявлялась после предварительной адаптации к прямой с наклоном (70°) (подсчитывался вектор $E(\varphi/\varphi_a = 70^\circ)$).

Цель моделирования — определить, как влияют адаптирующие прямые на ориентацию действующего вектора.

При моделировании предполагалось, что чувствительность предетектора уменьшается экспоненциально при увеличении модуля и длительности его возбуждения (Фомин и др., 1979; Vaitkevicius et al., 2009), то есть ответ i -го предетектора на прямую с наклоном φ после предварительной адаптации к прямой с наклоном φ_a равен $x_i(\varphi/\varphi_a) = I(\varphi)(b + a \exp(-\gamma|x_i(\varphi_a)|t))$, где $I(\varphi)$ — воздействие стимула a , b и γ — коэффициенты, причем $a + b = 1$, t — время адаптации. Исследовалась ситуация после длительного действия адаптирующего стимула, то есть когда изменение чувствительности при дальнейшем увеличении действия стимула было незначительным.

Сначала рассмотрим, как меняется чувствительность предетекторов при влиянии адаптирующей прямой с наклоном $\varphi_a = -10^\circ$. Подставляя в выражения (6) это значение, имеем: $x_1(\varphi = -10^\circ) = \cos(-20^\circ + 45^\circ) = \cos(25^\circ)$ и $x_2(\varphi = -10^\circ) = \sin(25^\circ)$, то есть $x_1(\varphi = -10^\circ) > x_2(\varphi = -10^\circ)$. Следовательно, чувствительность первого, более возбужденного предетектора уменьшится значительно по сравнению с чувствительностью второго предетектора. Таким образом, при последующем предъявлении тест-прямой с наклоном 30° реакции первого и второго предетектора уменьшится непропорционально и, следовательно, ориентация вектора $E((\varphi = 30^\circ)/(\varphi_a = -10^\circ))$ будет отличаться от ориентации вектора $E(\varphi = 30^\circ)$, который подсчитывался в отсутствии предварительной адаптации.

Результаты проведенных расчетов показаны на рис. 12. Как видно, предварительная адаптация меняет ориентацию действующего вектора, а следовательно, оптимальный до адаптации для данного детектора стимул после адаптации таковым уже не будет. Чтобы прямая была оптимальной для данного нейрона, ее следует повернуть так, чтобы ориентация действующего вектора совпала с ориентацией вектора $E((\varphi = 30^\circ))$. Иначе говоря, по-

сле адаптации к прямой с наклоном (-10°) тест-прямую следует повернуть по часовой стрелке, а после адаптации к прямой с наклоном 70° — против часовой стрелки. Однако степень влияния адаптирующей прямой на вектор, порожденный тест-прямой, зависит от отношения величин реакций преддетекторов при предъявлении адаптирующей и тест-прямой. Как видно из рис. 12, изменение вектора $E((\varphi = 30^\circ))$ под влиянием адаптации к прямой с наклоном (-10°) и (70°) различно. В первом случае вектор $E((\varphi = 30^\circ)/(\varphi_a = -10^\circ))$ расположен в секторе между векторами $E((\varphi = 30^\circ))$ и $E((\varphi = -10^\circ))$, а во втором случае вектор «выталкивается» из сектора, образованного векторами $E((\varphi = 30^\circ))$ и $E((\varphi = 70^\circ))$ (рис. 12).

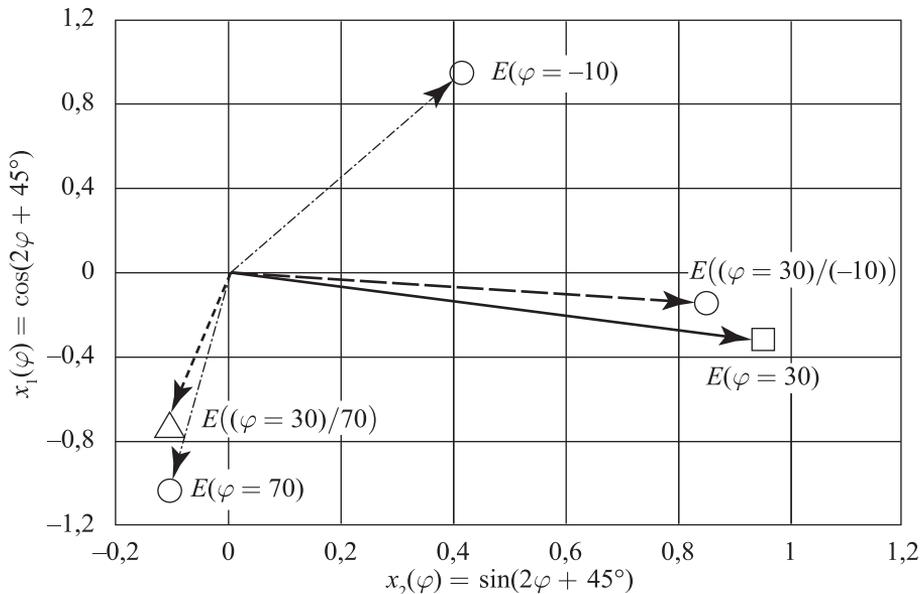


Рис. 12. Влияние предварительной адаптации на ориентацию вектора $E(\varphi) = \cos(2\varphi + 45^\circ), \sin(2\varphi + 45^\circ)$

По оси абсцисс отложена реакция «синусоидального», а по оси ординат реакция «косинусоидального» преддетектора на тест-прямую с наклоном 30° до и после предварительной адаптации к прямой с наклоном (-10°) и (70°) соответственно. Векторы, порожденные тест-прямой с наклоном в 30° перед и после предварительной адаптации к прямым с наклонами (-10°) и (70°), обозначены $E(\varphi = 30)$ (сплошная линия), $E((\varphi = 30)/(-10))$ (пунктирная линия) и $E((\varphi = 30)/70)$ (пунктирная линия) соответственно. Векторы, порожденные адаптирующими прямыми с наклоном (-10°) и (70°), обозначены штрихпунктиром $E(\varphi = -10)$ и $E(70)$ соответственно

Такое же изменение оптимального наклона прямой для нейрона-детектора зрительной коры обезьяны после адаптации описано в работе Jin D. Z. et al. (2005). Как и в гипотетической двумерной модели, в зрительной системе обезьяны адаптация также видоизменяет оптимальную ориентацию наклона для детектора.

Такое влияние адаптирующих прямых на восприятие тест-прямой нельзя объяснить латеральным торможением между тестовыми и адаптирующими прямыми, то есть взаимодействием между детекторами, которое приводит к иллюзорному увеличению острых и уменьшению тупых углов между прямыми (Артамонов, 1964). В результате этого взаимодействия меняется не только наклон каждой из прямых, но меняется и воспринимаемый угол между прямыми, причем величина изменения зависит только от реального (физического) угла между прямыми: острые углы субъективно увеличиваются, а тупые — уменьшаются (Blakemoore, 1970; Фомин и др., 1979; Vaitkevicius et al., 2009). В экспериментальной работе Jin D. Z. et al. (2005), как и при моделировании, угол между тестовой и адаптирующей прямыми был одинаковым и равен 40° . Однако изменение ориентации вектора $E(\varphi = 30^\circ)$, от которого зависит восприятие наклона тест-прямой, после адаптации к прямым с наклоном (-10°) и (30°) принципиально различается. Резюмируя, можно сделать следующее заключение. Так как в многомерной модели нет эффекта нормализации, а оптимальный наклон для детектора ориентации в процессе адаптации не меняется, то свойства предлагаемой 2-D модели лучше соответствуют свойствам зрительной системы человека и животных.

Выводы

1. Проведен анализ двух моделей анализатора наклона линий. Согласно первой модели, существует набор нейронов, каждый из которых чувствителен к определенной ориентации контура или отрезка прямой. Эти нейроны обладают ориентационной избирательностью и называются детекторами наклона. Характеристики этих детекторов взаимно независимы и описываются δ -образными функциями. Эта модель называется многомерной. Вторая модель также постулирует наличие множества детекторов ориентации, однако их характеристики образуются путем линейного суммирования сигналов, поступающих от двух нейронов с независимыми и ортогональными ориентационными характеристиками. Эти нейроны называются преддетекторами наклона. В этом случае ориентация прямой определяется отношением сигналов двух преддетекторов и поэтому называется двумерной. Анализ этих моделей показал, что наличие или отсутствие дрейфа воспринимаемого наклона прямой при длительном наблюдении за ней (эффекта нормализации) является существенным фактором при определении границ компетентности каждой из указанных моделей.

2. Экспериментальное исследование показало, что при длительном наблюдении за прямой ее воспринимаемый наклон непрерывно меняется: субъективный дрейф направлен в сторону ближайшей прямой с наклоном 0° , 45° и 90° . Реверсия направления дрейфа происходит в интервале накло-

нов $10-35^\circ$ и $55-80^\circ$. Эти данные согласуются с тем, что предсказывается двумерной моделью. В многомерной модели нет эффекта нормализации.

3. Согласно многомерной модели оптимальная ориентация отдельного детектора не меняется, а уменьшается только общая чувствительность детектора. В двумерной модели предварительная адаптация меняет оптимальный наклон детектора, что согласуется с экспериментальными данными.

4. Согласно 2-D модели эффект последействия наклона для прямых с наклонами в 0° и 90° (вертикальной и горизонтальной), а также диагональной прямой (с наклоном 45°) имеет один и тот же вид. Величина эффекта последействия минимальна для прямых, которые возбуждают только один преддетектор, то есть для прямых с наклонами $22,5^\circ$ и $67,5^\circ$. Согласно многомерной модели эффект последействия наклона не зависит от наклона тест-прямой. Экспериментально показано, что эффект последействия для прямых с наклонами 0° , 90° и 45° имеет один и тот же вид, что совпадает с предсказанием обеих моделей. Эффект последействия для других прямых не изучался.

5. Согласно 2-D модели в рамках одного локального анализатора должен существовать эффект смещения наклонов (аналогично эффекту смещения цветов). Экспериментальные данные, полученные на нейронном и психофизическом уровнях (восприятие ориентации фрагментов сторон острого угла, иллюзия «разорванных проводов»), подтверждают наличие этого эффекта в реальном зрительном анализаторе животных и человека.

Литература

- Артамонов И. Д.* Иллюзии зрения. М: Наука, 1964.
- Каралиус М.* Кодирование контура изображения в зрительной системе. Дисс. ... канд. техн. наук. Каунас: Каунасский политехнический институт, 1987.
- Соколов Е. Н., Вайткявичюс Г. Г.* Нейроинтеллект: От нейрона к нейрокompьютеру. М: Наука, 1989.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичюс Г. Г.* Искусственные органы чувств. Моделирование сенсорных систем. М: Наука, 1979.
- A model for the monocular line orientation analyzer / H. Vaitkevicius, M. Karalius, Sinius J. Meskauskas, E. Sokolov // *Biological Cybernetic.* 1983. Vol. 48 (3). Pp. 139-147.
- Barlow H. B.* Pattern recognition and the responses of sensory neurons // *Annals of the New York Academy of Sciences.* 1969. Vol. 156 (22). Pp. 872-881.
- Barlow H. B., Foldiak P.* Adaptation and decorrelation in the cortex // *The computing neuron / Ed.: R. Durbin, G. Miall, G. J. Mitchison.* Boston: Addison-Wesley Longman Publishing Co. Inc. 1989. Pp. 54-72.
- Barlow H. B., MacLeod D. I. A., van Meeteren A.* Adaptation to gratings: no compensatory advantages found // *Vision Research.* 1976. Vol. 16 (10). Pp. 1043-1045.
- Bednar J. A., Miikkulainen R.* Tilt aftereffects in a self-organizing model of the primary visual cortex // *Neural Computation.* 2000. Vol. 12 (7). Pp. 1721-1740.
- Blakemore C., Tobin E. A.* Lateral inhibition between orientation detectors in the cat's visual cortex // *Experimental Brain Research.* 1972. Vol. 15 (4). Pp. 439-440.

- Blakemore C., Carpenter R. H. S., Georgeson M. A.* Lateral inhibition between orientation detectors in the human visual system // *Nature*. 1970. Vol. 228 (5266). Pp. 37–39.
- Burns B. D., Pritchard R.* Geometrical illusions and the response of neurones in the cat's visual cortex to angle patterns // *The Journal of physiology*. 1971. Vol. 213 (3). Pp. 599–616.
- Campbell F. W., Maffei L.* The tilt after-effect: a fresh look // *Vision Research*. 1971. Vol. 11 (8). Pp. 833–840.
- Clifford C. W. G., Wenderoth P., Spehar B.* A functional angle on some after-effects in cortical vision // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2000. Vol. 267 (1454). Pp. 1705–1710.
- Creutzfeldt O. D., Ito M.* Functional synaptic organization of primary visual cortex neurons in the cat // *Experimental Brain Research*. 1968. Vol. 6 (4). Pp. 324–352.
- Dickinson J. E., Badcock D. R.* On the hierarchical inheritance of aftereffects in the visual system // *Frontiers in Psychology*. 2013. Vol. 4. Article 472. Pp. 1–15.
- Dragoi V., Sharma J., Sur M.* Adaptation-induced plasticity of orientation tuning in adult visual cortex // *Neuron*. 2000. Vol. 28. Pp. 287–298.
- Dragoi V., Sharma J., Sur M.* Response plasticity in primary visual cortex and its role in vision and visuomotor behavior: bottom-up and top-down influences // *IETE Journal of Research*. 2003. Vol. 49 (2). Pp. 77–85.
- Dragoi V., Sur M.* Plasticity of orientation processing in adult visual cortex. 2003. Pp. 1–10. URL: <http://web.mit.edu/msur/www/VDragoi2003.pdf>
- Encoding of Stimulus Movement Parameters in the Cat Visual System / E. N. Sokolov, R. Sattinskas, D. Stabinyte, A. Pleskacauskas, H. Vaitkevicius, R. Stanikunas, A. Shvegzda // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2007. Vol. 37 (4). Pp. 395–402.
- Influences of prolonged viewing of tilted lines on perceived line orientation: the normalization and tilt after-effect / H. Vaitkevicius, V. Viliunas, R. Bliumas, R. Stanikunas, A. Shvegzda, A. Dzekeviciute, J. J. Kulikowski // *The Journal of the Optical Society of America*. 2009. Vol. 26 (7). Pp. 1553–1563.
- Foster D. H., Ward P. A.* Asymmetries in oriented-line detection indicate two orthogonal filters in early vision // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B-biological sciences*, 1991. Vol. 243 (1306). Pp. 75–81.
- Ganz L.* Mechanism of the figural after-effects // *Psychological Review*. 1966. Vol. 73 (2). Pp. 128–150.
- Gibson J. J.* Adaptation, after effect and contrast in the perception of curved line // *Journal of Experimental Psychology*. 1933. Vol. 16. Pp. 1–13.
- Gibson J. J.* Adaptation, after effect and simultaneous contrast and real restriction of the after-effect // *Journal of Experimental Psychology*. 1937. Vol. 20 (4). Pp. 1–13.
- Gibson J. J., Radner M.* Adaptation, after effect and contrast in the perception of tilted lines // *Journal of Experimental Psychology*. 1937. Vol. 20. Pp. 453–467.
- Jansson G.* Perceiving events and objects / Ed. by Gunnar Jansson, Sten Sture Bergstrom, William Epstein. Hillsdale, New Jersey Hove: Lawrence Erlbaum Associates, 1994.
- Jin D. Z., Dragoi V., Sur M., Seung H. S.* Tilt After-effect and Adaptation-Induced Changes in Orientation Tuning in Visual Cortex // *Journal of Neurophysiology*. 2005. Vol. 94. Pp. 4038–4050.
- Johansson G.* Configuration in event perception. An experimental study. Inaugural dissertation. Uppsala: Almqvist & Wiksels Boktrycker, 1950.
- Koehler W., Wallach H.* Figural after-effects: an investigation of visual processes // *Proceedings of the American Philosophical Society*. 1944. Vol. 88 (4). Pp. 269–375.
- Mathot S., Theeuwes J.* A reinvestigation of the reference frame of the tilt-adaptation aftereffect // *Scientific Reports* 3. 2013. Article number 1152. Pp. 1–7.

- McMahon M. J., MacLeod D. I. A.* The origin of the oblique effect examined with pattern adaptation and masking // *Journal of Vision*. 2003. Vol. 3. Pp. 230–239.
- Mitchell D. E., Muir D. W.* Does the tilt after-effect occur in the oblique meridian? // *Vision Research*. 1976. Vol. 16 (6). Pp. 609–613.
- Rapid adaptation in visual cortex to the structure of images / J.R. Muller, A.B. Metha, J. Krauskopf, P. Lennie // *Science*. 1999. Vol. 285 (5432). Pp. 1405–1408.
- Nelson J.I., Frost B.J.* Orientation specific inhibition from beyond the classic visual receptive field // *Brain Research*. 1978. Vol. 139 (2). Pp. 359–365.
- Orthogonal adaptation improves orientation discrimination / Eds. C. W. G. Clifford, A. M. Wyatt, D. H. Arnold, S. T. Smith, P. Wenderoth // *Vision Research*. 2001. Vol. 41 (2). Pp. 151–159.
- Regan D., Beverley K. I.* Postadaptation orientation discrimination // *The Journal of the Optical Society of America*. 1985. Vol. 2 (2). Pp. 147–155.
- Schmid A. M., Purpura K. P., Victor J. D.* Responses to Orientation Discontinuities in V1 and V2: Physiological Dissociations and Functional Implications // *The Journal of Neuroscience*. 2014. March 5. Vol. 34 (10). Pp. 3559–3578.
- Sekuler R., Littlejohn J.* Tilt aftereffect following very brief exposures // *Vision Research*. 1974. Vol. 14 (1). Pp. 151–152.
- Sekuler R., Blake R.* Perception (4th ed.). New York: McGraw-Hill Publishing, 2002.
- The reference frame of the tilt aftereffect / T. Knapen, M. Rolfs, M. Wexler, P. Cavanagh // *Journal of Vision*. 2010. Vol. 10 (1). Pp. 1–13.
- Von der Heydt R., Macuda T., Qiu F.* Border-Ownership Dependent Tilt Aftereffect // *The Journal of the Optical Society of America* 2005. Vol. 22 (10). Pp. 2222–2229.
- Viliunas V., Vaitkevicius H., Svegza A.* Perception of acute angle // *Psichologija*. 1999. Vol. 19. Pp. 91–97.
- Wenderoth P., Johnstone S.* Possible neural substrates for orientation analysis and perception // *Perception*. 1987. Vol. 16 (6). Pp. 693–709.
- Westheimer G., Gee A.* Orthogonal adaptation and orientation discrimination // *Vision Research*. 2002. Vol. 42 (20). Pp. 2339–2343.

Глава I-4

Векторная модель кодирования элементов формы зрительных изображений

Сравнительный анализ результатов экспериментальных исследований

Ю. А. Чудина

Ключевые слова: зрительное восприятие, узловые элементы изображения, субъективные различия, векторный подход, сферические модели, детекторы зрительной коры

Содержание

Введение

Раздел 1. Модель различения однотипных узловых элементов изображения

1.1. Экспериментальные исследования различения однотипных узловых элементов изображения

Исследования различения симметричных крестов

Исследования различения асимметричных крестов

Исследования различения *K*-образных фигур

Исследования различения сложных углов

1.2. Общие характеристики моделей однотипных узлов

1.3. Нейронные механизмы векторного параметрического кодирования узловых элементов изображения

Раздел 2. Модель различения разнотипных узловых элементов изображения

2.1. Экспериментальные исследования различения разнотипных узловых элементов изображения

Исследование различения линий, углов и крестов

Исследование различения четырехлинейных фигур

2.2. Общие характеристики моделей разнотипных узлов

2.3. Нейронные механизмы категориального кодирования узловых элементов изображения

Раздел 3. Сравнительный анализ моделей различения узловых элементов изображения

3.1. Структурные особенности моделей различения узловых элементов изображений

3.2. Нейрофизиологический механизм зрительного анализа узловых элементов изображения

Выводы

Литература

Введение

В работе была сделана попытка изучить особенности и механизмы зрительного восприятия узловых элементов изображения (узлы Гузмана). Узловые элементы, представляющие собой всевозможные варианты пересекающихся линий, являются частями любого изображения. Их успешное распознавание позволяет адекватно и быстро интерпретировать видимую сцену. Экспериментально было показано, что распознавание геометрических фигур осуществляется на основе узловых элементов, а не линий их составляющих (Каменкович, Шевелев, 2006).

Изучение зрительного восприятия узловых элементов осуществляли в рамках векторного подхода (Соколов, 2004 б), что позволило интерпретировать результаты экспериментальных исследований в терминах сферической модели различения стимулов (Фомин, Соколов, Вайткявичус, 1979; Соколов, Вайткявичус, 1989).

Согласно векторному подходу к зрительному восприятию, некоторое субъективное пространство стимулов не просто соответствует набору их физических характеристик, а является преобразованным представлением об окружающем мире. Сравнительный анализ векторных моделей восприятия цветового зрения (Измайлов, 1980; Измайлов, Соколов, Черноризов, 1989), восприятия формы (Измайлов, Чудина, 2004; Измайлов, Коршунова и др., 2009) и графических изображений, составленных из линий (Измайлов, Коршунова и др., 2004; Измайлов, Зимачев, 2007; Измайлов, Соколов, Едренкин, 2008), указывает на то, что зрительная система работает не по законам распознавания физических характеристик стимуляции, а на основе внутренних закономерностей собственного устройства активно формирует зрительный образ. В этом смысле зрительная система извлекает из внешнего воздействия ту информацию, которую может использовать, которая является для нее доступной (Измайлов, 2010).

Согласно представлениям Ч. А. Измайлова зрительная система функционирует, конструируя из видимых элементов осмысленные сочетания, понятные для нее. В результате анализа векторных моделей цветового зрения и зрительного восприятия графических характеристик изображения, полученных на основе субъективных, электрофизиологических и нейрофизиологических данных, были выявлены три закономерности (Измайлов, 2011 а, б). Во-первых, восприятие любой зрительной информации осуществляется путем выделения таких субъективных характеристик проксимального стимула, как интенсивность света, спектральный состав излучения и граница между участками поля зрения. Во-вторых, базовым нейрофизиологическим механизмом зрительного различения универсальных характеристик изображения является двухканальный модуль или нейронная сеть, представленная двумя нейронными каналами. В-третьих, были

выявлены два типа стимулов, различие которых может быть описано двумя разными типами сферических моделей в перцептивном пространстве стимулов.

Первая закономерность связана с тем, что восприятие окружающего мира осуществляется путем выделения одних и тех же субъективных характеристик. Среди таких характеристик были выделены интенсивность света, его спектральный состав и граница между участками в поле зрения. Ч. А. Измайлов приводит подробный анализ собственных экспериментальных данных и литературных источников, на основе которого различие проксимального стимула практически всегда основано на распознавании ограниченного набора из этих субъективных характеристик (Измайлов, 2011 а, б). Следовательно, зрительная система человека структурирует внешнюю стимуляцию путем выделения субъективных характеристик, которые она может «увидеть». Это означает, что такие характеристики, как интенсивность излучения, его спектральный состав и граница между участками разной интенсивности, могут быть восприняты на основе различной проксимальной стимуляции, которая сама по себе таких характеристик не содержит, а является лишь основой для интерпретации зрительной системой. Животные, у которых отсутствует цветовое зрение, пользуются только двумя субъективными характеристиками, среди которых исключается спектральный состав излучения (Измайлов, Черноризов, 2005).

Вторая закономерность связана с тем, что каждая субъективная характеристика анализируется двухканальным модулем, представленным двухканальной нейронной сетью. Двухканальный модуль является одним из основных механизмов зрительной системы, предназначенных для распознавания ключевых характеристик изображения (Измайлов, Исайчев, Шехтер, 1998). С помощью двухканального модуля в зрительной системе осуществляется спецификация единичной субъективной переменной (Измайлов, Черноризов, 2005). Для таких субъективных переменных, как интенсивность излучения, его спектральный состав и граница между участками поля зрения, обнаружена единая форма геометрического представления в виде двухканального модуля.

Графически двухканальный модуль представлен в сферической модели двумерной плоскостью, декартовы координаты которой отражают активность двух оппонентных нейронных каналов, являющихся нейрофизиологической основой восприятия стимула, а угловая координата точки-стимула определяет субъективную переменную анализа этого стимула. Каждому стимулу в этой плоскости соответствует точка на поверхности окружности, которая является концом двумерного вектора.

Следовательно, двухканальный модуль представляет три феномена: 1) видимые стимулы представлены концами радиусов-векторов, являющихся точками окружности на евклидовой плоскости, 2) субъективная

переменная представлена угловой координатой точки-стимула, 3) нейрофизиологическая сеть кодирования стимула представлена двумя декартовыми осями (Измайлов, Черноризов, 2005).

Третья закономерность связана с выявлением двух типов стимулов, восприятие которых осуществляется по-разному. По мнению авторов работы (Измайлов, Черноризов, 2005), ни о каком зрительном стимуле нельзя заранее сказать, к какому типу он относится. Основным критерием различения двух типов стимулов является способ их восприятия, который может быть описан в виде разных моделей. Исследования изображений из линий, представленных конфигурациями, состоящими из двух (Измайлов, Чудина, 2004) и трех линий (Измайлов, Соколов, Едренкин, 2008), позволили выявить два типа стимулов. Основное различие между ними состоит в том, что процесс их восприятия описывается разными сферическими моделями: геометрической и категориальной. Геометрическая модель отражает векторное кодирование параметров зрительной стимуляции. Геометрическая модель одновременно представляет описание нейрофизиологических механизмов кодирования стимулов в зрительной системе и дает представление о перцептивных характеристиках зрительного образа. Категориальная модель является пространственным представлением зрительных категорий. В этой модели точки, представляющие стимулы, объединяются в группы и образуют кластеры.

На основе вышеизложенной методологии были проведены экспериментальные исследования зрительного восприятия узловых элементов, состоящих из линий. Было экспериментально показано, что зрительное восприятие узловых элементов изображения может быть описано двумя типами моделей. Первый тип моделей оказался характерным для различения однотипных узловых элементов изображения, представленных набором мало отличающихся стимулов. Второй тип моделей характерен для разнотипных узловых элементов изображения, представленных несколькими наборами мало отличающихся стимулов. Ниже приведем описание каждого типа модели в отдельности.

Раздел 1. Модель различения однотипных узловых элементов изображения

1.1. Экспериментальные исследования различения однотипных узловых элементов изображения

Первый тип сферической модели различения узловых элементов был обнаружен в экспериментах на различение однотипных узлов, среди которых были исследованы симметричные и асимметричные крестообразные фигуры, *K*-фигуры, сложные углы.

Исследование различия симметричных крестов

В работе (Чудина, Измайлов, 2011) были описаны результаты исследования симметричных крестообразных фигур. Эти крестообразные фигуры представляют собой две линии, пересекающиеся в центре стимула и образующие крест с равными противолежащими углами (рис. 1).

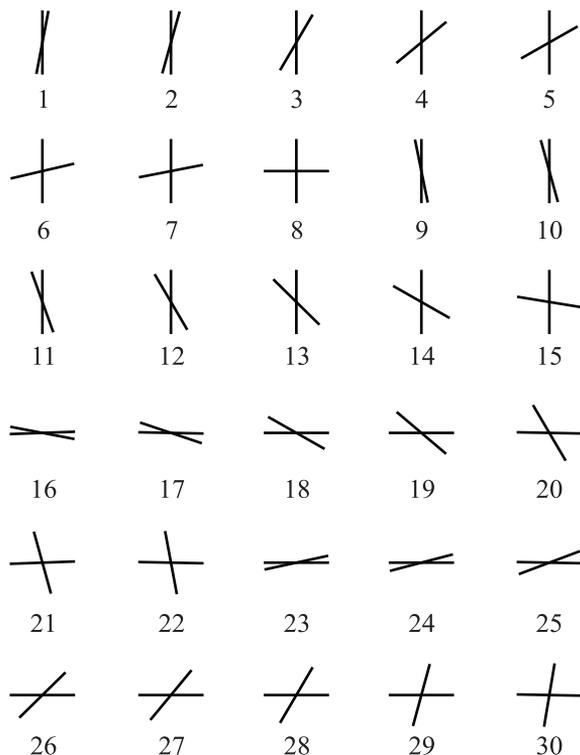


Рис. 1. Симметричные крестообразные фигуры

Полученная сферическая модель различения симметричных крестов характеризуется тремя декартовыми и двумя сферическими координатами, при этом оба типа координат отражают количественные изменения соответствующего параметра (рис. 2, 3).

Первая сферическая координата монотонно связана с величиной меньшего угла между линиями (рис. 2, б), а вторая — с ориентацией биссектрисы меньшего угла между линиями (рис. 3, б), образующими крест. Первая декартова координата (ось x_1) отражает степень крестообразности, которая может быть вычислена как величина отличия фигуры от прямого креста, образованного горизонтальной и вертикальной линиями (рис. 2, а). Вторая декартова координата (ось x_2) отражает степень наклонности креста, которая может быть количественно найдена как отклонение фигуры от наклонного креста, образованного диагональными линиями (рис. 2, а).

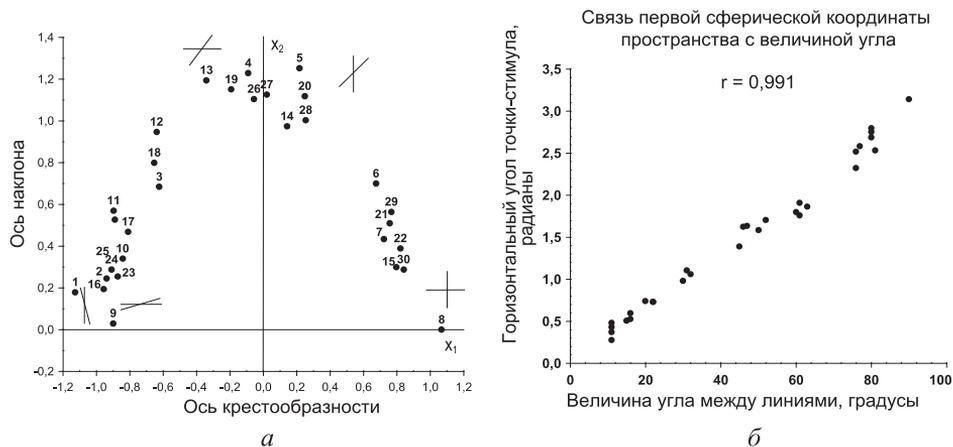


Рис. 2. Горизонтальная плоскость модели различения симметричных крестов

a — проекция точек-стимулов на горизонтальную плоскость трехмерного пространства различения симметричных крестов. Ось x_1 обозначили как ось крестообразности, ось x_2 — как ось наклона; *б* — график зависимости первой сферической координаты пространства различения симметричных крестов от величины угла между линиями. По горизонтальной оси отложена величина меньшего угла в градусах между линиями, образующими крест. По вертикальной оси отложено значение горизонтального угла точки-стимула в радианах

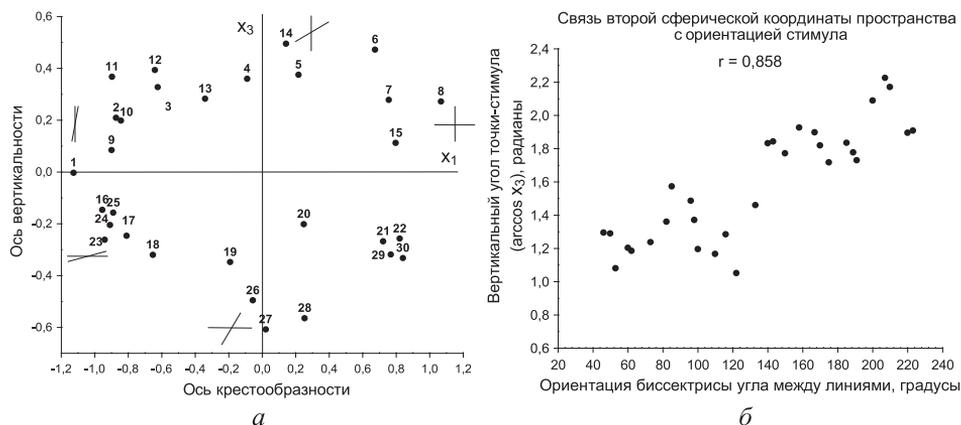


Рис. 3. Вертикальная плоскость модели различения симметричных крестов

a — проекция точек-стимулов на вертикальную плоскость трехмерного пространства различения симметричных крестов. Ось x_1 обозначили как ось крестообразности, ось x_3 — как ось вертикальности; *б* — график зависимости второй сферической координаты пространства различения симметричных крестов от ориентации биссектрисы угла. По горизонтальной оси отложена ориентация биссектрисы меньшего угла в градусах между линиями, образующими крест. По вертикальной оси отложено значение вертикального угла ($\arccos x_3$) точки-стимула в радианах

Третья декартова координата (ось x_3) отражает ориентацию крестообразной фигуры в видимом поле, которую можно количественно вычислить как угол наклона фигуры по изменению ее биссектрисы (рис. 3, *a*). Таким образом, все характеристики различения симметричных крестов поддаются количественному анализу. Конкретное изображение симметричного креста может быть описано как набор числовых значений обозначенных параметров.

Итак, различение симметричных крестов осуществляется путем определения кривизны контура фигуры (вычисляется как величина угла между линиями) и ее ориентации в видимом поле (вычисляется как биссектриса угла между линиями). Интерпретация полученных данных в терминах нейронных механизмов позволяет предположить, что крест распознается путем определения кривизны и ориентации с помощью трехканальной нейронной сети, каналы которой различают степень крестообразности видимого изображения, наклон его элементов и расположение креста в видимом поле.

Исследование различения асимметричных крестов

В работе (Чудина, Чудина, 2012 б) представлены результаты исследования асимметричных крестообразных фигур. Эти фигуры представляли собой четыре отрезка равной длины, выходящие из одной точки, которые образуют два противолежащих угла с одной вершиной в центре (рис. 4).

Асимметричные крестообразные фигуры представлены четырьмя отрезками равной длины, выходящими из одной точки, образующими пары противолежащих углов с одной вершиной в центре, биссектрисы меньших противолежащих углов не лежат на одной прямой.

Сферическая модель различения асимметричных крестообразных фигур представлена тремя декартовыми и двумя сферическими координатами, отражающими количественные изменения параметров, описывающих эти изображения.

Первая сферическая координата монотонно связана с величиной угла асимметричного креста, которую вычисляли как сумму меньших противолежащих углов (рис. 5, *б*), а вторая монотонно изменяется в зависимости от величины разности меньших противолежащих углов, на основе этой разности можно оценить степень асимметричности крестообразной фигуры (рис. 6, *б*).

Первая декартова координата (ось x_1) отражает степень крестообразности, которая может быть вычислена как величина отличия фигуры от прямого симметричного креста, образованного горизонтальной и вертикальной линиями (рис. 5, *a*). Вторая декартова координата (ось x_2) отражает степень наклонности крестообразной фигуры, которая может быть количественно найдена как отклонение асимметричного креста от наклонного креста, образованного диагональными линиями (рис. 5, *a*).

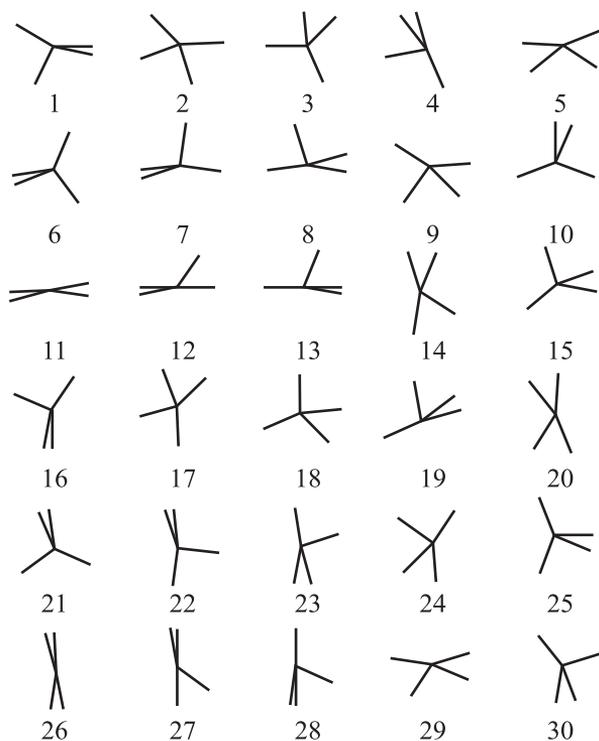


Рис. 4. Асимметричные крестообразные фигуры

Третья декартова координата (ось x_3) отражает степень симметричности крестообразной фигуры, которая количественно может быть оценена по степени прямолинейности биссектрис двух противоположных углов (рис. 6, *a*). В случае когда биссектрисы лежат на одной прямой, крестообразную фигуру можно считать симметричной, в противном случае, когда биссектрисы противоположных углов лежат не на одной прямой, а образуют угол, то крестообразная фигура воспринимается как асимметричная. Величина угла между биссектрисами меньших противоположных углов крестообразной фигуры является количественной мерой степени асимметричности фигуры.

Следовательно, все характеристики различения асимметричных крестов можно представить количественно, а асимметричный крест может быть описан как набор числовых значений выявленных параметров.

Различение асимметричных крестов осуществляется путем определения кривизны контура фигуры (вычисляется как сумма меньших противоположных углов) и ее асимметричности в видимом поле (вычисляется как разность меньших противоположных углов). Интерпретация полученных данных в терминах нейронных механизмов позволяет предположить, что асимметричные кресты распознаются путем определения кривизны всей

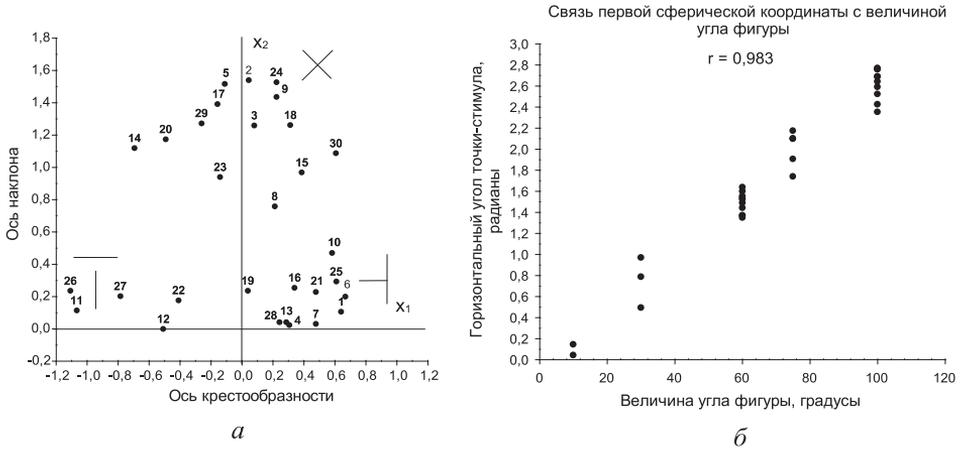


Рис. 5. Горизонтальная плоскость модели различения асимметричных крестов

a — проекция точек-стимулов на горизонтальную плоскость трехмерного пространства различения асимметричных крестов. Ось x_1 обозначили как ось крестообразности, ось x_2 — как ось наклона; *б* — график зависимости первой сферической координаты пространства различения асимметричных крестов от величины угла фигуры, которая вычислялась как сумма противоположных углов. По горизонтальной оси отложена величина угла фигуры в градусах. По вертикальной оси отложено значение горизонтального угла точки-стимула в радианах

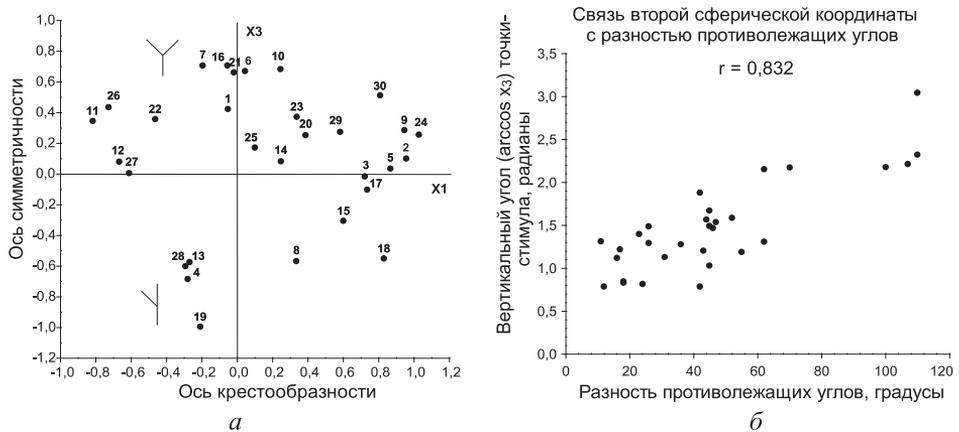


Рис. 6. Вертикальная плоскость модели различения асимметричных крестов

a — проекция точек-стимулов на вертикальную плоскость трехмерного пространства различения асимметричных крестов. Ось x_1 обозначили как ось крестообразности, ось x_3 — как ось асимметричности; *б* — график зависимости второй сферической координаты пространства различения асимметричных крестов от разности противоположных углов. По горизонтальной оси отложена разность противоположных углов фигуры в градусах. По вертикальной оси отложено значение вертикального угла точки-стимула в радианах

фигуры и кривизны относительного расположения ее элементов, в данном случае противоположащих углов, с помощью трехканальной нейронной сети, каналы которой различают степень крестообразности видимого изображения, наклон его элементов и степень асимметричности креста.

Исследование различения К-образных фигур

В работе (Чудина, 2012 в) представлены результаты исследования К-образных фигур. Эти фигуры получили свое название из-за сходства с буквой «К». Фигуры представлены тремя линиями: одна линия-граница и две линии-стрелки. Длина линии-стрелки в два раза меньше длины линии-границы. Середина линии-границы соответствует центру стимула, из которого выходят две линии-стрелки, образующие угол (рис. 7).

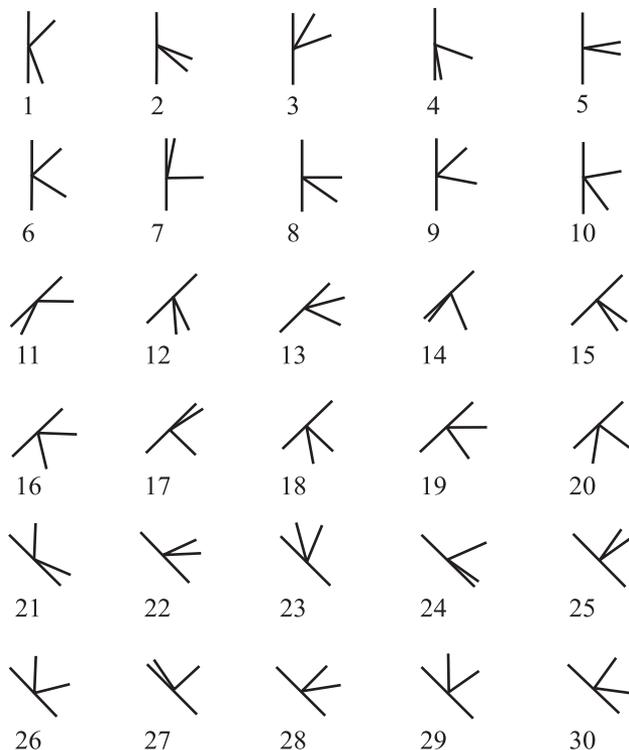


Рис. 7. К-образные фигуры

К-образные фигуры представлены одной линией-границей и двумя линиями-стрелками, длина которых в два раза меньше длины линии-границы. Вершина угла, образованного линиями-стрелками, расположена по середине линии-границы

Сферическая модель различения К-образных фигур представлена четырьмя декартовыми и тремя сферическими координатами, отражающими изменения параметров этих изображений, которые могут быть выражены количественно.

Первая сферическая координата монотонно связана с величиной угла фигуры, который вычисляли как угол между линией-границей и биссектрисой угла между линиями-стрелками (рис. 8, б).

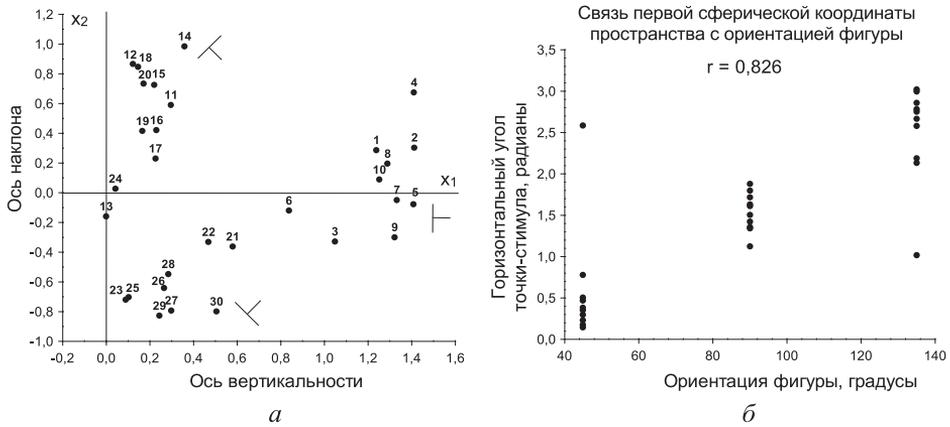


Рис. 8. Горизонтальная плоскость модели различения *K*-образных фигур *a* — проекция точек-стимулов на горизонтальную плоскость четырехмерного пространства различения *K*-образных фигур. Ось x_1 обозначили как ось вертикальности фигуры, ось x_2 — как ось наклона; *б* — график зависимости первой сферической координаты пространства различения *K*-образных фигур от ориентации фигуры. По горизонтальной оси отложена ориентация фигуры в градусах. По вертикальной оси отложено значение горизонтального угла точки-стимула в радианах

Вторая сферическая координата монотонно изменяется в зависимости от ориентации фигуры в видимом поле (рис. 9, б).

В работе Чудиной (2012 в) была также рассмотрена и третья сферическая координата, которую интерпретировали как степень близости линий-стрелок к вертикально-горизонтальной (прямой крест) и диагонально-диагональной (наклонный крест) ориентации.

Первая декартова координата (ось x_1) отражает степень вертикальности *K*-образной фигуры, которую можно вычислить как степень отклонения от вертикали (рис. 8, *a*). Вторая декартова координата (ось x_2) отражает степень наклонности *K*-образной фигуры вправо или влево, которая может быть количественно найдена как отклонение *K*-образной фигуры от ее диагонального расположения (рис. 8, *a*).

Третья декартова координата (ось x_3) отражает степень кривизны *K*-образной фигуры, которая количественно может быть оценена по величину угла между стрелками (рис. 9, *a*). Четвертая декартова координата (ось x_4) отражает расположение угла, образованного линиями-стрелками, относительно линии-границы и может быть количественно представлена как величина угла между линией границы и биссектрисой угла, образованного линиями-стрелками (рис. 9, *a*).

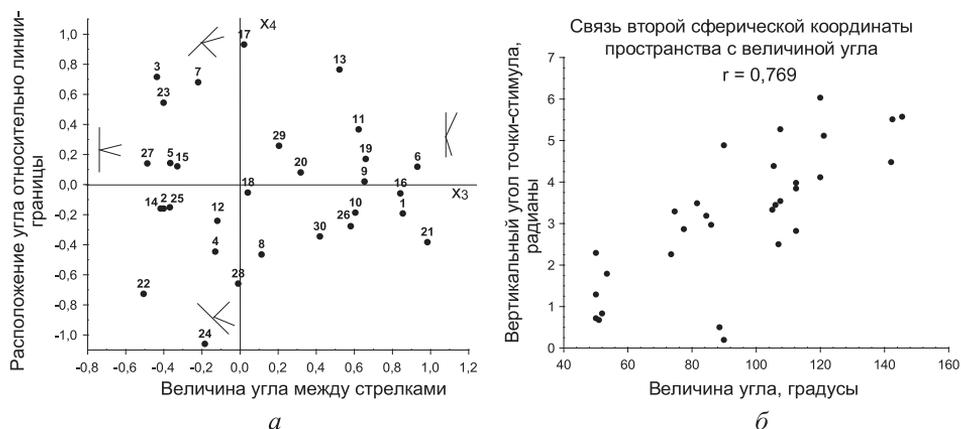


Рис. 9. Вертикальная плоскость модели различения K -образных фигур

a — проекция точек-стимулов на вертикальную плоскость четырехмерного пространства различения K -образных фигур. Ось x_3 обозначили как ось величины угла между стрелками, ось x_4 — как ось наклона линии-границы; b — график зависимости второй сферической координаты пространства различения K -образных фигур от величины угла. По горизонтальной оси отложена величина угла в градусах. По вертикальной оси отложено значение вертикального угла точки-стимула в радианах

Следовательно, все характеристики различения K -образных фигур представлены количественно, а саму фигуру можно описать как набор числовых значений выявленных параметров.

Различение K -образных фигур осуществляется путем определения величины угла фигуры (вычисляется как угол между линией-границей и биссектрисой угла между линиями-стрелками), ее ориентации (вычисляется как угол наклона фигуры в видимом поле) и степени близости линий-стрелок к вертикально-горизонтальной и диагонально-диагональной ориентации. Интерпретация полученных данных в терминах нейронных механизмов позволяет предположить, что K -образные фигуры распознаются путем определения кривизны фигуры, ее ориентации в видимом поле и ориентации ее частей с помощью четырехканальной нейронной сети, каналы которой различают степень вертикальности фигуры, ее наклона, величину угла между линиями-стрелками, образующими угол, расположения этого угла относительно линии-границы.

Исследование различения сложных углов

В работе Чудиной (2012 а) представлены результаты исследования сложных углов. Эти стимулы состоят из четырех линий-отрезков, входящих из одной точки. Все четыре линии имеют одинаковую длину и представляют собой два угла, где один расположен внутри другого. Величина внешнего угла изменялась от 30 до 160°, а внутреннего — от 12 до 120°. Внутренний угол по отношению к внешнему углу располагался симметрично или асимметрично (рис. 10).

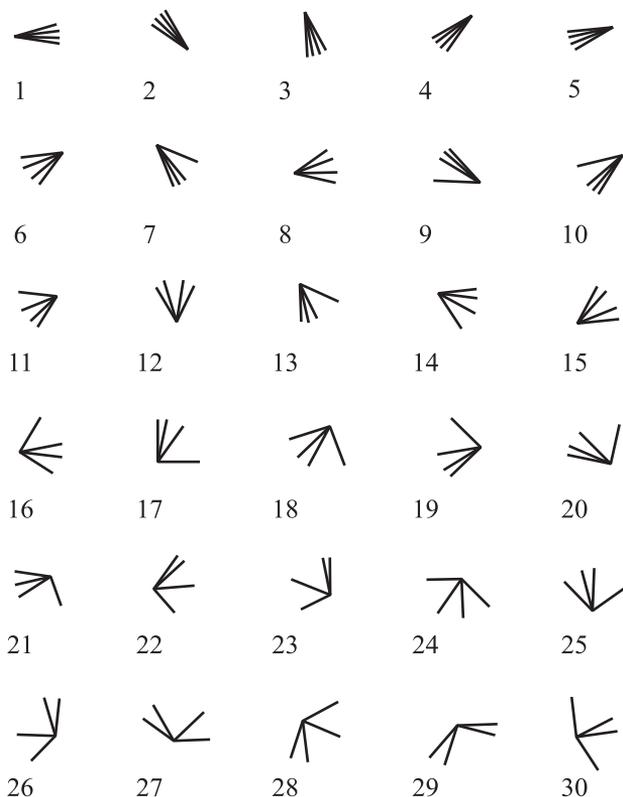


Рис. 10. Сложные углы

Сферическая модель различения сложных углов представлена четырьмя декартовыми и тремя сферическими координатами, отражающими количественные изменения параметров этих изображений.

Первая сферическая координата монотонно связана с величиной внешнего угла фигуры (рис. 11, б).

Вторая сферическая координата монотонно изменяется в зависимости от ориентации фигуры в видимом поле (рис. 12, б).

В работе Чудиной (2012 а) также проанализировали третью сферическую координату, которую интерпретировали как степень различия между внешним и внутренним углом.

Первая декартова координата (ось x_1) определяет величину угла по шкале острый-тупой (рис. 11, а). Вторая декартова координата (ось x_2) определяет, насколько угол отклоняется от прямого угла (рис. 11, а). Третья декартова координата (ось x_3) отражает степень наклона фигуры вправо или влево (рис. 12, а). Четвертая декартова координата (ось x_4) отражает расположение внешнего и внутреннего угла относительно друг друга (рис. 12, а).

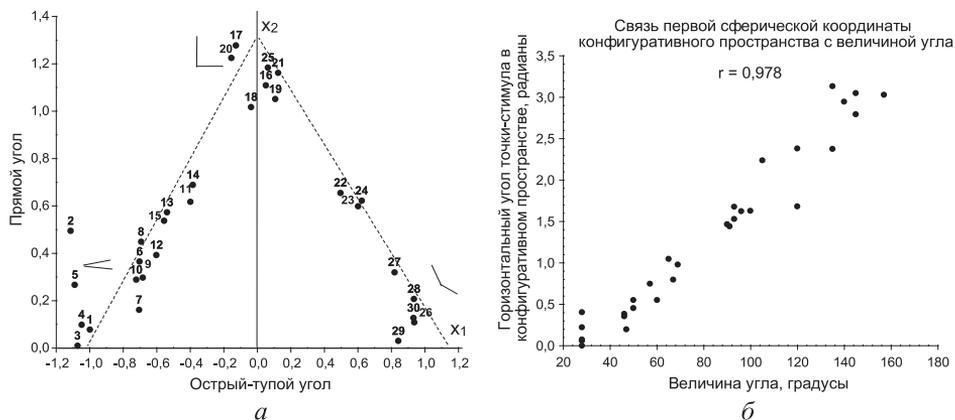


Рис. 11. Горизонтальная плоскость модели различения сложных углов

a — проекция точек-стимулов на горизонтальную плоскость четырехмерного пространства различения сложных углов. Ось x_1 обозначили как ось острых-тупых углов, ось x_2 — как ось прямого угла; b — график зависимости первой сферической координаты пространства различения сложных углов от величины внешнего угла. По горизонтальной оси отложена величина угла в градусах. По вертикальной оси отложено значение горизонтального угла точки-стимула в радианах

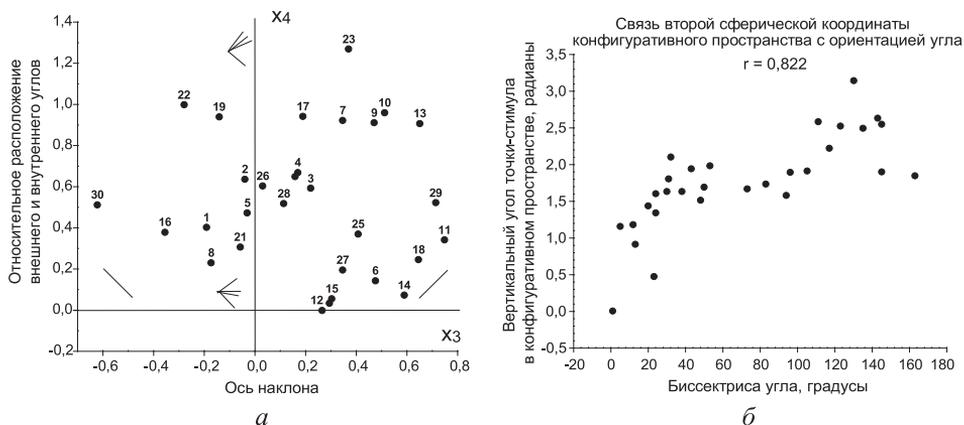


Рис. 12. Вертикальная плоскость модели различения сложных углов

a — проекция точек-стимулов на вертикальную плоскость четырехмерного пространства различения сложных углов. Ось x_3 обозначили как ось наклона фигуры в видимом поле, ось x_4 — как ось ориентации внутреннего угла относительно внешнего; b — график зависимости второй сферической координаты пространства различения сложных углов от ориентации биссектрисы угла. По горизонтальной оси отложена биссектриса внешнего угла в градусах. По вертикальной оси отложено значение вертикального угла точки-стимула в радианах

Все характеристики различения сложных углов представлены количественно, а саму фигуру можно описать как набор числовых значений выявленных параметров.

Различение сложных углов осуществляется путем определения величины угла фигуры (вычисляется как величина внешнего угла), ее ориентации (вычисляется как угол наклона фигуры в видимом поле по биссектрисе) и отношения ее частей. Интерпретация полученных данных в терминах нейронных механизмов позволяет предположить, что сложные углы распознаются с помощью четырехканальной нейронной сети, каналы которой различают величину угла фигуры по шкале острый-тупой, определяют степень отклонения от прямого угла, ее наклон и степень совпадения биссектрисы внешнего угла с биссектрисой внутреннего угла.

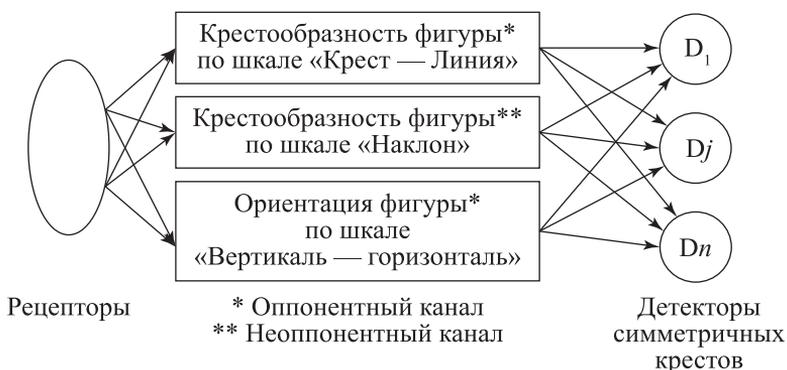
1.2. Общие характеристики моделей однотипных узлов

Описанные эксперименты были направлены на исследование особенностей различения узлов, общей характеристикой которых является наличие некоторой центральной точки пересечения линий. Различаются эти стимулы относительным расположением частей фигуры, ориентацией в поле зрения и наличием симметрии. Сравним полученные модели различения конкретных изображений для того, чтобы выявить общие закономерности в различении такого рода фигур. Различение всех исследованных изображений описывается в виде сферических моделей одного типа. Этот тип сферических моделей характеризуется возможностью количественного описания каждого стимула по некоторому набору параметров, среди которых как субъективные признаки, так и свойства нейронных систем. Поэтому нам представляется логичным обозначить данный тип сферических моделей как параметрические, в силу того, что конкретное изображение представлено точкой на поверхности сферы, которая характеризуется набором значений по соответствующей группе параметров.

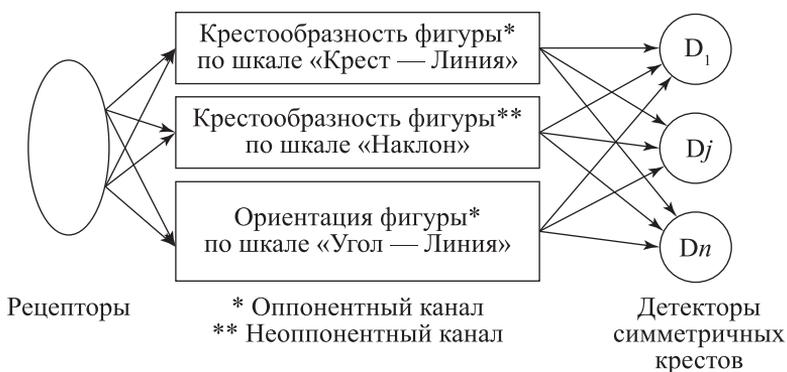
Сравнительный анализ приведенных выше моделей показал, что различение симметричных и асимметричных крестов, K -образных фигур и сложных углов носит схожий характер. Основную роль в различении крестов играют детекторы крестов, избирательно настроенные на различения креста с разной угловой характеристикой (рис. 13 *а, б*).

Нейронные сети представлены уровнем рецепторов, преддетекторов и детекторов (D). Характеристики преддетекторов указаны в соответствующих ячейках.

При различении K -фигур и сложных углов используются в основном детекторы линий и углов, определяющие величину угла и относительное расположение двух контуров, где оба являются непрямыми или один прямым, а второй прямым (рис. 14, *а, б*). Это предположение подтверждается наличием детекторов линий, углов и крестов в зрительной коре млекопитающих (Хьюбел, 1990; Шевелев, 2010).



а



б

Рис. 13. Блок-схемы нейронной сети различения симметричных (а) и асимметричных (б) крестов

Нейронная сеть представлена уровнем рецепторов, преддетекторов и детекторов (D). Характеристики преддетекторов указаны в соответствующих ячейках.

Путем сопоставления полученных сферических моделей друг с другом было сформировано обобщенное представление о различении узловых фигур. Блок-схема обобщенной модели различения узловых элементов изображения (рис. 15) была построена на основе объединения всех возможных вариантов нейронных каналов, выступающих в качестве преддетекторов.

Шесть каналов нейронной сети могут формировать разные комбинации, результатом чего является активация специфических нейронов-детекторов узловых фигур.

Обобщенная модель различения узловых элементов изображения отражает активность трехуровневой нейронной сети, представленной рецепторами, преддетекторами и детекторами. О свойствах преддетекторов судили

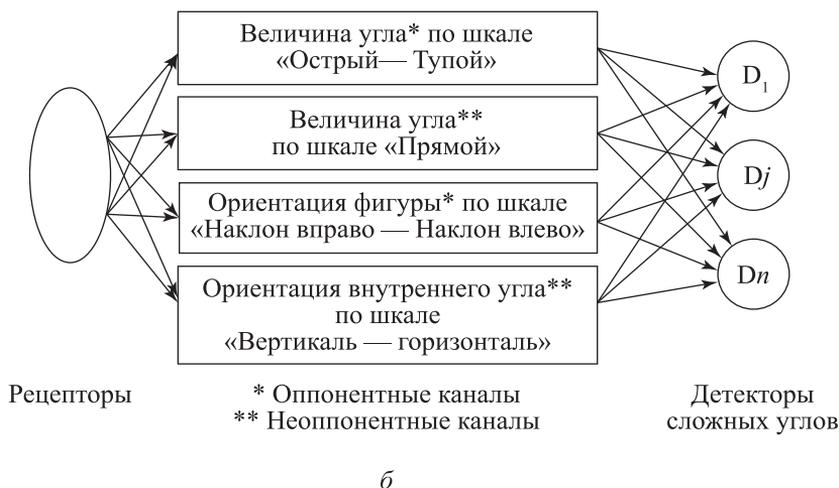
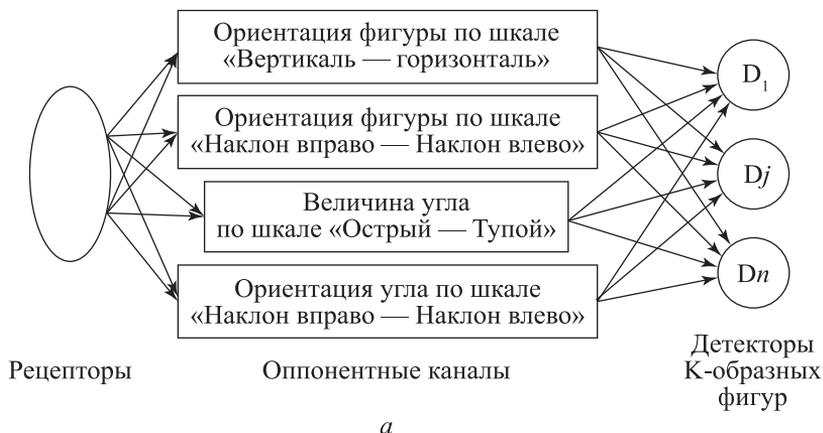


Рис. 14. Блок-схемы нейронной сети различения K -образных фигур (а) и сложных углов (б) крестов

на основе характеристик элементов моделей различения однотипных узлов, представленных декартовыми координатами стимульных точек.

В качестве преддетекторов были выделены нейроны со следующими свойствами: 1) нейроны, кодирующие ориентацию фигуры по шкале «вертикальность — горизонтальность»; 2) нейроны, кодирующие наклон фигуры с определением направления наклона: наклон «вправо — влево»; 3) нейроны, реагирующие на угол разной величины: на острые и тупые углы; 4) нейроны, реагирующие на прямой угол; 5) нейроны, реагирующие на крестообразное пересечение линий с прямой ориентацией и отличающие наличие крестообразного пересечения от линии; 6) нейроны, реагирующие на крестообразное пересечение линий с наклонной ориентацией.

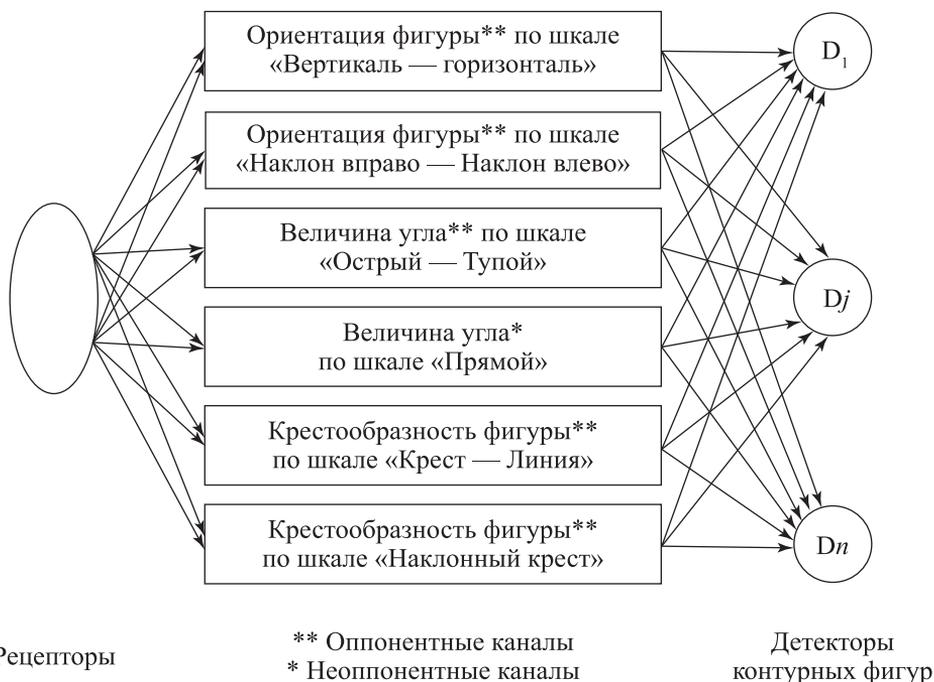


Рис. 15. Блок-схема обобщенной нейронной сети различения узловых фигур

Детекторами в данном случае являются нейроны, избирательно настроенные на различение узловых фигур: крестообразных фигур, K -образных фигур и сложных углов. Эти группы изображений были объединены на основе общих нейронных механизмов, участвующих в их обработке. На рис. 15 видно, что шесть каналов, выполняющих функцию преддетекторов, объединяются и образуют двухканальные модули. Два из этих модулей представляют модули детектирования ориентации и величины угла, описанные в работах (Измайлов, 2011 а, б). Третий модуль определяет степень крестообразности или величину отклонения фигуры от прямого или наклонного креста. Этот модуль сформирован двумя взаимодействующими каналами. Один канал — канал «крестообразности» — вычисляет отклонение фигуры от прямоугольного креста, представленного пересекающимися в центре под прямым углом вертикальной и горизонтальной линиями. Второй канал — канал «наклона» — определяет наклонную ориентацию прямоугольных и редуцированных крестов с углом менее 90° .

1.3. Нейронные механизмы векторного параметрического кодирования узловых элементов изображения

Полученные нами экспериментальные данные согласуются с результатами нейрофизиологических исследований свойств нейронов зрительной коры (Шевелев, 2010). Экспериментально было показано, что нейроны первичной

зрительной коры кошки и обезьяны различаются ориентационной настройкой: встречаются нейроны с мономодальной (60%) и бимодальной (40%) настройкой. Нейроны с мономодальной настройкой избирательно реагируют на одиночные горизонтальные или вертикальные полосы. Бимодальные клетки настроены на две разные диагональные ориентации, равные $45-67^\circ$ и 157° . Кроме того, в зрительной коре кошки были обнаружены нейроны (приблизительно 50%), чувствительные к узловым элементам, представленным пересечениями линий (углы, кресты, вилки, стрелки, Y-фигуры). Первоначально эти нейроны избирательно настроены на полосу, но через десятки миллисекунд их ориентационная настройка меняется, и они реагируют на крест или другой вид узла (Лазарева и др., 1992; Шевелев, 1984; Шевелев и др., 1983; Shevelev et al., 1993; Shevelev et al., 1994).

Нейронные каналы, определяющие ориентацию по шкале «вертикаль — горизонталь» и «наклон вправо — наклон влево», могут быть представлены нейронами с мономодальной настройкой. Эти каналы являются оппонентными и, следовательно, требуют участия двух нейронов с противоположными свойствами, которые будут активироваться попеременно: когда один канал активирован, другой тормозится. Нейронные каналы детектирования величины угла, определяющие, какие углы они «видят»: прямые, тупые или острые, — представлены нейронами, чувствительными к узловым элементам. Нейронные каналы, определяющие крестообразность фигуры, могут быть представлены мономодальными детекторами крестов и клетками с бимодальной ориентационной настройкой.

Сравнительный анализ полученных сферических моделей позволил сделать следующие выводы.

Во-первых, различение черно-белых однотипных узловых элементов изображения осуществляется путем анализа границы между участками поля зрения. Данная граница может рассматриваться как базовая характеристика контурных изображений и может быть представлена в виде прямолинейного или криволинейного контура.

Во-вторых, анализ видимой границы осуществляется путем вычисления двух ее параметров: ориентации границы в видимом поле и степени ее кривизны. Под степенью кривизны границы мы понимаем ее изгиб, который с геометрической точки зрения можно представить в виде угла определенной величины. Прямую линию можно рассматривать как частный случай криволинейного контура с углом, равным 0 или 180° . В этом смысле нейроны зрительной коры, распознающие и прямые, и кривые линии, должны быть способны адекватно определить угол контура, что реализуется за счет уточняющей настройки рецептивного поля. Такие нейроны сначала видят линию, а через 20 мс — угол.

В-третьих, детектирование или вычисление каждого из параметров видимой границы (ориентация, степень кривизны и крестообразности) осу-

ществляется двухканальной нейронной сетью. Двухканальная нейронная сеть детектирования ориентации границы представлена двухканальным модулем ориентации, двухканальная нейронная сеть определения степени кривизны границы была обозначена как двухканальный модуль детектирования величины угла. Каналы, детектирующие ориентацию, вычисляют ее по двум шкалам: «вертикаль — горизонталь» и «наклон вправо — наклон влево». Нейронные каналы детектирования величины угла вычисляют ее по шкале «острый — тупой» и «прямой».

В-четвертых, было обнаружено, что в различении крестообразных фигур участвуют нейронные каналы, определяющие степень крестообразности. Активность этих нейронов субъективно отражается в вычислении угловой характеристики креста (по величине меньшего угла для симметричных крестов) и его ориентации. Канал, определяющий степень отклонения крестообразной фигуры от прямоугольного креста, обозначенный как шкала «крестообразности», отражает активность нейронов зрительной коры, избирательно настроенных на крест. Канал детекции отклонений от наклонного креста, обозначенный как шкала «наклона», отражает активность нейронов зрительной коры с бимодальной ориентационной настройкой, избирательно реагирующих на диагональные ориентации. Такие нейроны способны изменять свою настройку и сначала реагировать на линию с ориентацией в 45° , а затем на линию с ориентацией в 135° . Наличие в зрительной системе большого количества детекторов крестов, избирательно реагирующих на крестообразные изображения, было показано в экспериментах на животных (Шевелев, 2010). Детекторы крестов, в отличие от детекторов линий, обладают избирательностью не к одной ориентации, а к некоторому диапазону ориентаций. При этом обнаружены детекторы крестов, избирательно настроенных на прямоугольные (состоящие из горизонтальной и вертикальной линии) и наклонные (состоящие из двух диагональных линий) кресты.

В-пятых, было выявлено, что различение симметричных и асимметричных крестов отличается наличием дополнительного нейронного канала, определяющего симметричность фигуры по степени прямолинейности биссектрис противоположных углов. В случае если биссектрисы обоих противоположных углов лежат на одной прямой, то фигура распознается как симметричный крест, а если биссектрисы образуют угол, то фигура распознается как узловая фигура, относящаяся к другому типу изображения, например к Y-образной фигуре, для распознавания которой используются соответствующие избирательно настроенные детекторы со сложными рецептивными полями.

Крестообразность наряду с ориентацией и кривизной границы, которые вычисляются при восприятии узловых элементов изображения, могут быть рассмотрены как базовые признаки изображения. При этом экспериментально было показано, что детекторы крестов при блокаде латерального

и возвратного торможения превращаются в детекторы линий и углов (Шевелев, 2010). Эта особенность говорит в пользу предположения, что в распознавании узловых элементов изображения участвуют детекторы крестов, которые при необходимости могут «увидеть» линию или угол, но для этого должна измениться настройка их рецептивного поля путем отключения или включения тормозных связей. Отсюда становится понятным, почему нейронный канал крестообразности может определить, является ли изображение крестом или оно представлено прямой или кривой линией (угол).

Проведенный анализ позволил предположить, что различение однотипных узловых элементов изображения осуществляется двухканальными модулями детектирования границы. Эти модули детектирования границы могут быть представлены нейронами с простыми рецептивными полями, настроенными на ориентацию — тогда они различают линии разной ориентации — или настроенными на распознавание криволинейного контура — тогда они видят угол определенной величины. Система детектирования границы может быть представлена детекторами узловых фигур (кресты, *K*-фигуры, *Y*-фигуры, вилки, стрелки) со сложными рецептивными полями, настройка которых меняется, что позволяет отличить линию или угол от узлов. Следовательно, линия, угол и узел являются, по-видимому, вариантами изображения с разной степенью кривизны границы.

Раздел 2. Модель различения разнотипных узловых элементов изображения

2.1. Экспериментальные исследования различения разнотипных узловых элементов изображения

Второй тип сферической модели различения узловых элементов был обнаружен в экспериментах на различение разнотипных узлов, среди которых были исследованы два набора изображений; в один набор входили линии, углы и кресты, а во второй — четырехлинейные фигуры, состоящие из четырех линий-стрелок, выходящих из центра стимула.

Исследование различения линий, углов и крестов

В работе Чудиной (2012 б) были представлены результаты исследования различения линий, углов и крестов, объединенных в одном эксперименте. Линии были двух типов: линии-отрезки, представленные линиями, ограниченными с одной стороны центром рисунка, линии-границы, представленные линиями, пересекающими центр рисунка и равными двум линиям-отрезкам. Углы состояли из двух линий-отрезков, а крестообразные фигуры или кресты были образованы двумя пересекающимися линиями-границами, образующими симметричные кресты. Следовательно, всего было использовано четыре типа изображений: линии-отрезки, линии-границы, углы и кресты (рис. 16).

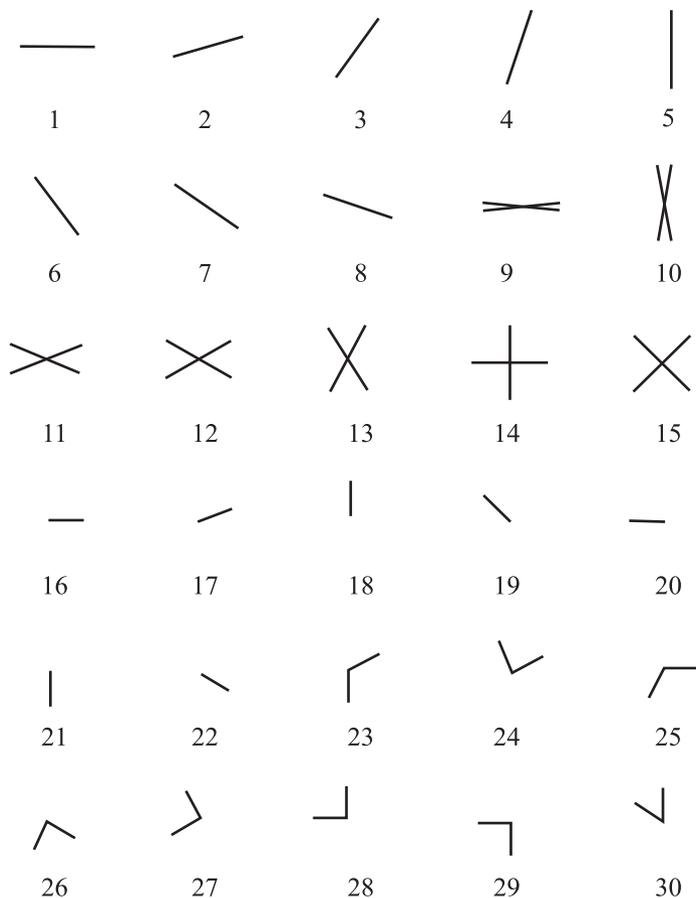


Рис. 16. Один набор разнородных стимулов

Этот набор разнородных стимулов представлен линиями, углами и крестами, которые являются симметричными изображениями с центральной точкой симметрии. Исключения составляют линии-границы, не являющиеся симметричными.

Полученная сферическая модель различения разнотипных стимулов (линий, углов и крестов) характеризуется тремя декартовыми и двумя сферическими координатами, при этом привычная для параметрических моделей интерпретация не подходит для данной модели.

В данном случае интерпретация должна носить качественный характер, так как координаты не могут быть описаны количественно. В сферической модели различения линий, углов и крестов оба типа координат отражают выявление зрительных категорий или типов изображений путем группировки схожих изображений. Особенностью данной модели является то, что стимульные точки образуют четко ограниченные группы, внутри которых стимулы располагаются случайно, а не упорядочены определенным образом.

Первая сферическая координата модели различения линий, углов и крестов отражает разбиение всех изображений на три типа: линии, углы и кресты (рис. 17). Вторая сферическая координата этой модели отражает разбиение всех изображений на четыре типа изображений: линии-стрелки, линии-границы, углы и кресты (рис. 18).

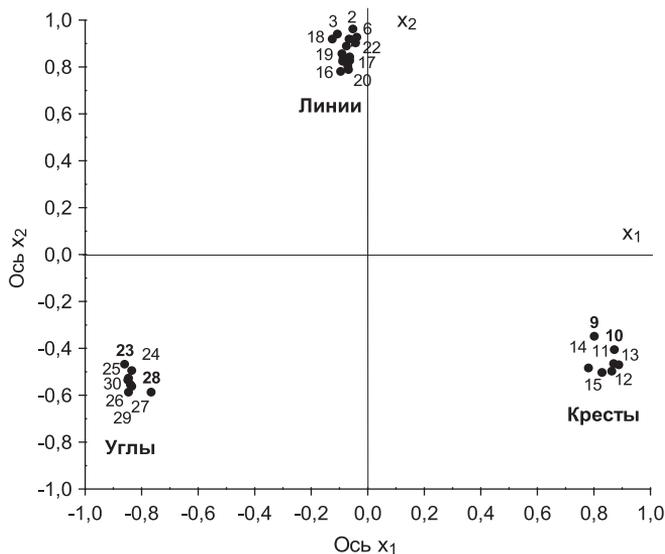


Рис. 17. Горизонтальная плоскость модели различения линий, углов и крестов

Проекция точек-стимулов на горизонтальную плоскость трехмерного пространства различения линий, углов и крестов

Первая декартова координата представляет процесс отделения типа изображений «кресты» от типа «углы» (рис. 17). Вторая декартова координата представляет процесс отделения типа изображений «линии» от других изображений, среди которых углы и кресты (рис. 18). Третья декартова координата представляет процесс отделения линий-отрезков от линий-границ (рис. 18).

Интерпретация осей полученного пространства в терминах параметрических изменений стимуляции является затруднительной, скорее можно говорить о непараметрических, категориальных признаках. Категориальные признаки определяют тип или класс, к которому может быть отнесено изображение. Главным при типизации является определение комплекса существенных признаков, характерных для данного изображения. Например, все элементы группы «углы» характеризуются двумя линиями-отрезками, с одной стороны ограниченными центральной точкой рисунка, в которой они пересекаются. При этом величина угла между линиями или его ориентация в видимом поле являются несущественными признаками.

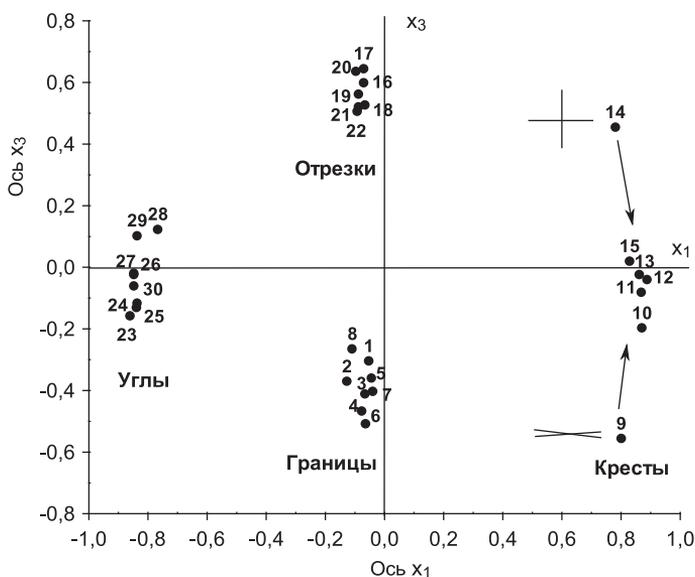


Рис. 18. Вертикальная плоскость модели различения линий, углов и крестов

Проекция точек-стимулов на вертикальную плоскость трехмерного пространства различения линий, углов и крестов

Особенности расположения стимульных точек в полученном пространстве указывает на категориальный характер анализа данного набора стимулов и на то, что пространство имеет непараметрическую структуру.

Исследование различения четырехлинейных фигур

В работе (Чудина, Чудина, 2012 а) были представлены результаты исследования различения разных типов четырехлинейных фигур, объединенных в одном эксперименте. В качестве стимулов использовали асимметричные кресты, *K*-образные фигуры и сложные углы (рис. 19), которые обозначили как четырехлинейные фигуры, так как все фигуры представлены четырьмя линиями-стрелками, относительное расположение которых отличается.

Этот набор разнородных стимулов состоит из четырехлинейных фигур, представляющих различные сочетания четырех линий-отрезков. Среди четырехлинейных фигур в основном обнаруживаются изображения, не обладающие какой-либо симметрией, но некоторые изображения симметричны.

Полученная сферическая модель различения разнотипных четырехлинейных фигур (асимметричных крестов, *K*-образных фигур и сложных углов) характеризуется тремя декартовыми и двумя сферическими координатами, при этом привычная для параметрических моделей интерпретация координат не подходит для данной модели.

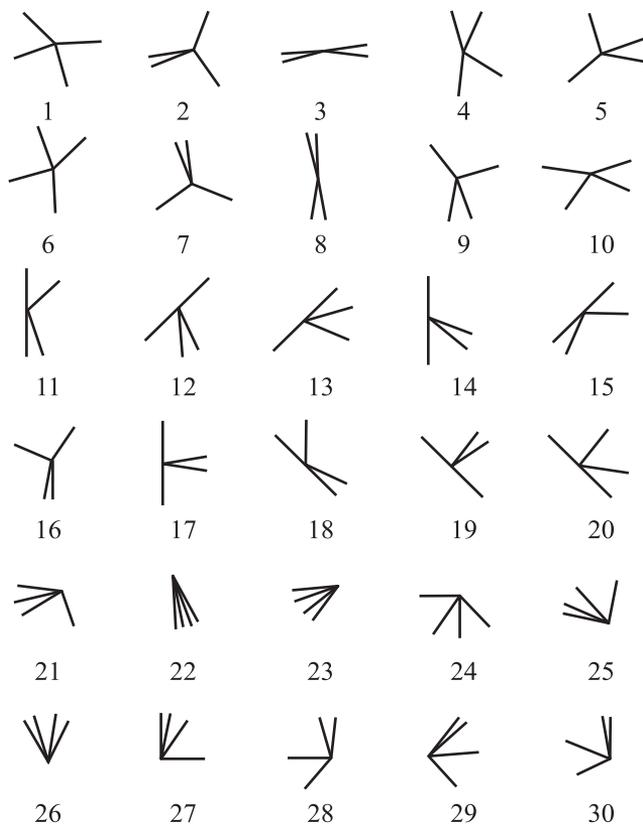


Рис. 19. Второй набор разнородных стимулов

Первая сферическая координата модели различения четырехлинейных фигур отражает разбиение всех изображений на три типа: асимметричные кресты, *K*-образные фигуры и сложные углы (рис. 20). Вторая сферическая координата модели четырехлинейных фигур отражает разбиение всех изображений на пять групп изображений: стрелки, *K*-образные фигуры, асимметричные кресты, которые обозначили как звезды, сложные углы и малые сложные углы (рис. 21).

В подгруппу «малый сложный угол» вошли стимулы, которые представляют угол меньше 90° . В подгруппу «сложный угол», две внешние линии которой образуют угол больше 90° , вошли стимулы. Подгруппа «звезда» содержит элементы, похожие на букву «X». Элементы подгрупп «*K*-фигура» и «стрелка» похожи на букву «K», однако элементы последней группы имеют небольшой угол между двумя внутренними линиями.

Первая декартова координата представляет процесс отделения типа изображений «сложные углы» от *K*-образных фигур и звезд (рис. 20). Вторая декартова координата представляет процесс отделения друг от друга двух типов изображений — *K*-образных фигур от звезд (рис. 20). Третья

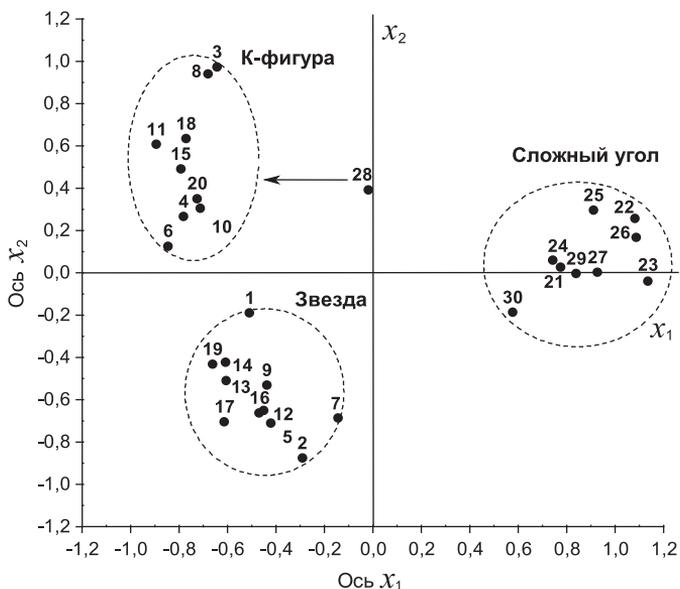


Рис. 20. Горизонтальная плоскость модели различения четырехлинейных фигур

Проекция точек-стимулов на горизонтальную плоскость трехмерного категориального пространства четырехлинейных фигур

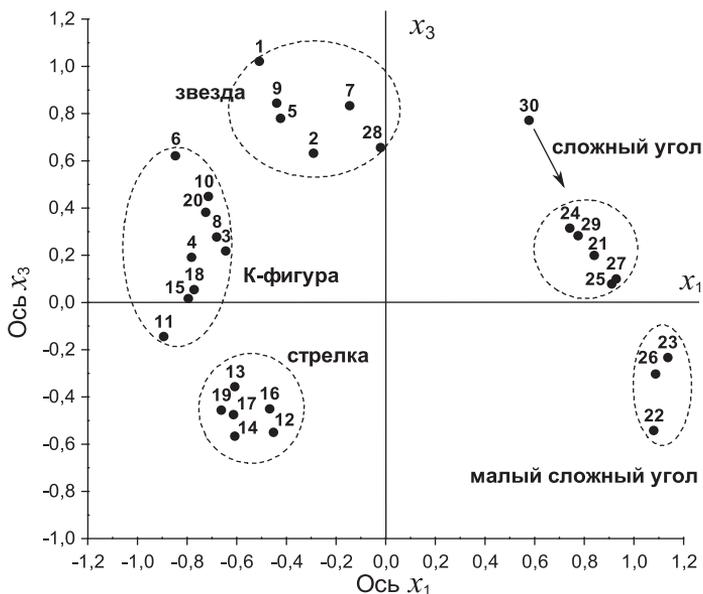


Рис. 21. Вертикальная плоскость модели различения четырехлинейных фигур

Проекция точек-стимулов на вертикальную плоскость трехмерного категориального пространства четырехлинейных фигур

декартова координата представляет процесс отделения звезд, K -фигур и стрелок (рис. 21), которые отличаются величиной угла, являющейся основанием их типизации, а не параметрическим признаком. В этом смысле звезды характеризуются углами, равными 90° , для K -фигур характерно наличие тупых углов, а для стрелок — острых углов.

Процесс различения четырехлинейных фигур разных типов может быть представлен сферической моделью, которая отражает процесс анализа особенностей данных четырехлинейных изображений путем категоризации — отнесения изображений к разным категориям на основе видимых категориальных признаков, на основе которых изображение оценивается в целом и только качественно, но не количественно.

2.2. Общие характеристики моделей разнотипных узлов

Сравнительный анализ полученных моделей различения разнотипных узловых элементов изображения показал, что они являются схожими и отличаются от моделей различения однотипных узловых элементов изображения.

Категориальная модель различения набора линий, углов и крестов представлена в виде трехмерного пространства, в котором все стимулы сгруппировались по типу фигур. Интерпретация декартовых координат этого пространства возможна только в типологических терминах. Одна ось отражает типизацию фигур по степени кривизны контура, на основе которой выделяются прямые контуры (линии), не имеющие пересечений или изгибов, и не прямые контуры или узлы. Другая ось связана с типизацией прямолинейного контура (линии), который дифференцируется на отрезки и границы. По третьей оси выделяются типы непрямолинейных стимулов, которые разделяются по типу узлов. Интерпретация сферических координат в параметрических терминах затруднительна, но, на наш взгляд, связана с выделением оснований для категоризации. Одна сферическая координата соответствует первичной категоризации на три класса, а вторая — вторичной, согласно которой выделяются четыре группы изображений. Относительное расположение точек в пространстве имеет кластерную структуру и связано с типизацией изображений.

Модель различения четырехлинейных фигур схожа с моделью различения линий, углов и крестов. Она также имеет категориальную структуру. Модель различения четырехлинейных фигур представлена в виде трехмерного категориального пространства, декартовы координаты которого указывают на способы типизации данных изображений. Одна ось определяет наличие прямолинейных и криволинейных элементов, то есть линий и узлов. Другая ось отражает типизацию узлов, определяя, расположено ли пересечение в центре или сбоку от линейных элементов. Третья ось связана с разбиением видимого поля на части, типизация происходит путем

разбиения на равные и неравные части. Первая сферическая координата определяет первичную категоризацию и выделяет три группы, а вторая сферическая координата — вторичную категоризацию и направлена на уточняющую группировку.

Обе модели отражают схожие процессы. Первоначально выявляются группы стимулов, соответствующие основным типам фигур (первичная категоризация), затем внутри этих групп выделяются подгруппы (вторичная категоризация). Следовательно, зрительная категоризация изображений может носить сложный ступенчатый характер и иметь несколько, более одного основания для категоризации.

Обе модели различения разнотипных узловых элементов изображения отличаются от моделей различения однотипных узловых элементов изображения, прежде всего, наличием категориальной, непараметрической структуры. Это позволяет обозначить модель различения линий, углов и крестов и модель различения четырехлинейных фигур как категориальные модели. Категориальная структура моделей отражается, во-первых, в очевидной кластеризации стимульных точек; во-вторых, в том, что декартовы координаты невозможно интерпретировать в терминах параметрических шкал, а только используя категориальные, обобщающие признаки. Особенностью моделей различения разнотипных узловых элементов является то, что в них декартовы координаты отражают функционирование не нейронов (преддетекторов) с простыми рецептивными полями, а функционально объединенных групп нейронов со сложными рецептивными полями. Предположительно, они представляют набор избирательно настроенных на варианты одного изображения нейронов со схожими свойствами. Это позволяет предположить, что категориальные модели отражают процесс целостного анализа изображений, который надстраивается над параметрическим.

Модели различения разнотипных узловых элементов в терминах нейронных структур отличаются от моделей различения однотипных узловых элементов. В категориальных моделях стимульные точки представляют типы гностических единиц, декартовы координаты отражают способы выбора преддетекторов, представленных детекторами узлов (Шевелев, 2010) в результате взаимодействия которых возможна активация специфических гностических единиц. Следовательно, модель различения разнотипных элементов изображения отражает механизм кодирования зрительной информации путем активации гностических единиц (Соколов, 2004 а). Такой механизм кодирования может считаться векторным, несмотря на то, что содержательная интерпретация структурных составляющих категориальной модели различения стимулов отличается от интерпретации параметрической сферической модели. Такие составляющие категориальной модели, как декартовы и сферические координаты, отражают, соответственно, активность преддетекторов другого уровня обработки, которые осуществляют вычисление

параметров стимуляции и выделение субъективных признаков изображения на основе информации, полученной от нейронов с простыми рецептивными полями. В категориальной модели существует определенная сложность количественной оценки параметров, представленных декартовыми и сферическими координатами, которые отражают категоризацию зрительных стимулов. Декартовы координаты представляют конкретные категориальные признаки для разбиения на группы изображений, а сферические координаты могут быть рассмотрены как определяющие выбор гностических единиц основания для категоризации.

2.3. Нейронные механизмы категориального кодирования узловых элементов изображения

Интерпретация декартовых координат категориальных моделей узловых элементов изображения как категориальных признаков может отражать способ выбора нейронов зрительной коры с простыми и/или сложными рецептивными полями. Сферические координаты в этом смысле будут отражать взаимодействие нейронов, приводящее к активации соответствующих гностических единиц и распознаванию или определению адекватной категории образа предмета, с простыми и сложными рецептивными полями.

Декартовы координаты категориальной модели отражают критерии выбора нейронных систем, которые должны участвовать в спецификации изображения. На примере модели различения линий, углов и крестов мы видим, что два нейронных канала, соответствующие двум первым декартовым координатам, объединяются для различения трех групп изображений. Согласно модели первый канал обладает способностью отделить линии от других фигур (углов и крестов), а второй канал характеризуется свойством отличать углы от крестов. Это является основанием для предположения, что первый канал соответствует нейронам со сложными рецептивными полями, которые избирательно настроены так, чтобы определить, является ли данный стимул линией или фигурой. Нейроны с такими свойствами действительно обнаружены в зрительной коре (Шевелев, 2010). Такие клетки должны максимально тормозиться на предъявление линии или прямолинейного контура любой ориентации и максимально активироваться на предъявление любой более сложной фигуры. Скорее всего, такие функции выполняют детекторы узлов со сложными рецептивными полями, избирательно настроенные на предъявление определенного узлового элемента, например креста.

Наряду с мономодальными нейронами выявили, что 40% нейронов первичной зрительной коры являются бимодальными и реагируют активацией на линии с двумя различающимися ориентациями (Лазарева и др., 1992; Шевелев, 1984; Шевелев и др., 1983; Shevelev et al., 1993; Shevelev et al., 1994). Нейроны с бимодальными свойствами, как правило, избирательно

настроены на диагональные (45°) или наклонные (67° , 157°) ориентации. Среди бимодальных нейронов выявили клетки трех типов, которые максимально активировались на линии и наклон которых отличался на 90° , 45° и 67° . Таким образом, бимодальные нейроны могут активироваться одновременно на предъявление двух линий с разной ориентацией: горизонтальных, вертикальных и наклонных полос.

Метод сочетанного картирования позволил выявить дополнительные свойства детекторов линий с бимодальными свойствами (Шевелев, 2010). Оказалось, что бимодальные нейроны, первоначально реагирующие на линию, через некоторое время (24 мс) изменяют настройку своего рецептивного поля, размер которого, в частности, увеличивается или сужается. При этом первоначально активирующиеся только возбуждающие зоны дополняются медленнее срабатывающими тормозными зонами, в результате настройка на линии заменяется избирательной чувствительностью к фигурам. Другими словами, нейроны с бимодальными свойствами с течением времени преобразуются в детекторы фигур, среди которых были обнаружены по крайней мере три типа детекторов: детекторы крестов, детекторы углов и детекторы Y-образных фигур (Шевелев, 2010). Каждый тип детекторов фигур включает клетки, различающиеся избирательностью настройки к форме (инвариантны к ориентации), ориентации (инвариантны к форме) и обеим этим характеристикам. Инвариантность к форме определяется величиной общих углов, входящих в состав фигуры.

Результаты современных исследований указывают на то, что организация сложных рецептивных полей корковых нейронов определяется внутрикорковыми взаимодействиями (Lazareva et al., 2002). Экспериментально показано, что избирательная ориентационная настройка нейронов зрительной коры резко обостряется внутрикорковым торможением. Ослабление внутрикоркового торможения приводит к снижению ориентационной избирательности. Кроме того, у большинства нейронов зрительной коры кошки было обнаружено изменение последовательности предпочитаемых ориентаций. Авторы предполагают, что такое изменение динамики рецептивного поля является сканированием диапазона ориентаций для обнаружения оптимальной ориентации или точки пересечения линий крестообразной фигуры. В свете этих представлений становится очевидной роль взаимодействия процессов возбуждения и торможения в ориентационной настройке и в избирательности к пересекающимся элементам изображения.

Второй канал нейронной сети, осуществляющей различение линий, углов и крестов, отделяет крест от угла, он представлен нейронами со сложными рецептивными полями и, скорее всего, это нейроны, избирательно настроенные на крестообразную фигуру, которые максимально активируются крестами с определенным углом между линиями. Тормозятся эти нейроны на предъявление углов с той же самой величиной угла (Шевелев, 2010).

Третий канал нейронной сети, производящей различение линий, углов и крестов, специализируется на отделении линий-отрезков от линий-границ. Такую функцию могут выполнять нейроны со сложными рецептивными полями, которые избирательно настроены на отрезок. Известно, что в первичной зрительной коре есть простые и сложные нейроны, избирательно реагирующие на разные характеристики границы между участками видимого поля (Хьюбел, 1990). Простые клетки коры имеют рецептивные поля, которые лучше всего активируются при предъявлении светлых или темных полосок определенной ориентации, длины и ширины (Heggelund, 1981 а, б; Hubel, Wiesel, 1962). По-видимому, именно простые клетки осуществляют различение линий и отрезков, представленных прямолинейным контуром. Существенную роль в избирательности к длине границы играет так называемое торцевое торможение (end-stopping), которое подавляет активность клетки при освещении одного края границы (Gilbert, 1977; Sillito et al., 1995). При этом вклады возбуждающих и тормозных зон рецептивного поля такой клетки уравнивают друг друга, и потому такая клетка не реагирует на освещение всего рецептивного поля, а именно на предъявление линии-границы.

Более подробный анализ категориальной модели различения линий, углов и крестов позволил представить ее как формальное описание действительно существующих нейронных систем. Оказалось, что нейронные каналы, представленные в модели декартовыми координатами, отражают активность нейронов со сложными рецептивными полями, обладающими большей пластичностью, чем нейроны с простыми рецептивными полями.

Модель различения четырехлинейных фигур представлена тремя декартовыми координатами, которые отражают свойства нейронных систем. Скорее всего, каналы нейронной сети, детектирующей четырехлинейные изображения, представлены нейронами со сложными рецептивными полями. Такие нейроны имеют рецептивные поля, в которых может быть несколько тормозных и возбуждающих зон.

Первый канал модели четырехлинейных фигур предназначен для отделения углов от узловых фигур и представлен детекторами крестов со сложными рецептивными полями, которые первоначально реагируют на крестообразные фигуры, а затем на углы (Guillery, 1970; Palmer, Rosenquist, 1974). Второй канал предназначен для различения крестообразных фигур от *K*-образных фигур. Предположительно, он представлен детекторами узлов, избирательно настроенными на крестообразные фигуры, которые изменяют свою активность при предъявлении крестообразных фигур с разной кривизной контура. Очевидно, что *K*-образные кресты схожи с крестообразными фигурами; отличия связаны с тем, из каких элементов эти фигуры состоят. В данном случае речь может идти об определении степени симметричности элементов крестообразной фигуры. Третий канал модели четырехлиней-

ных фигур отделяет асимметричные кресты от *K*-образных фигур и *Y*-образных фигур. Этот канал представлен нейронами, которые реагируют на крестообразные пересечения линий и узлы ветвления, так называемые вилки, стрелки и *Y*-образные фигуры (Лазарева и др., 1995, 1998, 2003; Шевелев, 1999; Шевелев и др., 1993, 1996, 1999; Shevelev et al. 1999, 2001).

Модель различения четырехлинейных фигур и модель различения линий, углов и крестов характеризуются специфической структурой расположения стимульных точек — они располагаются довольно плотными группами, а не в виде равномерной круговой траектории. Эта особенность является основанием предположить наличие особого способа анализа изображений путем их группировки, который отличается от параметрического анализа, отражающегося в параметрических моделях. Предположительно, в категориальных моделях группы точек, представляющие стимулы, соответствуют гностическим единицам. Косвенно это предположение подтверждает экспериментально выявленный факт, что гностическая единица представлена не отдельным нейроном, а распределенной группой нейронов (Соколов, 2004 а; Tsunoda et al., 2001; Wang et al., 1998; Yamane et al., 2006), одновременное срабатывание набора которых позволяет специфицировать сложное изображение.

Декартовы координаты в категориальных моделях отражают активацию нейронов со сложными рецептивными полями. Эти нейронные системы обладают пластичностью и способностью менять свою настройку на определенные признаки изображения, что в модели отражается в виде типизации изображений.

Исследования взаимодействий между простыми и сложными нейронами первичной зрительной коры показали, что рецептивные поля сложных клеток являются результатом нелинейного комбинирования рецептивных полей простых клеток, при этом авторы отмечают, что функциональное объединение частей рецептивных полей простых клеток носит анизотропный (неодинаковый) характер (Sasaki, Ohzawa, 2007). Было также показано, что простые и сложные нейроны первичной зрительной коры отличаются степенью зависимости от окружающей информации, не поступающей в их рецептивное поле (Gilbert, Wiesel, 1990; Muller, Metha et al., 2003). Предъявление стимулов вне рецептивного поля нейрона приводило к изменениям в ответах только сложных клеток, которые меняли свою ориентационную настройку в соответствии с ориентацией окружающего фона. Чувствительность сложных клеток к окружению связана с тем, что они получают входную информацию от неоднозначных, меняющихся комбинаций простых клеток. Следовательно, можно предполагать, что декартовы координаты категориальных моделей отражают процесс объединения нейронов с простыми рецептивными полями, результатом которого является нейронная сеть из нейронов со сложными рецептивными полями.

Сферические координаты категориальных моделей отражают субъективные признаки изображения, которые в данном случае являются основаниями категоризации изображений и определяются на основе активации нейронной сети из нейронов со сложными рецептивными полями. При этом необходимо отметить, что нейронная сеть, состоящая из нейронов со сложными рецептивными полями, может перестраиваться и менять набор составляющих элементов в зависимости от стимуляции. Сферические координаты категориальных моделей отражают основания категоризации, которые указывают на способы объединения нейронов со сложными рецептивными полями для выбора соответствующих гностических единиц при восприятии конкретных стимулов.

Следовательно, категориальные модели отражают процесс функционального объединения способных реагировать, например на крест или угол, нейронов со сложными рецептивными полями. Такие нейроны обладают схожей метаболической активностью и почти одинаковой спайковой частотой, что обеспечивает возможность их синхронизированного срабатывания.

Нейрофизиологической основой данного способа анализа в зрительной системе является механизм формирования функциональной системы нейронов, обнаруженный в процессе обучения с коротким и длинным интервалом (Созинов, 2008). В данном исследовании было показано, что в группе животных с длинным интервалом обучения, у которых уже были сформированы системы поведения, активность нейронов, специализированных относительно новых систем, оказалась более согласована с активностью уже имеющихся систем. Были также обнаружены интересные факты. Во-первых, нейроны, специализированные относительно новых систем, у животных со сформированным поведением располагались в более глубоких слоях коры. Во-вторых, они обладали схожими метаболическими свойствами. Всё это указывает на то, что анализ изображения, которое воспринимается как уже виденное, знакомое, обрабатывается сформированными системами нейронов, расположенными во вторичной коре и объединенными общей метаболической активностью. В результате на внешнее воздействие активируются не отдельные нейроны, а хорошо организованная, функционально (со схожей метаболической активностью и схожей частотой спайков) объединенная группа нейронов, расположенных в разных отделах коры.

Раздел 3. Сравнительный анализ моделей различения узловых элементов изображения

Рассмотренные выше типы моделей различения узловых элементов изображения отличаются друг от друга. Модели первого типа, описывающие процесс различения однотипных узлов, были обозначены как параметрические. Модели второго типа, описывающие процесс различения разнотипных узлов, были обозначены как категориальные.

3.1. Структурные особенности векторных моделей различения узловых элементов изображений

Параметрические модели представляют стимулы в сферическом пространстве в виде точек на поверхности сферы, каждая из которых может быть описана как вектор, характеризующийся набором числовых значений определенных параметров. Декартовы координаты в параметрической модели представляют характеристики нейронных систем, использующихся для распознавания субъективных признаков изображения и представленных сферическими координатами модели.

Для параметрической модели характерно, что однотипные узлы представлены точками в евклидовом (метрическом) пространстве разной размерности, при этом расстояния между точками прямо соответствуют субъективным оценкам воспринимаемых различий между парами стимулов. Все точки, соответствующие стимулам, располагаются на равном расстоянии от центра модели и образуют сферическую поверхность. Сферические (угловые) координаты точек соответствуют субъективным переменным. Декартовы координаты этой модели могут быть рассмотрены как нейрофизиологические каналы, формирующие нейронную сеть, которая обеспечивает кодирование зрительных стимулов. Параметрическая модель одновременно представляет описание нейрофизиологических механизмов кодирования стимулов в зрительной системе и дает представление о перцептивных характеристиках зрительного образа.

Категориальная модель представляет стимулы в сферическом пространстве в виде групп точек, каждая группа может быть описана как зрительная категория. Результатом различения разнотипных узлов является метрическое пространство, характеризующееся двумя или тремя измерениями в декартовой системе координат. В этом пространстве точки, представляющие стимулы, объединяются в группы и образуют кластеры. Внутри каждой группы стимулы располагаются случайно, а кластеры, как правило, организуются в упорядоченные цепочки. При этом декартовы координаты, как правило, можно сопоставить с более сложными нейрофизиологическими механизмами детектирования зрительного сигнала, а сферические координаты — с процессом категоризации изображений, что отличает категориальные модели от параметрических.

Параметрическая и категориальная модели отличаются структурой пространства, ее размерностью и расположением точек-стимулов. В параметрической модели каждый стимул определяется как точка на сферической поверхности, которая рассматривается как определенным образом направленный вектор возбуждения преддетекторов, активирующий соответствующий детектор. В категориальной модели стимулы, входящие в состав одной группы, представлены векторами возбуждения, направления которых

отличаются мало, что приводит, скорее всего, к активации одного и того же детектора или гностической единицы, представленной группой клеток, объединенных в единую функциональную систему. Нейроны-детекторы параметрической модели специфицируют каждый стимул по сравнению со всеми другими стимулами. Детектор в категориальной модели отражает особенности гностической единицы, которая определяет значение группы стимулов по сравнению с другими группами, а каждый стимул соотносится с этими группами. В случае параметрической модели стимул описывается набором или комплексом признаков, а в категориальной модели — через его относительное значение. Следовательно, параметрическая модель представляет набор стимулов как один стимул с изменяющимися видимыми характеристиками, а в категориальной модели стимулы описаны как варианты зрительных категорий.

3.2. Нейрофизиологический механизм зрительного анализа узловых элементов изображения

Сферические пространства различения однотипных узловых элементов изображения носят параметрический характер и являются моделью нейронной сети, которая обеспечивает вычисление соответствующих параметров изображения. Пространства различения разнотипных узлов носят категориальный характер и являются моделью нейронной сети, обеспечивающей категориальный анализ изображений.

Модели различения однотипных и разнотипных узловых элементов изображения представляют два механизма обработки зрительной информации. Один базируется на векторном принципе кодирования параметров зрительной информации на основе параметрического анализа. Второй механизм основан на выделении зрительных категорий. Во втором случае зрительная система не вычисляет параметры изображения, а осуществляет типизацию или группировку сходных изображений в зависимости от их спецификации определенными нейронами со сложными рецептивными полями. Она использует способ обработки с помощью формирования зрительных категорий путем выделения обобщенных категориальных признаков.

Особенности параметрического и категориального механизмов кодирования указывают на то, что они представляют разные уровни обработки зрительной информации или две стадии перцептивного процесса (Измайлов, Павлова, Ханмагомедова, 2009). Первая стадия связана с психофизическим, осуществляющимся на основе метрических психофизических закономерностей преобразованием стимуляции, в то время как вторая стадия основана на категориальных преобразованиях внешнего сигнала путем разбиения видимого поля на части, имеющие определенное значение для наблюдателя. В первом случае шкалирование зрительных характеристик осуществляется на основе шкал порядка и отношений, а во втором случае

формируется шкала категорий, которая устанавливает отношение эквивалентности между стимулом и образом.

Предположительно, первый уровень обработки представлен нейронами с простыми или сложными рецептивными полями, избирательно настроенными на признаки изображения, которые можно оценить количественно. Например, к таким нейронам относятся детекторы линий, углов, крестов, узловых фигур.

Однотипные узлы обрабатываются нейронной сетью, для которой входными элементами являются так называемые квазирецепторы (Izmailov, Chernozizov, 2010), в качестве которых выступают многочисленные детекторы ориентации линий первичной зрительной коры (Хьюбел, 1990), осуществляющие определение именно ориентационной характеристики границы. Формально квазирецепторы представлены ступенчатой системой выделения сигнала, который проходит первичную обработку в фоторецепторах, а затем специфицируется как граница. Косвенным подтверждением этого предположения являются данные анализа способностей к различению пациентки DF, у которой были нарушены связи первичной зрительной коры с нижневисочной корой. Согласно этим данным пациентка DF могла различать ориентацию двумерного изображения определенной формы, основываясь только на отношении теней. Она была неспособна различать эти стимулы, когда их края были изображены как линии или как границы между участками с разной освещенностью (Humphrey et al., 1996). Это указывает на невозможность передачи сигнала, обработанного на уровне первичной зрительной коры, к вышележащим структурам.

Второй уровень обработки представлен нейронами только со сложными рецептивными полями, которые обладают значительной пластичностью и меняют свои свойства не только в зависимости от конкретного стимула, но и от того, в каких условиях он предъявляется. Нейроны со сложными рецептивными полями могут подстраиваться под изображение. Нейроны со сложными рецептивными полями объединяются и активируют гностические единицы. Предположительно, гностическая единица представлена набором нейронов со сверхсложными рецептивными полями, что позволяет им распознавать множество вариантов схожих зрительных паттернов, среди которых такие изображения, как кресты, звездочки, елочки (Rolls, Perrett et al., 1982; Desimone, Albright et al., 1984; Tanaka et al., 2001), изображения человеческого лица (Baylis, Rolls, Leonard, 1987; Rolls et al., 1989; Tanaka et al., 1991; Rolls, 1992), изображения разных видов птиц (Gauthier et al., 2000).

Выводы

В ходе исследований было получено, что зрительное восприятие узловых элементов может быть представлено в виде двух различных типов сферической модели.

Один тип сферической модели описывает процесс различения узловых элементов изображения как набор некоторых видимых характеристик или параметров, и поэтому был нами обозначен как параметрическая модель.

Второй тип сферической модели представляет зрительное восприятие узловых элементов как набор зрительных категорий. Этот тип сферической модели обозначили как категориальная модель.

Сравнительный анализ позволил представить эти две модели как две стадии или этапа перцептивной обработки сигнала.

Параметрическая модель отражает начальный этап обработки зрительного сигнала и реализуется преимущественно клетками первичной зрительной коры с простыми или сложными рецептивными полями. Важной характеристикой первичной обработки является именно количественный анализ характеристик изображения.

Категориальная модель отражает следующий этап перцептивной обработки, которую осуществляют нейроны зрительной коры со сложными и сверхсложными рецептивными полями. Этот этап обработки реализуется путем определения и выбора зрительных категорий, к которым относятся изображения. Выбор зрительных категорий осуществляется путем активации соответствующих гностических единиц, представленных в зрительной коре функционально объединенными группами нейронов.

Литература

- Измайлов Ч. А.* Культурная эволюция и цветовое восприятие // Психологический журнал Международного университета природы, общества и человека «Дубна». 2010. № 3. С. 32–41.
- Измайлов Ч. А.* (2011 а) Глава 1. Проблема носителя зрительного языка: психофизические методы // Психологический журнал Международного университета природы, общества и человека «Дубна». 2011. № 3. С. 54–69.
- Измайлов Ч. А.* (2011 б) Глава 2. Проблема носителя зрительного языка: психофизиологические методы // Психологический журнал Международного университета природы, общества и человека «Дубна». 2011. № 3. С. 70–100.
- Измайлов Ч. А.* Сферическая модель цветоразличения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980.
- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М.* Детекция бимодальных стимулов в сетчатке лягушки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2007. Т. 57. № 1. С. 105–120.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д.* Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // Вестн. Моск. ун-та. 1998. Сер. 14: Психология. № 3. С. 29–40.
- Измайлов Ч. А., Корицунова С. Г., Шехтер М. С., Потапова А. Я.* Зрительное различение сложных конфигураций: эмоциональная экспрессия человеческого лица // Теоретическая и экспериментальная психология. 2009. Т. 2. № 1. С. 5–22.
- Измайлов Ч. А., Корицунова С. Г., Соколов Е. Н., Чудина Ю. А.* Геометрическая модель различения ориентаций линии, основанная на субъективных оценках и зрительных вызванных потенциалах // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2004. Т. 54. № 2. С. 267–279.
- Измайлов Ч. А., Павлова М. К., Ханмагомедова М. А.* Восприятие цветных предметов // Экспериментальная психология. 2009. Т. 2. № 4. С. 5–25.

- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Едренкин И. В.* Интегрирование простых признаков стимула в нейронных сетях зрительной системы // *Нейрокомпьютеры: Разработка и применение.* 2008. № 5–6. С. 34–46.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Измайлов Ч. А., Черноризов А. М.* Язык восприятия и мозг // *Психология. Журнал Высшей школы экономики.* 2005. Т. 2. № 4. С. 22–52.
- Измайлов Ч. А., Чудина Ю. А.* Конфигурационные и категориальные характеристики зрительного восприятия схематических фигур // *Вестник РУДН. Серия: Психология и педагогика.* 2004. № 2. С. 210–228.
- Каменкович В. М., Шевелев И. А.* Латентные периоды опознания человеком геометрических фигур при разной степени маскировки их сторон и углов // *Физиология человека.* 2006. Т. 32. С. 5–10.
- Лазарева Н. А., Шевелев И. А., Новикова Р. В., Тихомиров А. С., Шараев Г. А.* Двойная ориентационная настройка нейронов первичной зрительной коры кошки при разных уровнях бодрствования // *Нейрофизиология.* 1992. Т. 24. № 3. С. 260–269.
- Лазарева Н. А., Шевелев И. А., Новикова Р. В., Тихомиров А. С., Шараев Г. А.* Избирательная чувствительность стриарных нейронов кошки к крестообразным и угловым фигурам разной ориентации // *Нейрофизиология.* 1995. Т. 27. № 5/6. С. 403–412.
- Лазарева Н. А., Шевелев И. А., Новикова Р. В., Тихомиров А. С., Шараев Г. А.* Чувствительность нейронов зрительной коры кошки к крестообразным фигурам при симуляции центра и периферии рецептивного поля // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 1998. Т. 48. № 3. С. 485–495.
- Лазарева Н. А., Цуцкиридзе Д. Ю., Шевелев И. А., Новикова Р. В., Тихомиров А. С., Шараев Г. А.* Динамика настройки нейронов первичной зрительной коры кошки на ориентацию крестообразной фигуры // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 2003. Т. 53. № 6. С. 730–737.
- Созинов А. А.* Эффект интерференции и реорганизация памяти при научении. Автореферат дисс. ... канд. психол. наук. М., 2008.
- Соколов Е. Н.* (2004 а) Нейроны сознания // *Психология. Журнал Высшей школы экономики.* 2004. Т. 1. № 2. С. 3–15.
- Соколов Е. Н.* (2004 б) Принцип векторного кодирования в психофизиологии // *Синергетика и психофизиология / Под ред. В. И. Аршинова, И. Н. Трофимовой, В. М. Шеляпина.* 2004. Вып. 3. С. 320–335.
- Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Нейроинтеллект: От нейрона к нейрокомпьютеру. М.: Наука, 1989.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
- Хьюбел Д.* Глаз, мозг, зрение. М.: Мир, 1990.
- Чудина Ю. А.* (2012 а) Геометрическая модель различения углов // *Вестник РУДН. Серия: Психология и педагогика.* 2012. № 2. С. 31–39.
- Чудина Ю. А.* (2012 б) Категориальная модель различения линий, углов и крестообразных фигур // *Вестник РУДН. Серия: Психология и педагогика.* 2012. № 4. С. 122–129.
- Чудина Ю. А.* (2012 в) Конфигурационный механизм различения изображений // *Вестник РУДН. Серия: Психология и педагогика.* 2012. № 1. С. 85–93.
- Чудина Ю. А., Измайлов Ч. А.* Конфигурационный механизм различения крестообразных фигур // *Вестник РУДН. Серия: Психология и педагогика.* 2011. № 5. С. 7–18.
- Чудина Ю. А., Чудина Н. А.* (2012 а) Категориальная модель различения четырехлинейных фигур // *Вестник РУДН. Серия: Психология и педагогика.* 2012. № 3. С. 35–42.

- Чудина Ю. А., Чудина Н. А. (2012 б) Механизмы распознавания звездобразных фигур // Актуальные проблемы этнической, социальной и дифференциальной психологии. Материалы международной конференции молодых ученых, студентов и аспирантов. 6–7 декабря 2012 г. М.: Изд-во РУДН, 2012. С. 108–113.
- Шевелев И. А. Нейроны зрительной коры: Адаптивность и динамика рецептивных полей. М.: Наука, 1984.
- Шевелев И. А. Какие характеристики изображения выделяются нейронами первичной зрительной коры кошки? // Российский физиологический журнал. 1999. Т. 85. № 6. С. 767–780.
- Шевелев И. А. Нейроны-детекторы зрительной коры. Ревизия свойств и механизмов. М.: Наука, 2010.
- Шевелев И. А., Лазарева Н. А., Новикова Р. В., Тихомиров А. С., Шараев Г. А. Нейроны 17 поля зрительной коры кошки как детекторы крестообразных фигур // Нейрофизиология. 1993. Т. 1. № 5. С. 362–365.
- Шевелев И. А., Лазарева Н. А., Новикова Р. В., Тихомиров А. С., Шараев Г. А. Ответы стрипарных нейронов на У-образные фигуры // Сенсорные системы. 1999. Т. 13. № 3. С. 239–245.
- Шевелев И. А., Новикова Р. В., Лазарева Н. А., Тихомиров А. С., Шараев Г. А. Нейроны поля 17 зрительной коры кошки как детекторы крестообразных фигур // Сенсорные системы. 1996. Т. 10. С. 86–96.
- Шевелев И. А., Шараев Г. А., Лазарева Н. А., Новикова Р. В., Тихомиров А. С. Двойная ориентационная настройка нейронов в зрительной коре кошки // Нейрофизиология. 1983. Т. 15. С. 459–465.
- Baylis G. C., Rolls E. T., Leonard C. M. Functional subdivisions of the temporal lobe neocortex // Journal of Neuroscience. 1987. Vol. 7(2). P. 330–342.
- Desimone R., Albright T. D., Gross C. G., Bruce C. J. Stimulus-selective properties of inferior temporal neurons in the macaque // Journal of Neuroscience. 1984. Vol. 4(8). P. 2051–2062.
- Gauthier I., Skudlarski P., Gore J. C., Anderson A. W. Expertise for cars and birds recruits brain areas involved in face recognition // Nature neuroscience. 2000. Vol. 3(2). P. 191–197.
- Gilbert C. D. Laminar differences in receptive field properties in cat primary visual cortex // The Journal of physiology. 1977. Vol. 268(2). P. 391–421.
- Gilbert C. D., Wiesel T. N. The influence of contextual stimuli on the orientation selectivity of cells in primary visual cortex of the cat // Vision research. 1990. Vol. 30(11). P. 1689–1701.
- Guillery R. W. The laminar distribution of retinal fibers in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat: A new interpretation // Journal of Comparative Neurology. 1970. Vol. 138(3). P. 339–368.
- Heggelund P. (1981 a) Receptive field organization of simple cells in cat striate cortex // Experimental Brain Research. 1981. Vol. 42(1). P. 89–98.
- Heggelund P. (1981 б) Receptive field organization of simple cells in cat striate cortex // Experimental Brain Research. 1981. Vol. 42(1). P. 99–107.
- Hubel D. H., Wiesel T. N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex // The Journal of physiology. 1962. Vol. 160(1). P. 106–154.
- Humphrey G. K., Symons L. A., Herbert A. M., Goodale M. A. A neurological dissociation between shape from shading and shape from edges // Behavioural Brain Research. 1996. Vol. 76(1–2). P. 117–125.
- Izmailov Ch. A., Chernorizov A. M. A Geometrical Approach to Research into Signal Recognition in Visual Systems of Humans and Animals // Psychology in Russia. State of the Art. 2010. Vol. 3. P. 301–332.

- Lazareva N. A., Shevelev I. A., Novikova R. V., Tikhomirov A. S., Sharaev G. A., Tsutskiridze D. Y.* The disinhibitory zone of the striate neuron receptive field and its sensitivity to cross-like figures // *Neuroscience and behavioral physiology*. 2002. Vol. 32(6). P. 595–602.
- Muller J. R., Metha A. B., Krauskopf J., Lennie P.* Local signals from beyond the receptive fields of striate cortical neurons // *Journal of neurophysiology*. 2003. Vol. 90(2). P. 822–831.
- Palmer L. A., Rosenquist A. C.* Visual receptive fields of single striate cortical units projecting to the superior colliculus in the cat // *Brain research*. 1974. Vol. 67(1). P. 27–42.
- Rolls E. T., Perrett D. I., Caan A. W., Wilson F. A. W.* Neuronal responses related to visual recognition // *Brain*. 1982. Vol. 105(4). P. 611–646.
- Rolls E. T.* Neurophysiological mechanisms underlying face processing within and beyond the temporal cortical visual areas // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 1992. Vol. 335(1273). P. 11–21.
- Rolls E. T., Baylis G. C., Hasselmo M. E., Nalwa V.* The effect of learning on the face selective responses of neurons in the superior temporal sulcus of the monkey // *Experimental brain research*. 1989. Vol. 76(1). P. 153–64.
- Sasaki K. S., Ohzawa I.* Internal spatial organization of receptive fields of complex cells in the early visual cortex // *Journal of Neurophysiology*. 2007. Vol. 98. P. 1194–1212.
- Sillito A. M., Grieve K. L., Jones H. E., Cuderio J., Davis J.* Visual cortical mechanisms detecting focal orientation discontinuities // *Nature*. 1995. Vol. 378. P. 492–496.
- Shevelev I. A., Lazareva N. A., Novikova B. V., Tikhomirov A. S., Sharaev G. A.* Bimodal orientation tuning and detection of crosses and angles in cat visual cortex // *Perception*. 1993. Vol. 22S. P. 138.
- Shevelev I. A., Lazareva N. A., Novikova B. V., Tikhomirov A. S., Sharaev G. A.* Double orientation tuning in the cat visual cortex units // *Neuroscience*. 1994. Vol. 61(4). P. 965–73.
- Tanaka K., Saito H. A., Fukada Y., Moriya M.* Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey // *Journal of neurophysiology*. 1991. Vol. 66(1). P. 170–189.
- Tanaka H., Uka T., Yoshiyama K., Kato M., Fujita I.* Processing of shape defined by disparity in monkey inferior temporal cortex // *Journal of neurophysiology*. 2001. Vol. 85. P. 735–744.
- Tsunoda K., Yamane Y., Nishizaki M., Tanifuji M.* Complex objects are represented in macaque inferotemporal cortex by the combination of feature columns // *Nature neuroscience*. 2001. Vol. 4(8). P. 832–838.
- Wang G., Tanifuji M., Tanaka K.* Functional architecture in monkey inferotemporal cortex revealed by in vivo optical imaging // *Neuroscience research*. 1998. Vol. 32(1). P. 33–46.
- Yamane Y., Tsunoda K., Matsumoto M., Phillips N. A., Tanifuji M.* Representation of the spatial relationship among object parts by neurons in macaque inferotemporal cortex // *Journal of neurophysiology*. 2006. Vol. 96(3). P. 3147–3156.

Часть II

**Векторный код в вызванных
потенциалах и электроретинограмме
человека и животных**

Глава II-1

Сетчаточные механизмы хроматического и ахроматического зрения лягушки

Экспериментальное исследование и моделирование

М. М. Зимачев, Ч. А. Измайлов, А. М. Черноризов, В. Н. Гудков

Ключевые слова: хроматическое и ахроматическое зрение, электроретинограмма, многомерное шкалирование, сферическая модель

Содержание

Раздел 1. Введение в проблему и постановка задач исследования

1. От пороговых методов изучения зрения — к оценке больших надпороговых различий
2. Сферическая модель хроматического и ахроматического зрения по данным психофизических экспериментов с человеком и поведенческих опытов на животных
 - 2.1. Сферическая модель хроматического зрения
 - 2.2. Сферическая модель ахроматического зрения
 - 2.3. Гипотеза, задачи и объект исследования

Раздел 2. Электроретинографическое исследование ахроматического зрения лягушки: двумерная сферическая модель различения яркостей

1. Методы проведения экспериментов и представления данных в виде геометрических моделей с использованием методов многомерного шкалирования
 - 1.1. Животные
 - 1.2. Экспериментальная процедура: стимуляция, регистрация ЭРГ на смену цветов и обработка получаемых данных методом многомерного шкалирования
 - 1.1.1. Фотостимулятор и стимулы
 - 1.1.2. Регистрирующая аппаратура и электроды
 - 1.1.3. Обработка данных методом многомерного шкалирования
 - 1.2.3.1. Построение матрицы цветовых различий по данным регистрации ЭРГ на смену цветов
 - 1.2.3.2. Построение матрицы цветовых различий по данным регистрации ЭРГ на смену цветов

2. Результаты экспериментального исследования и моделирования ахроматического зрения лягушки
 - 2.1. Геометрическая модель ахроматического зрения лягушки имеет вид двумерной сферы и соответствует модели ахроматического зрения человека
 - 2.2. Природа двумерности ахроматического зрения лягушки: анализ и гипотезы

Раздел 3. Электроретинографическое исследование хроматического зрения лягушки: четырехмерная сферическая модель различения цветов

1. Методы проведения экспериментов и обработки данных
 - 1.1. Животные
 - 1.2. Экспериментальная установка для регистрации ЭРГ с использованием равноквантовых монохроматических излучений
 - 1.2.1. Фотостимулятор и стимулы
 - 1.2.2. Регистрирующая аппаратура и электроды
 - 1.3. Экспериментальная установка для регистрации ЭРГ с использованием широкополосных цветовых излучений
 - 1.3.1. Фотостимулятор и стимулы
 - 1.3.2. Регистрирующая аппаратура и электроды
 - 1.4. Построение функции общей спектральной чувствительности по данным ЭРГ
2. Результаты экспериментального исследования и моделирования хроматического зрения лягушки
 - 2.1. Спектральная чувствительность
 - 2.1.1. Группа «летних» лягушек (охотничий период)
 - 2.1.2. Группа «весенних» лягушек (брачный период)
 - 2.2. Сферическая модель цветоразличения лягушки
 - 2.2.1. Пространство цветоразличения для группы «летних» лягушек (охотничий период) является четырехмерной сферой
 - 2.2.2. Пространство цветоразличения для группы «весенних» лягушек (брачный период) является двумерной сферой (окружностью)

Раздел 4. Сопоставление данных по анализу сферической модели зрения лягушки с данными нейрофизиологических и поведенческих исследований цветоразличения амфибий

1. Группа «летних» лягушек (охотничий сезон)
2. Группа «весенних» лягушек (брачный сезон)

Заключение

Литература

Раздел I. Введение в проблему и постановка задач исследования

Сетчатка низших позвоночных животных реализует основные интегральные функции зрения, которые у высших позвоночных, включая человека, выполняет зрительная кора (Daw, 1972). В этой связи представляет интерес исследование сетчатки лягушки методами, характеризующими такую интегральную функцию зрения, как различение надпороговых стимулов.

1. От пороговых методов изучения зрения — к оценке больших надпороговых различий

Классические исследования зрения животных и человека пороговыми методами дали огромный материал для понимания общих принципов организации зрительной системы. Однако поведение животного определяется не только характеристиками пороговой чувствительности его сенсорных систем к воздействию средовых факторов, но и базирующимися на достоверной, очищенной от случайного шума информации об изменениях в среде критериями принятия решений. Такая информация содержится в больших надпороговых различиях между отдельными объектами среды, которые организуются в зрительную сцену. Переход к анализу попарных различий между стимулами представляет новую экспериментальную парадигму в психофизиологии зрения. Новизна такого подхода состоит в том, что вместо предъявления отдельной световой вспышки с заданными характеристиками используется мгновенная замена одного стимула другим, а вместо регистрации активности зрительной системы в ответ на отдельный стимул применяется регистрация активности на мгновенную смену стимулов (Бонгард, 1955; Зимачев и др., 1986; Riggs et al., 1972). Мгновенная (с фронтом не более 1 мс) замена одного стимула в паре на другой является важной характеристикой каждого предъявления пары стимулов, поскольку именно в этот момент изменение электрической активности зрительной системы прямо соответствует различию между стимулами. Если два стимула не различаются в данной сети нервных клеток (хотя физически они могут быть разными), то активность сети в момент замены не будет отличаться от фоновой активности (последняя регистрируется непосредственно перед каждой заменой). Если же стимулы различаются, то это различие должно проявиться в изменении электрической активности сети. Такое изменение, названное нами потенциалом различия, может служить объективной количественной мерой величины надпороговых различий между попарно заменяемыми стимулами.

В современной психофизике разработаны методы многомерного анализа данных о надпороговых различиях между стимулами — методы факторного анализа и многомерного шкалирования. Эти методы, эффективность которых продемонстрирована в исследованиях когнитивных и эмоциональных процессов у человека (Измайлов и др., 1989; Терехина, 1985; Шепард,

1981; Латанов и др., 1997), позволяют представить множество различаемых человеком и животными сигналов точками в геометрическом пространстве. Оси (шкалы) пространства соответствуют нейронным механизмам, на которых базируется процесс различения стимулов, а шкальные значения (координаты) точек-стимулов отражают вклад каждого из механизмов в этот процесс. Построение и анализ таких геометрических пространств, интегрирующих данные психофизики и нейрофизиологии, являются крайне актуальными и эффективными для современной сенсорной психофизиологии, методология исследований в которой базируется на схеме «Человек — Нейрон — Модель» (Измайлов и др., 1989; Соколов, 2003, 2010).

2. Сферическая модель хроматического и ахроматического зрения по данным психофизических экспериментов с человеком и поведенческих опытов на животных

2.1. Сферическая модель хроматического зрения

Реализация подхода «Человек — Нейрон — Модель» с использованием методов многомерного анализа в психофизических экспериментах с человеком и поведенческих опытах на животных показала, что множество как апертурных, так и поверхностных (пигментных) цветов разного цветового тона, насыщенности и яркости можно представить точками на поверхности сферы в четырехмерном евклидовом пространстве (Измайлов и др., 1989; Izmailov, Sokolov, 1992; Латанов и др., 1997). Положение каждого цветового стимула в этом пространстве определяется значениями четырех декартовых координат, образующих четырехкомпонентный вектор. При этом субъективным различиям между точками-цветами на сфере соответствуют евклидовы расстояния между концами соответствующих им векторов. Декартовы координаты цветовых излучений в четырехмерном пространстве, рассчитываемые методом многомерного шкалирования по матрице субъективных различий (человек) или же вероятностям условных реакций (карп, обезьяна), удовлетворяют уравнению сферы и близко совпадают со спектральными характеристиками красно-зеленой, сине-желтой, яркостной и темновой нейронных систем (Измайлов и др., 1989; Латанов и др., 1997).

2.2. Сферическая модель ахроматического зрения

Применение метода анализа больших надпороговых различий к исследованию восприятия яркости у человека показало, что зрительная система человека содержит два ахроматических механизма (Измайлов, 1981; Измайлов и др., 1998; Измайлов и др., 1989; Heggelund, 1974). Один из этих механизмов, по-видимому, включен в анализ пространственного и временного распределения интенсивности излучения по сетчатке, а также в детектирование движения и ориентации границ. Другой механизм связан с цветовым зрением, где участвует в формировании таких субъективных характеристик цвета, как светлота и насыщенность (Heggelund, 1974). Его можно обо-

значить как механизм ахроматического зрения. В работе Izmailov, Sokolov (1991) методом многомерного шкалирования были проанализированы субъективные оценки надпороговых различий между попарно предъявляемыми ахроматическими стимулами, каждый из которых представлял собой диск, окруженный кольцом (табл. 1).

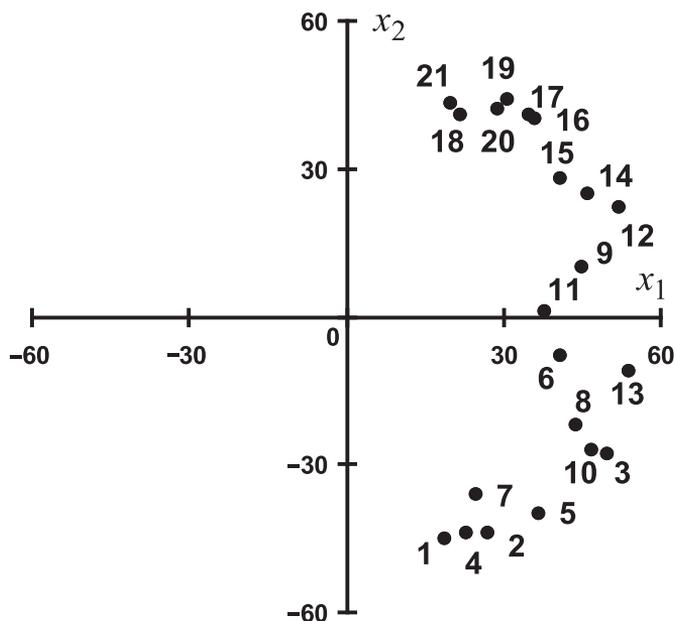


Рис. 1. Сферическая модель ахроматического зрения человека (Izmailov, Sokolov, 1991)

Положение точек-стимулов, сформированных соотношением яркостей диска и окружающего кольца (табл. 2), в двумерном евклидовом пространстве получено на основе анализа методом многомерного шкалирования оценок попарных различий между яркостью дисков. Видно, что точки располагаются на полуокружности в соответствии с воспринимаемой яркостью центрального диска. Внизу графика расположены стимулы с минимальной яркостью диска и максимальной яркостью окружающего кольца, что создает ощущение черного цвета. В середине графика располагаются стимулы, которые имеют близкие значения яркости диска и кольца. В такой ситуации диск воспринимается как светло-серая поверхность. По мере увеличения яркости диска относительно яркости окружающего кольца положение точки-стимула монотонно смещается в верхнюю часть графика, что соответствует увеличению светлоты диска.

По результатам анализа была получена геометрическая модель различения яркости в виде окружности в двумерном евклидовом пространстве x_1x_2 (рис. 1). Точки-стимулы, меняющие свою яркость от черного (темный диск,

Таблица 1

Фотометрические характеристики стимулов, представленных на рис. 1

Номер стимула	Яркость теста Lt (кд/м ²)	Яркость фона Lb (кд/м ²)	Lt/Lb
1	0,2	100	0,002
2	0,2	10	0,02
3	0,2	1	0,2
4	1	100	0,01
5	1	10	0,1
6	1	1	1
7	2	100	0,02
8	2	10	0,2
9	2	1	2
10	10	100	0,1
11	10	10	1
12	10	1	10
13	20	100	0,2
14	20	10	2
15	20	1	20
16	100	100	1
17	100	10	10
18	100	1	100
19	200	100	2
20	200	10	20
21	200	1	200

окруженный ярким кольцом) до серого (диск и кольцо одинаковой яркости) и далее до очень светлого (яркий диск, окруженный темным кольцом), предполагаются на этой окружности в строгом соответствии с субъективно воспринимаемой светлотой диска, которая определяется отношением яркостей диска и окружающего его кольца. Субъективно воспринимаемая яркость стимула характеризуется в модели значением сферической координаты соответствующей ему точки на окружности. Декартовы координаты точек-стимулов в двумерном пространстве модели интерпретировались в работе как вклады в различение яркостей двух каналов нейронной сети ахроматического зрения человека. Один канал в этой сети (ось x_1) увеличивал свою

активацию при возрастании яркости стимула, а другой канал (ось x_2) увеличивал свою активацию при убывании яркости. Эти результаты соответствуют сферической модели искусственных органов чувств, предложенной в работе Фомина с соавторами (1979) и описывающей различие яркостей в виде однопараметрической функции от двух переменных, связанных между собой уравнением двумерной сферы (см. ниже уравнение (1)). Однако при наличии принципиального сходства между пространственными моделями, предложенными в работах Фомина с соавторами (1979) и Izmailov, Sokolov (1991), обнаружилось расхождение в их метрических характеристиках. Так, в модели Фомина с соавторами (1979) различие между точками-стимулами измеряется длиной малой дуги окружности, а в работах Измайлова с соавторами (1998а, б; 1989) и Izmailov, Sokolov (1991) показано, что воспринимаемым различиям точнее соответствует евклидова метрика, то есть длины хорд, а не дуг. В этом случае модель различения яркости характеризуется следующей системой уравнений:

$$X_{i1}^2 + X_{i2}^2 = R_i^2, \quad (1)$$

$$D_{ij}^2 = \sum_{k=1}^2 (X_{ki} - X_{kj})^2. \quad (2)$$

Соотношение между угловым расстоянием и евклидовым различием выражается формулой: $d_{ij} = 2R \sin \alpha/2$, где d_{ij} — различие между стимулами i и j ; R — радиус сферы; α — угол между точками i и j на поверхности сферы.

Уравнение (1) фиксирует пространственные свойства модели, то есть представление стимулов как точек окружности в плоскости x_1x_2 . Уравнение (2) выражает метрику модели, согласно которой воспринимаемое различие между стимулами измеряется как евклидово расстояние между точками, представляющими эти стимулы на окружности. В соответствии с моделью психофизическая функция, связывающая воспринимаемую яркость (светлоту) φ и фотометрическую яркость стимула α , имеет следующий вид:

$$\varphi_i = a \ln \alpha_i + b, \quad (3)$$

где значения φ представлены значениями сферической координаты соответствующих точек-стимулов в пространстве модели.

2.3. Гипотеза, задачи и объект исследования

В настоящем разделе приводятся данные по нейрофизиологической проверке сферической модели цветоразличения в опытах на травяной лягушке *Rana temporaria*, проведенных методом объективной колориметрии (Бонгард, 1955; Зимачев и др., 1986; 1991). Метод основан на регистрации суммарной электрической активности глаза (электроретинограммы, ЭРГ)

на мгновенную замену одного цветового стимула другим. Выделение вклада цветовых каналов в ЭРГ базируется на предположении о том, что величина суммарной активности глаза, регистрируемой на смену цветов, отражает степень «субъективного» — для глаза животного — различия между этими цветами. Это означает, что чем меньше (больше) это различие, тем меньше (больше) величина ЭРГ, которая убывает вплоть до полного исчезновения при воспринимаемом тождестве (цветовом равенстве) стимулов. Результаты опытов, проводимых по методике «ЭРГ — колориметрии», можно представить в виде матриц цветовых различий, элементами которых будут амплитуды ЭРГ на смену цветов. Обработав эти матрицы с помощью методов многомерного шкалирования, можно построить пространство цветоразличения животного. На основании приведенных выше данных (п. 2.1–2.2) мы сформулировали и в данном исследовании экспериментально проверяли гипотезу о том, что пространство цветоразличения лягушки, восстанавливаемое по данным ЭРГ, будет сферическим, а анализ структуры такого пространства позволит выявить нейронную структуру и принципы работы «анализатора цвета» животного.

Имеющиеся к настоящему времени исследования свидетельствуют о принципиальном сходстве цветового зрения у низших (рыбы, амфибии) и высших (обезьяна, человек) позвоночных животных. Методами микроспектрофотометрии и электрофизиологии получены данные о трихроматичности фоторецепторного аппарата у бесхвостых амфибий. Так, в сетчатке травяной лягушки обнаружено три типа рецепторов, содержащих пигменты с максимумами чувствительности на 432 нм («зеленые палочки»), 502 нм («розовые палочки») и 575 нм (колбочки) (Кондрашев, Гнубкин, 1978). В поведенческих опытах на амфибиях выявлена цветовая константность, являющаяся необходимым условием восприятия (распознавания) окраски объектов (Максимова и др., 1978). Множество данных свидетельствует о наличии сезонных колебаний в поведении амфибий (Орлов, 1978). В этой связи принято выделять три основных периода: *период зимней спячки* (ноябрь — март), *брачный период* (апрель — май) и *охотничий период* (июнь — октябрь). Каждый из трех сезонов характеризуется своим ведущим (доминирующим) репертуаром поведенческих реакций животных (пищевых, оборонительных, половых, ориентировочно-исследовательских) и, возможно, сопровождается перестройкой в работе сенсорных систем, «обслуживающих» поведение.

У амфибий хорошо развита система ретино-текстальных зрительных проекций, что обуславливает сложный характер обработки цветового сигнала уже на уровне нейронов сетчатки. В этой ситуации сетчатка этих животных может служить моделью для изучения принципов кодирования цвета, реализуемых у приматов центральными отделами зрительного анализатора.

Основными задачами экспериментальной части данной работы были: 1) регистрация ЭРГ-реакций глаза лягушки на мгновенную смену цветовых стимулов разной яркости; 2) анализ амплитуд ЭРГ методом многомерного шкалирования и построение геометрических моделей ахроматического и хроматического зрения лягушки в разные периоды ее сезонной активности; 3) интерпретация модели в терминах нейронных механизмов сетчатки. Конечная цель исследования заключается в получении данных для сравнительного анализа механизмов ахроматического зрения у низших и высших позвоночных животных и выявления общих нейробиологических принципов функционирования их зрительной системы.

Раздел 2. Электроретинографическое исследование ахроматического зрения лягушки: двумерная сферическая модель различения яркостей

1. Методы проведения экспериментов и представления данных в виде геометрической модели с использованием методов многомерного шкалирования

1.1. Животные

Опыты проводились в условиях темновой адаптации при комнатной температуре 18–20°C на 36 взрослых особях травяной лягушки *Rana temporaria*, обездвиженных инъекцией 0,2% раствора диплацина или дитилина (0,1 мг/кг). Животное располагалось в ванночке на восковой площадке и накрывалось периодически смачиваемой марлевой тканью. По окончании опытов (3–5 ч) животное возвращали в аквариумный вольер. Каждое животное участвовало в разных сериях опытов, и только одна лягушка выдержала все четыре серии.

С учетом данных о сезонных колебаниях в поведении амфибий мы поделили группу экспериментальных лягушек на две подгруппы, условно обозначенные нами как подгруппа «весенних лягушек» и подгруппа «летних лягушек». В первую подгруппу (весенних лягушек) были включены особи, опыты на которых были проведены в апреле — мае (брачный период), и во вторую (летних лягушек) — особи, использовавшиеся в опытах в июне — октябре (охотничий период). В результате анализа экспериментальных данных оказалось, что результаты опытов на «летних» лягушках практически не отличаются от результатов опытов на «зимних» (ноябрь — март) особях. Это послужило основанием для включения последних во вторую подгруппу. Все данные настоящего исследования, касающиеся ахроматического зрения (раздел 2), получены на особях из «летней» группы, а данные по различению цветов (раздел 3) рассматриваются отдельно для каждой из двух вышеобозначенных подгрупп.

1.2. Экспериментальная процедура: стимуляция, регистрация ЭРГ на смену цветов и обработка получаемых данных методом многомерного шкалирования

1.2.1. Фотостимулятор и стимулы

Стимулами служили гомогенные монохромные световые вспышки экрана высококачественного монитора компьютера длительностью 3 с каждая (табл. 2).

Таблица 2

Значения фотометрической яркости монохромных стимулов, использованных в опытах для стимуляции сетчатки лягушки

Значения яркости свыше 1 кд/м² измерялись яркомером с точностью до 0,5 кд/м², значения меньше единицы вычислялись по номограмме

Номер стимула	Яркость стимулов, кд/м ²			
	Красный	Зеленый	Синий	Белый
1	12,5	50,0	7,0	71,0
2	9,5	37,0	6,0	54,0
3	7,5	30,0	5,0	45,0
4	5,5	24,0	4,0	35,0
5	3,5	15,0	3,0	23,0
6	2,5	11,0	2,0	14,0
7	1,0	6,0	1,0	9,0
8	0,5	2,0	0,8	4,0
9	0,15	1,0	0,4	1,0
10	0,05	0,5	0,1	0,5

Яркость стимулов варьировалась в диапазоне от 0,1 кд/м² до 75 кд/м². Яркость стимулов 1 кд/м² и выше измерялась яркомером-колориметром с ошибкой +5%. Яркость более слабых стимулов определялась по специально составляемой номограмме, устанавливающей связь между яркостью каждого из трех люминофоров монитора компьютера, на котором предъявлялись стимулы, и соответствующим компьютерным кодом. Опыты состояли из четырех серий, которые отличались по спектральному составу используемых монохромных стимулов (синего, зеленого, красного и белого цвета). В каждой серии использовалось десять стимулов одного и того же цвета, но разной яркости (табл. 2). Предъявление стимулов производилось в виде последовательности из трех вспышек, мгновенно и в фиксированной последовательности сменяющих одна другую (триад): фон (темнота) — первый стимул (3 с) — второй стимул (3 с) — снова первый стимул (3 с) — и снова фон (темнота). Такая триадная стимуляция позволяла получать реакции

ЭРГ как на прямые (первый стимул заменяется вторым), так и обратные (второй стимул заменяется первым) смены стимулов в паре. Триады составлялись в квазислучайном порядке из 10 стимулов, используемых в данной серии. Длительность одной триады составляла 9 с, а темнового интервала между триадами — от 2 до 4 мин. Последняя определялась экспериментально в специальной предварительной серии опытов как минимальная длительность темнового промежутка между триадами, обеспечивающая восстановление темнового уровня адаптации глаза лягушки (по ЭРГ) в режиме многократного предъявления триад максимальных яркостей. Временная диаграмма предъявления стимулов и записи ЭРГ приводится на рис. 2.

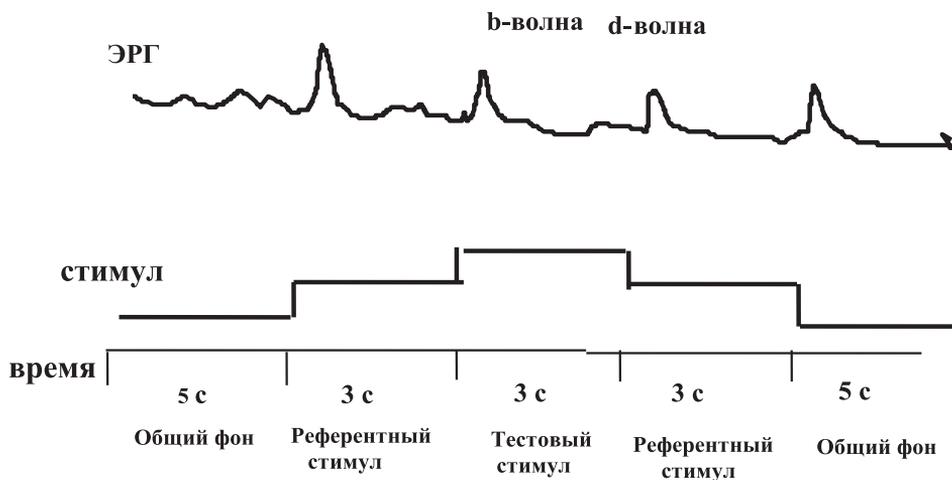


Рис. 2. Методика регистрации ЭРГ лягушки на смену стимулов разной яркости: временная диаграмма предъявления стимулов и регистрации ЭРГ в ответ на мгновенную смену стимулов

Общий фон соответствует нулевой яркости (монитор погашен). На этом фоне подается референтный стимул некоторой яркости, который через 3 с мгновенно сменяется тестовым стимулом, имеющим другую яркость. Тестовый стимул длится также 3 с и затем сменяется вновь на референтный. Через 3 с референтный вновь меняется на общий фон. При этом ЭРГ регистрируется последовательно на включение референтного стимула, на смену референтного стимула тестовым и на обратную смену, на выключение референтного стимула.

1.2.2. Регистрирующая аппаратура и электроды

ЭРГ записывалось монополярно с поверхности роговицы глаза кольцевым платиновым электродом. Референтный электрод устанавливался на коже головы позади глаза. Электрический потенциал с электрода поступал на предварительный усилитель, затем на осциллограф CI-103 и далее на аналого-цифровой преобразователь компьютера. ЭРГ оцифровывалась

с частотой 250 Гц. Синхронизация предъявления стимулов и регистрации ЭРГ производилась в системе «Conan» (Кулаичев, 2002).

1.2.3. Обработка данных методом многомерного шкалирования

Первичный анализ данных (отбраковка артефактов, фильтрация и усреднение записей) производился в системе «Conan». Дальнейший анализ данных производился с помощью методов метрического метода многомерного шкалирования (МШ) (Измайлов и др., 1989; Терехина, 1985; Шепард, 1981) с использованием статистических пакетов Statistica-5 и Stadia (Кулаичев, 2002).

1.2.3.1. Построение матрицы цветовых различий по данным регистрации ЭРГ на смену цветов

Для МШ существенным является организация исходного экспериментального материала в виде так называемых матриц различий (сходств). Элементом матрицы d_{ij} является некоторая мера различия между парой стимулов i и j (или обратная ей величина s_{ij} — мера сходства). В нашей работе использовались матрицы различий, элементами которых служили величины межстимульных цветовых различий. Значение каждого межстимульного цветового различия вычислялось как величина амплитуды ЭРГ, регистрируемой в момент мгновенной смены в триаде первого цвета на второй. Реакции ЭРГ на включение первого стимула в триаде использовались для оценки постоянства условий темновой адаптации глаза животного в ходе эксперимента. Таким образом, для построения матриц цветовых различий использовались реакции (потенциалы различения) на прямые замены. Амплитуда ЭРГ-реакции, зарегистрированной в момент мгновенной смены первого цвета на второй, соответствует, по нашему предположению, величине субъективного различия между этими стимулами для глаза животного. В общем случае реакции (потенциалы различения) на прямые и обратные замены могут различаться. Тогда соответствующие им матрицы различий могут обрабатываться и анализироваться отдельно (Измайлов и др., 1989). Для контроля чистоты (корректности) процедуры мгновенной смены цветов использовали смены двух полностью идентичных (по цвету, интенсивности, длительности, размерам) стимулов. Проверялось необходимое условие корректности метода замен, заключающееся в том, что ЭРГ на смену идентичных цветов должна отсутствовать. Результаты измерений заносились в индивидуальные (для каждого животного отдельно) треугольные «матрицы цветовых различий» с размерностью $\frac{n(n-1)}{2}$, где n — это число экспериментальных цветовых стимулов. На основе индивидуальных матриц составлялась усредненная матрица различий. Последняя обрабатывалась затем методом метрического многомерного шкалирования.

1.2.3.2. Построение матрицы цветовых различий по данным регистрации ЭРГ на смену цветов

Методы многомерного шкалирования (МШ) активно используются в психологии и, в частности, при изучении перцептивных процессов (Измайлов, 1980; Терехина, 1986; Измайлов и др., 1989). При этом МШ базируется на ряде предположений о структуре перцептивных процессов различения объектов-стимулов, где основным является следующее: различение стимулов-объектов определяется суммарной оценкой различий по небольшому (ограниченному) набору признаков, которые явно или неявно учитываются системой отображения при вынесении оценок о различии или сходстве стимулов (Дэйвисон, 1988; Терехина, 1986). Соответственно этому положению формулируется и основная задача многомерного шкалирования: выявление минимального числа признаков, детерминирующих процесс различения стимулов перцептивной системой, и вычисление значений этих признаков для каждого стимула.

В работе мы пользовались методом метрического многомерного шкалирования — методом Торгерсона (Torgerson, 1952, 1958; для обзора см.: Дэйвисон, 1988; Терехина, 1986). В модели Торгерсона предполагается, что оценки различий равны расстояниям в многомерном евклидовом пространстве. При определении базисной размерности пространства, получаемого методом МШ, принято руководствоваться следующими критериями: интерпретируемостью пространства, соответствием конфигурации точек исходным данным и воспроизводимостью (устойчивостью) структуры пространства.

Большую роль в решении вопроса о размерности играет анализ собственных значений (характеристических корней), каждое из которых связано с одной координатной осью и представляет собой сумму квадратов шкальных значений стимулов по этой оси:

$$\lambda_k = \sum_i \widehat{x}_{ik}^2,$$

где λ_k — k -е собственное значение; \widehat{x}_{ik} — оцененное шкальное значение стимула i по оси k . Для определения размерности анализируют график зависимости собственных значений от размерности пространства. Если экспериментальные данные соответствуют модели Торгерсона, то график должен сгладиться на $(k + 1)$ координатах. Это означает, что на графике должен быть изгиб на координате, превышающей верное значение размерности k на единицу (Дэйвисон, 1988).

Реальные данные обычно не соответствуют точно (из-за ошибок измерения) модели, в силу чего бывает трудно определить изгиб на графике. В этом случае надо рассматривать критерий интерпретируемости. Интерпретация пространства осуществляется на основе анализа характера

распределения точек-стимулов относительно координатных осей модели. Именно такой анализ позволяет установить соответствие базисных осей тем или иным признакам стимулов, которые — в явном или неявном виде — используются перцептивной системой в процессе их различения. Таким образом, содержательная интерпретация пространства существенным образом зависит от конфигурации точек-стимулов. Эта конфигурация определяется соответствующей матрицей координат X — решением основной задачи МШ, получаемой здесь методом Торгерсона. Однако это решение не единственно, так как любое ортогональное преобразование матрицы X также является решением (Дэйвисон, 1988). Ортогональное преобразование соответствует вращению системы координат — ортогональному повороту, сохраняющему углы между парами координатных осей и евклидово расстояние между парами точек. Всё это позволяет использовать для нахождения интерпретируемого решения процедуры «смещения» и «вращения» системы координат евклидова пространства. При этом, как уже отмечалось, евклидовы расстояния между точками, соответствующие исходным различиям, не изменяются, так как они инварианты относительно этих операций. Для поиска интерпретируемой конфигурации точек-стимулов в пространстве геометрической модели мы использовали операции «смещения» и «вращения», которые реализовывались с помощью специальных компьютерных программ «Центр» и «Вращение» (автор А. В. Варганов, факультет психологии МГУ имени М. В. Ломоносова).

Еще одним критерием размерности является значение коэффициента линейной корреляции (КЛК) расстояний между точками-стимулами в модели с одной стороны и соответствующими им оценками различий в матрице данных с другой. В этом случае анализируется график зависимости величины КЛК от числа используемых координатных осей (базисной размерности пространства). Если данные соответствуют модели МШ, то график должен сгладиться на $(k + 1)$ координатах, где k — искомое значение размерности базиса.

Конечной целью МШ является построение геометрической модели исследуемого перцептивного пространства, которая обладает следующими важными свойствами: 1) стимулы представлены в пространстве модели точками; 2) число осей (размерность) перцептивного пространства соответствует числу базисных признаков, используемых системой в процессе различения стимулов; 3) отдельные шкальные значения (= координаты) точек-стимулов в модели характеризуют вклад соответствующих им признаков в оценку различий (сходств) между стимулами; 4) величины расстояний между точками-стимулами в пространстве модели соответствуют (в смысле некоторого критерия, см. ниже) величинам оценок межстимульных различий, генерируемых реально функционирующей перцептивной системой. Формально (в общем виде) эта основная задача МШ формулируется сле-

дующим образом: по исходной, получаемой в эксперименте симметричной матрице ($n \times n$) различий между n -стимулами (или треугольной матрице, несимметричной относительно главной диагонали) построить геометрическую модель перцептивного пространства стимулов, то есть определить размерность пространства и координаты точек-стимулов в нём так, чтобы матрица расстояний, вычисленных между этими точками на основании некоторой модели расстояния, была бы в смысле некоторого критерия (метрики) максимально близка к исходной матрице различий (Дэйвисон, 1988).

2. Результаты экспериментального исследования и моделирования ахроматического зрения лягушки

2.1. Геометрическая модель ахроматического зрения лягушки имеет вид двумерной сферы и соответствует модели ахроматического зрения человека

В результате предъявления вспышек света триадами для каждой пары стимулов получены ЭРГ-реакции как при смене первого стимула на второй, так и при обратной смене второго стимула на первый (рис. 3).

В связи с большим объемом данных ниже рассматриваются только результаты, полученные по b -волне электроретинограммы (ЭРГ), регистрируемой при заменах стимула фиксированной яркости на стимулы большей яркости. Четыре матрицы пиковых значений амплитуд b -волны, представляющих попарные различия между стимулами для трех монохромных групп и группы ахроматических стимулов, приведены в табл. 3 и 4.

В результате анализа для каждой из четырех групп стимулов была построена геометрическая модель, в которой десять монохромных или

Таблица 3

Амплитуды b -волны ЭРГ, полученные в ответ на мгновенную смену монохромных стимулов зеленого (нижний левый относительно диагонали треугольник) и белого (верхний правый относительно диагонали треугольник) цветов

Стимулы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0	9	14	17	23	28	33	38	39	48
2	12	0	5	13	20	25	30	36	38	43
3	17	7	0	7	15	24	28	35	36	43
4	26	15	9	0	10	19	23	33	34	43
5	32	30	21	16	0	13	17	30	32	41
6	37	32	30	22	11	0	10	21	23	38
7	44	40	37	30	22	10	0	18	20	33
8	50	42	40	35	25	20	13	0	12	20
9	55	52	50	47	41	40	35	19	0	21
10	66	62	60	58	54	46	38	29	21	0

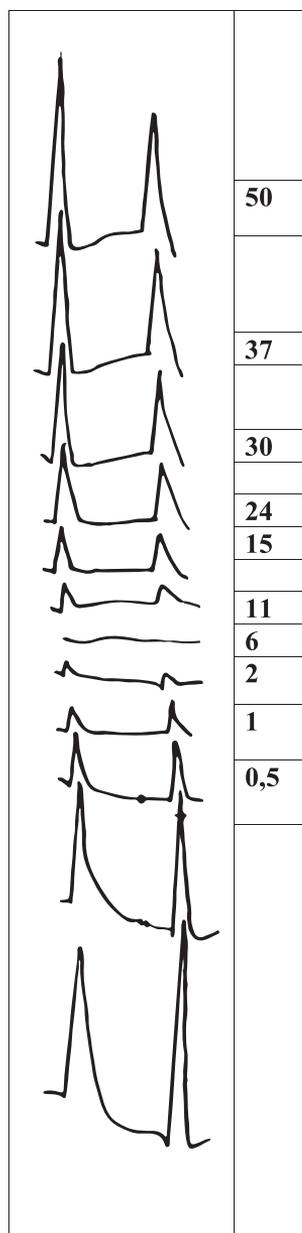


Рис. 3. Методика регистрации ЭРГ лягушки на смену стимулов разной яркости: пример серии записей ЭРГ лягушки в ответ на смену монохромных стимулов разной яркости (средняя часть графика на рис. 2)

Справа от каждой записи показана яркость тестового стимула в кд/м^2 . В середине столбца приводится запись ЭРГ на смену равных по интенсивности тестового и референтного стимулов. Вверх от этой записи идут данные, когда интенсивность тестового стимула монотонно увеличивается по отношению к интенсивности референтного стимула, а вниз — при обратном изменении интенсивностей. Для анализа использовались только данные, получаемые при смене менее яркого стимула на более яркий (*b*-волны ЭРГ)

ахроматических стимулов были представлены точками в евклидовом пространстве так, чтобы все межточечные евклидовы расстояния были прямо пропорциональны амплитудам *b*-волн ЭРГ. Качество этого решения (*goodness of fit*) оценивалось по коэффициенту корреляции Пирсона и индексу «стресса». Коэффициент корреляции характеризует степень сходства межточечных расстояний в полученном пространстве с исходными мерами межстимульных различий в экспериментальной матрице ЭРГ-реакций,

Таблица 4

Амплитуды *b*-волны ЭРГ, полученные в ответ на мгновенную смену монохромных стимулов синего (нижний левый относительно диагонали треугольник) и красного (верхний правый относительно диагонали треугольник) цветов

Стимулы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0	3	4	6	8	16	17	28	35	41
2	5	0	2	4	8	10	15	25	27	38
3	8	3	0	1	6	10	15	24	27	37
4	11	7	6	0	6	7	11	24	25	35
5	14	12	11	5	0	2	8	18	24	35
6	17	15	13	12	9	0	5	13	26	33
7	25	23	22	18	15	8	0	8	26	32
8	27	26	25	24	23	15	8	0	12	24
9	38	32	30	26	25	21	15	11	0	16
10	54	53	52	50	46	41	37	30	18	0

а индекс «стресса» — различия между ними (Шепард, 1981; Измайлов и др., 1989; Терехина, 1985). Значения этих показателей приведены в табл. 5.

Таблица 5

Показатели, характеризующие сферическую модель различения яркости, построенную на основе субъективных оценок испытуемых (К.Н. и I.P.) и амплитуд *b*-волны электроретинограммы лягушки

Последний столбец представляет результаты анализа матрицы различий, вычисленных на основе нелинейной характеристики гипотетического одномерного механизма с включением случайного шума (подр. см. текст)

Показатели сферичности пространства	Оценки различий		Данные ЭРГ лягушки				Одномерный нелинейный канал
	К.Н.	I.P.	Белый	Синий	Зеленый	Красный	
Коэффициент корреляции	0,973	0,978	0,99	0,97	0,97	0,99	0,97
Стресс	0,06	0,07	0,026	0,023	0,057	0,063	0,061
Средний радиус	36,6	50,2	1,20	1,28	1,10	1,20	0,93
Стандартное отклонение	3,5	5,0	0,042	0,084	0,069	0,12	0,36
Коэффициент вариации, %	9,6	10,0	3,5	6,5	6,3	9,8	38,6

Сравнение этих показателей свидетельствует о том, что для всех четырех групп данных оптимальное соответствие получается в том случае, если точки, представляющие стимулы разной яркости, располагаются в двумерном евклидовом пространстве.

Существенная особенность полученных конфигураций состоит в том, что точки в каждой из четырех групп стимулов образуют на евклидовой плоскости гладкую кривую, которая является частью окружности. Чтобы доказать этот факт, необходимо и достаточно показать, что для полученной конфигурации может быть найден геометрический центр. Теоретически центр окружности должен быть равноудален от всех стимульных точек. Поскольку экспериментальные данные содержат случайные ошибки, то эти расстояния (радиусы-векторы) будут случайно варьировать, поэтому центр окружности определяется так, чтобы найти точку, для которой дисперсия радиусов будет минимальна. Для решения этой задачи использовалась стандартная итерационная процедура, минимизирующая дисперсию радиальных расстояний путем подбора координат точки центра. Разброс радиальных расстояний всех цветовых точек (или толщина сферического слоя) оценивался по коэффициенту вариации, который вычислялся как отношение стандартного отклонения радиусов к среднему радиусу. Качество сферичности пространства оценивалось в терминах коэффициента вариации для радиальных расстояний. Решение считалось хорошим, если коэффициент вариации, который интерпретируется как влияние случайных факторов в опыте, находился в пределах 10% от величины среднего радиуса. Вычисленные для четырех групп данных показатели сферичности приводятся в табл. 5. Для сравнения в графе «Оценки различий» приводятся аналогичные данные, полученные в экспериментах на человеке. Поскольку коэффициент вариации характеризует величину экспериментального шума, можно сделать вывод, что данные ЭРГ лягушки по точности вполне сопоставимы с данными субъективных оценок человека. Приведенные в табл. 5 критерии, по которым оценивались размерность и сферичность полученного пространства, дают информацию только о формальном соответствии между моделью и исходными данными. Решающее значение имеет содержательная интерпретация построенной модели в терминах функционирования зрительной системы (Шепард, 1981; Измайлов и др., 1989). Для обсуждения этого вопроса обратимся к рисункам, на которых представлены пространства ахроматического зрения лягушки.

На рис. 4 приведены четыре графика, характеризующих положение стимулов (монохромных — красного, зеленого, синего и белого цвета) разной яркости в ахроматическом пространстве, полученном по данным анализа методом МШ матриц со значениями b -волны ЭРГ

Прежде всего, мы видим, что полученные конфигурации точек-стимулов полностью идентичны по форме, они образуют на плоскости однотип-

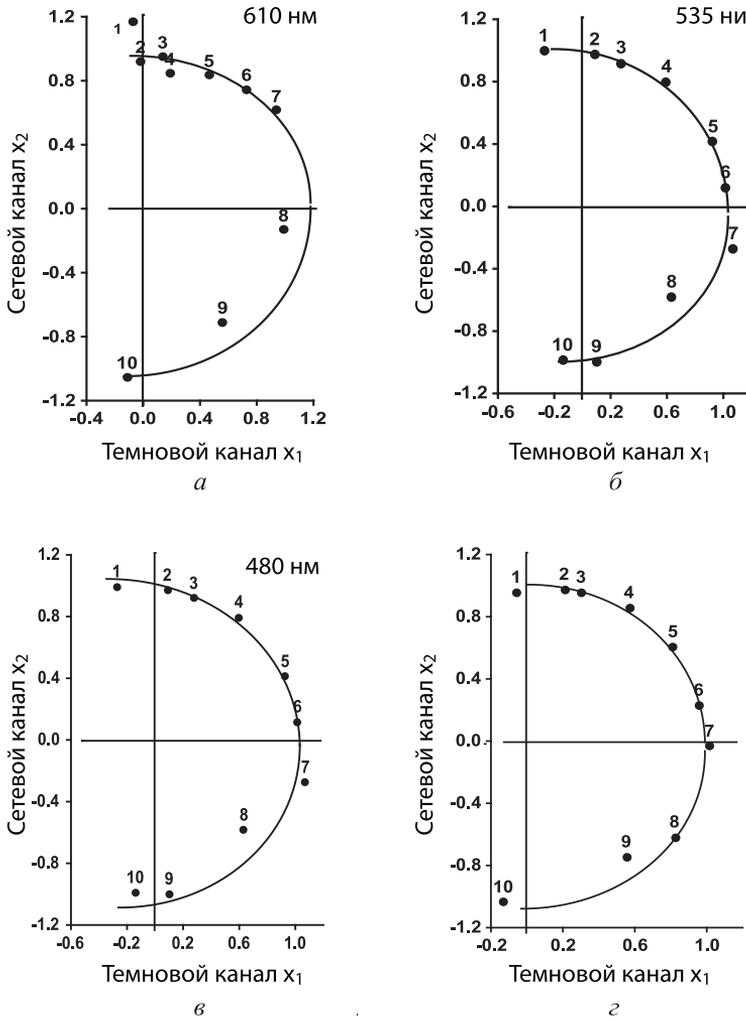


Рис. 4. Графики пространственного расположения 10 точек-стимулов, полученного на основе анализа методом многомерного шкалирования матриц амплитуд b -волны ЭРГ лягушки
 ЭРГ регистрировалась в ответ на мгновенную смену стимулов разной интенсивности: *a* — стимулы красного, *б* — зеленого, *в* — синего и *г* — белого цветов

ную и строгую круговую последовательность от минимального по яркости стимула до максимального. Это означает, что все четыре графика топологически идентичны.

Сравнение графиков на рис. 4 с аналогичным графиком, представляющим различие яркостей зрительной системой человека (рис. 1), также показывает их полное топологическое соответствие. Сферическая координата точки-стимула на графиках рис. 4, измеренная как угол между

отрицательным направлением оси x_2 и радиусом-вектором точки, представляет реакцию глаза лягушки, которая монотонно изменяется в ответ на увеличение яркости стимула аналогично тому, как меняется воспринимаемая яркость при таком же изменении стимула в сферической модели ахроматического зрения человека. На рис. 5 показаны психофизические функции яркости для лягушки и человека, выведенные из сферической модели по данным, приведенным на рис. 1 и 4.

На рис. 5, *a* сравниваются данные человека и лягушки, полученные для стимулов белого цвета, а на рис. 4, *б* — данные лягушки, полученные для разных монохромных стимулов (излучений трех люминофоров монитора). Данные рис. 5, *a* показывают, что в диапазоне до 15 кд/м^2 восприятие яркости у лягушки хорошо согласуется с восприятием человека и с логарифмическим законом Фехнера (см. выше уравнение (3)). В этом диапазоне обе функции линейны и параллельны. Некоторую нелинейность психофизической функции у лягушки на более высоком уровне яркости можно интерпретировать как переход в зону крайней интенсивности насыщения стимуляции, которая у лягушки начинается от 20 кд/м^2 . Подтверждение этому можно увидеть на рис. 5, *б*. Такая же точно нелинейность после яркости 15 кд/м^2 наблюдается и для зеленого стимула. В то же время для синего и красного стимулов, максимальная яркость которых не превышает 12 кд/м^2 , графики имеют линейную форму. Чтобы продемонстрировать идентичность двух последних графиков, график для красного цвета совмещен с графиком для синего цвета путем изменения основания логарифма (верхняя ось абсцисс на рис. 5, *б*).

Однако полученные данные говорят не только о топологическом, но и о метрическом соответствии сферических моделей человека и лягушки. Поскольку полученные методом многомерного шкалирования сферические решения для разных групп стимулов являются произвольными по отношению к повороту вокруг центра сферы, остается вопрос о возможности совмещения этих данных в единую метрическую модель различения яркости. Положительный ответ на этот вопрос может служить основанием для вывода, что полученные данные представляют одну и ту же сферическую модель и, соответственно, одну и ту же нейронную сеть различения стимулов. Графики на рис. 5 позволяют решить проблему, связанную с объединением данных, полученных в разных опытах и представленных на рис. 1 и 4, в единую сферическую модель. Для этого достаточно выбрать одну из сферических моделей, представленных на рис. 1 и 3, как референт, а угол поворота любой другой (подравниваемой) конфигурации определить по разности ординат между начальной точкой референтного графика и соответствующей точкой подравниваемого графика. Например, возьмем в качестве референтной модели данные рис. 4, *б*, полученные для яркости красного монохромного стимула, а в качестве подравниваемой

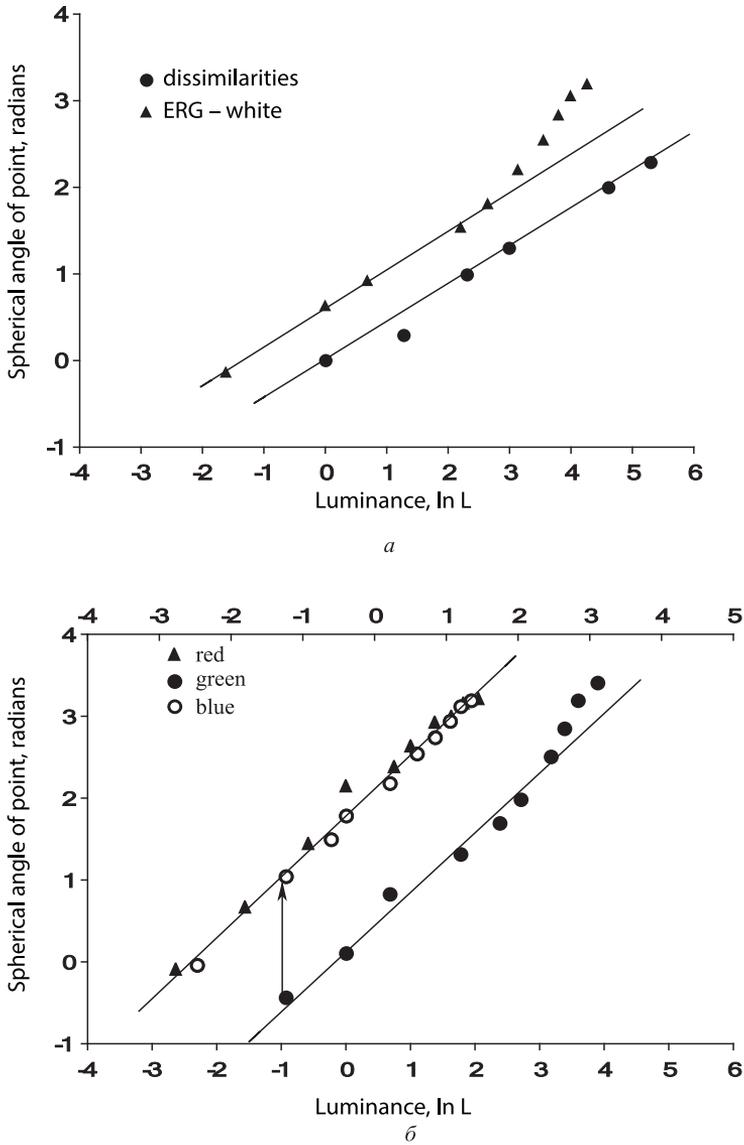


Рис. 5. Психофизические функции яркости, выведенные из сферической модели различения яркости, представленной на рис. 1 и 3

По оси абсцисс отложена яркость стимулов в логарифмической шкале, а по оси ординат — сферическая координата точки-стимула, измеренная как угол между отрицательным направлением оси x^2 и радиусом-вектором точки; *a* — сравнение данных человека и лягушки, полученных для стимулов белого цвета — широкополосных излучений. *б* — сравнение данных лягушки, полученных для монохромных стимулов разного цвета — излучений трех люминофоров монитора. Нижняя ось абсцисс представляет графики для синего и зеленого люминофоров, а верхняя ось абсцисс — для красного люминофора

к ней модели — данные рис. 4, *в*, полученные для яркости зеленого стимула. На рис. 5, *б* вертикальная стрелка показывает направление и величину сдвига по ординате, которые дают необходимые направление и угол поворота круговой траектории точек на рис. 4 *в* (тестовой) относительно траектории точек на рис. 4, *б* (референтной). Аналогичным образом можно решать эту задачу для экспериментальных данных по различению яркостей, полученных для разных стимулов и подопытных животных. Таким образом, мы обнаруживаем принципиальную идентичность сферической модели различения яркостных стимулов у человека и у лягушки. Это позволяет рассматривать сетчатку лягушки в терминах светового и темнового каналов двумерного ахроматического зрения, используемых для описания зрительной системы высших позвоночных и человека.

2.2. Природа двумерности ахроматического зрения лягушки: анализ и гипотезы

Необходимость двумерного решения для описания данных различения яркости зрительной системой человека обосновывается в работах (Heggelund, 1974; Izmailov, Sokolov, 1991; Измайлов, 1981) двухканальным механизмом ахроматического зрения человека, основу которого составляют ON- и OFF-клетки сетчатки и наружного колленчатого тела и Br- и Да-нейронов стриарной коры (Yung, 1973). Если предположить, что, во-первых, эти два типа клеток реципрокно связаны тормозными синапсами так, что увеличение активности клеток первого типа ведет к одновременному понижению активности клеток другого типа и наоборот, и, во-вторых, при этом общая величина активности двух типов клеток остается постоянной (Фомин и др., 1979; Измайлов и др., 1998 б), то формально такая реципрокность может быть описана однопараметрической кривой в двумерной ортогональной системе, которая представлена траекторией точек-стимулов в сферической модели на рис. 4.

У высших позвоночных такое соотношение для ON- и OFF-клеток зрительной коры кошки можно найти в работе Poggio (1969). В работе Измайлова с соавторами (1998а) показано, что амплитуда ранних компонентов вызванного потенциала различения (ВПР), зарегистрированного в затылочных отведениях у человека в ответ на большие яркостные различия для ахроматических стимулов, хорошо согласуется в этом смысле с данными Poggio (1969). Вопрос заключается в том, насколько такое соотношение между ON- и OFF-клетками (реципрокность ответов на одинаковое изменение стимула при постоянстве суммарной активности) справедливо для сетчатки лягушки.

Поскольку между сферической и декартовой системами координат имеется взаимно однозначное соответствие, то, с формальной точки зрения, возникает вопрос о том, насколько вообще обоснована независимая содержательная интерпретация декартовых координат точки-стимула как само-

стоятельного блока нейронной сети ахроматического зрения. Не является ли двумерность полученного решения следствием нелинейной характеристики одноканального ахроматического механизма, в частности, его рецепторного звена? Так, кроме известной логарифмической характеристики фоторецепторов (Бызов, 1971) получены данные, что сетчатка лягушки обнаруживает типичную S-образную форму ответа в пороговой зоне изменения яркости стимула (Izmailov et al., 2001). Точно так же криволинейная траектория точек-стимулов в евклидовом пространстве межстимульных различий может быть обусловлена нелинейностью электрической активности пострецепторных афферентных клеток. Когда реакции клетки достигают зоны насыщения, то пропорциональное увеличение интенсивности стимула дает всё меньшее приращение ответа, что обычно выражается логарифмической или степенной функцией.

Однако такое объяснение полученных результатов отвергается линейной формой графиков на рис. 6, показывающей, что логарифмическая нелинейность уже включена в структуру сферической модели.

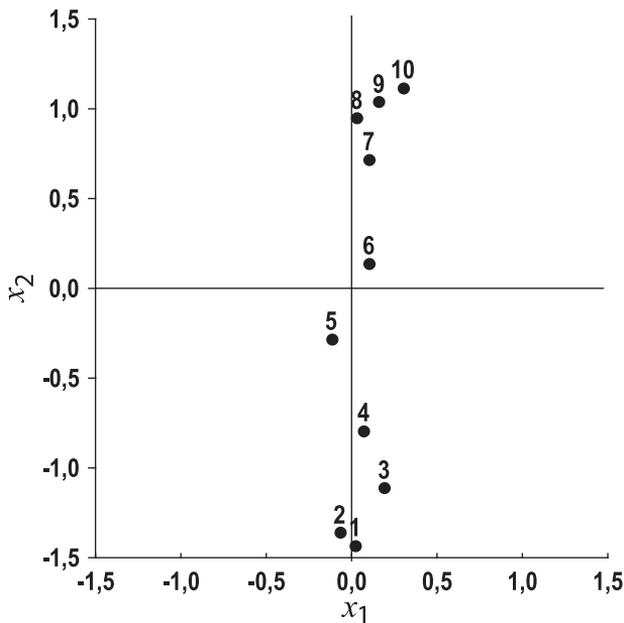


Рис. 6. График пространственного расположения 10 точек-стимулов в двумерном сферическом пространстве

График получен на основе анализа методом многомерного шкалирования матрицы различий, вычисленных как попарные разности значений функции вероятности обнаружения b -волны ЭРГ лягушки, зарегистрированной в ответ на мгновенную смену стимулов в области порогового

различения яркости (Izmailov et al., 2002). Матрица дополнительно подвергалась воздействию пятипроцентного квазислучайного шума. Несмотря на формально двумерное решение, положение точек свидетельствует о существенной одномерности исходной структуры стимулов и очевидной связи второго измерения со случайным шумом.

Эта нелинейность характеризует связь между интенсивностью стимула и величиной ответа сетчатки на сам стимул и отражается в расположениях точек-стимулов на криволинейной траектории в пространстве, но не определяет взаимных различий. Формально выражаясь, эта нелинейность сказывается на значениях координат точек-стимулов, но не определяет метрики данного пространства, то есть не определяет кривизну этой траектории.

Проверить это утверждение можно непосредственным образом, вычислив попарные различия для яркостных стимулов как разности значений функции, характеризующей одноканальную нелинейную модель. В качестве такой функции можно взять либо S -образную кривую вероятности обнаружения различия, либо функцию накопленных едва заметных различий ($\Delta L/L$), определяющую логарифмический закон кодирования яркости в зрительной системе. В графе «Одномерный нелинейный канал» табл. 5 приведены результаты такого анализа для S -образной функции, по которой были вычислены попарные различия для 10 значений яркости, охватывающих весь диапазон значений S -образной функции.

Матрица этих разностей была зашумлена 5-процентной случайной ошибкой в соответствии с уровнем зашумленности амплитуд ЭРГ (табл. 5) и затем обработана метрическим методом многомерного шкалирования. Для анализа было взято такое же двумерное решение, как для данных ЭРГ. Из табл. 5 видно, что все характеристики размерности пространства (коэффициент корреляции, стресс) показывают идентичность полученного таким образом решения по сравнению с данными амплитуд ЭРГ. В то же время график полученного решения (рис. 6) показывает, что точки на самом деле располагаются в одномерном пространстве, а второе измерение (ось x_2 на рис. 6) отражает только вклад случайного шума в исходной одномерной матрице различий. Положение точек на этом графике свидетельствует, что в последнем случае никакой сферичности нет, и это подтверждается коэффициентом вариации, по которому определяется сферичность полученного решения, он показывает, что вариативность здесь превышает 40%. Это означает, что полученное для амплитуд ЭРГ двумерное решение не связано с нелинейными характеристиками одного единственного канала зрительной системы.

Дело также не в том, что клетки сетчатки лягушки достигают уровня электрического насыщения. Данные на рис. 4, *a*, *в*, а также на рис. 5, *б*, представляющие диапазон яркостей на порядок меньший, чем данные на рис. 4, *б*, *г*, показывают, что искривление траектории точек-стимулов

в ахроматическом пространстве, которое формально приводит к двумерному решению, возникает и при различении стимулов на самом низком уровне яркостей. В чем же причина круговой траектории стимулов в ахроматическом пространстве?

На всех графиках рис. 4 видно, что для любых трех разных стимулов i , j и k расстояние между двумя стимулами D_{ik} всегда меньше, чем сумма двух остальных расстояний ($D_{ij} + D_{jk}$). Это следствие аналогичных отношений между амплитудами ЭРГ, представляющими различия между соответствующими стимулами в табл. 3 и 4, поскольку пространства на рис. 4 строились так, чтобы межточечные расстояния максимально соответствовали исходным амплитудам. Это значит, что различение яркостей сетчаткой лягушки не отвечает аддитивной метрике, выраженной в общем случае уравнением Минковского. При аддитивной метрике точки, принадлежащие геодезической линии в одномерном пространстве, должны отвечать условию: $D_{ik} = D_{ij} + D_{jk}$. Это равенство может нарушаться случайной ошибкой измерения в ситуации эксперимента, как это было сделано выше, для случая одномерной нелинейной модели, но это не меняет истинной структуры пространства различения. Данные табл. 3 и 4 показывают систематическое нарушение аддитивности. Именно такая систематическая неаддитивность субъективных различий между цветовыми стимулами, показанная в работах MacAdam (1963) и Judd (1967) (цит. по: Измайлов и др., 1989), послужила основанием для построения сферической модели цветового зрения человека (Измайлов и др., 1989; Izmailov, Sokolov, 1991).

Неаддитивность метрики межстимульных различий приводит к расхождению пространственного и метрического решений, что зафиксировано выше в уравнениях (1) и (2). Множество стимулов, меняющихся по некоторой физической переменной, кодируется в зрительной системе множеством точек одномерного континуума, последовательность которых в этом континууме монотонно связана с изменением данной физической переменной. Этот континуум можно рассматривать как геодезическую линию в пространственной модели стимулов. Однако различие между стимулами-точками континуума измеряется не как кратчайшее расстояние на геодезической линии (через интегрирование пороговых различий), а как евклидово расстояние между точками-стимулами в неевклидовом пространстве. Это можно объяснить генетической независимостью нейронных механизмов идентификации и различения яркостных стимулов, как это представлено в уравнениях (1) и (2) сферической модели. Соединение этих механизмов («неевклидового» механизма идентификации интенсивности излучения и евклидового механизма различения) на каком-то этапе эволюции в одну общую систему кодирования яркости приводит к специфической структуре в форме двухканального механизма, который мы обнаруживаем при анализе реакций сетчатки лягушки на различия между стимулами.

Рассмотренные выше данные позволяют говорить о том, что нейронная сеть различения световых излучений по яркости устроена у лягушки и человека по одной и той же принципиальной схеме. В конкретных морфологических и электрофизиологических деталях механизмы ахроматического зрения у лягушки и человека различаются. Но в информационном смысле, по принципиальной схеме устройства и по алгоритму обработки информации, эти механизмы идентичны и полностью взаимозаменяемы.

Раздел 3. Электроретинографическое исследование хроматического зрения лягушки: четырехмерная сферическая модель различения цветов

1. Методы проведения экспериментов и обработки данных

1.1. Животные

Описание условий эксперимента и подготовки животных к опыту описаны выше в разделе 2 (п. 2.1).

1.2. Экспериментальная установка для регистрации ЭРГ с использованием равноквантовых монохроматических излучений

1.2.1. Фотостимулятор и стимулы

Фотостимулятор, разработанный на кафедре высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова, имел два идентичных по устройству канала. Общим для двух каналов источником света служила лампа накаливания КГМ мощностью 150 Вт, питание которой осуществлялось с помощью источника постоянного тока Б5-21. Лучи от источника света собирались конденсорными линзами и через водяные тепловые фильтры попадали последовательно на нейтральные светофильтры, интерференционные фильтры, транспарант, собирающие линзы, фотообъектив от аппарата Юпитер-11 ($F = 19,5$ см), прямоугольные линзы и затем на сетчатку. Транспаранты представляли собой отснятые на пленке микрат-300 пятна и кольца разных размеров. По первому каналу можно было проецировать на сетчатку пятна с диаметром 100, 250, 500 или 1000 мкм, по второму — кольца с разным соотношением размеров внутреннего и внешнего диаметров. Изображения транспарантов передавались на сетчатку с уменьшением 5,6 : 1. Нейтральные светофильтры были изготовлены из фотопластинок для ядерных исследований путем варьирования длительности экспозиции их к свету. Значения оптических плотностей нейтральных светофильтров определялись на выходе фотостимулятора с помощью селенового фотоэлемента, подключенного на вход усилителя постоянного тока Ф-116/2. Флуктуации оптической плотности светофильтров в зависимости от длины волны падающего света, то есть степень их спектральной избирательности (нейтральности), контролировались на спектрофотометре СФ-14. В результате такого контроля для работы отбирались

те нейтральные светофильтры, которые в пределах своей оптической плотности одинаково пропускали свет из разных областей видимого спектра.

Величина светового потока, пропускаемого интерференционными фильтрами, выравнивалась по количеству квантов света на выходе фотостимулятора с помощью нейтральных светофильтров разной оптической плотности. При этом в качестве фоточувствительного элемента использовался селеновый фотоэлемент со стандартной для него кривой спектральной чувствительности, а в качестве усилителя фототоков — усилитель малых токов Ф-116/2. В силу разных оптических свойств собирающих линз и разницы в длине оптического пути первого и второго каналов интенсивность светового пучка по первому каналу, где транспарантами служили пятна, на 0,6 логарифмических единиц (лог. ед.) превышала интенсивность светового потока по второму каналу. Однако максимальная величина равноквантового потока света для обоих каналов варьировала незначительно в пределах одного порядка и составляла $5,0 \cdot 10^{14}$ квант. \cdot см $^{-2}$ \cdot с $^{-1}$. Равноквантовый поток света мог ослабляться в пределах 4,8 лог. ед. нейтральными светофильтрами с шагом в 0,2 лог. ед. Максимальная интенсивность белого света, измеренная на уровне сетчатки с помощью калиброванного неселективного радиационного термоэлемента РТЭ-11 (удельная чувствительность 1,1 В/Вт), составляла $3,0 \cdot 10^5$ эрг \cdot см $^{-2}$ \cdot с $^{-1}$.

Смена транспарантов, нейтральных и интерференционных фильтров производилась от руки. С помощью лабораторных электростимуляторов ЭСЛ-2, питавших обмотки электромагнитных реле, приводились в движение затворы, регулировавшие доступ света в фотостимулятор, и задавалась длительность засвета, равная в наших опытах 500 мс. При замыкании реле затворы резко поднимались вверх и свет от лампы поступал в оптическую систему фотостимулятора. Отметка раздражения при замыкании реле поступала на осциллограф и индикатор.

1.2.2. Регистрирующая аппаратура и электроды

При записи ЭРГ в качестве активного электрода с низким сопротивлением использовалась хлорсеребряная проволока с диаметром 0,3 мм, а в качестве усилителя — усилитель биопотенциалов УБП1-02 с входным сопротивлением до 1 ГОм. Регистрацию ЭРГ осуществляли в режиме постоянного тока в частотном диапазоне 0–1 000 Гц.

1.3. Экспериментальная установка для регистрации ЭРГ с использованием широкополосных цветных излучений

1.3.1. Фотостимулятор и стимулы

В качестве фотостимулятора использовался цветной монитор персональной ЭВМ IBM с известными энергетическими спектрами «первичных» синего, зеленого и красного цветов. Монитор-фотостимулятор размещался за пределами экранированной камеры, и расстояние от глаза животного до экрана составляло около 10 см. В качестве стимулов

использовались диффузные засветы глаза широкополосными излучениями разного цвета и интенсивности. Данные по спецификации стимулов в координатах (X ; Y ; L) системы МОК-31, полученные с помощью колориметра ВКЯ-1, представлены в табл. 6. Отдельные цветовые стимулы и стимульные последовательности подбирались экспериментатором до начала опытов с помощью специальной стимульной программы «Цвет» и хранились в виде отдельного файла в памяти ЭВМ.

Таблица 6

Значения СIE-коэффициентов экспериментальных цветовых стимулов, формируемых на экране монитора

Обозначения: R_i , G_i , B_i , Y_i , W_i ($i = 1, 2, 3$) — красные, зеленые, синие, желтые и белые цвета высокой ($i = 1$), средней ($i = 2$) и низкой ($i = 3$) интенсивностей соответственно

Цветовой стимул	Яркость, канд/м ²	X	Y	Эквивалентная длина волны, нм
R1	8	0,616	0,345	605
R2	3	0,609	0,342	608
R3	1	0,593	0,333	610
G1	19	0,313	0,598	550
G2	7	0,320	0,588	552
G3	2	0,348	0,531	558
B1	2	0,160	0,076	450
B2	1	0,174	0,085	454
B3	0,5	0,249	0,118	(-555)*
Y1	29	0,433	0,501	572
Y2	11	0,416	0,513	572
Y3	4	0,470	0,454	580
W1	37	0,315	0,349	—
W2	19	0,309	0,339	—
W3	6	0,323	0,349	—

* Цветовой стимул «B3» локализуется в области пурпурных цветов.

1.3.2. Регистрирующая аппаратура и электроды

Регистрация ЭРГ лягушки осуществлялась платиновыми макроэлектродами. В качестве усилителя использовали двухканальный осциллограф VC-10 (Nihon Kohden) (полоса частот: 0–1 000 Гц). Монитор-фотостимулятор размещался за пределами экранированной камеры, и расстояние от глаза животного до экрана составляло около 10 см. Управление эксперимен-

том (стимуляция, запись) было полностью автоматизировано. Усиленный сигнал поступал с выходов осциллографа на 16-канальный АЦП (частота опроса — 300 Гц) ЭВМ IBM PC-486, где запись биопотенциалов в память ЭВМ и последующая их обработка производились с помощью специализированной программы Conan (Кулаичев, 2002).

1.4. Построение функции общей спектральной чувствительности по данным ЭРГ

Измерение общей спектральной чувствительности по данным ЭРГ использовалось в данной части работы для оценки уровня световой адаптации животного и вклада фоторецепторов разного типа в процесс цветоразличения. Контроль спектральной чувствительности сетчатки проводился с использованием удобного и апробированного для этих целей метода регистрации суммарных электроретинографических ответов глаза на предъявление световых стимулов разных длин волн (Spekreuse et al., 1991). В качестве показателя реакции бралась амплитуда хорошо выраженной *b*-волны. К настоящему времени установлено, что источником генерации *b*-волны в ЭРГ являются биполяры (Бызов, 1971; Brown, 1968; Kline et al., 1978; Miller, Dowling, 1970; Newman, 1988). В сетчатке *b*-волна отражает вклад в реакции биполярных клеток со стороны, по-видимому, всех типов фоторецепторов и поэтому часто используется для оценки спектральной чувствительности глаза человека и животных (Armington, 1974). Для построения функции спектральной чувствительности глаза по данным регистрации *b*-волны ЭРГ использовался «метод равных ответов» (Гранит, 1957).

1.5. Регистрация ЭРГ на смену цветов и обработка получаемых данных методом многомерного шкалирования

В исследованиях Зимачева с соавторами (1991) и Измайлова с соавторами (1998) на лягушке показано, что процедура минимизации ЭРГ на смену цветов соответствует выравниванию цветовых стимулов по «субъективной» (для глаза животного) яркости. В результате обработка таких матриц цветовых различий методом многомерного шкалирования позволяет восстановить трехмерное сферическое пространство. В данном исследовании мы использовали этот метод «объективной колориметрии» с тем отличием, что регистрировали ЭРГ на смену цветов разной яркости с целью идентификации нейронных механизмов, лежащих в основе четырехмерной сферической модели цветоразличения.

Описание метода построения геометрических моделей цветоразличения с использованием многомерного шкалирования представлено в разделе 2.

2. Результаты экспериментального исследования и моделирования хроматического зрения лягушки

2.1. Спектральная чувствительность

2.1.1. Группа «летних» лягушек (охотничий период)

В работе обнаружено, что спектральная чувствительность темноадаптированного глаза *Rana temporaria* в охотничий период определяется тремя пигментами с пиками поглощения на 432 нм, 498 нм и 579 нм (рис. 7). Однако доминирует пигмент с пиком чувствительности на 498 нм. Это пигмент «розовых палочек» — родопсин, о чём свидетельствует и хорошее совпадение экспериментальной функции спектральной чувствительности с номограммой для соответствующего фотопигмента (Ebrey, Honig, 1977).

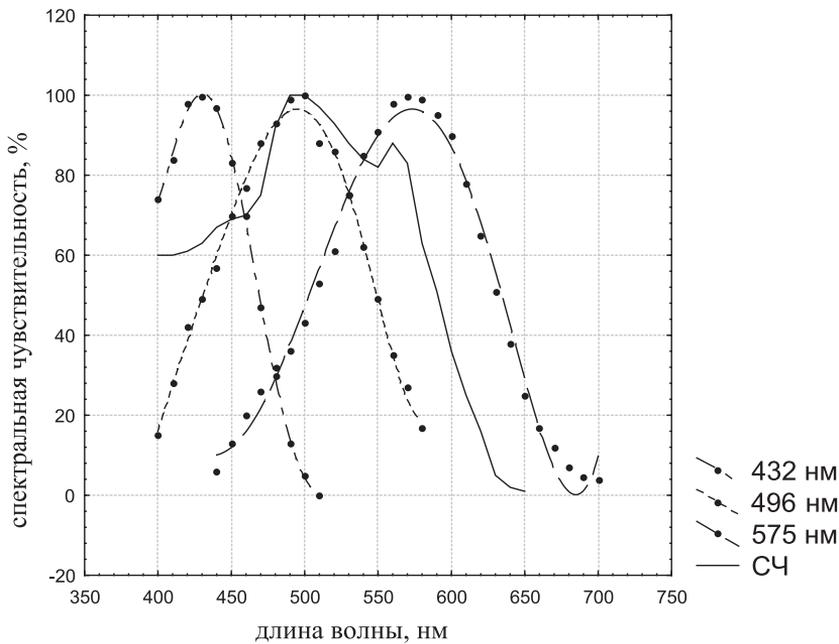


Рис. 7. Спектральная чувствительность (СЧ) темноадаптированного глаза лягушки (охотничий период)

Рядом с функцией СЧ (сплошная линия) приведены номограммы для фотопигментов сетчатки лягушки с пиками поглощения на 432 нм («зеленые палочки»), на 496 нм («розовые палочки») и на 575 нм (колбочки) (Ebrey, Honig, 1978).

2.1.2. Группа «весенних» лягушек (брачный период)

Предварительные результаты электроретинографического измерения спектральной чувствительности у «летних» лягушек не позволяют сделать каких-либо статистически достоверных выводов, но тем не менее (на уровне качественного анализа) отличаются от данных измерения спек-

тральной чувствительности у «брачных» лягушек. Из этих предварительных данных следует, что в брачный период (апрель — май) спектральная чувствительность темноадаптированной лягушки максимальна в синей области видимого спектра (440 нм), что, по-видимому, определяется доминированием синечувствительных палочек — так называемых «зеленых палочек» с пиком чувствительности на 432 нм. С одной стороны, это хорошо согласуется с данными этологов о выраженности у представителей отряда *Anura* в брачный период положительного фототаксиса на синие цвета (Орлов, 1978). С другой стороны, это удивительно, если учесть, что зеленые палочки составляют всего лишь около 8% от всей популяции фоторецепторов в сетчатке лягушки. Здесь, однако, надо учесть, что данные наших измерений спектральной чувствительности у лягушек в брачный период носят предварительный характер, позволяющие тем не менее сформулировать гипотезу о доминировании «зеленых палочек» в брачный период как возможном механизме положительного фототаксиса на синий цвет. Если гипотеза верна, то возникает вопрос о механизме такого доминирования.

2.2. Сферическая модель цветоразличения лягушки

2.2.1. Пространство цветоразличения для группы «летних» лягушек (охотничий период) является четырехмерной сферой

Для построения цветового пространства использовались данные, полученные на 15 животных. Индивидуальные экспериментальные матрицы значений ЭРГ размерностью 15×15 усреднялись, и затем усредненная матрица (табл. 7) обрабатывалась методом метрического многомерного шкалирования. Результаты обработки усредненной матрицы (табл. 8) свидетельствуют о том, что цветовое пространство лягушки является четырехмерной сферой.

Экспериментальные цветовые стимулы представлены в пространстве отдельными точками и расположены — так же, как и в цветовых пространствах для карпа, человека и обезьяны (Латанов и др., 1997) — на поверхности гиперсферы в четырехмерном евклидовом пространстве. Свидетельством того, что четырехмерное евклидово пространство адекватно отражает структуру цветовых различий, представленных значениями ЭРГ-реакций на смену цветов, может служить величина коэффициента линейной корреляции (r) между значениями в исходной матрице цветовых различий и вычисленными по координатам межточечными расстояниями. Последние вычислялись с использованием метрики Минковского при показателе $n = 2$ (евклидова метрика). Обнаружено, что в сферической модели евклидова метрика хорошо описывает структуру исходных цветовых различий ($r = 0,97$) (табл. 8).

Из анализа проекции цветового пространства на плоскость x_1x_2 следует, что все цвета локализуются там в соответствии с последовательностью

Таблица 7

Треугольная матрица усредненных цветовых различий для лягушки («охотничий период»), полученная путем регистрации ЭРГ на смену цветов разной интенсивности

Значения элементов матрицы получены путем усреднения нормированных (%) значений пятнадцати индивидуальных матриц (для 15 животных). На пересечении i -й строки и j -го столбца стоит усредненное значение амплитуды ЭРГ (%), получаемое при мгновенной замене цветового стимула « i » на цветовой стимул « j ». Обозначения, яркостные и спектральные характеристики цветовых стимулов указаны в табл. 6.

	R1	R2	R3	G1	G2	G3	B1	B2	B3	Y1	Y2	Y3	W1	W2	W3
R1	0	0	0	48	17	8	17	17	36	40	29	0	80	60	20
R2		0	9	42	25	9	11	6	23	52	48	14	80	63	34
R3			0	66	64	24	49	33	16	84	73	33	100	100	66
G1				0	8	44	40	60	60	40	0	20	60	20	12
G2					0	14	14	23	31	45	34	0	72	48	6
G3						0	0	0	0	33	20	11	49	33	16
B1							0	12	20	100	80	40	92	92	60
B2								0	14	88	77	45	100	86	56
B3									0	53	49	27	66	66	33
Y1										0	12	40	17	0	20
Y2											0	14	56	14	9
Y3												0	40	24	11
W1													0	8	24
W2														0	14
W3															0

цветовых тонов в «цветовом круге Ньютона» — синий, зеленый, желтый, красный. При этом яркие красный и зеленый цвета расположены на противоположных концах оси x_1 , а яркие синий и желтый — на противоположных полюсах оси x_2 (рис. 8, а). В соответствии с таким расположением цветов на плоскости x_1x_2 , ось x_1 можно обозначить как красно-зеленую, а ось x_2 — как сине-желтую оппонентные системы.

Из анализа цветового пространства лягушки в проекции на плоскость x_3x_4 видно, что точки-цвета расположились в первой четверти, ограниченной положительными значениями осей x_3 и x_4 (рис. 8, б). При этом в распределении точек просматривается упорядоченность, отражающая яркостные различия между цветами. Так, наиболее яркие и, наоборот, самые темные для глаза лягушки цвета оказались локализованными на противоположных краях распределения цветовых точек на плоскости x_3x_4 . В соответствии с этим фактом и по аналогии с цветовыми пространствами для

Таблица 8

Значения декартовых координат ($x_1 \dots x_4$) цветовых стимулов в четырехмерном сферическом цветовом пространстве лягушки (*охотничий период*), рассчитываемые для каждого цветового стимула отдельно по уравнению четырехмерной сферы на основе соответствующих координат $x_1 \dots x_4$

Среднее значение радиуса составляет 88,00. Коэффициент вариативности радиуса четырехмерной сферы равен 12,6%. Обозначения, яркостные и спектральные характеристики цветовых стимулов указаны в табл. 6

Цветовой стимул	x_1	x_2	x_3	x_4	Радиус
R1	19,59	6,89	79,41	33,23	88,55
R2	19,28	12,48	72,43	41,62	86,64
R3	51,66	18,67	77,44	54,21	109,33
G1	-23,93	-0,73	83,61	51,62	101,14
G2	-11,43	12,96	66,48	31,02	75,37
G3	12,54	-2,27	56,03	43,08	71,82
B1	7,19	46,62	56,26	56,52	92,65
B2	22,56	37,11	56,99	32,82	78,81
B3	25,73	4,21	48,84	45,23	71,49
Y1	-2,53	-49,31	71,45	30,99	92,21
Y2	-7,44	-27,34	87,28	36,23	98,66
Y3	4,22	-7,70	70,62	57,10	91,24
W1	-17,33	-50,89	41,90	63,42	93,10
W2	-29,22	-39,55	65,36	41,27	91,61
W3	-7,96	-17,73	62,06	41,83	77,32

моллюска, карпа, обезьяны и человека координатные оси x_3 и x_4 могут быть нейрофизиологически проинтерпретированы как соответственно яркостная, Br (от англ. *brightness* — «яркость»), и темновая, Da (от англ. *darkness* — «темнота»), нейронные системы сетчатки.

Полученная модель цветового пространства может быть использована для измерения различий между цветами по насыщенности. Для этого необходимо, в соответствии с определением насыщенности цвета (Hurvich, Jameson, 1956), оценить относительный вклад в суммарное цветовое различие отдельно хроматической и ахроматической систем. В структуре сферической модели цветоразличения вклады хроматической (ХС) и ахроматической (АС) систем количественно выражаются очевидным образом через следующие формульные выражения:

$$ХС = \sqrt{x_1^2 + x_2^2}, \quad АС = \sqrt{x_3^2 + x_4^2}.$$

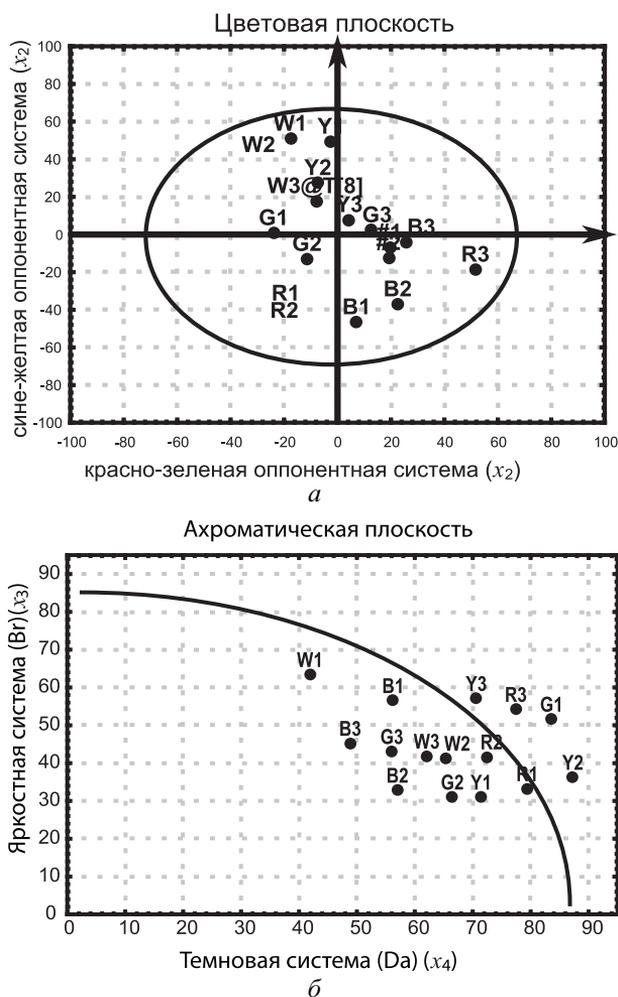


Рис. 8. Четырехмерное цветовое пространство лягушки

a — в проекции на плоскость x_1x_2 ; *b* — в проекции на плоскость x_3x_4

Такое метрическое представление вкладов ХС и АС следует из анализа характера распределения цветовых точек на плоскостях x_1x_2 и x_3x_4 и соответствующей этому характеру нейрофизиологической интерпретации координатных шкал как выражению в модели активности цветооппонентных (x_1, x_2) и ахроматических (x_3, x_4) нейронных систем. На рис. 9 представлено распределение цветовых точек на плоскости с декартовой системой координат, образованной комбинированными осями ХС и АС.

Декартова система координат в искусственно формируемой «плоскости насыщенности» образована комбинированными осями, представляющими вклады в различение цветов хроматической (ось x_1) и ахроматической

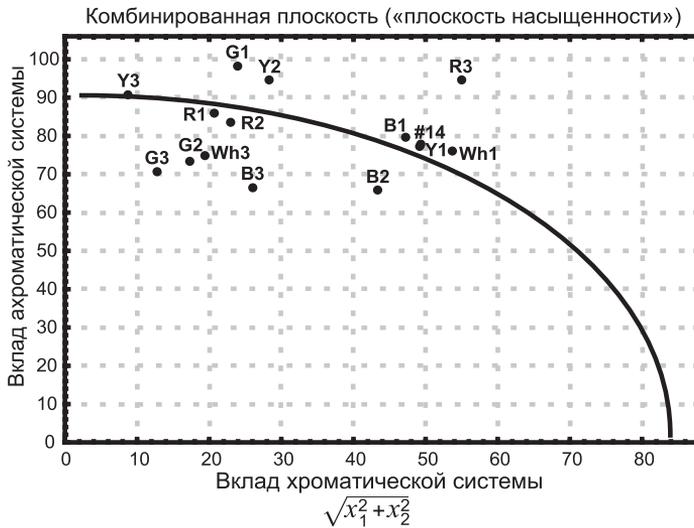


Рис. 9. Распределение цветных точек на «плоскости насыщенности»

(ось x_2) систем глаза лягушки (подробнее см. текст). Из рисунка следует, что наиболее насыщенными для глаза лягушки цветами являются B1, B2, Y1, R3, W1 и W2, а наименее насыщенными — Y3, G1, Y2, R1 и R2.

Из рис. 9 следует, что в наших опытах наиболее насыщенными для глаза лягушки цветами были B1, B2, Y1, R3, W1 и W2, а наименее насыщенными — Y3, G1, Y2, R1 и R2. Важно отметить, что такая оценка различий экспериментальных цветов по насыщенности с использованием комбинированных осей согласуется с данными о локализации цветковых точек на цветовой (x_1x_2) и ахроматической (x_3x_4) плоскостных проекциях модели. Так, в соответствии со структурой модели в плоскости x_1x_2 наиболее насыщенные для глаза лягушки цвета (B1, Y1, W1) располагаются ближе к «экватору», а наименее насыщенные (Y3, G3) — вблизи центра системы координат, в котором, согласно данным сферической модели для человека, обезьяны и карпа (Латанов и др., 1997), расположен белый (для глаза изучаемого животного) цвет. Далее, на ахроматической плоскости x_3x_4 насыщенные цвета (например, B2, Y1) локализованы ближе к центру, чем менее насыщенные (например, Y3, G1) (рис. 8, а). Это объясняется тем хорошо известным из нейрофизиологии цветового зрения фактом, что насыщенные (ненасыщенные) цвета в большей (меньшей) мере активируют цветоопponentные (RG; BY) и в меньшей (большей) — ахроматические (Bg; Da) нейронные системы.

Обобщая данные анализа цветового пространства лягушки, можно заключить, что структура сферической модели цветоразличения, восстановленная по данным регистрации суммарной активности глаза (ЭРГ)

на надпороговые цветовые различия, адекватно отражает как основные характеристики цветовых стимулов (цветовой тон, насыщенность, яркость), так и известные к настоящему времени свойства нейронных систем сетчатки, участвующих в их кодировании.

2.2.2. Пространство цветоразличения для группы «весенних» лягушек (брачный период) является двумерной сферой (окружностью)

При обсуждении данных по спектральной чувствительности темноадаптированных лягушек была высказана гипотеза о доминировании в сетчатке глаза у «брачных» особей активности «зеленых» палочек с пиком реакций в синей области спектра (442 нм). Такое доминирование может образовывать «периферический» механизм положительного фототаксиса на синие цвета у лягушек в брачный период. (Согласно другой гипотезе, механизмом фототаксиса является усиление (избирательное переключение) сигналов от «зеленых» палочек в таламических структурах мозга, связанных с регуляцией мотивационной сферы поведения; Орлов, Кондрашев, 1978). Возникает вопрос о том, проявляется ли такое доминирование (цветовое предпочтение) в ЭРГ-реакциях глаза на замену цветов? И если «да», то, как это отражается на структуре цветового пространства?

Цветовое пространство брачных лягушек построено по данным, усредненным для 13 животных (рис. 10; табл. 9, 10).

Модель цветового пространства для группы весенних особей имеет вид двумерной сферы. Цветоопponentные координатные системы $x_1 = RG$ и $x_2 = YB$, образующие цветовую плоскость x_1x_2 четырехмерной сферы для «летних» лягушек, отсутствуют у «брачных» особей, и все цветовые точки сгруппированы в области центра координат, где расположен белый цвет и близкие к нему слабонасыщенные цвета. На яркостной проекции x_3x_4 цветовые точки расположились в пределах первой четверти в соответствии с их фотометрической яркостью. При этом самые яркие белый и желтый цвета оказываются вблизи полюса положительных значений оси x_4 , а самые темные из набора экспериментальных стимулов красный и синий цвета — вблизи полюса положительных значений оси x_3 . Таким образом, координатные системы x_3 и x_4 цветовой сферы для весенних лягушек нейробиологически могут быть проинтерпретированы таким же образом, что и аналогичные оси цветовой сферы для «летних» лягушек, то есть как нейронные Da- и Vg-системы сетчатки, кодирующие темноту (x_3) и яркость (x_4) цветовых стимулов соответственно. Обозначения см. в тексте.

При сравнении проекций цветового пространства для брачных лягушек на плоскость x_1x_2 (рис. 10, а) с аналогичными проекциями цветовой сферы для «летних» лягушек были выделены следующие характерные различия между ними. Модель цветового пространства для группы весенних особей имеет вид двумерной сферы. При этом цветоопponentные координатные системы $x_1 (= RG)$ и $x_2 (= YB)$, образующие цветовую x_1x_2 плоскость четы-

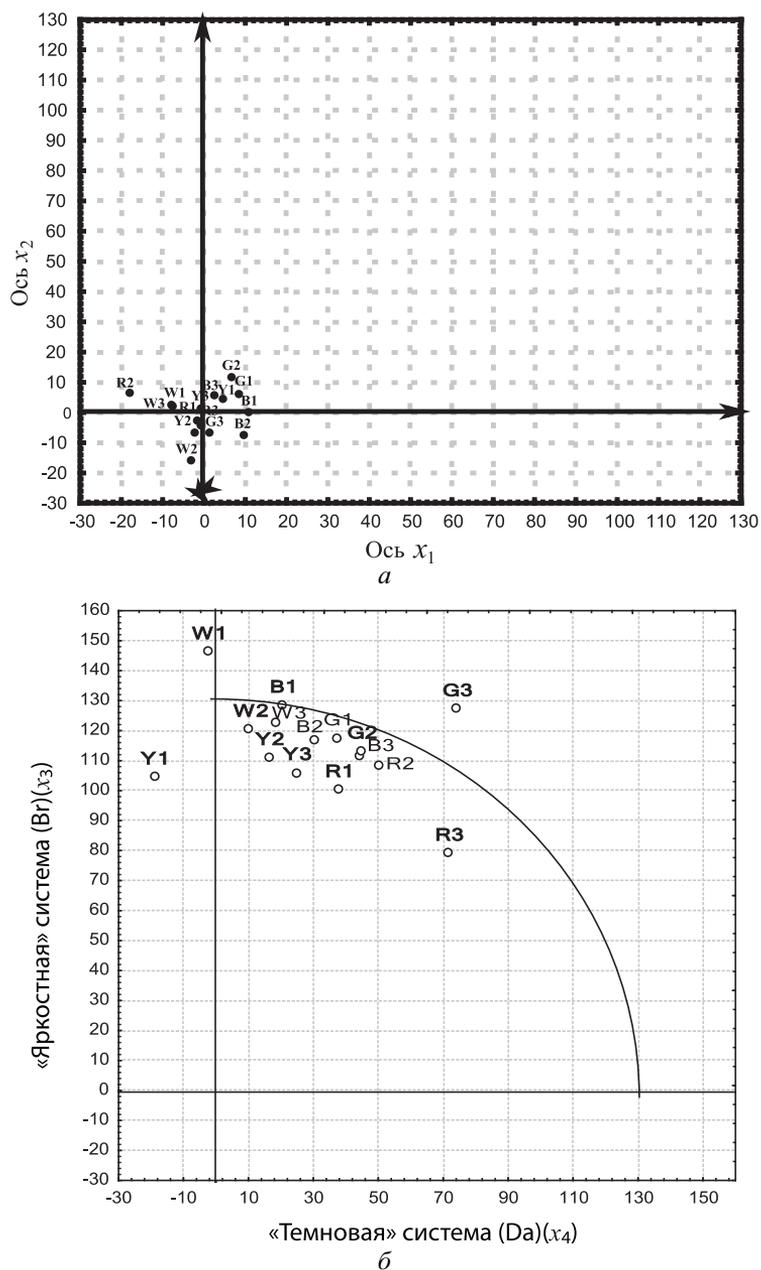


Рис. 10. Цветовое пространство «брачных» лягушек

a — в проекции на плоскость x_1x_2 ; b — в проекции на плоскость x_3x_4

Таблица 9

Треугольная матрица усредненных цветовых различий, полученная по данным регистрации ЭРГ лягушки («брачный период») на смену цветов разной интенсивности

Значения элементов матрицы получены путем усреднения нормированных (%) значений тринадцати индивидуальных матриц (для тринадцати животных). На пересечении i -й строки и j -го столбца указано усредненное значение амплитуды ЭРГ (%), получаемое при мгновенной замене цветового стимула « i » на цветовой стимул « j ». Обозначения, яркостные и спектральные характеристики цветовых стимулов указаны в табл. 6

	R1	R2	R3	G1	G2	G3	B1	B2	B3	Y1	Y2	Y3	W1	W2	W3
R1	0,0	0,0	6	28	6	7	13	14	20	38	14	2	51	31	23
R2		0,0	2	41	34	4	24	18	12	63	36	14	52	45	25
R3			0,0	66	45	30	46	25	17	84	50	41	13	65	62
B1				0,0	4	13	18	23	30	14	0,0	7	19	10	9
B2					0,0	5	7	15	14	29	10	0,0	36	11	9
B3						0,0	19	6	23	56	29	19	53	42	25
G1							0,0	3	5	42	25	7	46	37	21
G2								0,0	4	50	36	27	48	45	30
G3									0,0	96	48	36	68	53	41
Y1										0,0	0,0	8	22	2	7
Y2											0,0	8	19	13	6
Y3												0,0	39	22	14
W1													0,0	0,0	6
W2														0,0	7
W3															0,0

рехмерной сферы для «летних» лягушек, отсутствуют у «брачных» особей, и все цветовые точки сгруппированы в области центра координат, где расположен белый цвет и близкие к нему слабонасыщенные цвета (Izmailov, Sokolov, 1992).

На яркостной x_3x_4 проекции цветовой сферы для весенних лягушек (рис. 10, б) цветовые точки расположились в пределах первой четверти в соответствии с их фотометрической яркостью. При этом самые яркие белый и желтый цвета оказываются вблизи полюса положительных значений оси x_4 , а самые темные из набора экспериментальных стимулов красный и синий цвета — вблизи полюса положительных значений оси x_3 . Таким образом, координатные системы x_3 и x_4 цветовой сферы для весенних лягушек нейрофизиологически могут быть проинтерпретированы таким же образом, что и аналогичные оси цветовой сферы для летних лягушек, то есть

Таблица 10

Значения декартовых координат цветовых стимулов в четырехмерном сферическом цветовом пространстве лягушки («брачный период»), построенном по данным регистрации ЭРГ на смену цветов разной интенсивности

Обозначения, яркостные и спектральные характеристики стимулов приведены в табл. 6

Цветовой стимул	Значения координат			
	x_1	x_2	x_3	x_4
R1	37,38	100,56	-1,77	-2,63
R2	49,70	108,90	-18,24	6,61
R3	71,22	79,35	-0,89	-3,88
G1	20,34	128,72	10,66	0,16
G2	29,87	117,27	9,36	-7,44
G3	44,06	112,05	2,26	6,12
B1	37,09	117,73	8,26	6,46
B2	44,46	113,39	6,59	11,87
B3	73,80	127,53	1,05	-6,63
Y1	-19,10	104,81	4,47	4,83
Y2	16,20	111,25	-2,37	-6,43
Y3	24,65	106,23	-1,01	1,36
W1	-2,87	146,52	-8,13	2,80
W2	9,88	120,69	-3,37	-15,55
W3	17,89	123,01	-7,66	2,34

Примечание. Коэффициент линейной корреляции между межточечными евклидовыми расстояниями, рассчитанными по данной матрице, и исходными ЭРГ-различиями (табл. 9) равен 0,93

как нейронные Da- и Vg-системы сетчатки, кодирующие темноту (x_3) и яркость (x_4) цветовых стимулов соответственно.

Главный вывод, который следует из сравнительного анализа сферических моделей цветоразличения для весенних (брачных) и летних лягушек, состоит в том, что в сетчатке глаза у брачных лягушек доминирует нейронная система оценки яркостных различий между цветами с четко выраженной редукцией нейронных (цветоопponentных) систем кодирования цвета. Этот вывод согласуется с данными этологических исследований цветового зрения бесхвостых амфибий в разные периоды их сезонной активности.

Важно отметить, что ахроматическая плоскость x_3x_4 для лягушки организована принципиально так же, как и двумерное ахроматическое пространство для моллюска (см. часть III монографии). Совпадает и нейрофизиологическая интерпретация координатных осей в обоих пространствах как нейронных Da- и Vg-систем сетчатки, кодирующих потемнение и осветление цветowych стимулов соответственно.

Раздел 4. Сопоставление данных по анализу сферической модели зрения лягушки с данными нейрофизиологических и поведенческих исследований цветоразличения амфибий

1. Группа «летних» лягушек (охотничий сезон)

По данным сферической модели цветового зрения, травяная лягушка *Rana temporaria* в условиях темновой адаптации является аномальным трихроматом (протаномалом). По данным микроспектрофотометрии, сетчатка бесхвостых амфибий содержит три типа фоторецепторов с различными максимумами чувствительности: синечувствительные «зеленые» палочки (432 нм), зеленочувствительные «розовые» палочки (502 нм) и красочувствительные колбочки (575 нм) (Кондрашев, Гнубкин, 1978). Указанные типы фоторецепторов представлены в сетчатке неравномерно. Доля колбочек составляет 42% от общей популяции фоторецепторов, «розовых» палочек — 50% и «зеленых» палочек — только 8%. Эти данные позволяют объяснить то, почему потенциально трихроматическое цветовое зрение лягушки в темноте приближается к дихроматическому. Это происходит, видимо, потому, что в темноте активны два типа низкопороговых «зеленых» и «розовых» палочек (при доминировании «розовых»), и очень слабо выражена активность высокопороговых колбочек. Если это верно, то следует ожидать трансформации дихроматического зрения в трихроматическое при переходе от темновой адаптации к световой путем введения фонового (адаптирующего) освещения глаза лягушки. Теоретически это должно наблюдаться в некотором ограниченном диапазоне мезопических интенсивностей фона, являющихся достаточно эффективными для активации как палочек, так и колбочек. При высоких же уровнях световой адаптации, подавляющих активность палочек, цветовое зрение лягушки должно реализоваться по типу колбочковой монохроматии.

Таким образом, особенностью цветового зрения травяной лягушки является то, что оно реализуется с участием палочек и колбочек, обладающих, как известно, разными порогами световых реакций и приспособленных к функционированию в разных диапазонах световой адаптации. По этой причине цветовое зрение лягушки сильно зависит от интенсивности фонового освещения и может проявляться в форме и монохроматии (на ярком свете), и дихроматии (в темноте), и трихроматии (при некоторых средних — мезопических — уровнях интенсивности адаптирующего засвета).

Из нейрофизиологической интерпретации осей x_1 и x_2 четырехмерной сферической модели цветоразличения лягушки, образующих цветовую плоскость x_1x_2 , следует, что цветооппонентная система сетчатки глаза лягушки представлена нейронами RG- и YB-типов. Это согласуется с данными нейрофизиологических исследований цветочувствительных клеток в тектуме среднего мозга бесхвостых амфибий (Орлов, Кондрашев, 1978) и свидетельствует о том, что цветооппонентные нейронные каналы начинают формироваться уже в сетчатке глаза, как это известно для других представителей низших позвоночных животных (Daw, 1973).

2. Группа «весенних» лягушек (брачный сезон)

В ходе анализа экспериментальных данных мы выделили в отдельную группу животных, у которых сферическое цветовое пространство было двумерным и по структуре не отличалось от двумерного ахроматического пространства. Неожиданным и интересным оказалось то, что все эти животные исследовались весной (апрель–май), то есть в так называемый «брачный период» их сезонной активности. Возникает вопрос, чем отличается поведение амфибий в брачный период от поведения в другие периоды их сезонной активности и как это может быть связано с их цветовым зрением?

По данным этологических исследований выделяют несколько четко разграниченных (стереотипных) форм поведения бесхвостых амфибий (*Anura*) — охотничье и оборонительное поведение, фототаксис, оптомоторные реакции и, наконец, брачное поведение (для обзора см.: Орлов, Кондрашев, 1978). В брачный период происходит перестройка поведения амфибий — так называемый «брачный пост», во время которого амфибии не питаются, а на зрительные стимулы реагируют как на половых партнеров. У лягушек в период размножения охотничье поведение (ориентация на стимул и выбрасывание языка) совершенно отсутствует или же ослаблено тем сильнее, чем выше их половая активность. Брачное поведение лягушек является в значительной степени зрительно-управляемой формой поведения, где роль зрения проявляется в хорошо выраженном (у большинства *Anura*) положительном фототаксисе на синий цвет. Предполагают, что фототаксис на синий цвет обеспечивает для брачных особей поиск водоемов для икрометания по «синеве», обусловленной отражением голубого неба в воде. Показана роль предпочтения синего цвета и для поиска (идентификации) брачного партнера. Такая форма фототаксиса обеспечивается, по нашим данным, одним типом рецепторов — синечувствительными палочками, позволяющими лягушке выделять разные интенсивности синего цвета.

Каковы механизмы избирательных реакций амфибий на синие цвета в брачный период? По одной из гипотез, перестройка зрительно-управляемого поведения лягушек в брачный период связана с функциониро-

ванием центральных механизмов мозга, где центральная роль принадлежит таламусу (Орлов, Кондрашев, 1978). Если таламус связан с брачным поведением, то как при этом он связан с положительным фототаксисом на синий цвет? Эта связь может быть объяснена на основе данных об избирательной проекции фоторецепторных сигналов в разные отделы мозга лягушки. Обнаружено, что сигналы от зеленочувствительных палочек (502 нм) и колбочек (575 нм) поступают по аксонам ганглиозных клеток ON-OFF- и OFF-типов преимущественно в крышу среднего мозга. Информация же от синечувствительных палочек (432 нм) избирательно поступает по аксонам оп-ганглиозных клеток в дорзальный таламус (ядро Беллончи) (Орлов, Кондрашев, 1978). Во время брачного периода таламус оказывает тормозное воздействие на нейроны крыши среднего мозга — «детекторы пятна», получающие сигналы в основном от зеленочувствительных палочек и колбочек и связанные с запуском пищедобывательного поведения. Этими данными могут объясняться как «брачный пост», связанный с блокадой зрительных нейронов-детекторов пищедобывательного (охотничьего) поведения, так и положительный фототаксис на синие цвета, определяемый доминированием зрительных входов на таламус от синечувствительных палочек.

Всё вышеперечисленное касается модификации активности центральных структур мозга в брачный период. А как же тогда объяснить механизмы обнаруженного нами доминирования реакций синечувствительных палочек в ЭРГ, то есть в сетчатке (а не в таламусе) брачных лягушек? Ниже обсуждаются два возможных типа механизмов — (1) нервный и (2) гуморальный. В первом случае доминирование синечувствительных палочек может возникать за счет избирательного подавления на уровне сетчатки сигналов от двух других типов рецепторов в результате последовательного срабатывания звеньев одной из двух эфферентных систем (или их комбинации): 1) таламус → нейроны *on-off*- и OFF-типов в крыше среднего мозга → эфферентные волокна зрительного нерва → амакриновые клетки → биполяры *on-off*- и OFF-типов; 2) таламус → нейроны *on-off*- и OFF-типов в крыше среднего мозга → эфферентные волокна зрительного нерва → (амакрины) → интерплексиформные клетки → горизонтальные клетки → розовые палочки (502 нм) и колбочки (575 нм). Роль интерплексиформных клеток в проведении эфферентных влияний центра на сетчатку вплоть до уровня рецепторов описана в работах Piccolino (1986) и Dowling (1987). Таким образом, активация любой из этих двух эфферентных систем должна приводить к уменьшению вклада в ЭРГ биполяров, связанных с «розовыми» палочками (502 нм) и колбочками (575 нм), и на этом фоне увеличению относительного вклада в ЭРГ биполяров, связанных с синечувствительными палочками (432 нм). Как следствие, в ЭРГ должно наблюдаться доминирование оп-канала, который, как уже указывалось выше, избирательно связан

с передачей информации от синечувствительных палочек в дорзальный таламус (ядро Беллончи). В полном соответствии с выше сформулированной гипотезой, мы наблюдали в ЭРГ брачных лягушек преобладание ON-ответов (b -волн) над OFF-ответами (d -волнами). В пользу этого свидетельствуют и результаты анализа ахроматического пространства для «брачных» лягушек. Это пространство двумерно, однако вклад яркостной системы (ось x_2) в суммарное различие между стимулами, определяемое в модели с помощью евклидовой метрики, преобладает над вкладом в яркостные различия темновой системы (ось x_1).

Другой возможный механизм регуляции фоторецепции в брачный период, который может дополнять нервный механизм, — это гормональная регуляция. К настоящему времени имеются экспериментальные данные, подтверждающие участие гормонов в регуляции функций сенсорных систем (Delaney et al., 1998). Однако нам не известны работы, содержащие сведения о гормональной регуляции сенсорных процессов на уровне сетчатки глаза.

Из анализа сферических пространств цветоразличения для лягушки следует, что в различении цвета на уровне сетчатки глаза низших позвоночных участвуют как минимум четыре нейронных системы — цветоопponentные красно-зеленая (RG) и сине-желтая (YB), а также нецветоопponentные (ахроматические) яркостная (Br) и темновая (Da). Кроме того, выдвигается гипотеза о существовании в сетчатке особой группы нейронов — V1-нейронов (от англ. «black» — ‘черный’), которые максимально активируются оттенками черного цвета, индуцируемыми в условиях одновременного или последовательного яркостных контрастов. Это предположение базируется на том, что модель восприятия яркости представлена полуокружностью, включающей первый и четвертый квадранты. Гипотетические «черные» нейроны возбуждаются ярким кольцом, создающим почернение центра. Кроме того, они вовлечены в механизм последовательного контраста. Нейроны V1-типа как антагонисты яркостных нейронов принципиально отличны от темновых нейронов, которые активны в темноте и при одинаковой яркости «диска-кольца», когда происходит «выцветание» цвета. В этом случае яркостные и темновые нейроны тормозят друг друга, что приводит к доминированию темновых нейронов и, как следствие, появлению в ощущении цвета оттенков серого цвета (выцветанию).

Интересным оказалось то, что — в полном соответствии со сферической моделью цветоразличения (Измайлов и др., 1989) — структура яркостного пространства лягушки совпала со структурой ахроматического пространства моллюска (Измайлов и др., 1988). В соответствии с этими данными следует ожидать принципиального совпадения нейронной организации яркостных каналов в «просто» устроенной сетчатке беспозвоночных и сложно организованной сетчатке низших позвоночных животных.

Заключение

Полученная по данным электроретинограммы лягушки двумерная сферическая модель различения яркости цветовых стимулов топологически и метрически совпадает со сферической моделью ахроматического зрения карпа и моллюска. Такое совпадение свидетельствует о сходстве принципов организации нейронных механизмов ахроматического зрения у низших позвоночных и беспозвоночных животных.

Сравнивая далее конфигурации сферических пространств лягушки и человека, построенных для одного и того же набора стимулов, можно видеть, что цветоразличение лягушки имеет те же характерные особенности трихроматического зрения, что и цветоразличение человека. Сравнение пространств выявляет не только сходство, но и различие между двумя системами цветоразличения. Последнее состоит в том, что у лягушки, в сравнении с человеком, редуцирована красно-зеленая оппонентная система — в той, примерно, степени, в какой она редуцирована у человека-протаномала. В этом отношении цветовое зрение лягушки напоминает дихроматическое цветовое зрение кролика (Латанов и др., 1997). Таким образом, данные сравнения моделей цветоразличения лягушки и человека позволяют охарактеризовать тип цветового зрения лягушки в условиях темновой адаптации как аномальную трихромазию протаномального типа.

Различаемые (по критерию ЭРГ) глазом лягушки цвета разной яркости можно представить точками на поверхности четырехмерной сферы, оси которой интерпретируются как отражение вкладов в процесс цветоразличения красно-зеленой (ось x_1), сине-желтой (ось x_2), яркостной (x_3) и темновой (ось x_4) нейронных систем сетчатки лягушки. Сферическая модель лягушки топологически и метрически совпадает с четырехмерной сферической моделью хроматического зрения карпа и человека.

Из сравнительного анализа сферических моделей цветоразличения для весенних (брачный период) и летних (охотничий период) лягушек следует, что в сетчатке глаза лягушек в «брачный период» доминирует нейронная система оценки яркостных различий между цветами с четко выраженной редуцией нейронных (цветооппонентных) систем кодирования цвета. Этот вывод согласуется с данными нейроэтологических исследований цветового зрения бесхвостых амфибий в разные периоды их сезонной активности.

Литература

- Бонгард М.М. Колориметрия на животных // ДАН СССР. 1955. Т. 103(2). С. 239–242.
- Бызов А.Л. Нейрофизиология сетчатки позвоночных // Физиология сенсорных систем. Ч. 1. Физиология зрения. Л.: Наука, 1971. С. 126–149.
- Зимачев М.М., Шехтер Е.Д., Соколов Е.Н., Измайлов Ч.А. Хроматическая составляющая электроретинограммы лягушки // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 1986. Т. 36 (6). С. 1100–1107.

- Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Соколов Е. Н., Наатанен Р., Ниман Г., Измайлов Ч. А.* Различение цветовых сигналов сетчаткой лягушки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1991. Т. 41 (3). С. 518–527.
- Зимачев М. М., Черноризов А. М.* Структура пространства цветоразличения лягушки в разные периоды ее сезонной активности // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 4. С. 12–32.
- Измайлов Ч. А.* Многомерное шкалирование ахроматической составляющей цвета // Нормативные и дескриптивные модели принятия решений. Материалы советско-американского симпозиума. М.: Наука, 1981. С. 98–110.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Кориунова С. Г., Соколов Е. Н.* Спецификация цветового и яркостного компонентов зрительного ВП у человека // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1998. Т. 48 (5). С. 518–527.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д.* Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // Вестн. Моск. ун-та. 1998. Сер. 14. Психология. 1998. № 3. С. 29–40.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Кондрашев С. Л., Гнубкин В. Ф.* Участие зеленых палочек сетчатки бесхвостых амфибий в зрительном процессе // Механизмы зрения животных. М.: Наука, 1978. С. 76–84.
- Кулаичев А. П.* Компьютерная электрофизиология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2002.
- Латанов А. В., Леонова А. Ю., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н.* Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1997. Т. 47 (2). С. 308–320.
- Литвинов Е. Г., Черноризов А. М.* Имитационная модель нейронного ансамбля, реализующего сетевую организацию векторного кодирования информации // Нейрокомпьютеры: Разработка и применение. 2004. № 2–3. С. 79–91.
- Максимова Е. М., Диментман А. М., Максимов В. В., Николаев П. П., Орлов О. Ю.* Физиологические механизмы константности цветовосприятия // Нейрофизиология. 1975. № 7. С. 21–26.
- Орлов О. Ю., Кондрашев С. Л.* Цветоразличительные функции зрительных проекций лягушки // Механизмы зрения животных. М.: Наука, 1978. С. 135–165.
- Терехина А. Ю.* Анализ данных методом многомерного шкалирования. М.: Наука, 1985.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
- Черноризов А. М.* Цветовое зрение рыбы как модель цветового зрения человека // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 35–45.
- Черноризов А. М.* Нейронные механизмы цветового зрения. Дисс. ... докт. психол. наук. М., 1999.
- Черноризов А. М., Соколов Е. Н.* Векторный принцип кодирования информации о цвете в слое биполярных клеток сетчатки карпа // Вестн. Моск. ун-та. 2001. Сер. 14. Психология. № 1: 12–34.
- Черноризов А. М.* Сферическая модель ахроматического зрения: данные внутриклеточного исследования сетчатки виноградной улитки *Helix lucorum L.* // Нейрокомпьютеры: Разработка и применение. 2006. № 4–5. С. 78–89.
- Шепард Р.* Многомерное шкалирование и неметрические представления // Нормативные и дескриптивные модели принятия решений. Материалы советско-американского симпозиума. М.: Наука, 1981. С. 84–97.
- Daw N. W.* Color-coded cells in goldfish, cat and rhesus monkey // Investigative Ophthalmology & Visual Science. 1972. Vol. 11(6). P. 411–417.

- Daw N.W.* Neurophysiology of color vision // *Physiological Reviews*. 1973. Vol. 53(3). P. 571–611.
- Delaney C.A., Murchie K.J., Westerman R.A., Courten de M.P.* Rapid actions of insulin on sensory nerve function // *Neuroreport*. 1998. Vol. 9(12). P. 2775–2779.
- Dowling J.E.* The retina: an approachable part of the brain. Harvard University Press, 1987.
- Heggelund P.* Achromatic color vision—I: Perceptive variables of achromatic colors // *Vision Research*. 1974. Vol. 14. P. 1071–1079.
- Izmailov Ch.A., Sokolov E.N.* Spherical model of color and brightness discrimination // *Psychological science*. 1991. Vol. 2(4). P. 249–259.
- Izmailov Ch.A., Dzhafarov E., Zimachev M.M.* Luminance discrimination probabilities derived from frog electroretinogram // *Fechner Day-2001. Proceeding of the Seventeenth Annual Meeting of the International Society for Psychophysics*. Pabst Science Publishers. 2001. P. 206–211.
- Izmailov Ch.A., Korshunova S.G., Sokolov E.N.* Relationship between visual evoked potentials and subjective differences between emotional expressions in “face diagrams” // *Neuroscience and behavioral physiology*. 2001. Vol. 31(5). P. 529–538.
- Jung R.* Visual perception and neurophysiology // *Handbook of Sensory Physiology* / Ed. by R. Jung. 1973. Vol. 7/3/3a. P. 3–152.
- Newman E.A.* Electrophysiology of retinal glial cells // *Progress in retinal research*. 1988. Vol. 8. P. 153–171.
- Piccolino M.* Horizontal cells: historical controversies and new interest // *Progress in retinal research*. 1986. Vol. 5. P. 147–163.
- Poggio G.F., Baker F.N., Lamarre Y., Sanseverino E.R.* Afferent inhibition at input to visual cortex of the cat // *Journal of Neurophysiology*. 1969. Vol. 32(6). P. 892–915.
- Riggs L.A., Blough P.M., Schafer K.L.* Electrical responses of the pigeon eye to changes of wavelength in the stimulating light // *Vision research*. 1972. Vol. 12(5). P. 981–991.

Глава II-2
**Четырехканальный механизм кодирования цвета
и категориальных характеристик стимула
в зрительной системе человека**

Экспериментальное исследование и моделирование

Ч. А. Измайлов

Ключевые слова: цветное зрение, многомерное шкалирование, перцептивное пространство, сферическая модель восприятия цвета, вызванные потенциалы различения, электроретинограмма

Содержание

Введение

Раздел 1. Метод мгновенной смены стимулов

Раздел 2. Вызванный потенциал различения (ВПР) зрительных стимулов

2.1. Общая характеристика и компонентный анализ ВПР

2.2. Анализ V-образных функций различения методом многомерного шкалирования

2.3. Вызванный потенциал различения яркости света

Раздел 3. Различение яркости в зрительной коре человека и сетчатке лягушки: сравнительный анализ

Раздел 4. Пространство равноярких цветов, построенное по данным ВПР человека и по данным ЭРГ лягушки

Раздел 5. Двухканальная нейронная сеть как базисный механизм (модуль) зрительной системы позвоночных

Заключение

Литература

Введение

В данной главе предлагается и обсуждается новый подход к изучению механизмов цветового зрения человека и животных, базирующийся на идеях векторной психофизиологии (Sokolov, 1980, 1986; Соколов, 2003, 2010). Новизна подхода связана с построением двухканальной нейронной сети сенсорного кодирования физических характеристик светового излучения, стимулирующего сетчатку глаза, и последующего преобразования этих сенсорных кодов в категориальную структуру восприятия, аналогичную по грамматическому и синтаксическому устройству речевому языку. Математическое описание двухканальной нейронной сети сенсорного кодирования задается в виде сферической модели различения зрительных стимулов (Фомин и др., 1979; Измайлов, 1980), а преобразование сенсорного кода в категориальную структуру зрительного языка представлено в форме неметрического многомерного пространства, топологические свойства которого определяют взаимоотношение двухканальных сенсорных модулей в общей нейронной сети зрительного восприятия (Измайлов, Черноризов, 2005). Основная теоретическая идея этого подхода заключается в его распространении на перцепцию в целом (в первую очередь, на восприятие формы) и далее — на память, речь и другие когнитивные процессы (Измайлов, Черноризов, 2005; Соколов, Измайлов, 2006). Методическая основа подхода заключается в том, чтобы перейти от измерения реакций зрительной системы на отдельный стимул к измерению реакции на мгновенную смену пары стимулов друг на друга. Это относится как к вызванным потенциалам сетчатки (Зимачев и др., 1986, 1991; Izmailov et al., 2004, 2006; Измайлов, Зимачев, 2007) и головного мозга (Измайлов и др., 1998, 2004; Izmailov, Sokolov, 2004), так и к активности нейронов подкорковых (Polaynskii et al., 2008) и корковых структур (Полянский и др., 2005; Вайткявичус и др., 2006). Реакция на мгновенную смену стимулов в паре рассматривается как электрофизиологическая мера интегрального различия между стимулами (так называемый вызванный потенциал различения). Такая «объективная» мера может быть прямо сопоставлена с психофизической оценкой межстимульных различий, получаемой в экспериментах с испытуемыми методами субъективного шкалирования (Бонгард, 1955; Estevez, Spekreijse, 1982; Зимачев и др., 1986; Измайлов и др., 1989; Соколов, 2003, 2010).

Раздел 1. Метод мгновенной смены стимулов

Особенность предлагаемого в работе подхода состоит в том, что сопоставление психофизических и электрофизиологических мер межстимульных различий проводится в рамках единой геометрической модели (Izmailov, Chernorizov, 2010), в которой эти различия представлены со-

ответствующими попарными расстояниями между точками-стимулами. В результате анализа матриц попарных различий математическим методом многомерного шкалирования (Torgerson, 1958; Shepard, 1962; Шепард, 1981; Измайлов, 1980, 1981) можно получить информацию о пространственных (размерность, конфигурация точек-стимулов, взаимоотношение осей координат) и метрических (взаимосвязь мер различий между собой и геометрическим расстоянием в полученном пространстве) свойствах этой модели различения стимулов. На основании этой информации строится нейронная сеть зрительного восприятия таким образом, чтобы математические функции, выводимые из геометрической модели, были однозначно связаны с нейрофизиологическими и психофизическими характеристиками цветового зрения (Измайлов, Соколов, 1978, Sokolov, Izmailov, 1983).

Этот факт послужил основанием для модификации метода мгновенной замены, состоящей в использовании серии тестовых стимулов, которые монотонно меняются в обе стороны от референтного по выбранному исследователем параметру. Функция, связывающая величину электрофизиологического ответа зрительной системы с величиной различия между референтным и тестовыми стимулами, имеет V-образную форму (ис. 1) с минимумом в области минимального различия между тестовым и референтным стимулом (Зимачев и др., 1986; Shapley, 1990; Измайлов и др., 1998 а б, 2000, 2005; Izmailov et al., 2001).

Этот метод особенно эффективен для исследования зрительной системы животных, когда стимулы варьируются одновременно по нескольким характеристикам. В отличие от человека, который может длительно сосредоточивать внимание на указанной экспериментатором характеристике стимула, животное реагирует на всю стимульную ситуацию. Вследствие этого в таких интегративных реакциях зрительной системы, как вызванные потенциалы сетчатки (ЭРГ) или мозга (ВП), вклад, связанный с исследуемыми стимульными характеристиками, зашумляется не только случайными, но и систематическими изменениями активности нервных сетей. В этом случае есть возможность получить серию V-образных функций, которые отображают индивидуальный вклад каждой из варьируемых стимульных переменных в интегральный ответ зрительной системы (рис. 1).

Применение этого подхода к анализу ЭРГ лягушки (Зимачев и др., 1991; Izmailov et al., 2001; Измайлов и др., 2006) и ВП человека (Измайлов и др., 1998 б; Izmailov, Sokolov, 2004), полученным в ответ на изменение спектрального состава и яркости световых стимулов, показало, что даже в таких интегральных реакциях, как ЭРГ и ВП, которые отражают активность множества разнообразных и непрерывно функционирующих нейронных сетей, можно строго выделить отдельные составляющие сложного многомерного стимула, по которым зрительная система человека и животных различает стимулы.

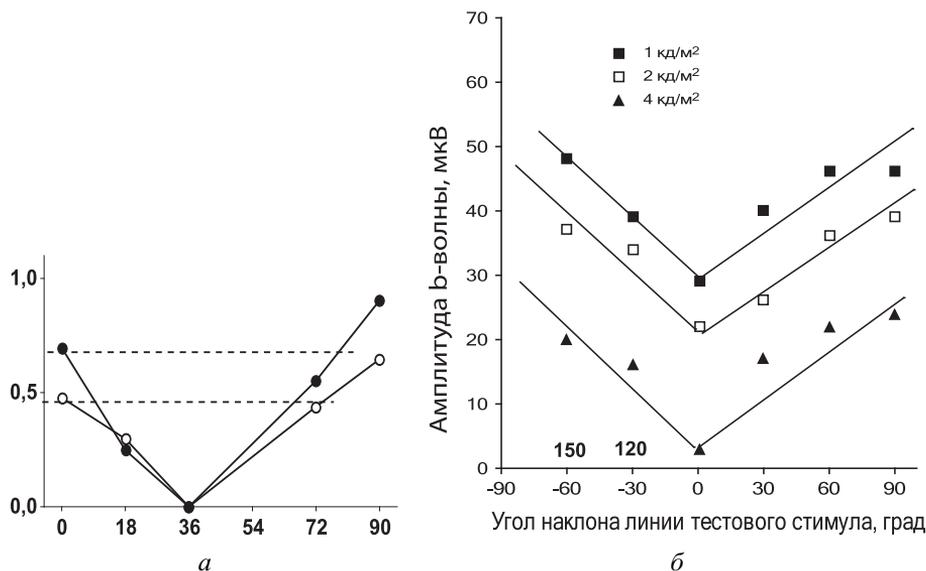


Рис. 1. Графики V-образных функций, построенных по данным регистрации вызванных потенциалов человека и ЭРГ лягушки

a — графики V-образных, показывающие изменение межпиковой амплитуды компонентов N90–P110 ВПР (ордината, мкВ) в зависимости от увеличения разницы (абсцисса) в яркости двух стимулов — референтного (36 кд/м²) и одного из пяти тестовых яркостью 1, 18, 36, 72 и 90 кд/м². Величина референтного стимула на оси абсцисс представлена точкой минимума V-образной функции и равна в этом случае величине тестового стимула. Кружки представляют данные в отведении O1, которые сравниваются с аналогичными данными для субъективных оценок (точки), полученными для этого же набора стимулов. Значения амплитуд и оценок различий нормированы по максимальному значению для того, чтобы ось ординат имела единый масштаб данных; *b* — графики изменения амплитуды *b*-волны ЭРГ (ось ординат, мкВ) в ответ на увеличение разности между референтным стимулом («горизонтальная линия» яркостью 4 кд/м²) и серией «тестовых линий», меняющихся по ориентации на каждом из трех уровней яркости. По оси абсцисс отложена ориентация тестовых стимулов от 0° до 90°. Сплошные линии показывают ожидаемый вид V-образных функций, которые характеризуются симметричностью ветвей и параллельным сдвигом. Значками представлены данные экспериментов. Параллельный сдвиг V-образной функции по оси ординат означает независимый вклад каналов кодирования яркости и ориентации линий в амплитуду ЭРГ. Подробнее см. в тексте

В связи с этим V-образные функции различения дают основной материал в исследовании зрительной системы как в содержательном плане при анализе феноменов и механизмов зрения, так и в методическом плане как основы для единого подхода к получению однотипных экспериментальных данных в исследованиях зрения человека и животных.

Раздел 2. Вызванный потенциал различения (ВПП) зрительных стимулов

2.1. Общая характеристика и компонентный анализ ВПП

Первая задача, которая была поставлена при исследовании этим методом цветового зрения человека, состояла в выявлении возможности спецификации отдельных компонентов вызванного потенциала различения, характеристики которых (амплитуда, латенция) могли бы служить электрофизиологическими мерами межстимульных различий. Применяя модифицированный метод мгновенной замены стимулов к различным видам зрительной стимуляции, мы обнаружили, что ранние компоненты вызванного потенциала различения (до 120 мс) связаны с такими характеристиками зрительного стимула, как спектральный состав и интенсивность светового излучения (рис. 2). Это согласуется с результатами регистрации усредненных ВП в ответ на предъявление одиночного светового стимула (Шагас, 1975).

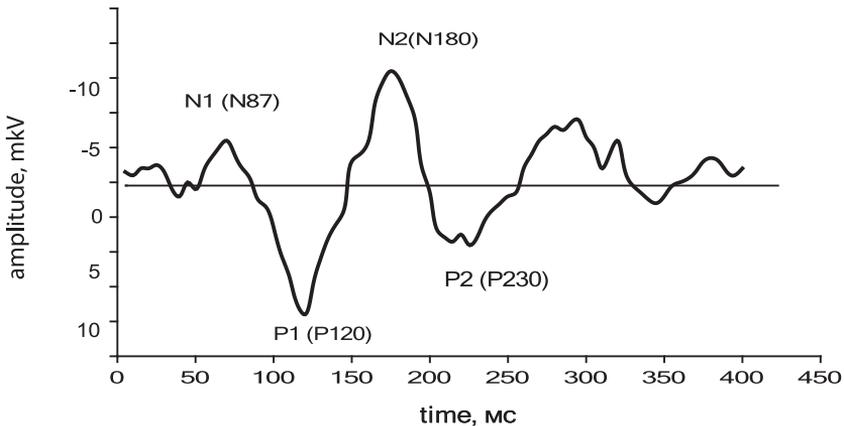


Рис. 2. Пример зрительного вызванного потенциала (ВП) человека на смену цветовых стимулов

По оси абсцисс отложена длительность записи, мс (time, мс) с момента смены (0, мс), а по оси ординат — амплитуда вызванного потенциала (ВП) в микровольтах (amplitude, мкV). N87, P120 и N180 — обозначения негативных (N) и позитивных (P) компонентов ВП разной латентности (цифры рядом с N и P), по которым определялась мера цветовых различий как разность значений амплитуд между двумя соседними пиками (межпиковая

амплитуда) или как пиковая амплитуда — разность амплитуд от пика до среднего уровня фона.

В работах Riggs & Sternheim (1969), Paulus et al. (1984) показано, что амплитуда пика N1 (N90) монотонно увеличивается с увеличением хроматического различия между стимулами, а амплитуда пика P1 (P120) также монотонно увеличивается с увеличением яркостного различия. В наших опытах мы регистрировали ВПР в затылочных (O1 и O2) и задневисочных (T5 и T6) отведениях (по системе 10/20) и получили более детальную информацию об этих компонентах (Измайлов и др., 1998б, 2003; Izmailov et al., 2005). Анализ связи пиковых и межпиковых амплитуд ВПР с изменением как хроматического различия между стимулами, так и ахроматического. Оказалось, что пиковая амплитуда компонента N1 высоко коррелирует с межпиковой амплитудой N1P1, и обе эти амплитуды жестко связаны как с хроматическим, так и с ахроматическим различием. Поэтому их нельзя рассматривать как специфические яркостные или цветовые компоненты. Их специфика состоит только в том, что они реагируют на изменение воздействия светового излучения, при этом во всех случаях, меняется ли спектральный состав излучения, или его интенсивность, или и то и другое одновременно. Обе эти амплитуды удовлетворяют метрическим аксиомам, и после анализа матриц попарных амплитуд методом многомерного шкалирования для обоих компонентов было получено цветовое пространство, во всех отношениях аналогичное тому, которое было получено на основе оценок субъективных различий (Измайлов, Соколов, 2006; Соколов, Незлина, 2006; Izmailov, Sokolov, 2004).

Наибольшую специфичность обнаруживает пиковая амплитуда P1 (P120). Но амплитуда этого компонента асимметрична (Измайлов и др., 1998б). При мгновенном увеличении яркостного различия она возрастает, причем независимо от длины волны. Но при обратном изменении яркости (декременте) амплитуда меняется незначительно. На этом основании мы полагаем, что этот компонент не связан с работой механизма цветового зрения, а, скорее всего, отражает работу механизмов, детектирующих пространственное и временное изменение интенсивности света в отдельных участках поля зрения, необходимое для восприятия формы, движения и локализации.

Амплитуды следующих компонентов ВПР монотонно связаны с конфигурационными различиями между стимулами, представляющими собой отдельную линию (Измайлов и др., 2004) или комбинацию нескольких линий (линейный паттерн) (Измайлов и др., 2000; Izmailov et al., 2005). Это относится к межпиковой амплитуде P1N2, амплитуде пика N2 и межпиковой амплитуде N2P2. Интересно, что при различении конфигураций (как простых — в виде отдельной линии, меняющейся по ориентации или длине, так и более сложных — в виде схематического лица или псевдослова, составленного случайным образом из букв) межпиковая амплитуда P1N2, коррелирует

с амплитудой пика N2 так же, как в энергетических компонентах пиковая амплитуда N1 коррелирует с межпиковой амплитудой N1P1 (Измайлов и др., 2000, 2004; Izmailov et al., 2005). В наших работах мы обычно анализируем межпиковые амплитуды, которые более устойчивы как по латенции, так и по амплитуде.

2.2. Анализ V-образных функций различения методом многомерного шкалирования

Серия V-образных функций, полученная при регистрации ВПР в ответ на замену n -стимулов, каждый из которых выполняет по очереди роль референта, дает квадратную матрицу значений амплитуд ВПР. Каждая строка этой матрицы представляет значения V-образной функции, полученной для соответствующего стимула, использованного в данной серии как референта (рис. 3 иллюстрирует процедуру получения матрицы различий на примере регистрации ВПР сетчатки, ЭРГ).

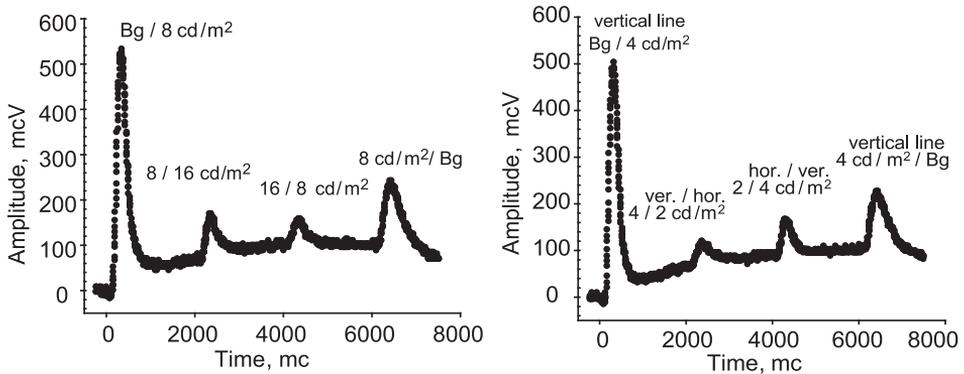


Рис. 3. Пример записи электроретинограммы (ЭРГ) лягушки на мгновенную смену световых стимулов

На рисунке представлены реакции сетчатки в ответ на включение-выключение (первый и четвертый пики ЭРГ) и на мгновенную смену референтного стимула (8 cd/m^2) тестовым (второй пик) и обратную смену тестового стимула (16 cd/m^2) референтным (третий пик). Слева график получен при стимуляции глаза лягушки однородным излучением (ахроматический стимул), а справа — когда референтным и тестовыми стимулами служили тонкие светлые горизонтальные (hor.) и вертикальные (ver.) линии на темном фоне. У каждого пика показаны значения яркости (cd/m^2) и ориентации стимулов. Интервалы между стимулами (включение, прямая и обратная замены, выключение) производили с интервалом в 2 с.

Оси абсцисс — время, мс (time, mc); ось ординат — амплитуда ЭРГ, мкВ (amplitude, mcV).

По главной диагонали этой матрицы располагаются значения, полученные при замене стимула на себя самого. Они характеризуют нулевое различие:

$$D_{ii} = D_{jj} = 0 \quad (1a)$$

и соответствуют значениям фоновой ЭЭГ, которая показывает уровень шума при регистрации ВПР. По обе стороны от главной диагонали матрицы располагаются значения, характеризующие реакции на попарную смену стимулов i и j . Эти данные позволяют проверить симметричность регистрируемых мер межстимульного различия:

$$D_{ij} = D_{ji}. \quad (1b)$$

Уравнения (1a) и (1b) дают возможность перейти от матрицы электрофизиологических мер различения стимулов к матрице действительных чисел, которая имеет нулевые элементы по главной диагонали и, соответственно, положительно полуопределена. Согласно теореме Янга и Хаусхольдера (Торгерсон, 1958; Измайлов, 1980; Терехина, 1986) это означает, что межстимульные различия соответствуют расстояниям между точками (стимулами), расположенными в действительном евклидовом пространстве. Размерность k этого пространства определяется числом положительных собственных значений матрицы скалярных произведений, вычисленной из исходной матрицы межстимульных расстояний. Факторизация матрицы скалярных произведений дает значения координат точки по каждой из k осей.

Поскольку k -мерное пространство точек-стимулов получено на основе только межточечных расстояний, оно произвольно относительно положения начала осей координат и их ортогонального вращения. Поэтому были разработаны разные варианты решения, фиксирующие эти два условия. Наибольшую известность получили алгоритмы, основанные на идеях Шепарда (Shepard, 1962) и Крускала (Kruskal, 1964a, b). Детальные обзоры этих методов на русском языке можно найти в работах Шепарда (1981), Измайлова и Михалевской (1983), Терехиной (1986), Дэйвисона (1988).

В наших работах применяются алгоритмы, основанные на сферической модели различения. Детальное описание этих алгоритмов приводится в работах (Измайлов, 1980; Измайлов и др., 1989). Качество окончательного решения ('goodness of fit') оценивается по нескольким параметрам. Размерность и метричность полученного пространства (степень соответствия межточечных расстояний исходным мерам межстимульных различий) оцениваются через коэффициент линейной корреляции Пирсона и «индекс стресса» Крускала. Сферичность конфигурации точек в пространстве оценивается коэффициентом вариации радиусов-векторов точек-стимулов.

V-образные функции позволяют выявить и измерить по отдельности вклады отдельных стимульных переменных в амплитуду компонента ВПР,

и тем самым решается как задача установления взаимосвязи между стимулом и нейронной сетью кодирования этого стимула, так и задача установления взаимосвязи между электрофизиологическими характеристиками нейронной сети и субъективными переменными, характеризующими зрительный образ стимула.

2.3. Вызванный потенциал различения яркости света

Если методология излагаемого в данном разделе подхода ориентирована на измерение больших, надпороговых цветовых различий, то теоретической основой подхода является сферическая модель различения цветовых стимулов. Стимулы — гомогенные излучения разного спектрального состава и яркости; бумажные выкраски разного цвета и светлоты, специфицированные в системе Манселла, или слова, обозначающие цвета, — представлены точками в евклидовом пространстве модели минимально возможной размерности так, что все межточечные расстояния прямо соотносятся с субъективными межстимульными различиями, полученными при оценке испытуемыми попарно предъявляемых стимулов. Рассмотрим результаты построения сферической модели различения стимулов, представляющих собой широкополосные излучения разной интенсивности, по данным ВПР человека, полученным на основе вышеизложенных методологических принципов (Измайлов и др., 1998).

В отличие от ЭРГ с довольно простой и хорошо определенной компонентной структурой ВП мозга имеет более сложный и трудно специфицируемый компонентный состав, существенно меняющийся в зависимости от места регистрации. Однако известно, что ранние и средние компоненты ВП (с латентным периодом до 300 мс), регистрируемые в области стриарной коры, связаны с цветовыми и яркостными характеристиками сигналов. В работах Зеки (Zeki et al., 1991; Zeki, Stutters, 2013) показано существование специфических цветовых нейронов также в затылочно-височной области коры (зоне V4). В наших опытах регистрировались ВПР в затылочной области левого и правого полушарий (O1 и O2), а также в задневисочной коре (T5 и T6) с референтными электродами A1, A2 и FZ. Все обозначения приводятся в соответствии с международной системой 10/20. Длительность записи для каждой смены стимулов в наших опытах была 400 мс с шагом 5 мс. До начала каждой смены в течение 60 мс записывалась фоновая ЭЭГ, и с момента смены запись продолжалась 340 мс. Запись проводилась в диапазоне частот 0,5–30 Гц. Детальное описание методики приведено в работе Измайлова с соавторами (1998).

На рис. 4 приведены типичные графики усредненных ВПР, полученных при замене референтного стимула яркостью 34 кд/м^2 тестовыми стимулами разной яркости. Толстой вертикальной линией отмечен момент смены

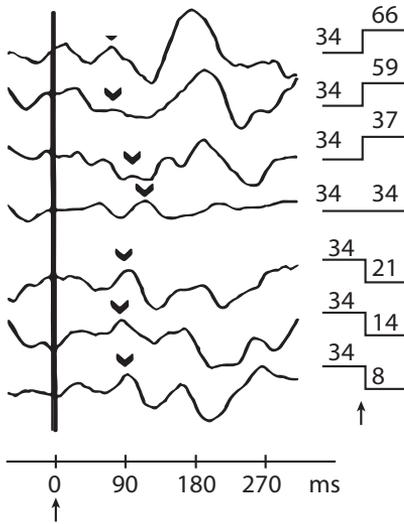


Рис. 4. Примеры усредненных ВПР, полученных при замене референтного стимула яркостью 34 кд/м² тестовыми стимулами разной яркости

ВПР записаны в левом затылочном отведении в ответ на попарную смену референтного стимула с яркостью 34 кд/м² стимулами разной яркости, например на смену стимула 34 кд/м² стимулом 66 кд/м² (верхняя запись). Для каждого ВПР справа показано соотношение яркостей референтного и тестового стимулов. Толстой вертикальной линией отмечен момент смены стимулов. Галочкой напротив каждого ВПР отмечена амплитуда компонента N87 с латентным периодом в диапазоне 80–90 мс. По оси абсцисс отложено время записи, ms, с указанием фонового участка ЭЭГ (60 ms) перед моментом замены. Частота оцифровки ВПР — 200 Гц. Описание см. в тексте

стимулов. Для каждого ВПР справа показано соотношение яркостей референтного и тестового стимулов.

Амплитуды компонент N87 и P120 измерялась в данной работе как разность значений от пика до точки *offset* (правое плечо каждого компонента). Галочка у каждого ВПР отмечает амплитуду компонента N87 с латентным периодом в диапазоне 80–90 мс. Видно, что при выравнивании яркостей тестового и референтного стимулов колебания амплитуды достаточно случайны, а при увеличении яркостного различия между тестовым и референтным стимулами форма ВПР становится более выраженной. При этом амплитуда соответствующих компонентов увеличивается, причем как для случая преобладания яркости тестового стимула, так и в обратном случае, когда яркость тестового стимула меньше яркости референтного стимула.

На рис. 5 показана V-образная функция, построенная по межпиковым амплитудам ВПР N87–P120, зарегистрированным у одного из испытуемых в отведении O2. Она сравнивается с субъективными оценками различий аналогично данным, приведенным на рис. 3, а для ЭРГ лягушки. По таким функциям, полученным для каждого из *n*-стимулов, используемых как референтные, была получена матрица попарных различий, которая анализировалась методом многомерного шкалирования.

Вправо от значения референтного стимула на оси абсцисс (отмечено стрелкой) смена референтного стимула происходит на более яркий тестовый, а слева — смена референтного на менее яркий тестовый. Обозначения осей см. на рисунке.

На рис. 6 приводится пространство различения яркостей, полученное методом многомерного шкалирования для затылочного и задневисочного отделов левого полушария зрительной коры человека.

Рис. 5. V-образные функции для амплитуд ВПР и субъективных оценок различия по яркости между стимулами

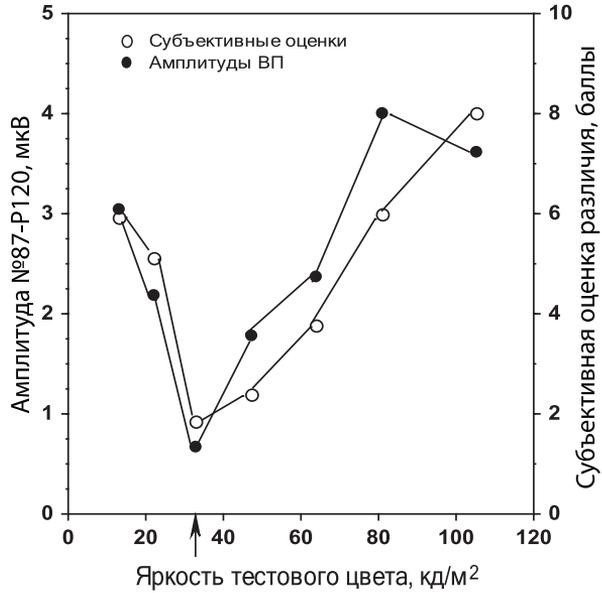
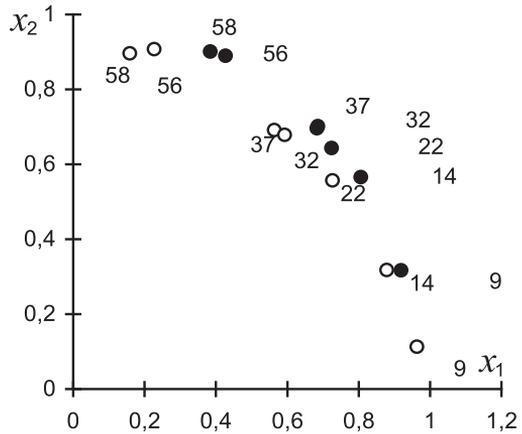


Рис. 6. Конфигурация точек-стимулов в двумерном пространстве различения яркостей, полученном в результате анализа амплитуд ВПР человека методом метрического многомерного шкалирования

Рядом с точками указаны значения яркости стимулов в кд/м² (описание см. в тексте)



Конфигурация точек-стимулов на плоскости имеет криволинейную траекторию с монотонным увеличением угловой координаты точки в зависимости от яркости стимулов. Это хорошо согласуется с данными субъективных оценок, приведенными на рис. 15 и 16 в главе I-1. Функции декартовых координат точек-стимулов на плоскости x_1x_2 в зависимости от яркости стимулов, показанные на рис. 7, хорошо согласуются с данными активности ON- и OFF-клеток зрительной коры кошки, полученными в работе Poggio (1969), и функциями декартовых координат, рассчитанными по данным психофизических экспериментов в работе Izmailov, Sokolov (1991) (см. рис. 12 к главе I-1).

Эти графики характеризуют косинусную x_1 и синусную x_2 функции, выражающие в сферической модели С.В.Фомина с соавторами (1979)

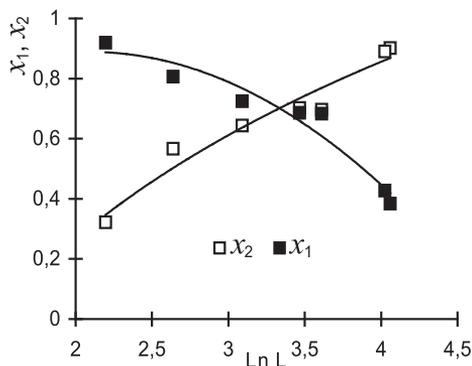


Рис. 7. Графики зависимости декартовых координат двумерного пространства различения яркостей (рис. 6) от яркости тестового стимула

активность двух каналов зрительной системы, кодирующих интенсивность стимулов двумерным векторным кодом (подробнее см. текст). По оси абсцисс — яркость стимула ($\ln L$), по оси ординат — значения координат x_1 и x_2 точек-стимулов разной яркости в двумерном пространстве модели.

Приведенные на рис. 6 и 7 данные показывают, что амплитуда вызванного потенциала различения прямо связана с величиной субъективно воспринимаемого яркостного различия между стимулами, и колебания ВПР определяются активностью двух типов нейронов зрительной коры, которые составляют двухканальную нейронную сеть различения локальных временных изменений интенсивности света.

Раздел 3. Различение яркости в зрительной коре человека и сетчатке лягушки: сравнительный анализ

Рассмотренные выше данные касались зрительных систем высших позвоночных — кошки и человека, расположенных по эволюционному дереву достаточно далеко друг от друга и тем не менее обнаруживающих кардинальное сходство такой зрительной функции, как различение локальных изменений интенсивности света. Рассмотрим с этой точки зрения результаты построения сферической модели различения стимулов, представляющих собой широкополосные излучения разной интенсивности по данным ЭРГ лягушки, полученным на основе вышеизложенных методологических принципов (Измайлов и др., 2006; см. также главу I-1).

В опытах использовалось четыре группы монохромных стимулов: красного, зеленого, синего и белого цветов, которые менялись по десяти значениям яркости. В результате опытов для каждой группы стимулов была получена матрица амплитуд ЭРГ-ответов на попарные различия между стимулами. По этим данным метрическим методом многомерного шкалирования была построена геометрическая модель, в которой десять монохромных стимулов были представлены точками в евклидовом пространстве так, чтобы все межточечные расстояния были прямо пропорциональны амплитудам ЭРГ. Результаты анализа показали, что для всех четырех групп

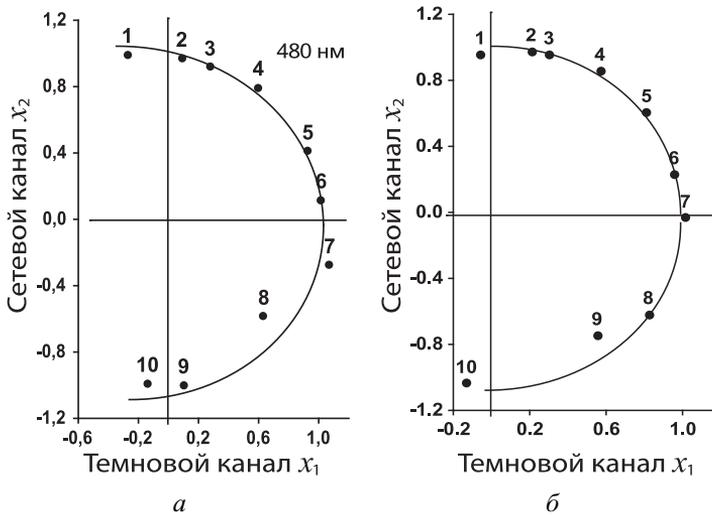


Рис. 8. Конфигурация десяти точек-стимулов в двумерном пространстве различия яркостей, полученном на основе анализа методом многомерного шкалирования матриц амплитуд b -волны ЭРГ лягушки, регистрируемой в ответ на мгновенную смену стимула одной яркости на стимул другой яркости

a — серия опытов, где все 10 стимулов были синего цвета (доминантная длина волны стимулов 480 нм), яркость которых варьировала от $0,1 \text{ кд/м}^2$ (точка № 10 на рисунке) до 7 кд/м^2 (точка № 1); b — Серия опытов, где все стимулы были белого цвета, яркость которых варьировала от $0,05 \text{ кд/м}^2$ (точка № 10 на рисунке) до 70 кд/м^2 (точка № 1). По оси абсцисс — значения x_1 координат точек-стимулов, по оси ординат — значения x_2 координат точек-стимулов в двумерной модели. Описание см. в тексте

данных такое соответствие можно получить только в том случае, если точки, представляющие стимулы разной яркости, располагаются в двумерном евклидовом пространстве. При этом точки в каждой из четырех групп стимулов образуют на евклидовой плоскости гладкую кривую, которая является частью окружности. На рис. 8 приводятся два графика, представляющих конфигурацию точек-стимулов синего цвета от $0,1 \text{ кд/м}^2$ до 7 кд/м^2 (слева) и белого цвета (справа) от минимальной яркости $0,05 \text{ кд/м}^2$ до максимальной 70 кд/м^2 . Несмотря на то, что диапазон яркостей для двух экспериментальных условий различается на порядок, стимулы образуют в пространстве идентичные траектории. Это связано с тем, что зрительная система осуществляет различение яркостей не по абсолютным значениям интенсивности стимулов, а по отношению к уровню адаптации сетчатки. Уровень адаптации сетчатки выполняет функцию нормирования для множества локальных значений яркости в пространственном или временном зрительном поле. Сравнение конфигураций точек-стимулов на рис. 6 и 8 показывает полное топологическое совпадение результатов различения человеческого зрения и зрения лягушки. Аналогичное совпадение обнаруживается

и при анализе метрических характеристик этих пространств (Измайлов и др., 2006).

Это означает, что система уравнений (6) и (7) в главе I-1, характеризующая различие яркостей зрительной системой человека, является справедливой и для зрительной системы лягушки. На рис. 9 приводятся функции воспринимаемой яркости, которые рассчитаны на основе сферических моделей различения, построенных отдельно для человека и лягушки (см. уравнение (8) в главе I-1).

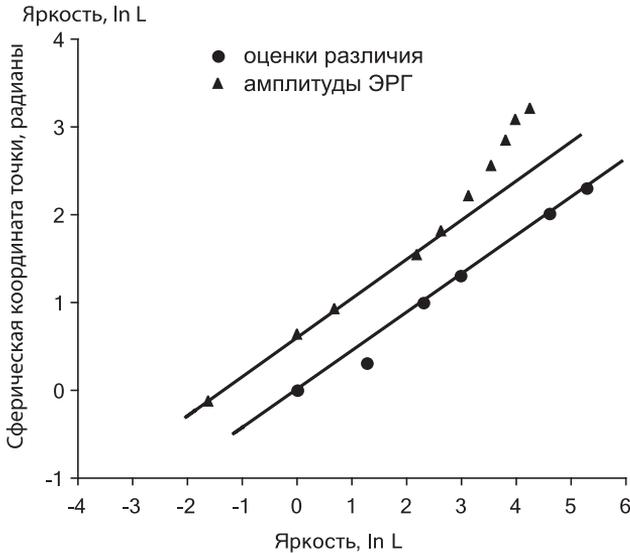


Рис. 9. Функции воспринимаемой яркости, выведенные из сферической модели ахроматического зрения человека и лягушки (Измайлов и др., 2006)

По оси абсцисс отложена яркость стимулов в логарифмической шкале ($\ln L$), а по оси ординат — сферическая координата точки-стимула, измеренная как угол между отрицательным направлением оси x_2 и радиусом-вектором точки-стимула (радианы). Остальные обозначения на рисунке. Описание см. в тексте

В обоих случаях эти зависимости выражаются логарифмическими функциями, отличающимися только константными коэффициентами. Поскольку пространство различения световых стимулов по данным ЭРГ лягушки по своим топологическим и метрическим характеристикам совпадает с аналогичным пространством, полученным на основе анализа оценок, сделанных человеком, можно сделать вывод, что сетчаточные механизмы ахроматического зрения лягушки идентичны корковым механизмам ахроматического зрения человека.

Приведенные выше данные позволяют рассматривать ахроматическое зрение лягушки в терминах двухканальной сети из нейроподобных элементов — аналогично тому, как это было сделано при исследовании ахроматического зрения человека психофизическими методами оценки субъективных различий и методом регистрации корковых вызванных потенциалов различения.

Таким образом, данные электрической активности сетчатки лягушки и коры головного мозга человека подтверждают справедливость положения о двухканальном механизме нейрофизиологического кодирования стимулов

в зрительной системе (который представлен в сферической модели различения зрительных стимулов системой декартовых координат) и механизме декодирования нейрофизиологического кода в перцептивную характеристику зрительного образа, которая представлена сферической координатой точки стимула. Рассмотрим далее, насколько это утверждение справедливо для хроматических характеристик зрения.

Раздел 4. Пространство равноярких цветов, построенное по данным ВПР человека и по данным ЭРГ лягушки

Выше мы показали, что ахроматическое зрение человека осуществляется тем же двухканальным механизмом различения стимулов, что и лягушки — животного со значительно более примитивным устройством зрительной системы. Ниже мы рассмотрим то, насколько этот вывод справедлив для механизмов хроматического зрения, осуществляющего различение стимулов по их спектральному составу. Можно ли вывести базисный механизм хроматического зрения, основываясь на активности зрительной коры человека и сетчатки лягушки?

Рассмотренные выше работы Riggs et al. (1969) и Paulus et al. (1984) предоставляют аргументы в пользу возможности построить пространство различения для равноярких цветов по амплитудам вызванных потенциалов, зарегистрированных на мгновенную смену цветовых стимулов, аналогично тому, как это делается по психофизическим данным субъективных оценок цветоразличения. Проверка этой возможности с целью сопоставления цветового пространства, основанного на субъективных оценках, с пространством, основанным на вызванных потенциалах коры головного мозга и на потенциалах сетчатки (ЭРГ) лягушки, является основным содержанием данного раздела. Кроме того, процедура построения цветового пространства по амплитудам ВПР позволит более точно ответить на вопросы, касающиеся цветовой спецификации компонентного состава ВПР и локализации цветовых ВПР по отведениям.

В опытах, результаты которых здесь рассматриваются, стимулами служили 12 однородных световых вспышек экрана монитора с разным спектральным составом, засвечивающие всю сетчатку испытуемого (Измайлов и др., 2003; Izmailov, Sokolov, 2004). Спецификация стимулов в системе МКО-31 приведена в табл. 1. Пять из них (красный, желтый, зеленый, синий и белый) варьировались по яркости для получения V-образной функции (см. описание к рис. 5), по минимуму которой устанавливался равнояркостный уровень для этих цветов. Остальные цвета подравнивались испытуемыми к уровню яркости белого цвета методом гетерохроматического подравнивания.

На рис. 10 показаны примеры усредненных ВПР на цветовые различия для оценки симметричности цветовых различий в зависимости от порядка

Таблица 1

Координаты цветности и фотометрическая яркость стимулов, использованных в психофизических экспериментах и в опытах с регистрацией зрительных вызванных потенциалов. Названия цветовых стимулов отражают состав смеси первичных цветов монитора, использованных для их генерации

Название цвета	Хроматические координаты (МКО-31)		Яркость, кд/м ²	Эквивалентная длина волны, нм
	<i>x</i>	<i>y</i>		
Красный	0,612	0,342	14	610
Красно-желтый	0,552	0,403	15	590
Желтый	0,484	0,446	14	580
Желто-зеленый	0,400	0,506	13	565
Зелено-желтый	0,306	0,575	14	550
Зеленый	0,259	0,397	13	515
Зеленый-синий	0,227	0,291	14	485
Сине-зеленый	0,204	0,198	11	475
Синий	0,153	0,068	12	470
Сине-красный	0,223	0,114	14	450
Красно-синий	0,371	0,182	13	—
Белый	0,299	0,295	13	—

предъявления референтного и тестового стимулов в паре. Левый столбец представляет ВПР при смене референтного стимула тестовым, а средний — наоборот, при смене тестового стимула референтным. Хорошо видно, что и в затылочном, и в височном отведениях ВПР меняются довольно симметрично. В правом столбце на рис. 10 эти же данные приводятся после усреднения по обоим предъявлениям.

По оси абсцисс — время записи (200 мс), начиная с момента замены (0 мс); по оси ординат — амплитуда ЗВПР (мкВ). Левый столбец представляет записи для условия, когда референтный стимул сменялся тестовым, варьирующим от оранжевого до зеленого. Средний столбец представляет обратный порядок смены тех же стимулов. Эти данные позволяют оценить симметричность ЗВПР. Исходя из предположения о симметричности, производится усреднение данных по левому и среднему столбцам. Результаты усреднения приведены в правом столбце. Верхняя часть рисунка характеризует затылочную область коры (отведение О1), а нижняя часть — задне-височную (отведение Т5).

По усредненным и симметризованным значениям амплитуд были получены для каждого ВП три треугольные матрицы цветовых различий: для

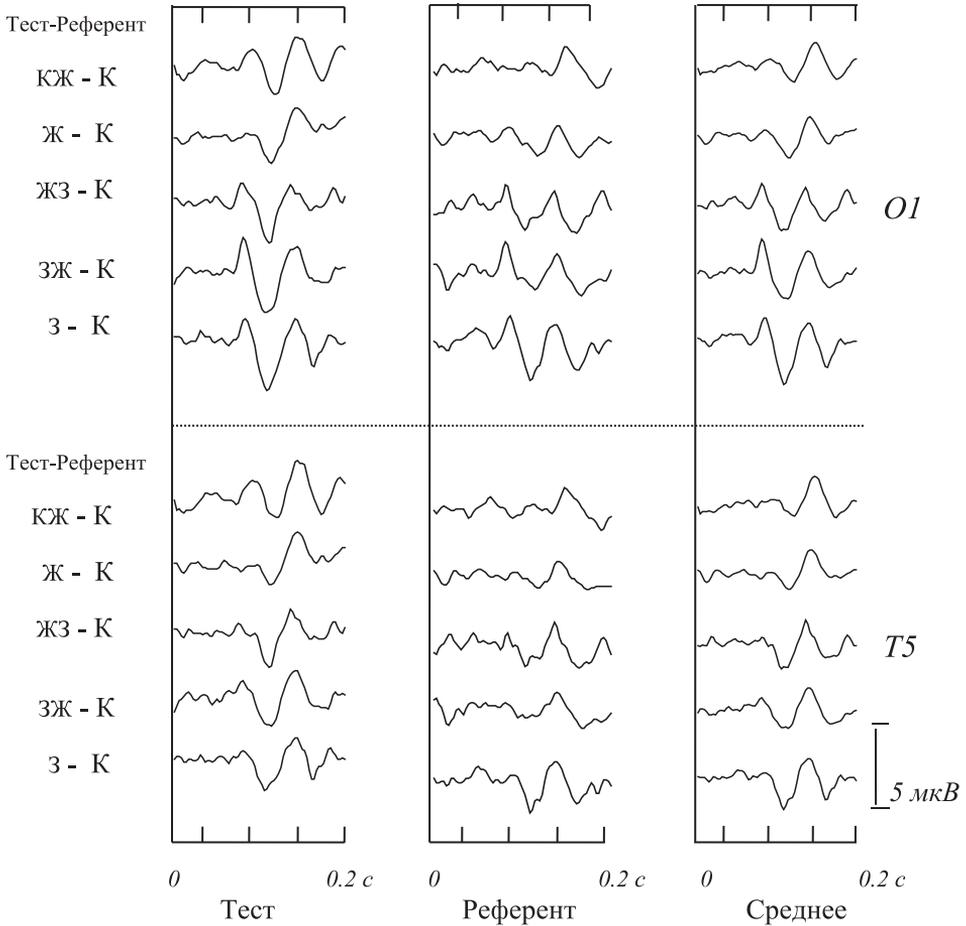


Рис. 10. Примеры усредненных зрительных ВПР на цветовые различия для оценки симметричности цветовых различий в зависимости от порядка предъявления референтного и тестового стимулов в паре

пиковой амплитуды N87, межпиковой амплитуды N87–P120 и межпиковой амплитуды P120–N180. Эти матрицы вычислялись для каждого из четырех отведений — затылочных O1, O2 и височных T5, T6. Для сравнения с данными вызванных потенциалов у этого испытуемого использовалась аналогичная треугольная матрица субъективных оценок цветовых различий, полученная при оценке различий между этими же стимулами.

Каждая матрица анализировалась методом неметрического многомерного шкалирования по алгоритму Крускала аналогично тому, как это делали для данных субъективных оценок (см. главу I-1). В результате анализа для каждой матрицы различий были получены координаты цветовых точек в трехмерном евклидовом пространстве. Минимальную размерность цветового пространства также определяли по аналогии с данными субъективных

оценок на основе коэффициента корреляции и индекса стресса (Измайлов и др., 1989).

На рис. 11 показаны расположения цветowych точек на хроматической плоскости цветового пространства, основанные на субъективных оценках цветowych различий и измерениях амплитуды пика N87 в отведении O1 соответственно, а на рис. 12 — по данным межпиковых амплитуд N87–P120 и P120–N180 (также для отведения O1) соответственно.

На рис. 11, *a* цветовойе пространство построено по данным субъективных оценок цветowych различий. Обозначения на рисунке. На рис. 11, *b* цветовойе пространство построено по амплитудам компонента N87 (отведение O1). Оси x_1 и x_2 характеризуют цветоопонетные каналы зрительной системы. Круговая последовательность цветowych точек на обоих графиках соответствует последовательности цветowych тонов на круге Ньютона. Основные цвета (красный, желтый, зеленый и синий) расположены на осях координат в полном соответствии с цветоопонентной характеристикой зрения. Белый цвет и другие малонасыщенные цвета (сине-зеленые и красно-синие) расположены внутри цветowego круга. Это позволяет сделать однозначный вывод о полном соответствии цветowego пространства, основанного на данных амплитуды компонента N87, субъективному цветовойе пространству.

На графике рис. 11, *b* расположение цветowych точек на хроматической плоскости полностью согласуется с цветowym кругом Ньютона, и с расположением этих же точек, основанном на субъективных оценках воспринимаемых цветowych различий (рис. 11, *a*). Оси x_1 и x_2 характеризуют цветоопонетные каналы зрительной системы. Основные цвета (красный, желтый, зеленый и синий) расположены на осях координат в полном соответствии с цветоопонентной характеристикой зрения. Белый цвет и другие малонасыщенные цвета (сине-зеленые и красно-синие) расположены внутри цветowego круга. Это позволяет сделать однозначный вывод о полном соответствии цветowego пространства, основанного на данных амплитуды компонента N87, субъективному цветовойе пространству. Совершенно аналогичная картина наблюдается и на графике, представляющем проекции цветowych точек на плоскость x_1x_2 трехмерного пространства (рис. 12, *a*), построенного по межпиковым амплитудам N87–P120. Круговая последовательность цветowych точек здесь также соответствует последовательности цветowych тонов на круге Ньютона. Это позволяет сделать аналогичный вывод, что межпиковая амплитуда компонентов N87–P120 также отражает информацию о цветowych различиях, как и амплитуды компонента N87.

Наблюдаемые расхождения носят локальный характер и не влияют на основные характеристики цветowego пространства. Так, например, для данных амплитуды N87 на рис. 11, *a* видно сгущение менее насыщенных цветowych смесей вокруг белого цвета в области центра хроматической

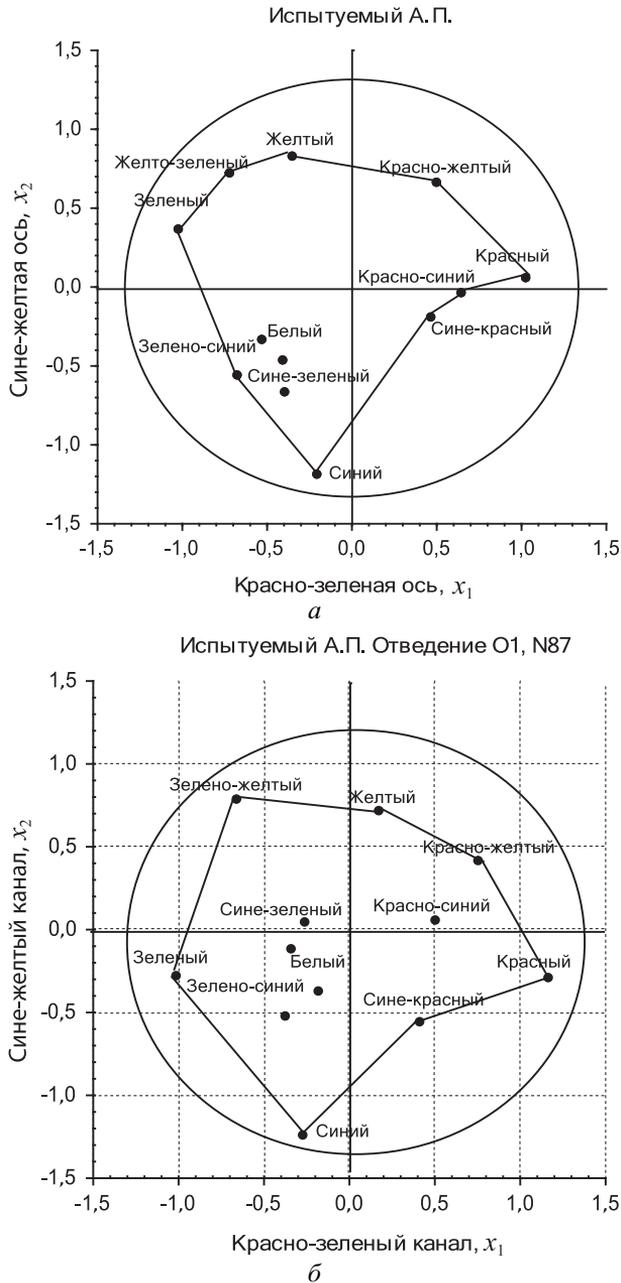


Рис. 11. Проекция равноярких цветовых стимулов на хроматическую плоскость x_1x_2 трехмерных цветовых пространств человека, построенных отдельно по субъективным оценкам цветовых различий и измерениям амплитуды пика N87 в отведении О1

плоскости, тогда как данные межпиковой амплитуды N87–P120 (рис. 12, *а*) показывают большую дифференциацию всех цветов, как близких к спектральным, так и малонасыщенных, полученных их смешением.

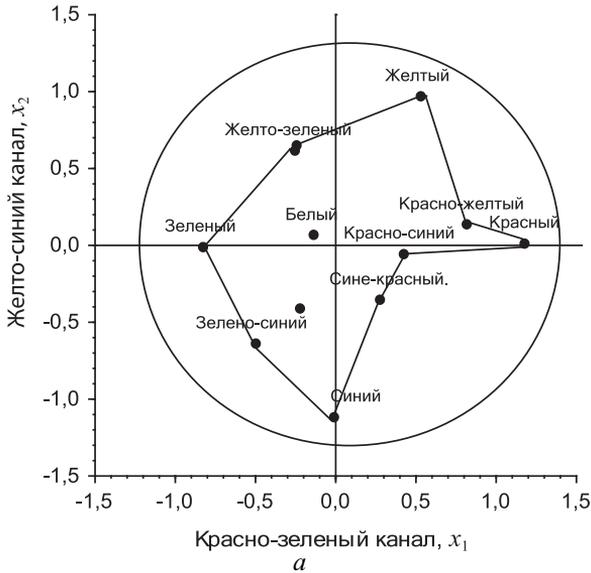
Обсуждение этих локальных различий в расположении цветовых точек на хроматической плоскости выходит за рамки данной работы, поскольку они могут быть вызваны как влиянием случайных ошибок измерений, так и влиянием работы разных нейронных сетей. Как известно, амплитуда компонента N87 отражает в значительной степени вклад аксонов клеток наружного колленчатого тела (Paulus и др., 1984; Padmos, Van Norren, 1975), тогда как более поздняя по латенции межпиковая амплитуда N87–P120 может отражать влияние не только клеток четвертого слоя стриарной коры, занятых первичной обработкой излучения по его спектральному составу, но и других клеток, которые анализируют цвет по тону, насыщенности и светлоте (Valois, Valois, 1975; Zeki, 1980; Zrenner, 1983). Поскольку при той точности измерений, которая характеризует настоящую работу, развести эти две гипотезы невозможно, мы оставляем этот вопрос открытым.

Совершенно другая картина получается, когда в качестве меры цветовых различий используется следующая межпиковая амплитуда ВПР — P120–N180 (рис. 12, *б*). Из табл. 2 видно, что формальные характеристики пространства, полученного для этой матрицы амплитуд (индекс стресса и коэффициент корреляции), не хуже, чем для амплитуды N87 или N87–P120 в предыдущих случаях.

На рис. 12, *а* пространство построено по межпиковым амплитудам N87–P120. Обозначения на рисунке. На рис. 12, *б* пространство построено по межпиковым амплитудам P120–N180 (отведение O1). На первом графике круговая последовательность цветовых точек также соответствует последовательности цветовых тонов на круге Ньютона. Это позволяет сделать однозначный вывод, что межпиковая амплитуда компонентов N87–P120 так же отражает информацию о цветовых различиях, как и амплитуды компонента N87. В то же время расположение цветовых точек на рис. 12, *б* не соответствует содержательным характеристикам цветового пространства. Хорошо видно, что точки расположены совершенно независимо от цветовых характеристик стимулов. Это означает, что амплитуда P120–N180 не содержит информации о цветовых различиях.

В то же время здесь значительно ухудшается формальный показатель сферичности (коэффициент вариативности увеличивается до 28%). Это означает, что амплитуды матрицы P120–N180 могут интерпретироваться как межточечные расстояния в евклидовом пространстве, но точки этого пространства не располагаются на сфере. С точки зрения сферической модели цветового зрения, это показатель того, что данное пространство не является цветовым. Это отражается и в конфигурации точек, приведенной на плоскости тех же осей координат x_1x_2 , что и для предыдущих случаев

Испытуемый А. П.
Отведение О1, N87–P120



Испытуемый А. П.
Отведение О1, P120–N180

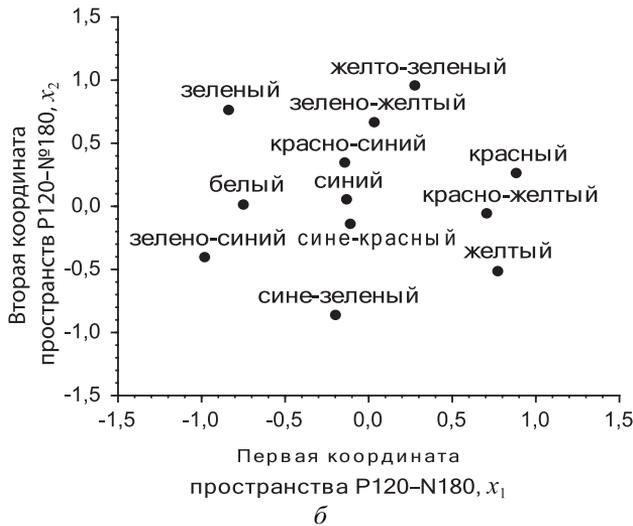


Рис. 12. Проекция равноярких цветовых стимулов на плоскость x_1x_2 трехмерных цветовых пространств человека, построенных отдельно по межпиковым амплитудам N87–P120 и межпиковым амплитудам P120–N180 (отведение О1)

Пояснения см. в тексте

Таблица 2

Показатели, по которым оценивались сферичность и размерность цветового пространства, восстанавливаемого или на основе амплитуд разных компонентов зрительных ВП, записанных на попарную замену одних и тех же цветовых стимулов в затылочной (O1) и височной (T5) областях коры, или же на основе субъективных оценок попарных различий между цветовыми стимулами (последний столбец)

Компоненты ВП	Меры цветовых различий						Оценки различий
	Амплитуда N87		Межпиковая амплитуда				
			N87–P120		P120–N180		
Отведения	O1	T5	O1	T5	O1	T5	
Средний радиус сферы	2,6	1,8	4,0	2,9	4,4	2,7	0,98
Стандартное отклонение.	0,44	0,32	0,64	0,51	0,96	0,76	0,12
Коэффициент вариации, %	16	19	15	18	22	28	12
Стресс	0,09	0,11	0,09	0,10	0,09	0,10	0,05
Коэффициент корреляции	0,87	0,85	0,89	0,87	0,89	0,86	0,93

(рис. 12, б). Хорошо видно, что точки, представляющие стимулы, располагаются на плоскости x_1x_2 не в соответствии с цветовым кругом Ньютона, а в значительной степени произвольно. В центре плоскости расположены синий цвет и смеси синего с красным. По горизонтальной оси, которая в цветовом пространстве представляет красно-зеленую оппонентность, в максимально положительном направлении расположены не только красный, но и желтый, и оранжевый, при этом в вертикальном направлении, которое характеризует в цветовом пространстве сине-желтую оппонентность, эти цветовые точки расположены прямо противоположным образом этой цветооппонентной характеристике пространства. Таким образом, можно утверждать, что первые две координаты данного пространства не являются образующими цветового тона, как этого требует цветовое пространство.

То же самое можно сказать и о цветовой насыщенности. В цветовом пространстве на хроматической плоскости белый цвет располагается вблизи центра плоскости, в зависимости от степени своей чистоты, а все остальные цвета радиально удаляются от начала осей координат в соответствии с возрастанием насыщенности цвета. Такое расположение цветовых точек хорошо видно на рис. 11, б и 12, а. Красный, синий и зеленый как первичные цвета монитора имеют максимальную насыщенность, и они распола-

гаются далеко от центра хроматической плоскости x_1x_2 , а белый и другие попарные смеси первичных цветов по законам цветового смешения всегда имеют меньшую насыщенность, чем исходные (Измайлов и др., 1989), и они располагаются ближе к центру плоскости. На рис. 12, б это условие также нарушается не только в количественном выражении, но и в качественном. Белый и синий цвета здесь расположены прямо противоположным образом, чем это должно быть по их насыщенности, и здесь можно обнаружить много других противоречий цветовой насыщенности стимулов, которые представлены точками на данной плоскости. Таким образом, расположение стимулов на этой плоскости не согласуется также и с цветовой насыщенностью. Всё вышесказанное позволяет заключить, что межпиковая амплитуда P120–N180 не содержит в себе информации о цветовых различиях между стимулами.

Совершенно аналогичные результаты показывают расчеты, основанные на амплитудах ВПР, зарегистрированных в задневисочных отведениях T5 и T6 левого и правого полушарий мозга соответственно (Измайлов и др., 2003б). Здесь также пиковая амплитуда N87 и межпиковая амплитуда N87–P120 содержат полную информацию о цветовых различиях, тогда как более поздний компонент P120–N180 с цветоразличением уже не связан.

Рассмотрим теперь вопрос о том, насколько соотносятся с приведенными выше данными результаты, полученные путем регистрации ЭРГ лягушки в ответ на мгновенную смену стимулов разного спектрального состава (Зимачев и др., 1986, 1991; Riggs, Sternheim, 1969). Необходимым условием строения зрительной системы, позволяющим анализ спектрального состава света, является наличие в сетчатке нескольких (по крайней мере, двух) фоторецепторов, отличающихся друг от друга максимумом функций спектральной чувствительности. Морфологические исследования свидетельствуют о том, что сетчатка лягушки характеризуется существенным разнообразием типологии фоторецепторов (Donner, Reuter, 1976; Liebman, Entine, 1968). Кроме палочковых рецепторов с максимумами спектральной чувствительности в коротковолновой области спектра (432 и 502 нм) здесь обнаружены колбочковые фоторецепторы с максимумами спектральной чувствительности в средневолновой области спектра (502 и 575 нм). Однако из факта наличия разных фоторецепторов, что является необходимым условием цветового зрения, не следует определенных выводов о системе цветоразличения, которое в значительной степени зависит от устройства связей фоторецепторов с пострецепторными клетками сетчатки, что в терминах сферической модели различения стимулов обозначается как каналы-преддетекторы зрительной системы.

В табл. 3 приведена матрица амплитуд b -волны ЭРГ, зарегистрированных в ответ на мгновенную смену равноярких световых излучений разного спектрального состава (Зимачев и др., 1991).

Таблица 3

Матрица амплитуд b -волны ЭРГ лягушки, регистрируемой на смену цветовых стимулов. Цветовой код стимула представляет соотношение основных цветов R, G, B в смеси. Названия цветов даны с точки зрения человеческого восприятия. Трехбуквенный код представляет малонасыщенные цвета с доминированием цветового тона, обозначенного первой буквой

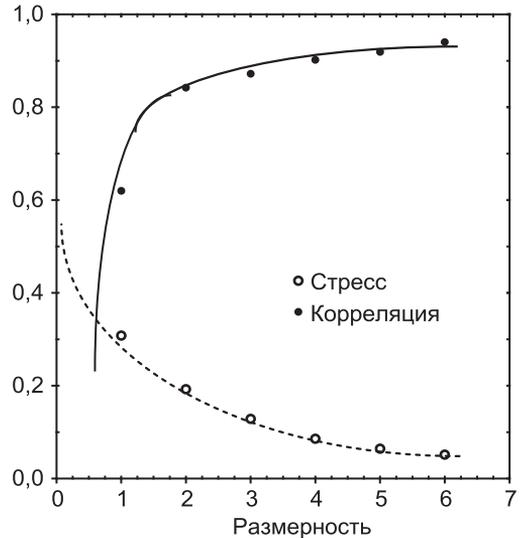
Цветовые названия	Код стимула	№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Красный	R	1		83	55	40	45	50	50	65	60	65	25	30	50
Синий	B	2			65	45	30	25	20	40	40	50	60	65	55
Зеленый	G	3				20	80	70	60	50	30	40	35	25	35
Белый	GRB	4					60	50	50	60	40	30	40	30	25
Малиновый	BR	5						40	30	40	70	60	55	60	40
Пурпурный	RB	6							30	20	80	40	40	50	30
	RBG	7								20	20	20	20	30	30
	BGR	8									40	20	35	40	30
Зелено-синий	GB	9										30	45	50	30
Голубой	BG	10											30	50	30
Оранжевый	RG	11												10	20
Желтый	GR	12													35
	RGB	13													

Выравнивание стимулов по яркости производилось путем определения минимума V-образной яркостной функции для каждой пары цветов (Зимацев и др., 1986, 1991; Shapley, 1990). Каждый элемент матрицы есть среднее по трем полученным минимумам для одной и той же пары стимулов. Стимулы в табл. 3 обозначены буквами R, G и B в соответствии с вкладом каждого из трех основных цветов монитора. Использование одной буквы обозначает данный стимул как чистый красный (R), синий (B) или зеленый (G) (с точки зрения человека). Парные буквы обозначают смесь двух основных цветов с доминированием цвета, обозначенного первой буквой. Например, GR обозначает, что данный стимул состоит из основных (G) и (B) стимулов и выглядит для человека как зеленовато-желтый, а RG обозначает смесь основных красного (R) и зеленого (G), и он выглядит для человека как желто-оранжевый цвет. Трехбуквенные обозначения представляют смеси трех основных цветов также с доминированием цвета в соответствии с порядком букв в обозначении стимула.

В результате многомерного шкалирования этой матрицы были вычислены значения индекса стресса и коэффициента корреляции, которые характеризуют соответственно степень расхождения и степень сходства между исходной матрицей амплитуд и межточечными расстояниями, представляющими данные амплитуды в евклидовом пространстве разной размерности. Графики этих показателей на рис. 13 показывают, что основной вклад приходится на первые два измерения, далее с увеличением размерности пространства оба показателя меняются незначительно.

Рис. 13. Значения индекса стресса и коэффициента корреляции, характеризующие степень расхождения и степень сходства между значениями исходной матрицы амплитуд ЭРГ лягушки и расстояния между точками, представляющими стимулы в евклидовом пространстве разной размерности

Параметры равновяких стимулов указаны в табл. 3. Обозначения см. на рисунке. Обсуждение см. в тексте



Особенно четко это видно по значениям коэффициента корреляции. Это позволяет предположить, что сетчатка лягушки, аналогично зрительной системе человека, содержит два канала, ответственных за анализ спектрального состава светового излучения. Такое предположение подтверждается данными на рис. 14, *a*, где приведены проекции цветowych точек-стимулов на плоскость первых двух координат полученного пространства.

На рис. 14, *a* цветowe точки располагаются в полном соответствии с хроматической диаграммой трихроматического зрения человека и других позвоночных (Wyszecki, Stiles, 1983; Измайлов и др., 1989). Для сравнения можно обратиться к рис. 15, *a*, который представляет проекцию этих же цветowych стимулов на хроматическую плоскость цветowego пространства человека, основанного на оценках цветowych различий (Izmailov, 1982).

Основные цвета образуют на плоскости треугольник с максимально удаленными друг от друга вершинами, что свидетельствует о явном различии их сетчаткой лягушки. Все попарные смеси расположены в полном соответствии с их композицией из основных цветов, что также свидетельствует о явно трихроматическом устройстве сетчатки лягушки. Положение

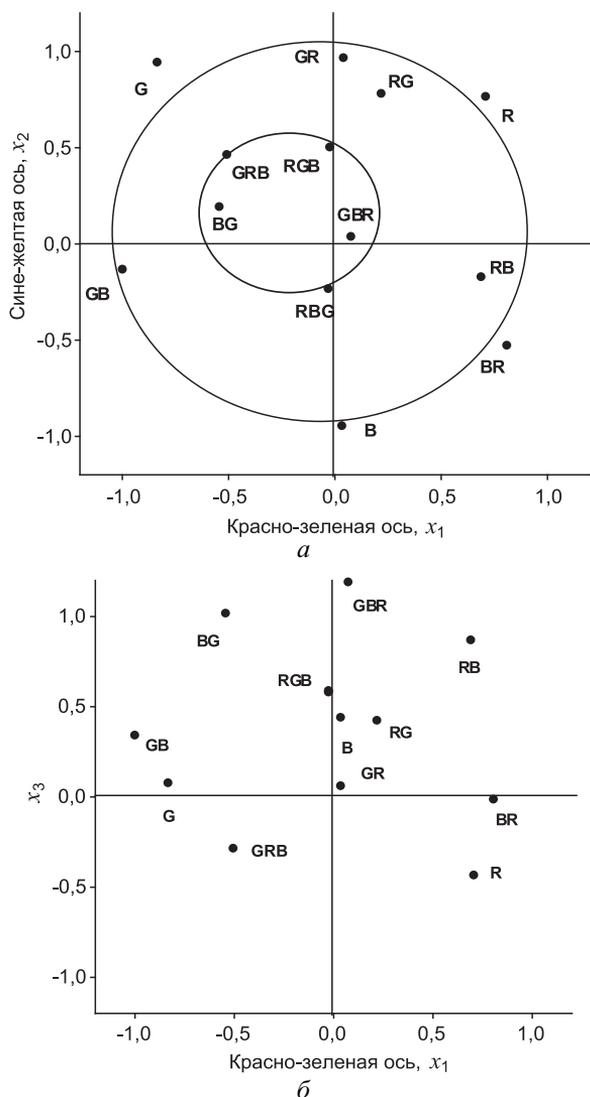


Рис. 14. Цветовое пространство лягушки, построенное по амплитудам b -волны электроретинограммы, регистрируемой в ответ на мгновенную смену равноярких излучений разного спектрального состава

a — проекция равноярких цветовых стимулов на координатную плоскость x_1x_2 сферической модели, оси которой отражают вклады в цветоразличение цветоопponentных каналов сетчатки лягушки; b — проекция равноярких цветовых стимулов на координатную плоскость x_3x_4 модели, оси которой отражают специфические особенности участия ахроматических каналов сетчатки лягушки в процессах различения равноярких цветов и насыщенности.

Параметры стимула указаны в табл. 3. Обозначения см. на рисунке. Обсуждение см. в тексте

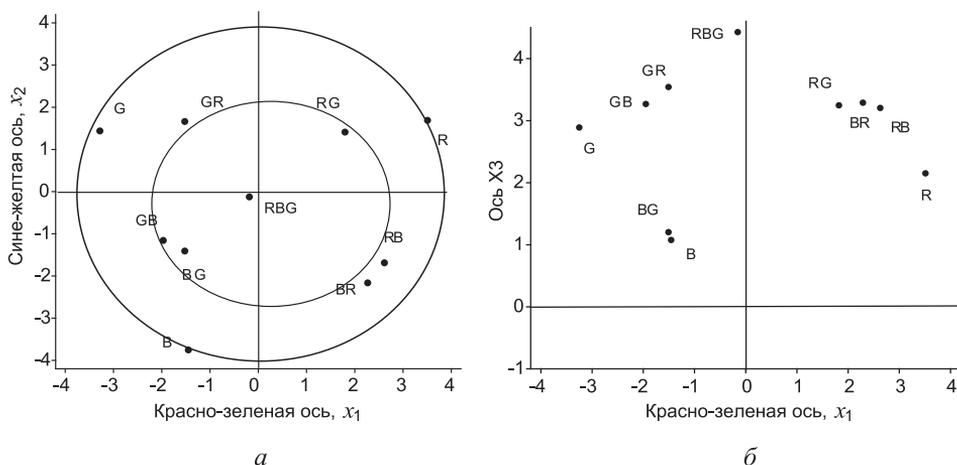


Рис. 15. Трехмерное цветовое пространство человека, построенное на основе субъективных оценок различий между теми же спектральными стимулами, которые использовались в опытах на лягушке (рис. 13–14), но выравненными по яркости для глаза человека

a — проекция цветных стимулов на плоскость двух первых координат пространства x_1x_2 , характеризующих цветоопponentные каналы трихроматического зрения; *б* — проекция тех же цветных стимулов на плоскость координат x_1x_3 пространства, характеризующую насыщенность цвета. Параметры стимула указаны в табл. 3. Обозначения см. на рисунке. Обсуждение см. в тексте

точек-стимулов, составленных из всех трех основных цветов, в центральной области системы координат также согласуется с типичным трихроматическим зрением, поскольку такие смеси образуют малонасыщенные белесые цвета, которые в нормальном трихроматическом пространстве располагаются в области, близкой к белому цвету, в точке пересечения цветоопponentной системы координат. Таким образом, можно сделать вывод, что топологически хроматическая плоскость цветового пространства лягушки соответствует хроматической плоскости цветового пространства человека.

В то же время положение этих же самых точек-стимулов на второй плоскости (x_3x_4) пространства лягушки в значительной мере случайно и не согласуется ни с насыщенностью, ни с яркостью цветов, как можно было бы ожидать, исходя из возможного вклада ахроматической составляющей цвета (Wyszecki, Stiles, 1983; Измайлов и др., 1989; Измайлов, 1981; Bimler et al., 2006; Измайлов и др., 2006). Для сравнения на рис. 15, *б* приведена проекция точек, представляющих равнояркие цветовые стимулы, на вторую плоскость (x_1x_3) цветового пространства человека. Здесь цветные точки располагаются по оси x_3 в полном соответствии с такой ахроматической характеристикой, как белизна (Heggelund, 1974; Измайлов, 1981; Wyszecki, Stiles, 1983; Измайлов и др., 1989). Это характеристика, обратная насыщенности цвета. Отсутствие такого вклада ахроматической

составляющей цвета, как светлота, можно объяснить эффективностью процедуры минимизации яркостных различий между стимулами с помощью построения V-образных функций (Зимачев и др., 1986, 1991; Shapley, 1990). Однако в цветовом зрении человека для равноярких цветовых стимулов всё равно сохраняется вклад ахроматической системы зрения в виде изменений по насыщенности. В терминах сферической модели цветового зрения (Измайлов и др., 1989; Izmailov, Sokolov, 1991; Bimler et al., 2006) этот вклад обусловлен третьим измерением цветового пространства для равноярких стимулов, которое превращает хроматическую плоскость в неевклидову поверхность (рис. 15, б). Но и в традиционном цветовом пространстве вклад насыщенности выражается на хроматической плоскости длиной радиуса-вектора, направленного от точки белого цвета к точке данного цвета (Wyszecki, Stiles, 1983). На графике, представляющем хроматическую плоскость цветового пространства лягушки (рис. 14, а), этот вклад насыщенности в положение точек на плоскости практически отсутствует. На рис. 15, а все попарные смеси имеют меньшую насыщенность, чем исходные цвета (это следует из законов смешения цветов), и это точно выражено в радиальных расстояниях цветовых точек. Они расположены в три уровня: белый (тройная смесь) в центре, далее парные смеси, и на третьем уровне — основные, наиболее насыщенные цвета. На рис. 14, а картина иная: все попарные смеси расположены практически на том же расстоянии от центра, что и основные цвета. В хроматическом пространстве лягушки цвета образуют только два радиальных уровня. Они представлены как два круга: один большой, описывающий основные цвета и их попарные смеси (причем соотношение основных цветов в паре, по-видимому, не имеет значения), а другой — маленький, который охватывает все тройные смеси. Это создает впечатление, что сетчатка лягушки различает только два уровня насыщенности: нулевой, представленный белым и малонасыщенными цветами, и ненулевой (или единичный), представленный всеми остальными, более насыщенными цветами.

Отсутствие вклада ахроматической системы в цветовое пространство очень трудно объяснить с позиции трихроматического зрения человека. Однако можно предположить, что цветовое зрение лягушки устроено иначе, чем цветовое зрение человека. При этом речь не идет об ахроматическом или хроматическом механизмах зрения в отдельности.

Из анализа данных по различению интенсивности световых стимулов следует, что у человека и лягушки обнаруживаются одинаковые механизмы ахроматического зрения (Измайлов и др., 1998 а; Izmailov, 1997; Измайлов, Черноризов, 2005). И в том, и в другом случае этот механизм представлен двухканальной нейронной сетью различения стимулов, составленной из яркостных (ON-клеток) и темновых (OFF-клеток) зрительной системы. Данные по различению равноярких цветов, то есть по различению

спектрального состава излучения, показывают, что хроматическое зрение у человека и лягушки также осуществляется однотипным механизмом в виде двухканальной нейронной сети различения стимулов, составленной из цветоопponentных клеток зрительной системы. Об этом свидетельствуют и наши данные (Зимачев и др., 1986, 1991), и данные других авторов (Donner, Reuter, 1976; Liebman, Entine, 1968). Скорее всего, дело в разной организации сети, которая объединяет ахроматические и хроматические механизмы зрительной системы лягушки и человека.

Можно предположить, что двухканальный механизм зрения, независимо от его функционирования в качестве хроматического или ахроматического механизма, представляет собой универсальный функциональный механизм зрения (зрительный модуль). Математически он описывается сферической моделью различения сигналов, как она была представлена в главе I-1. У человека два таких модуля, один из которых анализирует спектральный состав излучения, а другой — интенсивность излучения, соединяются в единую сеть так, что оба модуля работают согласовано, и их общая активность подчиняется закону сферичности, как и у отдельных модулей. Тогда как у лягушки, во всяком случае на уровне сетчатки, эти модули функционируют раздельно, и поэтому световое излучение представлено в зрительной системе лягушки только двумя цветовыми характеристиками — цветовым тоном и яркостью, а не тремя, как у человека.

Раздел 5. Двухканальная нейронная сеть как базисный механизм (модуль) зрительной системы позвоночных

Обобщая данные психофизических и психофизиологических опытов по надпороговому различению цветовых стимулов, можно предположить, что выделенный нами базисный механизм различения сигналов (двухканальный модуль) участвует не только в системе цветового зрения, но и в спецификации других субъективных переменных в зрительной системе (Соколов и др., 2005; Измайлов и др., 1988, 2004, 2005; Izmailov, Sokolov, 1990; Izmailov et al., 2001, 2005;). Математическое описание этого модуля представлено в главе I-1 уравнениями (4) и (5) для случая, когда $n = 2$. Графически эта модель представляет стимулы как точки окружности на евклидовой плоскости, субъективную переменную как угловую координату точки-стимула, а два канала нейрофизиологической сети кодирования стимула — как две оси декартовой системы координат. Каналы взаимосвязаны реципрокным отношением, так что когда один канал в этой сети увеличивает свою активацию при возрастании стимульной величины, то другой канал пропорционально уменьшает свою активацию, и, наоборот, при убывании стимульной переменной первый канал уменьшает свою активность, а второй — увеличивает. При этом общая активность модуля,

представленная величиной радиуса окружности (уравнение (4)), остается всегда постоянной.

Для анализа сложных многомерных стимулов зрительная система использует нейронную сеть, которая состоит из комбинации таких двухканальных модулей. Структура сложной сети может быть самой разной, в зависимости от того, как скомпонованы между собой двухканальные модули. Как мы видели, нейронная сеть цветового кодирования у позвоночных с трихроматическим зрением состоит из двух двухканальных модулей, один из которых анализирует спектральный состав светового излучения и преобразует его в цветовой тон (так называемая хроматическая система цветового зрения), а другой — анализирует интенсивность светового излучения и преобразует его в светлоту (так называемая ахроматическая система цветового зрения). У высших позвоночных эти два модуля объединены в общую четырехканальную сеть, в которой сохраняется взаимосвязь между каналами, выраженная уравнением (4) при $n = 4$. Вследствие этого декодирование излучения в четырехканальной сети приводит к появлению еще одной, дополнительной переменной в виде цветовой насыщенности (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989; Izmailov, Sokolov, 1991, 2004). В то же время у таких низших позвоночных, как травяная лягушка, эти же два модуля работают по отдельности, поэтому при различении гомогенных световых полей разного спектрального состава зрительная система лягушки не выделяет насыщенности цвета, а различает стимулы только по цветовому тону и светлоте.

Еще один вариант комбинации двух двухканальных модулей в общую сеть демонстрирует устройство, анализирующее угол, образованный двумя пересекающимися лучами во фронтальной плоскости зрения (Измайлов и др., 1988; Izmailov, Sokolov, 1990; Шевелев и др., 2000; Измайлов и др., 2004; Измайлов, Черноризов, 2005). Один двухканальный модуль детектирует величину угла между лучами (от нуля до 180°) (рис. 3, *a*), а второй модуль детектирует ориентацию (по углу наклона биссектрисы) этой фигуры от нуля до 360° . Каждый из этих модулей представляет соответствующую субъективную переменную (субъективно воспринимаемые величина угла и ориентация фигуры) своей сферической координатой. Однако в опытах, где испытуемые оценивают различия между этими же стимулами и когда варьируются одновременно и величина угла, и его ориентация, получается трехмерное евклидово пространство, в котором две сферические координаты сохраняют свою связь со стимульными характеристиками, а два двухканальных модуля, объединяясь, образуют трехканальную сеть. Трехмерность полученного решения (уравнение (4) при $n = 3$) является следствием такого процесса объединения двух двухканальных модулей в общую сеть, при котором модуль ориентации входит в сеть обоими каналами, а модуль величины угла только одним каналом. Графически объединение этих модулей

можно представить, как пересечение двух евклидовых плоскостей в трехмерном пространстве, в котором одна сферическая координата представляет ориентацию угла во фронтальном поле зрения, а другая сферическая координата представляет величину угла.

Приведенные примеры показывают, что в зрительной системе, скорее всего, не существует общего принципа соединения отдельных двухканальных модулей в более сложную многомерную сеть, как это предусматривается в широкораспространенных иерархических теориях зрительного восприятия. Возможно, что форма соединения определяется не генетическими, а адаптационными (в широком смысле этого слова) механизмами формирования зрительных сетей.

Заключение

В заключение можно вкратце сформулировать ряд положений предлагаемого нами нового подхода к использованию потенциалов мозга и сетчатки для исследования цветового зрения. Он состоит в переходе от регистрации потенциалов на отдельные стимулы к регистрации потенциалов различения (ВПР) в ответ на мгновенную смену стимулов, построению V-образных функций различения по амплитудам компонентов ВПР и последующему построению зрительного пространства различения стимулов, основанного на электрофизиологических мерах различий, аналогично тому, как это делается на основе психофизических мер различения стимулов. Рассмотренные в работе данные свидетельствуют о том, что ВПР — это неспецифическая интегральная реакция на стимул, отражающая одновременную активность самых разных нейронных сетей зрительной системы. Современные методы многомерного математического анализа позволяют строить геометрические модели различения стимулов (в частности, сферическую модель различения), в рамках которых можно устанавливать однозначную связь между субъективными (в широком смысле этого слова, включая сюда не только человека, но и животных) характеристиками зрения и нейрофизиологическими процессами в мозге.

Литература

- Бонгард М. М.* Колориметрия на животных // ДАН СССР. 1955. Т. 103 (2). С. 239–242.
- Дэйвисон М.* Многомерное шкалирование. М.: Статистика и финансы, 1988.
- Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Хроматическая составляющая электроретинограммы лягушки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1986. Т. 36 (6). С. 1100–1107.
- Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Соколов Е. Н., Наатанен Г., Ниман Р., Измайлов Ч. А.* Различение цветовых стимулов сетчаткой лягушкой // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1991. Т. 41 (3). С. 518–527.
- Измайлов Ч. А.* Сферическая модель цветоразличения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980.
- Измайлов Ч. А.* Многомерное шкалирование ахроматической составляющей цвета // Нормативные и дескриптивные модели принятия решений. М.: Наука, 1981. С. 98–110.

- Измайлов Ч. А., Михалевская М. Б.* Практикум по экспериментальной психологии. Психологические измерения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983.
- Измайлов Ч. А., Ласточкина М. Н., Полянская Г. Н., Соколов Е. Н.* Различение линий и углов зрительной системой // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология.* 1988. № 1. С. 41–50.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д.* (1998а). Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология.* 1998. № 3. С. 29–40.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Коршунова С. Г., Соколов Е. Н.* (1998б). Цветовой и яркостный компоненты зрительных вызванных потенциалов у человека // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 1998. Т. 48 (5). С. 777–787.
- Измайлов Ч. А., Коршунова С. Г., Соколов Е. Н.* Связь зрительных вызванных потенциалов с субъективными различиями между эмоциональными выражениями схематического лица // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 2000. Т. 50 (5). С. 805–818.
- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М., Шехтер Е. Д.* Сознание и его отношение к мозговым информационным процессам // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология.* 2001. № 1. С. 34–50.
- Измайлов Ч. А., Коршунова С. Г., Соколов Е. Н.* (2003а). Цветовое пространство человека, основанное на данных корковых вызванных потенциалов // *Сенсорные системы.* 2003. Т. 17. № 1. С. 32–44.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Коршунова С. Г., Кадик А. А.* (2003б). Семантический компонент вызванного потенциала различения // *Психология. Современные направления междисциплинарных исследований / Под ред. А. Журавлева и Н. Тарабриной.* М.: ИП РАН, 2003. С. 295–308.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Коршунова С. Г., Фурсова Е. А.* Вызванный потенциал как мера семантических цветовых различий у человека // *А. Р. Лурия и психология XXI века / Под ред. Т. В. Ахутина, Ж. М. Глоzman.* М.: Федоровец, 2003. С. 283–289.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Коршунова С. Г., Чудина Ю.* Геометрическая модель различения ориентаций линии, основанная на субъективных оценках и зрительных вызванных потенциалах // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 2004. Т. 54 (2). С. 267–279.
- Измайлов Ч. А., Черноризов А. М.* Язык восприятия и мозг // *Психология. Журнал Высшей школы экономики.* 2005. № 2(4). С. 22–52.
- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М., Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Двухканальная модель ахроматического зрения лягушки // *Сенсорные системы.* 2006. Т. 20 (1). С. 1–11.
- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М.* Детекция бимодальных стимулов в сетчатке лягушки // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 2007. Т. 57 (1). С. 105–120.
- Полянский В. Б., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н.* Вычисление цветовых и яркостных различий нейронами зрительной коры кролика // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 2005. Т. 55 (1). С. 60–70.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М.: УМК «Психология», Московский психолого-социальный институт, 2003.
- Соколов Е. Н.* Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Цветовое зрение. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А., Загородняя В. Л.* Многомерное шкалирование знаковых конфигураций // *Вопросы психологии.* 1985. № 1. С. 131–140.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Вызванные потенциалы различия в картировании когнитивных процессов // *Нейрокомпьютеры: Разработка и применение.* 2006. № 4–5. С. 90–105.
- Соколов Е. Н., Незлина Н. И.* Вызванный потенциал как мера перцептивных и семантических различий // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 2006. Т. 56 (2). С. 165–174.
- Терехина А. Ю.* Анализ данных методом многомерного шкалирования. М.: Наука, 1986.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. Л.: Наука, 1979.

- Шагас Ч.* Вызванные потенциалы мозга в норме и патологии. М.: Мир, 1975.
- Шевелев И. А., Каменкович В. М., Шараев Г. А.* Относительное значение линий и углов геометрических фигур для их опознания человеком // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2000. Т. 50 (3). С. 403–409.
- Шенард Р.* Многомерное шкалирование и неметрические представления // Нормативные и дескриптивные модели принятия решений. М.: Наука, 1981. С. 84–97.
- Bimler D. L., Izmailov C. A., Paramei G. V.* A whiter shade of pale, a blacker shade of dark: Parameters of spatially induced blackness // *Visual Neuroscience*. 2006. Vol. 23. P. 1–4.
- Donner K. O., Reuter T.* Visual pigment and photoreceptor function // *Frog Neurophysiology*. Berlin: Springer Verlag, 1976. P. 251–277.
- Estevez O., Spekrijse H.* The “silent substitution” method in visual research // *Vision research*. 1982. Vol. 22 (6). P. 681–691.
- Forbes A., Burleigh S., Neyland M.* Electric responses to color shift in frog and tortilla retina // *Journal of neurophysiology*. 1955. Vol. 18. P. 517–535.
- Heggelund P.* A bidimensional theory of achromatic color vision // *Vision research*. 1992. Vol. 32. P. 2107–2119.
- Izmailov Ch. A.* Uniform color space and multidimensional scaling (MDS) // *Psychophysical Judgement and the Process of Perception* / Eds. I. G. Geissler, P. Pethold. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wiss., 1982. P. 52–62.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Multidimensional scaling of lines and angles discrimination // *Psychophysical Explorations of Mental Structures* / Ed. H. G. Geissler. Toronto-Bern-Stuttgart, Hogrefe and Huber Publishers, 1990. P. 181–189.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Spherical model of color and brightness discrimination // *Psychological Science*. 1991. Vol. 2. P. 249–259.
- Izmailov Ch. A.* Dual-channel sensory mechanism of stimuli discrimination // *Proceedings of XII Triennial Congress of the International Ergonomics Association*. Tampere, Finland. 1997. P. 347–349.
- Izmailov Ch. A., Korshunova S. G., Sokolov E. N.* Relationship between visual evoked potentials and subjective differences between emotional expressions in “face diagrams” // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2001. Vol. 31(5). P. 529–538.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Subjective and objective scaling of large color differences // *Psychophysics beyond sensation. Laws and invariants of human cognition* / C. Kaernbach, E. Schroger, H. Muller (eds.). Mahwah, NJ; London: Lawrence Erlbaum Associates, 2004. P. 27–42.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N., Korshunova S. G.* Multidimensional scaling of schematically represented faces based on dissimilarity estimates and evoked potentials of differences (EPD) amplitudes // *The Spanish Journal of Psychology*. 2005. Vol. 8 (2). P. 119–133.
- Izmailov Ch. A., Chernorizov A. M.* A Geometrical Approach to Research into Signal Recognition in Visual Systems of Human and Animals // *Psychology in Russia: State of the Art* / Ed. by Yu. P. Zinchenko, V. F. Petrenko. Moscow: Department of Psychology MSU, IG-SOCIN, 2010. P. 301–332.
- Izmailov Ch. A., Polyansky V. B., Chernorizov A. M.* Human-model-neuron: Spherical model of signal discrimination in visual system // *Russian Cognitive Neuroscience: Historical and Cultural Context*. Create Space Independent Publishing N. Y., 2015. P. 181–210.
- Kruskal J. B.* (1964a). Nonmetric multidimensional scaling. A numerical method // *Psychometrika*. 1964. Vol. 29(1). P. 1–27.
- Kruskal J. B.* (1964b). Nonmetric multidimensional scaling. A numerical method // *Psychometrika*. 1964. Vol. 29(2). P. 115–129.
- Liebman P. A., Entine G.* Visual pigments of frog and tadpole (*Rana pipiens*) // *Vision research*. 1968. Vol. 8(7). P. 761–775.

- Padmos P., Van Norren D.* Increment spectral sensitivity and colour discrimination in the primate, studied by means of graded potentials from the striate cortex // *Vision research*. 1975. Vol. 15. P. 1103–1113.
- Poggio G. F., Baker F. N., Lamarre Y., Sanseverino E. R.* Afferent inhibition at input to visual cortex of the cat // *Journal of Neurophysiology*. 1969. Vol. 32(6). P. 892–915.
- Polyanskii V. B., Alymkulov D. E., Evtikhin D. V., Sokolov E. N.* Assessment of brightness and color differences by neurons in the superior colliculus of the rabbit // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2008. Vol. 38(9). P. 971–983.
- Riggs L. A., Sternheim C. E.* Human retinal and occipital potentials evoked by changes of the wavelength of the stimulating light // *Journal of the Optical Society of America*. 1969. Vol. 59(5). P. 635–640.
- Paulus W. M., Homberg V., Cuninghum K., Halliday A., Ronde N.* Color and brightness components of foveal visual evoked potentials in man // *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 1984. Vol. 58(2). P. 107–119.
- Shapley R.* Visual Sensitivity and Parallel Retinocortical Channels // *Annual review of psychology*. 1990. Vol. 41(1). P. 635–658.
- Shepard R. N.* The analysis of proximities: Multidimensional scaling with an unknown distance function // *Psychometrika*. 1962. Vol. 27. P. 125–140.
- Sokolov E. N.* Principles of psychophysiology // *Soviet Psychology*. 1980. Vol. 18. P. 69–82.
- Sokolov E. N., Izmailov Ch. A.* The conceptual reflex arc: A model of neural processing as developed for color vision // *Modern Issues of Perception* / Eds. H. G. Geissler et al. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, 1983. P. 192–216.
- Sokolov E. N.* Research strategy in psychophysiology // *Logic, methodology and philosophy of science* / R. B. Marcus, G. Y. W. Dorn, P. Weingartner (Eds.). 1986. Vol. VII. Amsterdam: North-Holland. P. 495–502.
- Stevens S.* *Psychophysics: introduction to its perceptual neural and social prospects*. N. Y.: Wiley, 1975.
- Torgerson N. S.* *Theory and Method of scaling*. N. Y.: John Wiley and Sons, 1958.
- Valois de R. L., Valois de K. K.* Neural coding of color // *Handbook of Perception*. 1975. Vol. 5. Seeing. N. Y. Sun Francisco. London. P. 117–166.
- Wyszecki G., Stiles W. S.* *Color science: concepts and methods, quantitative data ad formulae* (2nd ed.). N. Y.: Wiley, 1982.
- Zeki S.* The representation of colours in the cerebral cortex // *Nature*. 1980. Vol. 284. P. 412–418.
- Zeki S., Watson J. D., Lueck C. J., Friston K. J., Kennard C., Frackowiak R. S.* A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex // *Journal of neuroscience*. 1991. Vol. 11. P. 641–649.
- Zeki S., Stutters J.* Functional specialization and generalization for grouping of stimuli based on color and motion // *Neuroimage*. 2013. Vol. 73. P. 156–166.
- Zrenner E.* *Neurophysiological Aspects of Colour Vision in Primates*. Berlin: Springer Verlag, 1983.

Глава II-3

Векторный код в гамма-ритме человека

Н. Н. Данилова, Е. Н. Соколов, А. А. Кисельников

Ключевые слова: ритмы мозга, гамма-ритм, локальные гамма-генераторы, нейроны-пейсмекеры, вызванные потенциалы, межстимульные сенсорные различия, векторное кодирование

Содержание

Раздел 1. Гамма-ритм в процессах восприятия

- 1.1. Введение в проблему
- 1.2. Методика исследования
- 1.3. Результаты исследования и их обсуждение

Раздел 2. Гамма-ритм в вычислении межстимульных различий

- 2.1. Постановка проблемы
- 2.2. Методика исследования
- 2.3. Результаты исследования и их обсуждение

Заключение

Литература

Раздел 1. Гамма-ритм в процессах восприятия

1.1. Введение в проблему

Впервые гамма-ритм в составе электроэнцефалограммы (ЭЭГ) был выделен немецким ученым Г. Бергером в 1924 г. Во время решения арифметических задач в электрической активности мозга человека он обнаружил появление осцилляций с частотой 30–80 Гц. С тех пор электрофизиологи мало обращали внимания на высокочастотную активность мозга. Одна из причин — малая величина гамма-сигнала (около 1 мкВ), для регистрации которого потребовалось создание новой техники. И только в 1990-е годы появились экспериментальные данные, подтверждающие вовлечение гамма-осцилляций в реализацию самых различных психических процессов, что вызвало бурный всплеск интереса специалистов, работающих в области нейронауки, к роли гамма-ритма в процессах кодирования информации.

Сегодня гамма-ритмом обозначается высокочастотная ритмическая активность мозга, охватывающая частотный диапазон от 30 до 200 Гц, а по некоторым данным, и до 600 Гц (Sannita, 2000), которую можно зарегистрировать в составе ЭЭГ и электромиограммы (ЭМГ).

Во многих работах показана связь гамма-ритма с усилением внимания (Spydel et al., 1979; Tiitinen et al., 1993; Posner, Reichle, 1998; Posner, 2004), восприятием (Tallon-Baudry et al., 1995; Basar, 1999; Basar et al., 2000; Sannita, 2000; Данилова, Астафьев, 2000; Данилова и др., 2002; Данилова, Быкова, 2003 а, б), памятью (Tallon-Baudry et al., 1999; Данилова, Ханкевич, 2000; Jensen, Lisman, 2005), процессами сознания (Singer, 1991; Singer, Gray, 1995; Melloni et al., 2007), выполнением семантических операций (Lutzenberger et al., 1994; Pulvermuller et al., 1995). Гамма-ритм требуется и для выполнения двигательных реакций. Вспышки гамма-осцилляций появляются в моторной и премоторной коре, дополнительном моторном поле и в париетальной коре человека до начала движения, регистрируемого в ЭМГ, продолжают во время его исполнения и дополнительно появляются на прекращение движения. Гамма-осцилляции в моторной коре совпадают по частоте и опережают по фазе ритмическую активность в ЭМГ, что является наиболее прямым доказательством его управляющей функции. Усиление мощности гамма-ритма наблюдается и при торможении двигательной реакции на нецелевой стимул (Shibata et al., 1999; Mima et al., 1999; Popivanov et al., 1999). Показана зависимость успешности сохранения информации в рабочей памяти от мощности гамма-ритма на интервале задержки, в течение которого требовалось сохранять ранее полученную информацию для последующего ее использования (Tallon-Baudry et al., 1999).

Широкое распространение гамма-ритма по различным структурам мозга не только у человека, но и у животных, в том числе у беспозвоночных, дает основания относить его к функциональным строительным блокам,

включенным во все когнитивные и сенсорные процессы (Basar, 1999; Basar et al., 2000, 2001).

Различают несколько видов гамма-ритма: спонтанные гамма-осцилляции и фазические в виде кратковременных всплесков гамма-ритма, возникающих как реакции на внешние или внутренние стимулы. Среди фазических реакций выделяют вызванный гамма-ритм, синхронизированный по времени и фазе с предъявляемым стимулом, и индуцированный, который привязан к стимулу только по времени, но не по фазе, поскольку опосредован промежуточными, внутренними факторами — такими, как принятие решения и другими (Galambos, 1992; Basar et al., 2000).

Существует две основные гипотезы относительно механизмов генерации гамма-ритма. Согласно первой гамма-ритм возникает как следствие обратных и горизонтальных связей между нейронами, временно формирующими ансамбль — систему взаимосвязанных клеток. Такое представление опирается на эксперименты, показавшие существование пространственно-временной синхронизации на частоте гамма-ритма между удаленными участками мозга, что рассматривается как механизм их связывания (binding) (Eckhorn et al., 1988, 1990). Стимул-специфическая синхронизация на высоких частотах (35–90 Гц) показана для нейронов зрительной коры кошки. Пространственно удаленные, но обладающие одинаковыми детекторными свойствами нейроны разряжались пачками потенциалов действия (ПД), повторяющимися с частотой 40 Гц, на перемещение полосы в определенном направлении и с определенной скоростью. Если же полосы пересекали рецептивные поля нейронов в разных направлениях, то синхронизация их разрядов на частоте гамма-ритма не возникала (Singer, 1991).

Сам принцип «временного связывания» нейронов в более сложные структуры на основе корреляции их сигналов во времени был предложен К. фон дер Мальсбургом и В. Шнайдером (Von der Malsburg, Schneider, 1995) для объяснения формирования гештальта как констелляции временно связанных нейронов. Для разделения гештальтов Р. Экхорн (Eckhorn et al., 1988) ввел понятие пространственного «контраста синхронизации» между областями, представляющими разные объекты. Позже синхронизация осцилляторной активности удаленных друг от друга участков мозга на частоте гамма-ритма стала рассматриваться как универсальный и основной механизм коммуникации между нейронными сетями (Basar, 1999; Kojo et al., 1993). Согласно концепции связывания ритмическая активность, генерируемая в одном локусе мозга, при определенных обстоятельствах может инициировать такой же ритм в другом участке мозга, что и обеспечивает их взаимодействие.

Метод вычисления когерентности между каналами регистрации ЭЭГ или МЭГ, традиционно используемый для изучения причастности гамма-осцилляций к связыванию и управлению взаимодействием процессов

в мозге, оценивает пространственную синхронизацию. При этом он игнорирует фазовые отношения гамма-осцилляций со стимулом. Для выявления фазовых отношений гамма-ритма со стимулом используют вызванные потенциалы с последующей частотной фильтрацией в полосе гамма-ритма (Yordanova et al., 1997; Herrman et al., 1999). Каждый из упомянутых методов вычисляет разные типы синхронизации гамма активности. С помощью вызванных потенциалов можно оценить фазовую синхронизацию гамма-осцилляций со стимулом, но нельзя измерить синхронизацию гамма-ритма по пространству. Но как показали наши исследования, этот недостаток может быть устранен с помощью дипольного анализа (Данилова и др., 2005; Данилова, 2006 а, б, в). Последний учитывает факт пространственной синхронизации гамма-осцилляций, так как при нахождении эквивалентного диполя для осцилляций учитывается информация от множества электродов. Решение о наличии дипольного источника принимается на основе синхронного появления гамма-осцилляций под многими электродами. Соединение дипольного анализа с методом вызванных потенциалов позволяет одновременно учитывать как пространственную синхронизацию гамма-осцилляций, так и их фазовую привязку к стимулу.

Следует отметить, что во многих работах заключение о синхронизации гамма-осцилляций между областями мозга как основном механизме связывания нередко делалось на основе лишь увеличения амплитуды или мощности гамма-ритма, без измерения фазовых отношений. Однако ошибочно связывать увеличение мощности с увеличением синхронизации, так как мощность и фаза — два независимых измерения осцилляторной активности. Синхронизация имеет дело с фазовыми отношениями и ничего общего с мощностью. Фазовая синхронизация гамма-осцилляций может возникать и без какого-либо увеличения их мощности. Синхронизацию нейронных разрядов в зрительной коре кошки наблюдали без изменения в частоте их разрядов (Fries et al., 1997; Herculano-Houzel et al., 1999; Leznik, Llinas, 2005).

При всей привлекательности концепции пространственно-временного связывания не все экспериментальные данные с ней согласуются. Так, в исследованиях Зингера и Грея (Singer, Gray, 1995) нейроны-детекторы зрительной коры кошки, обладающие общей избирательностью в отношении определенных параметров стимула и представляющие различные колонки зрительной коры, которые пространственно удалены друг от друга на расстоянии в 7 мм, демонстрируют синхронизацию гамма-осцилляций при нулевой фазовой задержке. Это означает, что синхронизация гамма-осцилляций не обязательно предполагает последовательную передачу сигнала от одного нейрона к другому. С позиции концепции связывания трудно объяснить и другие свойства нейронов-детекторов: чем ближе стимул по своим характеристикам к селективным свойствам нейрона, тем больше амплитуда фокальных ритмических потенциалов на частоте 70–80 Гц в зоне отведения

активности нейрона, что можно объяснить лишь тем, что генерация гамма-осцилляций связана с гипотетическим резонансным механизмом.

Другая гипотеза основывается на представлении относительно внутриклеточного происхождения гамма-ритма, предполагающего поддержание ритмической активности у нейрона, полностью изолированного от связей с другими нейронами (Соколов, 2003; Греченко, 2000, 2008). Такая эндогенная ритмическая активность отдельного нейрона представлена последовательностью негативно-позитивных пейсмекерных потенциалов, которые не обязательно переходят в спайковые разряды. Нейроны, обладающие эндогенной пейсмекерной активностью, принято называть пейсмекерными нейронами. Внутриклеточные генераторы, или водители ритма, и определяют появление гамма-ритма (Соколов, 2003). Внутриклеточная микроэлектродная регистрация пейсмекерных нейронов специфического таламуса кошки показала, что частота эндогенных потенциалов зависит от состояния нейрона, представленного уровнем его мембранного потенциала. С деполяризацией нейрона растет частота его эндогенных потенциалов. Генерация гамма-ритма связана с активацией высокопороговых ионных каналов кальция нейрона-пейсмекера, локализованных на его дендритах. За медленные осцилляции на частоте альфа-ритма ответственна низкопороговая кальциевая проводимость на соме того же нейрона (Pedroarena, Llinas, 1997). Другим важным свойством пейсмекерных нейронов является их реакция на внешние стимулы. Постсинаптические потенциалы, поступающие на пейсмекерный нейрон, могут влиять на смещение фазы пейсмекерной волны, вызывая ее перезапуск (*reset*). В результате чего пейсмекерная волна, имеющая эндогенное происхождение, синхронизируется с внешним стимулом. Входной сигнал вызывает гиперполяризацию нейрона — тормозную паузу в ритмических эндогенных потенциалах, после которой они вновь восстанавливаются на прежней частоте (Kazantsev et al., 2004). Длительность тормозной паузы, определяющая величину фазового сдвига, зависит от параметров входного сигнала. Таким образом, пейсмекерный нейрон реагирует на входные сигналы и, следовательно, может ими управляться. Способность пейсмекерных нейронов к перезапуску обнаружена и у виноградной улитки. Внутриклеточная регистрация пейсмекерных потенциалов показала, что постсинаптические потенциалы, поступающие на пейсмекерный нейрон, могут влиять на смещение фазы пейсмекерной волны, вызывая ее перезапуск, в результате чего пейсмекерная волна, имеющая эндогенное происхождение, синхронизируется с внешним стимулом (Палихова, 1995). Пейсмекерные нейроны обладают также свойством пластичности, благодаря которой могут менять частоту своих эндогенных потенциалов, что позволяет им функционировать в составе различных нейронных сетей. Если гипотеза, основанная на взаимодействии нейронов, предполагает по крайней мере два пространственно разделенных очага активности, то пейсмекерная

гипотеза позволяет предположить существование изолированных очагов активности гамма-ритма.

Из механизма перезапуска пейсмекерной волны, приводящего к ее синхронизации со стимулом, вытекает важное следствие. При повторении стимула усреднение вызванных потенциалов не будет приводить к подавлению вызванных гамма-колебаний, которые синхронизированы со стимулом в результате перезапуска пейсмекерной волны, но будет вызывать подавление индуцированных гамма-осцилляций. Более того, при регулярной подаче стимула с постоянным межстимульным интервалом в результате формирования условного рефлекса на время пейсмекерные волны могут синхронизироваться с моментом времени, предшествующим подаче очередного стимула, образуя механизм антиципации, предвосхищающей действие очередного стимула. Гипотеза пейсмекерного происхождения источников гамма-ритма позволяет предположить, что в каждый момент времени будет функционировать пейсмекерный нейрон, характеризующийся определенной частотой и определенной локализацией в мозге.

Проверка рассмотренных следствий, исходящих из пейсмекерной гипотезы происхождения гамма-ритма, привела к формированию следующей парадигмы исследования, получившей название метода микроструктурного анализа гамма-ритма (Данилова, 2005; Данилова и др., 2005; Данилова, 2006 а). Он включает:

1) многократное повторение сенсорного стимула, позволяющего получить усредненный вызванный потенциал для каждого канала регистрации активности мозга;

2) выделение из усредненного вызванного потенциала частотных составляющих в диапазоне 30–75 Гц методом узкополосной частотной фильтрации с шагом в 1 Гц. Выделенные из состава ВП гамма-осцилляции относятся к вызванному гамма-ритму, синхронизированному по фазе со стимулом, что отвечает характеристикам пейсмекерных нейронов;

3) определение локализации в структурах мозга эквивалентного диполя для каждой частоты гамма-осцилляций по данным 15-канальной регистрации вызванных потенциалов;

4) совмещение мозговой локализации каждого эквивалентного диполя узкополосных гамма-осцилляций с соответствующим «срезом» структурной томограммы мозга конкретного участника эксперимента;

5) анализ распределения во времени разных по частоте и локализации эквивалентных диполей. Это позволяет исследовать тонкую временную и пространственную структуру активности на разных фазах как ответа на стимул, так и реакцию антиципации — ожидания стимула;

6) использование суммы локализованных эквивалентных диполей в качестве меры активности узкополосных гамма-осцилляций для выбранных временных окон.

Ниже представлены результаты применения данного метода к изучению процесса восприятия индифферентных и сигнальных звуковых стимулов. Исследовалась начальная фаза ответа, на интервале 0–100 мс после стимула и на интервале его ожидания в 100 мс перед его предъявлением. Таким образом, исследовалась зависимость процесса восприятия звука от активно-го внимания. Чтобы разделить эффекты, создаваемые активным вниманием и общим уровнем активности участника эксперимента, была проведена специальная серия опытов. Было исследовано влияние перехода от бодрствования к медленно-волновому сну на характер гамма-осцилляций в составе вызванного потенциала, получаемого на многократно повторяющийся индифферентный звуковой стимул.

1.2. Методика исследования

Узкополосный гамма-ритм человека был исследован в опытах с многократным предъявлением индифферентных звуковых щелчков в одной серии и с выполнением на те же стимулы двигательной реакции в другой. В сериях с пассивным прослушиванием звуковых щелчков и выполнением моторной реакции на выключение звука предъявлялось по 120 стимулов длительностью в 130 мс, следующих с постоянным межстимульным интервалом в 1,5 секунды. В опытах приняли участие 5 человек (три женщины и двое мужчин) в возрасте 18–24 лет.

Испытуемые получали задание отдыхать, во время опыта они полулежали в кресле с закрытыми глазами. Стимулы подавались через наушники. Функциональное состояние контролировалось по спектру мощности ЭЭГ, вычисляемому для одной секунды перед стимулом. Использовался усредненный спектр мощности для 15 отведений ЭЭГ в частотном диапазоне 1–30 Гц.

Регистрация ЭЭГ производилась с помощью компьютерной системы *Brainsys* фирмы НМФ «Статокин» (Россия). 15-канальная запись ЭЭГ осуществлялась по международной системе 10–20% с отведениями в O2, O1, P4, P3, C4, C3, CZ, T6, T5, T4, T3, F4, F3, F8, F7. В качестве референтного использовался объединенный ушной электрод. Частота оцифровки ЭЭГ — 400 Гц. Полоса пропускания — 0,3–80 Гц сигнала. Применялся запирающий фильтр, вырезающий 50 Гц колебания, связанные с сетевой наводкой.

Для определения трехмерной локализации гамма-осцилляторов в мозге метод дипольного анализа соединялся с анатомической магнитно-резонансной томографией. Расчет координат эквивалентного диполя тока для гамма-осциллятора при коэффициенте дипольности (КД), равном 0,95, производился по программе *Brainloc* (модель одного подвижного диполя). При частоте оцифровки ЭЭГ в 400 Гц вычисление наличия дипольного источника выполнялось каждые 2,5 мс. Рассчитанные по 15-канальной ЭЭГ координаты источников гамма-осцилляций проецировались на изображения

томографических срезов мозга конкретных испытуемых, полученных на магнитно-резонансном томографе TOMIKON S50 (BRUKER) в ЦМТС МГУ имени М. В. Ломоносова.

1.3. Результаты исследования и их обсуждение

Многократное повторение звукового стимула подтвердило известные данные о локализации максимума вызванного потенциала под электродами, представляющими область слуховой коры. Частотная фильтрация усредненного вызванного потенциала на звук выявляет присутствие узкополосных гамма-осцилляций в полосе частот 30–75 Гц, которые можно наблюдать как на участке антиципации (100 мс до стимула), так и в составе сенсорного ответа в интервале от 0 до 100 мс (рис. 1).

При этом разные узкополосные гамма-колебания представлены в составе ВП с разной вероятностью, что указывает на разную степень их фазовой синхронизации со стимулом. Такая синхронизация возникает избирательно, на отдельных частотах. Это означает, что перезапуск пейсмекерной волны имеет место в отдельных пейсмекерных нейронах. Это позволяет ввести понятие частотно-специфического гамма-генератора, отображающего активность пейсмекерных нейронов. Дискретный характер активности частотно-специфических гамма-генераторов отчетливо виден на частотно-временной гистограмме, где их активность по фазе синхронизирована со стимулом на протяжении 1,5 секунды и измеряется количеством диполей для каждого временного окна ВП шириной в 100 мс (рис. 2).

На рисунке хорошо видна частотная избирательность активации гамма-генераторов. При высокой активности одного гамма-генератора соседние, отличающиеся частотой в 1 Гц, могут быть не активированы.

Решение обратной задачи — определение локуса активности в структурах мозга для каждого частотно-специфического гамма-генератора по данным многоканальной ЭЭГ — выполнялось с шагом в 2,5 мс. Использовалась модель одного подвижного диполя. Локализация эквивалентных диполей узкополосных гамма-осцилляторов характеризуется их точечной привязкой к структуре, которая многократно воспроизводится во времени (рис. 3). Это дало основание говорить о пространственной дискретности их активности.

При восприятии индифферентного звука эквивалентные дипольные источники разных по частоте гамма-осцилляций преимущественно локализируются в модально-специфической части височной коры, связанной с восприятием звука, и частично — в мозжечке. Привлечение внимания к звуковому стимулу для выполнения на его выключение моторной реакции — нажима на кнопку — вызывает изменение в локализации диполей частотно-специфических гамма-генераторов. Часть диполей частотно-специфических гамма-генераторов сохраняется в слуховой коре. Одновременно появляются диполи, компактно локализованные в передней поясной

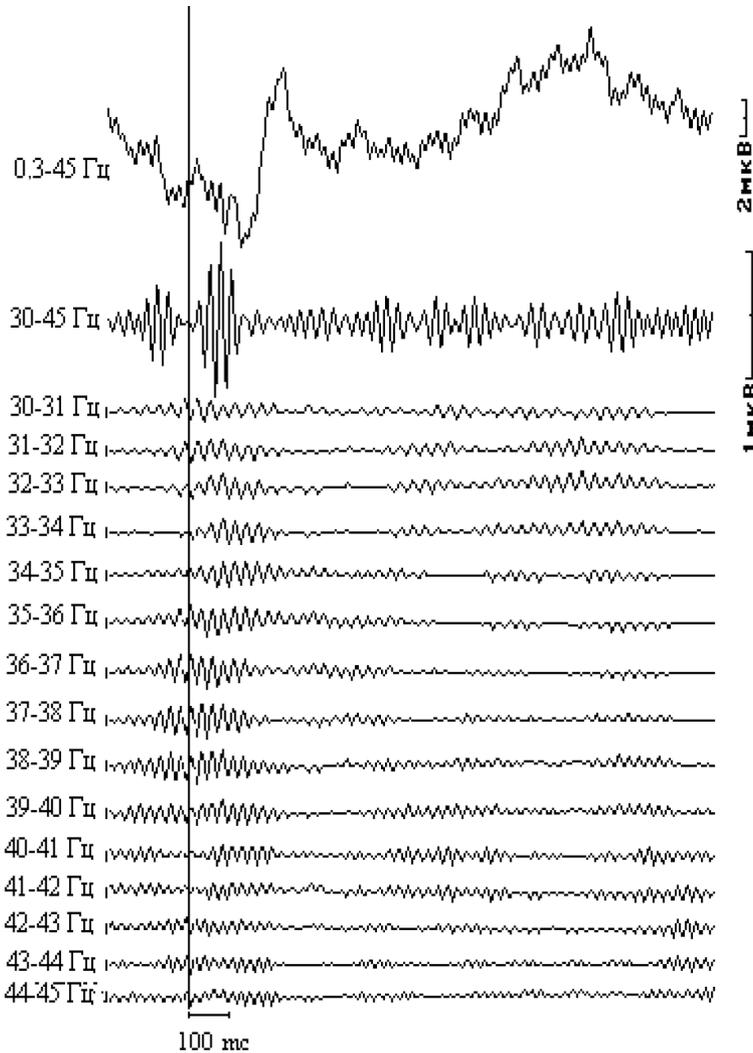


Рис. 1. Вызванный потенциал и его частотная фильтрация в широкополосном и узкополосном диапазоне

Цифрами обозначена ширина фильтрации

и лобной коре. При этом диполи, локализованные в двух пространственно удаленных зонах, представляют гамма-генераторы, работающие на общей частоте, которая по фазе одинаково синхронизирована со стимулом. На рис. 4 представлена локализация диполей частотно-специфического гамма-генератора с частотой 35 Гц, который сохраняет высокий уровень своей активности как в условиях пассивного (А), так и активного (Б) внимания к стимулу. Локализация спроецирована на магнитно-резонансные томограммы мозга испытуемого.

Исп. М.С. моторн. серия

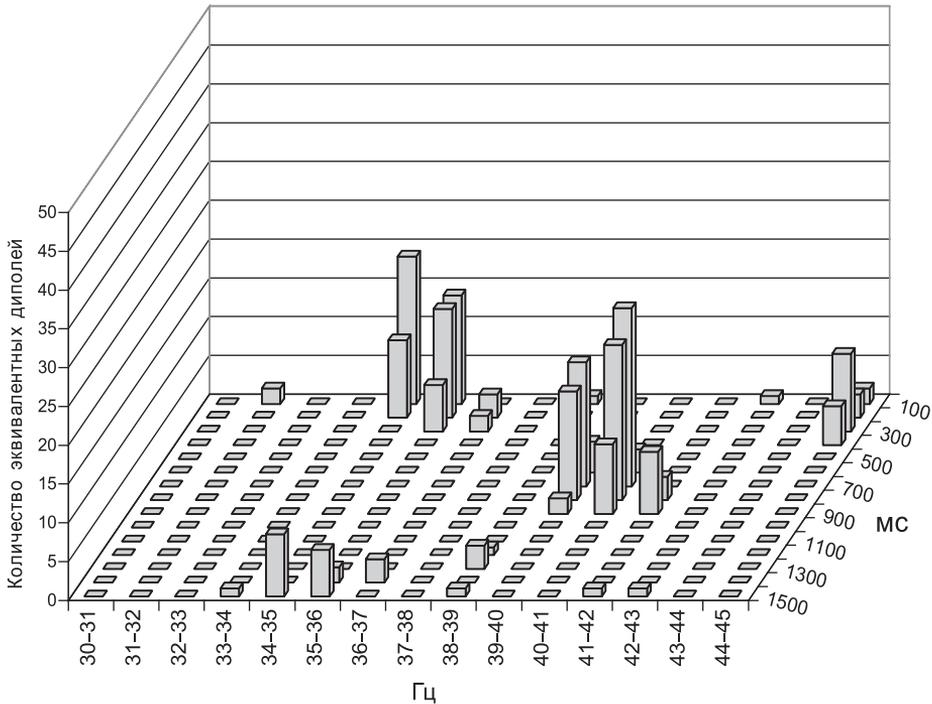


Рис. 2. Частотно-временная гистограмма активированных частотно-специфических гамма-генераторов в диапазоне 30–45 Гц на интервале усредненного вызванного потенциала, полученного на звуковой стимул при выполнении на него моторной реакции

Длительность периода усреднения 1,5 секунды после стимула. По вертикали — активность генераторов, представленная суммой локализованных диполей для каждого временного окна в 100 мс после стимула. По горизонтали — шкала частоты настройки генераторов в диапазоне 30–45 Гц с шагом в 1 Гц. Третья шкала — временные окна усредненного вызванного потенциала шириной в 100 мс

Полученные результаты о локализации диполей частотно-специфических гамма-генераторов в лобной и поясной коре при активном внимании к стимулу хорошо согласуются с картиной фокусов гемодинамической активности мозга, полученной методом фМРТ (Duncan, 2004). Автор выделяет систему исполнительного внимания, которую описывают как переднюю мозговую нейронную сеть, включающую фронтальные доли и переднюю поясную кору. Ее активация требуется как для выполнения инструкции, так и для процессов саморегуляции и контроля.

Один из вопросов, который волнует исследователей, касается того, как кодируется в нервной системе ожидание и предсказание, каков механизм выбора и координации мозговой активности, которая предсказывает появление стимула. Для решения этой проблемы была исследована локализация

Рис. 3. Локализация диполей гамма-генератора, работающего с частотой 35 Гц, в височной коре в условиях пассивного восприятия звукового стимула в интервале 100 мс после начала стимуляции. Многократное появление диполя в одном и том же участке коры

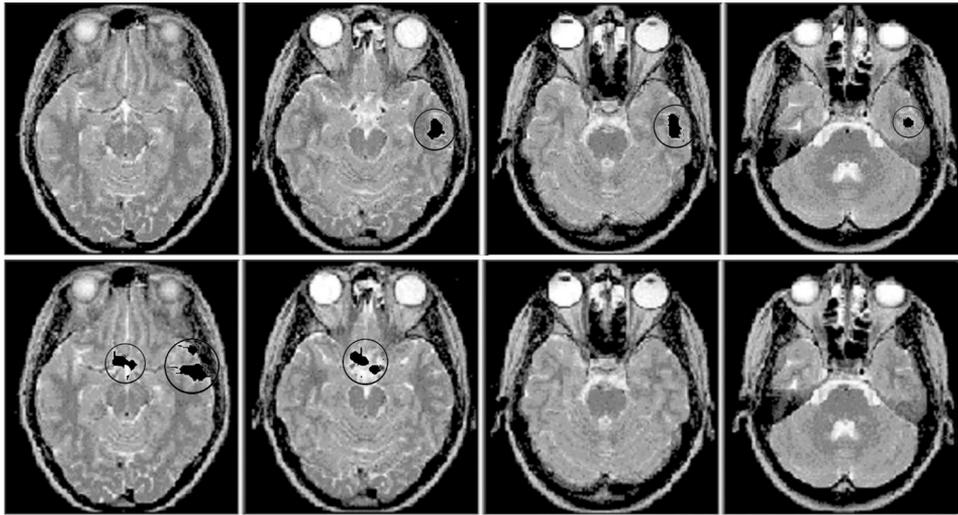
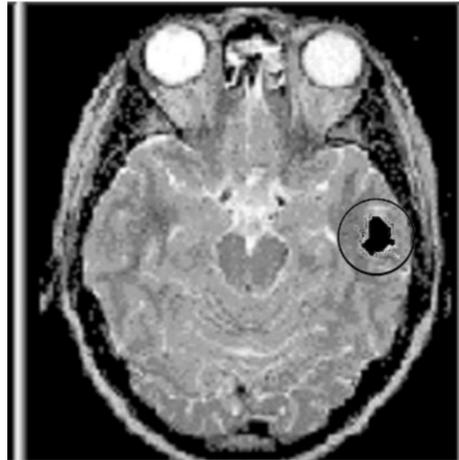


Рис. 4. Изменение локализации дипольных источников гамма-генератора под влиянием внимания

Представлено изменение гамма-генератора с частотой 35 Гц на аксиальных томографических срезах мозга исп. М.С. в условиях пассивного (А, верхний ряд снимков) и активного (Б, нижний ряд снимков) внимания. Видно смещение диполей под влиянием внимания к звуковому стимулу для выполнения моторной реакции на его выключение. Во время активного внимания помимо очага активности в модально-специфической коре появляется дополнительная активность в передних зонах мозга

дипольных источников активированных частотно-специфических гамма-генераторов на интервале в 100 мс, предшествующем моменту предъявления стимула. В условиях регулярного предъявления стимула с фиксированным межстимульным интервалом легко формируется условный рефлекс на время (Павлов, 1973). Условный рефлекс на время — простая форма антиципации, когда запоминается момент времени нанесения стимула, что заставляет

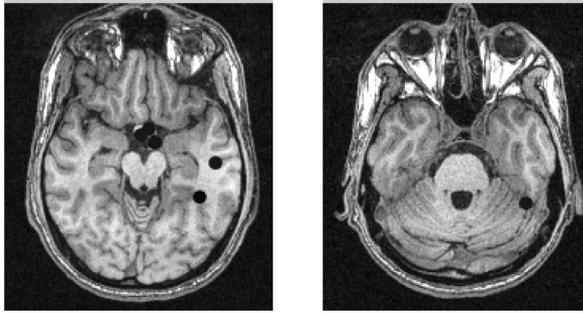
концентрировать внимание перед его предъявлением. Однако антиципация превращается в сложный процесс, когда речь идет об опережающей обработке информации, которая работает на предвидение. Сопоставление локализаций диполей частотно-специфических гамма-генераторов во временном окне антиципации и сенсорного ответа на повторяющийся звук показала их хорошее совпадение. Ожидание стимула на интервале 100 мс перед стимулом активирует те же частотно-селективные гамма-генераторы и с той же локализацией в мозге, как и сам стимул (на интервале 100 мс после стимула).

Уточнение данных по локализации получено совмещением диполей с магнитно-резонансные срезами мозга испытуемого. На рис. 5 показана локализация эквивалентных диполей на томографических аксиальных срезах мозга участника эксперимента для антиципации и сенсорного ответа, полученных в условиях активного внимания к звуковому стимулу.

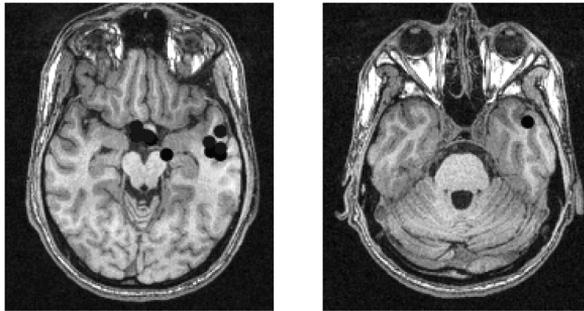
Видно, что два очага активности, характерные для сенсорного ответа (в передних отделах мозга и височной коре), возникают еще до предъявления стимула, на стадии его ожидания. Диполи двух реакций обнаруживают большое сходство по координатам. Два очага активности, наблюдаемые во время антиципации и сенсорного ответа, представлены активностью осцилляций на одной и той же частоте и с одинаковой фазовой синхронизацией относительно стимула. Это указывает на участие частотно-специфических гамма-генераторов в интеграции пространственно удаленных нейронных сетей в систему. Частотно-специфические гамма-генераторы объединяют сенсорные процессы с процессами памяти уже в составе сенсорного ответа, обеспечивая слияние двух потоков информации: *bottom-up* и *top-down*. Они активируют эти же процессы на стадии ожидания стимула. Следует отметить, что в разных условиях и у разных испытуемых степень совпадения картины локализации дипольных источников для антиципации и сенсорного ответа может различаться. Иногда реакция антиципации при хорошем совпадении локализаций диполей представлена меньшим числом диполей, чем сенсорный ответ.

Таким образом, совмещение микроструктурного анализа гамма-ритма с магнитно-резонансной томографией мозга подтвердило ведущий вклад модально-специфической слуховой коры и передних отделов мозга: лобной и поясной коры при восприятии звука в условиях выполнения на него сенсорной реакции, что наблюдалось как в составе сенсорного ответа, так и в реакции антиципации.

От чего зависит частота активированных гамма-генераторов? Согласно работам Р. Ллинаса, частота эндогенных потенциалов пейсмекерных нейронов таламуса зависит от уровня деполяризации нейрона. С увеличением возбуждения нейрона-пейсмекера частота его осцилляций растет за счет перемещения локуса активности ионных каналов кальция от низкопороговых



Антиципация, за 100 мс перед звуком. Частота гамма-генератора 35 Гц. Исп. М.С.



Сенсорный ответ, 100 мс после звука. Частота гамма-генератора 35 Гц. Исп. М.С.

Рис. 5. Сходство локализации дипольных источников частотно-специфического гамма-генератора с частотой 35 Гц во время антиципации (*вверху*) на интервале 100 мс перед стимулом и во время сенсорного ответа (*внизу*) на интервале 100 мс после звукового стимула

Диполи спроецированы на аксиальные томографические срезы мозга. Исп. М. С.

кальциевых каналов сомы к высокопороговым ионным каналам на его дендритах. На этом основании была высказана гипотеза, что частота активированных частотно-специфических гамма-генераторов, отражающих в составе ВП активность пейсмекерных нейронов, должна зависеть от функционального состояния человека. Чтобы проверить это предположение, было исследовано поведение активированных частотно-специфических гамма-генераторов в составе звукового усредненного ВП при переходе от бодрствования к медленно-волновому сну.

Для всех обследуемых было установлено, что снижение уровня функционального состояния меняет частотный состав активированных гамма-генераторов по сравнению с бодрствованием. В медленно-волновом сне усиливается вклад низкочастотных и уменьшается влияние высокочастотных

гамма-генераторов. На рис. 6 представлен частотный состав активированных частотно-специфических гамма-генераторов в бодрствовании и во время состояния дремоты одного участника эксперимента.

Видно, что развитие дремотного состояния сопровождается снижением активности наиболее высокочастотных гамма-генераторов.

Таким образом, уровень бодрствования является одним из факторов, определяющих вклад высокочастотных гамма-генераторов в частотном составе всех активированных гамма-генераторов. Влияние, сходное с влиянием бодрствования, на частотный состав активированных гамма-генераторов оказывает и активное внимание к стимулу. Однако в этом случае результат зависел от сложности решаемой задачи. При выполнении простой сенсомоторной реакции на звуковой стимул в сенсорном ответе усредненного ВП вклад более высокочастотных гамма-генераторов (38–40 Гц) уменьшался при увеличении влияния более низкочастотных (30–35 Гц). При выполнении же более сложного задания: реагировать движением после непрерывно изменяющегося целевого межстимульного интервала в сенсорном ответе усредненного ВП увеличивался вклад высокочастотных гамма-генераторов, настроенных на отдельные частоты от 60 до 75 Гц (Данилова, Ханкевич, 2001).

Итак, при сопоставлении следствий, вытекающих из пейсмекерной гипотезы происхождения гамма-ритма, с результатами проведенных экспериментов можно заключить, что полученные данные не противоречат этим следствиям. Частотно-специфические генераторы гамма-ритма адекватно объясняются специфическими частотами пейсмекерных нейронов. Сохранение частотно-специфических реакций при усреднении вызванных потенциалов свидетельствует о том, что перезапуск пейсмекерных нейронов происходит независимо в отдельных пейсмекерных нейронах, обладающих разной частотой пейсмекерной активности.

Точечная привязка отдельных генераторов гамма-ритма к локальным участкам мозга соответствует именно принципу отдельных пейсмекерных нейронов, а не ансамблевому, сетевому механизму возникновения гамма-ритма. Появление частотно-специфических генераторов гамма-ритма в передней поясной и лобной коре в процессе антиципации стимула также согласуется с механизмом перезапуска пейсмекерных волн. Пейсмекерный механизм включает активацию частотно-специфических гамма-генераторов, которые обеспечивают процессы и восприятия, и ожидания стимула.

Таким образом, можно заключить, что восприятие сенсорного стимула представлено в адекватных структурах мозга активацией тем большего числа частотно-специфических пейсмекерных нейронов, чем выше уровень возбуждения этих структур. Частотно-специфические гамма-генераторы включаются не только в процесс восприятия стимула, но и в условно-рефлекторный механизм антиципации. При этом антиципация может быть

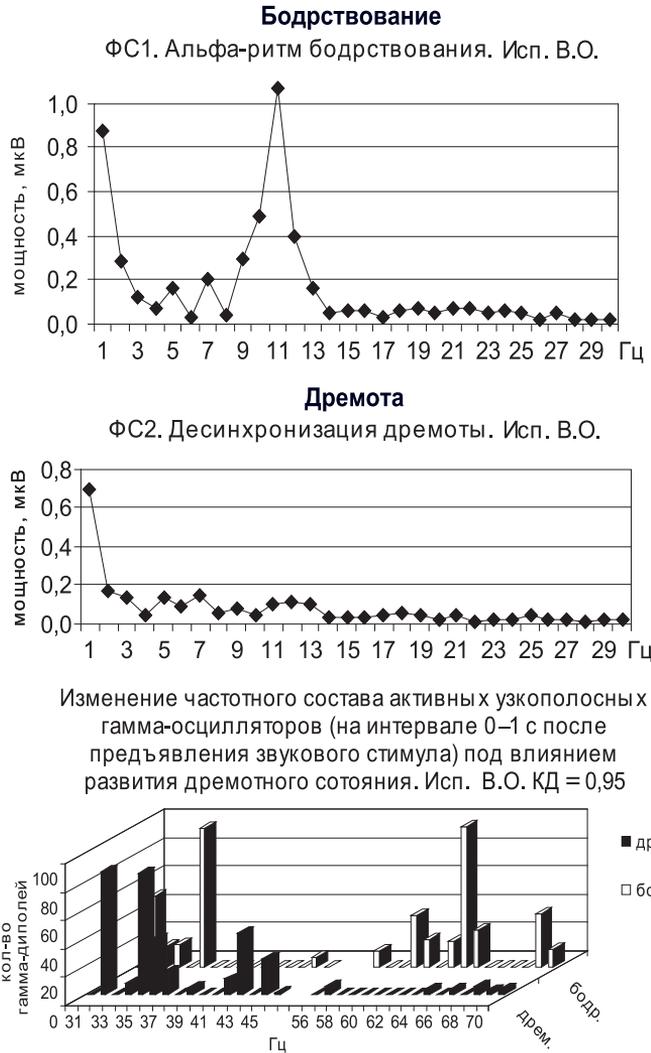


Рис. 6. Частотный состав активированных частотно-специфических гамма-генераторов в бодрствовании и во время состояния дремоты

С развитием дремотного состояния усиливается вклад низкочастотных и редуцируется влияние высокочастотных гамма-генераторов в вызванном потенциале. Справа — гистограммы частотного состава активированных гамма-генераторов в составе усредненного вызванного потенциала длительностью в 1 с при восприятии индифферентных звуковых стимулов. По вертикали — активность гамма-генераторов, измеренная числом диполей ($KД = 0,95$), по горизонтали — шкала частот в двух частотных диапазонах: 30–45 Гц и 55–75 Гц. На заднем плане для состояния бодрствования, на переднем — для дремотного состояния. По горизонтали — шкала частотной настройки генераторов. Слева — усредненные спектры мощности ЭЭГ в частотном диапазоне 1–30 Гц для 15 каналов отведения, полученные для 1 с, предшествующей подаче звука, и для двух функциональных состояний. Бодрствование представлено альфа-ритмом с пиком активности на частоте 11 Гц. Переход ко сну характеризуется кратковременной десинхронизацией. Исп. В. О.

простым процессом как рефлекс на время, но и сложным, когда ожидается не только время нанесения стимула, но и конкретный стимул, образ которого активирован в тех же структурах мозга, которые обеспечивают его восприятие. Интеграция структурной магнитно-резонансной томографии с локализацией частотно-специфических эквивалентных диполей позволяет глубже понять мозговые механизмы процесса восприятия, а также функции самого гамма-ритма (Logothetis et al., 2001).

Раздел 2. Гамма-ритм в вычислении межстимульных различий

2.1. Постановка проблемы

Согласно векторному принципу кодирования информации в нейронных сетях, возбуждение каждого нейрон-детектора зависит от скалярного произведения вектора его синаптических контактов с поступившим вектором возбуждения. Максимум возбуждения возникает в том детекторе, вектор синаптических весов которого будет коллинеарен этому вектору, то есть совпадает по направлению с вектором возбуждения. При этом максимально возбужденному детектору соответствует появление специфического субъективного восприятия. При изменении стимула вектор возбуждения меняется, и максимальное возбуждение перемещается на другой детектор. Соответственно изменяется и субъективное восприятие стимула.

Векторный код процесса восприятия позволяет ввести количественную меру для измерения перцептивного различия в виде абсолютной разности векторов возбуждения двух стимулов, возникающих при замене одного стимула другим. Психофизические исследования и регистрация вызванных потенциалов подтвердили существование специального мозгового механизма, измеряющего межстимульные различия на основе вычисления разности векторов возбуждения (Соколов, 2003, 2010). Показана высокая положительная корреляция амплитуд отдельных компонентов вызванного потенциала с субъективными различиями. При мгновенной замене одного стимула другим возникает негативный пик раннего вызванного потенциала, амплитуда которого тесно коррелирует с субъективным различием между этими стимулами. В свою очередь амплитуда вызванного потенциала положительно коррелирует с модулем векторной разности (Izmailov, Sokolov, 2004).

Исследование нейронов кролика выявило новые данные о работе механизма возникновения сигнала различия (Полянский и др., 2005). На замену одного цветового стимула другим в нейронах зрительной коры кролика возникает ранний разряд потенциалов действия в интервале 40–90 мс, который тесно коррелирует с негативной волной коркового вызванного потенциала. Такой же спайковый разряд регистрируется в нейронах наружного коленчатого тела и двухолмия. Эти спайковые разряды коррелируют с амплитудой *b*- и *d*-волн электроретинограммы. *B*- и *d*-волны являются результатом деполяризации глиальных клеток Мюллера, возникающей в результате выхо-

дов ионов калия из нейронов сетчатки при включении (*b*-волна) и выключения света (*d*-волна). Можно предположить, что ранний спайковый разряд возникает в нейронах сетчатки и, поступая к нейронам коры, вызывает в них спайковый разряд. Это ведет к выходу ионов калия и деполяризации глиальных клеток коры (астроцитов), которая в коре регистрируется в виде негативного пика вызванного потенциала. При этом амплитуда негативного пика вызванного потенциала положительно коррелирует с числом спайков в нейронном сигнале, что позволяет распространить векторную модель кодирования стимулов и в отношении активности отдельных нейронов. Нейроны зрительной коры связаны между собой латеральным торможением. Спайковый разряд вызывает в последствии в результате латерального торможения паузу в виде подавления фоновой активности нейрона. Прекращение генерации спайков сопровождается снижением концентрации калия в окружающей среде и развитием гиперполяризации глиальных клеток, что соответствует развитию в коре позитивной волны (Galambos, 1992). После тормозной паузы следует непрерывная спайковая активность, уровень которой зависит от цвета стимула и цветовой специфичности коркового нейрона. Такая связь цвета с цветовой специфичностью коркового нейрона соответствует принципу кодирования цвета селективными цветовыми детекторами. Таким образом, в зрительную кору поступает два потока информации: фазический в виде раннего спайкового разряда, кодирующий величину цветового различия, и тонический, кодирующий специфические характеристики цвета. Фазический сигнал используется для обнаружения стимула, который предшествует его опознанию. Кроме того, сигналы различия служат для сегментации сенсорного потока, подчеркивая моменты смены стимулов. Тонический сигнал, специфицирующий стимул, образует основу его осознания.

Если в опытах на животных возможна одновременная запись спайковой активности и вызванного потенциала, то в экспериментах с человеком в обычных условиях регистрация нейронной активности невозможна. В представляемой работе предлагается новый, неинвазивный метод регистрации нейронной активности у человека, основанный на структурном анализе гамма-ритма, присутствующего в составе вызванных потенциалов (Данилова, 2004, 2005; Danilova, 2006). Этот метод включает выявление дипольных источников гамма-ритма в узких частотных полосах шириной в 1 Гц. Такой подход исходит из пейсмекерной теории происхождения гамма-ритма, согласно которой гамма-ритм генерируется отдельными нейронами независимо. При многократном предъявлении стимула в результате «перезапуска» пейсмекерные волны, совпадая по фазе, синхронизируются. Выделяя из вызванного потенциала гамма-осцилляции определенной частоты и находя для них дипольный источник, можно локализовать отдельные нейроны. В этом случае общее число дипольных

источников с разными специфическими частотами отражает общее число нейронов, вовлеченных в реакцию при замене одного стимула другим.

В связи со всем выше изложенным мы провели серию специальных исследований со следующей основной целью: исходя из пейсмеркерной гипотезы происхождения гамма-ритма, в экспериментах с заменой одного стимула другим исследовать зависимость амплитуды ВП и числа активированных пейсмеркерных нейронов, идентифицированных по дипольным источникам, от величины межстимульного различия по яркости для красного цвета (Данилова и др., 2002; Данилова, Дмитриева, 2002; Данилова, Быкова, 2003 б; Данилова, 2005; Данилова 2006 а, б, в).

2.2. Методика исследования

Работа выполнена на 11 испытуемых (студентах МГУ имени М. В. Ломоносова в возрасте 21–23 лет). Все испытуемые являлись нормальными трихроматами и не обнаруживали патологий зрительной системы. Ниже представлены результаты, полученные на трех испытуемых, которые выполнили полностью программу исследования. С каждым испытуемым было проведено по 15 серий опытов. Каждая серия состояла из многократного предъявления одной из 15 пар стимулов красного цвета, различающихся по яркости. Вызванные потенциалы получали на замену первого стимула пары вторым. Использовались 5 интенсивностей красного цвета (1, 2, 3, 4, 5). Стимулы красного цвета засвечивали весь экран монитора, его интенсивности в соответствии с компьютерной системой кодировки имели значения 170, 185, 200, 215, и 230 условных единиц. В качестве основных стимулов использовались только 1, 3 и 5 яркости. Первый стимул условно был назван референтным, второй — тестовым. Чередование референтного и тестового стимулов было регулярным при длительности каждого стимула 1 с. Пары стимулов и соответствующие им серии обозначались следующим образом: 1–1, 1–2, 1–3, 1–4, 1–5, 3–1, 3–2, 3–3, 3–4, 3–5, 5–1, 5–2, 5–3, 5–4, 5–5, где первая цифра — интенсивность референтного стимула, вторая — интенсивность тестового стимула. Для получения усредненного вызванного потенциала в каждой серии пара стимулов применялась по 70 раз. С каждым из трех референтных стимулов было проведено по 5 серий опытов.

Регистрация ЭЭГ производилась с помощью компьютерной системы «Brainsys» фирмы НМФ «Статокин» (Россия). 15-канальная запись ЭЭГ осуществлялась по международной системе 10–20 % с отведениями в O2, O1, P4, P3, C4, C3, CZ, T6, T5, T4, T3, F4, F3, F8, F7. В качестве референтного использовался объединенный ушной электрод. Частота оцифровки сигнала ЭЭГ — 400 Гц. Полоса пропускания — 0,3–80 Гц. Применялся запирающий фильтр, вырезающий 50-Гц колебания, связанные с сетевой наводкой.

После удаления из ЭЭГ артефактов для каждой серии получали вызванный потенциал на смену референтного стимула тестовым при 50 усреднениях. Длительность усредненной ЭЭГ, содержащей ВП, составляла 700 мс: 200 мс до стимула и 500 мс — после. Измерялась амплитуда двух компонентов ВП: Н100 и П140 относительно нулевого уровня, который программно определялся как усредненный фон, предшествующий моменту замены одного стимула другим. При вычислении корреляции и в графическом представлении знак компонента ВП не учитывался. Вызванные потенциалы, полученные для каждой серии, подвергались узкополосной частотной фильтрации с шириной в 1 Гц в двух частотных диапазонах: 30–45 и 55–75 Гц. Это позволяло выделить узкополосные осцилляции вызванного гамма-ритма.

Для определения трехмерной локализации в мозге источников гамма-осцилляций метод дипольного анализа соединялся с анатомической магнитно-резонансной томографией. Расчет координат эквивалентного диполя тока для частотно-специфических гамма-генераторов производился по программе Brainloc (модель одного подвижного диполя). Оцифровки сигнала ЭЭГ производилась с частотой 400 Гц, и вычисление наличия дипольного источника производилось каждые 2,5 мс. Рассчитанные по 15-канальной ЭЭГ координаты источников гамма-осцилляций проецировались на изображения томографических срезов мозга испытуемых, полученных на магнитно-резонансной томографе TOMIKON S50 (BRUKER) в ЦМТС МГУ имени М. В. Ломоносова.

2.3. Результаты исследования и их обсуждение

Для каждого испытуемого было получено по 15 вызванных потенциалов. Чтобы исследовать связь амплитуды ВП с числом активированных пейсмекерных нейронов, работающих в частотном диапазоне гамма-ритма, от физической величины яркостного различия стимулов красного цвета после узкополосной частотной фильтрации ВП выделенные гамма-осцилляции подвергались дипольному анализу. Для каждого кванта времени в 2,5 мс по 15-канальной записи ВП определялось наличие или отсутствие частотно-специфического дипольного источника при коэффициенте дипольности 0,95 и его локализация в структурах мозга.

Было предположено, что если активность частотно-специфических гамма-генераторов отражает активность нейронов, то их участие в механизме измерения межстимульных различий выразится в их максимальной активности в одном из ранних временных окон ВП. Поэтому первой задачей, которая решалась, было определение того временного окна, через которое проходит максимум активности частотно-специфических гамма-генераторов в их реакции на замену стимулов. Для этого в ВП были выделены пять временных окон шириной по 50 мс: 0–50, 50–100, 100–150, 150–200

и 200–250 мс. В выборе временного окна мы исходили из результатов исследования нейронов-детекторов зрительной коры кролика (Полянский и др., 2005), в которой показано, что на интервале 40–90 мс после стимула частота потенциалов действия положительно коррелировала с величиной физического различия черно-белых стимулов по яркости. Поэтому мы ожидали, что именно в окне 50–100 мс после стимула частотно-специфические гамма-генераторы будут отвечать максимумом активности на замену стимулов, которая оценивалась по суммарному числу локализованных диполей для всех активированных в этом окне частотно-специфических гамма-генераторов. Индивидуальные постстимульные гистограммы, характеризующие временное распределение активности частотно-специфических гамма-генераторов по временным окнам, подтвердили это ожидание. Наибольшая активность гамма-генераторов чаще всего возникала во временном окне 50–100 мс. На 13 индивидуальных постстимульных гистограммах из 15 сумма дипольных источников на интервале 50–100 мс была несколько больше, чем на интервале в 100–150 мс. Однако статистическая проверка по групповой постстимульной гистограмме дала отрицательный результат. Хотя максимальная активность гамма-генераторов на групповой гистограмме также возникает во временном окне 50–100 мс, но она статистически не отличается от активности в соседнем окне — 100–150 мс (рис. 7).

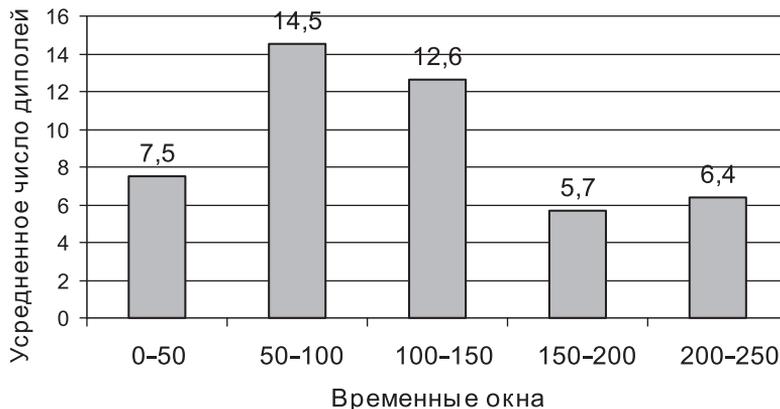


Рис. 7. Гистограмма усредненного числа диполей по пяти временным окнам вызванных потенциалов, полученных на замену стимулов разной яркости

Групповые данные. Усредненное число диполей для каждого временного окна получено по 45 вызванным потенциалам, при этом межстимульное различие не учитывалось

Для проверки включенности частотно-специфических гамма-генераторов в механизм измерения межстимульного различия для двух временных окон 50–100 мс и 100–150 мс были построены кривые, показывающие ха-

рактически изменение числа диполей от величины различия красного цвета по яркости. Аналогичные кривые параллельно строились по амплитудам двух компонентов ВП — Н100 и П140.

На рис. 8 представлены групповые результаты по двум компонентам ВП.

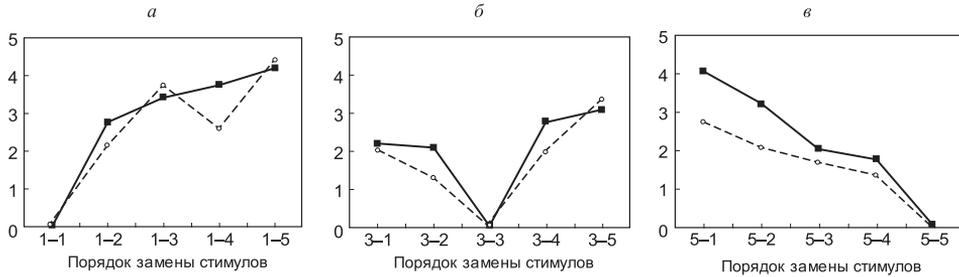


Рис. 8. Кривые зависимости амплитуды компонентов Н100 (тонкая пунктирная линия) и П140 (жирная сплошная линия) от величины физического различия по яркости красного цвета

Групповые данные. Слева направо представлены кривые для трех референтных стимулов: *a* — интенсивностью 1 (самый темный красный), *б* — интенсивностью 3 (средняя яркость) и *в* — интенсивностью 5 (самый яркий). По ординате — амплитуда компонента в мкВ, по абсциссе — порядок замены стимулов

Когда референтным стимулом был самый темный красный (*a*), амплитуда обоих компонентов росла по мере увеличения различия по интенсивности (восходящая кривая). При референтном стимуле средней интенсивности получены *y*-образные кривые, которые хорошо представлены обоими компонентами вызванных потенциалов (*б*). На применение красного цвета разной яркости на фоне наиболее ярко-красного референта получена нисходящая кривая — уменьшение числа дипольных источников узкополосных гамма-осцилляций с уменьшением физического различия между референтным и тестовым стимулами (В). Динамика изменений амплитуд двух компонентов ВП носит сходный характер, что согласуется с данными Ч. А. Измайлова и др. (2004), часто используемыми в качестве показателя межстимульного различия межпиковое значение амплитуды компонентов Н100–П140.

На рис. 9 представлена зависимость усредненного числа диполей для группы испытуемых от величины различия по яркости для двух временных окон ВП в интервалах 50–100 мс и 100–150 мс.

Кривые, полученные по диполям для двух окон, показывают сходство с результатами по двум компонентам ВП. Они неплохо воспроизводят характер изменения амплитуды компонентов Н100 и П140 от величины межстимульного различия. Можно видеть все три формы кривых: восходящую, нисходящую и *y*-образную.

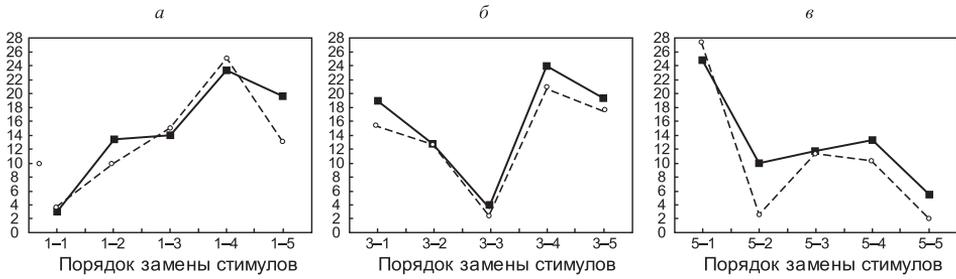


Рис. 9. Кривые зависимости усредненного числа диполей активированных частотно-специфических гамма-генераторов во временном окне 50–100 мс (*жирная сплошная линия*) и во временном окне 100–150 мс (*тонкая пунктирная линия*) от величины физического различия по яркости красного цвета

Групповые данные для трех референтных стимулов: *a* — интенсивностью 1, *б* — интенсивностью 3, *в* — интенсивностью 5. По ординате — усредненное число диполей. По абсциссе — порядок замены стимулов

Для сравнения числа диполей в окнах 50–100 мс и 100–150 мс с амплитудами компонентов Н100 и П140 были получены графики зависимости общего числа диполей на интервале 50–150 мс и межпиковой амплитуды Н100–П140 от межстимульного различия. График показал их сходную зависимость от величины различия (рис. 10).

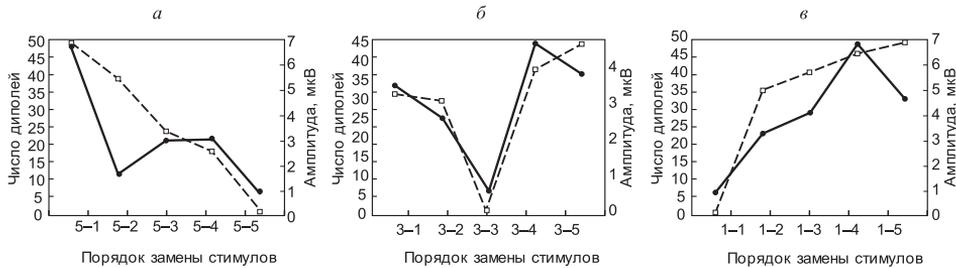


Рис. 10. Сходство изменений общего числа диполей на интервале 50–150 мс (*тонкая пунктирная линия*) и межпиковой амплитуды компонентов Н100 и П140 (*жирная сплошная линия*) в зависимости от величины межстимульного различия по яркости

Групповые данные для трех референтных стимулов: *a* — интенсивностью 1, *б* — интенсивностью 3, *в* — интенсивностью 5. Межпиковая амплитуда компонентов Н100 и П140 тесно связана с общим числом диполей гамма-генераторов в окне 50–150 мс, что указывает на общность происхождения компонентов вызванного потенциала Н100 и П140. По ординате — усредненное число диполей и межпиковая амплитуда компонентов вызванного потенциала в мкВ. По абсциссе — порядок замены стимулов

Таким образом, реакции в окнах 50–100 и 100–150 мс показали общность их происхождения. Такая синхронность дипольных источников и межпиковых значений Н100–П140 позволяет предположить общий источник их происхождения, когда ранний спайковый разряд вызывает за счет латерального торможения возникновение позитивной волны ВП — П140.

Сходство изменений амплитуд компонентов ВП и числа диполей от величины яркостного различия констатирует корреляция между матрицами различия по амплитудам ВП и матрицами различий по числу диполей для трех испытуемых. По непараметрическому ранговому параметру Спирмена корреляция между числом диполей в окне 50–100 мс и амплитудой компонента Н100 в затылочных отведениях О1 и О2 была одинаковой и составила 0,72 при $p < 0,001$. Слабее коррелировало число дипольных источников в окне 100–150 мс с амплитудой компонента П140 (особенно в правом полушарии). Коэффициент корреляции для затылочного отведения левого полушария по Спирмену составил 0,58 при $p < 0,001$, тогда как для правого полушария он был равен 0,38 при $p < 0,05$. Различие коэффициентов корреляции между амплитудой ВП и числом диполей, полученное для двух окон, можно объяснить меньшей активностью частотно-специфических гамма-генераторов во втором окне, которое представлено меньшим числом диполей. Это согласуется с нашими результатами о том, что максимальная реакция частотно-специфических гамма-генераторов наблюдается именно на интервале 50–100 мс (рис. 7).

Вместе с тем активность частотно-специфических гамма-генераторов, представленная в каждом из этих двух окон числом диполей, обнаруживает сильные связи, высоко коррелируя между собой. По Спирмену коэффициент корреляции между диполями в двух соседних окнах составляет 0,77 при $p < 0,001$. Высоко коррелируют между собой и амплитуды компонентов Н100 и П140, полученных на замену одного стимула другим. Коэффициент корреляции по Спирмену для отведения О1 составляет 0,92, для отведения О2 — 0,88 при $p < 0,001$.

Сходство процессов во временных окнах 50–100 и 100–150 мс обнаружилось в результате анализа трехмерной локализации диполей в мозге. Диполи частотно-специфических гамма-генераторов на интервалах 50–100 мс и 100–150 мс появляются не только в зрительной коре, но и в других структурах мозга. Однако наиболее часто диполи локализовались в двух структурах: в височной доле и в зрительной коре. Третье место по частоте появления диполей занимает мозжечок. Для двух временных окон в височную кору у разных испытуемых попадало от 21 до 42,8 % от общего количества локализованных диполей, в зрительную кору — от 18,5 до 48,1 %, в мозжечок — от 8,5 до 20 %. Меньшее число диполей найдено в гиппокампе, таламусе, верхнем двухолмии, и только у одного испытуемого было обнаружено несколько диполей в лобной коре.

Несмотря на разную степень вовлеченности зрительной коры в процесс измерения межстимульных яркостных различий, у всех испытуемых обнаружилась зависимость активности зрительной коры от величины физического различия стимулов. Локализация дипольных источников гамма-генераторов в зрительной коре возникала только на предъявление больших

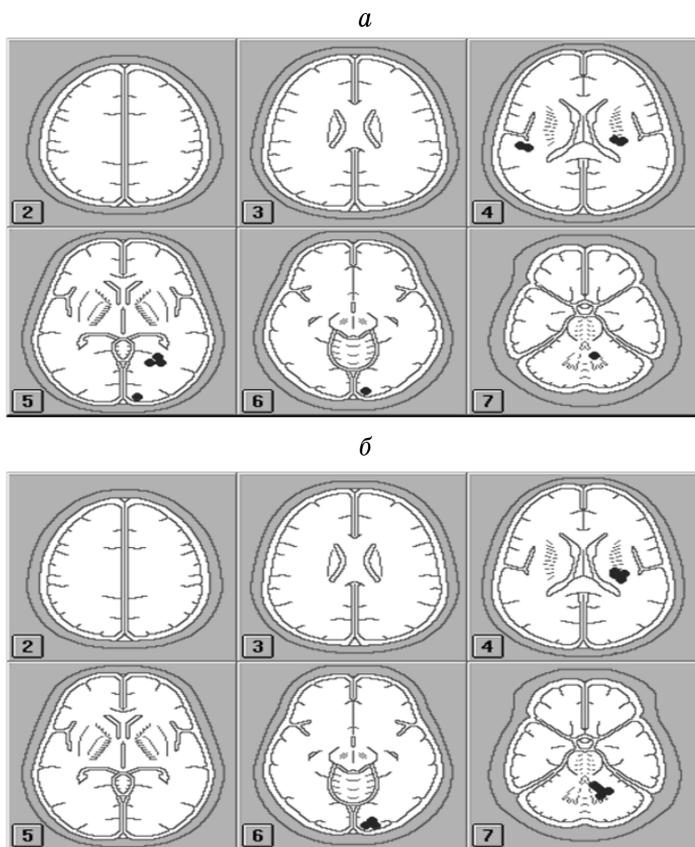


Рис. 11. Локализация диполей частотно-специфического гамма-генератора с частотой 56 Гц

Локализация осуществлена во временном окне 50–100 мс (*a*) и 100–150 мс (*б*) при замене пятой интенсивности красного цвета на первую на срезы атласа мозга. Исп. А. С.

различий по яркости. На рис. 11 представлена локализация диполей гамма-генератора с частотой 56 Гц на аксиальных срезах атласа мозга, полученная на замену 5-й интенсивности на 1-ю.

Во временном окне 50–100 мс диполи локализованы в зрительной коре, таламусе и мозжечке. В следующем окне 100–150 мс локализация сохраняется в тех же структурах, приобретая при этом более компактную форму. На рис. 12 показана локализация дипольных источников при переходе от раннего окна к позднему для другого гамма-генератора, работающего на частоте 69 Гц.

При замене 3-й интенсивности на 4-ю во временном окне 50–100 мс диполи локализованы в зрительной коре и таламусе, в следующем окне 100–150 мс диполи в таламусе исчезают, а в зрительной коре их число уменьшается, зато они появляются в височной коре. При этом диполи,

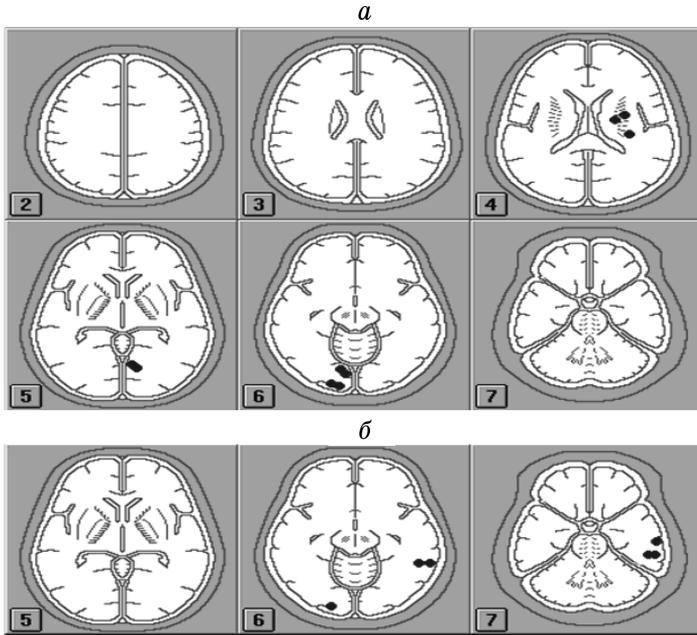


Рис. 12. Локализация диполей гамма-генератора с частотой 69 Гц

Локализация проводилась во временном окне 50–100 мс (*а*) и 100–150 мс (*б*) при замене красного цвета с интенсивностью 3 на красный цвет с интенсивностью 4. Срезы атласа мозга у исп. А. С.

оставшиеся в зрительной коре, сохраняют привязку к прежним локусам. Таким образом, локализация дипольных источников показывает, что на интервалах 50–100 мс и 100–150 мс сигнал различия охватывает височную, затылочную долю, таламус и мозжечок.

Ранее было показано (Данилова, Дмитриева, 2002), что частота активированных частотно-специфических гамма-генераторов зависит от функционального состояния. С развитием медленно-волнового сна, контролируемого по спектральному составу ЭЭГ в диапазоне частот 1–30 Гц, частотный состав активированных гамма-генераторов преимущественно представлен активностью низкочастотных гамма-генераторов на частоте до 40 Гц. С пробуждением доля высокочастотных гамма-генераторов резко возрастает. С позиции пейсмекерной теории происхождения гамма-ритма, частота локализованного гамма-генератора представляет частоту ПД пейсмекерного нейрона.

С возрастанием числа активированных диполей при увеличении межстимульного различия доля высокочастотных генераторов становится больше. Это выражается в том, что общее число активированных диполей положительно коррелирует со средней частотой гамма-генераторов. Для окон

50–100 и 100–150 мс коэффициенты корреляции составили 0,77 и 0,88 при $p < 0,001$. Соответственно, разность между числом высокочастотных генераторов (> 40 Гц) и низкочастотных (< 40 Гц) увеличивается с возрастанием межстимульного различия.

Полученные нами данные позволяют взглянуть на раннюю реакцию гамма-ритма, появляющуюся на интервале 0–100 мс после стимула как связанную с различием. Традиционно она рассматривается как ответ сенсорных систем, определяемый спецификой стимула. Однако опыты с заменой одного стимула другим показали, что на интервале до 100 мс после стимула возникает реакция различия.

При замене одного стимула другим частотно-специфические гамма-генераторы на интервале 50–150 мс после стимула вовлечены в процесс измерения межстимульного различия. Это подтверждается сходством y -образных, восходящих и нисходящих кривых, полученных как для числа диполей, характеризующих активность гамма-генераторов, так и амплитуд компонентов ВП: Н100 и П140.

Локализация диполей активированных гамма-генераторов выявила широкую распространенность по структурам мозга механизма вычисления различий по яркости. На интервале 50–150 мс наиболее часто диполи представлены в зрительной коре, височной доле, мозжечке и иногда в таламусе. Измерение яркости — очень важный механизм, который широко используется сенсорными системами при восприятии формы, движения, цвета. Поэтому сигнал различия по яркости должен быть широко представлен в структурах мозга, что и подтверждается нашими данными о локализации диполей. Это согласуется с гипотезой о существовании нейронов различия, которые рассеяны по структурам мозга (Соколов, 2003) и которые в нашем случае представлены локализованными диполями частотно-специфических гамма-генераторов.

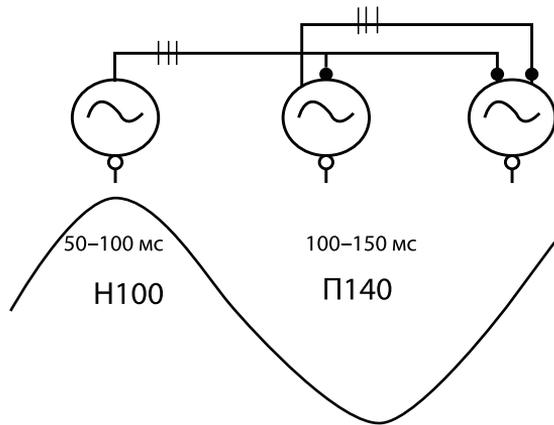
В данном исследовании впервые показано существование корреляции числа диполей активированных частотно-специфических гамма-генераторов с амплитудой компонентов ВП. Локализацию диполей частотно-специфических гамма-генераторов, особенно в зрительной коре, в которой они появляются на большое физическое различие стимулов, отличает их устойчивая привязка к определенным локусам. Частота активированных гамма-генераторов зависит от величины сигнала различия. С увеличением различия увеличивается вклад высокочастотных генераторов.

Сравнение процессов, протекающих в двух временных окнах, выявляет их большое сходство. Об этом свидетельствует, прежде всего, высокая корреляция между соседними окнами по числу диполей и между связанными с ними компонентами вызванных потенциалов. Число активированных диполей, достигая максимума в окнах 50–100 мс и 100–150 мс, снижается в окнах 150–200 мс и 200–250 мс, что проявляется в уменьшении корреля-

ции по числу диполей для поздних окон. При этом число диполей в окнах 50–100 мс и 100–150 мс положительно коррелирует с амплитудой своего компонента ВП. Кроме того, для двух окон получено сходство конфигураций кривых зависимости амплитуды компонентов ВП и числа диполей от физического различия стимулов.

Как интерпретировать эти две фазы вычисления различий? Исследование сигнала различия у нейронов зрительной коры кролика показало, что вслед за фазической реакцией активации в интервале 40–90 мс, отражающей величину физических различий, следует тормозная пауза, которую связывают с латеральным торможением. В нашем случае замена стимулов в обоих временных окнах вызывает увеличение числа активированных гамма-генераторов, представляющих количество активированных нейронов, вовлеченных в измерение различия по яркости. Следовательно, нужно объяснить тесную связь числа активированных нейронов с амплитудой компонентов Н100 и П140, несмотря на разный знак этих компонентов — негативность для Н100 и позитивность для П140. Объяснение представлено на схеме (рис. 13).

Рис. 13. Схема генерации компонентов вызванного потенциала Н100 и П140



При замене одного стимула другим в физических нейронах ЛКТ возникает ранний спайковый разряд различия, который через возбуждающие синапсы поступает на нейроны зрительной коры, вызывая в них ВПСП, определяющий пачку спайков. При этом суммарный ВПСП и амплитуда Н100 определяются числом вовлеченных нейронов. Нейроны коры связаны между собой латеральным торможением. Поэтому с задержкой 20 мс они вызывают в соседних нейронах ТПСП. При этом суммарный ТПСП равен по амплитуде компоненту П140, который пропорционален числу вовлеченных нейронов. Таким образом, Н100 и П140, имея разные знаки, пропорциональны числу реагирующих нейронов. Поэтому межпиковая амплитуда Н100–П140 равна удвоенному числу диполей нейронов коры, участвующих сначала в генерации Н100, затем П140

Сигнал различия по физическим каналам из наружного коленчатого тела поступает к нейронам зрительной коры, вызывая в них посредством возбуждающих синапсов внутриклеточную деполяризацию, которая ведет

к генерации потенциалов действия. Экстраклеточный макроэлектрод регистрирует при этом негативный пик Н100 вызванного потенциала, отражающий суммарный ВПСП данной популяции нейронов. Нейроны зрительной коры связаны между собой тормозными связями. Поэтому спайковые разряды вызывают в соседних нейронах внутриклеточные ТПСП, которые экстраклеточный макроэлектрод фиксирует как П140, запаздывающий по отношению к Н100 за счет времени развития латерального торможения. Амплитуда П140 определяется почти тем же составом нейронов зрительной коры, которые принимали участие в генерации Н100. Поэтому амплитуда Н100 положительно коррелирует с П140, а число диполей в окне 50–100 мс на участке Н100 положительно коррелирует с числом диполей в окне 100–150 мс на участке развития П140. Связь числа диполей с амплитудой Н100 объясняется тем, что они представляют нейроны, определяющие его амплитуду. Число диполей на участке П140 отражает число нейронов, участвующих в латеральном торможении и определяющих амплитуду П140. Локализация диполей в зрительной и височной коре соответствует распространению сигнала различия по коре, что отражается в возникновении ВП в отдаленных участках мозга.

Заключение

При замене одного стимула другим происходит смена векторов возбуждения, в результате чего в нейронной сети происходит «вычисление» модуля их векторной разности. Возникающий сигнал различия поступает в зрительную кору, где вызывает ВПСП и спайковый разряд. Суммарный ВПСП регистрируется в качестве компонента Н100. В результате латерального торможения между корковыми нейронами с некоторой задержкой возникают ТПСП, регистрируемые в качестве П140. Таким образом, амплитуды Н100 и П140 оказываются связанными с числом нейронов, входящих в сигнал различия, представленных числом диполей активированных частотно-специфических гамма-генераторов на участках Н100 и П140.

Полученные результаты позволяют распространить векторную теорию кодирования стимулов на ритмы мозга и предложить новый показатель активности механизмов вычисления различий — число и распределение по мозгу локально активированных частотно-специфических нейронных гамма-генераторов, выявляемых с помощью метода дипольного моделирования.

Литература

Греченко Т.Н., Соколов Е.Н. Эндонейрональная пластичность изолированных нейронов виноградной улитки // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П.Павлова. 1979. Т. 29 (5). С. 1093–1095.

- Греченко Т. Н.* Пейсмекерная активность нейронов: происхождение и функции // *Нейрон. Обработка сигналов. Пластичность. Моделирование* / Под ред. Е. Н. Соколова, В. А. Филиппова, А. М. Черноризова. Тюмень: ТГУ, Компания «Мир», 2008. С. 324–432.
- Данилова Н. Н.* Гамма-осцилляции в когнитивной деятельности человека // XXX Всероссийское совещание по проблемам высшей нервной деятельности, посвященное 150-летию со дня рождения И. П. Павлова. Санкт-Петербург, 2000. С. 63–66.
- Данилова Н. Н., Астафьев С. В.* Внимание человека как специфическая связь ритмов ЭЭГ с волновыми модуляторами сердечного ритма // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова*. 2000. Т. 50 (5). С. 791–804.
- Данилова Н. Н., Ханкевич А. А.* Гамма-ритм в условиях различения временных интервалов // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология*. 2001. № 1. С. 51–64.
- Данилова Н. Н., Дмитриева Е. С.* Влияние сна и бодрствования на пространственное распределение активности узкополосных гамма-осцилляторов, вовлекаемых в процесс сенсорного кодирования у человека // *Доклады III Всероссийской конференции с международным участием «Актуальные проблемы сомнологии»*. СПб, 2002. С. 28–29.
- Данилова Н. Н., Быкова Н. Б., Анисимов Н. В., Пирогов Ю. А., Соколов Е. Н.* Гамма-ритм электрической активности мозга человека в сенсорном кодировании // *Биомедицинские технологии и радиоэлектроника*. 2002. № 3. С. 34–42.
- Данилова Н. Н., Быкова Н. Б.* (2003 а). Роль частотно-специфических кодов в процессах внимания // *Доклады второй Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А. Р. Лурии* / Под ред. Т. В. Ахутиной, Ж. М. Глозман. М.: Смысл, 2003. С. 290–295.
- Данилова Н. Н., Быкова Н. Б.* (2003 б). Осцилляторная активность мозга и информационные процессы // *Психология: современные направления междисциплинарных исследований. Доклады конференции* / Под ред. А. Л. Журавлева, Н. В. Тарабриной. М.: ИП РАН, 2003. С. 271–283.
- Данилова Н. Н.* Томография активности локальных нейронных сетей мозга человека на основе регистрации гамма-ритма // *Ежегодник Российского психологического общества. Специальный выпуск. Т. 1. М.: Эслан, 2004. С. 255–257.*
- Данилова Н. Н.* Микроструктурный анализ гамма-ритма как метод изучения когнитивных процессов // *Проблемы нейрокибернетики. Материалы XIV Международной конференции по нейрокибернетике. Т. 1. Ростов н/Д, 2005. С. 184–186.*
- Данилова Н. Н., Быкова Н. Б., Пирогов Ю. А., Соколов Е. Н.* Исследование частотной специфичности осцилляторов гамма-ритма методами дипольного анализа и анатомической магнитно-резонансной томографии // *Биомедицинские технологии и радиоэлектроника*. 2005. № 4–5. С. 89–97.
- Данилова Н. Н.* (2006 а). Частотная специфичность осцилляторов гамма-ритма // *Российский психологический журнал*. 2006. № 3 (2). С. 35–60.
- Данилова Н. Н.* (2006 б). Роль высокочастотных ритмов электрической активности мозга в обеспечении психических процессов // *Психология. Журнал Высшей школы экономики*. 2006. № 3 (2). С. 62–72.
- Данилова Н. Н.* (2006 в). Временная и пространственная дискретность процессов мозговой активности в реализации когнитивных функций // *Вторая международная конференция по когнитивной науке: Тезисы докладов. Т. 1. СПб.: СПбГУ, 2006. С. 256–257.*
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Коршунова С. Г., Чудина Ю.* Геометрическая модель различения ориентаций линии, основанная на субъективных оценках и зрительных вызванных потенциалах // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова*. 2004. Т. 54 (2). С. 267–279.
- Павлов И. П.* Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей деятельности (поведения) животных. М.: Наука, 1973.

- Палихова Т. А.* Виноградные улитки в психофизиологии // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 54–62.
- Полянский В. Б., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н.* Вычисление цветовых и яркостных различий нейронами зрительной коры кролика // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2005. Т. 55 (1). С. 60–70.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс: Новый взгляд. М.: УРСС, 2003.
- Соколов Е. Н.* Очерки по психофизиологии сознания. М.: МГУ, 2010.
- Basar E.* Brain function and oscillations. Vol. II. Integrative brain function: neurophysiology and cognitive processes. Springer Verlag, 1999.
- Basar E., Basar-Eroglu C., Karakas S., Schurman M.* Brain oscillation in perception and memory // International journal of psychophysiology. 2000. Vol. 35(2–3). P. 95–124.
- Basar E., Basar-Eroglu C., Karakas S., Schurman M.* Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes // International journal of psychophysiology. 2001. Vol. 39. P. 241–248.
- Danilova N. N.* Frequency-specific analysis of gamma oscillations // International journal of psychophysiology. 2006. Vol. 61. P. 308.
- Duncan J.* Selective attention in distributed brain system // Cognitive Neuroscience of attention / Ed. by M. Posner. The Guilford Press. New York–London, 2004. P. 105–113.
- Eckhorn R., Bauer R., Jordan W., Brosch M., Kruse W., Munk M. H. J., Reitboeck H. J.* Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analyses in the cat // Biological Cybernetics. 1988. Vol. 60. P. 121–130.
- Eckhorn R., Reitboeck H. J., Arndt M., Dicht P.* Feature linking via synchronization among distributed assemblies: Simulations of results from cat visual cortex // Neural Computation. 1990. Vol. 2(3). P. 293–307.
- Fries P., Roelfsema P. R., Engel A. K., Konig P., Singer W.* Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry // PNAS. 1997. Vol. 94. P. 12699–12704.
- Galambos R.* A comparison of certain gamma band (40 HZ) brain rhythms in cat and man // Induced Rhythms in the Brain / E. Basar, T. H. Bullak (Eds). Boston: Birkhauser, 1992. P. 201–206.
- Herculano-Houzel S., Munk M. H. J., Neuenschwander S., Singer W.* Precisely synchronized oscillatory firing patterns require electroencephalographic activation // Journal of neuroscience. 1999. Vol. 19. P. 3992–4010.
- Herrman C. S., Mecklinger A., Pfiefer A.* Gamma response and ERPs in visual classification task // Clinical Neurophysiology. 1999. Vol. 110(4). P. 636–642.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Subjective and objective scaling of large color differences // Psychophysics beyond sensation. Laws and invariants of human cognition / C. Kaernbach, E. Schroger, H. Muller (eds.). Mahwah, NJ; London: Lawrence Erlbaum Associates, 2004. P. 27–42.
- Jensen O., Lisman J. E.* Hippocampal sequence-encoding driven by a cortical multi-item working memory buffer // TRENDS in Neuroscience. 2005. Vol. 28 (2). P. 67–72.
- Kazantsev V. B., Nekorkin V. I., Makarenko V. I., Llinas R.* Self-referential phase reset based on inferior olive oscillator dynamics // PNAS. 2004. Vol. 101(52). P. 18183–18188.
- Kojo I., Llinasuo M., Rovamo J.* Spatial and temporal properties of illusory figures // Vision Res. 1993. Vol. 33. P. 897–901.
- Leznik E., Llinas R.* Role of Gap Junctions in Synchronized Neuronal Oscillations in the Inferior Olive // Journal of neurophysiology. 2005. Vol. 94. P. 2447–2456.
- Logothetis N. K., Pauls J., Augath M., Trinath T., Oeltermann A.* Neurophysiological investigation of the basis the fMRI signal // Nature. 2001. Vol. 412(6843). P. 150–157.

- Lutzenberger W., Pulvermuller F., Birbaumer N.* Words and pseudowords elicit distinct patterns of 30-Hz activity in humans // *Neuroscience letters*. 1994. Vol. 176(1). P. 115–118.
- Melloni L., Molina C., Pena M., Torres D., Singer W., Rodriguez E.* Synchronization of Neural Activity across Cortical Areas Correlates with Conscious Perception // *Journal of neuroscience*. 2007. Vol. 27(11). P. 2858–2865.
- Mima T., Simpkins N., Oluwatimilehin T., Hallett M.* Force Level Modulates Human Cortical Oscillatory Activities // *Neuroscience Letters*. 1999. Vol. 275(2). P. 77–80.
- Pedroarena Ch., Llinas R.* Dendritic calcium conductances generate high-frequency oscillation in thalamocortical neurons // *PNAS*. 1997. Vol. 94. P. 724–728.
- Posner M.L.* *Progress in Attention Research // Cognitive Neuroscience of attention / Ed. by M. Posner*. The Guilford Press: New York-London, 2004. P. 3–9.
- Posner M.L., Raichle M.E.* Overview: The neuroimaging of human brain function // *PNAS*. 1998. Vol. 95. P. 763–764.
- Popivanov D., Mineva A., Krekule I.* EEG Patterns in Theta-Frequency-Range and Gamma-Frequency-Range and Their Probable Relation to Human Voluntary Movement Organization // *Neuroscience Letters*. 1999. Vol. 267(1). P. 5–8.
- Pulvermuller F., Preissl H., Lutzenberger W., Birbaumer N.* Spectral responses in the gamma-band: physiological signs of higher cognitive processes? // *NeuroReport*. 1995. Vol. 6. P. 2057–2064.
- Sannita W. G.* Stimulus-specific oscillatory responses of the brain: a time/frequency-related coding process // *Clinical Neurophysiology*. 2000. Vol. 111 (4). P. 565–583.
- Shibata T., Shimoyama I., Ito T., Abba D., Iwasa H., Koseki K., Yamanouchi N., Sato T., Nakajima Y.* Event-related dynamics of the gamma-band oscillation in the human brain: information processing during a GO/NOGO hand movement task // *Neuroscience research*. 1999. Vol. 33(3). P. 215–222.
- Singer W.* Response synchronization of cortical neurons: an epiphenomenon or a solution to the binding problem? // *Ibbero News*. 1991. Vol. 19(1). P. 6–7.
- Singer W., Gray C. M.* Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis // *Annual review of neuroscience*. 1995. Vol. 18(1). P. 555–586.
- Spydel J. D., Ford M. R., Sheer D. E.* Task dependent cerebral lateralization of the 40 Hz EEG rhythm // *Psychophysiology*. 1979. Vol. 16. P. 347–350.
- Tallon-Baudry C., Bertrand O., Bouchet P., Pernier J.* Gamma-range activity evoked by coherent visual stimuli in humans // *European Journal of Neuroscience*. 1995. Vol. 7(6). P. 1285–1291.
- Tallon-Baudry C., Kreiter A., Bertrand O.* Sustained and Transient Oscillatory Responses in the Gamma-Band and Beta-Band in a Visual Short-Term-Memory Task in Humans // *Visual Neuroscience*. 1999. Vol. 16(3). P. 449–459.
- Tiitinen H., Sibkkonen J., Reinkainen K., Alho K., Lavikainen J., Naatanen R.* Selective attention enhances the auditory 40-Hz transient response in humans // *Nature*. 1993. Vol. 364. P. 59–60.
- Von der Malsburg C., Schneider W.* Binding in models of perception and brain function // *Current Opinion in Neurobiology*. 1995. Vol. 5. P. 520–526.
- Yordanova J., Kolev V.* Developmental changes in the relationship between EEG theta response and P300 // *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology / Evoked Potentials Section*. 1997. Vol. 104(5). P. 418–430.

Часть III

**Векторный код
в нейронной активности**

Глава III-1
**Векторный принцип обработки информации о цвете
в слое биполярных клеток сетчатки карпа**
Carpio Cyprinus L.

Экспериментальное исследование и моделирование

А. М. Черноризов, Е. Н. Соколов

Ключевые слова: хроматическое и ахроматическое зрение, сетчатка, внутриклеточная регистрация, биполярные клетки, многомерное шкалирование, четырехмерная сферическая модель цветоразличения

Содержание

Раздел 1. Основная проблема и цели исследования: от сферической модели цветоразличения человека к нейронным механизмам восприятия цвета

- 1.1. Введение в проблему
- 1.2. Сферическая модель восприятия и следствия из нее для изучения нейронных механизмов цветового зрения

Раздел 2. Обоснование выбора объекта исследования

Раздел 3. Основная гипотеза и задачи исследования по нейрофизиологической проверке четырехмерной сферической модели цветового зрения

Раздел 4. Биполярные клетки сетчатки

- 4.1. Обоснование выбора биполяров для проверки векторной (сферической) модели цветового зрения
- 4.2. Биполярные клетки сетчатки и цветовое зрение
 - 4.2.1. Морфология биполяров и их синаптических связей
 - 4.2.2. ON- и OFF-типы биполяров: строение рецептивных полей, ионные механизмы генерации реакций на свет
 - 4.2.3. Цветокодирующие свойства биполяров

Раздел 5. Методы проведения экспериментов и обработки данных

- 5.1. Подготовка животных к опыту
- 5.2. Экспериментальная установка
 - 5.2.1. Фотостимулятор и стимулы
 - 5.2.2. Электроды и регистрирующая аппаратура
 - 5.2.3. Идентификация нейронов
- 5.3. Обработка и представление данных

- 5.3.1. Картирование рецептивных полей (РП)
- 5.3.2. Построение функций спектральных реакций (ФСР)
- 5.3.3. Построение цветового пространства по значениям ФСР биполярных клеток. Проверка на сферичность

Раздел 6. Результаты внутриклеточного исследования и моделирования

- 6.1. Типы биполярных клеток изолированной сетчатки карпа
 - 6.1.1. Центр-периферическая организация рецептивных полей биполярных клеток ON- и OFF-типов, определяемая по реакциям на белый свет
 - 6.1.2. Биполярные клетки ON-типа
 - 6.1.3. Биполярные клетки OFF-типа
 - 6.1.4. Цветокодирующие свойства рецептивных полей биполярных клеток

Раздел 7. Построение цветового пространства карпа по реакциям на цвет биполярных клеток

Раздел 8. Преобразование координат цветового пространства в слое биполярных клеток сетчатки

- 8.1. Типы цветоопponentных и ахроматических биполярных клеток сетчатки карпа
- 8.2. Сравнение цветового пространства карпа, построенного по реакциям на цвет БК, с цветовым пространством карпа, построенным по данным поведенческих опытов
- 8.3. Построение сферической модели цветоразличения человека по данным моделирования реакций на цвет биполярных клеток сетчатки приматов
- 8.4. Сравнение четырехмерной сферической модели цветового зрения карпа со сферической моделью цветоразличения человека
- 8.5. Роль биполяров в системе механизмов цветового зрения с позиций гипотезы о векторном кодировании информации в нейронных сетях

Выводы

Литература

Раздел 1. Основная проблема и цели исследования: от сферической модели цветоразличения человека к нейронным механизмам восприятия цвета

1.1. Введение в проблему

Исследование и моделирование процессов передачи информации о цвете в нейронных сетях зрительной системы является одной из главных задач психофизиологии цветовосприятия в рамках современной психофизиологии как науки о нейронных механизмах психических процессов и состояний. Способы нейронного кодирования цвета, по-видимому, мало отличаются от способов кодирования других признаков объекта. В силу этого результаты исследования нейронных механизмов кодирования в органе зрения являются существенными для понимания механизмов функционирования других анализаторных систем.

Адекватной экспериментальной моделью для этого является сетчатка глаза, которая по сложности строения и возможностям интегральной обработки параметров зрительных образов напоминает мозг (Jasper, Raynauld, 1975). На уровне нервных элементов сетчатки осуществляется переход от кодирования цвета по принципам трехкомпонентной теории Ломоносова — Юнга — Гельмгольца (слой фоторецепторов) к кодированию цвета по принципам теории оппонентных цветов Геринга (слой горизонтальных и биполярных клеток). В сетчатке происходит формирование цветооппонентных (RG; YB) и цветнеоппонентных (Br; Da) нейронных систем ON- и OFF-типов, которые, по-видимому, обладают разной функцией в процессе цветокодирования.

В современной нейробиологии цвета накоплено огромное число экспериментальных данных, касающихся ретинальных механизмов кодирования света и цвета. Возникает крайне актуальная в настоящее время необходимость в систематизации этого очень разнородного фактологического материала. Без такого синтеза «море фактов» заслоняет общие принципы кодирования сенсорной информации, поиск которых является в конечном итоге главной целью сенсорной психофизиологии. В настоящей работе эта задача решается путем интеграции данных нейрофизиологических и психологических (психофизика; поведение) исследований цветового зрения животных (моллюск, карп, лягушка) и человека в рамках единой модели, базирующейся на гипотезе о векторном кодировании сенсорной информации в нейронных сетях и реконструируемой по схеме «Человек — Нейрон — Модель» (Соколов, 1996, 2003, 2010).

1.2. Сферическая модель восприятия и следствия из нее для изучения нейронных механизмов цветового зрения

Одним из принципов переработки информации в нервной системе животных и человека является принцип *кодирования сигнала номером канала*.

Это означает, что при действии внешнего стимула на одном из селективных нейронов-детекторов возникает максимум возбуждения. При изменении стимула максимум возбуждения перемещается по набору детекторов, отображая это изменение стимула. Из анализа кодирования сигнала «номером канала» в рамках векторной психофизиологии следует, что возбуждения, поступающие на детектор, должны удовлетворять уравнению сферы. При этом всё множество селективных детекторов можно представить точками на поверхности сферы (Фомин и др., 1979; Соколов, 2003, 2010). Проверку этого положения можно реализовать как психофизическим, так и нейрофизиологическим методом. *Психофизический метод* заключается в расчете координат перцептивного пространства на основе матрицы субъективных различий между стимулами, получаемых в психофизических экспериментах с человеком или поведенческих опытах на животных (часть I монографии). *Нейрофизиологический метод* состоит в экспериментальном отыскании таких нейронов, реакции которых образуют координаты перцептивного пространства и должны удовлетворять уравнению сферы.

Частным случаем реализации принципа кодирования сигнала номером канала является *цветовое зрение*. Проверка психофизическим методом утверждения о том, что цветовое зрение соответствует сферической модели восприятия, подтвердила это положение. Оказалось, что всё множество апертурных и — отдельно — поверхностных (пигментных) *цветов разного цветового тона, насыщенности и яркости можно представить точками на поверхности сферы в четырехмерном евклидовом пространстве* (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989; Izmailov, Sokolov, 1991). При этом субъективным различиям между цветами на сфере соответствуют расстояния, измеряемые малой дугой большого круга (Соколов, Измайлов, 1984). Декартовы координаты монохроматических излучений в перцептивном пространстве человека, рассчитанные методом многомерного шкалирования по матрице субъективных различий, удовлетворяя уравнению сферы, совпадают со спектральными характеристиками красно-зеленой, сине-желтой и бело-черной оппонентных систем цветового зрения (глава I-1 монографии).

Из четырехмерной сферической модели цветоразличения следует, что всё *множество равноярких цветов должно располагаться на поверхности сферы в трехмерном евклидовом пространстве* (Izmailov, Sokolov, 1991). Это следствие нашло свое подтверждение в психофизических экспериментах с человеком, поведенческих (камп, кролик, обезьяна: Латанов и др., 1997; Полянский и др., 2000; Polaynskii et al., 2008) и нейрофизиологических (камп: Черноризов, 1995, 1999) опытах на животных. В последнем случае в специальной серии экспериментальных исследований нами показано, что горизонтальные клетки L-, RG- и YB-типов образуют в дистальных слоях сетчатки карпа нейронные каналы для передачи информации об ахро-

матической, красно-зеленой и сине-желтой составляющих сигнала о цвете (для обзора см. Черноризов, 1999). Показано также, что по значениям спектральных реакций горизонтальных клеток (ГоК) можно восстановить *трехмерную сферическую модель цветоразличения*. При этом пространство цветовых стимулов, восстанавливаемое по спектральным реакциям ГоК, может быть представлено в виде «цветового тела», «заполненного» цветами разной яркости, насыщенности и цветового тона. Выравнивание цветов по субъективной для глаза животного яркости позволяет спроецировать эти цвета на двумерную сферическую поверхность, являющуюся частью этого «цветового тела». С использованием сферической модели цветоразличения равной яркости цветов, построенной по данным внутриклеточного исследования спектральных реакций ГоК карпа, были рассчитаны функции цветоразличения, насыщенности и дополнительных цветов, совпадающие с аналогичными функциями, получаемыми из поведенческих опытов (Черноризов, 1995, 1999). Свойства этих функций закономерным образом соотносятся со свойствами спектральных реакций ГоК, что служит веским свидетельством в пользу включенности ГоК в систему цветокодирующих механизмов сетчатки.

Однако, хотя значения спектральных реакций ГоК и удовлетворяют уравнению сферы при разных значениях интенсивности, размерах и форме цветовой стимуляции, для восстановления *четырёхмерной сферической модели* трех типов ГоК уже недостаточно. Как обнаружилось в последующих работах, для построения цветового пространства в этом случае необходимо использовать реакции клеток следующего за ГоК слоя клеток сетчатки — биполярных клеток.

Итак, в контексте вышеизложенного *основная цель* данной работы заключалась в экспериментальной проверке методами нейрофизиологии следствий из *четырёхмерной сферической модели цветового зрения* в отношении нейронных механизмов кодирования цвета. Одновременно такая проверка «преследовала» еще одну важную цель — верификацию основных теоретических положений «векторной психофизиологии», базирующейся на гипотезе векторного кодирования сенсорной информации в нейронных сетях (Соколов, 2003, 2010).

Раздел 2. Обоснование выбора объекта исследования

Карп обладает хорошо развитым цветовым зрением. На это указывают данные микроспектрофотометрических, нейрофизиологических и поведенческих экспериментов (для обзора см. Измайлов и др., 1989; Черноризов, 1995, 1999). Так, в поведенческих опытах К. Вольфа (1925) показано, что рыбы из одного с карпом семейства *Cyprinidae* могут различать до 20 различных цветов в диапазоне от 340 нм до 760 нм. При этом рыбы отличают пурпурный цвет (смесь синего и красного спектральных излучений)

от любого другого цвета. В. Хамбургер (1926) выявил существование дополнительных цветов для рыб (*Phoxinus laevis* AG, семейство *Cyprinidae*), а также способность отличать белый цвет от какого-либо спектрального цвета. Таким образом, всю гамму цветов для рыб, как и для человека, можно представить в виде замкнутой круговой диаграммы (круга Ньютона) (Herter, 1953). Herter (1953) констатировал явления одновременного и последовательного яркостного и цветового контрастов для цветового зрения рыб. Хорио (1938) в опытах на карпах показал, что при различении зрительных стимулов рыбы чаще ориентируются на цвет, чем на форму. Способность рыб, в частности карпа, правильно оценивать цвет предметов независимо от условий освещения (константность восприятия цвета) продемонстрирована в поведенческих и электрофизиологических исследованиях (Oyama, Jitsumori, 1974; Диментман и др., 1975; Максимова и др., 1975).

Имеются данные о наличии в сетчатке костистых рыб фоторецепторов с пиком чувствительности в ультрафиолетовой области спектра (Neumeyer, Arnold, 1989). Не ясна роль этих рецепторов в цветовом зрении рыб ввиду того, что оптическая система камерного глаза этих животных не пропускает ультрафиолетовые лучи. Однако имеются данные о влиянии активности рецепторов этого типа в различение цветов в синей области спектра (400–430 нм) (Neumeyer, Arnold, 1989).

У рыб хорошо развита система ретино-текстальных зрительных проекций, что обуславливает сложный характер обработки цветового сигнала уже на уровне нейрональных структур сетчатки. В связи с этим сетчатка этих животных может служить моделью для изучения принципов цветокодирования, реализуемых у приматов центральными отделами зрительного анализатора.

Раздел 3. Основная гипотеза и задачи исследования по нейрофизиологической проверке четырехмерной сферической модели цветового зрения

В психофизических экспериментах с человеком и поведенческих опытах на животных показано, что множество цветов разного цветового тона, насыщенности и яркости можно представить точками на поверхности сферы в четырехмерном евклидовом пространстве (цветовом пространстве). Положение каждого цвета на сфере определяется значениями четырех декартовых координат, рассчитываемых методом многомерного шкалирования по матрице субъективных различий человека (Измайлов и др., 1989) или же вероятностям инструментальных условных реакций животного (каarp, кролик, обезьяна) (Латанов и др., 1997; Полянский и др., 2000). Три угловые (сферические) координаты цветов в сферическом цветовом пространстве коррелируют с субъективными аспектами восприятия цвета — цветовым тоном, насыщенностью и яркостью (светлотой). Декартовы же

координаты цветов близко совпадают со спектральными характеристиками цветоопponentных (красно-зеленых, RG, и сине-желтых, YB) и ахроматических (яркостных, Br, и темновых, Da) нейронов (Измайлов и др., 1989; Черноризов, 1995, 1999). Таким образом, каждый цветовой сигнал, ориентация которого определяет субъективную характеристику цвета и меняется при изменении сигнала на входе, представлен в сферическом пространстве четырехкомпонентным *вектором постоянной длины*. Это означает, что в таком «субъективном» цветовом пространстве цвет «кодируется» направлением вектора постоянной длины.

Нейрофизиологическая интерпретация осей пространства позволяет сформулировать *гипотезу о векторном принципе кодирования цвета* в нейронных сетях (Фомин и др., 1979; Измайлов и др., 1989; Sokolov, 1998). Согласно этой гипотезе декартовы координаты цветов соответствуют спектральным характеристикам *цветоопponentных (RG- и YB-типов) и ахроматических (Br- и Da-типов) нейронов*, возбуждения которых образуют компоненты *вектора возбуждения*. Изменение цвета сопровождается таким перераспределением возбуждений в ансамбле, состоящим из цветоопponentных и ахроматических нейронов, которое оставляет неизменным модуль вектора возбуждения и меняет лишь его ориентацию. Для проверки гипотезы необходимо идентифицировать сеть из цветокодирующих нейронов, осуществляющую нормировку векторов возбуждения и реализующую отображение множества цветowych сигналов на поверхность в четырехмерном пространстве сферы. В качестве наиболее вероятного кандидата на роль таких цветокодирующих нейронов были выбраны биполярные клетки (БК) сетчатки. Структура цветоопponentных и ахроматических нейронных каналов на уровне БК (см. обзор ниже) наиболее близко соответствует нейронной структуре анализатора цвета, предсказываемой на основе четырехмерной сферической модели цветового зрения. Это, в первую очередь, и побудило нас к изучению спектральных реакций этих клеток как возможного нейронного механизма реализации декартовых координат цветowych стимулов в пространстве четырехмерной сферы.

Раздел 4. Биполярные клетки сетчатки

4.1. Обоснование выбора биполяров для проверки векторной (сферической) модели цветового зрения

Биполярные клетки (БК) были выбраны для изучения нейронных механизмов, лежащих в основе *четырёхмерной сферической модели цветового различения*, по следующим причинам. Биполярные клетки входят в состав «прямого пути» передачи информации о цвете в сетчатке: «колбочки → биполярные клетки → ганглиозные клетки» (рис. 1).

При этом горизонтальные клетки — путем прямых (с БК) и обратных (с колбочками) связей — могут принимать самое непосредственное участие

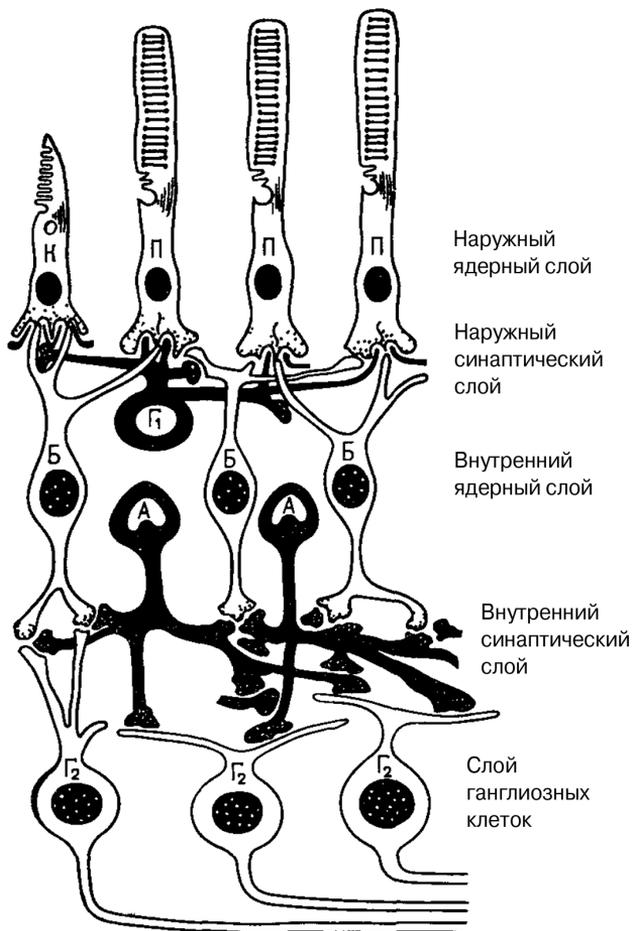


Рис. 1. Схема связей основных элементов сетчатки позвоночных (Boycott, Dowling, 1969)

Обозначения: К — колбочка, П — палочки, Г₁ — горизонтальная клетка, Б — биполярные клетки, А — амакриновые клетки, Г₂ — ганглиозные клетки

в формировании цветоопponentных свойств БК. Пространственно-временные и цветовые свойства рецептивных полей ганглиозных клеток (ГК) во многом определяются свойствами реакций прямо контактирующих с ними БК (Zrenner, 1983). И в этом смысле можно предполагать, что одной из функций ГК является преобразование в импульсный код «результатов» преобразования сигнала о цвете в сети из локально взаимодействующих колбочек, Гок и БК. Таким образом, анализ работы этой сети, выходы которой образованы БК, является принципиально важным для понимания сути преобразования информации о цвете в сетчатке.

По имеющимся данным, структура цветоопponentных и ахроматических нейронных каналов на уровне БК (Yazulla, 1976; Kaneko, Tashibana,

1981; Zrenner, 1983; Kolb, 2007, 2011; Nelson, Connaughton, 2012) наиболее близко соответствует нейронной структуре анализатора цвета, предсказываемой на основе четырехмерной сферической модели цветового зрения. Кроме того, данные о связи реакций БК посредством Мюллеровских клеток с *b*- и *d*-волнами ЭРГ (Черноризов, 2008; Newmann, 1988; Kolb, 2011, 2015) открывают интересную возможность сравнить между собой два цветовых пространства, одно из которых строится по реакциям на цвет БК, а другое — по суммарному выражению этих реакций в ЭРГ, регистрируемой на смену цветов. Так, по данным регистрации ЭРГ лягушки (Зимачев и др., 1991; Зимачев, Черноризов, 2001; Измайлов и др., 2006; см. также главу II-2 монографии) было показано, что *b*-волна, возникающая в результате замены одного цвета другим, содержит информацию о цветовых различиях. Обработка матрицы амплитудных значений *b*-волны, полученной в экспериментах по замене цветов, методом многомерного шкалирования выявила четырехмерную структуру цветового пространства лягушки. В связи с тем, что *b*-волна ЭРГ отражает вклад реакций биполярных клеток сетчатки, органично возникает задача изучения спектральных реакций именно БК как возможного нейронного механизма реализации декартовых координат цветовых стимулов в пространстве четырехмерной сферы.

Таким образом, в опытах на сетчатке карпа решались *основные задачи* настоящего исследования — внутриклеточная регистрация реакций на цвет биполярных клеток ахроматического и цветооппонентного типов в целях нейрофизиологической верификации четырехмерной сферической модели цветоразличения, получаемой в поведенческих экспериментах.

4.2. Биполярные клетки сетчатки и цветовое зрение

В современной литературе имеется относительно небольшое число данных о морфологии и реакциях на цвет биполярных клеток (БК) сетчатки млекопитающих (Dacey, 1996; Gouras, 2009; Nelson, Connaughton, 2012; Kolb, 2011, 2015). Поэтому приводимые ниже данные касаются БК сетчатки низших позвоночных, в основном костистых рыб, где БК исследованы наиболее подробно.

4.2.1. Морфология биполяров и их синаптических связей

Методами морфологии показано, что в сетчатке рыб БК имеют синаптические контакты как с колбочками, так и с палочками. При этом область прямых контактов с фоторецепторами ограничена небольшой областью дендритных ветвлений БК (100–500 мкм).

Наиболее полно морфологические данные, касающиеся избирательных связей БК в сетчатке низших позвоночных животных с фоторецепторами разного типа, представлены в работе Scholes et al. (1975) (на рыбах) и Yazulla et al. (1976) (на черепахе). По характеру доминирующих контактов БК с рецепторами авторы выделяют колбочковые, палочковые и колбочково-

палочковые («смешанные») БК. Среди колбочковых БК имеются клетки, контактирующие преимущественно с синечувствительными *S*-колбочками, с зеленочувствительными *M*-колбочками, с красночувствительными *L*-колбочками или же с несколькими колбочками в разных комбинациях (например, с *M*- и *L*-колбочками). На основании этого критерия в сетчатке рыб выявлено семь разновидностей БК: два вида БК, контактирующих исключительно с *S*- или же с *M*-колбочками; пять видов БК, контактирующих с двумя-тремя типами колбочек, с палочками или же с палочками и колбочками одновременно. В ряде работ описаны *химические синапсы БК с ГоК*, где ГоК выступают в роли пресинаптического элемента (Kolb, 2007). *С амакриновыми клетками БК* контактируют с помощью синапсов так называемого «ленточного типа» («*ribbon synapses*»), в которых и амакрины, и БК выступают в качестве как пре-, так и постсинаптического элементов (Юсупов, 1980).

Биполярные клетки могут быть по-разному (с разной плотностью) представлены в разных участках сетчатки. Так, плотность тел БК на периферии сетчатки кролика составляет около 500 мм², а в «центральной горизонтальной полоске» — до 2500 мм² (Sjostrand, 1976). В многочисленных морфологических исследованиях сетчатки приматов показано, что здесь, в отличие от низших позвоночных, БК могут быть связаны (в области фовеа) с очень небольшим числом колбочек (1–5) (Siminoff, 1991 a, b).

4.2.2. *ON- и OFF-типы биполяров: строение рецептивных полей, ионные механизмы генерации реакций на свет*

Концентрические рецептивные поля (РП) БК имеют центр-периферическую организацию. По типу реакций на засвет центра РП принято делить БК на «БК ON-типа» (от англ. *onset* — «включение») и БК «OFF-типа» (от англ. *offset* — «выключение») (Saito, 1987). При освещении пятном белого света, совмещенным с центром РП, клетки ON-типа деполяризуются, а клетки OFF-типа гиперполяризуются. При освещении кольцевыми стимулами периферия РП БК ON- и OFF-типов обнаруживают противоположный (центру) знак реакции — гиперполяризуются (ON-биполяры) или же деполяризуются (OFF-биполяры) при включении света (рис. 2–4).

Аксональные окончания ON- и OFF-биполяров сконцентрированы в двух разных подслоях внутреннего плексиформного слоя сетчатки — в дистальной и проксимальной его частях соответственно. Все исследованные к настоящему времени БК позвоночных могут быть отнесены к одному из этих двух типов.

В сетчатке теплокровных БК зарегистрированы у единичных представителей — у кошек (Nelson et al., 1976), кроликов (Muller et al., 1988) и обезьян (Dacey, 1996). В этих работах обнаружено, что в сетчатке приматов БК, связанные *L*- и *M*-колбочками, имеют небольшие по размеру РП (до нескольких угловых минут). Эти БК, сконцентрированные в основном в области

Рис. 2. Примеры оригинальных записей реакций биполярной клетки ON-типа на пятно (а) с диаметром 100 мкм и кольцо (б) белого света с наружным диаметром 1500 мкм и внутренним диаметром 1000 мкм

Пятно света ($\varnothing = 100$ мкм) вызывает деполяризацию центра (верхняя линия на а), а кольцо ($\varnothing_{\text{н}} = 1500$ мкм, $\varnothing_{\text{вн}} = 1000$ мкм) — гиперполяризацию периферии (верхняя линия на б) рецептивного поля клетки. Ступенчатое отклонение нижней линии вверх (на а и б) — отметка длительности стимуляции (0,5 с). Калибровка: 10 мВ

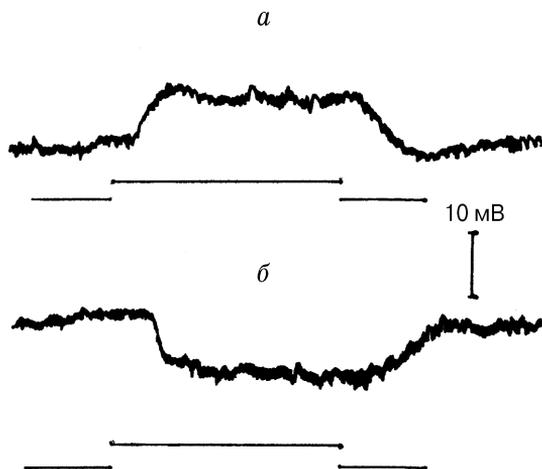
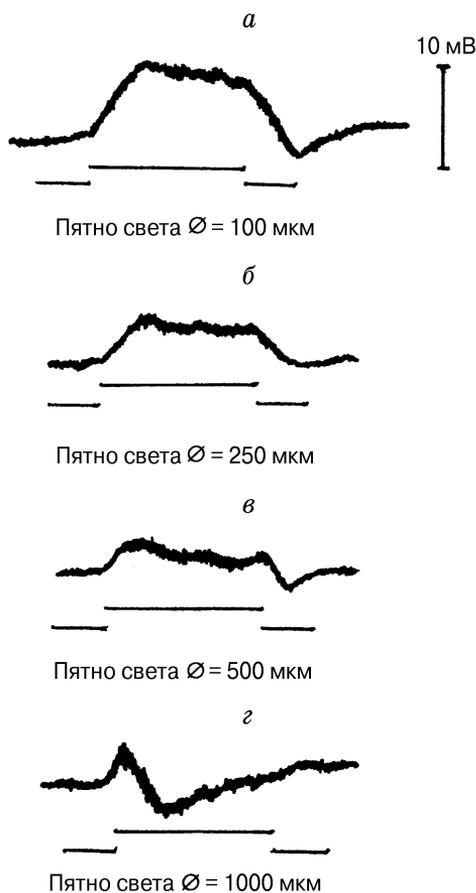


Рис. 3. Примеры оригинальных записей реакций биполярной клетки ON-типа на пятна белого света разных диаметров

Обозначения. Величины диаметров (мкм) световых пятен указаны рядом с соответствующими записями реакций (верхние линии на а-г). Ступенчатое отклонение нижней линии вверх (на а-г) — отметка длительности стимуляции (0,5 с). Калибровка: 10 мВ. Видно, что амплитуда деполяризационных реакций ON-биполяра, связанных с активацией центра рецептивного поля, уменьшается при увеличении диаметра светового пятна (со 100 мкм до 1000 мкм) в силу подключения тормозной OFF-периферии



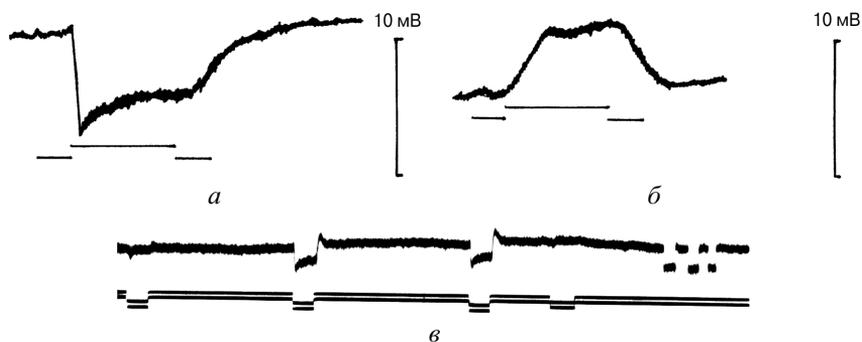


Рис. 4. Примеры оригинальных записей реакций биполярной клетки OFF-типа на пятно (*а*) и кольцо (*б*) белого света; на пятна белого света разных диаметров (*в*)

Пятно света ($\varnothing = 100$ мкм) вызывает гиперполяризацию центра (верхняя линия на *а*), а кольцо ($\varnothing_{\text{н}} = 1500$ мкм, $\varnothing_{\text{вн}} = 1000$ мкм) — деполяризацию периферии (верхняя линия на *б*) рецептивного поля клетки. Ступенчатое отклонение нижней линии вверх (на *а*, и *б*) — отметка длительности стимуляции (0,5 с). Калибровка: 10 мВ. *Верхняя линия* на *в*: реакции OFF-биполяра на пятна белого света разных диаметров (слева направо: 100 мкм, 250 мкм, 500 мкм, 1000 мкм). Три ступенчатых отклонения вниз в крайней правой части записи — калибровка (10 мВ). *Нижняя линия*: ступенчатое отклонение линии вниз — отметка длительности стимуляции (500 мс)

центральной ямки сетчатки (*foveola*), получили название «миниатюрных» (англ. *midget*) БК. БК, связанные с *S*-колбочками, имеют большие по размеру РП.

Разные по знаку реакции в центре РП у ON- и OFF-биполяров связаны с различием в ионных механизмах генерации потенциалов БК в синапсах с фоторецепторами (Saito, 1987).

4.2.3. Цветокодирующие свойства биполяров

Колбочковые БК сетчатки рыб обладают *цветооппонентными свойствами*, что выражается в зависимости знака их реакции (де- или гиперполяризация) от длины волны спектрального излучения и места нанесения раздражения. Например, у цветооппонентных БК +R–G-типа максимум деполяризации наблюдается при освещении красным цветом центра РП (+R), а максимум гиперполяризации — при освещении зеленым цветом (–G) периферии РП (рис. 5).

Для стимуляции центра РП (верхние кривые на *слева* и *справа*) использовалось пятно с диаметром 500 мкм (0,0 лог. ед.), а для стимуляции периферии — кольцо (внутренний диаметр 500 мкм, наружный диаметр 1500 мкм; 0,0 лог. ед.). Ступенчатое отклонение нижней линии вверх — отметка длительности стимула (0,5 с). Калибровка: 10 мВ.

Аналогичным образом характеризуются БК –R+G, +Y–B, +B–Y, Bг- и Da-типов. БК –R+G и +R–G типов относят к БК с красно-зеленой (RG) оппонентностью; БК +Y–B и +B–Y типов — к БК с сине-желтой (BY) оппонентностью и БК Bг- и Da-типов — к цветонеоппонентным БК

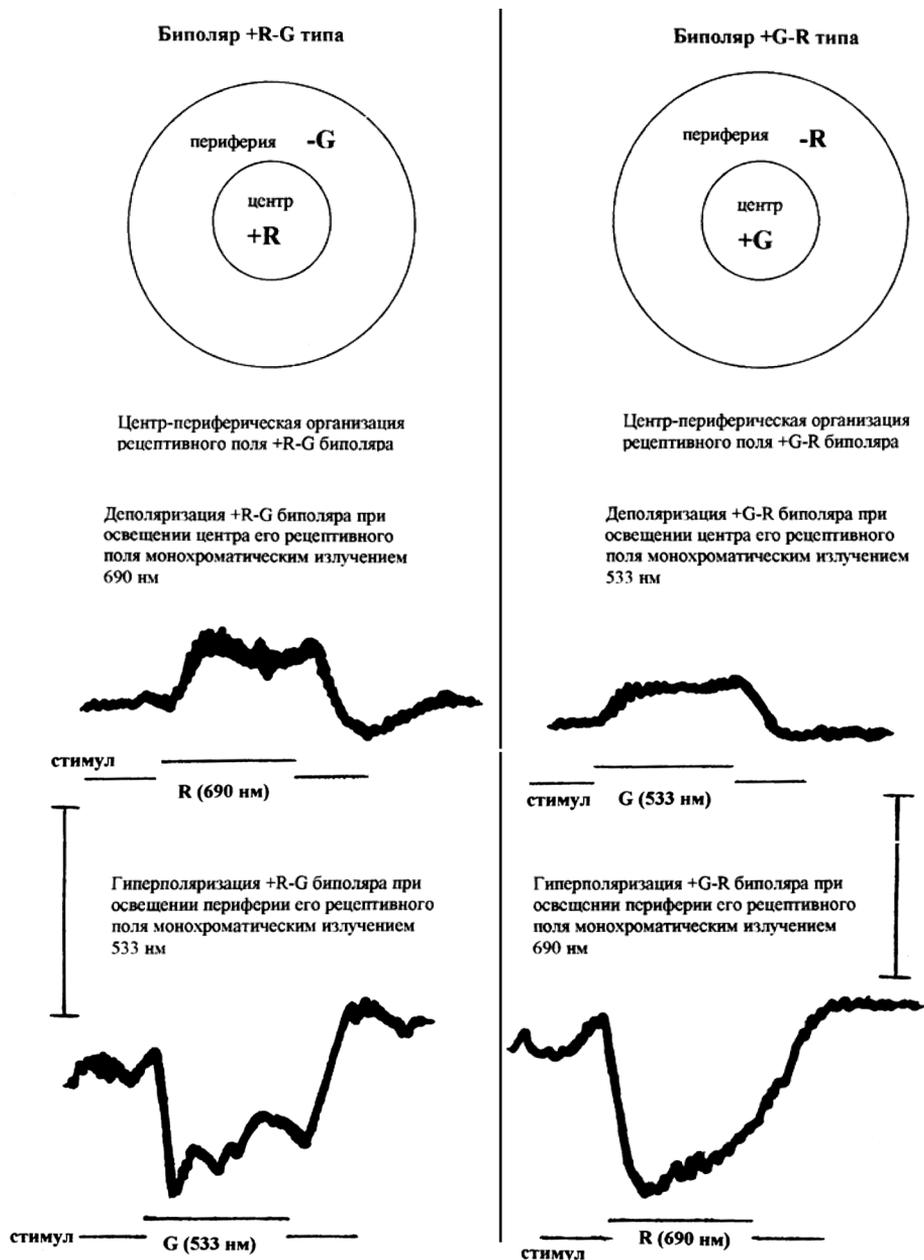


Рис. 5. Примеры оригинальных записей реакций цветоопонентных биполяров +R-G-типа (а) и -R+G-типов (б) на стимуляцию центра и периферии рецептивного поля (РП) равноквантовыми монохроматическими излучениями разных длин волн

ахроматического типа. В последнем случае антагонистические друг другу центр и периферия РП имеют одинаковые спектральные характеристики, но разные по знаку реакции. Таким образом, цветовая оппонентность БК совмещена с пространственной оппонентностью их РП.

В литературе отсутствуют сведения о наличии в сетчатке рыб БК с сине-желтой оппонентностью, однако существование таких БК предполагается очень вероятным в связи с тем, что найдены ганглиозные клетки сетчатки и клетки НКТ, обладающие такими свойствами (Kolb et al., 2011, 2015).

Особенностью БК в сетчатке рыб является то, что довольно большая часть из них (около 25%) обнаруживает так называемую «двойную оппонентность» (Daw, 1973; Kaneko, Tachibana, 1981). У БК этого типа цветооппонентность обнаруживается в пределах как центра, так и периферии РП. Например, у БК с двойной красно-зеленой оппонентностью центр РП обладает оппонентностью +R–G-типа, а кольцевая периферия РП — оппонентностью -R+G-типа. БК с двойной сине-желтой оппонентностью в сетчатке рыб не обнаружено. У приматов зрительные нейроны с двойной цветооппонентностью обнаруживаются только на уровне коры (Daw, 1973; Lennie, D'Zmura, 1988; Zeki, 1983).

Существует точка зрения, что цветооппонентные свойства зрительных нейронов, формирующиеся у низших позвоночных уже на уровне ГоК и БК сетчатки, могут образовывать нейронный механизм одновременного и последовательного цветового контраста, а также константности восприятия цвета (Gouras, 2009; Kolb, 2011, 2015).

Раздел 5. Методы проведения экспериментов и обработки данных

5.1. Подготовка животных к опыту

В опытах с внутриклеточной регистрацией объектом исследования служил темноадаптированный препарат изолированной сетчатки речного карпа (возраст 2–3 года). До начала опытов рыбы содержались в комнатных столитровых аквариумах при температуре 18–20°C в условиях суточной смены освещения (день/ночь). Перед началом эксперимента животное адаптировалось в течение одного-двух часов в темноте. Непосредственно перед опытом животное обездвигивалось 0,2% раствором диплацина. Затем из глазницы удалялся глазной бокал и выделялась сетчатка, расположенная рецепторной поверхностью вверх. Готовый препарат помещался в специальную камеру, куда непрерывно подавался увлажненный кислород.

5.2. Экспериментальная установка

5.2.1. Фотостимулятор и стимулы

Фотостимулятор, разработанный на кафедре высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, имел два идентичных по устройству канала (Черноризов, 1999). Источником

света служила лампа накаливания КГМ мощностью 150 Вт, питание которой осуществлялось с помощью источника постоянного тока Б5-21. Лучи от источника света собирались конденсорными линзами и через водяные тепловые фильтры попадали последовательно на нейтральные светофильтры, интерференционные фильтры, транспаранты, собирающие линзы, фотообъектив от аппарата Юпитер-11 ($F = 19,5$ см), прямоугольные линзы и затем на сетчатку. Транспаранты представляли собой отснятые на пленке Микрат-300 пятна и кольца разных размеров. По одному каналу можно было проецировать на сетчатку пятна с диаметром 100, 250, 500 или 1000 мкм, по другому каналу — кольца с разным соотношением размеров внутреннего и внешнего диаметров. Величина светового потока, пропускаемого интерференционными фильтрами, выравнивалась по количеству квантов света на выходе фотостимулятора с помощью нейтральных светофильтров. Максимальная величина равноквантового потока света для обоих каналов составляла $5,0 \cdot 10^{14}$ квант \cdot см² \cdot с⁻¹. Равноквантовый поток света мог ослабляться в пределах 4,8 лог. ед. нейтральными светофильтрами с шагом в 0,2 лог. ед. Максимальная интенсивность белого света, измеренная на уровне сетчатки с помощью калиброванного неселективного радиационного термoelementa РТЭ-11, составляла $3,0 \cdot 10^5$ эрг \cdot см⁻² \cdot с⁻¹.

5.2.2. Электроды и регистрирующая аппаратура

Внутриклеточное отведение потенциалов ГоК и биполяров осуществлялось с использованием стеклянных микроэлектродов с пучками микрокапилляров внутри. Сопротивление электродов, заполненных 3М раствором цитрата калия, варьировало в пределах 40–80 МОм. Индифферентным электродом служила хлорированная серебряная проволока, контактировавшая с сетчаткой через фитилек из ваты, смоченный в растворе Рингера. Активный микроэлектрод через хлорсеребряную проволоку подсоединялся к входу катодного повторителя микроэлектродного усилителя МZ-4 (японской фирмы Hitachi) с параметрами: сопротивление входа — 10 ГОм, компенсация напряжения — 500 мВ, компенсация емкости — 40 пФ, амплитудно-частотная характеристика линейна от 0 до 10 кГц. Усиленный сигнал поступал отдельно на двулучевой осциллограф С1-18 и для визуального контроля — на индикатор ИМ-789. Запись потенциалов осуществлялась с экрана осциллографа С1-18 на пленку РФ-3 при помощи фоторегистрирующего устройства ФОР-1. Введение микроэлектрода в сетчатку производилось под углом 45° с использованием масляного микроманипулятора и блока шаговой подачи.

5.2.3. Идентификация нейронов

Для поиска и идентификации горизонтальных и биполярных клеток сетчатки использовались критерии, разработанные в исследованиях Kaneko (1970) и Toyoda (1973) на основе корреляции данных внутриклеточной

регистрации с данными световой (флюоресцентной) микроскопии: глубина погружения микроэлектрода в сетчатку; размеры и строение рецептивных полей, характерные особенности функций спектральных реакций (положение максимумов; локализация нейтральных точек).

5.3. Обработка и представление данных

5.3.1. Картирование рецептивных полей (РП)

включало определение типа центр-периферической организации (ON или OFF), а также размеров центра и периферии. Это достигалось путем стимуляции РП клетки белым светом в виде пятен и колец разных размеров. Клетки ON-типа деполяризовались при освещении центра РП и гиперполяризовались при освещении периферии (рис. 2, 3). Клетки OFF-типа обнаруживали противоположный характер реакций (рис. 4).

5.3.2. Построение функций спектральных реакций (ФСР)

производилось сначала отдельно для центра и периферии РП. Для этого по оси абсцисс откладывались значения длин волн монохроматических излучений (нм), а по оси ординат — максимальные значения амплитуд (мВ) соответствующих спектральных реакций БК. Затем путем линейной суммации значений ФСР центра и ФСР периферии РП биполяра рассчитывались значения «интегральной ФСР» (рис. 5, 6). Согласно процедуре расчета «интегральная ФСР» (далее — ФСР) является результатом пространственной суммации цветовых сигналов по всему РП (центр + периферия), и, таким образом, может рассматриваться как суммарная (интегральная) «цветовая характеристика» РП биполярной клетки (рис. 6).

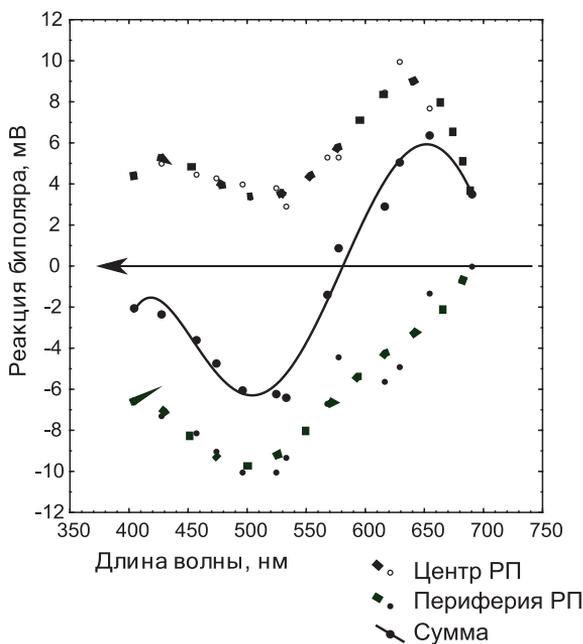
Значения «интегральной» функции спектральных реакций (ФСР) каждого биполяра рассчитываются путем линейной суммации значений ФСР для центра и значений ФСР для периферии рецептивного поля. Таким образом, «интегральная» ФСР является суммарной характеристикой спектральных свойств всего рецептивного поля биполярной клетки.

Точками представлены экспериментальные данные; *сплошные линии* — результат аппроксимации данных методом полиномов (пакет статистических программ Statistica-5). Остальные обозначения см. на рисунке.

При суммации ФСР центра и ФСР кольцевой периферии мы исходили из допущения о линейном характере суммации потенциалов (Фомин и др., 1979; Измайлов и др., 1989; Черноризов, 1995; Siminoff, 1991). По особенностям формы «интегральных ФСР», предварительно нормированных по максимуму (%), проводилось затем разбиение БК на типы. При этом в расчет принимались знак реакций (деполяризация, гиперполяризация) и локализация максимумов и «нейтральных точек»¹ в ФСР. Для одних и тех же условий стимуляции (конфигурация и размер, длина волны и ин-

¹ «Нейтральная точка» в функциях спектральных реакций — это такой участок видимого спектра, на излучения из которого клетка не реагирует. В этой точке клетка меняет знак

Рис. 6. Построение «интегральных» функций спектральных реакций биполяров (на примере клеток +R–G-типа)



тенсивность стимула) «интегральные» ФСР для БК одного типа усреднялись. В результате каждый тип БК был представлен усредненной (интегральной) ФСР (рис. 6–9). В работе описаны четыре типа цветооппонентных и два типа цветонеоппонентных (ахроматических) БК.

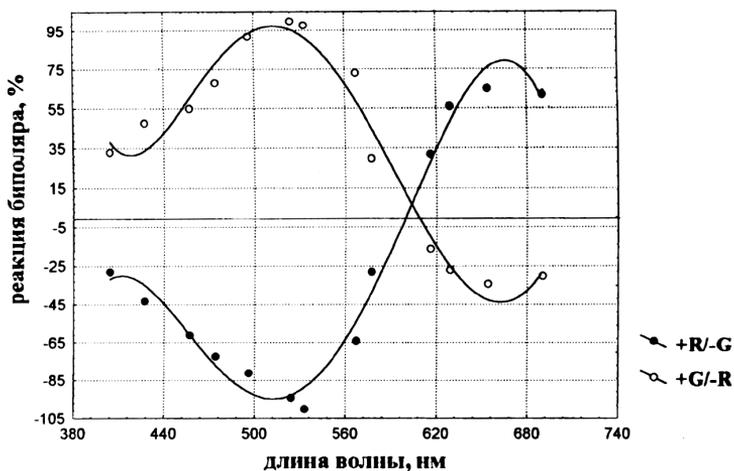


Рис. 7. Усредненные функции спектральных реакций биполярных клеток +R–G и +G–R типов

своих реакций: в левой и правой относительно нейтральной точки областях спектра ответы клетки имеют разную полярность (гипер- или деполаризация).

Функции получены путем усреднения значений соответствующих «интегральных» функций для семи клеток $+R-G$ -типа ($-●-$) и одиннадцати клеток $+G-R$ -типа ($-○-$).

Точками представлены экспериментальные данные; сплошные линии — результат аппроксимации данных методом полиномов (пакет статистических программ Statistica-5). Остальные обозначения см. на рисунке.

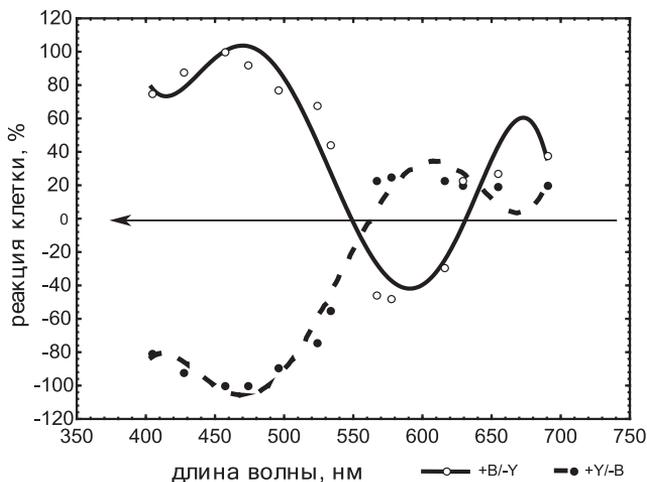


Рис. 8. Усредненные функции спектральных реакций биополярных клеток $+Y-B$ и $+B-Y$ типов

Функции получены путем усреднения значений соответствующих «интегральных» функций для двух клеток $+Y-B$ -типа ($-●-$) и шести клеток $+B-Y$ -типа ($-○-$).

Точками представлены экспериментальные данные; сплошные линии — результат аппроксимации данных методом полиномов (пакет статистических программ Statistica-5). Остальные обозначения см. на рисунке.

Функции получены путем усреднения значений соответствующих «интегральных» функций для пяти клеток B_r -типа ($-○-$) и пяти клеток D_a -типа ($-●-$).

Точками представлены экспериментальные данные; сплошные линии — результат аппроксимации данных методом полиномов (пакет статистических программ Statistica-5). Остальные обозначения см. на рисунке.

5.3.3. Построение цветового пространства по значениям ФСР биополярных клеток. Проверка на сферичность

В работе проверялось предположение о том, что нейронные механизмы, «реализующие» четырехмерное цветовое пространство, представлены в сетчатке цветоопponentными и ахроматическими биополярными клетками

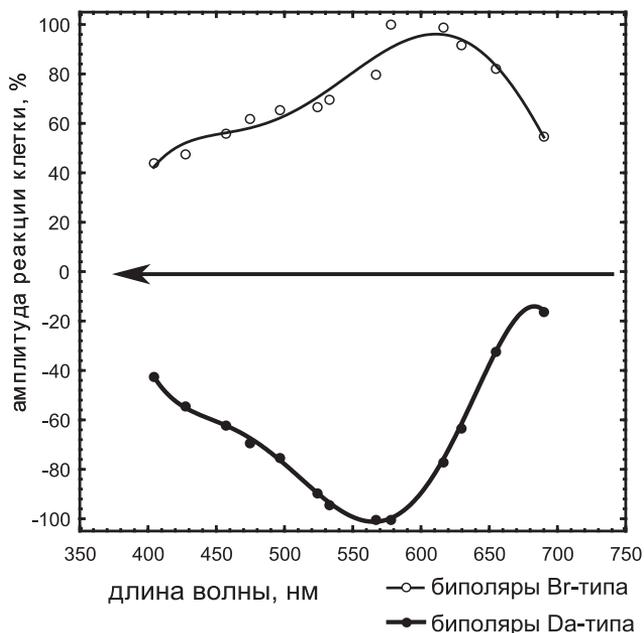


Рис. 9. Усредненные функции спектральных реакций биполярных клеток Вг- и Да-типов

(БК). Справедливость гипотезы означала, что четырехмерное сферическое пространство может быть построено по значениям функций спектральных реакций (ФСР) БК. При этом значения усредненных ФСР цветоопponentных биполяров использовались в качестве декартовых координат цветовых стимулов в хроматической x_1x_2 плоскости, а значения усредненных ФСР ахроматических (цветнеоппonentных) биполяров — в качестве координат цветовых стимулов в ахроматической x_3x_4 плоскости цветового пространства. Если гипотеза верна, то цветовое пространство, восстанавливаемое по реакциям БК, должно иметь вид гиперсферы в четырехмерном евклидовом пространстве. Это означает, что должно выполняться следующее уравнение четырехмерной сферы:

$$x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 + x_4^2 = R^2 = \text{const}, \quad (1)$$

где x_1, x_2, x_3, x_4 — реакции БК (подробнее см. ниже п. 6.2).

Степень соответствия реакций БК уравнению сферы оценивалась по коэффициенту вариативности (%) значений радиуса R , рассчитываемых для каждого экспериментального излучения отдельно. Анализировалась структура такого «нейрофизиологического» пространства — его размерность и характер распределения точек-стимулов на разных плоскостных проекциях.

Раздел 6. Результаты внутриклеточного исследования и моделирования

По результатам внутриклеточной регистрации реакций БК сетчатки карпа на монохроматические излучения разных длин волн и интенсивностей и анализа локальной (центр-периферической) структуры цветовых рецептивных полей (РП) выделено шесть типов БК. Показано, что четыре типа цветоопponentных БК и два типа ахроматических БК образуют нейронный механизм отображения цветовых сигналов на поверхность гиперсферы в четырехмерном евклидовом пространстве.

6.1. Типы биполярных клеток изолированной сетчатки карпа

6.1.1. Центр-периферическая организация рецептивных полей биполярных клеток ON- и OFF-типов, определяемая по реакциям на белый свет

По знаку (деполяризация/гиперполяризация) реакций на пятна белого света, предъявляемые в центре рецептивного поля клетки, все зарегистрированные нами биполяры могут быть поделены на две группы — ON-биполяры и OFF-биполяры.

Небольшие по размеру ($\varnothing = 100 \dots 250$ мкм) пятна белого света вызывали деполяризацию у биполяров ON-типа (рис. 2) и гиперполяризацию — у биполяров OFF-типа (рис. 4). Кольца белого света (внутренний диаметр $\varnothing_{\text{вн}} = 500$ или 1000 мкм и, соответственно, наружный диаметр $\varnothing_{\text{н}} = 1000$ или 1500 мкм) вызывали реакции противоположного знака — гиперполяризацию ON-биполяров и деполяризацию OFF-биполяров (рис. 2, 4).

Из 45 зарегистрированных биполяров 22 клетки принадлежали к ON-типу и 23 — к OFF-типу.

6.1.2. Биполярные клетки ON-типа

В опытах зарегистрированы 22 биполярные клетки ON-типа. Темновой уровень мембранного потенциала составлял у клеток этого типа $-30 \dots -40$ мВ. Латентный период реакций в ON-центре рецептивного на пятно 100 мкм ($0,0$ лог. ед.) варьировал в пределах $10-20$ мс. Значения латентного периода реакций при стимуляции тормозной периферии рецептивного поля кольцом белого света ($\varnothing_{\text{вн}} = 1000$ мкм, $\varnothing_{\text{н}} = 1500$ мкм; $0,0$ лог. ед.) превышали таковые для центра (при равенстве амплитуд) и менялись в диапазоне $15-25$ мс.

У некоторых биполяров ON-типа можно было наблюдать единичные потенциалы действия или же небольшие по длительности и амплитуде фазические разряды, накладывающиеся на тонический ответ клетки.

Концентрическое рецептивное поле биполяра включает антагонистические друг другу «возбуждающий» (деполяризационный) ON-центр с диаметром около $100-200$ мкм и «тормозную» (гиперполяризационную) OFF-периферию (рис. 2). При диффузном освещении белым светом всего рецептивного поля (пятнами с диаметром $500-1000$ мкм) форма и знак

реакций БК определяется взаимодействием центра и периферии рецептивного поля при доминировании реакций центра. Это иллюстрирует рис. 3, где представлены реакции биполярной клетки ON-типа на пятна белого света разных диаметров — 100, 250 и 500 мкм. Видно, что освещение РП пятном света 100 мкм вызывает четко выраженную деполяризацию, которая заметно снижается при увеличении диаметра пятна до 250 мкм и 500 мкм как следствие подключения тормозной периферии. Аналогичные данные, представленные на рис. 2 и рис. 3, были получены для 19 биполяров ON-типа. В результате анализа реакций БК ON-типа можно заключить, что центры концентрических рецептивных полей этих клеток имеют небольшие размеры и варьируют по диаметру в пределах 100–500 мкм. Оптимальным стимулом для вызова гиперполяризации с периферии РП ON-биполяров является кольцо света с внутренним диаметром $\varnothing_{\text{вн}} = 500$ мкм и наружным диаметром $\varnothing_{\text{н}} = 1000 \dots 1500$ мкм.

6.1.3. Биполярные клетки OFF-типа

Реакции OFF-биполяров в центре и на периферии рецептивного поля иллюстрируются на рис. 4, где приведены экспериментальные записи реакций биполяра OFF-типа на пятно ($\varnothing = 100$ мкм) и на кольцо ($\varnothing_{\text{вн}} = 1000$ мкм, $\varnothing_{\text{н}} = 1500$ мкм) белого света. Темновой уровень мембранного потенциала составлял у OFF-клеток $-10 \dots -25$ мВ. Латентный период реакций в ответ на локальную стимуляцию OFF-центра рецептивного поля пятном белого света 100 мкм (0,0 лог. ед.) варьировал в диапазоне 15–25 мс и, таким образом, несколько превышал по величине латентный период для ON-биполяров. Как и для ON-биполяров, в реакциях OFF-биполяров на диффузный засвет всего рецептивного поля доминировали реакции центра (рис. 5). В очень редких случаях, как и для ON-биполяров, при действии на периферию РП можно было наблюдать единичные потенциалы действия, накладывающиеся на тонический деполяризационный ответ клетки. Для изучения свойств пространственной суммации сигналов в рецептивных полях ON- и OFF-биполяров в отдельных случаях проводилась регистрация реакций БК на пятно белого света с диаметром 100 мкм, помещаемое в разные участки рецептивного поля клетки. Данные такой регистрации подтверждают, что размеры центров рецептивных полей ON- и OFF-биполяров варьируют в пределах 100–500 мкм.

6.1.4. Цветокодирующие свойства рецептивных полей биполярных клеток

Ограниченная длительность регистрации реакций БК позволила только у 40 клеток (из 45 зарегистрированных) исследовать с достаточной степенью полноты спектральные свойства центра и периферии рецептивного поля. В этой связи для выделения типов цветокодирующих БК использовались «интегральные» ФСР, получаемые путем линейной суммации в каждой точке спектра значений ФСР для центра и значений ФСР для

периферии рецептивного поля. Значения ФСР для центра были получены при использовании 13 равноквантовых монохроматических спектральных излучений разных длин волн, подаваемых в форме пятен с диаметром 100 мкм, 250 мкм или 500 мкм (в зависимости от размера центра РП клетки). Значения ФСР для периферии рецептивного поля клетки были получены предъявлением кольца $\varnothing_{\text{вн}} = 1000$ мкм, $\varnothing_{\text{н}} = 1500$ мкм. На основе анализа формы «интегральных» функций спектральных реакций 36 биполярных клеток были поделены на шесть групп нейронов.

Биполяры +R–G-типа (7 клеток). Клетки этого типа деполяризовались на излучения из диапазона 600–700 нм с пиком на 650 нм и гиперполяризовались при предъявлении излучений из коротко- и средневолновой частей спектра с пиком на 530 нм и с «нейтральной точкой» в области 590–600 нм (рис. 7). В соответствии с такой формой ФСР эти биполяры были специфицированы как +R–G-клетки.

Биполяры +G–R-типа (11 клеток). Клетки этого типа, в отличие от биполяров +R–G-типа, деполяризовались при освещении РП излучениями из средневолновой области спектра (с максимумом на 524–533 нм) и гиперполяризовались при освещении РП длинноволновыми излучениями (с пиком на 650–690 нм) (рис. 7). «Нейтральная точка» ФСР была локализована в той же области спектра, что и у биполяров +R–G-типа, — на 590–600 нм.

Биполяры +B–Y-типа (6 клеток). Интегральная функция спектральных реакций у клеток этого типа имела сложную форму и включала две области деполяризации (с пиками на 460 нм и 690 нм) и одну область гиперполяризации (с пиком на 577 нм) (рис. 8). Такая ФСР имела две «нейтральные точки», расположенные вблизи 550 нм и 630 нм (рис. 8). Анализ формы «интегральных» ФСР этих БК позволяет отнести их к клеткам +B–Y-типа.

Биполяры +Y–B-типа (2 клетки). «Интегральная» ФСР для БК +Y–B-типа характеризовалась гиперполяризацией на монохроматические излучения в диапазоне 404–577 нм (с пиком на 465–480 нм) и деполяризацией на монохроматические стимулы в области 580–690 нм (с пиком на 622 нм) (рис. 8). «Нейтральная точка» локализовалась в области 580 нм. В соответствии с такой формой «интегральной» ФСР, получаемой путем линейной комбинации соответствующих функций для центра и периферии РП, эти клетки были отнесены нами к биполярам +Y–B-типа.

Биполяры Br-типа (5 клеток). Клетки этого типа деполяризовались при стимуляции рецептивного поля пятнами 100–500 мкм любого цвета с пиком реакций в области 616–629 нм и гиперполяризовались цветными кольцами ($\varnothing_{\text{вн}} = 250 \dots 1000$ мкм, $\varnothing_{\text{н}} = 1000 \dots 1500$ мкм) с максимумом также на 616–629 нм (рис. 9). Поскольку реакции в центре РП превышали по амплитуде реакции на периферии РП, то «интегральная» ФСР у клеток этого типа, получаемая путем линейной суммации значений ФСР для

центра и значений для ФСР периферии, определялась деполяризационными реакциями центра.

Данные БК не обнаруживают признаков цветоопонентности и реагируют на любые цветные излучения деполяризацией, которая особенно хорошо выражена при локальном засвете центра РП. По своим свойствам БК этой группы близки к так называемым «яркостным нейронам» — нейронам Вг-типа (от англ. *brightness* — «яркость») в широко распространенной классификации зрительных нейронов, предложенной Р. Юнгом (1973).

Биполяры *Da-muna* (5 клеток). Клетки этого типа, в отличие от биполяров *Br-muna*, гиперполяризовались при засвете РП цветными пятнами диаметром $\varnothing = 100\text{--}500$ мкм с пиком реакций на 616–629 нм и деполяризовались цветными кольцами ($\varnothing_{\text{вн}} = 250 \dots 1000$ мкм, $\varnothing_{\text{н}} = 1000 \dots 1500$ мкм) с максимумом на 616–629 нм (рис. 9). Как и для биполяров Вг-типа, для одних и тех же монохроматических излучений амплитуды реакций в центре РП превышали амплитуды реакций на периферии РП, в силу чего «интегральная» ФСР у клеток этого типа определялась гиперполяризационными реакциями центра.

Таким образом, Да-нейроны — в отличие от Вг-нейронов — реагируют на монохроматические излучения любой длины волны не деполяризацией, а гиперполяризацией. По своим свойствам БК этой группы близки к так называемым «темновым нейронам» — нейронам *Da-muna* (от англ. *darkness* — «темнота») (Jung, 1973).

Биполяры с двойной цветовой оппонентностью. У одного биполяра RG-типа была обнаружена так называемая «двойная цветная оппонентность» (Kaneko, Tachibana, 1981). В центре РП эта клетка деполяризовалась на длинноволновые излучения (600–700 нм) и гиперполяризовалась на излучения из коротко- и средневолновой областей спектра (400–580 нм) с «нейтральной точкой» в области 580–600 нм. Периферия рецептивного поля характеризовалась противоположным типом реакций. Эта клетка была отнесена к биполярам +R–G/–R+G-типа. У трех клеток RG-типа была обнаружена оппонентность –R/–G+R-типа, о чём свидетельствовало наличие двух пиков в функциях спектральных реакций — пика гиперполяризации на 540 нм (–G) и пика деполяризации на 616–629 нм (+R), получаемых при стимуляции кольцевыми стимулами периферии РП. По-видимому, это БК +R–G/R+G-типа с редуцированным компонентом +G.

Таким образом, слой биполярных клеток сетчатки (карпа) — это первый уровень зрительного анализатора животного, где, согласно выдвинутой в работе гипотезе, происходит формирование четырех типов цветоопонентных (+R–G, +G–R, +Y–B, +B–Y) и двух типов ахроматических (Вг, Да) нейронных каналов. В работе показывается, что реакции клеток указанных типов образуют нейронный механизм отображения цветовых сигналов на поверхность четырехмерного сферического пространства (см. ниже п. 7).

Раздел 7. Построение цветового пространства карпа по реакциям на цвет биполярных клеток

При использовании реакций БК в качестве координат четырехмерного цветового пространства мы опирались на предположение о том, что информация о цвете в слое биполяров передается фазой возбуждения клетки — деполяризацией, в силу чего цветоопponentные клетки функционируют по принципу «или-или» (рис. 10, а).

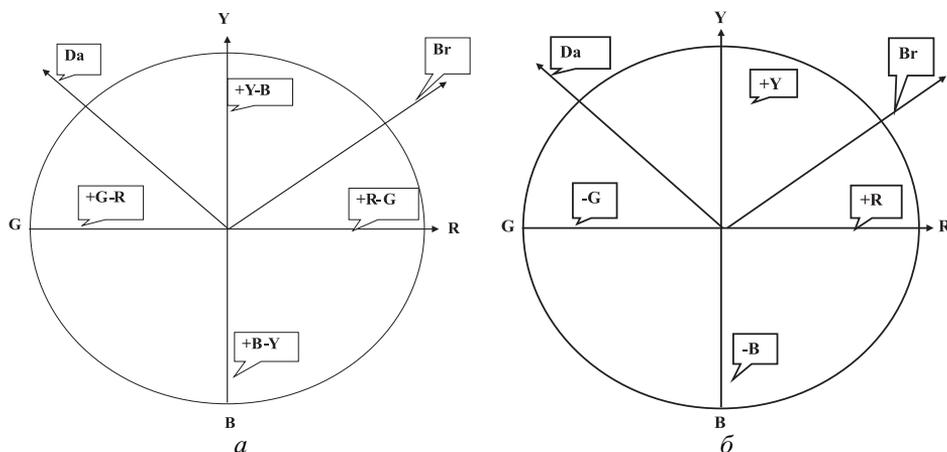
При использовании реакций БК в качестве координат четырехмерного цветового пространства мы опирались на предположение о том, что информация о цвете в слое биполяров передается фазой возбуждения клетки — деполяризацией, в силу чего цветоопponentные клетки функционируют по принципу «или-или». Это означает, что оттенки зеленого цвета (G) кодируются биполярами +G–R-типа, оттенки красного цвета (R) — биполярами +R–G-типа, оттенки желтого цвета (Y) — биполярами +Y–B-типа и оттенки синего цвета (B) — биполярами +B–Y-типа.

Например, для биполяров +R–G и +G–R-типов такая опponentность в работе означает, что: 1) в каждый момент времени спектральной стимуляции возбуждены только +R/–G-клетки (при стимуляции оттенками красного цвета) или же только +G/–R-клетки (при стимуляции излучениями зеленого цвета); 2) смеси — в определенной пропорции — зеленых и красных цветов, а также белый цвет, вызывают слабые (близкие к «шуму») реакции как +R/–G, так и +G–R-клеток. Всё это по аналогии относится и к нейронам +Y–B- и +B–Y-типов. И только нейроны Vg и Da в определенной степени возбуждаются при всех условиях хроматической или ахроматической стимуляции.

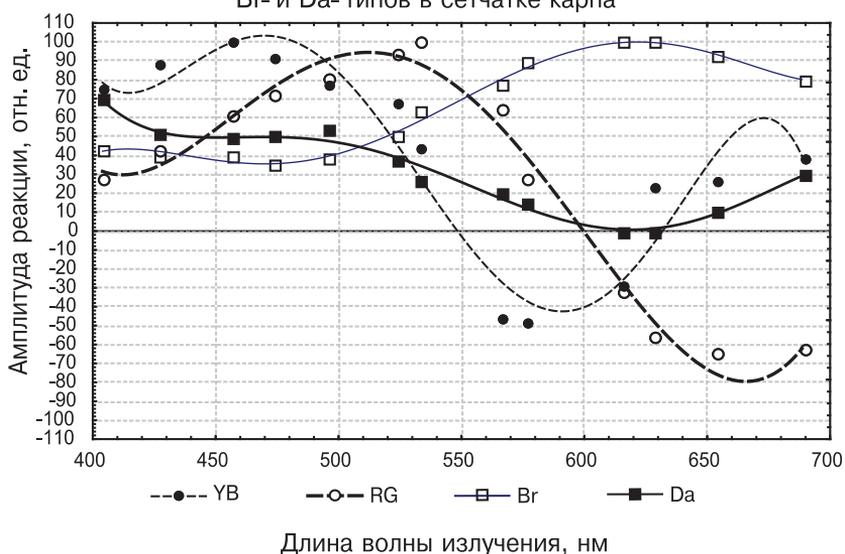
Итак, поскольку биполярные клетки +R–G и +G–R, +Y–B и +B–Y работают по принципу «или-или» (опponentным образом), то их вклады в процесс цветокодирования учитываются в модели с разным знаком. Это означает, что если для построения пространства величина возбуждения +R–G-клеток (+R) берется со знаком плюс (+R), то величина возбуждения +G–R-клеток (+G) берется со знаком минус (–G) (рис. 10, б).

Так как биполярные клетки +R–G и +G–R, +Y–B и +B–Y работают по принципу «или-или» цветоопponentным образом, то их вклады в кодирование опponentных цветов (красного, R, и зеленого, G; синего, B, и желтого, Y) учитываются в модели с разным знаком.

Аналогичным образом с разным знаком должны быть учтены вклады +Y–B и +B–Y-клеток –(+Y) и (–B) соответственно. В итоге оси четырехмерного векторного цветового пространства, построенного по реакциям БК, могут быть охарактеризованы как красно-зеленая, +R–G (ось x_1), сине-желтая +Y–B (ось x_2), яркостная, Vg (ось x_3) и темновая Da (ось x_4) системы цветового зрения карпа (рис. 10, в). Таким



Функции спектральных реакций биполяров RG, YB, Br- и Da- типов в сетчатке карпа



Типы цветowych и ахроматических биполяров в сетчатке карпа

Рис. 10. Построение четырехмерного цветового сферического пространства карпа по значениям усредненных функций спектральных реакций биполярных клеток (БК) сетчатки

образом, нейроны $+R-G$ и $+G-R$ вместе образуют ось x_1 , а нейроны $+Y-B$ - и $+B-Y$ -типов представляют ось x_2 . Соответственно, нейроны Br представляют ось x_3 , а нейроны Da — ось x_4 . В качестве спектральных характеристик (координат) осей цветового пространства могут быть взяты — с учетом симметричности реакций $+R-G$ и $+G-R$, $+Y-B$ и $+B-Y$ клеток (рис. 7, 8) — функции спектральных реакций для биполяров $+R-G$, $+Y-B$,

Br- и Da-типов (рис. 10, в). В табл. 1 приведены значения ФСР этих четырех типов БК, которые были использованы в работе для проверки гипотезы о сферическом четырехмерном пространстве карпа.

В качестве спектральных характеристик (координат) осей цветового пространства могут быть взяты — с учетом симметричности реакций +R–G и +G–R, +Y–B и +B–Y клеток — функции спектральных реакций для биполяров +R–G, +Y–B, Br- и Da-типов. В табл. 1 приведены значения ФСР этих четырех типов БК, которые были использованы в работе для проверки гипотезы о сферическом четырехмерном пространстве карпа.

Таблица 1

Усредненные значения функций спектральных реакций (%) цветоопponentных (YB, RG) и ахроматических (Br, Da) биполяров (рис. 10, в), использовавшиеся для построения четырехмерного цветового пространства карпа

Длина волны, нм	Тип биполярной клетки (центр РП / периферия РП)				
	+Y/–B	+R/–G	Br	Da	Радиус
404	–75	–28	43	70	114,7
427	–88	–43	40	51	117,4
457	–100	–61	40	49	133,1
474	–92	–72	35	50	131,8
496	–77	–81	38	54	129,8
524	–68	–94	50	37	131,6
533	–44	–100	63	27	129,0
567	46	–64	77	20	112,0
577	48	–28	89	15	106,0
616	29	32	100	0	108,9
629	–23	56	100	0	116,9
654	–27	65	93	10	117,1
690	–38	62	80	30	112,2

Примечание. Коэффициент вариативности значений радиуса четырехмерной сферы составляет 8,1%.

Проверка гипотезы о сферическом четырехмерном цветовом пространстве показывает, что реакции БК удовлетворяют уравнению четырехмерной сферы: $x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 + x_4^2 = R^2 = \text{const}$, где x_1, x_2, x_3, x_4 — реакции БК. Небольшая величина разброса радиусов, 8,1%, свидетельствует о том, что поверхность получаемого пространства действительно является сферической (табл. 1). На плоскости x_1x_2 сферы (рис. 11, а), построенной по реак-

циям БК $+R-G$, $+G-R$ и $+Y-B$, $+B-Y$ типов, видно, что цвета распределены там соответственно цветовому тону на круге Ньютона. Так, если следовать вдоль траектории цветовых точек, представляющих монохроматические излучения на плоскости x_1x_2 , по часовой стрелке, то за синими цветами (404–474 нм) следуют голубые и зеленые (496–533 нм), затем желтые (567–577 нм), оранжевые (616–622 нм) и, наконец, красные (654–690 нм) тона. При этом названия цветов соответствуют ощущениям, вызываемым данными монохроматическими стимулами у человека. Оппонентные друг другу оранжево-красные ($\lambda = 616 \dots 690$ нм) и зеленые ($\lambda = 524 \dots 533$ нм) излучения расположены на противоположных концах оси x_1 , а оппонентные друг другу синие ($\lambda = 404 \dots 457$ нм) и желтые ($\lambda = 567 \dots 577$ нм) излучения — на противоположных полюсах оси x_2 . Это позволяет интерпретировать ортогональные оси x_1 и x_2 как красно-зеленую (x_1) и сине-желтую (x_2) цветооппонентные системы, образующие хроматическую плоскость.

Проекция четырехмерного цветового сферического пространства карпа, построенного по значениям усредненных функций спектральных реакций биполярных клеток сетчатки, на плоскость x_1x_2 . Точками обозначены экспериментальные монохроматические излучения, значения длин волн которых (нм) указаны рядом. Плоскость x_1x_2 цветовой сферы построена по реакциям биполяров типа $+R-G$, $+G-R$ (ось x_1) и типа $+Y-B$, $+B-Y$ (ось x_2). Характер распределения цветов на плоскости позволяет интерпретировать ортогональные оси x_1 и x_2 как красно-зеленую (x_1) и сине-желтую (x_2) цветооппонентные системы.

Точками обозначены экспериментальные монохроматические излучения, значения длин волн которых (нм) указаны рядом. Положительные значения координат цветовых точек-стимулов по оси x_3 представлены значениями спектральных реакций яркостных биполяров Вг-типа, а по оси x_4 — значениями спектральных реакций темновых биполяров Да-типа. Положение цветовых точек на такой ахроматической плоскости определяется яркостью цветового стимула, которая кодируется в слое биполярных клеток двумерным вектором возбуждения Вг- и Да-нейронов.

Проекция цветовой сферы на плоскость x_3x_4 , построенную по реакциям Вг- и Да-нейронов (рис. 11, б), показывает, что положительные значения координат цветовых точек по оси x_3 определяются значениями ФСР яркостных биполяров Вг-типа, а по оси x_4 — значениями ФСР темновых биполяров Да-типа. В соответствии с таким порядком расположения цветов плоскости x_3x_4 присваивается наименование «ахроматическая». Цветовые точки расположены на этой плоскости закономерным образом и в соответствии с тем фактом, что при стимуляции равноквантовыми излучениями относительная яркость цветового стимула соответствует функции общей спектральной чувствительности глаза для заданных условий адаптации.

Цветовая $x_1 - x_2$ проекция четырехмерной цветовой сферы карпа, построенной по спектральным реакциям биполяров

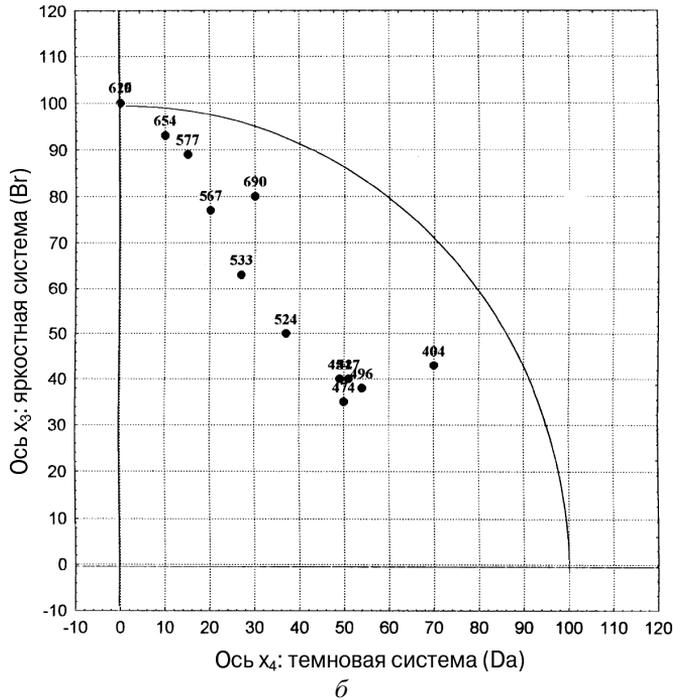
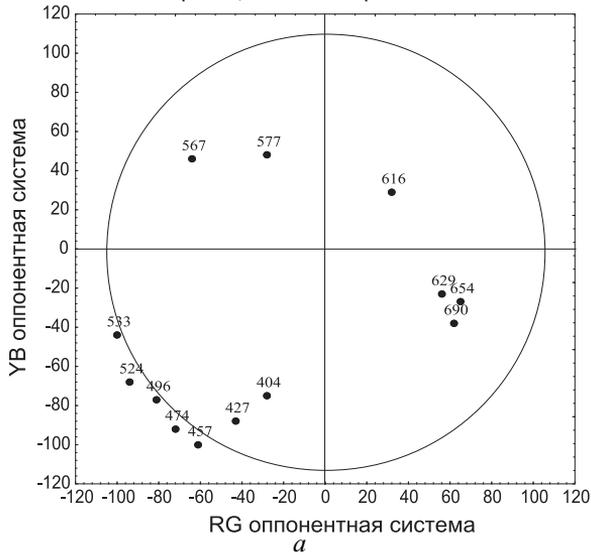


Рис. 11. Четырехмерное цветовое сферическое пространство карпа, построенное по реакциям биполярных клеток сетчатки, в проекциях на плоскости x_1x_2 и x_3x_4 (а); проекция четырехмерного цветового сферического пространства карпа, построенного по значениям усредненных функций спектральных реакций биполярных клеток сетчатки, на плоскость x_3x_4 (б)

Для темновой адаптации эта функция близка по форме к ФСР биполяров Vг-типа (Черноризов, 1995, 1999). Отсюда следует, что самыми темными цветами для изолированной сетчатки карпа являются синие, зеленые и красные (404–533 нм и 654–690 нм) цвета, а самыми яркими — желтые и оранжевые (567–622 нм) излучения. Это определяет траекторию цветowych точек на ахроматической плоскости.

На рис. 12 изображена проекция экспериментальных цветов на плоскость, образованную комбинированными осями z_1 и z_2 :

$$z_1 = \sqrt{x_1^2 + x_2^2}, \quad z_2 = \sqrt{x_3^2 + x_4^2}. \quad (2)$$

Точками обозначены экспериментальные монохроматические излучения, значения длин волн которых (нм) указаны рядом. Величина комбинированной оси z_1 отражает вклад в цветоразличение хроматической системы (x_1, x_2), а величина z_2 — вклад в функцию цветоразличения ахроматической системы (x_3, x_4). Положение цветовой точки на такой комбинированной плоскости z_1/z_2 зависит от насыщенности цвета, которая определяется соотношением хроматических (z_1) и ахроматических (z_2) компонент в цветовом сигнале. Из рисунка следует, что самыми насыщенными для глаза рыбы цветами являются излучения, представляющие крайние (синие и красные) участки спектра, а слабо насыщенные цвета локализованы в области 567–629 нм. Это следствие из модели хорошо согласуется с данными поведенческих исследований различения насыщенности рыбами из семейства карповых (Yager, 1967; Crawford et al., 1990).

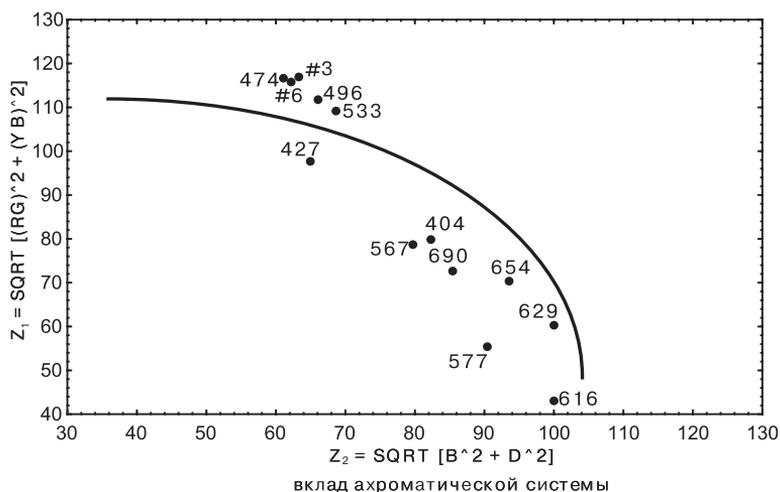


Рис. 12. Проекция четырехмерного цветового сферического пространства карпа, построенного по значениям усредненных функций спектральных реакций биполярных клеток сетчатки, на комбинированную плоскость $z_1 z_2$

Из формульных выражений [2] видно, что величина z_1 отражает вклад в цветоразличение хроматической системы (оси x_1 и x_2), а величина z_2 — вклад в функцию цветоразличения ахроматической системы (оси x_3 и x_4). Таким образом, положение цветовой точки на такой комбинированной плоскости $z_1 z_2$ должно зависеть от насыщенности цвета, которая в психофизике определяется соотношением хроматических (z_1) и ахроматических (z_2) компонентов в цветовом сигнале. С учетом такой интерпретации из модели цветового пространства следует, что самыми насыщенными для глаза рыбы цветами являются излучения, представляющие крайние (синие и красные) участки спектра, а слабо насыщенные цвета локализованы в области 567–629 нм (рис. 12). Эти данные согласуются с имеющимися в литературе описаниями функции насыщенности для рыб из семейства карповых (Yager, 1967; Crawford et al., 1990).

Раздел 8. Преобразование координат цветового пространства в слое биполярных клеток сетчатки

8.1. Типы цветоопponentных и ахроматических биполярных клеток сетчатки карпа

По знаку реакций (деполяризация или гиперполяризация) на освещение белым светом центра РП все биполярные клетки сетчатки карпа делятся на две системы — ON- и OFF- типов. Основываясь на результатах стимуляции БК пятнами и кольцами белого света разных размеров, можно заключить, что размеры центра и периферии РП БК не обнаруживают систематической связи с делением БК на ON- и OFF-типы и варьируют в пределах 100–500 мкм для центра РП и 250–500 мкм ($\varnothing_{\text{вн}}$), 1000–1500 мкм ($\varnothing_{\text{н}}$) — для кольцевой периферии РП.

Описанные нами свойства спектральных реакций БК и литературные данные (Yazulla, 1976; Kaneko, Tachibana, 1983; Kolb et al., 2007) позволяют сделать вывод о том, что зарегистрированные нами БК являются колбочковыми БК.

По характерным элементам формы интегральных функций спектральных реакций, рассчитываемых для случая равноквантовой монохроматической стимуляции всего РП, биполяры делятся на 6 типов: +R–G, +G–R, +Y–B, +B–Y, Bг- и Da-типов. Таким образом, цветоопponentный канал представлен на уровне БК нейронами +R–G, +G–R, +Y–B и +B–Y типов. Ахроматический канал представлен на уровне БК нейронами Bг- и Da-типов. Если предположить, что каждый тип БК передает сигнал положительной фазой (деполяризацией «+») реакции, то, в силу свойств цветоопponentности, в каждый момент времени цветовой стимуляции одновременно могут быть возбуждены только четыре типа БК из шести указанных: два цветоопponentных (в зависимости от цветового тона) и два ахроматических (в зависимости от яркости). Например, при предъявлении

излучения 616 нм возбуждаются (деполяризуются) цветоопponentные БК +R–G и +Y–B типов (первый квадрант цветовой плоскости x_1x_2), а также — в определенной пропорции — ахроматические нейроны Br- и Da-типов (рис. 11; табл. 1). Стимуляция излучениями 567–577 нм сопровождается возбуждением биполяров +Y–B, +G–R, Br- и Da-типов (второй квадрант на x_1x_2), стимуляция излучениями 404–533 нм — возбуждением биполяров +G–R, +B–Y, Br- и Da-типов (третий квадрант на x_1x_2) и, наконец, стимуляция излучениями 629–690 нм — возбуждением биполяров +B–Y, +R–G, Br- и Da-типов (четвертый квадрант на x_1x_2) (рис. 11; табл. 1). В итоге это означает, что изменение спектрального состава стимула сопровождается изменением комбинации разных типов возбужденных (деполяризованных) цветоопponentных БК, а изменение интенсивности (яркости) — изменением в соотношении возбуждений нейронов Br- и Da-типов. При этом общее число типов возбужденных БК остается равным четырем.

Функции спектральных реакций цветоопponentных клеток +R–G, +G–R, +Y–B и +B–Y типов (рис. 7, 8) хорошо совпадают по форме с аналогичными функциями для ганглиозных клеток сетчатки позвоночных животных и клеток наружного коленчатого тела приматов (Zrenner, 1983). Свойства же ФСР ахроматических БК (рис. 9) позволяют рассматривать эти клетки в качестве сетчаточных аналогов яркостных (Br) и темновых (Da) нейронов зрительной коры (Jung, 1973; Zrenner, 1983; Хьюбел, 1991). Такое совпадение означает, что, по-видимому, уже на уровне БК сетчатки происходит формирование свойств цветоопponentных и цветнеопponentных (ахроматических) нейронов в том виде, в каком они воспроизводятся далее (в импульсном коде) в реакциях ганглиозных клеток, клеток НКТ и нейронов IV слоя стриарной зрительной коры (Jung, 1973; Zrenner, 1983; Хьюбел, 1990).

Представленные данные свидетельствуют о том, что слой БК сетчатки глаза — это первый слой зрительной системы позвоночных, где имеются все типы цветочувствительных нейронов, необходимые и достаточные для отображения всего многообразия цветов разного цветового тона, насыщенности и яркости на поверхность четырехмерного сферического цветового пространства.

8.2. Сравнение построенного по реакциям на цвет БК цветового пространства карпа с цветовым пространством карпа, построенным по данным поведенческих опытов

Цветовое пространство, построенное по значениям функций спектральных реакций биполярных клеток сетчатки карпа, представляет собой гиперсферу в четырехмерном пространстве. Плоскостные проекции этого пространства, представленные на рис. 10–12, можно сравнить с аналогичными проекциями четырехмерной сферической модели карпа, построенной

по данным поведенческих опытов с выработкой инструментальных условных рефлексов на цвет (Леонова и др., 1994; Латанов и др., 1997; Полянский и др., 2000) (рис. 13).

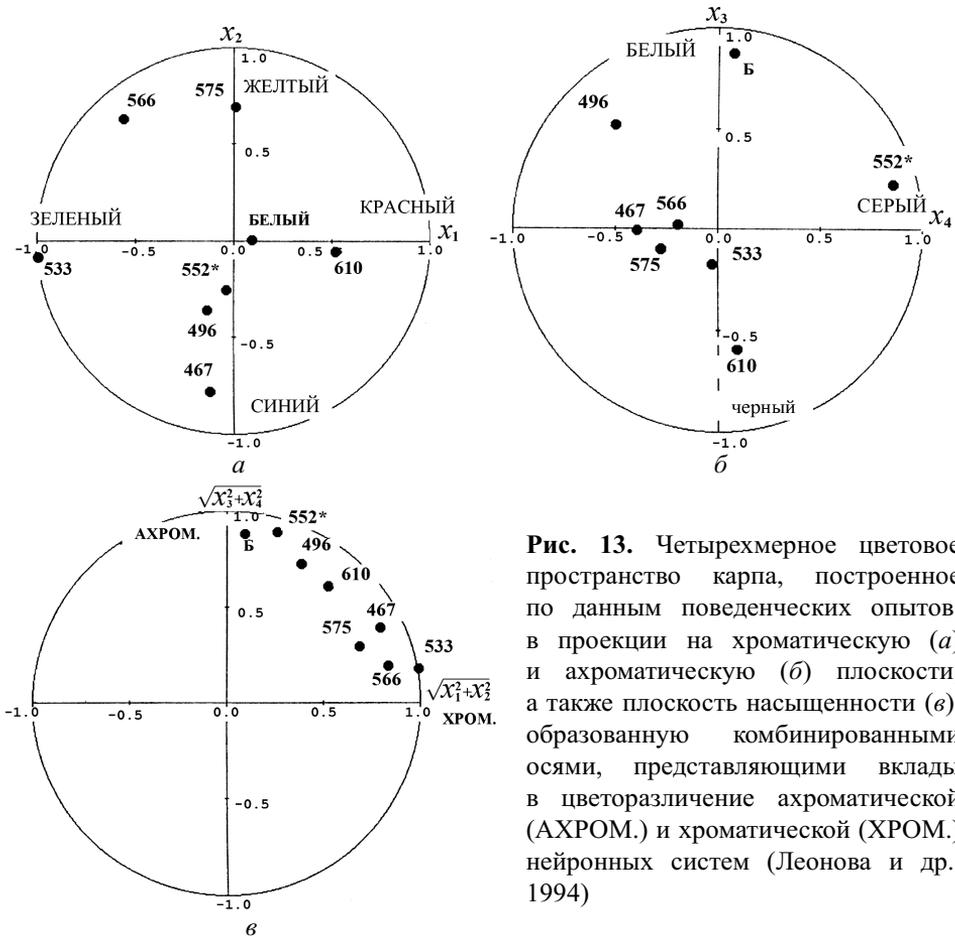


Рис. 13. Четырехмерное цветовое пространство карпа, построенное по данным поведенческих опытов, в проекции на хроматическую (а) и ахроматическую (б) плоскости, а также плоскость насыщенности (в), образованную комбинированными осями, представляющими вклады в цветоразличение ахроматической (АХРОМ.) и хроматической (ХРОМ.) нейронных систем (Леонова и др., 1994)

Пространство получено методом факторного анализа по данным поведенческих опытов с цветовыми дифференцировками. Координатные оси x_1 и x_2 представляют вклады в цветоразличение красно-зеленой и сине-желтой цветоопонентных нейронных систем соответственно (а). Координатные оси x_3 и x_4 представляют вклады в процесс цветоразличения яркостной (Br) и темновой (Da) ахроматических нейронных систем соответственно (б). Координатные шкалы $z_1 = \sqrt{x_1^2 + x_2^2}$ и $z_2 = \sqrt{x_3^2 + x_4^2}$ отражают вклады в различение насыщенности цвета цветоопонентных (x_1, x_2) и ахроматических (x_3, x_4) нейронных систем соответственно. Значения z_1 и z_2 аналогичны значениям z_1 и z_2 на рис. 12. Длины волн (нм) цветовых стимулов указаны рядом с соответствующими точками. Точка 552* представляет пурпурный цвет, а точка Б — белый цвет

В поведенческих опытах показано, что множество различаемых карпом цветов разной яркости можно представить точками на поверхности гиперсферы в четырехмерном евклидовом пространстве. При этом значения де-

картовых координат цветовых точек соответствуют возбуждениям красно-зеленой, сине-желтой, яркостной и темновой нейронных систем. Из сравнения рис. 10–12 и рис. 13 следует, что цветовое пространство, построенное по данным поведенческих опытов, принципиально совпадает — с точностью, ограничиваемой лишь различиями в наборах стимулов, — с цветовым пространством карпа, построенным по реакциям биполярных клеток сетчатки.

Совпадение цветовых пространств, получаемых в нейрофизиологических и поведенческих опытах, позволяет распространить принцип векторного кодирования из сенсорной области на процесс научения (Соколов, 1996). Применительно к цветовому зрению это означает, что цветовое пространство, выявляемое методом инструментальных условных рефлексов, совпадает с цветовым пространством, восстанавливаемым прямо по реакциям цветооппонентных и ахроматических нейронов.

8.3. Построение сферической модели цветоразличения человека по данным моделирования реакций на цвет биполярных клеток сетчатки приматов

В литературе отсутствуют данные о цветовых свойствах биполярных клеток (БК) в сетчатке приматов. Однако достаточно подробно — методами анатомии и электрофизиологии — изучены механизмы кодирования цвета в слое ганглиозных клеток (ГК) сетчатки, структурах наружного колбоччатого тела и зрительной коре (De Valois, De Valois, 1975; Zrenner, 1983; Хьюбел, 1990). С учетом того, что основной вклад в формирование цветокодирующих свойств ГК вносят биполяры, результаты исследований сетчатки приматов и низших позвоночных могут быть использованы для разработки правдоподобных моделей цветовых рецептивных полей (РП) биполяров сетчатки человека. Примером такой модели является компьютерная модель РП биполяров в фовеа сетчатки человека, предложенная Р. Симинофф (Siminoff, 1991 a, b). Модель базируется на предположении о том, что центр РП БК формируется за счет линейной суммации сигналов от колбочек разного типа, а периферия РП — за счет взаимодействия с ГоК, которые выполняют в модели функцию «инвертора потенциалов». В цветовом отношении автор гипотетически делит БК на хроматические (цветовые) и ахроматические (яркостные). К цветовым БК он относит БК R/G и B/Y типов (рис. 14, 15).

Эти БК, являющиеся аналогами БК R/G и B/Y типов в сетчатке карпа, образуют, по мнению Р. Симинофф, входы парвоцеллюлярных ГК, участвующих в кодировании цвета и формы зрительных сигналов (Zrenner, 1983; Siminoff, 1991). Ахроматические БК моделируются автором в виде клеток *H* и *D* типов, то есть, соответственно, гиперполяризующихся (*H*) и деполаризующихся (*D*) при освещении центра РП светом любой длины волны. Ахроматические БК, по предположению Симинофф,

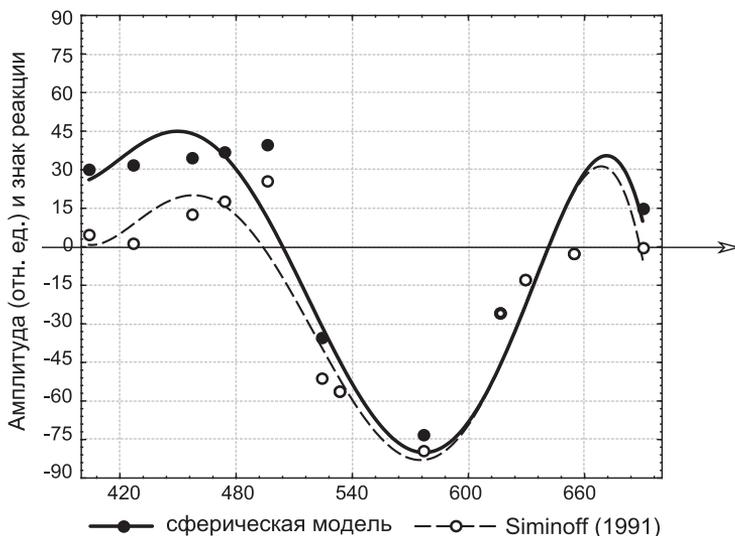


Рис. 14. Моделирование функций спектральных реакций биполяров YB типа в сетчатке человека

Обозначения: белые кружки — модель Симиноффа (1991); черные кружки — сферическая модель цветоразличения человека (Измайлов, 1979). По оси абсцисс: длина волны, нм; по оси ординат — амплитуда (относительные единицы, отн. ед., и знак реакции: «-» — гиперполяризация, «+» — деполаризация). Подробнее см. в тексте

избирательно контактируют с магноцеллюлярными ГК, кодирующими яркость, скорость и направление движения зрительных объектов. (Более подробно о структуре модели и лежащих в ее основе предположениях см. Siminoff, 1991 a, b).

На рис. 14 и 15 представлены гипотетические (модельные) функции спектральных реакций БК в сетчатке приматов и соответствующие им ФСР биполяров карпа. Из их сравнения видно, что принципиально они не отличаются друг от друга и образуют в сетчатке цветные *RG* и *YB* нейронные каналы. В качестве спектральных характеристик ахроматических биполяров Симиноффа (1991 a, b) использовал +Wh-BI и -Wh+BI ахроматические функции, описанные в нейрофизиологических работах на клетках НКТ обезьяны (Valois, Valois, 1975) и психофизических исследованиях с человеком (Hurvich, Jameson, 1956). Опираясь на модель Симиноффа, мы можем — по аналогии с БК сетчатки карпа — попытаться использовать спектральные характеристики цветоопponentных (*RG*; *YB*) и ахроматических (*Bg*; *Da*) БК сетчатки человека в качестве декартовых координат четырехмерной сферической модели цветоразличения человека. На рис. 16 и 17 представлены результаты построения перцептивного цветового пространства человека по спектральным характеристикам БК сетчатки человека в модели Симиноффа (1991 a, b).

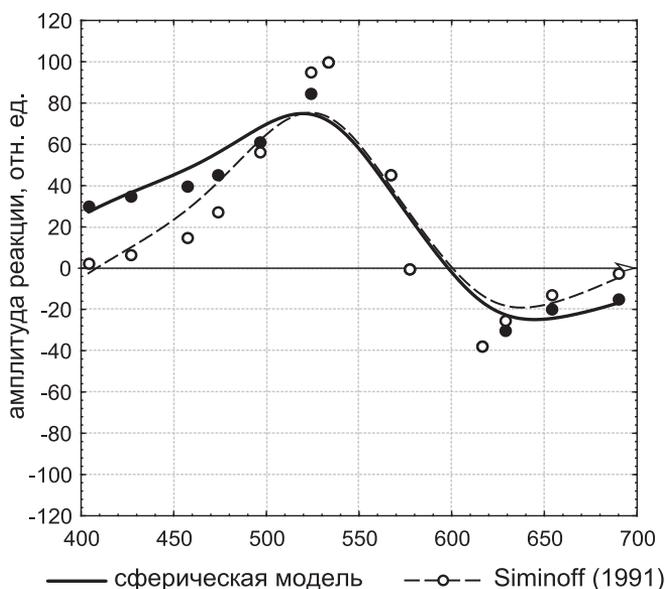


Рис. 15. Моделирование функций спектральных реакций биполяров RG типа в сетчатке человека

Обозначения: белые кружки — модель Симинофф (1991); черные кружки — сферическая модель цветоразличения человека (Измайлов, 1979). По оси абсцисс: длина волны, нм; по оси ординат — амплитуда (относительные единицы, отн. ед., и знак реакции: «-» — гиперполяризация, «+» — деполаризация). Подробнее см. в тексте

Первым важным результатом такого построения оказалось то, что это пространство является четырехмерной сферой. Далее, из сравнения различных двумерных проекций данной цветовой сферы с соответствующими проекциями для сферической модели человека очевидным образом следует их принципиальное сходство (ср. рис. 16, 17 с рис. 2, 3 к главе I-1).

Итак, данные современных исследований сетчатки приматов позволяют сформулировать достаточно обоснованные гипотезы (модели) в отношении цветокодирующих свойств биполярных клеток сетчатки человека. Здесь мы рассмотрели модель организации рецептивных полей БК, предложенную в Siminoff, 1991 a, b. Крайне интересным и очень важным результатом анализа этой модели оказалось то, что предполагаемые этой моделью спектральные характеристики БК совпадают со спектральными характеристиками нейронных механизмов цветового зрения, предсказываемыми на основе четырехмерной сферической модели цветоразличения человека и обезьяны (Измайлов и др., 1989; Латанов и др., 1997). Это особенно интересно в связи с тем, что модель Симинофф (1991 a, b) никак не связана априори со структурой цветового перцептивного пространства и тем более — с его сферичностью.

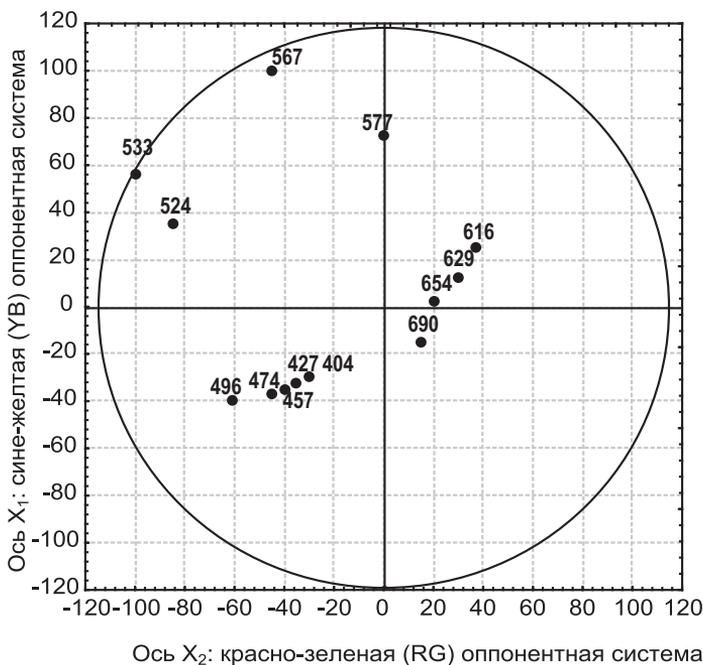


Рис. 16. Хроматическая проекция на плоскость x_1x_2 четырехмерной сферы, построенной по гипотетическим (математически смоделированным в Siminoff, 1991) реакциям биполяров RG- и YB-типов в сетчатке человека

Обозначения: черные кружки — спектральные излучения разных длин волн, нм. Описание процедуры построения цветовой сферы см. на рис. 10 и в тексте

8.4. Сравнение четырехмерной сферической модели цветового зрения карпа со сферической моделью цветоразличения человека

Из сравнения цветовых (x_1x_2) и ахроматических (x_3x_4) проекций сферических моделей цветоразличения человека (глава I-1 монографии) и карпа (рис. 10–13) видно, что принципиально они совпадают между собой. В обеих моделях цветовую плоскость (x_1x_2) образуют цветооппонентные RG и YB системы, а ахроматическую плоскость (x_3x_4) — яркостные (Br) и темновые (Da) нейронные системы.

Характерным отличием цветовой проекции в модели карпа от аналогичной проекции в модели человека является редукция красной полуоси у RG цветооппонентной системы. Такая редукция RG системы является отличительной особенностью цветовых пространств у животных и человека с протаномальным типом цветового зрения (Парамей, Черноризов, 1992; главы II-3 и III-1 монографии).

Таким образом, сходство цветовых пространств карпа и лягушки (глава II-2 монографии) с одной стороны и обезьяны (глава I-2 монографии)

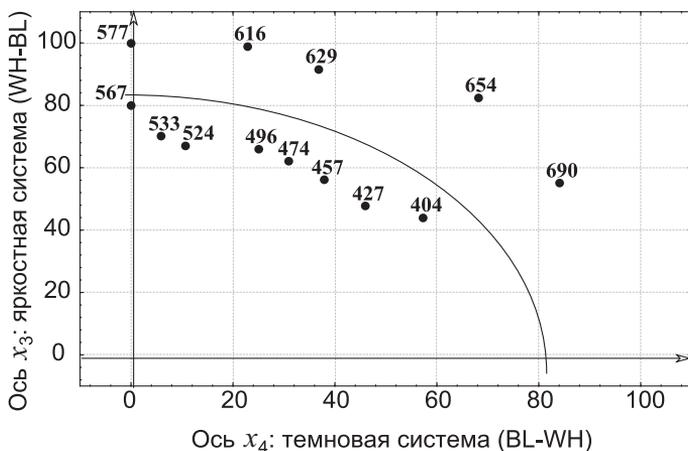


Рис. 17. Ахроматическая проекция четырехмерной сферы (на плоскость x_3x_4), построенной по гипотетическим (математически смоделированным в Siminoff, 1991) реакциям биполяров BL (Black) и WH (White) типов сетчатки человека

Обозначения: черные кружки — спектральные излучения разных длин волн, нм. Описание процедуры построения цветовой сферы см. на рис. 10 и в тексте

и человека (главы I-1 и II-1 монографии) с другой является убедительным свидетельством (отражением) сходства принципов нейронной переработки информации о цвете в зрительной системе позвоночных животных.

8.5. Роль биполяров в системе механизмов цветового зрения с позиций гипотезы о векторном кодировании информации в нейронных сетях

Каждый тип БК передает сигнал положительной фазой реакции (деполяризацией). В силу свойств цветооппонентности в каждый момент времени цветовой стимуляции одновременно может быть возбуждено только четыре типа БК из шести: два цветооппонентных и два ахроматических. Таким образом, слой БК сетчатки — это первый слой зрительной системы, где представлены все четыре типа цветочувствительных нейронов, необходимых и достаточных для отображения всего многообразия цветов разного цветового тона, насыщенности и яркости на поверхность четырехмерной сферы.

Другая важная, с точки зрения векторного принципа кодирования цвета, операция, которая также реализуется, по-видимому, в слое биполяров, — это нормировка векторов возбуждения в ансамбле нейронов, которой достигается однозначность кодирования стимула направлением вектора возбуждения. На нейронном уровне нормировка может реализовываться с помощью следующих операций или их комбинаций (Бызов, 1971; Vyzov, Kuznezova, 1971; Соколов, 1996; Литвинов, Черноризов, 2004; глава IV-1 монографии):

1) включение в ансамбль элемента, непрерывно активного в отсутствие сигнала на входе и снижающего уровень своей активации при возрастании интенсивности сигнала;

2) алгебраическая сумма возбуждений элементов ансамбля через систему латеральных и обратных связей;

3) снижение активации элементов ансамбля в зависимости от уровня их возбуждения (адаптация) (Бызов, 1971; Vyzov, Kuznezova, 1971). Шесть вышеописанных типов БК образуют нейронный ансамбль, в котором можно выделить аналог «шумящего» элемента (Да-нейрон), процессы алгебраической суммы возбуждений в звеньях «горизонтальная клетка — биполяр» и «горизонтальная клетка — фоторецептор», ограничение возбуждений за счет нейрональной адаптации.

Таким образом, уже на самых первых этапах анализа информации о цвете в зрительной системе — в слое БК сетчатки — может осуществляться переход к сферической структуре за счет операции нормирования векторов возбуждения, генерируемых в ансамблях цветочувствительных нейронов в ответ на стимуляцию цветом.

Раздел 9. Общая (принципиальная) структура анализатора цвета у позвоночных животных: основные этапы преобразования сигнала о цвете в нейронных сетях зрительной системы по данным сферической модели цветового зрения

Экспериментальные данные работы свидетельствуют о том, что цветовое зрение моллюска, лягушки и карпа соответствует положениям сферической теории восприятия цвета. Следовательно, косвенным образом они подтверждают и гипотезу о векторном кодировании сенсорной информации в нейронных сетях, на основе которой сформулирована — как частный случай — сферическая модель цветоразличения. В отличие от ряда классических геометрических моделей цветового пространства (Джадд, Вышецки, 1978) сферическая модель представляет собой цветовую поверхность, а не цветовое тело. Такое принципиальное различие связано с векторным принципом кодирования сенсорной информации, на котором базируется сферическая теория восприятия (Фомин и др., 1979; Sokolov, 1998).

Объединяя нейрофизиологические данные нашей работы с данными психофизических и поведенческих исследований цветового зрения, можно построить модель анализатора цвета из нейроподобных элементов. При этом вся модель как целое должна воспроизводить основные характеристики цветовосприятия, выявляемые методами психофизики и поведения. Отдельные же нейроподобные элементы модели должны соответствовать реальным нейронам, включенным в процесс цветокодирования. С учетом имеющихся у нас данных внутриклеточного исследования нейронов сетчат-

ки карпа рассмотрим принципы структурной организации модели на примере цветового зрения этого животного.

Модель можно представить в виде четырех слоев формальных аналогов реально функционирующих нейронов (рис. 18).

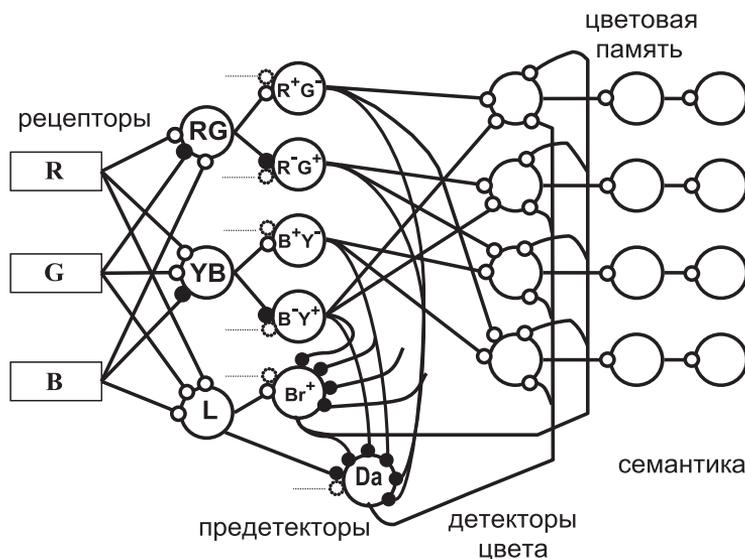


Рис. 18. Обобщенная модель анализатора цвета, построенная по данным анализа четырехмерной сферической модели цветового различения человека и животных (описание см. в тексте)

Первый слой модели образован формальными аналогами фоторецепторов — трех типов колбочек и одного типа палочек. Сине- (S), зелено- (M) и красночувствительные (L) колбочки содержат разные пигменты — эритролаб, хлоролаб и цианолаб соответственно. Палочки содержат пигмент порфиросин. Спектры поглощения колбочек и палочек хорошо описываются номограммами дартналловского типа для пигментов, содержащих в качестве хромоформной части ретиналь (Ebreu, Honig, 1977). Амплитуда реакций фоторецепторов является логарифмической функцией от числа поглощенных квантов света (Naka, Rushton, 1966 a, b). **Второй слой формальных нейронов** представлен аналогами цветоопponentных (RG, YB) и ахроматических (L) горизонтальных клеток. Реакции горизонтальных клеток формируются путем линейной суммации сигналов, поступающих от трех типов колбочек с весами, определяемыми коэффициентами синаптической связи. Палочковые горизонтальные клетки образуют в этом слое отдельный канал. **Третий слой модели** представлен аналогами биполярных и ганглиозных клеток сетчатки, а также нейронов наружного колленчатого тела. Красно-зеленая цветоопponentная система образована здесь клетками двух типов: «красный + / зеленый —» и «зеленый + / красный —».

Аналогично сине-желтая цветоопponentная система представлена двумя типами клеток: «синий + / желтый —» и «желтый + / синий —». Двойное представительство имеет в этом слое и ахроматическая система в виде ярких Вг- и темных Да-нейронов. Цветовые рецептивные поля (РП) биполяров разного типа формируются в модели путем избирательной конвергенции на них сигналов от колбочек (центры РП) и локальных взаимодействий с горизонтальными клетками (периферия РП). И, наконец, **четвертый слой модели** представлен аналогами цветоселективных нейронов зрительной коры (детекторов цвета, или селекторов цвета) (Zeki, 1983). Избирательность реакций детекторов на цвет определяется специфическим набором синаптических связей детектора с цветоопponentными нейронами (преддетекторами) предыдущего уровня, а также латеральным торможением между селекторами.

Как функционирует модель? Цветовой сигнал преобразуется на входе модели в реакции колбочек трех типов. Ответы колбочек трансформируются затем — с участием ГоК в качестве локально функционирующих латеральных элементов — в реакции биполяров. Если учесть, что информация о цвете передается положительной фазой реакции (деполяризацией), то можно видеть, что каждый конкретный цвет может активировать одновременно только два типа (из четырех) цветоопponentных и два типа ахроматических биполяров. При этом соотношение в активации четырех типов клеток будет зависеть от конкретных цветовых (цветовой тон, насыщенность) и ярких (интенсивность) характеристик стимула. Таким образом, в ответ на цветовую стимуляцию в слое биполярных клеток формируется четырехкомпонентный вектор возбуждения, который затем через ганглиозные клетки и клетки НКТ передается в импульсном коде на детекторы цвета. Согласно векторной теории восприятия цвета (Фомин и др., 1979) реакция детектора цвета определяется как скалярное произведение вектора связи \vec{C} на вектор возбуждения \vec{F} . При этом максимум ответа достигается тогда, когда вектор \vec{C} коллинеарен вектору \vec{F} . При условии $|C| = |F|$ коллинеарность означает, что максимальный ответ детектора равен сумме квадратов поступающих на него возбуждений. То есть детектор цвета может быть представлен в этой модели точкой на поверхности сферы в четырехмерном пространстве, координаты которого отражают вклады в реакцию детектора возбуждений преддетекторов — цветоопponentных и ахроматических нейронов.

Модель опирается на сферическую (векторную) теорию кодирования информации номером канала и описывает структуру нейронных механизмов, лежащих в основе перцептивного цветового пространства животного. Какой вклад в формирование этого пространства вносят разные нейронные слои модели по ходу продвижения сигнала о цвете в зрительной системе?

Слой формальных аналогов колбочковых фоторецепторов. Если использовать в качестве декартовых координат цветового пространства реакции колбочек, то окажется, что — в силу перекрытия их спектральных характеристик — они могут образовывать только косоугольную, но не ортогональную систему координат (Фомин и др., 1979). Это делает неоптимальным использование колбочек с функциями чувствительности «дартналлового типа» (Ebrey, Honig, 1977) в качестве преддетекторов, формирующих компоненты вектора возбуждения для селекторов цвета. Это объясняется в сферической модели восприятия тем, что в этом случае всё множество векторов возбуждения не выходило бы за пределы одного октанта, значительно снижая дифференциальную чувствительность всего анализатора цвета в целом.

По-видимому, по этой причине в качестве преддетекторов цвета (первичных детекторов) зрительная система использует нейроны со спектральными характеристиками, описываемыми косинусоидами. В модели такие преддетекторы цвета представлены формальными аналогами биполярных клеток сетчатки.

Формальные аналоги горизонтальных клеток (ГоК) сетчатки. Данные литературы и настоящего исследования убедительно свидетельствуют о том, что ГоК (по крайней мере, в сетчатке низших позвоночных) являются необходимым элементом нейронной сети, кодирующей цвет. Не до конца, однако, понятным является «содержание» (суть) преобразований информации о цвете на уровне ГоК. По нашим данным, наиболее вероятными функциями таких преобразований являются следующие функции.

1. Участие в преобразовании монофазных спектральных характеристик колбочек в цветоопponentные и нецветоопponentные (ахроматические) характеристики косинусоидального типа у биполяров. Механизмами такого преобразования могут служить система обратных связей ГоК с колбочками и система локальных прямых химических синапсов ГоК с биполярами.

2. Ортогонализация спектральных характеристик преддетекторов цвета, то есть приближение их косинусоидальных характеристик к соответствующим направляющим косинусам. Механизмом такой ортогонализации могут служить опponentные взаимодействия колбочковых сигналов на мембране ГоК.

В сетчатке карпа имеются ГоК +Y–B, +R–G и L типов, реакции на цвет которых образуют в этом слое сетчатки трехкомпонентный вектор возбуждения. Цветовое пространство, восстанавливаемое по спектральным реакциям ГоК, представляет собой цветное тело, которое можно редуцировать до цветовой поверхности путем выравнивания цветовых стимулов по яркости. Действительно, в сетчатке карпа горизонтальные клетки С- и L-типов реализуют декартовы координаты цветового пространства и удовлетворяют уравнению трехмерной сферы для равноярких цветов. Всё

множество равноярких для глаза рыбы цветов располагается в трехмерном пространстве на поверхности сферы, построенной по значениям скорректированных по яркости кривых спектральных реакций ГоК L- и С-типов (Черноризов, 1995, 1999). При этом спектральные функции YВ- и RG-клеток являются аналогами сине-желтой и красно-зеленой оппонентных систем модели и обеспечивают различие хроматических стимулов по цветовому тону. Спектральные реакции L-клеток реализуют декартовы координаты стимулов в модели по ахроматической оси и имеют преимущественное отношение к различению цветов по насыщенности. Цветовые функции общего цветоразличения, спектральной насыщенности и дополнительных цветов, полученные для карпа из сферической модели, обнаруживают удивительное совпадение с данными поведенческих опытов и аналогичными функциями для человека.

Однако преобразование сигнала о цвете в слое ГоК является необходимым, но не последним этапом анализа информации о цвете в дистальных слоях сетчатки. С точки зрения сферической модели цветоразличения, ГоК осуществляют ортогональное преобразование, то есть участвуют в трансформации монофазных функций спектральных реакций колбочек в функции спектральных реакций косинусоидального типа у биполяров. Функции спектральных реакций биполяров хорошо описываются соответствующими направляющими косинусами и, следовательно, могут образовывать ортогональную систему координат. Такой процесс «ортогонализации» существенно расширяет дифференциальные возможности анализатора цвета.

Реакции ГоК на цвет в существенной мере зависят от интенсивности, в связи с чем ГоК могут реализовать отображение множества цветов в пространство «цветового тела». Кроме того, цветокодирующие возможности ГоК +Y–B, +R–G и L типов ограничены еще и тем, что они в состоянии передать информацию только о желтой (+Y), красной (+R) и темновой (L) компонентах сигнала о цвете. Отсутствуют типы ГоК, необходимые для передачи информации о синей (+B–Y), зеленой (+G–R) и яркостной (Br) компонентах цветового сигнала. Формирование этих недостающих типов нейронных каналов происходит в слое биполяров. Кроме этого, по-видимому, в слое БК реализуется такая важная, с точки зрения принципа векторного кодирования, операция в нейронных сетях, как нормирование вектора цветового возбуждения.

Слой формальных аналогов биполярных клеток (БК). На уровне БК завершается формирование в основных (принципиальных) чертах цветовой и яркостной (ахроматической) нейронных систем кодирования цвета. Цветокодирующая система представлена здесь БК +R–G, +G–R, +Y–B и +B–Y типов, а ахроматическая — БК В- и DDтипов.

Эти типы БК могут прямо образовывать ортогональную систему координат в четырехмерной сферической модели цветоразличения, реали-

зующей отображение всего множества различаемых рыбой цветов разной интенсивности на поверхность гиперсферы в четырехмерном евклидовом пространстве.

На рис. 18 представлена схема взаимодействий между БК разного типа, которые могут образовывать один из возможных механизмов для реализации операции нормирования цветового вектора возбуждения. В результате такой операции кодирование параметров цветового сигнала осуществляется направлением вектора возбуждения и в существенной мере не зависит от его модуля (= интенсивности).

Слой формальных аналогов детекторов цвета. Биполярные клетки генерируют сигналы, которые, пройдя обработку в слое ганглиозных клеток сетчатки и слоях наружного коленчатого тела (НКТ), поступают в конечном итоге на цветоселективные детекторы коры, кодирующие цвета положением на поверхности сферы.

На основе такой структуры анализатора цвета можно рассчитать коэффициенты связей между нейроподобными элементами модели. В работе А. М. Черноризова (1999) представлены результаты таких расчетов для колбочек и горизонтальных клеток. Полученные коэффициенты связей позволяют восстановить спектральные характеристики ГоК по известным характеристикам рецепторов. В силу небольшого объема статистического материала и отсутствия четких представлений о путях формирования спектральных реакций мы не производили расчета коэффициентов связей между БК с одной стороны и колбочками и ГоК — с другой.

Что касается связей нейроподобных элементов, образующих четвертый слой модели, с селективными детекторами цвета, то их можно найти, исходя из общих принципов кодирования сигнала номером нейрона. Для того чтобы цветоселективный детектор был настроен на определенный цвет, нужно, чтобы коэффициенты связи были пропорциональны тем возбуждениям, при которых этот максимум достигается. Таким образом, для каждого стимула можно выбрать такие коэффициенты связей, что кодирующий его детектор будет отвечать при появлении этого сигнала максимальным возбуждением.

Вводя найденные коэффициенты связи можно окончательно построить структуру из формальных нейронов, которая осуществляет отображение множества спектральных излучений на поверхность сферы так, что отдельным точкам сферы соответствуют различно воспринимаемые цвета. При изменении спектра излучения на входе анализатора изменяется вектор возбуждения, компонентами которого являются реакции цветооппонентных и ахроматических преддетекторов, и максимум возбуждения перемещается с детектора на детектор по поверхности сферы, отображая изменения сигнала.

Следует иметь в виду, что данная схема структуры анализатора цвета построена из формальных нейронов и отражает лишь принципиальные

этапы сложного пути прохождения сигнала о цвете по зрительной системе: фоторецепторы, оппонентные нейроны, детекторы. При этом промежуточный между рецепторами и детекторами цвета слой оппонентных элементов, как предполагается, служит увеличению информативной емкости каналов передачи цветовых сигналов (через увеличение числа комбинаций входных сигналов для извлечения ряда информативных признаков), а также расширению адаптивных (дифференциальных) возможностей информационных нейронных сетей. Связи преддетекторных нейронов (типа БК) и детекторов, являясь в модели связями двух формальных элементов, иллюстрируют принципиальную возможность формирования детекторов цвета на базе нейронов цветооппонентной и ахроматической систем. Таким образом, цветовой анализатор отображает множество различных по спектральному составу излучений на сферическую поверхность.

Приведенные в работе данные сравнительного анализа нейрофизиологических, психофизических и поведенческих исследований цветового зрения у животных с разным уровнем эволюционного развития подтверждают правильность описанной модели.

При обсуждении цветовой сферы, построенной по значениям спектральных реакций ГоК и положенной в основу модели структурной организации анализатора цвета, может возникнуть ряд вопросов, существенных для решения поставленных в работе задач. Первый из этих вопросов касается оценки роли ГоК в процессе кодирования цвета. Существует точка зрения, что ГоК не имеют отношения к обработке цветового сигнала, а связаны с обеспечением латеральных связей между фоторецепторами, с контролем адаптационных изменений в сетчатке, с механизмами пространственного контраста и дирекциональной чувствительности. В работе собраны данные, свидетельствующие об участии ГоК в формировании спектральных свойств реакций биполярных, амакриновых и ганглиозных клеток сетчатки. По результатам нашего исследования, свойства цветовых функций, рассчитанных на сферической модели цветоразличения карпа, строго закономерным образом соотносятся со свойствами спектральных реакций ГоК, что прямо говорит о включенности ГоК L- и С-типов в систему цветокодирующих механизмов сетчатки. Таким образом, сигнал о цвете проходит в сетчатке следующий путь: рецепторы — горизонтальные клетки — биполяры (амакрины) — ганглиозные клетки. Следующий вопрос касается того, в какой мере горизонтальные клетки, обладающие большими рецептивными полями, могут реализовать цветное зрение, требующее локальной обработки сигналов. Чтобы ответить на этот вопрос, следует обратиться к концепции локальных нейроструктур, выдвинутой впервые П. Ракичем (1975). Систематическое обоснование этой концепции содержится в работе Schmitt et al., 1976. Суть ее сводится к тому, что при обработке информации нейроны могут образовывать микроцепи, входя в них отдельными своими участками

ми. Гистологические доказательства такой функции горизонтальных клеток были представлены Ф. Шёстрандом (Sjostrand, 1975). В настоящее время получены прямые электрофизиологические подтверждения этому. Оказалось, что огромное по размерам рецептивное поле горизонтальной клетки обладает локальной анизотропией, позволяющей говорить о локальной обработке информации в разных его участках (Molenaar, Grind, 1979; Черноризов, 1999).

Выводы

1. По знаку (де- или гиперполяризация) реакций на пятна белого света, предъявляемые в центре рецептивного поля, биполярные клетки сетчатки карпа делятся на клетки ON- и OFF-типов.

2. По свойствам реакций на равноквантовые монохроматические излучения биполярные клетки сетчатки карпа делятся на цветоопponentные клетки +R–G, +G–R, +Y–B, +B–Y типов и ахроматические (нецветоопponentные) клетки Br- и Da-типов.

3. Цветоопponentные и ахроматические биполярные клетки образуют нейронный механизм отображения множества различаемых зрительной системой карпа цветов разного цветового тона, насыщенности и яркости на поверхности сферы в четырехмерном евклидовом пространстве.

Литература

- Бызов А. Л. Нейрофизиология сетчатки позвоночных // Физиология сенсорных систем. Ч. I. Физиология зрения. Л.: АН СССР, 1971. С. 126–149.
- Диментман А. М., Карась А. Я., Максимов В. В., Орлов О. Ю. О константности восприятия цвета предмета у карпа // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1972. Т. 22. С. 772–779.
- Джасдд Д., Вышецки Г. Цвет в науке и технике. М.: Мир, 1978.
- Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Соколов Е. Н., Наатанен Р., Ниман Г., Измайлов Ч. А. Различение цветовых сигналов сетчаткой лягушки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1991. Т. 41 (3). С. 518–527.
- Зимачев М. М., Черноризов А. М. Структура пространства цветоразличения лягушки в разные периоды ее сезонной активности // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 4. С. 12–32.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Двухканальная модель ахроматического зрения лягушки // Сенсорные системы. 2006. Т. 20 (1). С. 1–11.
- Латанов А. В., Леонова А. Ю., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н. Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1997. Т. 47 (2). С. 308–320.
- Леонова А. Ю., Латанов А. В., Полянский В. Б., Соколов Е. Н. Перцептивное цветовое пространство карпа (*Carpio auratus* L.) // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1994. Т. 44. Вып. 6. С. 1059–1069.

- Литвинов Е. Г., Черноризов А. М.* Имитационная модель нейронного ансамбля, реализующего сетевую организацию векторного кодирования информации // *Нейрокомпьютеры: Разработка и применение.* 2004. № 2–3. С. 79–91.
- Максимова Е. М., Диментман А. М., Максимов В. В., Николаев П. П., Орлов О. Ю.* Физиологические механизмы константности цветовосприятия // *Нейрофизиология.* 1975. Т. 7 (1). С. 21–26.
- Парамей Г. В., Черноризов А. М.* Сферическая теория восприятия цвета: проверка методами психофизики и нейрофизиологии // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 1991. Т. 41 (4). С. 627–635.
- Полянский В. Б., Соколов Е. Н., Евтихин Д. В.* Построение перцептивных пространств яркости и цвета на основе вызванных потенциалов и их сравнение с данными поведенческих опытов // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 2000. Т. 50 (5). С. 843–854.
- Соколов Е. Н.* Векторное кодирование и нейронные карты // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 1996. Т. 46 (1). С. 7–14.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс. М.: УРСС, 2003.
- Соколов Е. Н.* Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Цветовое зрение. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. Проблемы моделирования сенсорных систем. М.: Наука, 1979.
- Хьюбел Д.* Глаз, мозг, зрение. М.: Мир, 1990.
- Черноризов А. М.* Цветовое зрение рыбы как модель цветового зрения человека // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология.* 1995. № 4. С. 35–45.
- Черноризов А. М.* Нейронные механизмы цветового зрения. Автореф. дисс. ... докт. психол. наук. М., 1999.
- Черноризов А. М.* Глия: морфология, физиология, функции // *Нейрон. Обработка сигналов, пластичность, моделирование: Фундаментальное руководство / Под ред. Е. Н. Соколова, В. А. Филиппова, А. М. Черноризова.* С. 433–467. Тюмень: Тюменский гос. ун-т, 2008.
- Юсупов Р. Г.* Данные о функциональной организации проксимальных отделов сетчатки некоторых видов рыб. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1980.
- Byzov A. L., Kuznezova L. P.* On the mechanism of visual adaptation // *Vision research.* 1971. Vol. 11. P. 51–65.
- Crawford M. L. J., Andersen R. A., Beake R., Jacobs G. H., Neumeyer C.* Interspecies Comparison in the Understanding of Human Visual Perception // *Visual Perception. The Neurological Foundations / Ed. by L. Spillmann, J. S. Werner.* 1990. N. Y.: Acad. Press. P. 38–43.
- Dacey DM.* Circuitry for color coding in the primate retina // *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 1996. Vol. 93(2). P. 582–588.
- Daw N.W.* Neurophysiology of color vision // *Physiological Review.* 1973. Vol. 53. P. 571–611.
- De Valois R. L., De Valois K. K.* Neural coding of color // *Handbook of perception.* 1975. Vol. V. Seeing. N. Y.—San Francisco—London. P. 117–166.
- Ebrey T. G., Honig B.* New wavelength dependent visual pigment nomograms // *Vision research.* 1977. Vol. 17. P. 147–151.
- Gouras P.* Color Vision // *Webvision: The Organization of the Retina and Visual System.* 2009. Part 7; <http://webvision.umh.es/webvision/BCchapter.html>. Last Update: July 1, 2009.
- Hamburger V.* Versuche über Komplementär-Farben bei Ellritzen (*Phoxinus laevis*) // *Zeitschrift für vergleichende Physiologie.* 1926. Vol. 4(2). P. 286–304.
- Herter K.* Die Fishdressuren und ihre sinnesphysiologischen grundlagen. Berlin: Academic-Verlag, 1953.

- Hurvich L. M., Jameson D.* Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. IY. A psychological color specification system // Journal of the Optical Society of America. 1956. Vol. 46(6). P. 416–421.
- Indow T.* Applications of multidimensional scaling in perception // Psychophysical Judgment and Measurement / Eds. E. C. Carterette, M. P. Friedman. 1974. P. 493–531.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Spherical model of color, brightness discrimination // Psychological science. 1991. Vol. 2. P. 249–259.
- Jasper H. H., Raynald I.-P.* The retina as a model of the brain // Vision in fishes. New approaches in research. N. Y.-Lond., 1975. P. 245–249.
- Jung R.* Visual Perception and Neurophysiology // Handbook of Sensory Physiology. Central Processing of Visual Information A: Integrative Functions and Comparative Data. 1973. Vol. 7/3/3A. P. 1–152.
- Kaneko A.* Physiological and morphological identification of horizontal, bipolar and amacrine cells in goldfish retina // The Journal of physiology. 1970. Vol. 207(3). P. 623–633.
- Kaneko A., Tachibana M.* Double colour-opponent receptive fields of carp bipolar cells // Vision Research. 1983. Vol. 23. P. 381–388.
- Kolb H.* Outer Plexiform Layer // Webvision: The Organization of the Retina and Visual System. 2011; <http://webvision.umh.es/webvision/BCchapter.html>. Last Updated: October 15, 2015.
- Kolb H.* Role of Amacrine cells // Webvision: The Organization of the Retina and Visual System. 2015; <http://webvision.umh.es/webvision/BCchapter.html>. Last Updated: October 15, 2015.
- Lennie P., D’Zmura M.* Mechanisms of color vision // Critical reviews in neurobiology. 1988. Vol. 3(4). P. 333–400.
- Massey S. C., Maguire G.* Excitatory aminoacids and synaptic transmission // Role of glutamate in retina circuitry / Eds. H. V. Wheal, A. M. Thomsin). London: Academic Press, 1995. P. 201–227.
- Molenaar J., Van de Grind W. H.* Anisotropic receptive field structure of oat horizontal cells // Experimental brain research. 1979. Vol. 37(2). P. 253–263.
- Muller F., Wassle H., Voigt T.* Pharmacological modulation of the rod pathway in the cat retina // Journal of neurophysiology. 1988. Vol. 59(6). P. 1657–1672.
- Naka K.-I., Rushton W. A. H.* (1966 a). *S*-potentials from colour units in the retina of fish (Cyprinidae) // The Journal of physiology. 1996. Vol. 185(3). P. 536–555.
- Naka K.-I., Rushton W. A. H.* (1966 b). An attempt to analyse colour reception by electrophysiology // The Journal of physiology. 1996. Vol. 185(3). P. 556–586.
- Nelson R., Famiglietti E. V., Kolb H.* Intracellular staining reveals different levels of stratification for on- and off-center ganglion cells in cat retina // Journal of Neurophysiology. 1978. Vol. 41(2). P. 472–483.
- Nelson R., Connaughton V.* Bipolar cell pathways in the vertebrate retina // Webvision: The Organization of the Retina and Visual System. 2012; <http://webvision.umh.es/webvision/BCchapter.html>. Last Update: February 2012.
- Neumeyer C.* Wavelength discrimination in the goldfish // Journal of Comparative Physiology A. 1986. Vol. 158(2). P. 203–213.
- Newman E. A.* Electrophysiology of Retinal Glial Cells // Progress in Retinal Research. 1988. Vol. 8. P. 153–171.
- Neumeyer C., Wietsma J. J., Spekreuse H.* Separate processing of “color” and “brightness” in goldfish // Vision Research. 1991. Vol. 31(3). P. 537–549.
- Oyama T., Jitsumori M.* A behavioral study of color mixture in the carp // Vision Research. 1973. Vol. 13. P. 2299–2308.

- Polyanskii V.B., Alymkulov D.E., Evtikhin D.V., Sokolov E.N.* Assessment of Brightness and Color Differences by Neurons in the Superior Colliculus of the Rabbit // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2008. Vol. 38(9). P. 971–983.
- Rakic P.* Local circuit neurons. Cambridge: MIT Press, 1976.
- Saito T.* Physiological and morphological differences between ON- and OFF-center bipolar cells in the vertebrate retina // *Vision research*. 1987. Vol. 27(2). 135–142.
- Scholes J.H.* Colour receptors and their synaptic connexons in the retina of a cyprinid fish // *Phil. Trans. R. Soc.* 1975. Vol. 270(902). P. 61–118.
- Siminoff R.* (1991 a). Simulated bipolar cells in fovea of human retina. I. Computer simulation // *Biological cybernetics*. 1991. Vol. 64. P. 497–504.
- Siminoff R.* (1991 b). Simulated bipolar cells in fovea of human retina. I. Spectral responses of bipolar cells // *Biological cybernetics*. 1991. Vol. 64. P. 505–510.
- Sjöstrand F.S.* Circuitry analysis of the outer plexiform layer in the rabbit retina: I. Extension of analysis of circuits interpreted to be associated with directional sensitivity and edge detection // *Journal of ultrastructure research*. 1978. Vol. 62(1). P. 54–81.
- Sokolov E.N.* Model of cognitive processes // *Advances in Psychological Science*. Vol. 2: Biological and Cognitive Aspects / Eds. M. Jabourin et al. Psychology Press, 1998. P. 355–379.
- Toyoda J.-I.* Membrane resistance changes underlying the bipolar cell response in the carp retina // *Vision Research*. 1973. Vol. 13. P. 283–294.
- Wolf H.* Farbenunterscheidungsvermögen der Elritze // *Z. Vergl. Physiol.* 1925. Vol. 17. P. 510–519.
- Yager D.* Behavioral measures and theoretical analysis of spectral sensitivity and spectral saturation of the goldfish (*Carassius auratus*) // *Vision Research*. 1967. Vol. 7. P. 707–727.
- Yazulla S.* Cone input to bipolar cells in the turtle retina // *Vision Research*. 1976. Vol. 16. P. 737–744.
- Zeki S.M.* Colour coding in the cerebral cortex: the responses of wavelength-selective and colour-coded cells in monkey visual cortex to changes in wavelength composition // *Neuroscience*. 1983. Vol. 9. P. 767–781.
- Zrenner E.* (1983). Neurophysiological aspects of color vision in primates: Comparative studies on simian retinal ganglion cells and the human visual system. Monograph // *Studies of brain function*. Vol. 9. P. 412–418.

Глава III-2

Векторный принцип кодирования яркости света в зрительной системе беспозвоночных: исследование электроретинограммы и суммарной электрической активности оптического нерва улитки *Helix pomatia L.*

Экспериментальное исследование и моделирование

*Е. Д. Шехтер, А. М. Черноризов, Д. Ф. Гадельшина,
Л. К. Хлудова, В. Н. Гудков*

Ключевые слова: ахроматическое зрение, беспозвоночные, яркость света, сетчатка, электроретинограмма, оптический нерв, яркостные и темновые нейроны, ON- и OFF-зрительные каналы

Содержание

Раздел 1. Введение: формулировка проблемы исследования

Раздел 2. Экспериментальные методики

- 2.1. Препарат
- 2.2. Стимулы
- 2.3. Регистрация суммарной электрической активности сетчатки (электроретинограммы) и оптического нерва
- 2.4. Обработка и представление данных

Раздел 3. Описание экспериментальных данных

- 3.1. Результаты регистрации и анализа электроретинограммы
 - 3.1.1. Зависимость амплитудно-временных параметров электроретинограммы улитки от яркости и спектрального состава стимула
 - 3.1.2. Зависимость формы электроретинограммы улитки от длительности светового стимула
- 3.2. Свойства суммарной активности оптического нерва на отдельные вспышки света
- 3.3. Одновременная регистрация электроретинограммы и спайковой активности волокон оптического нерва улитки

Раздел 4. Обсуждение: яркостный и темновой каналы сетчатки глаза улитки как механизм векторного кодирования яркости света

- 4.1. Общая характеристика чувствительности глаза улитки к свету
- 4.2. Яркостный и темновой каналы сетчатки глаза улитки как механизм векторного кодирования яркости света: следствия из данных анализа суммарной электрической активности зрительного нерва
- 4.3. Яркостный и темновой каналы сетчатки глаза улитки как механизм векторного кодирования яркости света: следствия из данных анализа суммарной активности сетчатки (электроретинограммы)
- 4.4. Яркостный и темновой каналы сетчатки глаза улитки как механизм векторного кодирования яркости света: данные моделирования
 - 4.4.1. Геометрическая (сферическая) модель различения яркости цветовых и ахроматических стимулов глазом моллюска, построенная по данным ЭРГ
 - 4.4.2. Геометрическая (сферическая) модель различения яркости ахроматических стимулов глазом моллюска, построенная по реакциям оптического нерва на смену световых стимулов разной яркости
 - 4.4.3. Яркостный и темновой каналы сетчатки глаза улитки как механизм векторного кодирования яркости света: нейрофизиологическая интерпретация данных моделирования

Заключение

Литература

Раздел 1. Введение: формулировка проблемы исследования

Традиционно в качестве нейронного кода яркости света разными авторами рассматриваются такие параметры клеточных реакций, как частота импульсной активности, величина межимпульсных интервалов, распределение потенциалов действия во времени (паттерн реакции) (Батуев, Куликов, 1983; Николлс и др., 2003; Смит, 2005). Существенным во всех этих случаях является не тип предполагаемого кода, а то, что при любой его разновидности для различения яркости предполагается достаточным участие одной, не разлагаемой далее на самостоятельные модули нейрональной системы. В данной работе рассматривается принципиально другой подход, связывающий механизмы различения яркости с активностью не одной, а двух независимых нейрональных систем — яркостной и темновой, отвечающих на изменение освещенности одновременно, но противоположным (оппонентным) образом (Heggelund, 1974; Фомин и др., 1979; Izmailov, Sokolov, 1991). В этом случае увеличение интенсивности света приводит к возбуждению яркостного и торможению темнового каналов, тогда как уменьшение освещения вызывает обратный эффект. При подобном оппонентном способе реагирования параметры ответов каждого из двух нейронных модулей — яркостного и темнового — утрачивают свое самостоятельное значение, и яркость света однозначно определяется только соотношением их активности. Такой способ кодирования интенсивности света двумерным вектором возбуждения, компонентами которого являются реакции темновых и яркостных нейронов, получил название векторного кодирования яркости (Соколов, 2003, 2010).

Проверка гипотезы о векторном способе кодировании яркости была реализована в психофизиологических экспериментах с человеком, а также в поведенческих и нейрофизиологических опытах на животных (обезьяна, кролик, рыбы, лягушка, моллюск) (для обзора см.: Латанов и др., 1997; Полянский и др., 2000; Соколов, 2003, 2010). По результатам этих экспериментов методами многомерного шкалирования были построены двухканальные модели ахроматического зрения, которые для человека и всех исследованных животных имели вид двумерной сферы (Измайлов, Соколов, 1984; Зимачев и др., 1986; Измайлов и др., 1998, 2006; Черноризов, 1999; Черноризов и др., 2009; Черноризов, Шехтер, 2011).

В терминах нейрофизиологии двумерность моделей ахроматического зрения человека и позвоночных животных может интерпретироваться как свидетельство того, что в различении ахроматических (яркостных) градаций освещения участвуют два оппонентных друг другу нейронных механизма, которые, по-видимому, формируются уже на уровне сетчатки и входят в состав так называемой магноцеллюлярной системы (Jung, 1973; Николлс и др., 2003; Aleci, Belcastro, 2016). Возникает вопрос о том, как

организованы нейронные механизмы ахроматического зрения у беспозвоночных животных. Вопрос этот не праздный и касается поиска общих фундаментальных принципов кодирования информации о яркости и цвете в живых системах разного уровня сложности. Для экспериментального изучения механизмов кодирования яркости света у позвоночных крайне привлекательно использование так называемых простых нервных систем, то есть животных с предельно просто устроенной зрительной системой, которая способна различать градации яркости света и не в состоянии дифференцировать цвета и формы объектов. Опыты на таких биологических моделях позволяют исследовать механизмы кодирования яркости (ахроматического зрения) изолированно от механизмов кодирования цвета и формы. В качестве такой «простой» системы нами предлагается использовать зрительную систему легочного моллюска (*Helix pomatia* L., *Helix lucorum* L.). Ахроматическое зрение этого беспозвоночного, базирующееся на активности фотопигмента родопсина, является аналогом палочковой монокроматии у позвоночных и может служить удобной экспериментальной моделью для изучения механизмов кодирования яркости света в чистом виде (Chernogizov et al., 1994). Глаза виноградной улитки имеют типичное камерное строение (Wilbur, Yonge, 1966; Зайцева, 1992). Они располагаются в вершинах задних головных щупалец и иннервируются оптическим нервом. Каждый глаз имеет роговицу, хрусталик, стекловидное тело и однослойную сетчатку. Тщательные исследования ультраструктуры глаза *Helix pomatia* (виноградной улитки) (Зайцева, 1992) и *Helix aspersa* (ближайшего родственника *Helix pomatia*) (Eakin, Brandenburger, 1967) выявили три типа элементов: фоторецепторы, опорные и нервные клетки. Поскольку опорные клетки являются вспомогательными, а нейроны немногочисленны, то, по видимому, основную информационную функцию в глазу моллюска выполняют фоторецепторы. На обращенной к свету апикальной части у них имеются микровиллярные структуры, в которых содержатся светочувствительные гранулы фотопигмента. Фоторецепторы глаза улитки являются первичночувствующими, то есть генерирующими потенциалы действия. Помимо клеточного тела, они имеют длинные аксоны, обладающие спайк-генерирующим механизмом. Эти аксоны образуют оптический нерв и в его составе направляются в церебральные ганглии.

* * *

Основной задачей нашей работы на моллюске была проверка гипотезы о том, что темновой и яркостной модули яркостной системы зрения формируются на уровне сетчатки глаза. С этой целью исследовались суммарная активность глаза (электроретинограмма, ЭРГ) и суммарная электрическая активность оптического нерва.

Раздел 2. Экспериментальные методики

2.1. Препарат

Опыты проводились при температуре 18–20°C на полуинтактном препарате виноградной улитки (*Helix pomatia*), включающем глаз, окологлоточное ганглионарное кольцо и оптический нерв, связывающий эти структуры. Темноадаптированный (в течение 1 ч до начала опытов) препарат размещался в специальной ванночке в экранированной светоизолированной камере. Для поддержания жизнеспособности препарат был погружен в стандартный физиологический раствор для холоднокровных животных (мМ): 80 NaCl, 4 KCl, 8 CaCl₂, 5 MgCl₂, 4 Tris-HCl (pH 7,8) (Sokolov, Palikhova, 1999).

2.2. Стимулы

В качестве фотостимулятора использовали экран монитора компьютера. Стимулами служили гомогенные монохромные вспышки света различной длительности (от 100 мс до 3 с), интенсивности (в диапазоне от 2 кд/м² до 75 кд/м²) и цвета. Яркость световых стимулов измеряли яркомером-колориметром с ошибкой 5%. В качестве цветových стимулов использовали стандартные широкополосные излучения трех типов люминофоров цветного монитора: синего люминофора с доминирующей длиной волны 485 нм, зеленого люминофора с доминирующей длиной волны 530 нм и красного люминофора с доминирующей длиной волны 610 нм. Проекция стимулов с экрана монитора непосредственно на глаз осуществлялась через световод. Темновой межстимульный интервал, разделявший предъявление одиночных световых стимулов, составлял не менее 2 минут. Он определялся экспериментально в опытах с регистрацией электроретинограммы (ЭРГ) как минимальная длительность промежутка между последовательно предъявляемыми стимулами, обеспечивающая поддержание темнового уровня адаптации глаза моллюска.

2.3. Регистрация суммарной электрической активности сетчатки (электроретинограммы) и оптического нерва

Электроретинограмма регистрировалась монополярно при расположении активного электрода на хрусталике, а индифферентного — в физиологическом растворе, омывающем препарат. В качестве активного электрода использовалась стеклянная микропипетка (сопротивление кончика ~ 1 МОм), заполненная физиологическим раствором, а индифферентным служил серебряный неполяризующийся электрод. Регистрируемые сигналы подавались через каскад предварительного усиления на осциллограф CI-103 и далее — на 16-канальный аналого-цифровой преобразователь (частота опроса — 250 Гц) компьютера IBM Pentium-I, где осуществлялась запись биопотенциалов в память ЭВМ с помощью специализированной программы регистрации и анализа данных Conan (Кулаичев, 2002).

Экстраклеточная регистрация мультипиковой спайковой активности оптического нерва осуществлялась в тех же условиях, что и регистрация ЭРГ, только в качестве активного электрода использовался стеклянный «присасывающийся» к нерву электрод (диаметр кончика 30–40 мкм), заполненный насыщенным раствором KCl.

2.4. Обработка и представление данных

Обработка первичных электрофизиологических данных (отбраковка артефактов, фильтрация и усреднение записей) осуществлялась с помощью специализированной компьютерной программы Conan (Кулаичев, 2002). Дальнейший анализ данных и построение графиков производили с использованием статистического пакета Statistica-5.0.

Раздел 3. Описание экспериментальных данных

3.1. Результаты регистрации и анализа электроретинограммы

3.1.1. Зависимость амплитудно-временных параметров электроретинограммы улитки от яркости и спектрального состава стимула

Освещение глаза при достижении порогового уровня вызывает электрофизиологическую активность сетчатки, суммарно регистрируемую в виде электроретинограммы (ЭРГ). В отличие от ЭРГ позвоночных электроретинограмма виноградной улитки включает всего лишь один компонент — роговично-позитивную волну, латентность и амплитуда которой в наших экспериментах варьировали в пределах 2–3 с и 0,3–0,9 мВ соответственно (рис. 1–3).

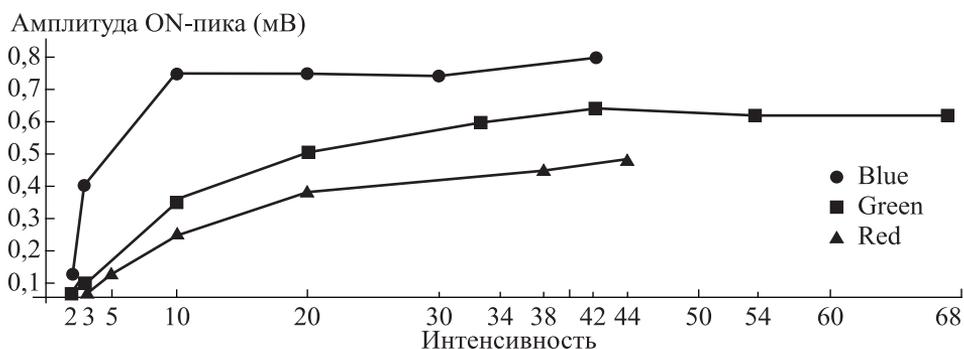


Рис. 1. Графики зависимости пиковой амплитуды электроретинограммы (ЭРГ) от интенсивности (яркости) и спектральных характеристик стимуляции

Данные получены при использовании в качестве стимулов широкополосных излучений синего (blue), зеленого (green) и красного (red) цветов фиксированной длительности (3 с). По оси абсцисс — значения фотометрической яркости стимулов ($\text{кд}/\text{м}^2$), по оси ординат — максимальное (пиковое) значение амплитуды ЭРГ, регистрируемой в ответ на включение света (амплитуда ON-пика, мВ)

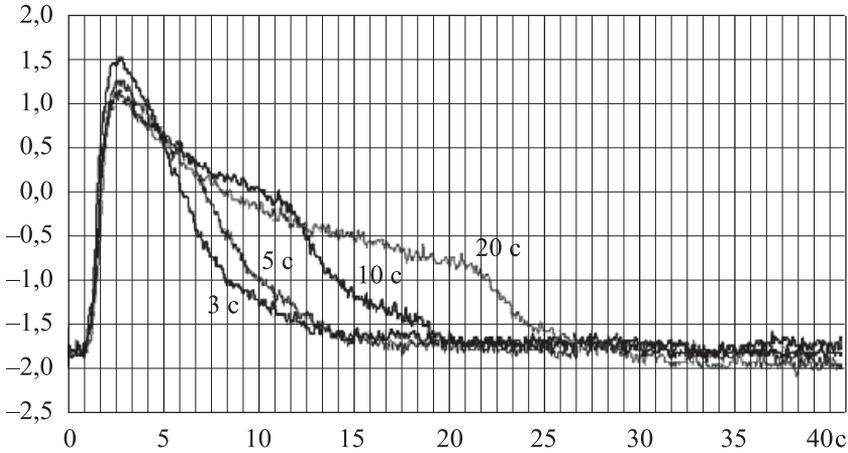


Рис. 2. Зависимость формы электроретинограммы (ЭРГ) виноградной улитки от длительности стимуляции (3 с, 5 с, 10 с, 20 с) излучениями синего цвета

По оси абсцисс — время (с) от момента предъявления стимула (0 с) до завершения регистрации ЭРГ-ответа (40 с); по оси ординат — амплитуда реакции (мВ)

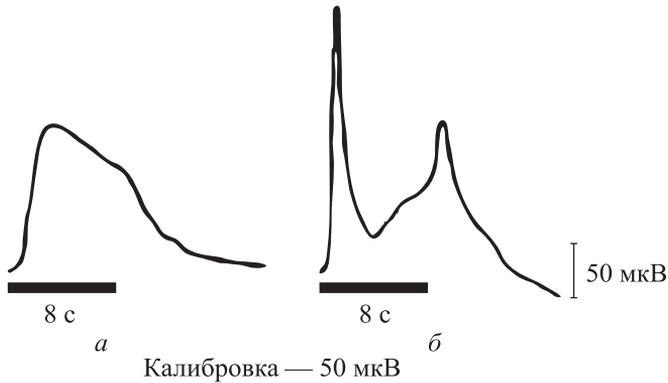


Рис. 3. Электроретинограмма виноградной улитки (а) и лягушки (б) на одинаковые диффузные вспышки зеленого цвета, яркости 10 кд/м^2 и длительности 8 с

На рис. 1 приведены функции зависимости пиковой амплитуды ЭРГ от яркости синего (доминирующая длина волны 485 нм), зеленого (доминирующая длина волны 530 нм) и красного (доминирующая длина волны 610 нм) цветовых стимулов фиксированной длительности (3 с). Из рис. 1 видно, что сетчатка виноградной улитки наиболее чувствительна к изменениям в яркости стимулов синего цвета: амплитуды ЭРГ на излучения синего цвета заметно превышают амплитуды ЭРГ на зеленые и красные стимулы, реакции на синий цвет быстрее достигают насыщения и обладают минимальным нижним порогом, равным в условиях наших опытов 1 кд/м^2 . Из рис. 1 видно также, что с изменением яркости

света амплитуда ЭРГ меняется нелинейно. При увеличении яркости от 1 кд/м^2 до $3,5 \text{ кд/м}^2$ амплитуда ЭРГ нарастает быстрее, чем в интервале от $3,5 \text{ кд/м}^2$ до 10 кд/м^2 . После 10 кд/м^2 рост амплитуды реакции еще более замедляется, и при значениях свыше 45 кд/м^2 значения функции достигают плато насыщения. Таким образом, область различения интенсивности света глазом виноградной улитки ограничена диапазоном $1\text{--}45 \text{ кд/м}^2$.

3.1.2. Зависимость формы электроретинограммы улитки от длительности светового стимула

В целях дальнейшего анализа свойств суммарной электрической активности глаза улитки использовались синие стимулы фиксированной интенсивности ($7,5 \text{ кд/м}^2$) и переменной длительности (3 с, 5 с, 10 с и 20 с). Примеры записей соответствующих реакций приведены на рис. 2, из которого видно, что главной составляющей ЭРГ-реакции является позитивный пик, привязанный к моменту включения стимула. В соответствии с общепринятой классификацией световых реакций, предложенной Х. К. Хартлайном (1940), мы обозначили этот пик как ON-пик, или ON-реакция (от англ. *onset* — «включение»). Латентный период, амплитуда и форма переднего фронта ON-пики не зависят от длительности используемых стимулов. За ON-ответом следует фаза медленного затухания реакции. Отчетливо проступает зависимость длительности этой фазы реакции от длительности стимула: она возрастает при увеличении длительности стимуляции. Из рис. 2 очевиден еще один эффект влияния длительности световой стимуляции на конфигурацию ЭРГ-ответа: при увеличении длительности засвета на заднем фронте реакции появляется перегиб, после которого процесс затухания ответа до исходного уровня заметно ускоряется. Характерным отличием ЭРГ улитки от ЭРГ позвоночных животных является то, что при любой длительности (и интенсивности) стимуляции в ЭРГ улитки отсутствует реакция на выключение света (OFF-реакция в классификации Хартлайна, 1940). Эта специфика иллюстрируется на рис. 3, где для сравнения приведены записи зарегистрированных в идентичных условиях ЭРГ виноградной улитки и лягушки. Из рис. 3 видно, что, в отличие от виноградной улитки, ЭРГ лягушки, как и других позвоночных, имеет выраженный не только ON-, но и OFF-компонент.

3.2. Свойства суммарной активности оптического нерва на отдельные вспышки света

Оптический нерв соединяет сетчатку глаза виноградной улитки с церебральными ганглиями ее ганглионарной нервной системы (Зайцева, 1992). При этом отдельные волокна зрительного нерва представлены главным образом отростками фоторецепторных клеток. Своеобразие фоторецепторов улитки, относимых к типу так называемых первичночувствующих рецепторов (Винников, 1971), состоит в том, что они, в отличие от вторичночув-

ствующих фоторецепторов позвоночных, обладают способностью к генерации потенциалов действия. Согласно полученным нами данным в темноте оптический нерв виноградной улитки не активен, а на освещение глаза отвечает мультипиковым разрядом, представленным потенциалами действия со средними значениями амплитуд 35 мкВ, 50 мкВ и 75 мкВ. Можно допустить, что эти три типа потенциалов действия генерируются тремя типами волокон зрительного нерва, условно обозначенными нами как волокна А1, А2 и А3-типов. В табл. 1 приведены данные о зависимости реакций этих трех типов волокон от интенсивности световой стимуляции.

Таблица 1

Зависимость величины спайковой реакции трех типов волокон оптического нерва от яркости ($\text{кд}/\text{м}^2$) светового стимула (доминирующая длина волны: $\lambda = 496 \text{ нм}$; длительность — 8 с)

Фотометрическая яркость стимула ($\text{кд}/\text{м}^2$)	Число потенциалов действия (ПД) в ответах волокон трех типов (А1, А2, А3)		
	Волокна, генерирующие ПД с амплитудой 35 мкВ (А1-тип)	Волокна, генерирующие ПД с амплитудой 50 мкВ (А2-тип)	Волокна, генерирующие ПД с амплитудой 75 мкВ (А3-тип)
1,5	25	2	0
5,0	32	8	2
9,0	39	8	3
14,0	40	12	2
21,5	43	10	3
30,0	51	52	30

Из табл. 1 видно, что максимальной абсолютной световой чувствительностью обладают волокна А1, генерирующие низкоамплитудные потенциалы действия (35 мкВ). При этом волокна А2 и А3 демонстрируют повышенную, в сравнении с волокнами А1, дифференциальную световую чувствительность к изменениям интенсивности света. В табл. 2 приведены данные о динамике изменения импульсной активности (динамике адаптации) трех типов волокон по ходу действия светового сигнала.

Из табл. 2 видно, что реакции волокон типа А1 носят фазно-тонический, а реакции волокон А2 и А3 имеют четко выраженный фазический характер. Из анализа временного распределения числа ПД в реакциях можно заключить также, что три типа волокон обладают разной способностью к световой адаптации, характеризующейся динамикой уменьшения плотности ПД

Таблица 2

Посекундное распределение числа потенциалов действия (ПД) в реакциях трех типов волокон оптического нерва по ходу действия светового стимула длительностью 8 с. Численные значения ПД получены путем усреднения результатов трех предъявлений одного и того же стимула (доминирующая длина волны: $\lambda = 496$ нм; 9 кд/м²)

Время, прошедшее с момента включения стимула (с)	Число ПД с амплитудой 35 мкВ (волокна А1)	Число ПД с амплитудой 50 мкВ (волокна А2)	Число ПД с амплитудой 75 мкВ (волокна А3)
1	4	0	0
2	18	6	3
3	25	3	0
4	19	2	0
5	15	1	0
6	9	0	0
7	9	0	0
8	8	0	0

по ходу действия светового стимула. Из табл. 2 следует, что такая способность максимально выражена у фазических волокон А2 и А3.

3.3. Одновременная регистрация электроретинограммы и спайковой активности волокон оптического нерва улитки

В ряде наших опытов проводилась одновременная регистрация ЭРГ и потенциалов действия оптического нерва. Пример такой одновременной записи приведен на рис. 4. Из записей, аналогичных приведенным на рис. 4, следует, что латентный период ЭРГ-реакции на 200 мс превышает латентный период реакции оптического нерва.

Величина этого временного лага остается неизменной и при увеличении интенсивности стимулов, когда значения латентности каждого из обоих типов ответов закономерно снижаются (рис. 5). Анализ светоиндуцированных ответов оптического нерва показывает, что, в отличие от ЭРГ, суммарная реакция на свет оптического нерва двухфазна, то есть представлена двумя всплесками спайковых разрядов, разделенными интервалом относительно низкой активности (рис. 4). Первая фаза этого ответа, так же как и вышеописанный ОН-компонент в составе ЭРГ, связана с включением светового стимула, и, в соответствии с принятой нами терминологией, может быть обозначена как ОН-реакция зрительного нерва на свет. Второй всплеск спайковой активности оптического нерва совпадает по времени с моментом возвращения ЭРГ-реакции к фоновому уровню темновой адаптации

Рис. 4. Одновременная регистрация спайковой активности оптического нерва и электроретинограммы (ЭРГ) при предъявлении светового стимула на фоне темновой адаптации

a — ответ оптического нерва; *б* — ЭРГ; *в* — отметка стимула. Калибровка: 1 мВ для ЭРГ, 50 мкВ — для оптического нерва. Отметка времени — 1 с. Верхняя линия на рисунке — шкала времени с фиксированным шагом 1 с

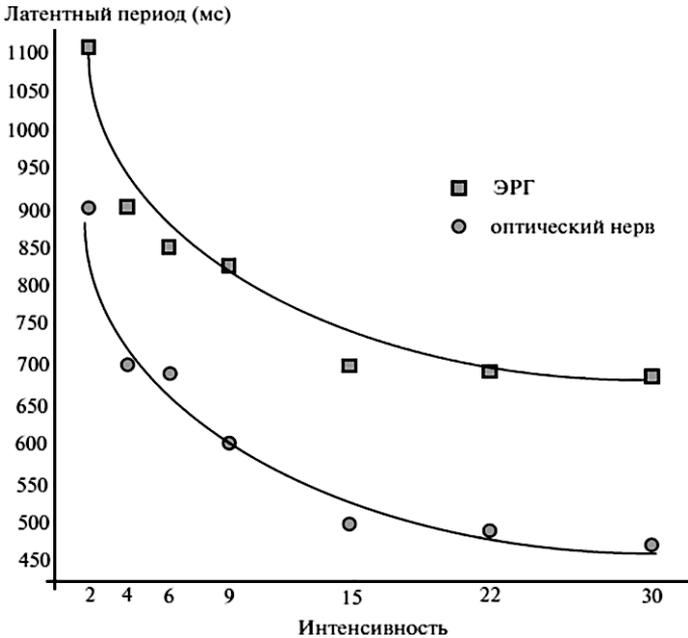
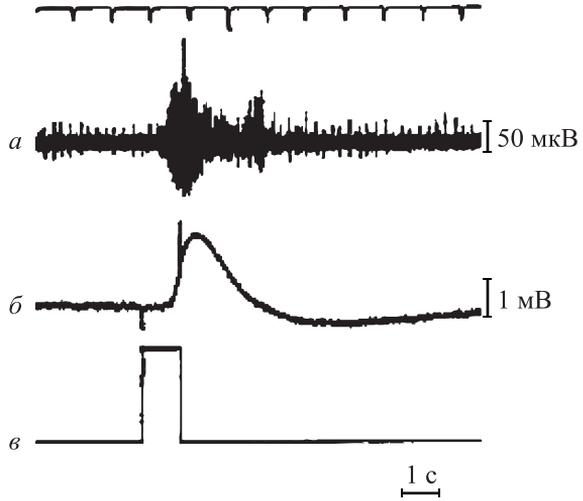


Рис. 5. Зависимость латентных периодов ЭРГ и реакции оптического нерва от интенсивности (яркости) светового раздражения

Стимул: синий цвет длительностью 1 с. По оси абсцисс — значение фотометрической яркости стимула ($\text{кд}/\text{м}^2$), по оси ординат — латентный период реакций (мс)

(рис. 4). Если ОН-компонент реакции оптического нерва очевидным образом является реакцией на включение света, то для выяснения связи второй фазы с параметрами стимуляции потребовались дополнительные опыты. В этих опытах проверялось следующее предположение: вторая фаза ответа

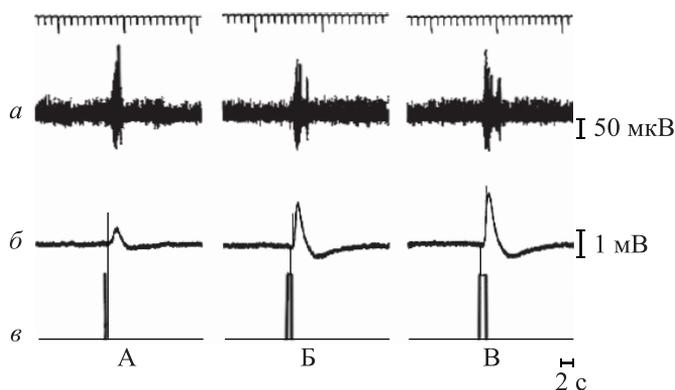


Рис. 6. Одновременная регистрация реакций оптического нерва (*а*) и ЭРГ (*б*) на световые стимулы разной длительности

Параметры стимуляции (отметка *в*): синий цвет фиксированной интенсивности ($7,5 \text{ кд/м}^2$) и разной длительности (А — 100 мс, Б — 500 мс, В — 1 с). *Калибровка*: 1 мВ для ЭРГ, 50 мкВ для оптического нерва. *Отметка времени* — 2 с. *Верхняя линия* на рисунке — шкала времени с фиксированным шагом 1 с

оптического нерва является реакцией на выключение светового стимула, то есть OFF-реакцией. В ходе проверки этой гипотезы изучалась зависимость между временем появления второй фазы ответа оптического нерва и моментом выключения света в условиях варьирования длительности стимуляции, определяющей время выключения светового стимула. В результате было обнаружено, что увеличение длительности фиксированного по интенсивности светового стимула от 100 мс до 36 с ожидаемым образом приводит к возрастанию латентного периода второй фазы спайковой активности оптического нерва (рис. 6, 7).

Раздел 4. Обсуждение: яркостный и темновой каналы сетчатки глаза улитки как механизм векторного кодирования яркости света

4.1. Общая характеристика чувствительности глаза улитки к свету

Данные исследования суммарной активности сетчатки (ЭРГ) и оптического нерва свидетельствуют о том, что периферическая часть зрительной системы виноградной улитки способна различать достаточно малые перепады в интенсивности освещения. При этом оказалось, что максимум яркостной дифференциальной чувствительности приходится на область синих цветов. Это находится в полном соответствии с тем фактом, что фоторецепторы улитки содержат только один фотопигмент — родопсин, оптимум поглощения которого приходится на сине-зеленую область видимого спектра с пиком на 490–500 нм (Dartnall, 1953; Von Berg, Shneider, 1972; Chernorizov et al., 1994). Другим фактором, характеризующим чувствительность вино-

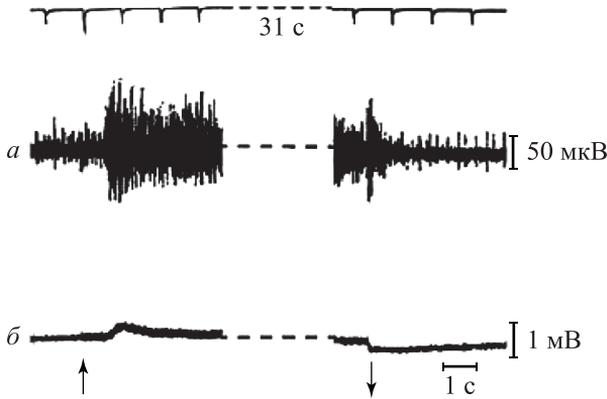


Рис. 7. Влияние длительного (31 с) освещения на выраженность ON- и OFF-компонентов в реакциях оптического нерва (а) и ЭРГ (б)

Параметры стимуляции: синий цвет ($7,5 \text{ кд/м}^2$). *Калибровка:* 1 мВ для ЭРГ, 50 мкВ для оптического нерва; *отметка времени* — 1 с. *Стрелками* показаны момент включения и выключения стимула. *Верхняя линия* на рисунке — шкала времени с фиксированным шагом 1 с

градной улитки к свету, является нелинейность зависимости между интенсивностью светового сигнала и величиной ответной реакции сетчатки. Так, при увеличении интенсивности света от 1 кд/м^2 до $3,5 \text{ кд/м}^2$ амплитуда ЭРГ нарастает быстрее, чем в интервале от $3,5 \text{ кд/м}^2$ до 10 кд/м^2 . Далее процесс роста ЭРГ еще более замедляется и достигает плато. Такая близкая к логарифмической зависимость, очевидно, позволяет виноградной улитке обнаруживать самые незначительные изменения в области экологически значимых для этого вида небольших значений освещения и игнорировать различия в области больших значений яркости. Экологическая адаптивность (специализация) подобного рода является одним из общих законов функционирования всех сенсорных систем (Кейдель, 1975).

4.2. Яркостный и темновой каналы сетчатки глаза улитки как механизм векторного кодирования яркости света: следствия из данных анализа суммарной электрической активности зрительного нерва

Особенностью фоторецепторных клеток виноградной улитки является совмещение собственно рецепторной функции и функции первичного сенсорного нейрона, обладающего спайк-генерирующим механизмом. Световая стимуляция глаза вызывает асинхронную активность этих волокон, представленную в суммарной активности оптического нерва потенциалами действия разной амплитуды (рис. 4, 5; табл. 1, 2). Наши электрофизиологические данные свидетельствуют о наличии в зрительном нерве как минимум трех типов волокон — медленно адаптирующихся фазно-тонических (A1 в табл. 1, 2) и быстро адаптирующихся фазических волокон

(A2 и A3 в табл. 1, 2). Это согласуется с результатами морфологических исследований, согласно которым оптический нерв виноградной улитки содержит несколько популяций волокон, различающихся по диаметру и, как следствие, скорости проведения электрического сигнала (Зайцева, 1992). В отличие от ЭРГ в светоиндуцированной активности оптического нерва присутствуют как ON-ответ на включение света, так и OFF-разряд, следующий за выключением стимула. Эти реакции, по-видимому, принадлежат разным популяциям нервных волокон, поскольку представлены потенциалами действия разной амплитуды (рис. 4, 5). Если для ON-ответа характерны относительно высокоамплитудные потенциалы действия (ПД) волокон типа A1, то в OFF-реакцию вовлечены низкоамплитудные ПД волокон A2 и A3 типов. Кроме того, по сравнению с ON-ответом OFF-реакция менее выражена, что говорит об относительно небольшом числе волокон, реагирующих на выключение освещения. Это позволяет соотнести происхождение OFF-ответа оптического нерва с деятельностью малочисленных фоторецепторов, гиперполяризуемых светом и, соответственно, деполяризуемых его выключением (это и есть механизм OFF-реакции).

4.3. Яркостный и темновой каналы сетчатки глаза улитки как механизм векторного кодирования яркости света: следствия из данных анализа суммарной активности сетчатки (электроретинограммы)

Освещение глаза улитки вызывает суммарную электрическую активность сетчатки, регистрируемую в виде электроретинограммы (Шехтер и др., 1992). Эта реакция представляет собой роговично-позитивное отклонение, характеризующееся большим латентным периодом и довольно медленной скоростью нарастания (передний фронт) и спадания (задний фронт) сигнала. Такая структура ЭРГ-ответа виноградной улитки сходна с аналогичными реакциями у других видов моллюсков (Жуков, Грибакин, 1990; Шарко и др., 1973; Gillary, 1970).

Какие клеточные структуры являются источником ЭРГ виноградной улитки? У позвоночных животных логарифмическая зависимость величины реакции от интенсивности света наблюдается уже на фоторецепторном уровне (Смит, 2005). В пользу фоторецепторного происхождения ЭРГ виноградной улитки свидетельствует ее форма, напоминающая форму внутриклеточной реакции отдельного фоторецептора (Brown, Flaming, 1977). Электроретинограмму с такой же простой формой можно зарегистрировать и от глаза со сложной сетчаткой (например, кошки), если с помощью определенных воздействий исключить работу клеток внутреннего ядерного слоя, сохранив нормальное функционирование фоторецепторов (Brown, 1968).

При включении света появление потенциалов действия в оптическом нерве опережает электроретинограмму. Этот факт может свидетельствовать о присутствии в сетчатке виноградной улитки глиальных клеток, опосреду-

ющих реакции фоторецепторов. Активность этих медленно срабатывающих глиальных буферов, по-видимому, и приводит к задержке ЭРГ-проявлений деятельности собственно информационных элементов сетчатки. В этом отношении ЭРГ виноградной улитки сходна с ЭРГ позвоночных, являющейся непосредственным отражением реакций мюллеровских глиальных клеток сетчатки (Brown, 1968; Barlow, 1993; Черноризов, 2008).

4.4. Яркостный и темновой каналы сетчатки глаза улитки как механизм векторного кодирования яркости света: данные моделирования

4.4.1. Геометрическая (сферическая) модель различения яркости цветовых и ахроматических стимулов глазом моллюска, построенная по данным ЭРГ

Наличие яркостной и темновой систем в сетчатке моллюска подтверждается косвенным образом в исследованиях ЭРГ с использованием методов многомерного шкалирования (Терехина, 1986; Дэйвисон, 1988). Так, в работах Измайлова с соавторами (1998), Chernorizov et al. (1994) и Черноризова (1999) показано, что геометрическая модель цветового зрения улитки, построенная методом многомерного шкалирования ЭРГ-реакций на попарно производимую смену цветов, имеет вид *двумерной* сферы (окружности). Цветовые стимулы разной интенсивности представлены в таком двумерном пространстве точками, положение каждой из которых определяется соответствующими значениями двух координат по ортогональным осям x_1 и x_2 (рис. 8).

Из рис. 8 видно, что положение точек относительно друг друга в двумерной модели определяется различиями экспериментальных стимулов по интенсивности, а не по цвету. При этом наиболее яркие цвета располагаются вблизи положительного полюса оси x_1 , а наиболее темные — вблизи полюса положительных значений по оси x_2 . Независимо от цвета точки-стимулы с промежуточными значениями интенсивности расположены вдоль окружности первого квадранта так, что чем больше (меньше) интенсивность стимула, тем больше (меньше) значение его координаты по оси x_1 и тем меньше (больше) значение координаты по оси x_2 . Высокая (0,93–0,99) линейная корреляция значений исходных матриц цветовых различий со значениями евклидовых расстояний между цветовыми точками-стимулами в модели свидетельствует о том, что метрическая структура модели адекватно отражает метрическую структуру матрицы исходных (экспериментальных) различий.

Из анализа данных методом многомерного шкалирования вытекает несколько важных следствий в отношении структуры цветового пространства моллюска. Во-первых, это пространство является сферическим. Последнее означает, что для каждой цветовой точки i с координатами x_{i1} и x_{i2} , представляющей в двумерной модели соответствующий цветовой

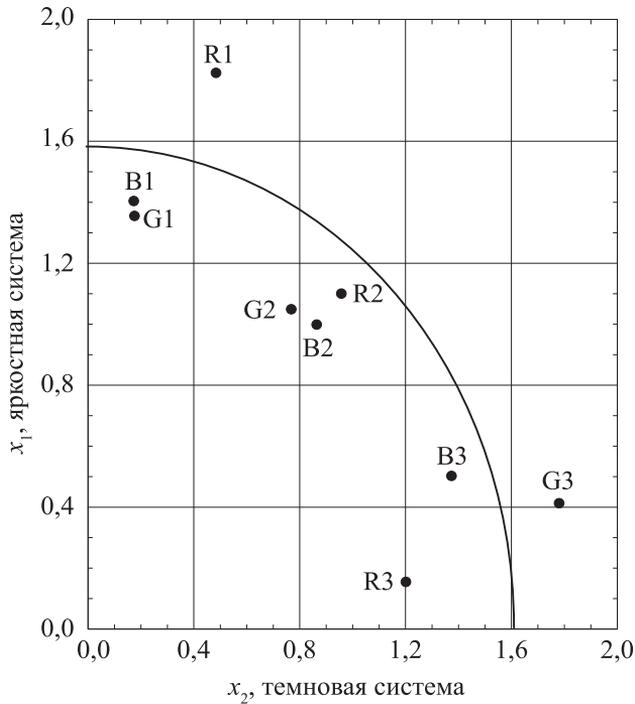


Рис. 8. Двумерное цветовое пространство моллюска, полученное путем обработки методом многомерного шкалирования матрицы ЭРГ-различий между равнояркими синими (B), зелеными (G) и красными (R) цветами

Обозначения: B1, G1, R1 — выравненные между собой по яркости (для глаза моллюска) синий, зеленый и красный цвета низкой интенсивности; B2, G2, R2 — выравненные между собой по яркости синий, зеленый и красный цвета средней интенсивности; B1, G1, R1 — выравненные между собой по яркости синий, зеленый и красный цвета высокой интенсивности. Критерий (условный) равенства стимулов по яркости для глаза моллюска — равенство пиковых значений амплитуд соответствующих электроретинографических (монофазных) реакций. Три группы равноярких цветов расположены в трех разных локусах двумерного пространства (Черноризов, 1999)

стимул i , выполняется уравнение двумерной сферы (окружности):

$$x_{i1}^2 + x_{i2}^2 = R_i^2,$$

где R_i — радиус окружности; i — порядковый номер цветового стимула в матрице различий. Степень соответствия экспериментальных данных уравнению двумерной сферы оценивалась по величине разброса значений радиуса R_i с помощью коэффициента вариативности S , %. Величина S

не превышала 14,7%, что свидетельствует о хорошем соответствии данных уравнению окружности. Во-вторых, цветовые точки распределились в пределах одного квадранта, ограниченного положительными значениями ортогональных осей x_1 и x_2 . В-третьих, в пределах квадранта точки расположились в соответствии с интенсивностью, а не цветом стимулов. Таким образом, цветовое пространство улитки является, по сути, ахроматическим, в котором положение точек-стимулов определяется яркостными, а не цветовыми различиями. Это согласуется с данными по спектральной чувствительности о наличии в сетчатке глаза улитки только одного фотопигмента (родопсина).

В работе Черноризова (1999) проанализированы ахроматические пространства, полученные по данным анализа ЭРГ отдельно для синих, зеленых, красных и белых цветов разной яркости (1,5–65 нт). Как и в случае цветового пространства, получаемого с использованием разных цветов, все ахроматические пространства имели вид двумерной сферы, в которой точки, представляющие стимулы, расположились соответственно значениям яркости (рис. 9, табл. 3).

Таблица 3

Межстимульные яркостные различия для глаза моллюска, измеренные по максимуму амплитуды (мкВ) b -волны ЭРГ на мгновенную попарную смену синих цветов разной интенсивности (Черноризов, 1999) (данные к рис. 9)

Стимул	Интенсивность (нт)	№	1	2	3	4	5	6	7	8
Синий, В8	1,5	1	0	61	88	132	214	221	234	240
Синий, В7	3,0	2		0	61	99	195	208	208	225
Синий, В6	5,0	3			0	70	143	182	182	195
Синий, В5	9,0	4				0	78	130	156	165
Синий, В4	14,0	5					0	65	104	105
Синий, В3	21,5	6						0	65	60
Синий, В2	30,0	7							0	30
Синий, В1	36,0	8								0

Таким образом, хроматическое и ахроматическое сферические пространства моллюска изоморфны в полном соответствии с ахроматической природой зрения животного.

4.4.2. Геометрическая (сферическая) модель различения яркости ахроматических стимулов глазом моллюска, построенная по реакциям оптического нерва на смену световых стимулов разной яркости

Из табл. 1 видно, что при увеличении яркости стимула, предъявляемого в условиях темновой адаптации, характер изменения числа потенциалов

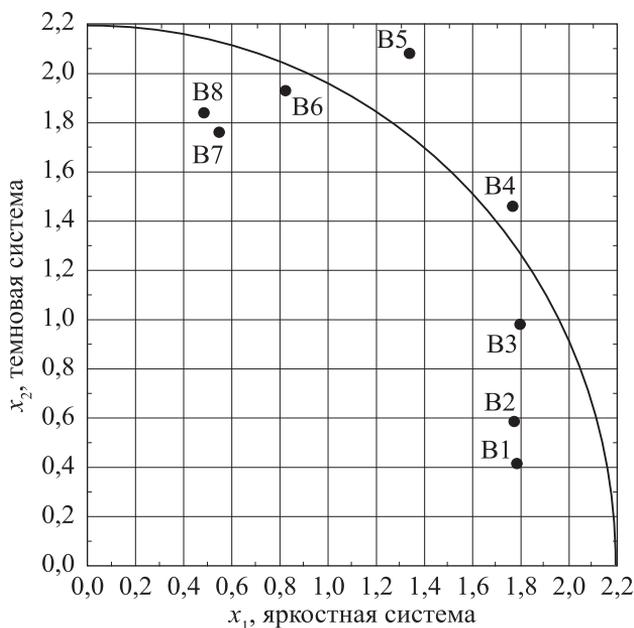


Рис. 9. Ахроматическое пространство, полученное по данным анализа электроретинограммы для синих (В) цветов разной яркости в диапазоне от 1,5 нт (В7) до 65 нт (В1) (Черноризов, 1999)

Как и в случае цветового пространства (рис. 8), все ахроматические пространства имели вид двумерной сферы, в которой точки, представляющие стимулы, располагались соответственно значениям яркости. Численные данные к рисунку приведены в табл. 3. Описание см. в тексте

действия (ПД) А1- и А2-типов моллюска напоминает характер изменения (увеличения) числа ПД у ВR-нейронов позвоночных при аналогичных условиях фонового освещения. Однако когда предъявлению стимула предшествует предварительный засвет глаза даже небольших яркостей ($1,5 \text{ кд/м}^2$) и длительности (4 с), то волокна А1-типа начинают реагировать так же, как Да-нейроны позвоночных, уменьшая свою активность (число ПД) с увеличением интенсивности света. Таким образом, при световой стимуляции в условиях полной темновой адаптации функционирует один нейронный канал ВR-типа, а при переходе к световой адаптации в процесс кодирования интенсивности света включается еще один канал — Да-типа (А1-спайки). Последнее означает, что любое изменение интенсивности стимула сопровождается изменением возбуждения одновременно в нейронных каналах ВR- и D-типов. В этих условиях текущее значение интенсивности стимула кодируется определенным соотношением в активации ВR- и Да-клеток, или — на языке векторной алгебры — двумерным вектором возбуждения, компонентами которого являются величины возбуждений (например, число

ПД в ответе) нейронов BR- и Da-клеток. Если величины возбуждений BR- и Da-клеток оценивать по числу ПД соответственно A2- и A1-типов, то каждое значение интенсивности светового стимула можно представить точкой на плоскости с ортогональной системой координат, образованной возбуждениями волокон оптического нерва, генерирующих спайки A1- (ось x_1) и A2- (ось x_2) типов (рис. 10).

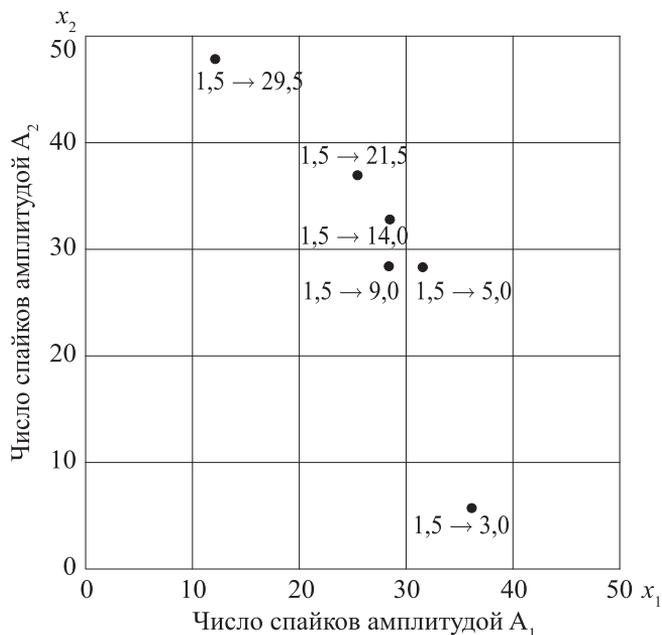


Рис. 10. Реакции волокон зрительного нерва моллюска, генерирующих спайки разной амплитуды (A1 и A2) на смену белых стимулов разной яркости

Значения интенсивностей (*пт*) указаны рядом с точками. Стрелками указан порядок следования стимулов при замене. По оси абсцисс — число спайков с амплитудой A2, по оси ординат — число спайков с амплитудой A1. Описание см. в тексте

Из рис. 10 видно, что точки, представляющие разные значения интенсивностей света, расположились на плоскости вдоль линии окружности. На хорошее соответствие экспериментальных данных, представленных на рис. 10, уравнению (двумерной) сферы указывает небольшая величина коэффициента вариативности радиуса — 7,7% (Черноризов, 1999). Результаты анализа реакций волокон оптического нерва глаза моллюска свидетельствуют в пользу интерпретации положительных полуосей x_1 и x_2 модели как отражения активности нейронов BR- и Da-типов.

Объединяя литературные данные с данными анализа ЭРГ и суммарной активности зрительного нерва на смену цветов, можно заключить, что

нейронный анализатор света и цвета глаза улитки включает клеточные элементы как минимум двух типов, передающих информацию о освещении и затемнении зрительного поля соответственно. По аналогии со зрительной системой позвоночных эти элементы могут быть отнесены к элементам BR- и Da-типов соответственно.

Из приведенных выше данных для моллюска следует, что активность темного Da-канала проявляется (формируется) только в условиях предварительного засвета глаза, то есть засвета, по времени предшествующего предъявлению адекватного светового стимула. Это может быть связано с тем, что предваряющий засвет облегчает активацию высокопороговых BR-клеток сетчатки и, как следствие, усиливает оказываемое ими торможение на низкопороговые Da-клетки. Отсюда следует, что чем больше интенсивность светового стимула, тем больше возбуждение BR-клеток и тем меньше активация, в силу усиливающегося торможения со стороны BR-клеток, элементов Da-типа. Такого рода анизотропные тормозные связи между низко- и высокопороговыми светочувствительными клетками описаны в глазу голожаберного моллюска *Hermisenda* и морского моллюска *Aplysia* (Yamashita et al., 1998; Musio, 2001). В соответствии с описанными выше данными работ Черноризова (1999) и Шехтер с соавторами (2010) оптический нерв глаза улитки *Helix* содержит низко- и высокопороговые волокна, генерирующие низко- (A1-типа) и высокоамплитудные (A2-типа) потенциалы действия соответственно.

В итоге двумерная сферическая модель ахроматического перцептивного пространства улитки, построенная по данным ЭРГ (рис. 8, 9), оказалась изоморфной аналогичной модели, построенной по данным регистрации суммарной активности зрительного нерва (рис. 10). Ортогональные оси пространства непротиворечиво интерпретируются как проявления активности яркостных (BR-типа) и темновых (Da-типа) зрительных клеток. Таким образом, нейронная структура ахроматического зрения моллюска хорошо согласуется с основными положениями векторной психофизиологии и разработанной на ее основе сферической модели восприятия цвета (Измайлов, Соколов, 1984; Измайлов и др., 1989).

4.4.3. Яркостный и темновой каналы сетчатки глаза улитки как механизм векторного кодирования яркости света: нейрофизиологическая интерпретация данных моделирования

При анализе модели ахроматического зрения моллюска закономерным образом возникает вопрос о *природе ее двумерности* и возможности интерпретации этой двумерности в терминах нейронных механизмов кодирования яркости. В соответствии с характером распределения точек-стимулов в сферических моделях хроматического и ахроматического зрения улитки (рис. 8–10) в данной работе выдвигается и экспериментально проверяется следующая гипотеза. Одна полуось (x_1 на рис. 8–10) модели соответ-

ствуется системе яркостных нейронов глаза моллюска, активирующихся при увеличении яркости света, а другая полуось (x_2 на рис. 8–10) — системе темновых нейронов, активирующихся при ее уменьшении. По аналогии со зрительной системой позвоночных животных (Jung, 1973; Измайлов и др., 1998; Черноризов, 1999, 2006; Черноризов, Соколов, 2001; Черноризов и др., 2007, 2009; Черноризов, Шехтер, 2011; Соколов, 2003, 2010; Шехтер и др., 2010; Polyanskii et al., 2008; Chernorizov, Sokolov, 2010) эти системы можно обозначить как BR- и Da-нейронные системы, ответственные за кодирование яркости (brightness; Br) и темноты (darkness; Da). Предполагается, что возбуждения оппонентных друг другу клеток BR- и Da-типов образуют *двумерный вектор возбуждения* (Измайлов и др., 1989; Соколов, 2003, 2010; Polaynskii et al., 2008). При изменении интенсивности света меняются значения компонентов вектора возбуждения, образованного реакциями BR- и Da-клеток. При этом модуль (длина) вектора возбуждения остается постоянной, и меняется только его ориентация, определяемая соотношением в активации BR- и Da-нейронов. Такой способ кодирования сенсорной информации в нейронных сетях *направлением вектора возбуждения* очевидным образом следует из сферической модели ахроматического зрения улитки, где все точки-стимулы — это концы двумерных векторов равной длины, ориентация которых зависит от значения соответствующей интенсивности света.

Заключение

Экспериментальные данные суммарной активности зрительного нерва и всего глаза (электроретинограммы), полученные в исследованиях отдельных клеток сетчатки, позволяют утверждать, что в ахроматической зрительной системе виноградной улитки яркостная и темновая подсистемы начинают складываться уже на уровне фоторецепторов. Не исключено, что в окончательном формировании этих двух оппонентных систем кодирования яркости принимают участие и вставочные нейроны в нейропиле у основания оптического нерва, где, кроме того, обнаружены и связи между коллатеральными самими фоторецепторами (Зайцева, 1992).

В зрительных системах животных, многослойная сетчатка которых устроена сложнее, чем сетчатка виноградной улитки, яркостный и темновой каналы формируются не на рецепторном, а на более высоком клеточном уровне. В частности, у рыб проявление активности этих каналов впервые обнаруживается в слое биполярных клеток сетчатки (Черноризов, 1999; Черноризов, Соколов, 2001). С другой стороны, более примитивный, чем виноградная улитка, моллюск *Onchidium* примечателен тем, что его яркостная и темновая системы еще не объединены в сетчатке (как у виноградной улитки), а распределены по двум морфологически разным органам зрения. В данном случае яркостное различение обеспечивают

цефалические глаза, тогда как дорзальные глаза, расположенные на нижней поверхности тела *Onchidium*, вовлечены в реакции на затемнение (Katagiri et al., 1985). Таким образом, зрительные системы человека и разных животных могут использовать морфологически разные тактические приемы для формирования яркостного и темнового модулей: у позвоночных эти модули формируются на уровне нейронов сетчатки (начиная с биполяров), а у беспозвоночных — на уровне фоторецепторов. Однако сам принцип оппонентности в функционировании механизмов зрения, предполагающий взаимодействие в реакциях на свет темнового и яркостного модулей, по видимому, универсален для позвоночных и беспозвоночных животных. Наши собственные и литературные данные свидетельствуют о том, что нейронной основой различения яркости является согласованная (взвешенная) активность ON- и OFF-каналов зрительной системы, формирующих нейронный код яркости света в виде двумерного вектора возбуждения. В итоге результаты комплексных психофизиологических исследований ахроматического зрения животных разного уровня филогенеза, включая человека, свидетельствуют в пользу представления о системе яркостных и темновых клеток как универсальном механизме векторного кодирования интенсивности света у беспозвоночных и позвоночных животных.

Литература

- Батуев А. С., Куликов Г. А.* Введение в физиологию сенсорных систем. М.: Высшая школа, 1983.
- Винников Я. А.* Цитологические и молекулярные основы рецепции. Л.: Наука, 1971.
- Дэйвисон М.* Многомерное шкалирование. Методы наглядного представления данных. М.: Финансы и статистика, 1988.
- Жуков В. В., Грибакин Ф. Г.* Спектральная чувствительность глаза моллюсков в ультрафиолетовой и видимой области спектра // Сенсорные системы. 1990. № 4 (4). С. 341–350.
- Зайцева О. В.* Структурная организация сенсорных систем улитки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1992. Т. 42 (6). С. 1132–1150.
- Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Хроматическая составляющая электроретинограммы лягушки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1986. Т. 36 (6). С. 1100–1107.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н.* Цветовое зрение. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д.* Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1998. № 3. С. 29–40.
- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М., Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Двухканальная модель ахроматического зрения лягушки // Сенсорные системы. 2006. Т. 20 (1). С. 1–11.
- Кейдель В. Д.* Физиология органов чувств. М.: Медицина, 1975.
- Кулаичев А. П.* Компьютерная электрофизиология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2002.
- Латанов А. В., Леонова А. Ю., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н.* Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1997. Т. 47 (2). С. 308–320.

- Николлс Дж. Г., Мартин А. Р., Валлас Б. Дж., Фукс П. А.* От нейрона к мозгу. М.: УРСС, 2003.
- Полянский В. Б., Соколов Е. Н., Евтихин Д. В.* Построение перцептивных пространств яркости и цвета на основе вызванных потенциалов и их сравнение с данными поведенческих опытов // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2000. Т. 50 (5). С. 843–854.
- Смит К.* Биология сенсорных систем. М.: БИНОМ, 2005.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УРСС, 2003.
- Соколов Е. Н.* Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.
- Терехина А. Ю.* Анализ данных методом многомерного шкалирования. М.: Наука, 1986.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
- Черноризов М. М.* Нейронные механизмы цветового зрения. Автореф. дисс. . . . докт. психол. наук. М., 1999.
- Черноризов А. М.* Экспериментальное исследование и моделирование нейронных механизмов ахроматического зрения виноградной улитки *Helix lucorum L.* // Нейрокомпьютеры: Разработка и применение. 2006. № 4–5. С. 78–89.
- Черноризов А. М.* (2008). Глия: морфология, физиология, функции // Нейрон. Обработка сигналов, пластичность, моделирование. Фундаментальное руководство / Под ред. Е. Н. Соколова, В. А. Филиппова, А. М. Черноризова. С. 433–467.
- Черноризов А. М., Соколов Е. Н.* Векторное кодирование цвета в слое биполярных клеток сетчатки карпа // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 1. С. 12–33.
- Черноризов А. М., Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Гарусев А. В.* Механизмы ахроматического зрения виноградной улитки *Helix Lucorum L.*: данные внутриклеточного исследования светочувствительных клеток сетчатки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2007. Т. 57 (1). С. 701–707.
- Черноризов А. М., Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н., Гарусев А. В.* Психофизиология ахроматического зрения: от простых нервных систем к человеку // Психология человека в современном мире. 2009. Т. 4. С. 370–377.
- Черноризов А. М., Шехтер Е. Д.* Векторное кодирование интенсивности света в зрительных системах позвоночных и беспозвоночных животных // Современная экспериментальная психология / Под ред. В. А. Барабанщикова. 2011. Т. 1, глава 29. С. 513–528.
- Шарко Н. В., Осипов Б. С., Ежков А. Р.* Электрические ответы глаза моллюска *Lymnaea stagnalis* // Теоретическая и экспериментальная биофизика. 1973. Вып. 4. С. 141–146.
- Шехтер Е. Д., Зимачев М. М., Аракелов Г. Г.* Зрение виноградной улитки. Морфология и суммарная электрическая активность сетчатки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1992. Т. 42 (5). С. 986–991.
- Шехтер Е. Д., Черноризов А. М., Гадельшина Д. Ф.* Модульная организация механизмов ахроматического зрения: от человека к простым нервным системам // Национальный психологический журнал. 2010. № 2 (4). С. 92–99.
- Aleci C., Belcastro E.* Parallel Convergences: A Glimpse to the Magno- and Parvocellular Pathways in Visual Perception // World Journal of Research and Review (WJRR). 2016. Vol. 3(3). P. 34–42.
- Barlow J. S.* The Electroencephalogram: Its Patterns and Origins. London, The MIT Press, 1993.
- Brown K. T., Flaming D. G.* Intracellular recording in outer segments of red and green rods of the toad // Society for Neuroscience Abstracts. 1977. Vol. 3. P. 554.
- Brown K. T.* The electroretinogram: its components and their origins // Vision Research. 1968. Vol. 8(6). P. 633–677.

- Chernorizov A. M., Shekhter E. D., Arakelov G. G., Zimachev M. M.* The Vision of the Snail: The Spectral Sensitivity of the Dark-Adapted Eye // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 1994. Vol. 24(1). P. 59–62.
- Chernorizov A. M., Sokolov E. N.* Mechanisms of achromatic vision in invertebrates and vertebrates: A comparative study // *The Spanish Journal of Psychology*. 2010. Vol. 13(1). P. 18–29.
- Dartnall H. J. A.* The interpretation of spectral sensitivity curves // *British Medical Bulletin*. 1953. Vol. 9(1). P. 24–30.
- Eakin R. M., Brandenburger J. L.* Differentiation in the eye of a pulmonate snail *Helix aspersa* // *Journal of Ultrastructure Research*. 1967. Vol. 18(4). P. 391–421.
- Gillary H. L.* Electrical responses from the eye of *Helix* to photic stimulation and simultaneous electrical stimulation of the optic nerve // *Vision Research*. 1970. Vol. 10(10). P. 977–991.
- Hartline H. K.* The nerve messages in the fibers of the visual pathway // *Journal of the Optical Society of America*. 1940. Vol. 30. P. 239–247.
- Heggelund P.* Achromatic color vision. I. Perceptive variables of achromatic colors // *Vision Research*. 1974. Vol. 14. P. 1071–1079.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Spherical model of color and brightness discrimination // *Psychological Science*. 1991. Vol. 2(4). P. 249–259.
- Jung R.* Visual perception and neurophysiology // *Handbook of Sensory Physiology. Central processing of visual information. Part A*. 1973. Vol. 7/3/3a. P. 1–152.
- Katagiri Y., Katagiri N., Fujimoto K.* Morphological and electrophysiological studies of a multiple photoreceptive system in a marine gastropod *Onchidium* // *Neuroscience Research*. 1985. Suppl. 2. P. 1–15.
- Polyanskii V. B., Alymkulov D. E., Evtikhin D. V., Sokolov E. N.* Assessment of Brightness and Color Differences by Neurons in the Superior Colliculus of the Rabbit // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2008. Vol. 38(9). P. 971–983.
- Sokolov E. N., Palikhova T. N.* Immediate plasticity of identifiable synapses in the land snails *Helix lucorum* // *Acta Neurobiologiae Experimentalis*. 1999. Vol. 59. P. 161–169.
- Von Berg E., Shneider G.* The spectral sensitivity of the dark-adapted eye of *Helix pomatia* // *Vision Research*. 1972. Vol. 12(12). P. 2151–2152.
- Physiology of Mollusca* / Ed. by K. W. Wilbur, C. M. Yonge. Academic Press: New York and London, 1966. Vol. II.

Глава III-3

Векторный принцип кодирования интенсивности света в зрительной системе беспозвоночных: внутриклеточная регистрация нейронной активности сетчатки интактного глаза улитки *Helix pomatia L.*

Экспериментальное исследование и моделирование

А. М. Черноризов, В. Н. Гудков, Л. К. Хлудова

Ключевые слова: беспозвоночные, легочный моллюск, ахроматическое зрение, нейроны сетчатки, геометрическая (сферическая) модель

Содержание

Раздел 1. Теоретическая часть исследования

- 1.1. Постановка проблемы исследования: от геометрической (сферической) модели ахроматического зрения к нейронным механизмам кодирования интенсивности цвета
- 1.2. Строение и функции зрительной системы улитки
 - 1.2.1. Периферические отделы зрительной системы моллюска: строение глазного бокала и сетчатки, фоторецепторы
 - 1.2.2. Центральные отделы зрительной системы моллюска
- 1.3. Основная гипотеза исследования

Раздел 2. Методическая часть исследования

- 2.1. Подготовка препарата
- 2.2. Экспериментальная установка для внутриклеточной регистрации реакций клеток сетчатки
 - 2.2.1. Фотостимулятор и параметры стимуляции
 - 2.2.2. Регистрирующая аппаратура и микроэлектроды
- 2.3. Идентификация светочувствительных клеток
- 2.4. Обработка и представление данных

Раздел 3. Результаты экспериментальной части исследования

- 3.1. Клетки Д-типа
 - 3.1.1. Мембранный потенциал покоя
 - 3.1.2. Свойства реакций Д-клеток на вспышки белого света
 - 3.1.3. Амплитудные характеристики Д-клеток
 - 3.1.4. Спектральные характеристики Д-клеток

3.2. Клетки Г-типа

3.2.1. Мембранный потенциал покоя клеток Г-типа

3.2.2. Свойства реакций Г-клеток на белый свет

3.2.3. Амплитудные характеристики Г-клеток

3.2.4. Спектральные характеристики Г-клеток

3.3. Светочувствительные клетки сетчатки ON-, OFF- и ON/OFF-типов

3.4. Особенности распределения клеток Д- и Г-типов в сетчатке

Раздел 4. Обсуждение: векторный код интенсивности света в сетчатке улитки

4.1. Сравнение реакций клеток Г- и Д-типов с реакциями на свет энзиматически изолированных клеток сетчатки виноградной улитки

4.2. Источники генерации реакций Г- и Д-типов: гипотеза о двух типах фоторецепторов в сетчатке виноградной улитки

4.3. Клетки Г- и Д-типов сетчатки моллюска как аналоги нейронов Вг- и Да-типов в зрительной системе позвоночных

4.4. Сопоставление данных регистрации Г- и Д-клеток сетчатки с данными регистрации суммарной электрической активности сетчатки (электроретинограммы)

4.5. Двумерность яркостных механизмов как нейронная основа двумерного векторного кода: геометрическая (сферическая) модель ахроматического зрения улитки, построенная по реакциям клеток Г- и Д-типов

Выводы

Литература

Раздел 1. Теоретическая часть исследования

1.1. Постановка проблемы исследования: от геометрической (сферической) модели ахроматического зрения к нейронным механизмам кодирования интенсивности цвета

В опытах с регистрацией электроретинограммы (ЭРГ) на цветовые стимулы разной интенсивности показано, что зрение легочного моллюска *Helix pomatia* L. является *монохроматическим* и определяется активностью светочувствительного пигмента *родопсина* (Von Berg, Shneider, 1972; Шехтер и др., 1992; Черноризов и др., 1992; Черноризов, 1999; Chernorizov, Sokolov, 2010). Данные, полученные в этих исследованиях, показывают, что форма и амплитуда ЭРГ зависят не от длины волны спектрального излучения, а только от его интенсивности. Спектральная чувствительность темноадаптированного глаза улитки ограничивается областью спектра 400–580 нм и имеет максимум в области 465–500 нм. В сетчатке позвоночных животных, включая человека, родопсин содержится в так называемых рецепторах ночного (ахроматического, нецветового) зрения — палочковых фоторецепторах (палочках). В этой связи монохроматическое зрение улитки может рассматриваться как своеобразный аналог в системе беспозвоночных такой формы полного выпадения цветового (колбочкового) зрения у позвоночных, как палочковая монохромазия. Таким образом, на фоторецепторном уровне монохроматическое (ахроматическое) зрение моллюска *одномерно*, то есть контролируется активностью только одного пигмента — родопсина.

С другой стороны, показано, что геометрические модели различения цветов и ахроматических стимулов глазом улитки, построенные методом многомерного шкалирования по данным ЭРГ, и модель различения ахроматических стимулов, сконструированная по реакциям оптического нерва, изоморфны и имеют вид *двумерной сферы* (окружности) (Измайлов и др., 1998; Черноризов, 1999, 2006; Черноризов и др., 2007, 2009; Черноризов, Шехтер, 2011; рис. 8–10 к главе III-2 монографии). Цветовые и ахроматические стимулы представлены в такой модели точками, расположенными вдоль линии окружности. При этом все точки-стимулы — это концы двумерных векторов примерно равной длины, ориентация которых зависит от значения соответствующей интенсивности света. Распределение точек-стимулов в модели относительно друг друга нелинейно зависит от комбинации двух факторов — спектральной чувствительности сетчатки, определяемой родопсином, и фотометрической яркости стимула. С учетом этого двумерная модель различения световых (и хроматических, и ахроматических) стимулов глазом моллюска рассматривается как модель ахроматического зрения. Ортогональные оси интерпретируются как отражения вкладов в дифференциацию световых стимулов гипотетических яркостных (ON-типа) и темновых (OFF-типа) нейронов сетчатки (см. главу III-2 монографии).

Предполагается, что эти нейроны являются аналогами Вг- и Да-нейронов, которые обнаружены в зрительных системах позвоночных животных (Jung, 1973; Polayanskii et al., 2008) и возбуждения которых образуют двумерный векторный код интенсивности света (цвета). Таким образом, на основе экспериментальных данных и данных моделирования формулируется *гипотеза*, согласно которой система оппонентных друг другу яркостных и темновых нейронов является универсальным механизмом векторного кодирования интенсивности света у беспозвоночных и позвоночных животных.

С учетом всего вышеизложенного была сформулирована *основная задача* данного исследования: поиск в сетчатке глаза улитки *Helix pomatia L.* нейронов Вг- и Да-типов (или их аналогов) и внутриклеточное изучение свойств их реакций с целью проверки гипотезы о том, что эти реакции образуют двумерный векторный код интенсивности света.

1.2. Строение и функции зрительной системы улитки

Известно, что улитки имеют рецепторы всех основных видов модальностей — механической, химической, температурной и световой (Зайцева, 1992). Особый интерес представляют головные щупальца, которые рассматриваются как специализированные полимодальные сенсорные органы, обеспечивающие ориентацию улиток в пространстве по разнообразным химическим градиентам и потокам воздуха. Основная роль в пространственной ориентации улитки принадлежит крупным головным щупальцам — *омматофорам*, названным так в связи с наличием на их вершинах глаз. На омматофорах расположены также рецепторы органа обоняния — ведущего у наземных моллюсков органа дистантной рецепции. Зрительная система моллюсков используется при ориентации в пространстве и регуляции циркадианных ритмов (Charles, 1966; Musio, 2001; Зайцева, 1992). Можно выделить периферическую (глаза, оптический нерв) и центральную (зрительные области в церебральных ганглиях) отделы зрительной системы улитки.

1.2.1. Периферические отделы зрительной системы моллюска: строение глазного бокала и сетчатки, фоторецепторы

Глаза виноградной улитки имеют типичное камерное строение (Зайцева, 1992). Они располагаются в вершинах задних головных щупалец и иннервируются оптическим нервом. Каждый глаз имеет роговицу, хрусталик, стекловидное тело и однослойную сетчатку. Внутренняя роговица соприкасается с внешней, представляя собой стенку собственно глаза. Боковая и задняя стенка роговицы представляют собой сетчатку. Сетчатка образована несколькими типами клеток: опорными, содержащими пигментные гранулы, двумя типами фоторецепторов (различающихся морфологически) и отдельными нервными элементами.

Фоторецепторы глаза улитки являются «первичночувствующими», то есть генерирующими потенциалы действия. На обращенной к свету их апикальной части имеются структуры, сходные с микровиллами. Большая часть клеток имеет длинные (9–11 мкм) микровиллы, изредка встречаются рецепторные клетки с короткими (4–6 мкм) микровиллами (Charles, 1966; Зайцева, 1992). От базальной части каждого фоторецептора отходит аксон, который, пройдя базальную мембрану, уходит в сторону центральных ганглиев (ЦГ). Предположительно, основная функция фоторецепторов улитки состоит в локализации источника освещения при осуществлении фототропических реакций (Yamoah et al., 1998). Так, удаление глаз у *Helix aspersa* (садовые улитки) и у *Otala lactea* приводило к утрате животным характерного для них отрицательного фототропизма.

В основании сетчатки, а также в расширенной части оптического нерва обнаружено небольшое количество униполярных нейронов. Основной отросток направляется через оптический нерв в область ЦГ, а мелкие дендритоподобные отростки ветвятся в дистальной части оптического нерва и по периферии сетчатки среди аксонов рецепторных клеток. Существует мнение, что эти клетки являются интернейронами.

Оптический нерв (*N. opticus*) состоит из двух ветвей, одна из которых иннервирует глаз (омматофор) и другая — ретрактор омматофора. В оптическом нерве обнаружены «гладкие» нервные волокна, приходящие из ЦГ и образующие, по-видимому, эфферентную систему.

1.2.2. Центральные отделы зрительной системы моллюска

Основная часть аксонов фоторецепторов сетчатки направляется в ЦГ — в метацеребрумы церебральных ганглиев, где локализованы центральные отделы всех основных сенсорных систем моллюска. Эфферентные нейроны, посылающие отростки в нервы глаз, локализованы в центральной части метацеребрумов, в мезоцеребрумах и области, прилегающей к церебральной комиссуре (Зайцева, 1992).

Существуют данные о том, что часть афферентных волокон из глаз, стагоцистов и тентакулярных органов проходит в педальные и плевральные ганглии. Это свидетельствует об интегративном характере процесса переработки сенсорной информации в нервной системе улиток, реализуемого с участием сразу нескольких ганглиев.

1.3. Основная гипотеза исследования

Данные по сравнению ахроматических пространств человека, лягушки и виноградной улитки (Измайлов и др., 1998; Черноризов, 1999) свидетельствуют о принципиальном сходстве (изоморфизме) этих пространств: 1) они двумерны; 2) точки, представляющие в моделях стимулы разной яркости, распределены по сходным траекториям на поверхности двумерной сферы. Две оси пространства могут интерпретироваться как

отражение активности двух нейронных механизмов кодирования интенсивности.

По данным из разных литературных источников (для обзора см. Jung, 1973), механизмом кодирования света в зрительной системе позвоночных является система Вг- и Да-нейронов, берущая начало на уровне нейронов сетчатки и заканчивающаяся на уровне детекторов коры. Можно ожидать, что и в зрительной системе беспозвоночных (в частности, у *Helix pomatia* L.), также должны существовать аналоги этих двух типов ярких нейронов. Как указано выше, зрительная система виноградной улитки состоит из однослойной сетчатки с «первичночувствующими» рецепторами и отделов ЦГ. По аналогии со зрительной системой позвоночных можно выдвинуть гипотезу о том, что двумерная нейронная система кодирования яркости представлена уже в сетчатке. О правомерности такой гипотезы косвенно свидетельствуют данные, полученные на других видах моллюсков (Musio, 2001), в частности на изолированных нейронах сетчатки *Lima scabra* и *Pecten irradians*. Эти моллюски имеют не однослойную, а двухслойную сетчатку. В ней были найдены проксимальные фоторецепторы рабдомерного (микровиллярного) типа и дистальные — цилиарного типа. Эти клетки отличаются не только по морфологии, но и по электрофизиологическим показателям. При воздействии световыми вспышками фоторецепторы рабдомерного типа отвечали деполяризацией и увеличением входного тока в ответ на увеличение интенсивности светового стимула, а цилиарные фоторецепторы отвечали на ту же стимуляцию гиперполяризацией и увеличением выходного тока при увеличении интенсивности стимула (Gomesh, Nasi, 1998; Nasi, 1991 a, b, c). У цилиарных клеток светочувствительная проводимость возрастает вместе с увеличением деполяризации мембраны и имеет постоянную величину, тогда как у фоторецепторов рабдомерного типа этот показатель может варьировать. По своим свойствам фоторецепторы цилиарного типа имеют сходство с фоторецепторами позвоночных (Gomez, Nasi, 2000; Musio, 2001).

Исходя из вышесказанного, можно *предположить*, что и в сетчатке виноградной улитки есть похожие типы клеток, которые, возможно, и представляют собой систему Вг- и Да-нейронов кодирования яркости — систему, лежащую в основе двумерного ахроматического пространства моллюска.

Раздел 2. Методическая часть исследования

2.1. Подготовка препарата

Опыты проводили на предварительно темноадаптированном (в течение 1–2 ч) полуинтактном препарате «глазной бокал — оптический нерв — церебральный ганглий» при комнатной температуре 18–20°C. Доступ к сетчатке глаза достигался вскрытием передней (роговичной) оболочки глазного бокала и удалением хрусталика. Препарат размещался внутри экранированной

светоизолированной камеры в специальной ванночке с периодически обновляемым физиологическим раствором для холоднокровных следующего состава: 80 мМ NaCl, 4 мМ KCl, 7 мМ CaCl₂, 4 мМ MgCl₂, 10 мМ Трис-буфер; рН = 7,3 . . . 7,5 (доведение HCl) (Шехтер, 1980).

2.2. Экспериментальная установка для внутриклеточной регистрации реакций клеток сетчатки

2.2.1. Фотостимулятор и параметры стимуляции

Одноканальный фотостимулятор включал источник света (лампа с вольфрамовой нитью накаливания, 300 Вт) с блоком питания по постоянному току Б2-2, набор из 13 интерференционных (табл. 1) и 8 нейтральных светофильтров (табл. 2), систему собирающих и фокусирующих линз.

Таблица 1

Значения длин волн (нм) равноквантовых монохроматических излучений, использовавшихся в опытах для изучения спектральных свойств клеток глаза моллюска

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Длина волны, нм	404	420	442	466	488	512	537	565	582	606	622	641	658

Таблица 2

Относительные (лог. ед) значения интенсивностей света, использовавшихся в опытах для варьирования монохроматических и ахроматических стимулов по яркости (0,00 лог. ед. — максимальная яркость)

№	1	2	3	4	5	6	7	8
Интенсивность, лог. ед.	-1,92	-1,81	-1,45	-1,20	-0,75	-0,55	-0,29	0,00

Интерференционные светофильтры позволяли изменять длину волны монохроматических излучений в диапазоне 400–800 нм с шагом 10–25 нм (ширина полупропускания фильтров 7–15 нм). Нейтральные светофильтры (отверстия концентрической формы разных диаметров) позволяли варьировать интенсивность света в пределах 0,0–1,5 лог. ед. с шагом 0,1–0,2 лог. ед. Максимальная интенсивность белого света (0,0 лог. ед.), измеренная на уровне препарата, составляла $5,0 \cdot 10^5$ эрг · см⁻² · с⁻¹. В качестве основных стимулов использовались диффузные вспышки белого света разной интенсивности и длительностью 1000 мс. Межстимульный интервал варьировал в пределах 1–5 мин.

Все калибровки оптических элементов фотостимулятора и выравнивание монохроматических излучений по квантовому потоку выполнялись с использованием компьютеризованного спектрофотометра S-2000 (WPI, Sarasota, USA).

2.2.2. Регистрирующая аппаратура и микроэлектроды

Внутриклеточная регистрация клеток сетчатки осуществлялась с использованием стеклянных микроэлектродов с пучками микрокапилляров внутри. Сопротивление электродов, заполненных раствором цитрата калия (3М), составляло 20–40 МОм. Хлорсеребряный индифферентный электрод контактировал с препаратом через погруженный в физраствор фитилек из ваты. Введение микроэлектрода в сетчатку производилось под углом $\sim 45^\circ$ с использованием специализированного блока шаговой подачи MS-314 (WPI, Sarasota, USA). Величина шага импульсной подачи варьировалась в пределах 1–3 мкм.

Активный электрод через хлорсеребряный переходник подсоединялся к входу катодного повторителя микроэлектродного усилителя MEZ-8201 (Nihon Kohden) с высокоомным входным сопротивлением 10 ГОм и линейной амплитудно-частотной характеристикой в диапазоне 0–20 кГц. Усиленный сигнал поступал на двухлучевой осциллограф VC-10 (Nihon Kohden) (полоса частот 0–1000 Гц) и оттуда — на 16-канальный АЦП (частота опроса — 400 Гц) персональной ЭВМ IBM Pentium-I, где осуществлялась запись биопотенциалов в память ЭВМ с помощью специализированной программы регистрации и анализа данных Conan (Кулаичев, 2002).

2.3. Идентификация светочувствительных клеток

Для идентификации клеток сетчатки использовались электрофизиологические критерии и свойства реакций на свет. Момент вхождения электрода в клетку сопровождался характерным скачком мембранного потенциала, значения которого контролировались непрерывно в режиме онлайн с помощью микроэлектродного усилителя. Окончательная идентификация (классификация) клеток осуществлялась по результатам анализа их реакций на световые стимулы.

2.4. Обработка и представление данных

Обработка первичных данных производилась с помощью специализированной компьютерной программы «Conan» (Кулаичев, 2002), статистический анализ и построение графиков — в программе Statistica 5.0.

Раздел 3. Результаты экспериментальной части исследования

В опытах на 85 животных внутриклеточно, квазивнутриклеточно и экстраклеточно зарегистрированы реакции 53 клеток на вспышки белого света и равноквантовые монохроматические излучения разной интенсивности. В соответствии со знаком световых реакций (тоническая деполяризация/гиперполяризация) большая часть зарегистрированных нами клеток были поделены на две группы: клетки, деполяризующиеся светом (*клетки D-типа*), и клетки, реагирующие на свет гиперполяризацией (*клетки Г-типа*). Ниже приводится описание свойств клеток D- и Г-типов, а также

других обнаруженных нами клеток сетчатки, не подпадающих под данную классификацию.

3.1. Клетки Д-типа (16 клеток)

3.1.1. Мембранный потенциал покоя (темновой потенциал)

У клеток этого типа (рис. 1–2) варьировал в пределах 40 . . . – 70 мВ. У некоторых клеток в фоне (до и после предъявления засвета) наблюдалась спайкподобная активность, прерываемая деполяризационной реакцией на свет (рис. 2).

3.1.2. Свойства реакций Д-клеток на вспышки белого света

Типичные деполяризационные тонические реакции на свет Д-клеток представлены на рис. 1–2. При наиболее часто использованных нами интенсивностях белого света (–0,4 . . . 0,7 лог. ед) максимальная амплитуда реакций Д-клеток варьировала в пределах 4–16 мВ, а значения латентного периода и пиковой латентности — в пределах 200–400 мс и 1200–1800 мс соответственно. Значения всех перечисленных параметров зависели от интенсивности света: при ее увеличении амплитуда ответа возрастала, а латентный период и пиковая латентность уменьшались. При этом заметно возрастала крутизна переднего фронта реакции, и лишь незначительно увеличивалась длительность заднего фронта реакции, характеризовавшая скорость возвращения мембранного потенциала к темновому уровню. Длительность всего ответа Д-клетки, рассчитываемая от момента подачи стимула и до возвращения к потенциалу покоя, могла достигать 3–4 с.

3.1.3. Амплитудные характеристики Д-клеток

На рис. 3 приведен пример функции зависимости пиковой амплитуды реакций клетки Д-типа от логарифма интенсивности белого света. Эта зависимость хорошо аппроксимируется линейной функцией.

3.1.4. Спектральные характеристики Д-клеток

По имеющимся у нас данным, пик спектральных ответов Д-клеток приходится на сине-зеленую область спектра (470–520 нм). Для иллюстрации на рис. 4 приведена функция спектральных реакций клетки Д-типа с пиком реакций в области 500 нм. Функция получена при стимуляции равноквантовыми монохроматическими излучениями максимальной интенсивности (0,0 лог. ед.), вызывающими у клетки реакции, близкие к уровню насыщения. Этим, видимо, объясняется большой размах кривой по спектру и размытость ее максимума.

3.2. Клетки Г-типа (19 клеток)

3.2.1. Мембранный потенциал покоя

клеток Г-типа несколько отличался от потенциала покоя у Д-клеток и варьировал в пределах –5 . . . – 35 мВ.

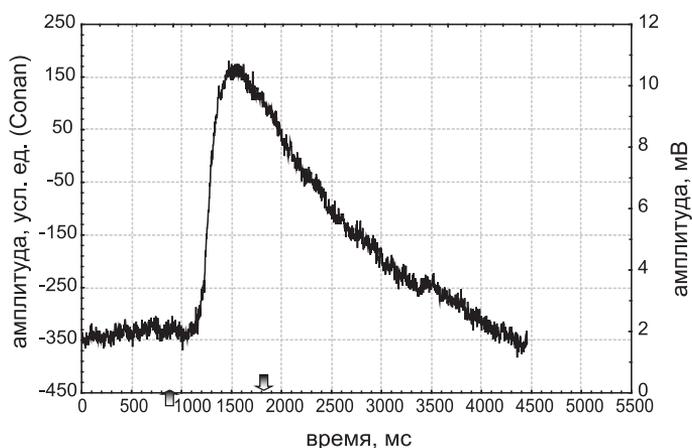


Рис. 1. Пример реакции типичной клетки Д-типа на вспышку белого света

Длительность вспышки — 1000 мс. Стрелками обозначены моменты включения (стрелка вверх) и выключения (стрелка вниз) световой вспышки. Подробнее см. в тексте

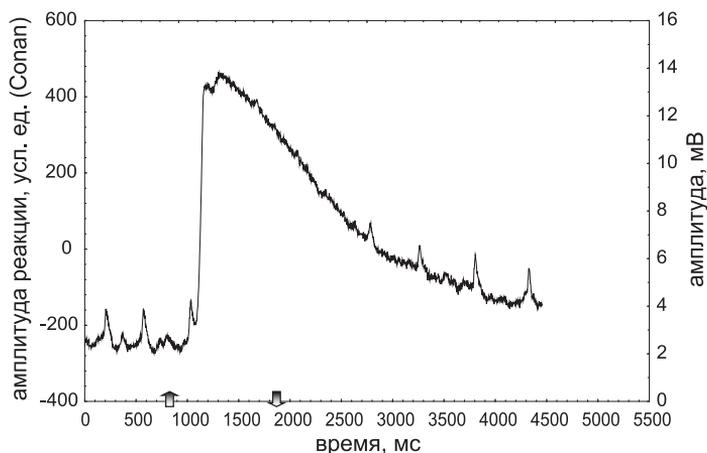


Рис. 2. Пример реакции клетки Д-типа, в фоновой активности которой наблюдаются спайкподобные колебания

Обозначения те же, что и к рис. 1. Подробнее см. в тексте

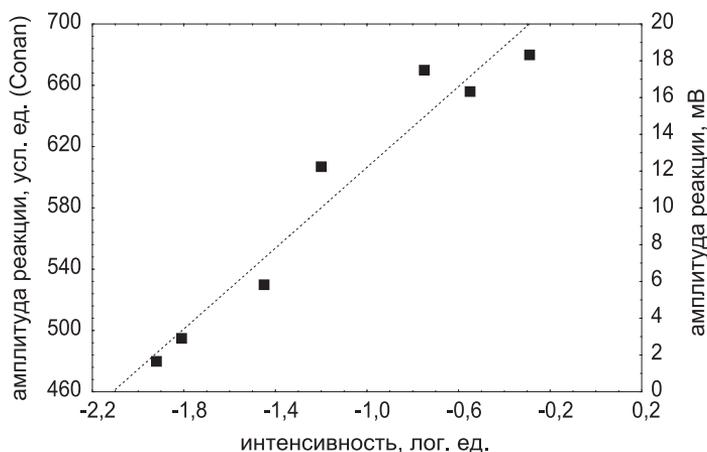


Рис. 3. Пример функции зависимости максимальных значений амплитуд реакций Д-клетки от интенсивности света

Параметры стимуляции: диффузный засвет глаза вспышкой белого света длительностью 1000 мс. Значения интенсивностей приведены в табл. 2. *Обозначения:* ось абсцисс — значения интенсивности света, лог. ед.; ось ординат слева — абсолютные величины пиковых амплитуд реакций клетки в условных единицах программы Cogan; ось ординат справа — абсолютные величины пиковых амплитуд деполяризационных реакций клетки, мВ. Темновой уровень мембранного потенциала клетки составлял 18 мВ. Штриховая линия — результат аппроксимации эмпирической зависимости линейной функцией в программе Statistica 5.0. Описание см. в тексте

3.2.2. Свойства реакций Г-клеток на белый свет

Типичный гиперполяризационный тонический ответ на свет клетки Г-типа представлен на рис. 5.

При одних и тех же параметрах световой стимуляции свойства реакций клеток Г-типа в целом совпадали с описанными выше свойствами реакций клеток Д-типа, включая характер зависимости от интенсивности вспышек белого света (рис. 6, 7).

Однако у ряда Г-клеток (примерно у 30 % от их общего числа) наблюдались характерные особенности в «строении» переднего фронта реакции — своеобразные «изломы» (перегибы) фронта нарастания ответа (рис. 8).

В еще более редких случаях началу развития тонического гиперполяризационного ответа предшествовала фаза кратковременной деполяризации (рис. 9).

В этих случаях (и, видимо, как следствие таких особенностей формы ответа) значение пиковой латентности было на 50–70 мс больше, чем аналогичное значение у других клеток Г-типа. Указанные особенности реакций могут указывать на сложный (каскадный) характер срабатывания соответствующих ионных механизмов. Можно предположить, что сложный ответ

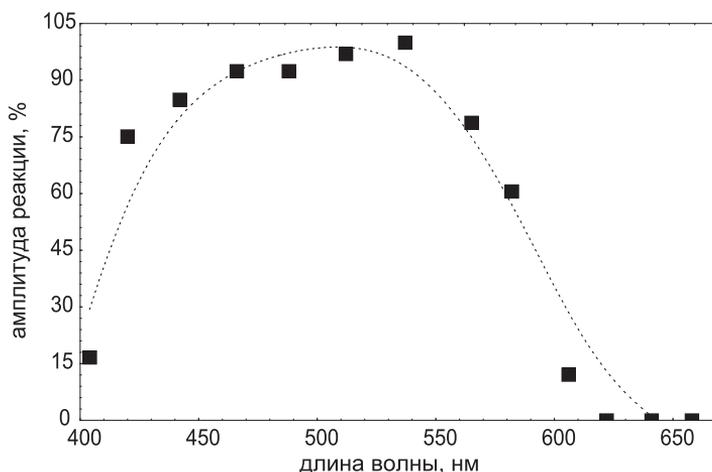


Рис. 4. Функция спектральных реакций клетки Д-типа

Параметры стимуляции: диффузный засвет глаза вспышками монохроматических излучений видимого спектра разной длины волны (табл. 4); длительность отдельной вспышки — 1000 мс. *Обозначения:* ось абсцисс — длина волны монохроматического излучения, нм; ось ординат — значения пиковых амплитуд спектральных реакций клетки, %. Темновой уровень мембранного потенциала клетки составлял 18 мВ. Амплитудная функция («рабочая характеристика») клетки представлена на рис. 3. Штриховая линия — результат аппроксимации (сглаживания) эмпирических данных функцией, построенной методом наименьших квадратов в программе Statistica 5.0. Описание см. в тексте

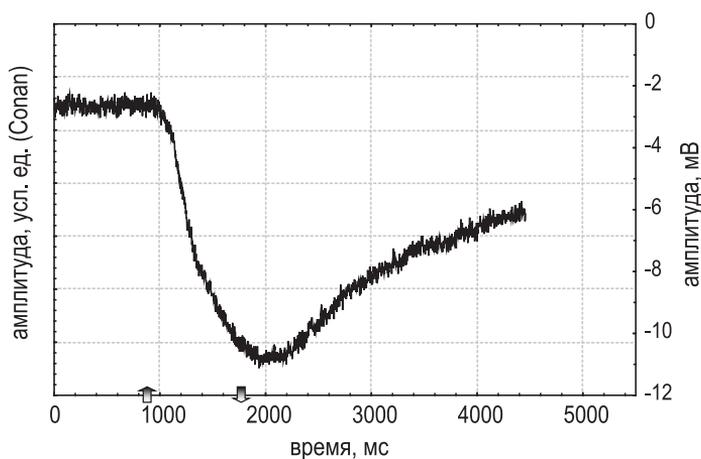


Рис. 5. Пример реакции типичной клетки Г-типа на вспышку белого света

Обозначения те же, что и к рис. 1. Подробнее см. в тексте

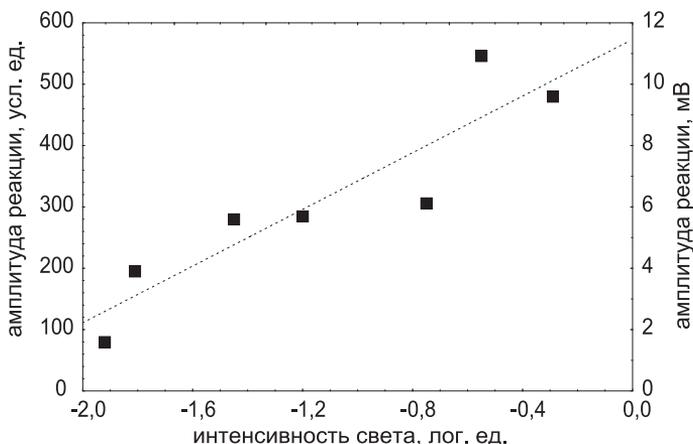


Рис. 6. Пример функции зависимости пиковых значений амплитуд реакций клетки Г-типа (№ 2) от интенсивности света

Параметры стимуляции: диффузный засвет глаза вспышкой белого света длительностью 1000 мс.; значения интенсивностей приведены в табл. 2. *Обозначения:* ось абсцисс — значения интенсивности света, лог. ед.; ось ординат слева — абсолютные величины амплитуд реакций клетки в условных единицах программы регистрации Sona; ось ординат справа — абсолютные величины амплитуд гиперполяризационных реакций клетки, мВ. Темновой уровень мембранного потенциала клетки составлял 6 мВ. Штриховая линия — результат аппроксимации эмпирической зависимости линейной функцией в программе Statistica 5.0. Описание см. в тексте

Г-клетки обусловлен первоначальным входом ионов кальция, который запускает затем открытие кальций-зависимых калиевых каналов.

3.2.3. Амплитудные характеристики Г-клеток

Амплитуда реакций клеток Г-типа, как и клеток Д-типа, прямо пропорциональна логарифму интенсивности света (рис. 6, 7). Однако обращает на себя внимание более крутой, нежели в случае Д-клеток, наклон аппроксимирующих линейных функций.

3.2.4. Спектральные характеристики Г-клеток

Как и в случае с Д-клетками, немногочисленные данные свидетельствуют о наиболее вероятной локализации пика спектральных ответов Г-клеток в сине-зеленой области спектра (460–520 нм) (рис. 10).

3.3. Светочувствительные клетки сетчатки ON-, OFF- и ON/OFF-типов (18 клеток)

В ряде опытов с внутриклеточной регистрацией были обнаружены клетки, которые отвечали на вспышки света не тоническими реакциями типа ВПСР (как клетки Д-типа) или ТПСР (как клетки Г-типа), а спайковыми разрядами. Наиболее часто встречающимися типами реакций этих клеток

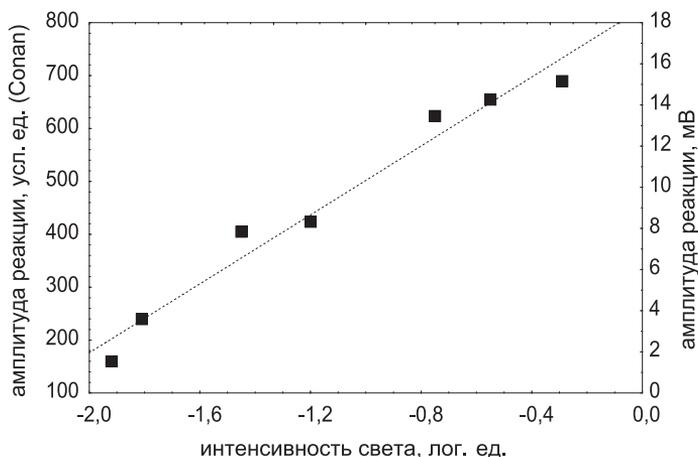


Рис. 7. Пример функции зависимости пиковых значений амплитуд реакций Г-клетки (№ 3) от интенсивности света

Параметры стимуляции и обозначения те же, что к рис. 6. Темновой уровень мембранного потенциала клетки составлял 5 мВ. Штриховая линия — результат аппроксимации эмпирической зависимости линейной функцией в программе Statistica 5.0. Описание см. в тексте

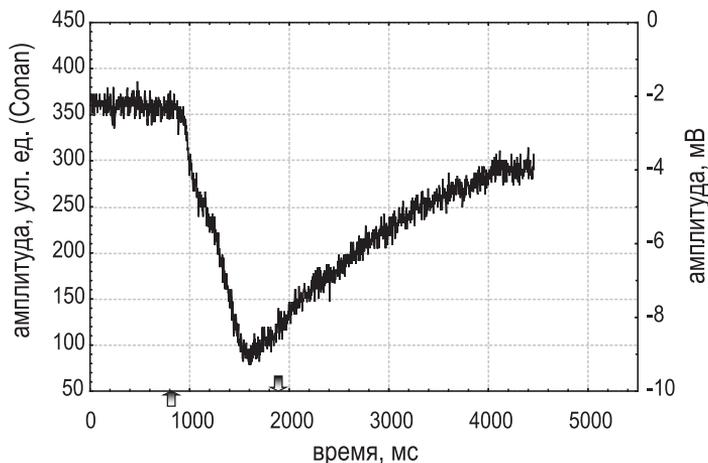


Рис. 8. Иллюстрация «излома» переднего фронта реакции клетки Г-типа на вспышку белого света

Обозначения те же, что и к рис. 1. Подробнее см. в тексте

на вспышки белого света были следующие: (1) слабо выраженный разряд импульсов на включение и мощный разряд на выключение света (OFF-элементы в классификации Hartline, 1940) (рис. 11); (2) клетки с обратным соотношением в выраженности разрядов на включение и выключение света (ON-элементы, Hartline, 1940) (рис. 12); (3) клетки с одинаково хорошо выраженными реакциями как при включении, так и выключении света

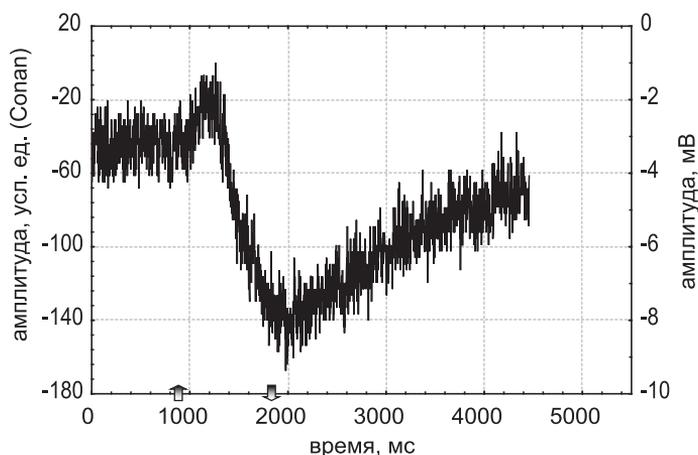


Рис. 9. Пример двухфазной реакции клетки Г-типа на вспышку белого света: фаза кратковременной деполяризации в начале ответа сопровождается затем фазой высокоамплитудной гиперполяризации

Длительность вспышки — 1000 мс. Стрелками отмечены начало и конец стимуляции. Описание см. в тексте

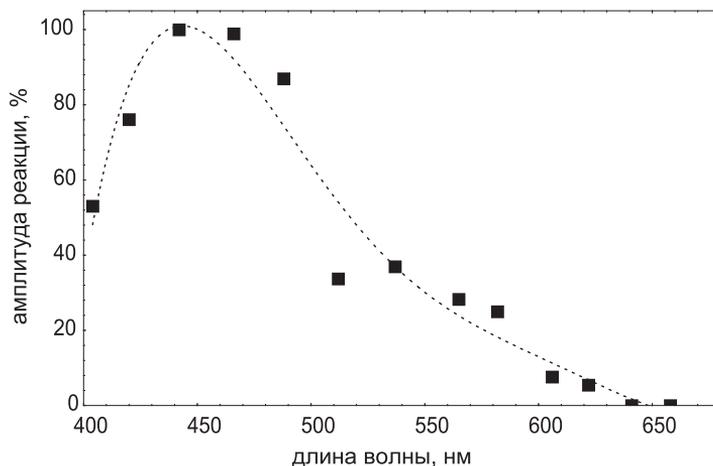


Рис. 10. Функция спектральных реакций клетки Г-типа

Параметры стимуляции: диффузный засвет глаза вспышками монохроматических излучений видимого спектра разной длины волны (табл. 3); длительность отдельной вспышки — 1000 мс. *Обозначения:* ось абсцисс — длина волны монохроматического излучения, нм; ось ординат — значения пиковых амплитуд спектральных реакций клетки, %. Темновой уровень мембранного потенциала клетки составлял 5 мВ. Штриховая линия — результат аппроксимации (сглаживания) эмпирических данных функцией, построенной методом наименьших квадратов в программе Statistica 5.0. Описание см. в тексте

(ON/OFF-элементы, Hartline, 1940) (рис. 13); (4) клетки со спонтанной активностью в темноте, исчезающей на время освещения и возвращающейся к исходному уровню после выключения света (рис. 14).

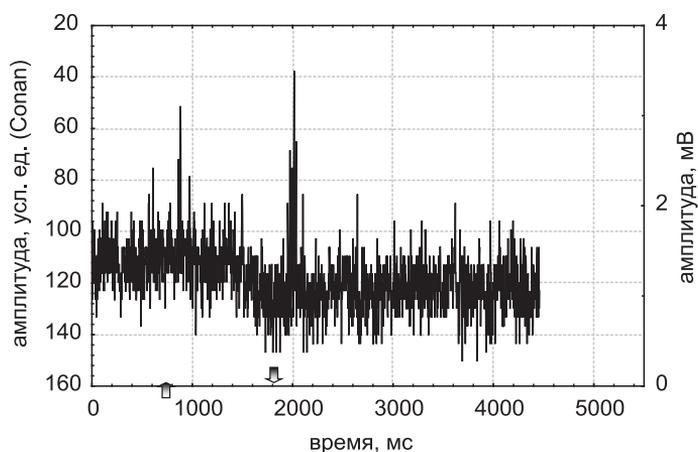


Рис. 11. Реакции клетки с четко выраженным OFF-ответом на вспышку белого света

Длительность вспышки — 1000 мс. Стрелками обозначены моменты включения и выключения стимула. Описание см. в тексте

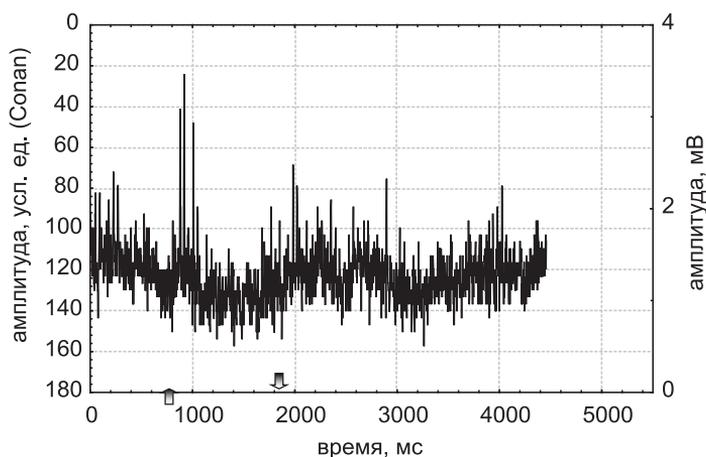


Рис. 12. Реакции клетки с четко выраженным ON-ответом на вспышку белого света

Длительность вспышки — 1000 мс. Стрелками обозначены моменты включения и выключения стимула. Описание см. в тексте

3.4. Особенности распределения клеток Д- и Г-типов в сетчатке

По мере продвижения микроэлектрода от поверхности сетчатки в дистальном направлении (вглубь, в сторону наружной стенки бокала) наи-

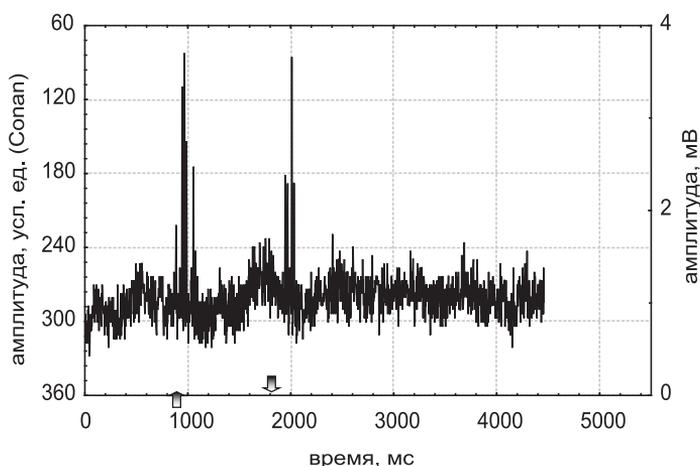


Рис. 13. Реакция клетки ON/OFF-типа на вспышку белого света

Длительность вспышки света — 1000 мс. Стрелками отмечены моменты включения и выключения стимула. Описание см. в тексте

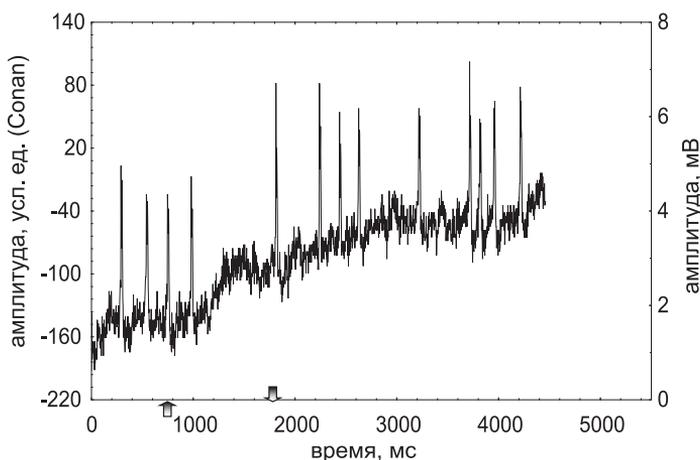


Рис. 14. Внутриклеточная запись спайковой реакции темнового нейрона на вспышку белого света. Клетка активна в темноте и тормозится на свету

Длительность световой вспышки — 1000 мс. Стрелками отмечены начало и конец стимуляции. Описание см. в тексте

более часто встречалась следующая последовательность регистрируемых клеток: клетки Г-типа клетки Д-типа и клетки ON-, OFF- и ON/OFF-типов клетки только ON-, OFF- и ON/OFF-типов.

Пространственное разделение пула тонических и фазических клеток косвенным образом указывает на различия в их функциях. Можно предположить, что фазические клетки в сетчатке улитки являются аналогами фазических нейронов в зрительной системе низших позвоночных

и млекопитающих (Супин, 1982; Черноризов, 1999; Polaynskii et al., 2008; глава III-6 монографии). Согласно одной из гипотез разряды фазических клеток являются результатом вычитания реакций тонических нейронов и служат мерой межстимульного различия (Соколов, 2003).

Раздел 4. Обсуждение: векторный код интенсивности света в сетчатке улитки

4.1. Сравнение реакций клеток Г- и Д-типов с реакциями на свет энзиматически изолированных клеток сетчатки виноградной улитки

Наши данные о реакциях клеток Г- и Д-типов, полученные в опытах на зрительном бокале, хорошо согласуются с результатами внутриклеточной регистрации реакций на свет энзиматически изолированных элементов сетчатки глаза улитки (Шехтер, Греченко, 2009; глава III-4 монографии). В работе Шехтер и Греченко (2009) на темноадаптированных изолированных элементах сетчатки, находящихся в протоке физиологического раствора, обнаружено два типа клеток. У клеток *первого типа* (10 клеток из 14 зарегистрированных) световая вспышка вызывала деполяризацию с начальным пиком и последующим медленным возвращением к фону. Общая длительность ответа варьировала в пределах от 1,2 с до 2,5 с. Клетки *второго типа* (4 клетки из 14 зарегистрированных) на вспышку белого света длительностью 1 с генерировали реакцию, состоящую из двух последовательно сменяющих друг друга фаз — фазы кратковременной низкоамплитудной деполяризации и следующей за ней фазы высокоамплитудной гиперполяризации. Общая длительность ответа у клеток этого типа превышала длительность ответа у клеток первого типа и составляла 6–6,5 с.

Очевидным образом, клетки первого и второго типов, описанные в опытах Шехтер и Греченко (2009), совпадают с клетками соответственно Д- и Г-типов, зарегистрированными в наших опытах (Черноризов, Шехтер, 2011). При этом клетки второго типа (в классификации Шехтер и Греченко) составляют только небольшую часть популяции Г-клеток в наших опытах.

Таким образом, данные внутриклеточных исследований энзиматически изолированных клеток сетчатки и клеток функционально сохранной сетчатки зрительного бокала совпадают и свидетельствуют о существовании в глазу улитки по меньшей мере *двух типов светочувствительных элементов*, реагирующих *оппонентным* (противоположным) образом на освещение сетчатки.

4.2. Источники генерации реакций Г- и Д-типов: гипотеза о двух типах фоторецепторов в сетчатке виноградной улитки

Возникает вопрос об анатомической природе описанных в данной работе и работе Шехтер и Греченко (2009) яркостных клеток сетчатки улитки: являются ли они фоторецепторами, интернейронами, пигментными или же глиальными клетками?

Учитывая всю совокупность имеющихся в настоящее время данных об особенностях фоторецепции беспозвоночных (для обзора см.: Musio, 2001), мы высказываем гипотезу о наличии в сетчатке глаза улитки двух типов фоторецепторов — деполаризующихся на свет (рабдомерного типа) и гиперполяризующихся при освещении (цилиарного типа).

Такое сочетание двух морфологически и функционально различных типов фоторецепторов, по отдельности доминирующих в сетчатке большинства беспозвоночных (рабдомерного типа, деполаризующихся на свет) и сетчатке позвоночных (цилиарного типа, гиперполяризующихся на свет), уникально и обнаружено в сетчатках еще двух моллюсков — *Lima Scarba* и *Pecten irradians* (Nasi, 1991 a, b, c; Gomez, Nasi, 1998; Musio, 2001).

4.3. Клетки Г- и Д-типов сетчатки моллюска как аналоги нейронов Вг- и Да-типов в зрительной системе позвоночных

Описанные нами клетки Г-типа гиперполяризуются на свету и деполаризуются в темноте. Обратный тип ответов обнаруживают клетки Д-типа. Это позволяет рассматривать Г- и Д-типы клеток в качестве аналогов темновых (Да-типа) и яркостных (Вг-типа) нейронов зрительной системы позвоночных (Jung, 1973; Polaynskii et al., 2008).

Такая аналогия подчеркивает возможную принципиальную общность механизмов кодирования интенсивности света в зрительных системах беспозвоночных и позвоночных животных (Измайлов, 1981; Латанов и др., 1997; Измайлов и др., 1998; Черноризов и др., 2007, 2009, 2011; Шехтер и др., 2010; Polaynskii et al., 2008). Эта «общность» базируется на использовании в механизмах кодирования яркости света системы оппонентных клеток (*моллюск*: Г- и Д-клетки — фоторецепторы?; *позвоночные*: Вг- и Да-нейроны), порождающих на уровне сетчатки двумерный вектор возбуждения (Jung, 1973; Черноризов, Соколов, 2001; Chernorizov, 2006).

4.4. Сопоставление данных регистрации Г- и Д-клеток сетчатки с данными регистрации суммарной электрической активности сетчатки (электроретинограммы)

Унифицированные в отношении зрительного пигмента фоторецепторы виноградной улитки, однако, неоднородны как морфологически, так и функционально. Морфологически, по размерам микровиллярного аппарата, фоторецепторы сетчатки улитки делят на два типа. Первый тип, характеризующийся большим размером микровиллярного аппарата, доминирует в сетчатке (до 3800 клеток). Фоторецепторы второго типа, несущие короткие и нерегулярные микровиллы, немногочисленны (75–200 единиц) (Eakin, Brandenburger, 1967). Функционально фоторецепторы виноградной улитки также неоднородны, поскольку одна их часть реагирует на освещение деполаризационным, а другая — гиперполяризационным смещением фонового (темнового) уровня мембранного потенциала. Поскольку этот

результат получен не только на интактной сетчатке (Черноризов и др., 2007; Chernorizov, Sokolov, 2010), но и при исследовании полностью изолированных клеток, лишенных синаптических контактов (Шехтер, Греченко, 2009; глава III-4 монографии), то можно утверждать, что разнонаправленность фоторецепторных ответов (как де-, так и гиперполяризация) у виноградной улитки обусловлена эндогенно, то есть свойствами самих фоторецепторов (Шехтер, Греченко, 2009).

Несмотря на то, что потенциалы отдельных фоторецепторов виноградной улитки имеют противоположную полярность (де- или гиперполяризация), суммарный электрический ответ сетчатки «монополярен» и состоит только из одного роговично-позитивного колебания (см. главу III-2). Это может быть объяснено следующим образом. Латентный период световых реакций у обоих типов фоторецепторов одинаков, но реакции гиперполяризационного типа характерны для относительно небольшой части фоторецепторов: по нашим данным, этот тип ответов демонстрируют только около 28 % клеток от общего числа обследованных элементов (Шехтер, Греченко, 2009). Как следствие, в интегральной форме (ЭРГ) активность этого типа клеток может маскироваться активностью доминирующих в сетчатке фоторецепторов, гиперполяризующихся светом. Можно предположить, что фоторецепторы этих двух типов представляют собой яркостные (возбуждаемые светом, деполяризующиеся) и темновые (тормозимые светом, гиперполяризующиеся) элементы сетчатки. А тогда отсутствие проявлений *off*-эффекта (эффекта выключения света) в ЭРГ виноградной улитки объясняется не отсутствием темновой системы в сетчатке улитки, а ее маскировкой активностью яркостной системы.

4.5. Двумерность яркостных механизмов как нейронная основа двумерного векторного кода: геометрическая (сферическая) модель ахроматического зрения улитки, построенная по реакциям клеток Г- и Д-типов

На рис. 15 приведено двумерное пространство ахроматических стимулов моллюска, построенное по использованным прямо в качестве значений евклидовых координат амплитудам реакций двух клеток Д- и Г-типов, (табл. 3).

Обозначения к таблице. Для клетки Д-типа. *Столбец А.* — пиковые значения амплитуд деполяризационных реакций клетки на вспышки белого цвета разной яркости (лог. ед.) в усл. ед. программы регистрации и анализа данных *Conan*. *Столбец Б.* — значения столбца А., пронормированные по максимуму (197,65).

Для клетки Г-типа. *Столбец А.* — пиковые значения амплитуд гиперполяризационных реакций клетки на вспышки белого цвета разной яркости (лог. ед.) в усл. ед. программы регистрации и анализа данных *Conan*. *Столбец Б.* — значения столбца А., преобразованные пу-

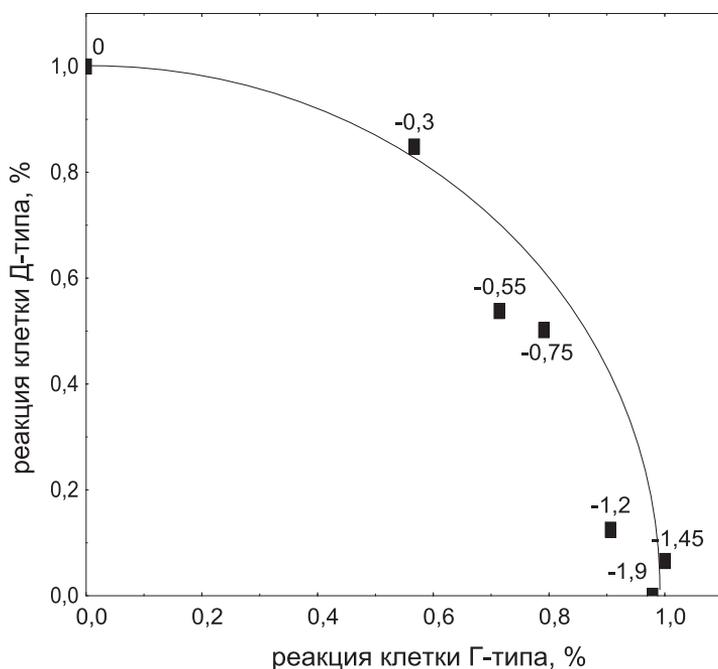


Рис. 15. Двумерное ахроматическое пространство, построенное по реакциям клеток яркостной (Д-типа) и темновой (Г-типа) систем глаза моллюска на стимулы белого цвета разной яркости

Интенсивности вспышек белого цвета указаны рядом с соответствующими точками (лог. ед). Нормированные значения реакций клеток Д- и Г-типов, образующие координаты пространства, приведены в табл. 3 и 4. Видно, что точки-стимулы разной яркости расположены вдоль окружности, то есть на поверхности двумерной сферы. Описание в см. тексте

тем добавления к каждому из них числа $+198,72$ в предположении, что максимум гиперполяризации данной клетки ($-198,72$ в столбце А.) является одновременно минимумом (пусть это будет $0,00$) ее деполяризации ($-198,72 + 198,72 = 0,00$ в столбце Б.), достигаемом на ярком свете ($-0,29$ лог. ед). Это означает, что клетка является темновым элементом, текущий уровень деполяризации которого в диапазоне $198,72-0,00$ пропорционален степени затемнения. *Столбец В.* — значения столбца Б., пронормированные по максимуму ($152,71$).

Для построения ахроматического пространства моллюска на рис. 15 в качестве координат использовались значения столбца Б. для клетки Д-типа и столбца В. для клетки Г-типа.

Пространство на рис. 15 имеет вид *двумерной сферы*, в которой точки, представляющие стимулы, расположены вдоль окружности соответственно значениям интенсивности (табл. 4).

Таблица 3

Значения реакций клеток Г- и Д-типов на вспышки белого света разной яркости, использовавшиеся в качестве координат при построении двумерного ахроматического пространства моллюска (рис. 15)

№	Яркость белого света, лог. ед.	Клетка Д-типа		Клетка Г-типа		
		А.	Б.	А.	Б.	В.
1	-1,92	0,00	0,00	-46,01	152,71	1,00
2	-1,81	112,10	0,57	-69,12	129,60	0,85
3	-1,45	141,10	0,71	-116,64	82,08	0,54
4	-1,20	156,56	0,79	-122,11	76,62	0,50
5	-0,75	179,06	0,91	-179,71	19,01	0,13
6	-0,55	197,65	1,00	-188,64	10,08	0,07
7	-0,29	193,52	0,98	-198,72	0,00	0,00

Таблица 4

Значения реакций клеток Д-типа (Д) и Г-типа (Г) как декартовы координаты ахроматического пространства, имеющего вид двумерной сферы

Пиковые значения амплитуд клетки Д-типа (столбец Д) и клетки Г-типа (столбец Г) удовлетворяют уравнению двумерной сферы $\Gamma^2 + Д^2 = P^2 = \text{const}$ с небольшим коэффициентом вариативности (S_P) разброса радиусов (P), равном $S_P = 5,2\%$ (среднее значение $P = 0,96$, $\sigma_P = 0,05$, $S_P = \frac{0,05}{0,96} = 5,2\%$)

№	Интенсивность белого цвета, лог. ед.	Д-клетка (Д)	Г-клетка (Г)	$\Gamma^2 + Д^2 = P^2$	P
1	-1,92	0,00	1,00	1,00	1,00
2	-1,81	0,57	0,85	1,05	1,02
3	-1,45	0,71	0,54	0,80	0,89
4	-1,20	0,79	0,50	0,88	0,94
5	-0,75	0,91	0,13	0,84	0,92
6	-0,55	1,00	0,07	1,00	1,00
7	-0,29	0,98	0,00	0,96	0,98

Таким образом, хроматическое и ахроматическое сферические пространства моллюска, построенные по данным ЭРГ (рис. 8–10 к главе III-2), изоморфны, с одной стороны, сферическому пространству, восстанавливаемому по реакциям яркостных (Д) и темновых (Г) элементов сетчатки (рис. 15), а с другой — двумерным сферическим ахроматическим пространствам, реконструированным по данным психофизиологических экспериментов с человеком, а также поведенческих и нейрофизиологических

опытов на животных (Измайлов и др., 1989; Латанов и др., 1997; Черноризов, 1999; Полянский и др., 2000; Polyanskii et al., 2008; Соколов, 2003, 2010; главы II и III монографии).

Выводы

1. Методом внутриклеточной регистрации в сетчатке зрительного бокала улитки выявлено наличие светочувствительных клеток Д- и Г-типов, реагирующих оппонентным образом (деполяризация/гиперполяризация) на освещение сетчатки.

2. Пик спектральной чувствительности как Г-, так и Д-клеток приходится на область 470–500 нм и совпадает с областью максимальной чувствительности фотопигмента родопсина.

3. Зависимость амплитуды реакций Г- и Д-клеток от логарифма интенсивности света хорошо аппроксимируется линейной функцией и, таким образом, подчиняется закону Фехнера.

4. Пространство ахроматических стимулов, построенное по реакциям Г- и Д-клеток на вспышки белого цвета разной яркости, имеет вид двумерной сферы и изоморфно аналогичным пространствам улитки, полученным ранее по данным электроретинограммы.

5. Полученные в работе данные свидетельствуют в пользу гипотезы о системе ярких и темных клеток как универсальном механизме векторного кодирования интенсивности света у беспозвоночных и позвоночных животных.

Литература

- Зайцева О. В.* Структурная организация сенсорных систем улитки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1992. Т. 42 (6). С. 1132–1150.
- Измайлов Ч. А.* Многомерное шкалирование ахроматической составляющей цвета // Нормативные и дескриптивные модели принятия решений // Материалы советско-американского симпозиума. М.: Наука, 1981. С. 98–110.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д.* Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1998. № 3. С. 29–40.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Кулаичев А. П.* Компьютерная электрофизиология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2002.
- Латанов А. В., Леонова А. Ю., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н.* Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1997. Т. 47 (2). С. 308–320.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УРСС, 2003.
- Соколов Е. Н.* Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.
- Сутин А. Я.* Зрительная система млекопитающих. М.: Наука, 1982.
- Черноризов А. М., Шехтер Е. Д., Аракелов Г. Г., Зимачев М. М.* Зрение виноградной улитки: спектральная чувствительность темноадаптированного глаза // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1992. Т. 42 (6): 1150–1156.

- Черноризов А.М.* Нейронные механизмы цветового зрения. Автореф. дисс. . . . докт. психол. наук. М., 1999.
- Черноризов А. М., Соколов Е. Н.* Векторное кодирование цвета в слое биполярных клеток сетчатки карпа // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 1. С. 12–33.
- Черноризов А. М.* Экспериментальное исследование и моделирование нейронных механизмов ахроматического зрения виноградной улитки *Helix lucorum L.* // Нейрокомпьютеры: Разработка и применение. 2006. № 4–5. С. 78–89.
- Черноризов А. М., Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Гарусев А. В.* Механизмы ахроматического зрения виноградной улитки *Helix Lucorum L.*: данные внутриклеточного исследования светочувствительных клеток сетчатки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2007. Т. 57 (1). С. 701–707.
- Черноризов А. М., Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н., Гарусев А. В.* Психофизиология ахроматического зрения: от простых нервных систем к человеку // Психология человека в современном мире. 2009. Т. 4. С. 370–377.
- Черноризов А. М., Шехтер Е. Д.* Векторное кодирование интенсивности света в зрительных системах позвоночных и беспозвоночных животных // Современная экспериментальная психология / Под ред. В. А. Барабанщикова. 2011. Т. 1. С. 513–528.
- Шехтер Е. Д.* Механочувствительное рецептивное поле идентифицированного нейрона моллюска // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1980. Т. 30 (5). С. 1079–1082.
- Шехтер Е. Д., Зимачев М. М., Араkelов Г. Г.* Зрение виноградной улитки. Морфология и суммарная электрическая активность сетчатки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1992. Т. 42 (5). С. 986–991.
- Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н.* Два типа фоторецепторов в ахроматической зрительной системе виноградной улитки // Экспериментальная психология. 2009. Т. 2 (2). С. 5–15.
- Шехтер Е. Д., Черноризов А. М., Гадельшина Д. Ф.* Модульная организация механизмов ахроматического зрения: от человека к простым нервным системам // Национальный психологический журнал. 2010. № 2 (4). С. 92–99.
- Charles G. H.* Sense Organs (less Cephalopods) // *Physiology of Mollusca* / Ed. by K. M. Wilbur, C. M. Yonge. 1966. Vol. II. P. 455–545.
- Chernorizov A. M.* Vector encoding of light intensity in neuronal nets of snail eye // *International Journal of Psychophysiology*. 2006. Vol. 61(3). P. 307–308.
- Chernorizov A. M., Sokolov E. N.* Mechanisms of achromatic vision in invertebrates and vertebrates: A comparative study // *The Spanish journal of psychology*. 2010. Vol. 13(1). P. 18–29.
- Gomez M. del P., Nasi E.* Membrane Current Induced by Protein Kinase C Activators in Rhabdomeric Photoreceptors: Implications for Visual Excitation // *Journal of Neuroscience*. 1998. Vol. 18(14). P. 5253–5263.
- Gomez M. del P., Nasi E.* Light Transduction in Invertebrate Hyperpolarizing Photoreceptors: Possible Involvement of a G_o -Regulated Guanylate Cyclase // *Journal of Neuroscience*. 2000. Vol. 20(14). P. 5254–5263.
- Hartline H. K.* The nerve messages in the fibers of the visual pathway // *Journal of the Optical Society of America*. 1940. Vol. 30. P. 239–247.
- Jung R.* Visual perception and neurophysiology // *Handbook of Sensory Physiology*. Central processing of visual information. Part A. 1973. Vol. 7/3/3a. P. 1–152.
- Musio C.* Patch-clamping solitary visual cells to understand the cellular mechanisms of invertebrate phototransduction // *Vision: The approach of biophysics and neurosciences* / Ed. by C. Musio. 2001. P. 145–164.
- Nasi E.* (1991 a). Electrophysiological properties of isolated photoreceptors from the eye of *Lima scabra* // *The Journal of general physiology*. 1991. Vol. 97(1). P. 17–34.

- Nasi E.* (1991 b). Whole-cell clamp of dissociated photoreceptors from the eye of *Lima scabra* // The Journal of general physiology. 1991. Vol. 97(1). P. 35–54.
- Nasi E.* (1991 c). Two light-dependent conductances in *Lima* rhabdomeric photoreceptors // The Journal of general physiology. 1991. Vol. 97(1). P. 55–72.
- Polyanskii V.B., Alymkulov D.E., Evtikhin D.V., Sokolov E.N.* Assessment of Brightness and Color Differences by Neurons in the Superior Colliculus of the Rabbit // Neuroscience and Behavioral Physiology. 2008. Vol. 38(9). P. 971–983.
- Sokolov E.N.* Perception and the conditioning reflex: vector encoding // International Journal of Psychophysiology. 2000. Vol. 35. P. 197–217.
- Tauc L.* Physiology of the Nervous System // Physiology of Mollusca / Ed. by K.M. Wilbur, C.M. Yonge. 1966. Vol. II. P. 387–453.
- Von Berg E., Shneider G.* The spectral sensitivity of the dark-adapted eye of *Helix pomatia* // Vision research. 1972. Vol. 12(12). P. 2151–2152.
- Yamoah E.N., Matzel L., Crow T.* Expression of Different Types of Inward Rectifier Currents Confers Specificity of Light and Dark Responses in Type A and B Photoreceptors of *Hermisenda* // Journal of Neuroscience. 1998. Vol. 18(16). P. 6501–6511.

Глава III-4

Два типа фоторецепторов в ахроматической системе виноградной улитки *Helix Pomatia L.*: внутриклеточное исследование энзиматически изолированных светочувствительных клеток сетчатки

Экспериментальное исследование

Е. Д. Шехтер, Т. Н. Греченко, Л. К. Хлудова, А. И. Ковалев

Ключевые слова: ахроматическое зрение, изолированные клетки сетчатки, световые реакции гиперполяризационного типа, световые реакции деполяризационного типа, ионные механизмы световых реакций, векторная модель кодирования яркости

Содержание

Введение в проблему

Раздел 1. Методика исследования

Раздел 2. Результаты исследования

Раздел 3. Обсуждение

Выводы

Литература

Введение в проблему

Ахроматическое зрение по определению не чувствительно к цветовой составляющей сигнала, а выделяет только его яркость, физическим коррелятом которой является интенсивность светового излучения. Вопрос о нейронных механизмах восприятия интенсивности света остается дискуссионным. Традиционно нервный код интенсивности света рассматривается как соответствие между величиной яркости стимула и такими характеристиками работы нейронов, как частота импульсной активности, величина межимпульсных интервалов или распределение (паттерн) потенциалов действия во времени (Батуев, Куликов, 1983). Существенным в данном случае является не вид кода, а то, что для его реализации достаточно участия клеток одного типа — яркостных нейронов, параметр ответов которых (код яркости) характерным образом меняется при увеличении и уменьшении интенсивности света. Принципиально другой подход связывает восприятие интенсивности света с активностью не одной, а двух независимых нейронных систем — яркостной и темновой, отвечающих на изменение освещенности одновременно, но противоположным образом (Heggelund, 1974; Фомин и др., 1979; Izmailov, Sokolov, 1991). Так, увеличение интенсивности света приводит к возбуждению яркостного и торможению темнового каналов, а уменьшение интенсивности вызывает обратный эффект. При подобном способе реагирования параметры ответов каждой отдельной системы утрачивают свое значение, и интенсивность света однозначно связывается только с *соотношением* одновременной активности яркостных и темновых базисных элементов. Если описать характер работы этих элементов на языке линейной алгебры, то получим следующее. Сенсорный образ интенсивности света S_i будет представлен вектором $x_{1i}x_{2i}$ в двумерной ортогональной системе координат, где x_1 — числовая ось активности яркостной системы, а x_2 — числовая ось активности темновой системы. Воспринимаемое изменение интенсивности излучения с S_i на S_j ведет к изменению координат и формированию нового вектора возбуждения $x_{1j}x_{2j}$. В соответствии с этим математическим представлением нервное преобразование, при котором определенному значению интенсивности излучения соответствует определенное соотношение активности яркостной и темновой нейронных систем, получило название векторного кодирования интенсивности света (Измайлов и др., 1989; Соколов, 2003, 2010).

Принцип векторного кодирования интенсивности света подтвержден экспериментально при изучении ахроматического зрения человека, рыбы, лягушки и виноградной улитки (Измайлов, Соколов, 1984; Зимачев и др., 1986; Измайлов и др., 1989, 1998; Латанов и др., 1997; Черноризов, 1999; Полянский и др., 2000; главы II и III монографии). Как психофизические, так и нейрофизиологические результаты этих исследований, обработанные едиными

для всех использованных объектов методами, отражены в наборе апостериорных математических моделей. Эти модели, описывающие в геометрической форме базовые механизмы восприятия интенсивности света различными животными и человеком, во всех случаях представляют собой кривую, которая с высокой степенью точности описывается уравнением окружности, то есть двумерной сферы. Таким образом, и у виноградной улитки, и у лягушки, и у рыбы, и у человека модели, отражающие нейрофизиологический базис восприятия интенсивности света, неизменно двумерны.

Обнаруживаемая в этих моделях принципиальная идентичность базовых механизмов восприятия интенсивности света у человека и животных во многом определяет значимость исследований клеточных механизмов ахроматического зрения на упрощенных объектах. Особенно привлекательна в этом отношении виноградная улитка, выигрышные качества которой состоят в следующем. Зрительная система данного моллюска естественным образом упрощает световой сигнал, поскольку, в силу неспособности к цветоразличению, воспринимает только яркостную составляющую излучения. Причиной цветовой слепоты виноградной улитки является то, что все ее фоторецепторы содержат одинаковый фотопигмент. Об этом свидетельствует кривая спектральной чувствительности глаза виноградной улитки, имеющая единственный пик в области 475 нм (Von Berg, Shneider, 1972; Черноризов и др., 1992) и близкая к кривой спектральной чувствительности родопсина, восстановленной по номограммам Дартналла (Dartnall, 1953). Таким образом, являясь ахроматом по своей природе, виноградная улитка представляет собой идеальную биологическую модель для изучения механизмов кодирования интенсивности света.

Редукции зрительной функции соответствует упрощенная морфология сетчатки виноградной улитки. Тщательное исследование ультраструктуры глаза *Helix pomatia* (виноградной улитки) (Зайцева, 1992) и *Helix asperca* (ближайшего родственника *Helix pomatia*) (Eakin, Brandenburger, 1967) обнаружало три типа элементов: фоторецепторы, опорные и нервные клетки. Поскольку опорные клетки являются вспомогательными, а нейроны немногочисленны (по данным Eakin, Brandenburger, 12 штук в основании ретины), основную информационную функцию выполняют фоторецепторы. Эти фоторецепторы типично рабдомерные и несут микровиллы, в которых содержатся светочувствительные гранулы. Помимо клеточного тела, фоторецепторы имеют длинные аксоны, обладающие спайк-генерирующим механизмом. Эти аксоны образуют оптический нерв и в его составе уходят в ЦНС. Таким образом, фоторецепторы виноградной улитки являются элементами, совмещающими собственно рецепторную функцию и функцию первичного сенсорного нейрона.

Электрофизиологическое исследование суммарной активности сетчатки виноградной улитки показало, что ее электроретинограмма состоит из на-

чального быстрого и последующего медленного деполаризационных компонентов. Медленная составляющая ЭРГ пассивно угасает с окончанием действия стимула без заметного OFF-эффекта (Gillary, 1970; Шехтер и др., 1992; глава III-2). Однако, несмотря на то, что темновая OFF-система в суммарной активности сетчатки виноградной улитки в явном виде не проявляется, двумерность геометрической модели восприятия интенсивности света у этого моллюска показана при использовании в качестве меры яркостного различия именно амплитуды ЭРГ (Измайлов др., 1998). На этом основании можно предположить, что, несмотря на видимое отсутствие OFF-компонента в ЭРГ, у виноградной улитки темновой и световой каналы восприятия интенсивности света начинают оформляться уже на уровне однослойной фоторецепторной сетчатки. Необходимая для этого специализация фоторецепторов по знаку реагирования на свет может быть обусловлена как их эндогенными свойствами, так и сетевыми взаимодействиями. О возможности таких взаимодействий говорит наличие аксональных терминалей фоторецепторов, которые подходят к мелким дендроподобным отросткам нейронов, ветвящимся по периферии сетчатки среди аксонов рецепторных клеток (Зайцева, 1992). Эндогенная и сетевая гипотезы не противоречивы и могут дополнять друг друга.

Допущение о существовании в однослойной сетчатке виноградной улитки фоторецепторов, характеризующихся эндогенными противоположно направленными ответами на освещение, требует электрофизиологического обследования этих фоторецепторов в условиях полной их изоляции от синаптических влияний. Результаты такой проверки представлены в данной работе.

Раздел 1. Методика исследования

Глаза виноградной улитки расположены на вершинах задних головных щупалец. При типичном камерном строении они имеют роговицу, хрусталик, стекловидное тело и однослойную сетчатку. При подготовке препарата сначала выделялся глазной бокал, затем через круговой надрез по его краям удалялся хрусталик и, наконец, ретина полностью освобождалась, отсекаясь от основания оптического нерва (Шехтер, Греченко, 2009). В таком виде она инкубировалась в трипсине при температуре $37,5^{\circ}$ в течение 17–20 мин. Процедура энзиматической обработки сетчатки виноградной улитки позволяла получить большое количество полностью изолированных фоторецепторов, часть которых переносилась в экспериментальную камеру, содержащуюся при комнатной температуре и наполненную проточным физиологическим раствором для беспозвоночных (Sokolov, Palikova, 1999). Пассивное пребывание фоторецепторов в протоке в течение 15 мин обеспечивало их промывку. После этого на фоне темновой адаптации внутриклеточно регистрировались электрические реакции отдельных

фоторецепторов, возникающие на освещение. Для стимуляции использовались вспышки белого цвета стандартной яркости — 25 кД/м^2 . Время действия светового сигнала варьировало от 10 мс до 10 с в разных экспериментах.

Ионная избирательность светозависимых каналов изолированных фоторецепторов виноградной улитки контролировалась с помощью поочередной замены через проток физиологических растворов, омывающих препарат. В этой процедуре, наряду с нормальным физиологическим раствором, использовались растворы, лишенные либо ионов натрия, либо кальция, либо обоих этих ионов и сбалансированные трис-ионами (Шехтер, Греченко, 2009).

Раздел 2. Результаты исследования

При обследовании полностью изолированных фоторецепторов виноградной улитки было обнаружено, что по знаку электрофизиологического ответа на освещение они могут быть разделены на два типа: реакция одних состояла в деполяризации, а других — в гиперполяризации мембранного потенциала. Примеры реакций на свет фоторецепторов этих двух типов представлены на рис. 1.

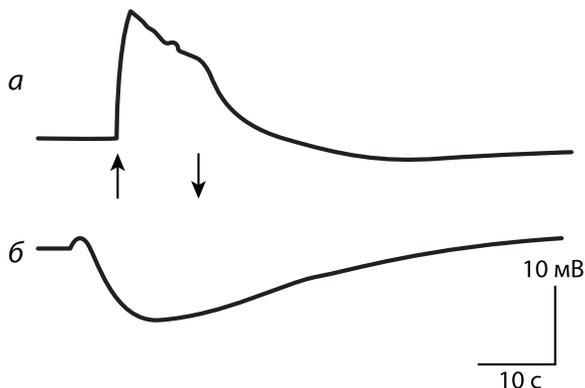


Рис. 1. Два типа реакций изолированных фоторецепторов виноградной улитки на диффузное освещение белым светом

a — ответ клетки, деполяризующейся при освещении;
б — ответ клетки, гиперполяризующейся при освещении. Стрелками обозначены моменты включения и выключения освещения. Калибровка: 10 мВ, 10 с

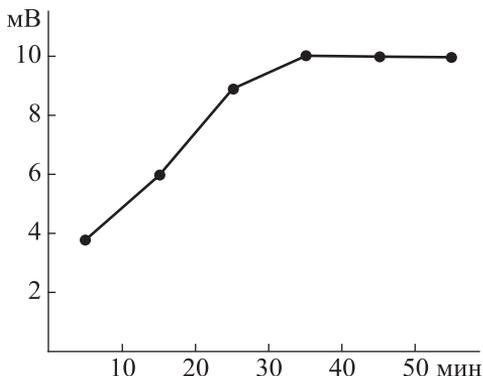
Фоторецепторы, деполяризующиеся при освещении, характеризуются следующим. На фоне темновой адаптации их потенциал покоя колеблется в пределах от 27 мВ до 40 мВ в разных фоторецепторах. Световая вспышка вызывает рецепторный ответ в виде деполяризационного смещения мембранного потенциала (МП) с начальным пиком и последующим

замедленным спадом. Фоторецепторы, отнесенные ко второму типу, в отличие от клеток, деполяризующихся при освещении, отвечают на световой стимул продолжительной гиперполяризационной волной, которой предшествует кратковременное и низкоамплитудное отклонение МП в сторону деполяризации. Потенциал покоя фоторецепторов, гиперполяризующихся при освещении, на фоне темновой адаптации составляет от 45 мВ до 56 мВ в разных фоторецепторах. Подобную реакцию продемонстрировали только 24 клетки из 84 обследованных элементов (28,6%).

Световой фон или предшествующее действию тестового стимула освещение уменьшают, вплоть до полного подавления, ответы фоторецепторов обоих типов. Так, предварительное десятиминутное непрерывное освещение приводит к полному исчезновению фоторецепторного ответа как деполяризационного, так и гиперполяризационного типа. Восстановление световой чувствительности фоторецепторов обоих типов достигается в ходе темновой адаптации. Динамика этого процесса контролировалась при использовании тестовой вспышки, подаваемой в ходе темновой адаптации с 5-минутным интервалом. Интенсивность ответной реакции фоторецептора определялась по величине амплитуды начального пика деполяризации (для деполяризующихся рецепторов) или амплитуды волны гиперполяризации (для гиперполяризующихся рецепторов). Во время темновой адаптации чувствительность как деполяризующихся, так и гиперполяризующихся фоторецепторов постепенно возрастала, о чём свидетельствует увеличение амплитуды их реакции на стационарную тестовую вспышку (рис. 2). Полное восстановление активности фоторецепторов достигалось после их 18–25-минутного пребывания в темноте.

Рис. 2. Динамика процесса темновой адаптации в изолированных фоторецепторах виноградной улитки (на примере деполяризующихся фоторецепторов)

График зависимости амплитуды светового ответа фоторецептора от длительности нахождения в условиях темновой адаптации. По оси абсцисс: длительность темновой адаптации (мин), по оси ординат — амплитуда реакции клетки на вспышку белого света (мВ)



Следующая серия экспериментов была посвящена определению ионной избирательности светозависимых каналов изолированных фоторецепторов виноградной улитки. Известно, что основными участниками светууправляемой проводимости фоторецепторов как позвоночных, так и беспозвоночных животных являются, как правило, ионы Na^+ и Ca^{2+}

(Бызов, 1971). Поэтому в механизмах генерации как деполяризационного, так и гиперполяризационного фоторецепторных потенциалов виноградной улитки выявлялась роль именно этих ионов. Для этого производилась регистрация электрической активности фоторецепторов обоих типов при поочередном удалении из инкубационной среды Na^+ или Ca^{2+} (с заменой на трис-ион), а также контролировалось последующее восстановление ответов в нормальном физиологическом растворе после каждой процедуры. Концентрация Na^+ и Ca^{2+} быстро менялась путем замены физиологических растворов через проток.

На рис. 3 демонстрируется влияние ионов Na^+ и Ca^{2+} на ответы фоторецепторов, деполяризующихся при освещении.

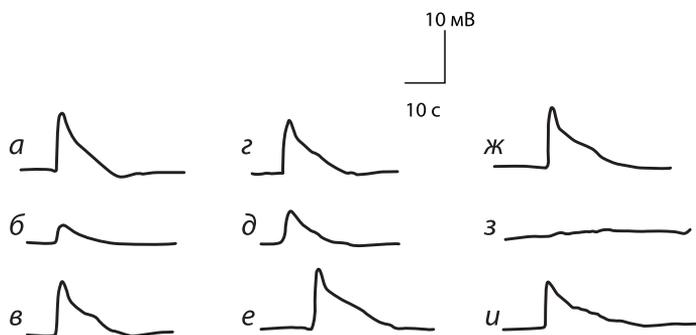


Рис. 3. Влияние удаления внеклеточного натрия и кальция на ответ фоторецептора виноградной улитки, деполяризующегося при освещении

Влияние концентрации внеклеточного Na^+ : а — фоновый ответ фоторецептора на освещение в нормальном растворе; *б* — ответ на тот же стимул после 12 мин содержания фоторецептора в безнатриевой среде; *в* — восстановление световой чувствительности фоторецептора после замены безнатриевого раствора на нормальный; *Влияние концентрации внеклеточного Ca^{2+} : г* — фоновый ответ на освещение того же фоторецептора в нормальном физиологическом растворе; *д* — ответ на освещение после 6-минутной инкубации клетки в безкальциевом растворе; *е* — восстановление исходного ответа после замены безкальциевого раствора на нормальный; *Влияние одновременного удаления внеклеточного Na^+ и Ca^{2+} : ж* — фоновый ответ на освещение; *з* — ответ на освещение в среде, не содержащей ионов натрия и кальция через 5 мин после замены раствора; *и* — восстановление утраченного ответа в нормальном физиологическом растворе. Калибровка: 10 мВ, 10 с

В данных клетках отсутствие Na^+ во внеклеточной среде приводит к значительной редукции ответа, не вызывая, однако, его полного исчезновения. Пример этого эффекта представлен на рис. 3 (*а, б, в*), из которого видно, что амплитуда рецепторного потенциала при исходном значении около 14 мВ сократилась до 3,5 мВ, когда препарат содержался

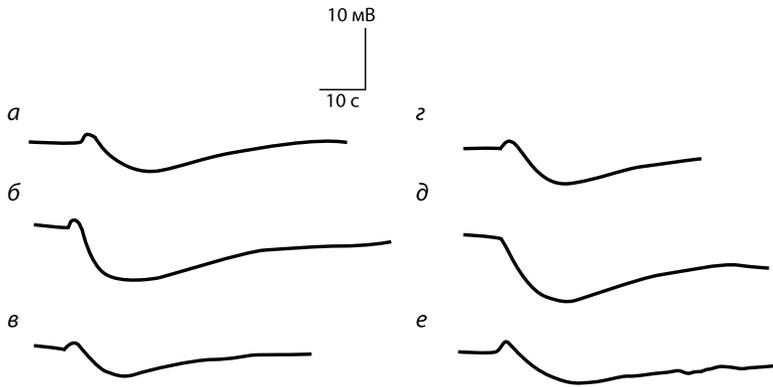


Рис. 4. Влияние удаления внеклеточного натрия и кальция на ответ фоторецептора виноградной улитки, гиперполяризующегося при освещении

Влияние концентрации внеклеточного Na^+ : *a* — фоновый ответ фоторецептора на освещение в нормальном растворе; *б* — ответ на тот же стимул после 3 мин содержания фоторецептора в безнатриевой среде; *в* — восстановление световой чувствительности фоторецептора после замены безнатриевого раствора на нормальный. *Влияние концентрации внеклеточного Ca^{2+}* : *г* — ответ на освещение того же фоторецептора в нормальном физиологическом растворе; *д* — ответ на освещение после 4-минутной инкубации клетки в безкальциевом растворе; *е* — восстановление исходного ответа после замены безкальциевого раствора на нормальный. Калибровка: 10 мВ, 10 с

в безнатриевой среде. Дальнейшего падения ответа не зафиксировано, поскольку в таком усеченном виде реакция оставалась и через 12 мин после выведения Na^+ из экзогенного раствора. Восстановление полноценного рецепторного потенциала клетки, деполяризующейся при освещении, достигалось «отмыванием» препарата при замене безнатриевого раствора на нормальный. Поскольку отсутствие натрия в инкубационной среде подавило рецепторный ответ не полностью, проверялось действие еще одного, наиболее вероятного участника генерации рецепторного потенциала — ионов Ca^{2+} . Эффект удаления внеклеточного Ca^{2+} , демонстрирующийся на рис. 3, *г*, *д*, *е*, также состоял в том, что амплитуда деполяризационного ответа уменьшилась, но полностью не исчезла. Изолированный фоторецептор, деполяризующийся при освещении, полностью терял эту способность только тогда, когда раствор вокруг него заменялся на среду, не содержащую одновременно ни ионов Na^+ , ни ионов Ca^{2+} (рис. 3, *ж*, *з*, *и*).

По аналогичной схеме проводились эксперименты, касающиеся ионной избирательности светозависимых каналов фоторецепторов другого типа — гиперполяризующихся при освещении. В этих опытах, как и в первом случае, контролировалось влияние ионов Na^+ и Ca^{2+} на состояние фоторецепторного ответа, включающего слабую кратковременную начальную

деполяризацию и следующую затем более продолжительную и глубокую гиперполяризацию. Влияние на исследуемый ответ содержания экзогенного Na^+ проиллюстрировано на рис. 4 *a, б, в*.

Из приведенных записей видно, что выведение Na^+ из омывающего клетку раствора, не влияя на начальную деполяризацию рецепторного ответа, увеличивает амплитуду последующей гиперполяризации, которая после замены безнатриевой среды на нормальную возвращается к исходному значению. Воздействие ионов Ca^{2+} на генерацию того же фоторецепторного ответа показано на рис. 4 (*г, д, е*). Отсутствие этих ионов в омывающем препарат растворе приводило к исчезновению начальной деполяризации и к значительному возрастанию гиперполяризационной фазы реакции. Восстановление исходной реакции достигалось заменой безкальциевого раствора на нормальный.

Раздел 3. Обсуждение

Одним из свойств, отличающих фоторецепторы позвоночных от фоторецепторов беспозвоночных животных, является полярность их ответа на освещение. Если палочки и колбочки позвоночных животных реагируют на свет гиперполяризаций (Tomita et al., 1967; Toyoda et al., 1970), то у большинства беспозвоночных освещение вызывает не гиперполяризацию, а деполяризацию фоторецепторов. Последнее хорошо изучено на примере *Limulus* (Fuortes, 1959; Benolken, 1961).

Однако некоторые беспозвоночные демонстрируют исключительные случаи двойной сетчатки, когда разные электрофизиологические эталоны, характерные для фоторецепторов беспозвоночных и позвоночных животных, совмещены в одной рецепторной системе. Такой феномен впервые был обнаружен у морского гребешка (*Pecten*), одна часть фоторецепторов которого реагирует на освещение гиперполяризационным, а другая — деполяризационным смещением фонового уровня мембранного потенциала. Это было выявлено сначала на интактной ретине исследуемого моллюска (McReynolds, Gorman, 1970), а в дальнейшем подтверждено и на его изолированных фоторецепторах (Nasi, Gomez, 1992). Противоположным типам электрофизиологических реакций разных фоторецепторов *Pecten* соответствует разновидность их морфологии. Гиперполяризационный рецепторный ответ обнаруживают фоторецепторы цилиарного типа (характерного для позвоночных), а деполяризационный — классические у беспозвоночных рабдомерные светочувствительные клетки (Musio, 2001).

Сетчатка виноградной улитки (объекта настоящего исследования) включает лишь типично рабдомерные фоторецепторы. Их морфологическое разнообразие сводится к размеру микровилл, одни из которых достигают 100 мкм, а другие несут короткие (до 12 мкм) и нерегулярные микровиллы (Eakin, Brandenburger, 1967). Прямые данные об электрофизиологической

неоднородности сетчатки виноградной улитки нами не обнаружены, хотя косвенно об этом свидетельствуют эксперименты Г. Гиллэри (Gillary, 1970). Не вскрывая глазной бокал, Гиллэри впервые зарегистрировал суммарную электрическую активность сетчатки (электроретинограмму) этого моллюска, которая меняла свою полярность при перемещении накладного регистрирующего электрода по поверхности глаза. Поскольку сетчатка виноградной улитки однослойная фоторецепторная, данные Гиллэри находят объяснение при допущении, что электрофизиологически неоднородны именно фоторецепторы.

Основным результатом нашей работы является экспериментальное доказательство существования в сетчатке виноградной улитки двух разновидностей клеток, реагирующих на свет противоположно: одни гиперполяризуются, а другие — деполяризуются при освещении. Таким образом, сетчатка виноградной улитки *Helix pomatia*, как и сетчатка гребешка *Pecten*, может быть отнесена к явлениям двойной ретины, поскольку включает две группы фоторецепторов с противоположно направленными электрическими реакциями на освещение.

Поскольку этот результат получен при исследовании полностью изолированных клеток, гарантированно лишенных синаптических контактов, можно утверждать, что разнонаправленность фоторецепторных ответов (как деполяризация, так и гиперполяризация) у виноградной улитки обусловлена не «сетью», а эндогенно, то есть собственными качествами фоторецепторов. К таким качествам относится и ионная избирательность светочувствительных каналов фоторецепторной мембраны. Одинаковы ли ионы, движение которых создает противоположно направленные фоторецепторные потенциалы виноградной улитки?

В наших экспериментах контролировалось участие ионов натрия и кальция в фоторецепторных ответах обеих противоположных полярностей. Выбор пал именно на эти ионы по следующим причинам. Как известно (Бызов, 1971), свет вызывает в фоторецепторах позвоночных животных гиперполяризацию, а в фоторецепторах большинства исследованных беспозвоночных (мечехвост, насекомые и головоногие) — деполяризацию. При этом ионные механизмы генерации рецепторных потенциалов в основном сходны: в обоих случаях свет порождает изменение проводимости натриевых каналов, только у позвоночных они на свету закрываются, а у беспозвоночных — открываются. Известно также, что большая роль в появлении фоторецепторных ответов и в том, и в другом случае принадлежит ионам кальция (Dorlöchter, Stieve, 1997; Говардовский, Кузьмин, 1999; Фирсов, Говардовский, 2001). Предпринятая в этой работе проверка участия ионов натрия и кальция в генерации как деполяризационных, так и гиперполяризационных ответов фоторецепторов виноградной улитки показала следующее. В ответ рецепторов, деполяризующихся при освещении, вносят свой вклад,

как ионы натрия, так и ионы кальция. Этот вывод делается на том основании, что поочередное удаление этих ионов из раствора, омывающего соответствующие фоторецепторы, приводит к падению деполяризационного ответа до некоторого остаточного уровня. Далее, поскольку при одновременном исключении Na^+ и Ca^{2+} деполяризационный ответ на освещение блокируется полностью, можно утверждать, что реакция фоторецепторов деполяризационного (Д) типа целиком обусловлена участием только этих ионов.

Совсем другая картина выявлена при исследовании ионной природы индуцированного светом гиперполяризационного рецепторного ответа. Если раствор вокруг фоторецептора гиперполяризационного (Г) типа поочередно заменяется на среду, не содержащую Na^+ или Ca^{2+} , то и в обоих случаях наблюдается не уменьшение (как в случае с клетками Д-типа), а увеличение амплитуды реакции. Это увеличение говорит о более сложной ионной природе ответа фоторецепторов Г-типа, который, вероятно, является суммарным итогом натрий-кальциевой деполяризации и собственно гиперполяризации, вызванной движением каких-то других ионов. Наиболее вероятным кандидатом на роль последних являются ионы калия; таким образом, фоторецепторная гиперполяризация у виноградной улитки может определяться выходящим калиевым током. Хотя это необычно для позвоночных, у некоторых моллюсков световой ответ задействует калиевые каналы. Одним из таких моллюсков является гребешок, имеющий два вида фоторецепторов, расположенных в разных частях сетчатки: деполяризующихся проксимальных и гиперполяризующихся дистальных. Гиперполяризация в дистальных фоторецепторах гребешка возникает вследствие увеличения проводимости по калию (Gomez, Nasi, 1995). По-видимому, и гиперполяризующиеся при освещении фоторецепторы виноградной улитки обладают аналогичным механизмом. С учетом этого поведение гиперполяризационного ответа фоторецепторов виноградной улитки при дефиците Na^+ , и Ca^{2+} объясняется следующим. Увеличение волны гиперполяризации при исключении натрия или кальция связано с тем, что в норме при освещении фоторецептора ответная калиевая волна гиперполяризации частично компенсируется деполяризацией, вызванной входом ионов натрия или кальция. Это значит, что у фоторецепторов Г-типа при действии света относительно небольшое число натриевых и кальциевых каналов всё же открывается, хотя выход калия при этом доминирует.

Обобщив полученные данные, можно утверждать, что в сетчатке виноградной улитки присутствуют два типа фоторецепторов, характеризующихся разными ионными механизмами генерации рецепторного потенциала и, как следствие, электрической реакцией на освещение противоположной полярности. В результате на следующий уровень зрительной системы от одной популяции фоторецепторов поступает деполяризация, а от другой —

гиперполяризация. Фоторецепторные потенциалы разной полярности могут оказывать на структуры следующего уровня, способные к генерации потенциалов действия, два легко различимых эффекта: создание возбуждения одних и подавление активности других элементов. Эти элементы называются соответственно яркостными и темновыми. Подавление спайкового разряда темнового (максимально активного в темноте) нервного элемента в период освещения может достигаться первичной фоторецепторной гиперполяризацией.

Таким образом, разные типы фоторецепторов упрощенной сетчатки виноградной улитки могут являться отправной точкой формирования яркостной и темновой систем. В зрительных системах других животных, сетчатка которых значительно сложнее, яркостный и темновой каналы формируются не на рецепторном, а на более высоком, нейрональном уровне. Однако общий принцип состоит в том, что кооперация именно этих систем, отражающаяся в двумерности сферической модели восприятия интенсивности света, создает векторный код различения яркости, который, по-видимому, универсален.

Выводы

1. Ахроматическая зрительная система виноградной улитки содержит два типа фоторецепторов: одни деполяризуются, а другие гиперполяризуются при освещении.

2. Противоположная полярность рецепторных ответов на освещение определяется не межклеточными взаимодействиями, а эндогенными свойствами фоторецепторов виноградной улитки.

3. При формировании рецепторного ответа на мембранах фоторецепторов Д- и Г-типов задействуются разные композиции ионных каналов.

Литература

- Батуев А. С., Куликов Г. А.* Введение в физиологию сенсорных систем. М.: Высшая школа, 1983.
- Бызов А. Л.* Нейрофизиология сетчатки позвоночных // Физиология сенсорных систем. Ч. I. Физиология зрения. Л.: Наука, 1971. С. 126–149.
- Говардовский В. И., Кузьмин Д. Г.* Светоиндуцированный выход ионов кальция и кинетика кальциевой обратной связи в палочках сетчатки // Сенсорные системы. 1999. Т. 13 (3). С. 213–222.
- Зайцева О. В.* Структурная организация сенсорных систем улитки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1992. Т. 42 (6). С. 1132–1150.
- Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Хроматическая составляющая электроретинограммы лягушки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1986. Т. 36 (6). С. 1100–1107.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н.* Цветовое зрение. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.
- Измайлов Ч. А., Соклов Е. Н., Черноризов А. М.* Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.

- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д. Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1998. № 3. С. 29–40.
- Латанов А. В., Леонова А. Ю., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н. Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1997. Т. 47 (2). С. 308–320.
- Полянский В. Б., Соколов Е. Н., Евтихин Д. В. Построение перцептивных пространств яркости и цвета на основе вызванных потенциалов и их сравнение с данными поведенческих опытов // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2000. Т. 50 (5). С. 843–854.
- Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УРСС, 2003.
- Соколов Е. Н. Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.
- Фирсов М. Л., Говардовский В. И. Световая адаптация фоторецепторов: смысл и механизмы // Сенсорные системы. 2001. Т. 15 (2). С. 101–113.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г. Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
- Черноризов М. М., Шехтер Е. Д., Аракелов Г. Г., Зимачев М. М. Зрение виноградной улитки: спектральная чувствительность темно-адаптированного глаза // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1992. Т. 42 (6). С. 1150–1156.
- Черноризов М. М. Нейронные механизмы цветового зрения. Автореф. дисс. ... докт. психол. наук. М., 1999.
- Шехтер Е. Д., Зимачев М. М., Аракелов Г. Г. Зрение виноградной улитки. Морфология и суммарная электрическая активность сетчатки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1992. Т. 42 (5). С. 986–992.
- Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н. Два типа фоторецепторов в ахроматической зрительной системе виноградной улитки // Экспериментальная психология. 2009. Т. 2 (2). С. 5–15.
- Benolken R. M. Reversal of photoreceptor polarity recorded during the graded receptor potential response to light in the eye of *Limulus* // Biophysical journal. 1961. Vol. 1(7). P. 55.
- Dartnall H. J. A. The interpretation of spectral sensitivity curves // British Medical Bulletin. 1953. Vol. 9(1). P. 24–30.
- Dorlöchter M., Stieve H. The *Limulus* ventral photoreceptor: light response and the role of calcium in a classic preparation // Progress in neurobiology. 1997. Vol. 53. P. 451–515.
- Eakin R. M., Brandenburger J. L. Differentiation in the eye of a pulmonate snail *Helix aspersa* // Journal of ultrastructure research. 1967. Vol. 18(3–4). P. 391–421.
- Fuortes M. G. F. Initiation of impulses in visual cells of *Limulus* // The Journal of physiology. 1959. Vol. 148(1). P. 14–28.
- Gillary H. L. Electrical responses from the eye of *Helix* to photic stimulation and simultaneous electrical stimulation of the optic nerve // Vision research. 1970. Vol. 10(10). P. 977–991.
- Gomez M., Nasi E. Activation of light-dependent K⁺ channels in ciliary invertebrate photoreceptors involves cGMP but not IP₃/Ca²⁺ cascade // Neuron. 1995. Vol. 15(3). P. 607–618.
- Heggelund P. Achromatic color vision-I: Perceptive variables of achromatic colors // Vision research. 1974. Vol. 14(11). P. 1071–1079.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N. Spherical model of color and brightness discrimination // Psychological Science. 1991. Vol. 2(4). P. 249–259.
- McReynolds J. S., Gorman A. L. F. Photoreceptor potentials of opposite polarity in the eye of the scallop, *Pecten irradians* // The Journal of general physiology. 1970. Vol. 56(3). P. 376–391.
- Musio C. Patch-clamping solitary visual cells to understand the cellular mechanisms of invertebrate phototransduction // Vision: The Approach of Biophysics and Neuroscience / Ed. by C. Musio. Publ. Singapore, 2001. P. 145–164.
- Nasi E., Gomez M. Light-activated ion channels in solitary photoreceptors of the scallop *Pecten irradians* // The Journal of general physiology. 1992. Vol. 99(5). P. 747–769.

- Sokolov E. N., Palikhova T. A.* Immediate plasticity of identifiable synapses in the land snails *Helix lucorum* // *Acta Neurobiologiae Experimentalis*. 1999. Vol. 59. P. 161–169.
- Tomita T., Kaneko A., Murakami M., Pautler E. L.* Spectral response curves of single cones in the carp // *Vision research*. 1967. Vol. 7(7–8). P. 519–531.
- Toyoda J., Hashimoto H., Anno H. and Tomita T.* The rod response in the frog as studied by intracellular recording // *Vision research*. 1970. Vol. 10(11). P. 1093–1100.
- Von Berg E., Shneider G.* The spectral sensitivity of the dark-adapted eye of *Helix pomatia L.* // *Vision research*. 1972. Vol. 12(12). P. 2151–2152.

Глава III-5

Векторный принцип кодирования параметров движения стимула в зрительной системе кошки

Экспериментальное исследование и моделирование

*Г. Вайткявичюс, Р. Шатинскас, Р. Станикунас,
А. Швежда, Е. Н. Соколов*

Ключевые слова: векторное кодирование, восприятие движения, локальная и глобальная обработка сигналов, дирекциональные характеристики нейронов, факторный анализ

Содержание

Раздел 1. Формулировка проблемы и основных задач исследования

Раздел 2. Методики экспериментов и анализа данных

- 2.1. Подготовка животного к эксперименту и регистрация ответов нейронов
- 2.2. Процедуры эксперимента с двумя стимулами
- 2.3. Исследование влияния направления движения индуцирующего стимула на предпочтительное направление движения тест-стимула
 - 2.3.1. Обоснование эксперимента
 - 2.3.2. Процедура эксперимента
- 2.4. Исследование влияния относительного контраста индуцирующего стимула на предпочтительное направление движения тест-стимула
 - 2.4.1. Обоснование эксперимента
 - 2.4.2. Процедура эксперимента
- 2.5. Исследование влияния отношения скоростей движения тестового и индуцирующего стимулов на реакцию ДЧ-нейрона

Раздел 3. Исследование кодирования локальных параметров движения в рецептивных полях дирекционально-чувствительных (ДЧ) нейронов

- 3.1. Реакции нейронов корковых полей 17 и 18 на направление движения точечного стимула
- 3.2. Влияние угла между траекториями движения тестового и индуцирующего стимула на реакцию ДЧ-нейронов
- 3.3. Влияние отношения контраста тест- и индуцирующего стимулов на реакцию ДЧ-нейронов
- 3.4. Влияние скорости движения индуцирующего стимула на реакцию ДЧ-нейронов
- 3.5. Реакции нейронов в зоне Clare-Bishop на направление движения точечного стимула
- 3.6. Реакции нейронов зоны Clare-Bishop на направление движения светлой полоски

Приложение. Обоснование проводимого анализа

Выводы

Литература

Раздел 1. Формулировка проблемы и основных задач исследования

Выяснение механизмов зрительного восприятия движущихся объектов является актуальной задачей психофизиологии восприятия. По общему мнению, существуют по крайней мере две подсистемы, ответственные за восприятие движения. Первая из них — это локальная подсистема, или подсистема первого порядка (*short-range*, или Фурье-анализа), а вторая — это глобальная подсистема (Braddick, 1980; Adelson, Bergen, 1985; Bruce et al., 1996; Burr, Santoro, 2001). Локальная подсистема связана с корковыми полями V1 (п. 17 по Бродману) и V2 (п. 18 по Бродману). Нейроны этих полей получают входные сигналы от определенных областей сетчатки (рецептивных полей, РП). Выходные же сигналы этих нейронов поступают в ассоциативную корковую зону МТ (*Middle Temporal*) (Dreher et al., 1996; Payne, 1993; Pigarev, Rodionova, 1998; Toyama et al., 1990; Watamaniuk, Sekuler, 1992). Нейроны в МТ имеют большие РП (до $45^\circ \times 45^\circ$ зрительного угла) и связаны с процессами глобальной обработки информации.

Локальная подсистема осуществляет анализ движения локального фрагмента участка зрительной сцены, который отображается на малый участок сетчатки. Этот участок можно сопоставить с рецептивным полем локальной системы (Meese, Harris, 2001). В зрительной системе имеется множество таких локальных подсистем (Curran, Braddick, 2000; Smith, Curran, 2000). В целом этот набор выполняет параллельный анализ множества фрагментов всей зрительной сцены. Результатом такого анализа является информация о направлении и скорости движения отдельных фрагментов (Smith, Curran, 2000). Эта информация далее используется для определения параметров движения целостных объектов, а не их отдельных фрагментов. Итак, без знания того, как работает локальная система, нельзя понять и то, как устроены механизмы восприятия движения зрительного стимула в целом. Кроме того, необходимо выяснить, как простые различные признаки объекта образуют один сложный признак, характеризующий отдельный движущийся объект, а не его фрагмент.

Предложено несколько моделей локальной системы анализа (Barlow, Levick, 1965; Супин, 1974; Reichardt, Poggio, 1979; Adelson, Bergen, 1985; Rodieck, 1998). Большинство авторов полагают, что локальный анализ связан с имеющимся в зрительной коре набором селективных нейронов, каждый из которых возбуждается максимально при наличии в его РП стимула, движущегося с определенной скоростью и в определенном направлении. Эти нейроны называют дирекционально-чувствительными (ДЧ) нейронами, или просто детекторами движения. Существует гипотеза о том, что воспринимаемые параметры стимула определяются вектором (Johansson, 1950, 1973; Соколов, Вайткявичус, 1989), компоненты которого связаны с реакциями ДЧ-нейронов. Эта гипотеза совпадает с точкой зрения, соглас-

но которой движение определяется кардинальными переменными движения (Mandler, Makous, 1984; Hammett, Smith, 1992; Andrews, Schluppeck, 2000; Burr et al., 2001).

При этом остается не ясным, имеет ли векторное представление физиологическую основу, то есть имеются ли нейрофизиологические данные, подтверждающие векторную гипотезу, или же это является лишь удобным формальным методом описания восприятия движения.

Если гипотеза о векторном кодировании верна, то в зрительной системе можно выделить небольшое число нейронов, ответы которых образуют компоненты вектора. Ориентация данного вектора определяет реакцию максимально возбужденного ДЧ-нейрона (Соколов, Вайтквявичус, 1989). Установлено, что в зрительной системе кролика на первых этапах зрительной обработки имеется набор из 3–4 типов детекторов направления движения (Кетлерис, 1979; Rodieck, 1998). Однако на более высоком уровне зрительной системы обнаружен уже более полный набор детекторов направления движения.

Относительно зрительной системы других животных таких данных нет. Однако еще в 1968 г. Крейтцфельдт и Ито (Creutzfeldt, Ito, 1968) произвели анализ постсинаптических потенциалов детекторов движения в зрительной коре кошки и пришли к выводу, что реакция этих нейронов определяется сигналами только от 2–3 монокулярных нейронов. Далее факторный анализ постсинаптических реакций селективных нейронов кошки и обезьяны на разные направления движения показал, что их реакции формируются суммированием сигналов, поступающих от 2–4 независимых нейронов (Mandler, Makous 1984; Hammett, Smith, 1992; Kontsevich, 1995; Takeuchi, De Valois, 2000). Однако дирекциональные характеристики этих нейронов остаются невыясненными. Итак, возникает вопрос, существует ли в зрительной системе кошки ограниченный набор нейронов, селективных к определенным направлениям (кардинальным направлениям) движения стимула, по реакциям которых можно определить реакцию любых селективных к движению нейронов, то есть реакцию любых детекторов движения. Если существует такой набор нейронов, то каковы их дирекциональные характеристики? Реакции этих нейронов можно рассматривать как компоненты вектора движения, порожденного стимулом.

Найти ответы на сформулированные вопросы можно, либо непосредственно изучая реакции отдельных нейронов, либо изучая особенности восприятия нескольких стимулов, движущихся в разных направлениях и с разной скоростью. Согласно векторной гипотезе при наличии в РП нескольких стимулов их суммарное влияние на восприятие движения можно определить, осуществляя суммирование векторов, соответствующих отдельным стимулам. Существуют работы, в которых на локальном уровне исследовано суммарное влияние нескольких стимулов как на восприятие движения

(Qian et al., 1994; Qian, Geesaman, 1995; Welch et al., 1997; Curran, Braddick 2000; Scott-Samuel, Smith 2000; Meese, Harris, 2001), так и на реакцию отдельных дирекционально чувствительных нейронов (van Wezel et al., 1996; Stabinyte et al., 1999a, б; Satinskas et al., 2000).

Однако в большинстве указанных работ используются либо большие по размеру стимулы (пространственные решетки) (Bruce et al., 1996), либо большой набор точечных пятен, разбросанных случайным образом по всему зрительному полю (Williams, Sekuler, 1984; Watamaniuk, Sekuler, 1992; Qian et al., 1994; van Wezel et al., 1996). При этом одни из стимулов находились в РП исследуемого нейрона, а другие — в соседних участках сетчатки. В этом случае взаимодействие между стимулами было разного типа. Известно, что стимулы, находящиеся в соседних участках к РП изучаемого нейрона, могут оказывать противоположное воздействие как на реакцию нейрона (Frost, 1978; Phelps, 1974), так и на восприятие направления его движения по сравнению со стимулами, находящимися в пределах РП (Marshak, Sekuler 1979; Qian, Geesaman 1995; Matthews et al., 2000).

Для того чтобы определить процессы в локальной системе, необходимо точно знать как число стимулов в РП этой системы, так и их положение там. Психофизические исследования влияния взаимодействия между стимулами, находящимися в РП одного нейрона, на восприятие параметров движения трудно осуществимы по следующим причинам (William, Sekuler, 1984; Satinskas et al., 2000, 2001). Во-первых, РП соседних нейронов перекрываются между собой, а воспринимаемое направление зависит от совокупности их реакций. Во-вторых, взаимодействие сигналов в одном РП модифицируется взаимодействием между нейронами, имеющими РП в разных участках сетчатки. Это также оказывает влияние и на восприятие движения. Чтобы уменьшить это влияние, следует уменьшить число стимулов (или их размеры) и ограничить траекторию движения стимулов РП нейрона (Satinskas et al., 2000, 2001). Однако при этом уменьшится и точность оценки испытуемым направления движения стимула.

Итак, получить непосредственную информацию о локальных процессах кодирования движения из психофизических опытов трудно. Более точную оценку взаимодействия стимулов в РП можно получить, изучая реакцию отдельных нейронов при наличии в их РП одного или нескольких стимулов. Таким образом, учитывая вышесказанное, в данной работе для изучения локальных процессов кодирования движения исследовались свойства отдельных ДЧ-нейронов. При этом ставились следующие задачи.

Задача 1. Определить, существует ли в зрительной системе кошки ограниченный набор нейронов, по реакциям которых можно найти реакцию любых селективных к движению нейронов, то есть реакцию любых детекторов движения. Если такой набор нейронов существует, то определить их дирекциональные свойства.

Задача 2. Рассмотреть, как реагируют эти нейроны при наличии в их РП двух точечных стимулов.

В работе было решено исследовать локальные процессы на уровне отдельных дирекционально чувствительных нейронов в ситуации, когда в их РП находятся два стимула, каждому из которых соответствует свой вектор движения. Если в локальной системе осуществляется линейное суммирование векторов движения, то можно предсказать и реакцию ДЧ-нейрона на два стимула, представленных в его РП. Для этого следует определить вектор движения, соответствующий каждому из стимулов в отдельности, а затем эти векторы сложить. Результирующий вектор и определит параметры движения суммарного стимула. В работе van Wezel et al. (1996) проведены такие исследования, однако в ней не исследовалась дирекционально чувствительная характеристика нейрона, а также зависимость реакций нейронов от отношения интенсивностей и скоростей обоих стимулов. Если справедлива гипотеза векторного представления движения и векторного суммирования при воздействии нескольких стимулов, то параметры результирующего стимула зависят как от ориентации, так и от модуля суммируемых стимулов. Меняя яркость, скорость и направление движения стимулов можно менять как ориентацию, так и модуль вектора движения, и тем самым менять ориентацию результирующего вектора (Соколов, Вайткявичус, 1989 Genova et al., 2000). Согласно векторной гипотезе предпочтительное направление движения ДЧ-нейрона определяется таким вектором, ориентация которого совпадает с ориентацией его вектора весов синаптической связи. Компоненты вектора связи ДЧ-нейрона определяют вес, с которым сигнал от независимых нейронов подается на его вход. Ориентация вектора связи не меняется — он задает эталон, к которому максимально чувствителен нейрон. Отклонение вектора, порожденного совместным действием нескольких стимулов в РП нейрона от его вектора связи, приводит к изменению реакции на воздействие стимулов, хотя направление движения каждого из этих стимулов в отдельности не меняется. Используя два стимула, имеющие разную яркость, направление и скорость движения, можно проверить гипотезу векторного кодирования движения, а также получить информацию о свойствах вектора, характеризующего направление и скорость движения стимула в зрительной системе.

Глобальная обработка информации о движении тесно связана с определением фона (Smith, Curran 2000; Watamaniuk et al., 1989; Watamaniuk, Sekuler, 1992; Williams, Sekuler, 1984; Neri, Levi, 2009): это необходимо как для выделения объекта из фона, так и для определения признаков объекта (направление движения относительно фона) (Reichardt, Poggio, 1979; Neri, Levi, 2009). На основе выделенных признаков происходит объединение отдельных локальных фрагментов зрительной сцены в одно единое

целое, воспринимаемое как объект (Grossman, Blake, 1999; Johansson, 1973; Toyama et al., 1991).

Чтобы понять эти процессы, важно знать, как нейроны с большими РП в ассоциативных зонах осуществляют суммирование сигналов, поступающих туда от нейронов проекционных зон. Ответы на эти вопросы способствовали бы пониманию особенностей восприятия движения зрительного стимула.

Раздел 2. Методики экспериментов и анализа данных

2.1. Подготовка животного к эксперименту и регистрация ответов нейронов

Опыты проводились на кошках массой 2,5–3,5 кг. Наркотизированное нембуталом (40 мг/кг) животное подвергалось хирургической операции, во время которой к вене задней ноги (*vena saphena magna*) присоединялся катетер с канюлей, и делалась симпатэктомия — пересечение нервного симпатического ствола (*truncus sympathicus*). На черепе крепился держатель для жесткой фиксации головы в ходе опыта. Опыты проводились спустя двое суток после операции. Под сомбревиновым наркозом (10 мг/кг) внутривенно через катетер вводилась начальная доза тубокурарина (0,9 мг/кг), после чего животное переводилось на искусственное дыхание. Затем к катетеру присоединялся специальный электромеханический шприц, позволяющий во время опыта задавать определенную, постоянно поддерживаемую дозу тубокурарина, равную 1,2 мг/(кг · ч). Благодаря этим процедурам движения глаза кошки практически блокируются (Шатинскас и др., 2003; Ruksenas, Satinskas, 1996). В течение опыта, с целью анестезии, для искусственной вентиляции животного применялась смесь закиси азота и кислорода (70 : 30). В зависимости от программы эксперимента на одной кошке проводились от одного до трех опытов с регистрацией нескольких нейронов. Умерщвление животного после опыта проводилось путем применения летальной дозы нембутала (150 мг/кг). Протоколы и методики опытов соответствуют требованиям Литовской комиссии этики работы с лабораторными животными.

Внеклеточная импульсная активность нейронов регистрировалась вольфрамовыми микроэлектродами. Для оценки активности нейрона строилась постстимульная гистограмма (ПСТГ) по реакциям на 20 повторных предъявлений стимула. Ширина временного окна при построении ПСТГ импульсной активности нейрона была 20 мс. Интервал между последовательными предъявлениями стимулов во избежание адаптации был не меньше 10 с. Стимулы подавали на экран, расположенный на расстоянии 114 см от глаза кошки. Границы рецептивного поля определяли по ответам нейрона на движение или мигание светового пятна по двум перпендикулярным направлениям, одно из которых было оптимальным. Центр РП определялся

по максимальным ответам в обоих направлениях. Размеры РП 54 нейронов из 17–18-го полей составляли в среднем 3×3 угл. град., а размеры РП 73 нейронов из ассоциативной (Clare — Bischof) зоны составляли в среднем 26×23 угл. град.

Стимул двигался через центр РП в 12 разных направлениях. Направление движения менялось случайно с шагом $n \times 30^\circ$ ($n = 1, 2, \dots, 12$), где значение n при каждом предъявлении выбиралось случайно. Амплитуда движения стимула всегда была больше диаметра РП и составляла 1,4 его величины (рис. 1, а). Скорость движения и интенсивность стимула были оптимальными для исследуемого нейрона. По реакциям нейрона на движение стимула в каждом из 12 направлений (рис. 1, б) строилась диаграмма дирекциональной направленности. Ширина зоны дирекциональной направленности подсчитывалась на уровне 0,63 от максимального значения (рис. 1, в). Предпочтительное направление движения определялось как среднее направление в зоне, определяемой шириной дирекциональной направленности нейрона. Нейрон считался дирекционально чувствительным, если индекс дирекциональности (ИД) был больше 0,5:

$$\text{ИД} = \frac{R_{\text{пред}} - R_0}{R_{\text{пред}}},$$

где $R_{\text{пред}}$ — реакция нейрона на стимул, движущийся в предпочтительном (оптимальном) направлении, а R_0 — его реакция на стимул, движущийся в нулевом (в противоположном предпочтительному) направлении.

2.2. Процедуры эксперимента с двумя стимулами

Регистрация ответов на предъявление двух стимулов описана выше. Используемые в этом эксперименте стимулы показаны на рис. 2, а. Одно световое пятно диаметром 0,4 угл. град. служило тестовым (Т), а другое пятно с таким же диаметром — индуцирующим (И) стимулом. Движение (Т) и (И) стимулов начиналось и заканчивалось за пределами РП. Длина траектории обоих стимулов была в 1,4 раза больше диаметра РП. На рис. 2, а площадь РП нейрона затенена, а область, в которой двигались стимулы, обведена штриховой линией. Траектория индуцирующего стимула всегда была повернута против часовой стрелки относительно траектории тестового стимула на угол $\Delta\varphi$. Во всех случаях траектории движения обоих стимулов пересекались в центре РП. Исследовались три ситуации, в которых определялось влияние:

- направления движения индуцирующего стимула на предпочтительное направление движения тест-стимула;
- яркости индуцирующего стимула на предпочтительное направление движения тест-стимула;
- скорости движения индуцирующего стимула на предпочтительное направление движения тест-стимула.

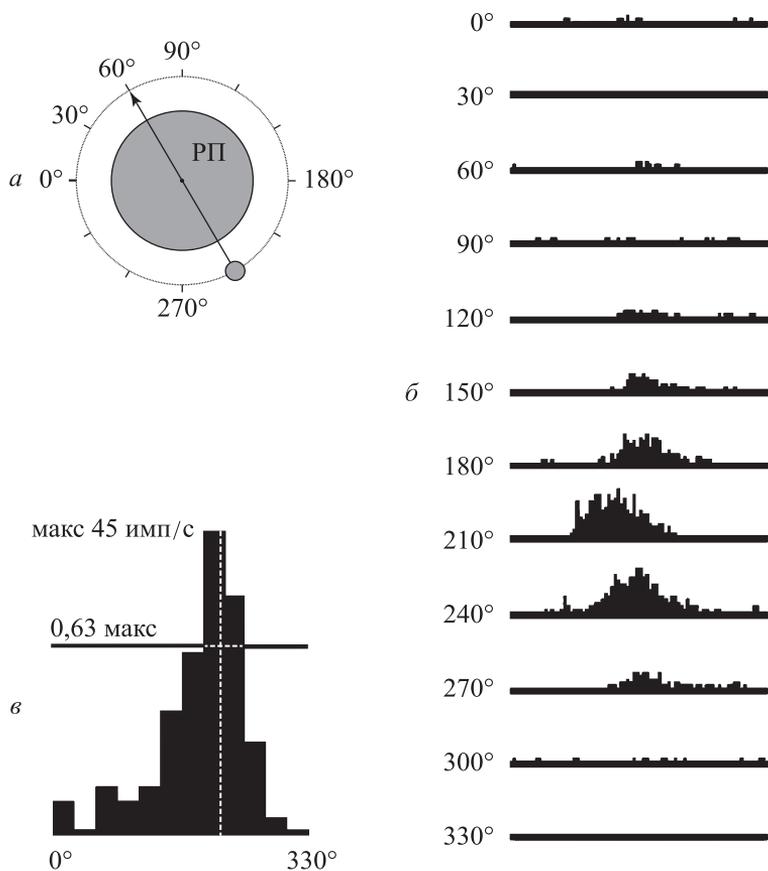


Рис. 1. Схема эксперимента и первичная обработка данных
a — положение стимула на сетчатке. Затененный участок — рецептивное поле исследуемого нейрона. Световое пятно, являющееся стимулом, показано маленьким кружком. Направление движения показано стрелкой, ориентация которой определяется числами вокруг РП, а ее длина представляет траекторию движения пятна; *б* — постстимульные гистограммы ответов ДЧ-нейрона на движение стимула в направлении, показанном в левой части рисунка. По оси абсцисс — время в секундах, по оси ординат — сумма импульсов по 20 ответам в бине (20 мс); *в* — характеристика дирекциональной чувствительности нейрона. По оси абсцисс — направление движения светового пятна, а по оси ординат — средняя максимальная реакция нейрона, определяемая по ПСТГ, показанной на рис. 1, *б*

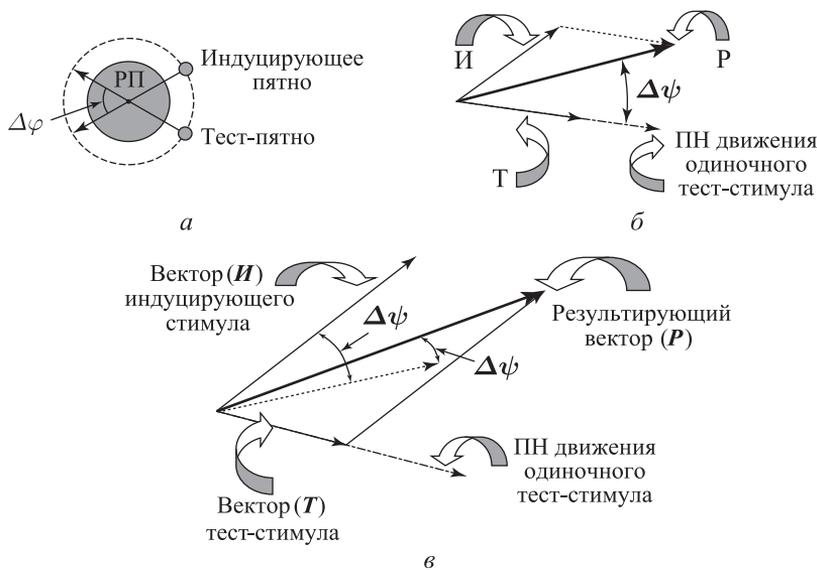


Рис. 2. Используемые в эксперименте стимулы

a — тестовый и индуцирующий стимулы. РП — рецептивное поле нейрона, пунктирной линией отмечены границы траекторий движения стимулов, $\Delta\varphi$ — угол между траекториями движения стимулов, жирными стрелками указаны направления движения стимулов; *б* — векторное суммирование ДЧ-нейроном при наличии в его РП двух стимулов: тестового (*T*) и индуцирующего (*I*) стимулов, которым соответствуют векторы (*T*) и (*I*). Яркость и скорость движения *T*- и *I*-стимулов одинаковы. Благодаря векторному суммированию нейрон реагирует на результирующий стимул, которому соответствует результирующий вектор (*P*). $\Delta\psi$ — угол между *T* и *P* векторами, ПН — предпочтительное направление для одиночного тест-стимула; *в* — Воздействие на реакцию нейрона двух стимулов: все обозначения, как и для *б*. Нейрон реагирует на результирующий стимул, которому соответствует результирующий вектор (*P*). $\Delta\psi$ — угол между *T* и *P* векторами, когда яркость и скорость движения обоих стимулов одинаковы. При изменении либо скорости, либо яркости *I*-стимула модуль вектора (*I*) меняется, и ориентация вектора (*P*) отклоняется от биссектрисы угла между (*T*) и (*I*) векторами на угол $\Delta\psi'$

2.3. Исследование влияния направления движения индуцирующего стимула на предпочтительное направление (ПН) движения тест-стимула

2.3.1. Обоснование эксперимента

Цель эксперимента — определить влияние угла $\Delta\varphi$ между траекториями движения обоих (*T* и *I*) стимулов на ПН движения тест-стимула. Если гипотеза векторного суммирования верна, то ПН должна совпасть с биссектрисой угла $\Delta\varphi$. Вкратце поясним это утверждение.

Пусть тестовому и индуцирующему стимулам соответствуют векторы движения (*T*) и (*I*) (см. рис. 2, б). Если воздействия от обоих стимулов суммируются в РП векторно, то тогда вместо двух векторов будем иметь один результирующий вектор (*P*). Этому вектору будет соответствовать ре-

зультирующий стимул (P), направление движения которого определяется ориентацией вектора P . Как видим, траектория стимула P составляет угол $\Delta\psi$ с траекторией движения тест-стимула T . Итак, если для одиночного стимула предпочтительное направление совпадает с ориентацией вектора T , то после введения добавочного индуцирующего стимула направление движения тест стимула более не является оптимальным. На самом деле при наличии двух стимулов на вход нейрона действует результирующий стимул, который движется под углом $\Delta\psi$ к траектории тест-стимула (рис. 2, б). Таким образом, оба стимула следует повернуть по часовой стрелке на угол $\Delta\psi$, чтобы направление движения результирующего стимула P стало бы опять оптимальным. Так как модули векторов T и I одинаковы, то угол $\Delta\psi = \Delta\varphi/2$.

2.3.2. Процедура эксперимента

Итак, цель эксперимента — проверить справедливость сделанного предположения. Использовались стимулы, скорость движения и контраст которых были одинаковы и оптимальны для исследуемого нейрона. Определялось оптимальное направление (или предпочтительное направление — ПН) движения тест-стимула в отсутствие и при наличии индуцирующего стимула, движущегося под углом $\Delta\varphi$ к траектории T -стимула.

Угол ($\Delta\varphi$) между (T) и (I) стимулами менялся в случайном порядке с шагом в 30° в диапазоне от 0° до 180° . При заданном значении угла $\Delta\varphi$ направление движения тест-стимула выбиралось случайно из 12 возможных направлений. Направление движения менялось с шагом в 30° в диапазоне от 0° до 360° . Реакция ДЧ-нейрона при неизменном значении угла $\Delta\varphi$ подсчитывалась по 20 повторным предъявлениям стимулов. В результате определялась зависимость реакции нейрона от направления движения тест-стимула при разных значениях угла $\Delta\varphi$.

2.4. Исследование влияния относительного контраста индуцирующего стимула на ПН движения тест-стимула

Цель эксперимента — определить, как меняется предпочтительное направление движения тест-стимула при разных значениях контраста индуцирующего стимула. Использовались стимулы, угол между траекториями движения которых был постоянным и равным 60° , а скорость движения обоих стимулов была оптимальной.

2.4.1. Обоснование эксперимента

Если гипотеза векторного суммирования верна, то, пока яркость обоих стимулов одинакова, ПН должна совпасть с биссектрисой угла $\Delta\varphi = 60^\circ$. При других отношениях яркостей ПН движения тест-стимула должна смещаться в сторону более яркого стимула. Это утверждение проиллюстрировано на рис. 2, в. Здесь пунктиром показан результирующий вектор, когда скорость и интенсивность обоих стимулов одинакова. Если

яркость индуцирующего стимула больше яркости тест-стимула, то модуль вектора **I** будет больше вектора **T**. В этом случае результирующий вектор оказывается повернут на угол $\Delta\psi'$ относительно вектора, представленного пунктиром. Итак, результирующий стимул движется не вдоль биссектрисы, а по траектории, приближающейся к траектории движения более яркого стимула. Величина угла $\Delta\psi'$ зависит от отношения модулей векторов **T** и **I**, или от отношения яркостей тестового и индуцирующего стимулов.

Контраст тест-стимула во время эксперимента не менялся и был подобран так, чтобы любое изменение яркости стимула вызывало максимальное изменение реакции исследуемого нейрона. Яркость индуцирующего стимула менялась при помощи нейтральных фильтров в пределах от 0,001 до 5 кд/м² (6 значений).

2.4.2. Процедура эксперимента

Процедура определения предпочтительного направления движения Т-стимула была той же, что и в предыдущем случае.

2.5. Исследование влияния отношения скоростей движения тестового и индуцирующего стимулов на реакцию ДЧ-нейрона

Цель эксперимента — определить, как меняется предпочтительное направление движения тест-стимула при изменении отношения скоростей движения тестового и индуцирующего стимулов.

Поскольку делается предположение, что скорость движения влияет на модуль вектора, то обоснование процедуры такое же, как и в предыдущем случае. Если модуль вектора не зависел бы от скорости, то ПН движения тест-стимула при наличии индуцирующего также не менялось бы.

Угол между траекториями стимулов был постоянен и равен 60°. Контраст обоих стимулов был оптимальным и также не менялся в течение эксперимента. Скорость движения тест-стимула выбиралась так, что любые изменения в скорости движения максимально меняли бы реакцию исследуемого нейрона. В дальнейшем скорость движения тест-стимула не менялась в течение всего эксперимента. Скорость индуцирующего стимула менялась в пределах от 2 до 80°/с (2°, 5°, 10°, 20°, 40°, 80°/с). Начало движений обоих стимулов подбиралось так, чтобы они всегда встречались в центре РП. Порядок изменения движения тест-стимула был таким же, как и в предыдущих случаях.

Для статистической обработки данных использовался критерий Вилкоксона (Wilcoxon rank). Были зарегистрированы и проанализированы реакции 75 нейронов.

Раздел 3. Исследование кодирования локальных параметров движения в рецептивных полях дирекционально-чувствительных (ДЧ) нейронов

3.1. Реакции нейронов корковых полей 17 и 18 на направление движения точечного стимула

На основе постстимульных гистограмм (ПСТГ) строилась матрица реакций x_{ji} ДЧ-нейронов на движение светового пятна в φ_j направлении, где i ($i = 1, \dots, n$) — это номер нейрона или столбца. Таким образом, в одной строке расположены реакции всех зарегистрированных ДЧ-нейронов на движение стимула в заданном направлении. Этот набор величин рассматривается как набор компонентов n -мерного вектора $X_j = \{x_{ij}\}$ ($i = 1, \dots, n$). Так как направление движения менялось с шагом 30° в интервале $0-360^\circ$, то число строк в этой матрице равно $j = 1, \dots, 12$. Далее подсчитывалась корреляция между реакциями различных нейронов на стимулы, движущиеся в двух разных направлениях, то есть подсчитывалась корреляция r_{jk} между величинами $X_j = \{x_{ji}\}$ и $X_k = \{x_{ki}\}$, ($i = 1, \dots, n$) (между j и k строками) и строилась корреляционная матрица $\|r_{jk}\|$ ($j, k = 1, \dots, 12$). Эта матрица данных анализировалась методом главных компонент.

Анализ методом главных компонент показал, что размерность базы данных невелика. Распределение величин собственных значений матрицы показано на рис. 3. Видно, что лишь величины трех собственных значений больше 1. При этом если принять гипотезу о трехмерности пространства базы данных (матрицы $\|r_{jk}\|$), то можно объяснить почти 87% дисперсии этого массива данных. Это означает, что если имеется набор реакций n нейронов $X_j = \{x_{ij}\}$ на φ_i направление, то реакции этих нейронов формально в векторной форме можно записать так: $X_j = \sum_{l=1}^3 \alpha_{jl} f_l$, где α_{jl} — это значение нагрузки на l -й фактор для переменной X_j . Иначе говоря, реакции всех нейронов на стимул, движущийся в φ_i направлении, можно определить по значениям нагрузок на три выделенные фактора. Значение этих нагрузок будем рассматривать как реакцию трех гипотетических нейронов.

Итак, тройка чисел $\{\alpha_{jl}\}$ ($l = 1, 2, 3$) определяет направление движения φ_i стимула. Их можно рассматривать как величины реакций трех нейронов на φ_i стимул, или компоненты вектора движения. Зависимость величины нагрузок α_{jl} на l -й фактор от направления движения φ_i стимула и определяет искомую зависимость реакции l -го нейрона от направления φ_i . Эти зависимости для трех нейронов показаны на рис. 4, а. Следует отметить, что только реакции двух нейронов зависят от направления движения. Их дирекциональные характеристики описываются функциями, близкими к косинусу и синусу от угла направления движения φ_j . Реакция третьего

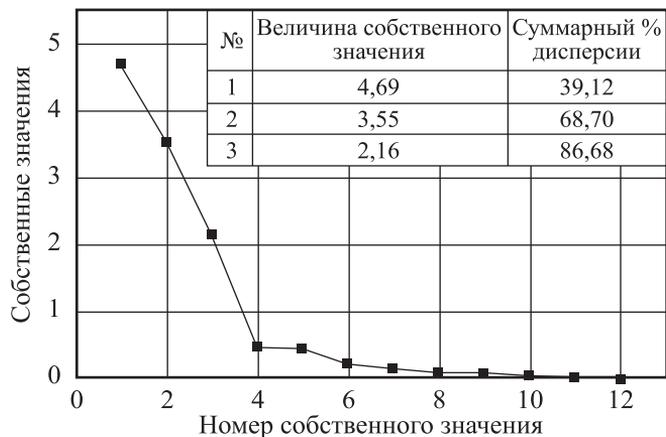


Рис. 3. Зависимость величины собственного значения матрицы данных от его номера

нейрона практически не зависит от направления движения стимула. Этот нейрон может задавать уровень спонтанной активности регистрируемых нейронов. Рассмотрим это утверждение более подробно.

Зная реакцию независимых нейронов (в дальнейшем называемых предетекторами), то есть зная величины $\alpha_j(\varphi)$, ($j = 1, 2, 3$), которые с некоторым весом c_{ij} суммируют сигналы от трех нейронов ($j = 1, 2, 3$), можно подсчитать реакцию любого i -го ДЧ-нейрона (Соколов, Вайткявичус, 1989):

$$z_i = \sum_{j=1}^3 c_{ij} \alpha_j = |C_i| \cdot |E| \cos \Psi_i,$$

где $C_i = \{c_{ij}\}$, $E = \{\alpha_j(\varphi)\}$, а φ_i — угол между векторами C_i и E . Это выражение можно записать в следующем виде:

$$z_i = c_{i1} \alpha_1 + c_{i2} \alpha_2 + c_{i3} \alpha_3,$$

где α_j — реакции трех независимых нейронов (предетекторов), а c_{ij} — вес связи i -го ДЧ-нейрона с j -м предетектором. Векторная модель такой трехмерной системы показана на рис. 4, б. В данном случае каждому стимулу, движущемуся в направлении φ , соответствует точка на окружности, лежащей в плоскости $\alpha_j = \text{const}$. Этим стимулам соответствует трехмерный вектор $E_i = \{\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3\}$. Модуль этого вектора постоянен (это длина образующей круглого прямого конуса).

Каждый ДЧ-нейрон имеет вектор связи, коллинеарный определенному вектору движения, то есть $c_{ij} = \gamma \alpha_j$ ($\gamma = \text{const}$, где γ выбирается из условия $|C_i| = \text{const} = 1$ (рис. 4, б)). Влияние первого предетектора равно $c_{i1} \alpha_1 = \text{const} = Sp$ (так как $\alpha_1(\varphi) = \text{const}$), и, следовательно,

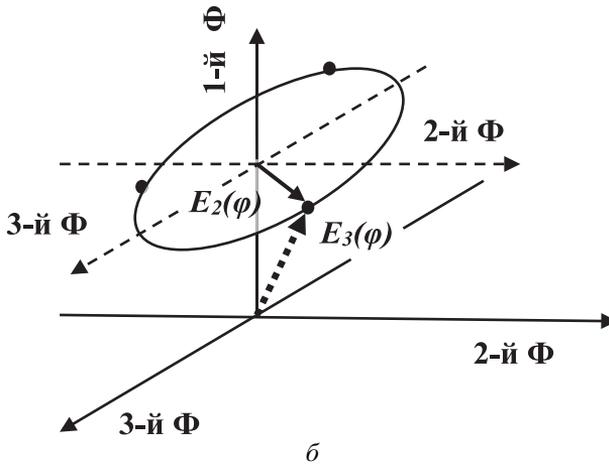
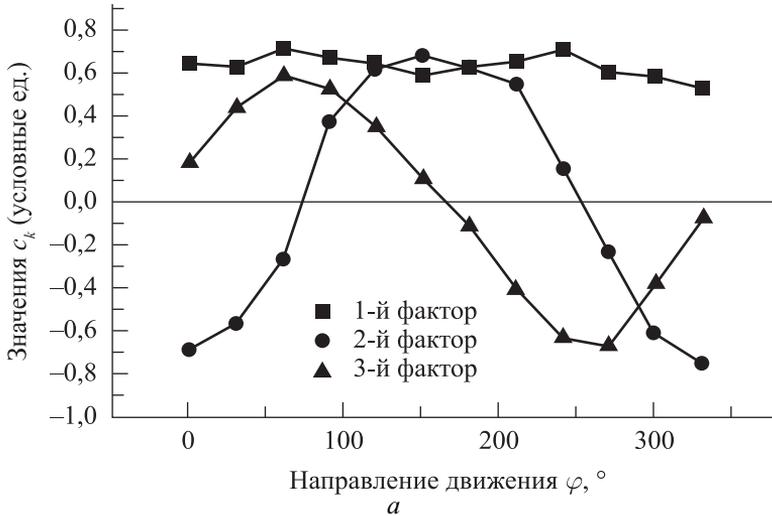


Рис. 4. Реакции всех нейронов на стимул, движущийся в φ_i направлении, можно определить по значениям нагрузок на три фактора, которые можно рассматривать как математический эквивалент реакций трех гипотетических нейронов-преддетекторов

(а) Зависимость величин трех факторных нагрузок от направления движения стимула φ (по оси абсцисс). (б) Кодирование ПН движения локального стимула в трехмерной модели. По осям — выходные сигналы $\{\alpha_1(\varphi), \alpha_2(\varphi), \alpha_3(\varphi)\}$ трех гипотетических преддетекторов, то есть нагрузки на 1-й, 2-й и 3-й факторы (Ф); вектор $E_3(\varphi)$, обозначенный пунктиром, — вектор движения, проекцией которого на плоскость $\{\alpha_2(\varphi), \alpha_3(\varphi)\}$ является вектор $E_2(\varphi)$ (штрих-пунктирный вектор). Подробнее см. в тексте

вышерассмотренное выражение можно переписать в виде:

$$z_i = Sp + c_{i2}\alpha_2 + c_{i3}\alpha_3.$$

Как видим, реакция i -го ДЧ-нейрона определяется реакциями трех нейронов, причем влияние одного из них постоянно и не зависит от направления движения стимула. Остальные две компоненты (α_2 , α_3) определяют точку отображения стимула на окружность, лежащую в плоскости $\alpha_1 = \text{const} = Sp$. Величину Sp можно рассматривать как влияние спонтанной активности. В результате этого реакции ДЧ-нейронов будут положительны.

Согласно данной схеме построения ДЧ-нейронов дирекциональная характеристика этих нейронов является результатом суммирования ответов двух нейронов с синусоидальной или косинусоидальной зависимостью.

В работе van Wezel et al. (1996) отмечается, что при наличии в РП двух стимулов реакция нейрона на предпочтительное направление никогда полностью не угнеталась вторым стимулом даже тогда, когда он двигался в противоположном направлении. Это понятно, если учесть влияние на реакцию нейрона дирекционально неселективного элемента. Теперь рассмотрим результаты экспериментов по исследованию зависимости реакций нейронов от параметров двух стимулов, одновременно представленных в РП нейрона.

3.2. Влияние угла между траекториями движения тестового и индуцирующего стимула на реакцию ДЧ-нейронов

На рис. 5 показаны нормализованные зависимости изменения ПН движения нейронов от угла $\Delta\varphi$, то есть от угла между траекториями тестового и индуцирующего стимулов. По оси абсцисс отложен угол $\Delta\varphi$, а по оси ординат — изменение оптимального значения направления движения тест-стимула при наличии в РП индуцирующего стимула. Во избежание отрицательных значений исходное оптимальное направление движения тест-стимула в отсутствие индуцирующего стимула принято равным 180° . Таким образом, если значение ПН равно 120° , то это означает, что траекторию движения тестового и индуцирующего стимулов следовало бы повернуть на 60° по часовой стрелке, чтобы реакция нейрона была максимальной. Анализ реакций всех исследуемых нейронов показал, что пока угол $\Delta\varphi$ был в интервале $0^\circ \leq \Delta\varphi \leq 60^\circ$, для 60% нейронов ПН практически совпадает с предсказываемым направлением, то есть с биссектрисой угла $\Delta\varphi$ (жирная пунктирная прямая на рис. 5). Это не противоречит данным других авторов (Meese, Harris, 2001 van Wezel et al., 1996).

При больших значениях угла $\Delta\varphi$ гистограмма имела два максимума. В этом случае видно, что отдельным максимумам соответствуют направления движения, близкие к направлению движения либо тестового, либо индуцирующего стимулов.

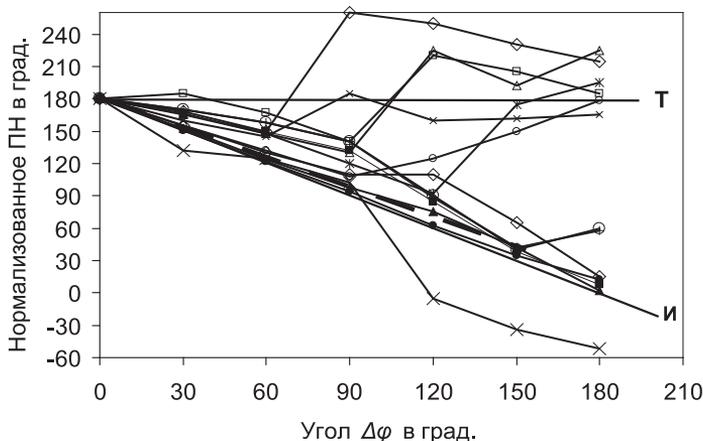


Рис. 5. Зависимость нормализованного ПН движения тест-стимула от угла $\Delta\varphi$ между траекториями движения тест (Т) и индуцирующего (И) стимулов

Сплошная прямая — теоретическая зависимость. Пунктиром отмечена область, которая более подробно представлена на рисунке внизу. Разными символами обозначены реакции отдельных нейронов

Кроме того, для этих нейронов наблюдается следующая тенденция (рис. 5). Сначала, пока $\Delta\varphi < 60^\circ$, наблюдается приближение ПН тест-стимула к направлению движения индуцирующего стимула. Затем, при $\Delta\varphi > 60^\circ$, различие между ПН движения тест-стимула и направлением движения индуцирующего стимула увеличивается. Затем это различие уменьшается, и ПН тест-стимула приближается к значению, которое наблюдается при наличии в РП только одного тест-стимула. Таким образом, пока угол $\Delta\varphi$ меньше значения $60\text{--}90^\circ$, наблюдается сближение (или усреднение) траекторий обоих стимулов. Затем проявляется тенденция увеличения различий в их направлениях движений. Наконец, взаимодействие между стимулами практически исчезает. Это, по нашему мнению, можно трактовать следующим образом. Пока угол $\Delta\varphi$ мал, оба стимула на незначительном расстоянии двигаются в одном и том же РП. При этом происходит суммирование (векторное) реакций на оба стимула. При больших углах стимулы быстрее выходят за пределы одного РП и воздействуют на нейроны, имеющие РП в соседних участках сетчатки. В этом случае наблюдается латеральное тормозное взаимодействие, что приводит к кажущемуся увеличению различий в направлениях движений обоих стимулов (Соколов, Вайткявичус, 1989; van der Smagt et al., 2000; Matthews et al., 2000; Qian, Geesaman, 1995; Curran, Braddick, 2000; Neri, Levi, 2009; Vanni, Casanova, 2013.). Затем это взаимодействие становится незначительным.

3.3. Влияние отношения контраста тест- и индуцирующего стимулов на реакцию ДЧ-нейронов

Исследовались реакции 24 нейронов. Зависимость реакции ДЧ-нейронов на стимул, движущийся в оптимальном направлении, от контраста одностимульного стимула имела обычную S-образную форму (Rodieck, 1998). Предполагается, что модуль вектора движения, характеризующий интенсивность воздействия, зависит от контраста стимула. Так как целью эксперимента было определить, как влияют модули суммируемых векторов (или относительный контраст тест- и индуцирующего стимулов) на ПН движения нейрона, то яркость тест-стимулов выбиралась такой, чтобы любые ее изменения (как увеличение, так и уменьшение) вызывали как можно большие изменения реакции нейрона.

Результаты эксперимента представлены на рис. 6, где по оси абсцисс отложена относительная яркость индуцирующего стимула, а по оси ординат — изменение ПН. Угол между траекториями движения тестового и индуцирующего стимулов был неизменен и равен 60° . ПН движения принимается как базовое и приравнивается нулю в случае, когда интенсивности обоих стимулов (тестового и индуцирующего) равны. Все изменения ПН движения отсчитываются от этого направления.

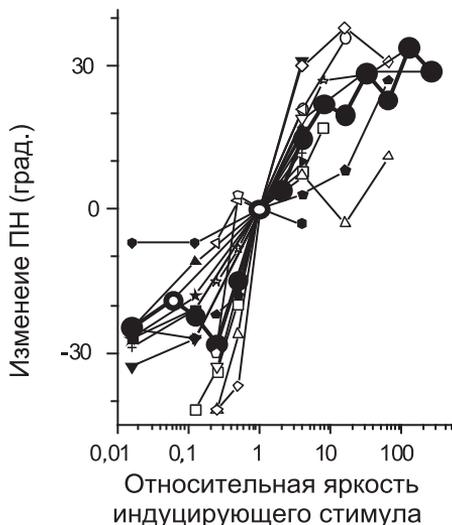


Рис. 6. Зависимость ПН движения тест-стимула (Т) от изменения относительной яркости индуцирующего стимула (И)

По оси абсцисс — логарифм относительной яркости И-стимула, а по оси ординат — изменение ПН движения Т-стимула в градусах. Значения 0° — ПН для случая, когда яркости обоих стимулов (Т и И) одинаковы. Жирная кривая — усредненные значения изменения ПН

Отрицательные значения означают, что максимальная реакция нейрона достигается при повороте траекторий движения обоих стимулов (тестового и индуцирующего) против часовой стрелки. Иначе говоря, при уменьшении яркости индуцирующего стимула результирующее направление вектора поворачивается по часовой стрелке в сторону более яркого тест-стимула. Для того чтобы это направление было опять оптимальным, необходимо повернуть тест-стимул против часовой стрелки, что и наблюдается

в эксперименте. В свою очередь, положительные изменения в ПН движения тест-стимула наблюдаются, когда индуцирующий стимул ярче тестового. Это означает, что результирующий вектор, полученный при суммировании воздействий от двух стимулов, оказывается повернутым против часовой стрелки в сторону более яркого индуцирующего стимула. Для восстановления оптимальной реакции нейрона необходимо повернуть траекторию движения тест-стимула (или, что то же самое, повернуть результирующий вектор) по часовой стрелке, что и наблюдается в эксперименте.

3.4. Влияние скорости движения индуцирующего стимула на реакцию ДЧ-нейронов

Исследовались реакции 33 ДЧ-нейронов. Сначала определялись дирекциональные свойства нейронов к движению одиночного стимула. Одновременно определялась зависимость их реакции от контраста стимула, а также чувствительность к скорости движения пятна. Оказалось, что все нейроны образуют практически непрерывный набор («гребенку») нейронов, чувствительных к разным скоростям движения в интервале от $2^\circ/\text{с}$ до $80^\circ/\text{с}$. Однако имеющиеся нейроны мы условно разделили на три группы (рис. 7): нейроны, чувствительные к малым (оптимальная скорость — $2\text{--}10^\circ/\text{с}$, «медленные нейроны») (а), средним ($10\text{--}40^\circ/\text{с}$, «средние нейроны») (б) и большим ($40\text{--}80^\circ/\text{с}$, «быстрые нейроны») (в) скоростям движения стимула.

При наличии в РП двух движущихся с разными скоростями стимулов исследовалось, как меняется ПН движения тест-стимула в зависимости от скорости движения индуцирующего стимула. Для каждого исследуемого нейрона скорость тест-стимула была такой, чтобы любые изменения в скорости вызывали максимальные изменения реакции нейрона. В дальнейшем скорость тест-стимула не менялась. Угол между траекториями движения тестового и индуцирующего стимулов был всегда равен 60° и не менялся в течение всего опыта. Яркость стимулов была выбрана так, чтобы реакция нейрона была максимальной. Результаты экспериментов показаны на рис. 7, а–е, где по оси абсцисс отложена относительная скорость индуцирующего стимула (в логарифмических единицах) $\delta = v_{\text{инд}}$ (скорость индуцирующего ст.)/ $v_{\text{тест}}$ (скорость тест-ст.), а по оси ординат — изменение ПН движения нейрона на тест-стимул (в градусах). Для случая, когда скорости индуцирующего и тестового стимулов равны ($\delta = 1$), определяется оптимальное направление движения тест-стимула. В дальнейшем это направление движения тест-стимула считается базовым. При изменении соотношения скоростей стимулов все изменения в ПН движения тест-стимула будут отсчитываться от этого базового направления (при $\delta = 1$ изменение ПН равно 0). Положительные значения означают поворот тест-стимула по часовой стрелке, а отрицательные — против часовой стрелки. Иначе говоря,

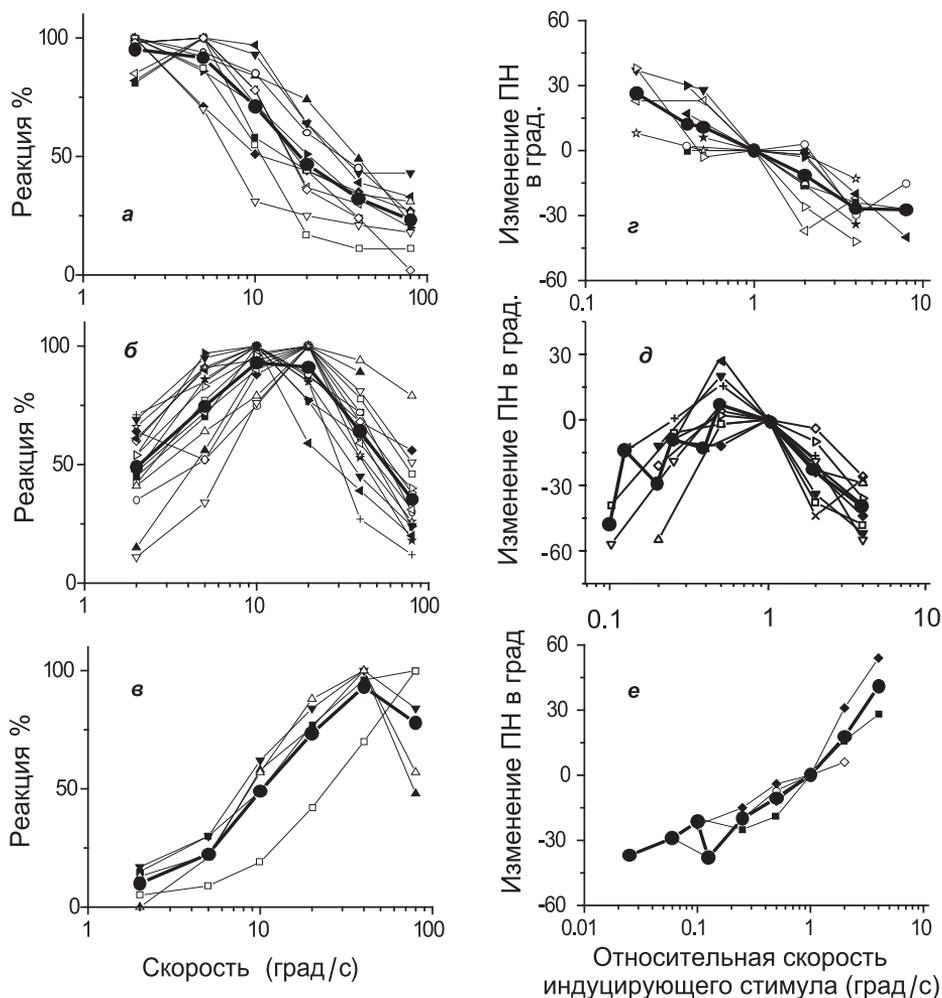


Рис. 7. Зависимость реакции нейронов от скорости движения стимулов *а, б, в* — зависимость реакций нейронов, селективных к малым, средним и быстрым движениям, от скорости движения одиночного стимула. По оси абсцисс — логарифм скорости, по оси ординат — реакция нейрона в процентах от его максимального значения; *z, д, е* — зависимость изменения ПН (в град.) тест-стимула для нейронов, селективных к малым, средним и быстрым движениям, от логарифма отношения скоростей (тест/индуцирующего) стимулов. Одинаковыми символами показаны реакции на один и тот же стимул при разных значениях параметров используемых стимулов

в первом случае траектория движения результирующего стимула поворачивается против часовой стрелки (в сторону индуцирующего стимула). Чтобы восстановить максимальную реакцию нейрона стимулы следует повернуть по часовой стрелке. Аналогично поворот стимулов против часовой стрелки означает, что траектория движения результирующего стимула поворачивается по часовой стрелке (от индуцирующего стимула к тест-стимулу).

Тенденция изменения в ПН зависит от типа нейронов. Для медленных нейронов наличие в их РП более медленного индуцирующего стимула (когда $\delta < 1$) изменение ПН положительно (то есть траектория движения результирующего стимула повернута против часовой стрелки). Из рис. 7, *з* видно, что пока скорость индуцирующего стимула меньше $10^\circ/\text{с}$, его влияние на реакцию медленного нейрона больше, чем влияние тест-стимула. При скоростях движения индуцирующего стимула больших, чем скорость движения тест-стимула (больше $10^\circ/\text{с}$), наблюдается обратная тенденция.

Аналогичная закономерность справедлива и для быстрых нейронов (рис. 7, *в*, *е*). Зависимости, показанные на рис. 7, *е*, характеризуют то, как меняется ПН движения тест-стимула при разных значениях скорости движения индуцирующего стимула. Когда отношение скоростей $\delta = 0,1$ или $\delta = 4$, то скорость индуцирующего стимула будет в 10 раз меньше или в 4 раза больше, чем скорость движения тест-стимула. Если же скорость индуцирующего стимула выше, чем скорость тест-стимула ($\delta > 1$), то для восстановления оптимальной реакции направление движения стимулов следует повернуть по часовой стрелке (траектория движения результирующего стимула повернута в сторону индуцирующего). Если же скорость движения тест-стимула была эффективнее, чем индуцирующего (то есть скорость индуцирующего стимула меньше $20^\circ/\text{с}$, а $\delta < 1$), то изменение оптимального направления тест-стимула было отрицательным (траектория движения результирующего стимула повернута в сторону тест-стимула).

Поведение нейронов, для которых оптимальными являются средние скорости, более сложное. Зависимости, полученные для этих нейронов, показаны на рис. 7, *б*, *д*. Как видно на рис. 7, *б*, эти нейроны можно разделить на две группы. Одна группа — это нейроны, для которых оптимальной является скорость, близкая к $20^\circ/\text{с}$. Другая группа — это нейроны, для которых оптимальной является более медленная скорость (около $10^\circ/\text{с}$). Изменения ПН как функции δ показаны на рис. 7, *д*.

Для части этих нейронов при любых значениях δ изменение ПН отрицательно, то есть траектория движения результирующего стимула повернута в сторону тест-стимула. Для другой части нейронов знак изменения ПН зависит от значения δ : если $\delta < 1$, то изменение ПН сначала является положительным (то есть траектория движения результирующего стимула повернута в сторону индуцирующего стимула), а если $\delta > 1$, то изменение ПН является отрицательным (то есть траектория движения результирующего стимула повернута в сторону тест-стимула).

Если скорость движения влияла бы только на ориентацию вектора (см. Соколов, Вайткявичус, 1989), но не на его модуль, то оба параметра (скорость и направление) были бы независимы. В этом случае изменения в скорости нельзя было бы компенсировать изменением направления движения, как это наблюдается в эксперименте. Гипотеза о влиянии скорости

на модуль вектора движения подтверждается работами и других авторов (Mandler, Makous, 1984; Curran, Braddick, 2000; Genova et al., 2000). Однако это влияние является, по-видимому, сложным.

Как видим, максимум реакции ДЧ-нейронов достигается при разных скоростях стимула (рис. 7). Учитывая зависимости, полученные для медленных и быстрых ДЧ-нейронов, можно предположить, что зависимость длины вектора от скорости движения стимула имеет по крайней мере три экстремума в интервале 2–80°/с.

3.5. Реакции нейронов в зоне Clare-Bishop на направление движения точечного стимула

Анализ показал, что реакции зарегистрированных нейронов сильно коррелируют между собой. Существует лишь очень небольшая популяция нейронов, реакции которых являются независимыми. Зная реакции независимых нейронов на стимул, движущийся в определенном направлении, можно определить реакции остальных нейронов на тот же стимул. Каково число независимых нейронов и какова их дирекциональная чувствительность? Обычно число независимых нейронов связывают с числом так называемых факторов (f_i), число (l) которых определяют по числу собственных значений и величина которых больше единицы. Ниже в табл. 1 приведены результаты такого анализа для реакций нейронов 17-го и 18-го полей на движения точечного стимула в 12 разных направлениях (пара столбцов, помеченных цифрой 2). Результаты анализа реакций нейронов ассоциативной зоны на движение светового пятна и светлой полоски показаны в столбцах 3 и 4 соответственно. В первом столбце каждой пары даны величины собственных значений, а во втором — дисперсия, которая указывает, какую часть собранной информации можно объяснить по реакциям независимых гипотетических нейронов, число которых равно числу учитываемых

Таблица 1

Распределение собственных значений

№	Нейроны 17 и 18 корковых полей, стимул — светлое пятно		Нейроны ассоциативных корковых полей, стимул — светлое пятно		Нейроны ассоциативных корковых полей, стимул — светлая полоска	
	Величина собственного значения	Дисперсия, %	Величина собственного значения	Дисперсия, %	Величина собственного значения	Дисперсия, %
1	4,69	39,12	5,314	44,29	5,59	46,59
2	3,55	68,70	2,71	66,84	2,27	65,56
3	2,16	86,68	2,08	84,17	1,49	77,94
4	< 1		< 1		1,16	87,63
5	< 1		< 1		< 1	92,24

собственных значений. В первом столбце таблицы указан порядковый номер собственного значения.

Видно, что в данном случае число значимых факторов опять равно трем. То, что реакции нейронов в ассоциативной зоне коры мозга снова не те же, что и на ранее примененные точечные стимулы, можно определить по нагрузкам на эти факторы. При этом объясняется 84% имеющей информации. Как и ранее, зависимость величин факторных нагрузок a_{jl} от направления движения φ_j стимула можно рассматривать как дирекциональную зависимость реакции l -го гипотетического нейрона.

Эти зависимости для трех таких гипотетических нейронов показаны на рис. 8, где заполненными символами показаны рассчитанные из экспериментальных данных дирекциональные характеристики ПД, а незаполненными символами — предсказываемые векторной моделью (Соколов, Вайткявичюс, 1989) дирекциональные характеристики ПД. Эти характеристики формально имеют следующий вид:

$$x_1 = k\varphi + \varphi_0, \quad k = -0,0002 \pm 0,00054, \quad \varphi_0 = 0,68435 \pm 0,10514 \quad (1)$$

$$x_2 = A \cdot \cos(\varphi + \varphi_1), \quad A = -0,6457 \pm 0,058, \quad \varphi_1 = -35,25^\circ \pm 5,18^\circ \quad (2)$$

$$x_3 = B \cdot \sin(\varphi + \varphi_2), \quad B = 0,54 \pm 0,075, \quad \varphi_2 = -35,25^\circ \pm 7,91^\circ \quad (3)$$

Реакции двух гипотетических нейронов (x_2 и x_3) описываются косинусоидой и синусоидой от угла направления движения (фазовый сдвиг для обеих функций практически одинаков и равен -35°). Реакция (x_1) нейрона не зависит от направления движения светового пятна — его реакция объясняет спонтанную активность ДЧ-нейронов.

Итак, реакции нейронов как в полях 17 и 18, так и в ассоциативной коре на движущееся светлое пятно формально можно определить по реакциям трех независимых гипотетических нейронов, именуемых далее первичными детекторами (ПД). Дирекциональные характеристики этих нейронов — как в 17-м и 18-м полях, так и в ассоциативной зоне — описываются одними и теми же функциями от угла направления движения, близкими к косинусу или синусу. Реакции этих трех нейронов можно представить как компоненты трехмерного вектора. Итак, направление движения точечного стимула в указанных корковых зонах определяется одним и тем же вектором. Так как нейроны ассоциативной зоны осуществляют суммирование сигналов от большого числа нейронов первичных полей зрительной системы (при движении световое пятно перемещается по РП многих нейронов проекционных корковых полей), то есть основания полагать, что здесь осуществляется векторное суммирование сигналов, поступающих от разных локальных каналов. Следует отметить, что испытуемый, оценивая направления движения фона, образованного из множества точечных стимулов, определял его как среднее от направлений движений отдель-

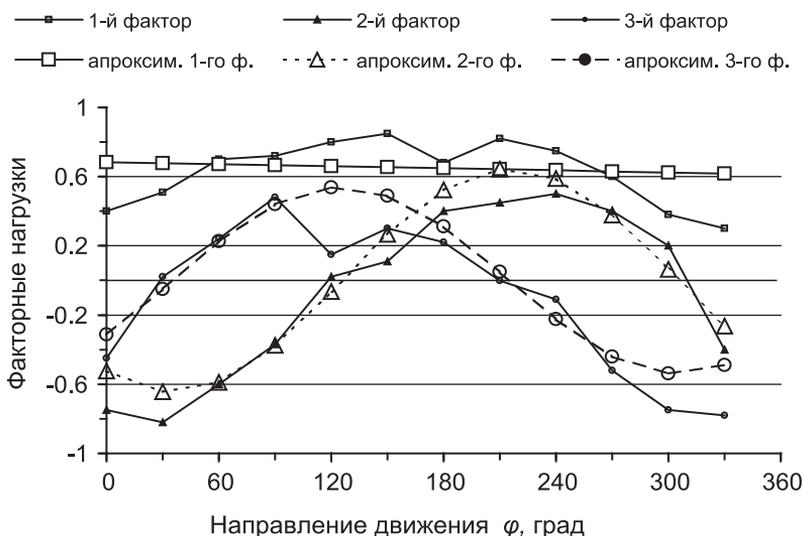


Рис. 8. Зависимость величин трех факторных нагрузок от направления φ движения стимула (светлого пятна) в РП нейронов зоны Clare-Bishop

Одинаковые символы соответствуют нагрузкам на один и тот же фактор: малые символы соответствуют экспериментальным данным, а большие — дирекциональным зависимостям, предсказываемым векторной моделью (Соколов, Вайткявичус, 1989)

ных точек (Шатинскас и др., 2003; Pigarev, Rodionova, 1998; Watamaniuk, Sekuler, 1992). Сравнивая полученные нами нейрофизиологические результаты с упомянутыми выше результатами психофизических опытов, можно предположить, что процессы в ассоциативных областях зрительной коры связаны с восприятием движения фона.

3.6. Реакции нейронов зоны Clare-Bishop на направление движения светлой полоски

Анализ реакций нейронов ассоциативной зоны на движущуюся светлую полоску показал, что их реакции определяются 4–5 факторами, и при этом учитывается 88–92% дисперсии данных (рис. 3). Зависимость факторных нагрузок от направления движения опять рассматривается как зависимость реакций пяти гипотетических нейронов от направления движения светлой полоски (рис. 9, заполненные символы). Сплошной кривой (без символов) показаны предсказываемые векторной моделью (Соколов, Вайткявичус, 1989) зависимости реакций нейронов, чувствительных одновременно как к ориентации, так и к направлению движения светлой полоски. Эти

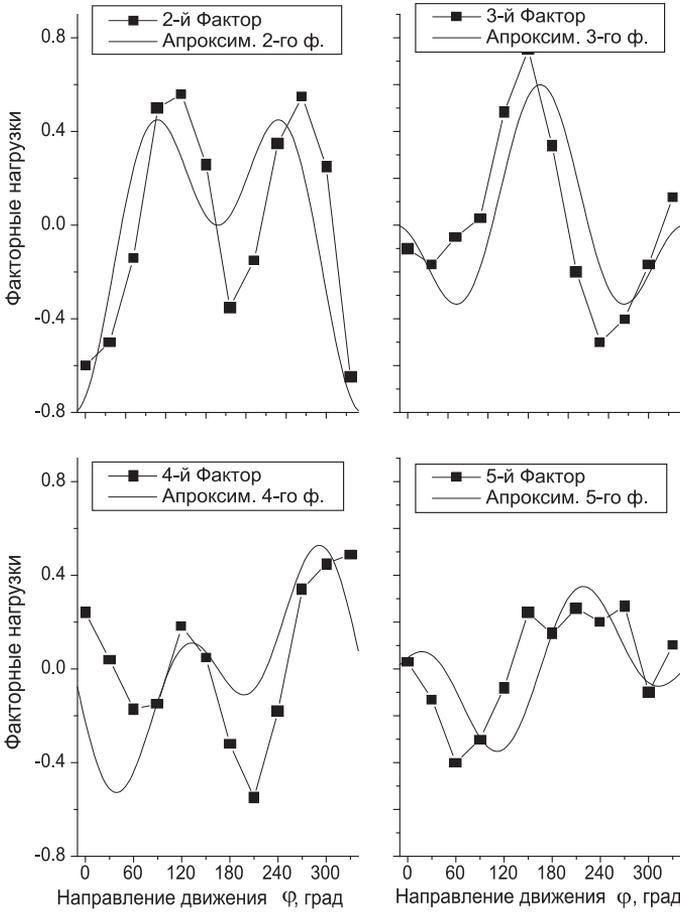


Рис. 9. Зависимость величин четырех факторных нагрузок от направления φ движения светлой полосы в РП нейронов зоны Clare-Bishop

Заполненными квадратами помечены зависимости величин факторных нагрузок от направления движения светлой полосы. Нагрузки рассчитаны по реакциям нейронов на указанный стимул. Сплошная кривая представляет, с точностью до постоянного множителя, теоретически предсказанные функции

зависимости имеют вид:

$$\begin{aligned}
 x_1(\varphi) &= k\varphi + \varphi_0, \quad k = -0,00053 \pm 0,00034, \quad \varphi_0 = 0,758 \pm 0,066; \\
 x_2(\varphi) &= A \cdot (\cos 2(\varphi + \varphi_1) + \cos(\varphi + \varphi_1)), \quad A = -0,4, \quad \varphi_1 = 15^\circ; \\
 x_3(\varphi) &= B \cdot (\cos 2(\varphi + \varphi_2) - \cos(\varphi + \varphi_2)), \quad B = 0,3, \quad \varphi_2 = 15^\circ; \\
 x_4(\varphi) &= C \cdot (\sin 2(\varphi + \varphi_3) + \sin(\varphi + \varphi_3)), \quad C = -0,3, \quad \varphi_3 = 15^\circ; \\
 x_5(\varphi) &= D \cdot (\sin 2(\varphi + \varphi_4) - \sin(\varphi + \varphi_4)), \quad D = 0,2, \quad \varphi_4 = 15^\circ,
 \end{aligned} \tag{4}$$

где фазовый сдвиг $\varphi_1, \varphi_2, \varphi_3, \varphi_4 = 15^\circ$, а A, B, C и D являются константами.

Вывод этих зависимостей приведен в приложении. Итак, реакция нейронов на светлую полосу, движущуюся в направлении, перпендикулярном к ее ориентации, можно представить в виде реакций пяти нейронов. Однако реакция первого из них фактически *не зависит* ни от ориентации полосы, ни от ее направления движения — она может определять спонтанную активность нейронов. Если ПД реально существуют, то как объяснить, что дирекциональные характеристики одного и того же ПД-нейрона в ассоциативной зоне коры мозга кошки для светового пятна и светлой полосы так сильно различаются?

В приложении приведены данные, показывающие, что если нейроны совместно кодируют значение двух параметров — направление движения (φ) и ориентацию (α) светлой полосы, то эти нейроны селективны к ориентации четырехмерного вектора (пятый нейрон не учитывается, так как он определяет спонтанную активность всех нейронов) (см. экспериментальные данные в работах Pavan et al., 2013; Lüdge et al., 2014). Компонентами этого вектора являются реакции четырех ПД. Если направление движения (φ) полосы всегда было перпендикулярно к его краю, то зависимости величин компонент этого вектора (дирекциональные характеристики ПД) описываются зависимостями вида (4). Если же стимулом было светлое пятно, то дирекциональные характеристики тех же нейронов будут описываться косинусоидой и синусоидой от угла направления движения стимула. Этот теоретический вывод не противоречит экспериментальным данным (ср. рис. 8 и рис. 9).

Таким образом, нейроны ассоциативной области обладают свойствами как детекторов, чувствительных к направлению движения светового пятна, так и детекторов, обладающих ориентационной селективностью. Кроме того, эти нейроны могут осуществлять векторное суммирование сигналов, закодированных на более низких уровнях (17-е и 18-е поля) зрительной системы. Схожие свойства нейронов, селективных одновременно к ориентации и направлению движения, описаны в работе Williams, Sekuler (1984), где исследовались клетки МТ коры приматов.

Выводы

1. Факторный анализ (метод главных компонент) реакций дирекционально чувствительных корковых нейронов (поля 17, 18) показал, что можно выделить три типа нейронов со взаимно линейно независимыми дирекциональными характеристиками, которые описываются взаимно линейно независимыми функциями.

2. Два типа нейронов (из указанных выше трех) обладают дирекциональной избирательностью: зависимость их реакций от угла φ , определяющего направление движения точечного стимула, описывается косинусом и синусом от угла φ соответственно. Нейроны третьего типа не обладает

дирекциональной избирательностью и, по-видимому, отражают уровень спонтанной активности регистрируемых ДЧ-нейронов.

3. Реакцию зрительной системы на движение стимула можно представить в виде трехмерного вектора возбуждения (вектора движения), компоненты которого определяются реакциями независимых нейронов трех вышеупомянутых типов (см. вывод 1). Ориентация этого вектора определяется направлением движения стимула в РП нейрона. Другие дирекционально селективные нейроны осуществляют измерение ориентации этого вектора движения.

4. При раздражении РП дирекционально чувствительного нейрона двумя световыми равнояркими стимулами, движущимися с одинаковой скоростью, но в разных направлениях, он реагирует так, как будто в его РП имеется один результирующий стимул, движущийся в направлении средней от направлений тестового и индуцирующего стимулов.

5. При изменении яркости одного из двух представленных в РП стимулов иллюзорное результирующее направление приближается к направлению, вдоль которого движется более яркий стимул.

6. Изменение скорости движения одного из двух световых стимулов влияет на направление движения результирующего стимула. Это направление приближается к направлению движения более эффективного стимула.

7. Анализ методом главных компонент реакций ДЧ-нейронов из первичных (поля 17, 18) и ассоциативных зон зрительной коры кошки подтверждает гипотезу о векторном кодировании направления движения и ориентации светлой полосы.

8. Для простых стимулов (световых пятен) свойства всех ДЧ-нейронов первичных и ассоциативной зон одинаковы. Их реакции определяются по реакциям трех типов первичных детекторов, или базисных нейронов. Два из них обладают дирекциональной избирательностью, а третий нечувствителен к направлению движения и учитывает уровень спонтанной активности.

9. Полученные данные подтверждает гипотезу о том, что нейроны ассоциативной зрительной коры осуществляют векторное суммирование сигналов, поступающих от нижележащих отделов зрительной системы.

10. Реакции ДЧ-нейронов ассоциативной зрительной коры на движение ориентированной светлой полосы определяются реакциями четырех типов базисных нейронов.

Приложение. Обоснование проводимого анализа

Если в зрительной системе ориентация полосы $\alpha \in (0, 180^\circ)$ и направление движения стимула $\varphi \in (0, 360^\circ)$ кодируются одновременно, то значения этих величин определяют ориентацию вектора, компоненты которого, согласно векторной модели Соколова и Вайткявичюса (1989), задаются реакциями четырех типов независимых нейронов. Реакции этих нейронов

зависят как от ориентации (α) полосы, так и от направления (φ) движения. Эти нейроны могут осуществлять векторное суммирование сигналов от предетекторов ориентации и направления движения, и зависимость их реакций от указанных параметров стимула описывается следующими функциями: $\{\cos 2\alpha \pm \cos \varphi, \sin 2\alpha \pm \sin \varphi\}$. Однако в эксперименте использовались стимулы, параметры которых (φ и α) были взаимозависимы, а именно — $\varphi = \alpha \pm 90^\circ$. Учитывая это, зависимость реакций указанных нейронов от направления движения φ можно описать следующим образом:

$$\{\cos 2\varphi \pm \cos \varphi, \sin 2\varphi \pm \sin \varphi\}.$$

В случае если стимулом является световое пятно, то указанные зависимости имеют простой вид $\{\cos \varphi, \sin \varphi, 0, 0\}$, то есть их свойства совпадают со свойствами ориентационно-селективных нейронов первичной зрительной коры (Шатинскас и др., 2003).

Литература

- Кетлерис Й.Й.* Детектирование движения объектов нейронами зрительной коры кролика. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л.: Ин-т физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, 1979.
- Лоули Д., Максвелл А.* Факторный анализ как статистический метод. М.: Мир, 1967.
- Супин А. Я.* Нейронные механизмы зрительного анализа. М.: Наука, 1974.
- Соколов Е. Н., Вайткявичюс Г. Г.* Нейроинтеллект: От нейрона к нейрокомпьютеру. М.: Наука, 1989.
- Шатинскас Р. В., Рукиенас О. Б., Пуртулите А. В., Кетлерис Й.Й.* Обездвиживание глаз в нейрофизиологических исследованиях зрительной системы кошки // Физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 1985. Т. 71 (9). С. 1170–1172.
- Шатинскас Р., Стабините Д., Плескачаускас А., Станикунас Р., Швевежда А., Вайткявичюс Г., Соколов Е. Н.* Кодирование параметров движения стимула в зрительной системе кошки: I. Исследование ответов дирекционально чувствительных нейронов на движение пятна в рецептивном поле // Сенсорные системы. 2003. Т. 17 (2). С. 107–113.
- Шатинскас Р., Стабините Д., Плескачаускас А., Вайткявичюс Г.* Влияния отношения яркостей и угла между траекториями движения двух стимулов на восприятия направления движения одного из стимулов // *Psychologija*. 2001. Т. 24. С. 58–68.
- Adelson E. H., Bergen J. R.* Spatiotemporal energy models for the perception of motion // *Journal of the Optical Society of America*. 1985. Vol. 2(2). P. 284–299.
- Andrews T. J., Schluppeck D.* Ambiguity in the perception of moving stimuli is resolved in favour of the cardinal axes // *Vision research*. 2000. Vol. 40(25). P. 3485–3493.
- Barlow H. B., Hill R. M.* Selective sensitivity to direction of movement in ganglion cells of the rabbit retina // *Science*. 1963. Vol. 139(3553). P. 412–414.
- Barlow H. B., Levick W. R.* The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina // *The Journal of physiology*. 1965. Vol. 178(3). P. 477–504.
- Braddick O. J.* Low-level and high-level processes in apparent movement // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 1980. Vol. 290(1038). P. 137–151.
- Bruce V., Green P. R., Georgeson M. A.* Visual perception: Physiology, psychology, and ecology. Psychology Press, 1996.
- Burr D. C., Badcock D. R., Ross J.* Cardinal axes for radial and circular motion, revealed by summation and cortex: two functionally masking // *Vision research*. 2001. Vol. 41(4). P. 473–481.

- Burr D. C., Santoro L.* Temporal integration of optic flow, measured by contrast and coherence thresholds // *Vision research*. 2001. Vol. 41 (15). P. 1891–1899.
- Creutzfeldt O. D., Ito M.* Functional synaptic organization of primary visual cortex neurons in the cat // *Experimental Brain Research*. 1968. Vol. 6(4). P. 324–358.
- Curran W., Braddick O. J.* Speed and direction of locally-paired dot patterns // *Vision research*. 2000. Vol. 40. P. 2115–2124.
- Dreher B., Wang C., Turlejsky K. J., Djavadian R. L., Burke W.* Areas PMLS and 21a of the cat visual distinct areas // *Cerebral Cortex*. 1996. Vol. 6(4). P. 585–599.
- Frost B. J.* Moving background patterns alter directionally specific responses of pigeon tectal neurons // *Brain Research*. 1978. Vol. 151(3). P. 599–603.
- Genova B., Mateeff S., Bonnet C., Hohnsbein J.* Mechanisms of simple and choice reaction to changes in direction of visual motion // *Vision research*. 2000. Vol. 40. P. 3049–3058.
- Grossman E., Blake R.* Perception of coherent motion, biological motion and form-from-motion under dim-light conditions // *Vision Research*. 1999. Vol. 39. P. 3721–3727.
- Hammett S. T., Smith A. T.* Two temporal channels or three? A re-evaluation // *Vision research*. 1992. Vol. 32. P. 285–291.
- Johansson G.* Configuration in event perception. Uppsala: Almqvist and Wicksell, 1950.
- Johansson G.* Visual perception of biological motion and a model for its analysis // *Perception & psychophysics*. 1973. Vol. 14 (2). P. 201–211.
- Kontsevich L. L.* The nature of the inputs to cortical motion detectors // *Vision research*. 1995. Vol. 35(19). P. 2785–2793.
- Levick W. R., Oyster C. W., Takahashi E.* Rabbit lateral geniculate nucleus: sharpener of directional information // *Science*. 1969. Vol. 165 (3884). P. 712–714.
- Lüdge T., Urbanczik R., Senn W.* Modulation of orientation-selective neurons by motion: when additive, when multiplicative? // *Frontier in computational neuroscience*. 2014. Vol. 8. P. 67.
- Mandler M. B., Makous W.* A three-channel model of temporal frequency perception // *Vision research*. 1984. Vol. 24. P. 1881–1887.
- Marshak W., Sekuler R.* Mutual repulsion between moving visual targets // *Science*. 1979. Vol. 205 (4413). P. 1399–1401.
- Matthews N., Geesaman B. J., Qian N.* The dependence of motion repulsion and rivalry on the distance between moving elements // *Vision research*. 2000. Vol. 40. P. 2025–2036.
- Meese T. S., Harris M. G.* Broad direction bandwidths for complex motion mechanisms // *Vision research*. 2001. Vol. 41. P. 1901–1914.
- Neri P., Levi D.* Surround motion silences signals from same-direction motion // *Journal of neurophysiology*. 2009. Vol. 102. P. 2594–2602.
- Pavan A., Marotti R. B., Mather G.* Motion-form interactions beyond the motion integration level: Evidence for interactions between orientation and optic flow signals // *Journal of Vision*. 2013. Vol. 13(6). P. 1–13.
- Phelps R. W.* Effects of interaction of two moving lines on single unit responses in the cat's visual cortex // *Vision research*. 1974. Vol. 14. P. 1371–1375.
- Payne B. R.* (1993). Evidence for visual cortical area homologs in cat and macaque monkey // *Cerebral Cortex*. Vol. 3(1). P. 1–25.
- Pigarev I. N., Rodionova E. I.* Two visual areas located in the middle suprasylvian gyrus (cytoarchitectonic field 7) of the cat cortex // *Neuroscience*. 1998. Vol. 85. P. 717–732.
- Pleskaciauskas A., Stabinyte D., Satinskas R., Vaitkevicius H.* Neurophysiological and psychophysical investigation of the perception of movement direction // *Perception*. 1995. Vol. 24. P. 107–108.
- Qian N., Andersen R. A., Adelson E. H.* Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals. I *Psychophysics* // *Journal of Neuroscience*. 1994. Vol. 14(12). P. 7357–7366.

- Qian N., Geesaman B. J.* Motion repulsion depends on the distance between the moving elements // Investigative ophthalmology and visual science. 1995. Vol. 36 (supplement).
- Reichardt W., Poggio T.* Figure-ground discrimination by relative movement in the visual system of the fly // Biological Cybernetics. 1979. Vol. 35. P. 81–95.
- Rodieck R. W.* The first step in seeing Sunderland // Mass: sinauer Assoc, 1998.
- Ruksenas O., Satinskas R.* Sympathectomy and d-tubocurarinchloride in immobilisation of the eye in the cat // Scandinavian Journal of Laboratory Animal Science. 1996. Vol. 23(1). P. 425–430.
- Satinskas R., Stabinyte D., Pleskaciauskas A., Vaitkevicius H.* Influence of the relative velocity of two moving stimuli on detection of the movement direction by the neurons of the primary visual cortex of the cat // Biologija. 2000. Vol. 4. P. 62–66.
- Scott-Samuel N. E., Smith A. T.* No local cancellation between directionally opposed first-order and second-order motion signals // Vision research. 2000. Vol. 40. P. 3495–3500.
- Smith A. T., Curran W.* Continuity-based and discontinuity-based segmentation in transparent and spatially segregated global motion // Vision research. 2000. Vol. 40. P. 1115–1123.
- Smith A. T., Scott-Samuel N. E., Singh K. D.* Global Motion Adaptation // Vision research. 2000. Vol. 40. P. 1069–1075.
- Stabinyte D., Pleskaciauskas A., Satinskas R., Vaitkevicius H.* (1999 a). Detection of the movement direction by the cells with directional receptive fields in the primary visual cortex of the cat. 1. Influence of the angular separation between stimuli // Biologija. 1999. Vol. 2. P. 61–65.
- Stabinyte D., Pleskaciauskas A., Satinskas R., Vaitkevicius H.* (1999 b). Detection of the movement direction by the cells with directional receptive fields in the primary visual cortex of the cat. 2. Influence of the relative luminance of two moving stimuli // Biologija. 1999. Vol. 2. P. 66–69.
- Takeuchi T., DeValois K. K.* Velocity discrimination in scotopic vision // Vision research. 2000. Vol. 40. P. 2011–2024.
- Toyama K., Fujii K., Umetani K.* Functional differentiation between the anterior and posterior Clare-Bishop cortex of the cat // Experimental brain research. 1990. Vol. 81(2). P. 221–233.
- Toyama K., Kitaoji H., Umetani K.* Binocular neuronal responsiveness in Clare-Bishop cortex of Siamese cats // Experimental brain research. 1991. Vol. 86(3). P. 471–482.
- Touryan J., Lau B., Dan Y.* Isolation of Relevant Visual Features from Random Stimuli for Cortical Complex Cells // The Journal of Neuroscience. 2002. Vol. 22(24). P. 10811–10818.
- Van der Smagt M. J., Breij E. C., van de Grind W. A.* Spatial structure, contrast polarity and motion integration // Vision research. 2000. Vol. 40. P. 2037–2045.
- Van Wezel R. J., Lankheet M. J., Verstraten F. A., Maree A. F., van de Grind W. A.* Responses of complex cells in area 17 of the cat to bi-vectorial transparent motion // Vision research. 1996. Vol. 36. P. 2805–2813.
- Vanni M. P., Casanova Ch.* Surround suppression maps in the cat primary visual cortex // Frontiers in neural circuits. 2013. Vol. 7. Article 78. P. 1–13.
- Wainwright M. J.* Visual adaptation as optimal information transmission // Vision research. 1999. Vol. 39. P. 3960–3974.
- Watamaniuk S. N., Sekuler R., Williams D. R.* Direction perception in complex dynamic displays: the integration of direction information // Vision research. 1989. Vol. 29. P. 47–59.
- Watamaniuk S. N., Sekuler R.* Temporal and spatial integration in dynamic random-dot stimuli // Vision research. 1992. Vol. 32. P. 2341–2347.
- Welch L., MacLeod D. I., McKee S. P.* Motion interference: perturbing perceived direction // Vision research. 1997. Vol. 37. P. 2725–2736.
- Williams D. W., Sekuler R.* Coherent global motion perception from stochastic local motion // Vision research. 1984. Vol. 24. P. 55–62.
- Zeki S. M.* Functional organization of a visual areas located in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey // The Journal of physiology. 1974. Vol. 236. P. 549–573.

Глава III-6

Кодирование яркостных и цветовых различий в нейронных сетях первичной зрительной коры и наружного коленчатого тела кролика

Экспериментальное исследование и моделирование

В. Б. Полянский, Д. В. Евтихин, Д. Э. Алымкулов, Е. Н. Соколов

Ключевые слова: векторное кодирование, яркостные и цветовые различия, ахроматическое и цветовое сенсорное пространство нейрона, кролик, зрительная кора, латеральное коленчатое тело

Содержание

Раздел 1. Постановка проблемы и формулировка задач исследования

Раздел 2. Методы исследования

2.1. Методика проведения экспериментов

2.1.1. Подготовка животных к опыту

2.1.2. Экспериментальная установка

2.1.3. Стимулы

2.2. Способы представления и анализа данных

Раздел 3. Результаты исследования

3.1. Свойства реакций зрительной коры и НКТ на замены стимулов

3.2. Результаты анализа методом факторного анализа начальных фазических разрядов нейронов НКТ и зрительной коры кролика

3.2.1. Сенсорные пространства различения интенсивности света

3.2.2. Сенсорные пространства различения цветов разной яркости

3.3. Результаты анализа тонических разрядов нейронов НКТ и зрительной коры кролика

Раздел 4. Обсуждение результатов исследования: векторное кодирование цветовых и яркостных различий в зрительной коре и НКТ кролика

Выводы

Литература

Раздел 1. Постановка проблемы и формулировка задач исследования

История изучения цветоразличения насчитывает уже много десятилетий. За это время в деталях исследованы фотопигменты рецепторов глаза, проводящие пути и центры, рецептивные поля многочисленных нейронов различных уровней зрительного анализатора. Однако вопрос о том, каким образом кодируется информация о цвете и яркости, как реагируют нейроны на яркостные и цветовые различия в зрительном поле, образуя при этом весь спектр хроматических ощущений, остается по сей день открытым и неразрешенным. Теория векторного кодирования информации в сенсорных системах, сформулированная Е. Н. Соколовым, предлагает одно из возможных решений этой проблемы (Sokolov, 1998; Соколов, 2003, 2010).

В основе работ в рамках данной концепции лежат психофизические данные, полученные в экспериментах по категоризации цветов и ранжированию цветовых различий человеком (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989). Попытка использования вероятностей инструментальных реакций животных при условно-рефлекторных дифференцировках в качестве аналога субъективных оценок человека показала свою перспективность (Латанов и др., 1997; Полянский и др., 1998). Результатом данных работ явилось построение цветовых перцептивных пространств человека и животных, имевших четырехмерную структуру. Это позволило выдвинуть гипотезу о четырех нейронных механизмах (каналах) обработки информации, участвующих в анализе цветовой зрительной информации. Подтверждением данной гипотезы могли бы служить объективные электро- и нейрофизиологические данные. Исследованию реакций отдельных нейронов, находящихся на разных уровнях зрительного анализатора, посвящена данная работа. В качестве экспериментального животного был выбран кролик (*Oryctolagus cuniculus*). Особенности цветового зрения кролика заключаются в том, что в его сетчатке отсутствуют колбочки, чувствительные к свету длинноволновой («красной») части видимого спектра (Nuboer, Moed, 1983; Nuboer et al., 1983; Jacobs, 1993; Jacobs, Kowe, 2004). Поэтому кролик является естественным дихроматом — «протанопом», что предоставляет возможность сравнения его цветового зрения с особенностями цветового зрения человека-протанопа, у которого в сетчатке отсутствуют колбочки, чувствительные к длинноволновому свету. Кроме того, кролик является удобным объектом для исследования нейронной активности зрительной системы, поскольку в бодрствующем состоянии он способен длительное время оставаться иммобилизованным, не совершая каких-либо существенных движений (Wywicz et al., 2000).

Изучение цветоразличения кролика было начато в поведенческих опытах методом условно-рефлекторных дифференцировок в сериях с одним подкрепляемым цветом и семью дифференцировочными (Полянский и др.,

1995; Латанов и др., 1997). Используя в последовательных сериях каждый стимул в качестве подкрепляемого, а остальные — в качестве дифференцировочных, составляли матрицу смещения из вероятностей «ошибочных» реакций на дифференцировочные стимулы, предъявляемые в парах с подкрепляемым. Эти вероятности служили мерой различия между стимулами, основанной на целостной поведенческой реакции кролика. Строки матрицы рассматривались как вектор, составленный из вероятностей ответов животного на тот или иной стимул, предъявленный в паре с семью другими. На основе такой матрицы строилась матрица попарных корреляций между этими векторами, которую обрабатывали методом факторного анализа для выявления базисных осей пространства векторов, представляющих стимулы. В результате анализа удалось выявить четырехмерное пространство разноярких цветовых стимулов. Цветовые стимулы в этом пространстве представлялись векторами одинаковой длины, располагаясь на сферической поверхности. Два фактора рассматривались как цветовые, а два — как ахроматические. Такая структура цветового перцептивного пространства кролика принципиально совпадала с полученными ранее данными для животных-трихроматов (рыбы, обезьяны) и человека (Латанов и др., 1997). Отличие перцептивного пространства кролика состояло в том, что 2 фактора, рассматривавшиеся у трихроматов как красно-зеленый и сине-желтый цветооппонентные механизмы, у кролика-дихромата оказались редуцированы. Редукции подвергалась часть пространства, представляющая у трихроматов красную часть спектра. Таким образом, цветооппонентные оси были представлены полуосями, красный цвет располагался вместе с ахроматическим черным, а весь набор цветовых стимулов находился на цветовой плоскости в пределах одного квадранта между синей и зеленой полуосями. Две другие оси пространства рассматривались как ахроматические, отражающие яркостные различия между стимулами (Полянский и др., 1995).

Следующим шагом наших исследований была попытка использования в качестве меры различия между стимулами амплитуд отдельных фаз зрительных вызванных потенциалов (ЗВП), возникающих в зрительной коре кролика в ответ на мгновенную замену одного стимула на другой (Полянский и др., 2000). С этой целью кролику вживлялись стальные макроэлектроды в кость над первичной зрительной корой. В опыте кролик фиксировался в деревянном станке и помещался в экранированную камеру перед экраном цветного монитора SVGA. Использовали два набора стимулов: 8 разноярких цветовых стимулов и 8 черно-белых (различающихся только по интенсивности), сменяющих друг друга и засвечивающих всю сетчатку глаза животного. Ранний компонент N85 ЗВП кролика наблюдался всегда: как при заменах цветовых стимулов, так и при заменах стимулов, различающихся только по интенсивности. Амплитуду данного компонента использовали в качестве меры различия между стимулами, составляя матрицы

по принципу, аналогичному описанному выше для условно-рефлекторных ответов. После того как амплитуды ЗВП были составлены в матрицу 8×8 и подвергнуты факторному анализу, оказалось, что цветовое пространство кролика, реконструированное по величинам компонента N85, регистрируемого при попарных заменах цветовых стимулов, образует гиперсферу в четырехмерном евклидовом пространстве (Полянский и др., 2000). Такое цветовое пространство принципиально совпадало с пространством, выявленным ранее на основе вероятностей условных реакций (Полянский и др., 1998), отражая тем самым общий механизм векторного кодирования цвета и интенсивности. Важно также отметить, что сенсорные пространства цветовых стимулов, выявленные по данным ЗВП для кролика, принципиально совпали с пространствами человека-протаномала (Вартанов и др., 1998). Такое совпадение подтвердило общие механизмы цветовосприятия кролика-дихромата и человека с аномальным отсутствием пигмента в сетчатке.

Но всё же поведенческие данные и вызванные потенциалы — это слишком глобальные показатели деятельности мозга, зависящие от активности множества популяций нервных клеток. Предстояло проверить **гипотезу векторного кодирования** на отдельных элементах мозга — одиночных нейронах. Сначала было проведено исследование нейронов зрительной коры кролика как высшего отдела зрительного анализатора, а затем изучены нейроны релейного таламического ядра — наружного коленчатого тела (НКТ). **Основная задача работы** состояла в том, чтобы сопоставить ответы нейронов зрительной коры и НКТ на замену цветовых и черно-белых стимулов и выявить, как кодируются цветовые и яркостные различия в реакциях нервных клеток различных отделов зрительного анализатора.

Раздел 2. Методы исследования

2.1. Методика проведения экспериментов

2.1.1. Подготовка животных к опыту

В опытах на пяти европейских кроликах (*Oryctolagus cuniculus*) производилась экстраклеточная регистрация реакций нейронов первичной зрительной коры, на пяти других кроликах — запись активности нейронов наружного коленчатого тела. Кроликов оперировали под нембуталовым наркозом (40 мг/кг) и местной анестезией 2% новокаином. В черепе над зрительной корой просверливали трепанационное отверстие диаметром 5 мм (координаты центра $AP = -10$, $L = 7$), над которым с помощью акриловой пластмассы крепилась шахта микроманипулятора и заливалась смесью воска с вазелином. Для регистрации нейронов латерального коленчатого тела закреплялась аналогичная шахта с координатами центра $AP = 7,9$, $L = 4,9$ (глубина погружения электродов: $H = 4,6$). Индифферентные стальные электроды вживлялись в носовую кость. Манипулятор для введения микроэлектродов крепился в опыте к шахте на голове животного.

На время эксперимента кролика помещали в деревянный станок, его голову жестко фиксировали в головодержателе с помощью бинтов. В этом положении кролик мог спокойно находиться в течение нескольких часов, глаза его были открыты и не совершали существенных движений. Для исследования кролика помещали в экранированную камеру на расстоянии 50 см от экрана цветного монитора SVGA (фирма TVM, Тайвань). Световое раздражение было монокулярным и диффузным.

2.1.2. Экспериментальная установка

Экспериментальная установка состояла из двух синхронизированных компьютеров: один (PC-AT IBM-386) служил для подачи раздражителей, другой (Pentium-4) — для управления экспериментом и обработки экспериментальных данных. Потенциалы, отводимые с помощью вольфрамовых микроэлектродов из полушария, контралатерального раздражаемому глазу, поступали на предусилитель, усилитель и дискриминатор конструкции канд. техн. наук Ю. Б. Кузнецова, далее — на АЦП и компьютер (Pentium-4). Обработка данных включала построение растров и постстимульных гистограмм ответов нейронов в ответ на попарные замены цветовых стимулов.

2.1.3. Стимулы

В опытах использовались 8 попарно сменяющих друг друга разноярких цветовых стимулов: белый, красный, желтый, желто-зеленый, зеленый, сине-зеленый, синий, черный — всего 64 пары, включая замену идентичных стимулов («сам-на-себя»). При этом желтый, белый, желто-зеленый и зеленый цвета были уравнены по интенсивности. В других опытах также применялись 64 комбинации стимулов, но это были стимулы одного цвета (белые) различной интенсивности (8 градаций — от 4 до 19 кд/м²). Длительность каждого стимула — 1 с, каждая пара стимулов применялась в опыте 20 раз.

2.2. Способы представления и анализа данных

Исследовались нейроны с фазическим разрядом в интервале 50–90 мс от момента смены стимулов. Для каждого нейрона составлялась матрица 8×8 из среднего числа спайков/с в этом интервале, полученных при замене одного цвета на другой, или одной интенсивности света на другую, включая замену стимула «самого-на-себя». В таких матрицах спайковых разрядов каждый цвет (или его интенсивность) представлялся вектором, составленным из среднего числа спайков/с в ответе на стимулы данного цвета (или интенсивности) при его заменах на стимулы других цветов (интенсивностей). На основании этой матрицы строились матрицы попарных корреляций между векторами, представляющими стимулы. Последние обрабатывались методом факторного анализа в программе STADIA для получения координат векторов, представляющих цветовые стимулы (или интенсивности цветовых стимулов) в базисных осях пространства этих векторов.

Раздел 3. Результаты исследования

3.1. Свойства реакций зрительной коры и НКТ на замены стимулов

В зрительной коре зарегистрировано 54 нейрона, для которых удалось получить ответы на замены разнорядких цветовых стимулов. Для 16 клеток удалось зарегистрировать ответы на стимулы, различающиеся по интенсивности. В НКТ записана активность 51 нейрона, из них для всех нейронов удалось получить ответы на замены цветовых стимулов, а для 24 — также и на замены стимулов, различающиеся только по интенсивности.

Прежде всего, мы сравнили паттерны ответов нейронов зрительной коры и НКТ кролика. На рис. 1, *а* в качестве примера представлены ответы нейрона № 54 зрительной коры на смену черного стимула на белый. Наблюдается большой первичный разряд (50–90 мс от момента смены стимула), длительное торможение (90–200 мс) и длительный вторичный разряд. В то же время у нейрона № 1 НКТ (рис. 1, *б*) на смену красного стимула белым выделяется первичный разряд (50–80 мс от момента смены стимулов), второй (100–110 мс) и третий пики (130–240 мс), отделенные от второго пика узкой полосой торможения (110–130 мс).

Характерно, что в ответах нейронов зрительной коры и НКТ присутствует четкий начальный разряд (выявляемый, как правило, в диапазоне 50–90 мс от момента смены стимулов). Мы назвали его «разрядом различия», поскольку это реакция именно на различие в заменяемых стимулах: чем больше контраст между стимулами, тем больше разряд различия. Это хорошо видно на матрицах постстимульных гистограмм (ПСГ) ответов нейронов зрительной коры и НКТ на 64 пары черно-белых стимулов разной интенсивности: чем больше различие между стимулами по интенсивности, тем больше начальный разряд нейрона. При замене стимула «самого-на-себя» начальный разряд различия отсутствует. При всех заменах стимула «самого-на-себя» начальный разряд также отсутствует, что подтверждает его связь именно с межстимульными различиями.

3.2. Результаты анализа методом факторного анализа начальных физических разрядов нейронов НКТ и зрительной коры кролика

3.2.1. Сенсорные пространства различения интенсивности света

В соответствии с описанными выше данными мы использовали величину начального физического разряда нейрона (среднюю частоту спайков в диапазоне 50–90 мс) в качестве меры различия между предъявляемыми стимулами. Составлялись матрицы различия (табл. 1), в которых каждый цвет представлялся 7-компонентным вектором, составленным из среднего числа спайков/с в «разряде различия» при заменах этого стимула с семью другими. На основе такой матрицы строились матрицы попарных корреляций (табл. 2) между векторами, составляющими стимулы. Обработывая

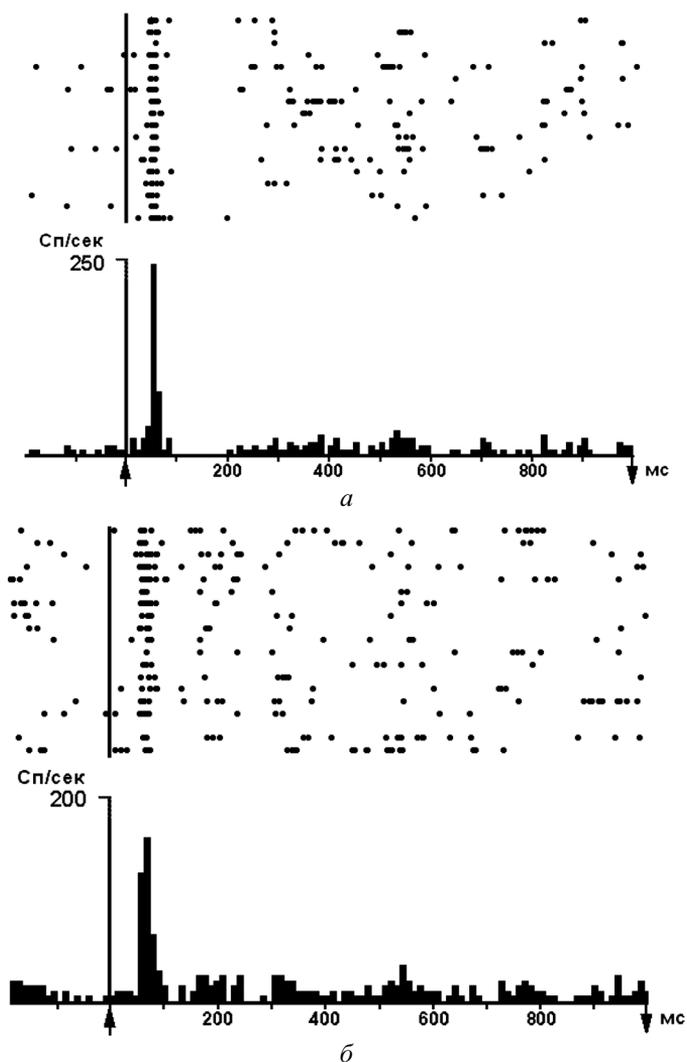


Рис. 1. Примеры оригинальных записей нейронов зрительной коры и НКТ кролика на замены цветовых стимулов

а — растр и постстимульная гистограмма (ПСГ) нейрона № 54 зрительной коры при заменах черного стимула белым; б — растр и ПСГ нейрона № 1 НКТ при заменах красного стимула белым. По оси ординат отложена средняя частота разряда нейрона (спайк/с) за 1 бин. Бин равен 10 мс. По оси абсцисс отложено время, мс. Стрелкой вверх показан момент замены стимулов, стрелкой вниз — выключение стимула

такие корреляционные матрицы методом факторного анализа, удалось построить сенсорные пространства отдельных нейронов.

Таблица 1

Матрица смещения нейрона № 22 НКТ, построенная по величинам раннего разряда (50–90 мс) в ответах на замену белых стимулов различной интенсивности

В такой матрице каждый стимул представлен вектором (строкой), составленным из частоты начального фазического разряда нейрона (спайк/с) при заменах стимула, указанного слева на стимулы, указанные сверху

Стимулы	Интенсивность стимулов, кд/м ²							
	4	6	8	10	12	13,5	15	19
4		26,7	82,5	121,2	115	148,3	158,7	165
6	8,6		40	88,3	111,7	100	128,7	123,7
8	25	10		32,5	76,7	110	103,3	131,2
10	47,5	10,5	10		16,7	47,5	83,3	126,7
12	41,4	17,5	15	20		27,5	60	88,3
13,5	42	33,6	15	10	10		16,7	80
15	81,7	50	29	36,8	10	10		53,3
19	71	85	39	24,2	15	17,5	20	

Таблица 2

Матрица попарных корреляций векторов, представляющих стимулы, построенная на основе матрицы смещения нейрона № 22 НКТ кролика (табл. 1)

Полужирным шрифтом указаны значения интенсивности белых стимулов, кд/м²

Стимулы	4	6	8	10	12	13,5	15	19
4	—							
6	0,874	—						
8	0,877	0,776	—					
10	0,786	0,507	0,73	—				
12	0,7	0,532	0,727	0,983	—			
13,5	0,274	0,074	0,395	0,726	0,748	—		
15	-0,245	-0,577	-0,429	0,319	0,381	0,603	—	
19	-0,918	-0,93	-0,806	-0,342	-0,235	0,902	0,817	—

Оказалось, что в зрительной коре для 16 нейронов из 54 исследованных (30%) сенсорное пространство оказалось двумерным и сферическим: два фактора описывают 100% дисперсии экспериментальных данных, а коэффициент вариации радиусов векторов, представляющих стимулы, — всего

2,8%. Усредненное пространство, построенное по данным всех 16 нейронов, представлено на рис. 2, а.

Видно, что стимулы, различающиеся по интенсивности, располагаются вдоль дуги полуокружности в порядке возрастания яркости. Интерпретацией такого пространства является то, что каждый стимул кодируется комбинацией возбуждений двух нейронов: яркостного и темнового, образующих равные по длине векторы возбуждения. Подобное же двумерное пространство для ответов на белые стимулы разной интенсивности было получено для 24 нейронов НКТ, которым предъявлялись матрицы черно-белых стимулов. Усредненное яркостное пространство нейронов НКТ, построенное по раннему физическому разряду, показано на рис. 3, б. Два фактора описывают 100% дисперсии данных, а коэффициент вариации радиусов составляет 6,1%.

Как можно видеть из рис. 2, представленные пространства нейронов зрительной коры и НКТ поразительно схожи. Все стимулы, во-первых, находятся в пределах полуокружности и, во-вторых, располагаются в порядке увеличения интенсивности. Оси такого пространства интерпретируются как яркостная и темновая, отражающие влияние соответствующих механизмов, участвующих в восприятии интенсивности стимулов.

3.2.2. Сенсорные пространства различия цветов разной яркости

Из данных обработки растров и постстимульных гистограмм ответов нейронов зрительной коры и НКТ на смену разноярких цветовых стимулов следует, что только смена разных по интенсивности стимулов выражается в большом физическом разряде различия. В то же время замены уравненных по интенсивности цветов, таких как зеленый на белый, желтый на зеленый, желто-зеленый на белый, либо проявляются небольшим ранним ответом, либо его не видно вообще. Это свидетельствует о том, что начальный разряд этих нейронов связан лишь с различиями цветовых стимулов по интенсивности, но не по спектральному составу.

Построение сенсорных пространств на основе физического начального разряда этих нейронов выявило их двумерную структуру. Всего в зрительной коре такое двумерное пространство при предъявлении цветовых стимулов выявлено для 16 нейронов из 54 (30%). Суммировав данные по всем этим 16 нейронам зрительной коры, мы построили усредненное ахроматическое пространство цветовых стимулов (рис. 3, а). Среди нейронов НКТ у 44 нейронов из 51, которым предъявляли набор цветовых стимулов, выявлена двумерная структура цветового пространства, то есть физический разряд 86% нейронов НКТ содержал информацию лишь о яркостном различии между предъявляемыми цветами. Усреднив данные по 44 нейронам НКТ, мы построили их двумерное пространство (рис. 3, б).

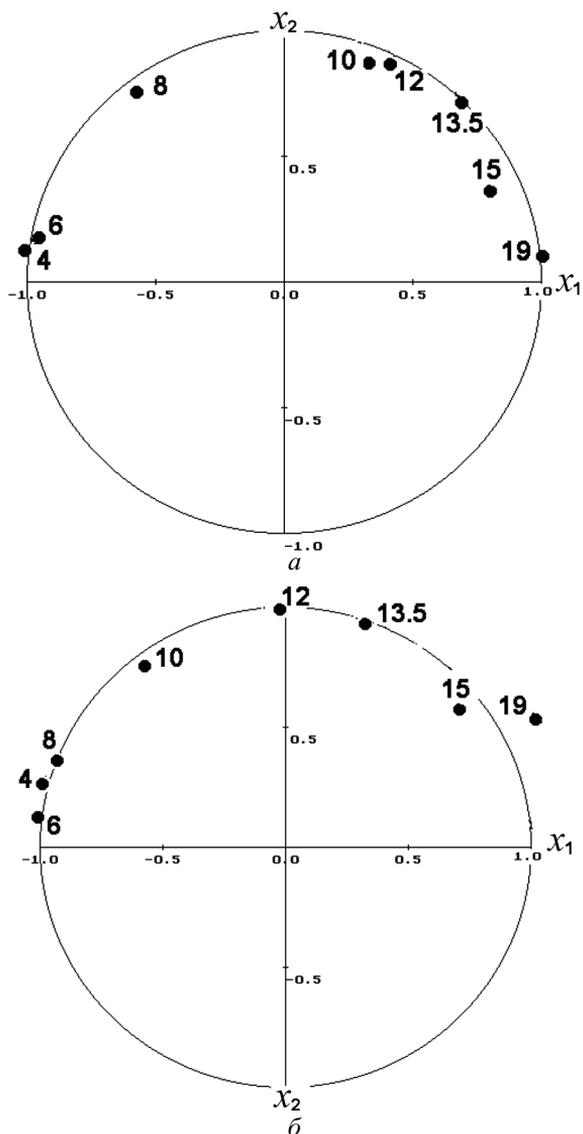


Рис. 2. Двумерные ахроматические пространства, реконструированные по величинам физических разрядов нейронов на замены черно-белых стимулов разной интенсивности

a — усредненные данные для 16 нейронов зрительной коры; *b* — усредненные данные для 24 нейронов наружного колленчатого тела кролика. Точками обозначены концы векторов, представляющих стимулы, а цифрами рядом — яркость стимулов, кд/м^2

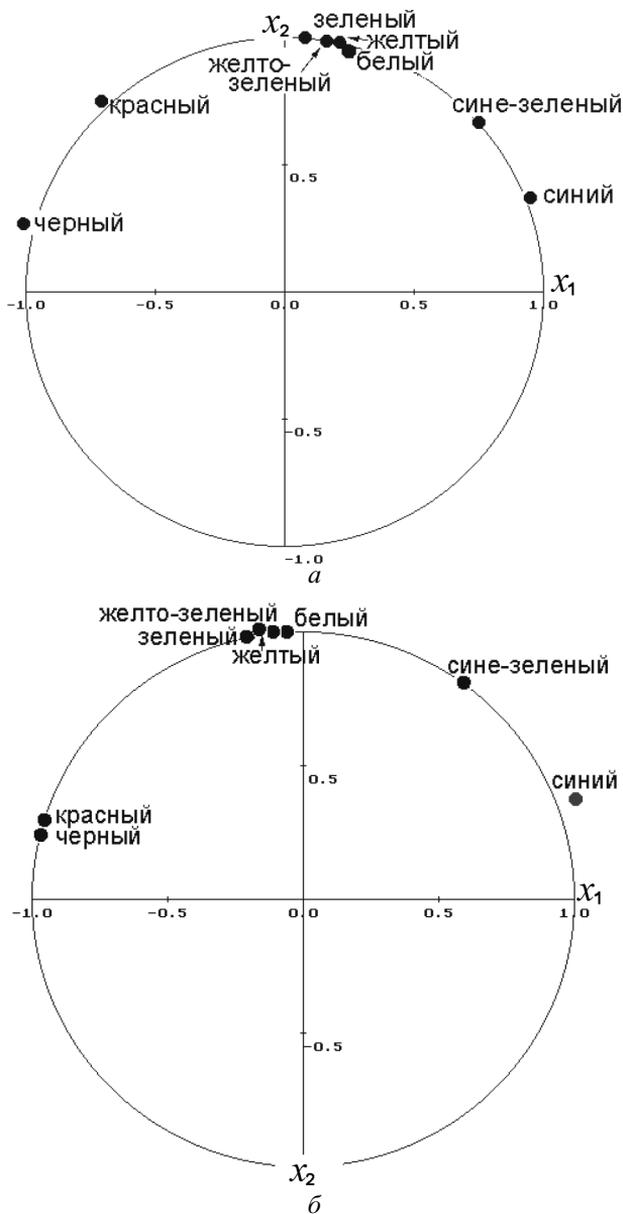


Рис. 3. Двумерные пространства, реконструированные по величинам физических разрядов нейронов на попарные замены цветовых стимулов разной интенсивности

a — усредненные данные для 16 нейронов зрительной коры; b — усредненные для 44 нейронов наружного колленчатого тела кролика. Точками обозначены концы векторов, представляющих стимулы. Цвет стимула указан рядом

Эти усредненные пространства для нейронов зрительной коры и НКТ при замене разноярких цветов также весьма схожи — как и при заменах черно-белых стимулов разной интенсивности. Как и в случае с черно-белыми стимулами (рис. 2), все цвета на рис. 3 располагаются в пределах полуокружности в порядке возрастания их интенсивности. Слева находятся темные стимулы (черный, красный), в середине — группа уравненных по яркости стимулов (белый, зеленый, желтый, желто-зеленый), справа — наиболее яркие (сине-зеленый и синий). Такое сходство пространств позволяет интерпретировать оси как ахроматические (яркостную и темновую), аналогично тому, как это сделано для рис. 2. Следовательно, эти группы нейронов реагируют только на различия в интенсивности стимулов, но не на различия в цветовом тоне. Что же касается процентного соотношения этих нейронов в двух отделах зрительного анализатора, то в НКТ этот процент оказался почти в три раза больше (86%), чем в зрительной коре (30%).

В ходе наших опытов (как в зрительной коре, так и в НКТ) встречались нейроны, для которых пространство, построенное на основе раннего фазического разряда, имело большую размерность — выделено 4 значимых фактора. В ответ на смену желтых, белых, желто-зеленых и зеленых цветов на контрастные с ними красный, черный, синий и сине-зеленый цвета возникают большие первичные разряды различия. Разряд различия здесь очень мощный при заменах красного, черного на синий и сине-зеленый стимулы. Но и в остальных случаях (например, при замене белого на желтый или зеленого на желто-зеленый) ранний ответ, хотя и небольшой, но присутствует, при том, что эти цвета уравнены по интенсивности. При заменах идентичных стимулов фазические разряды отсутствуют. Следовательно, можно думать, что в раннем разряде этих клеток отражаются различия в спектральном составе стимулов. Таких клеток в НКТ было найдено 7 (из 51 исследованного), или 14%. В зрительной коре 12 нейронов из 54 (22%) обнаружили способность реагировать на цветовые различия.

На рис. 4 и 5 приведены усредненные цветовые пространства этих групп клеток для зрительной коры и НКТ соответственно.

Два фактора такого пространства (x_1 и x_2) формируют цветовую плоскость (рис. 4, *a* и рис. 5, *a*). На цветовой плоскости в центре проекции находятся красный и черный цвета. Белый, желтый, желто-зеленый, зеленый сгруппированы на одном конце оси x_1 , а синий и сине-зеленый цвета — на конце оси x_2 . Такое расположение стимулов позволяет рассмотреть данную плоскость как образованную двумя усеченными осями — красно-зеленой и сине-желтой, характерными для животных-трихроматов и человека (Измайлов и др., 1989; Латанов и др., 1997). Стимулы на плоскости, образованной факторами x_3 и x_4 (рис. 4, *б* и 5, *б*), располагаются таким образом, что ахроматические (черный и красный) имеют наибольшие координаты.



Рис. 4. Проекция цветовой четырехмерного пространства, реконструированного по ранним фазическим разрядам 12 нейронов зрительной коры, на плоскости выделенных факторов

a — проекция на цветовую плоскость, образованную факторами x_1 и x_2 ; *б* — проекция на ахроматическую плоскость, образованную факторами x_3 и x_4 ; *в* — проекция на комбинированную плоскость, образованную цветовыми и ахроматическими факторами. Точки соответствуют концам векторов, представляющих цветовые стимулы

Цветовые стимулы группируются около центра проекции так, что у хроматических стимулов, имеющих наибольшие координаты по осям x_1 и x_2 (синий и зеленый), наблюдаются минимальные значения координат по факторам x_3 и x_4 . Такое расположение стимулов позволяет интерпретировать эту плоскость и образующие ее факторы (оси) как отражающие воздействие ахроматических механизмов, участвующих в различении цветовых стимулов. На рис. 4, *в* и 5, *в* приводится проекция четырехмерного цветового пространства нейронов зрительной коры и НКТ на комбинированную плоскость, образованную выделенными цветовыми (x_1, x_2) и ахроматическими (x_3, x_4) факторами. Такая проекция может интерпретироваться как отражающая насыщенность цветовых стимулов. Стимулы располагаются в пределах одного квадранта в порядке от наиболее насыщенных для кролика желтого и синего до наименее насыщенных — черного и красного цветов.

Таким образом, в фазическом разряде части нейронов зрительной коры и НКТ кролика содержится информация не только о хроматических различиях между цветами, но и о различиях между ними по интенсивности.

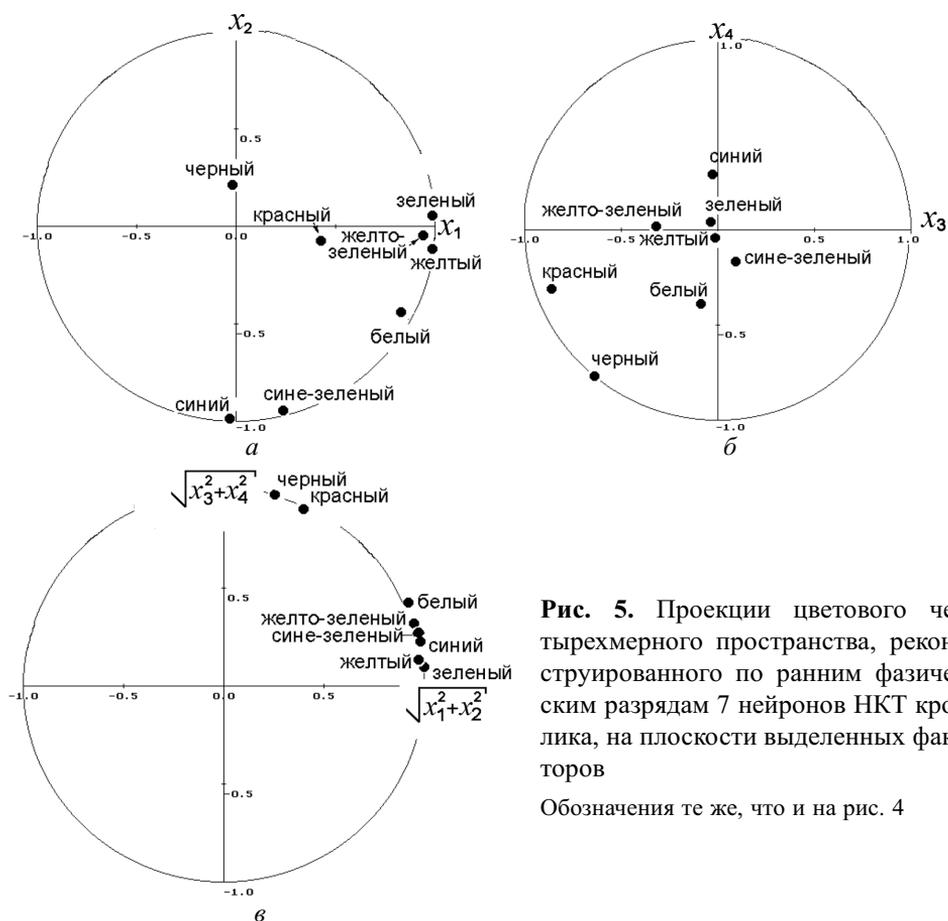


Рис. 5. Проекция цветового четырехмерного пространства, реконструированного по ранним фазическим разрядам 7 нейронов НКТ кролика, на плоскости выделенных факторов
 Обозначения те же, что и на рис. 4

Анализ начального фазического разряда нейронов зрительной коры и НКТ позволяет выделить два типа нейронов: ахроматические, реагирующие на изменение интенсивности и образующие двумерное пространство, и хроматические, реагирующие на смену как цветового тона, так и интенсивности предъявляемых стимулов и образующие четырехмерное сферическое цветовое пространство.

3.3. Результаты анализа тонических разрядов нейронов НКТ и зрительной коры кролика

Далее мы исследовали тонический разряд нейронов, который в рамках нашей парадигмы предъявления сменяющихся друг друга стимулов в чистом виде проявлялся при заменах идентичных стимулов (то есть заменах стимула «сам-на-себя»). Согласно гипотезе векторного кодирования (Соколов, 2003, 2010; Полянский и др., 2005) предполагается, что тонический разряд нейронов зрительной коры является отражением детектирующих свойств данной клетки, то есть клетка отвечает резким возрастанием (или

торможением) тонического ответа на определенную интенсивность стимула или является селективной к определенному цветовому тону. Что же касается нейронов НКТ, то здесь тонический разряд, возможно, отражает их роль как нейронов-преддетекторов для детекторов интенсивности и цвета зрительной коры.

Сначала рассмотрим тонические разряды клеток зрительной коры и, прежде всего, на черно-белые стимулы разной интенсивности. На рис. 6 показаны примеры селективных нейронов, избирательно чувствительных к определенным значениям интенсивности. Присутствуют нейроны, реагирующие избирательно на различные интенсивности возрастанием тонического ответа (рис. 6, *a–в*). Частота тонического спайкового разряда таких нейронов при реакциях на определенный стимул статистически значимо отличается от реакций на стимулы остальных значений интенсивности, в то время как реакции на последние неотличимы друг от друга. Сравнение проводилось по критерию Вилкоксона. В меньшем количестве присутствуют нейроны, реагирующие избирательно на определенную интенсивность стимула торможением тонического ответа (рис. 6, *г*).

Изучение тонических ответов нейронов зрительной коры на предъявление цветовых стимулов показало, что эти клетки могут обладать избирательными реакциями и на стимулы определенного цветового тона. На рис. 7 приводятся ответы нескольких нейронов на цветовые стимулы.

На рисунках цветовые стимулы расставлены в порядке, соответствующем их интенсивности — от самых темных (черного и красного) до самых ярких (сине-зеленого и синего). При этом белый, желтый, желто-зеленый и зеленый стимулы удалось выровнять по субъективной яркости для кролика на основе зрительных вызванных потенциалов. Уравнивание стимулов проводилось при анализе величины компонентов N85 и P130 ЗВП кролика с попарной заменой стимулов разного цвета, один из которых (референтный) был фиксированной яркости, а яркость другого (тестового) варьировала в широких пределах. Величина указанных компонентов коррелировала с яркостными различиями между стимулами. В случае равной яркости между тестовым и референтным стимулами амплитуда компонента была минимальной (Полянский и др., 1999). Такое же расположение стимулов по яркости предсказано сферической моделью на основе анализа физических реакций яркостных нейронов зрительной коры и НКТ, описанных выше (рис. 3). Из рис. 7 видно, что часть нейронов избирательно выделяет отдельные цвета увеличением тонического ответа. Статистически значимое увеличение ответа на один из 4 равноярких стимулов (например, желтый) служит убедительным доказательством селективности нейрона по цвету (рис. 7, *в*). Как и в случае избирательных ответов по интенсивности, в случае реакций на цвет большинство нейронов реагирует статистически значимым увеличением частоты спайкового ответа, однако часть нейронов может

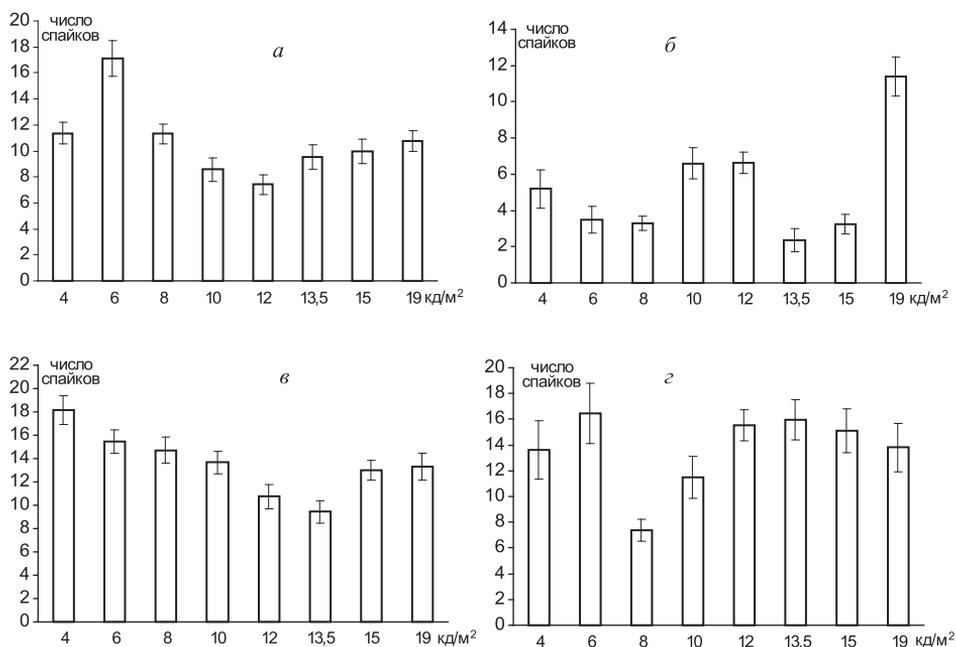


Рис. 6. Примеры реакций селективных детекторов интенсивности зрительной коры, проявляющихся в тоническом разряде нейронов

Реакции нейрона № 66 (а), нейрона № 82 (б), нейрона № 91 (в) и нейрона № 83 (з). На гистограммах по оси ординат отложено среднее число спайков нейронов в диапазоне 0–1000 мс при заменах идентичных стимулов («сам-на-себя») с указанием ошибки среднего. Интенсивность стимулов в кд/м² указана под соответствующими столбцами гистограммы. Нейроны-детекторы селективно реагируют на определенную интенсивность света или увеличением (а–в) спайкового разряда, или же, наоборот, торможением тонической активности (з)

выделять стимулы определенного цвета и торможением тонического разряда (рис. 7, з).

Нейроны НКТ не обладали селективной избирательностью к интенсивности света. Вместо этого тонический ответ этих клеток проявлял градуальные реакции в зависимости от изменения интенсивности стимулов. Из 24 нейронов, для которых предъявлялись матрицы с заменами черно-белых стимулов, для 15 нейронов удалось показать подобные изменения тонического ответа. При этом было выявлено два типа нейронов — с монотонно возрастающими и монотонно убывающими ответами при возрастании яркости стимула. Примеры таких градуальных изменений у нейронов НКТ приведены на рис. 8. На рис. 9 приведены графики, суммированные для двух групп клеток — с линейным возрастанием и линейным убыванием. Данный график хорошо укладывается в схему, характеризующую эти клетки как преддетекторы яркости и темноты для селективных детекторов интенсивности зрительной коры.

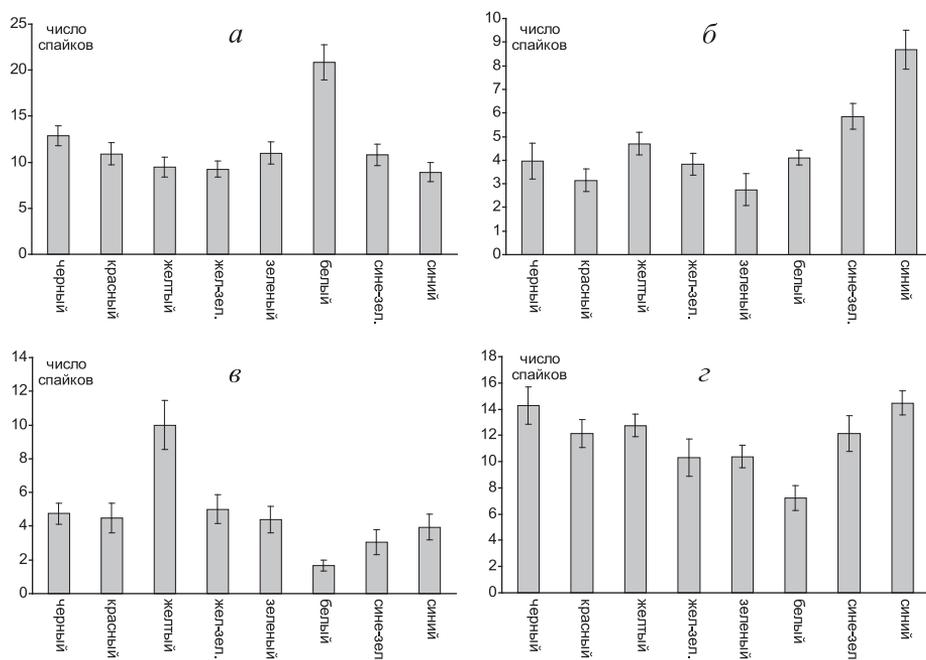


Рис. 7. Примеры реакций селективных цветовых детекторов зрительной коры, проявляющихся в тоническом разряде нейронов

Реакции нейронов № 73 (а), № 53 (б), № 64 (в) и № 78 (з). Цвет стимула указан под соответствующими столбцами гистограммы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 6

Реакции нейронов НКТ на предъявление цветовых стимулов показали также градуальное изменение разряда в зависимости от увеличения интенсивности стимулов. На рис. 10 представлены примеры гистограмм, отражающих возрастание или убывание тонического разряда в ответ на изменение яркости цветовых стимулов. На рисунке цвета расположены в соответствии с предсказанной сферической моделью цветового зрения значениями субъективной яркости, как это сделано для рис. 7. Линейная регрессия на гистограммах показывает, что тонический разряд нейронов изменяется монотонно и градуально.

Раздел 4. Обсуждение результатов исследования: векторное кодирование цветовых и яркостных различий в зрительной коре и НКТ кролика

Исследование нейронов зрительной коры кролика показало, что они образуют две популяции клеток — яркостных и цветовых детекторов. Яркостные детекторы при замене одного ахроматического (черно-белого) стимула другим ахроматическим стимулом отвечают ранним (50–90 мс) спайковым разрядом, за которым следует тормозная пауза и вторичный разряд нейрона (рис. 1, а). Необходимо сказать, что ответы клеток зрительной коры и НКТ

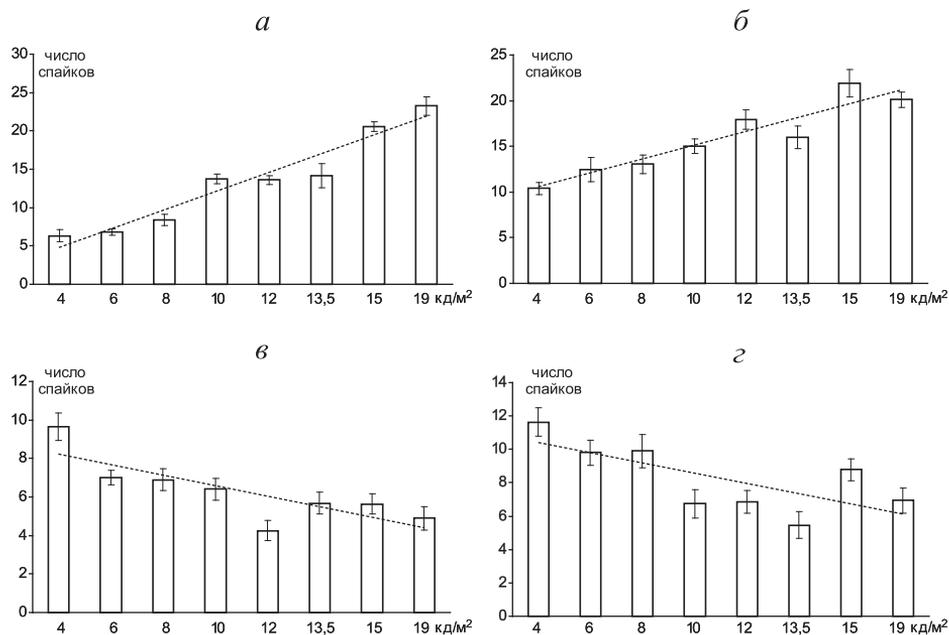


Рис. 8. Примеры градуальных реакций нейронов НКТ кролика, проявляющихся в тоническом разряде нейронов на стимулы различной интенсивности

Реакции нейронов № 14 (а), № 30 (б), № 24 (в) и № 5 (з). На гистограммах по оси ординат отложено среднее число спайков нейронов в диапазоне 0–1000 мс при заменах идентичных стимулов («сам-на-себя») с указанием ошибки среднего. Интенсивность стимулов в кд/м² указана под соответствующими столбцами гистограммы. Линия тренда (пунктиром) отражает статистически адекватную регрессионную модель. Нейроны реагируют градуально на увеличение интенсивности стимула или увеличением (А, б) спайкового разряда, или же, наоборот, торможением тонической активности (в, з)

(рис. 1, а, Б) на замену ахроматических и цветовых стимулов весьма устойчивы: ни уменьшения (привыкания) ответа, ни его увеличения (фасилитации) при повторении стимуляции не наблюдается. Особенно хорошо это заметно для начального разряда (50–90 мс от момента замены стимулов). Следовательно, эти нейроны участвуют непосредственно в передаче и обработке зрительной информации, но не в ее пластических перестройках.

Непрерывное действие определенного ахроматического стимула (проявлявшееся при заменах стимула «самого-на-себя») приводит к тоническому спайковому разряду. Начальный фазический разряд определяется не параметрами каждого из заменяемых стимулов, а степенью их различия. Матрица, составленная из числа спайков, образующих ранний спайковый разряд, при обработке методом факторного анализа обнаруживает двумерное векторное пространство, в котором каждая интенсивность ахроматического стимула представлена комбинацией возбуждения двух нейронов — яркостного и темнового. Эти комбинации возбуждений яркостного и темнового нейронов образуют векторы возбуждений, одинаковые по своей длине. Это

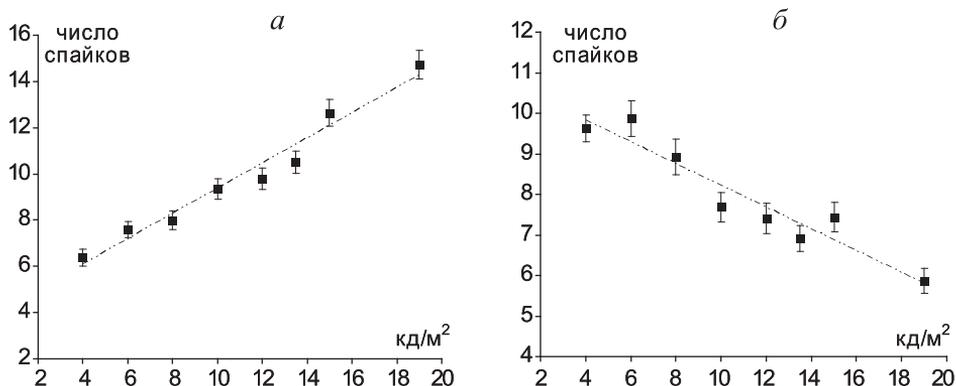


Рис. 9. Усредненные графики, отражающие градуальный характер тонических реакций нейронов НКТ кролика при предъявлении стимулов различной интенсивности

По оси абсцисс отложена интенсивность стимулов (кд/м²) по оси ординат — усредненная частота спайковых разрядов в диапазоне 0–1000 мс: *а* — усреднены реакции 5 нейронов; *б* — усреднены реакции 10 нейронов. Пунктиром указаны данные регрессионного анализа, отражающие как возрастание (*а*), так и снижение (*б*) тонической активности нейронов при увеличении яркости стимулов

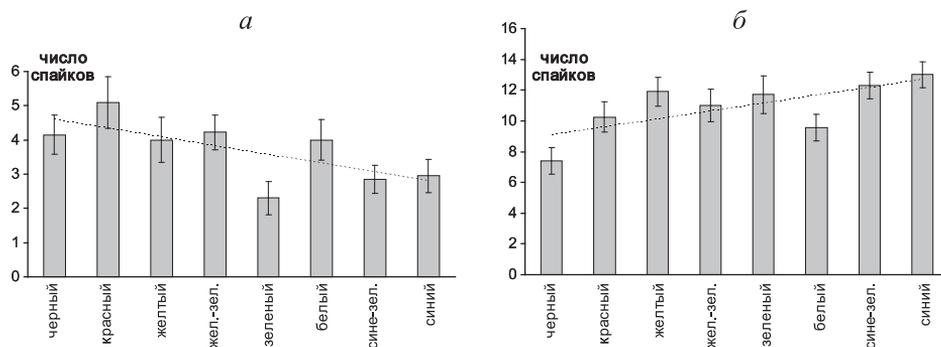


Рис. 10. Примеры градуальных тонических реакций нейронов НКТ кролика на цветовые стимулы разной яркости

Реакции нейронов № 27 (*а*) и № 29 (*б*). Нейроны реагируют градуально статистически достоверным или увеличением (*а*) спайкового разряда при увеличении интенсивности цветных стимулов, или же торможением тонической активности (*б*)

означает, что концы этих векторов лежат на дуге полуокружности (рис. 2, *а*, 3, *а*). Такая структура ахроматического пространства стимулов, различающихся только по интенсивности, может быть объяснена влиянием последовательного контраста между стимулами. В психофизических опытах на человеке (Измайлов и др., 1989) по категоризации стимулов, когда стимулы предъявлялись на экране с достаточно большими интервалами, выявлялась несколько другая структура ахроматического пространства: стимулы располагались на дуге в пределах одного квадранта, где максимально темный и максимально яркий стимулы имели наибольшие координаты по разным

осям. В случае предъявления стимулов типа «диск — кольцо» (для человека) или одновременного предъявления двух стимулов животным при выработке дифференцировок, реконструированные ахроматические пространства представляли собой полуокружность. В основе интерпретации такого расширения ахроматического пространства лежит влияние одновременно контраста при подаче стимулов парами или одного стимула на фоне другого: так, возникновение ощущения черноты, то есть когда стимул темнее выключенного экрана, возможно только при наличии контрастирующего стимула (Фомин и др., 1979; Соколов, Измайлов, 1984; Полянский и др., 1998). В данном случае при мгновенной замене стимулов наблюдается эффект последовательного контраста, который может проявляться аналогичным образом при построении сенсорного пространства на основе изменения частоты разрядов нейронов.

При замене одного цветового стимула на другой ранний разряд яркостных детекторов зависит не от цветового тона, а от яркости заменяемых цветовых стимулов. Такой вывод позволяет сделать структура пространства цветовых стимулов у этих нейронов. При обработке матрицы, составленной из ранних спайковых разрядов при заменах цветовых стимулов, обнаруживается двумерное пространство, где каждый стимул снова представлен комбинацией возбуждений яркостного и темнового нейронов, образующих постоянные по длине векторы возбуждения. Таким образом, все цветовые стимулы представлены на участке окружности в соответствии с их яркостью, а не цветом (рис. 3, а).

Другим свойством обладают цветовые детекторы зрительной коры. При замене одного цвета другим они также отвечают ранним спайковым разрядом, но теперь число спайков в начальном фазическом разряде определяется различием заменяемых стимулов не только по яркости, но и по цветовому тону. Обработка факторным анализом матриц, образованных числом спайков в раннем разряде, показала, что каждый цвет представлен комбинацией возбуждений четырех нейронов: двух ахроматических (яркостного и темнового) и двух хроматических (красно-зеленого и сине-желтого с редуцированными свойствами). Комбинации возбуждений этих нейронов образуют векторы возбуждения, равные по длине, так, что всё множество цветовых стимулов представлено точками на сферической поверхности (гиперсфере) в четырехмерном пространстве (рис. 4).

В случае когда на цветовые детекторы действуют ахроматические стимулы, матрица спайковых разрядов при замене одного ахроматического стимула на другой дает двумерное решение. Это решение определяется тем, что ахроматические стимулы действуют только на два нейрона из четырех — яркостный и темновой.

Возникает вопрос, где формируется разряд различия, который обнаруживается в ответах яркостных и цветовых детекторов зрительной

коры? Исследование электроретинограммы (ЭРГ) лягушки показало, что *b*- и *d*-волны определяются различием стимулов по яркости или цвету, образуя двумерное или четырехмерное векторное пространство (Зимачев и др., 1991). Отсюда можно заключить, что разряд различия возникает уже на уровне сетчатки, обнаруживаясь в форме *b*- и *d*-волн ЭРГ. Если этот вывод правилен, то разряд различия по яркости и цвету можно ожидать и в нейронах латерального колленчатого тела. С целью проверки этой гипотезы и было предпринято изучение реакций нейронов этого подкоркового релейного ядра на замены стимулов, различающихся исключительно по яркости, а также по цвету.

На уровне корковых детекторов яркости и цвета сходятся два потока информации: фазический сигнал различия, измеряющий степень изменения стимула и тонический сигнал, определяющий, какой именно детектор будет возбужден данным стимулом. Поскольку анализ матриц, образованных фазическим разрядом различия при замене одного стимула другим, дает либо двумерное решение (для изменений сигнала по яркости), либо четырехмерное (для изменений сигнала по цвету и светлоте), то можно заключить, что сигнал различия возникает в результате обработки тонических сигналов в параллельной сети фазических нейронов *on*- и *off*-типа. Вывод о том, что сигнал различия возникает на основе тонических сигналов, подтверждается тем, что рассчитанные сигналы различия в высокой степени положительно коррелируют с амплитудами *b*- и *d*-волн ЭРГ лягушки. Таким образом, от сетчатки следует два параллельных потока: тонический, определяющий селективные реакции детекторов, и фазический, измеряющий различия между стимулами. Чтобы поступить на детекторы зрительной коры, эти два типа сигналов должны пройти, не сливаясь, через наружное колленчатое тело. Следовательно, в НКТ следует ожидать по крайней мере два типа нейронов: ахроматические и хроматические. В них представлены фазические реакции, измеряющие различия, а также тонические реакции, которые соответствуют яркостным и темновым нейронам, выполняющим функцию преддетекторов яркости. Следовательно, в НКТ нейроны измеряют как различия, так и градуальные характеристики, соответствующие преддетекторам цвета и яркости.

Регистрация активности нейронов НКТ, предположительно, должна была выявить нейроны, образующие входы детекторов коры, что и подтвердилось в экспериментах (рис. 3, б). Действительно, были найдены две группы специализированных нейронов НКТ, одна из которых ответственна за различение интенсивностей стимулов, другая — за различение одновременно и цветовых, и яркостных различий.

Ранние ответы нейрона НКТ первой группы на черно-белые стимулы, так же как и ранние ответы нейронов зрительной коры, обнаруживают следующую закономерность: чем больше по интенсивности различие

стимулов, тем больше начальный ответ нейрона. Сенсорное пространство, реконструированное по фазическому разряду таких нейронов, является ахроматическим, двумерным (рис. 2, б), как и для соответствующей группы клеток зрительной коры (рис. 2, а). Эта группа нейронов и на цвета реагирует согласно их разнице в интенсивности. Обобщенное пространство таких нейронов является типично ахроматическим, двумерным (рис. 3, б) и очень схоже с аналогичным пространством нейронов зрительной коры (рис. 3, а).

Надо отметить, что в процентном отношении число нейронов с двумерным ахроматическим пространством в НКТ почти в три раза больше, чем в зрительной коре (86% против 30%). Возможно, это связано с цветовой специализацией нейронов зрительной коры.

Наконец, в НКТ были обнаружены нейроны с четырехмерным цветовым пространством по раннему разряду. Такие нейроны реагируют на разницу не только в интенсивности стимулов, но и на разницу в цвете. Это хорошо видно на обобщенных цветовых и ахроматических плоскостях сенсорного пространства этих нейронов НКТ (рис. 5). Структура такого пространства сходна с аналогичным усредненным пространством для нейронов зрительной коры (рис. 4). И в том, и в другом случае цветовая плоскость данного пространства имеет две оси, которые интерпретируются как красно-зеленый и сине-желтый механизмы, редуцированные у кролика вследствие дихроматичности. Цветоопponentные оси характерны для перцептивных пространств животных-трихроматов: карповых рыб, обезьян, а также человека (Латанов и др., 1997). Наличие двух независимых осей (зеленой и синей) в пространствах кролика, получаемых разными методами (Полянский и др., 1998, 2000, 2005), может свидетельствовать о том, что существующие цветоопponentные механизмы являются универсальными, а исчезновение какого-либо пигмента в сетчатке (в случае кролика — пигмента, поглощающего в длинноволновой части спектра) отражается в изменении свойств нейронов всего анализатора, но не в изменении числа каналов обработки цветовой информации. Проекция на остальные оси плоскости цветовых пространств нейронов (рис. 4, б и 5, б) также сходны. Следовательно, начальный фазический разряд как в НКТ, так и в зрительной коре несет аналогичную информацию об яркостных и цветовых различиях между стимулами. Нейронов с цветовым пространством в НКТ, по нашим данным, меньше, чем в зрительной коре (14% против 22%). Если учесть, что колбочек в сетчатке кролика насчитывается всего 8% (Nuboer, Moed, 1983), то можно предположить, что количество нейронов, обрабатывающих информацию о цвете, в последовательно расположенных звеньях зрительного анализатора — от сетчатки к коре — постепенно увеличивается.

Но паттерны ответов нейронов на замену стимулов состоят не только из начального разряда. Существенной частью ответа является тонический

разряд. Если в зрительной коре тонический разряд нейронов с ахроматическим пространством имеет максимум разряда на ту или иную интенсивность черно-белых стимулов (рис. 6), то для нейронов НКТ можно выделить группы клеток с линейным возрастанием и с линейным падением тонического разряда с ростом интенсивности ахроматических стимулов (рис. 9). Предполагается, что подобные клетки НКТ являются предетекторами к нейронам-детекторам зрительной коры. Мы установили, что для корковых нейронов существуют максимумы тонического разряда на разные интенсивности стимулов. Это может свидетельствовать в пользу гипотезы детектирования разными нейронами зрительной коры кролика интенсивностей стимула.

В случае ответов на замену цветовых стимулов нейроны НКТ тоже делятся на две группы, селективные в отношении возрастания и падения разряда в зависимости от интенсивности стимулов, а не их спектрального состава (рис. 10).

Суммируя, следует констатировать, что как в зрительной коре, так и в НКТ удалось обнаружить две группы нейронов. Одна специализирована на анализе яркостного контраста между предъявляемыми стимулами, а другая — на анализе и цветового, и яркостного контраста. В последнем случае пространства, реконструируемые на основе фазических разрядов различия нейронов, являются четырехмерными. Как двумерные, так и четырехмерные пространства, построенные на основе фазических разрядов клеток зрительной коры и НКТ, изоморфны. Сенсорные пространства, реконструированные по ранним ответам нейронов, оказались сходными с пространствами, полученными другими методами: условно-рефлекторными дифференцировками (Полянский и др., 1995, 1998) и макроэлектрофизиологическим — путем анализа компонента N85 ЗВП зрительной коры (Полянский и др., 2000). У нейронов зрительной коры и НКТ ключевыми являются два разряда: ранний (50–90 мс) и поздний (тонический). Ранний служит для различения цветового или яркостного контраста при замене стимулов, а поздний тонический разряд, возможно, необходим для детектирования того или иного цвета или интенсивности стимула.

Таким образом, в опытах на бодрствующем кролике показано, что вычисление цветовых и яркостных различий нейронами НКТ и коры производится на основе принципов векторного кодирования (Соколов, 2003). При этом анализ яркостных различий представляется в сенсорном пространстве не одной осью яркости, а двумя осями, обусловленными активностью двух типов нейронов — яркостных и темновых. Это требует уточнения воззрений нейрофизиологов, представляющих цветовое перцептивное пространство как трехмерное (Lennie et al., 1990; Rabin et al., 1994; Chichilnicky, Wandell, 1999; Gegenfurtner, Kiper, 2003; MacLeod, 2003). Здесь надо признать, что для описания цветоразличия наиболее подходит

четырёхмерное пространство, где комбинации реакций красно-зеленых, сине-желтых, яркостных и темновых преддетекторов представлены равными по модулю векторами возбуждения (Sokolov, 1998; Соколов, 2003).

Выводы

1. В зрительной коре и НКТ кролика обнаружены две группы нейронов. Одна группа клеток настроена на различение интенсивностей стимулов, другая — на различение как интенсивностей, так и цветового тона стимула. На основе фазических реакций нейронов первой группы удается реконструировать двумерное ахроматическое пространство, реакции нейронов второй группы выявляют четырехмерное пространство с двумя цветовыми и двумя ахроматическими осями.

2. Сенсорные пространства нейронов НКТ и зрительной коры являются изоморфными и принципиально совпадают с пространствами, построенными по электрофизиологическим данным (регистрация корковых зрительных вызванных потенциалов), а также на основе вероятностей ответов животных при условно-рефлекторных дифференцировках. Такое совпадение свидетельствует в пользу гипотезы векторного кодирования информации в мозге.

3. Начальный фазический разряд ответа нейронов зрительной коры и НКТ максимально выражен в условиях яркостного или цветового контраста между предъявляемыми стимулами.

4. Тонический ответ нейрона зрительной коры характеризуется избирательностью ответа на определенную интенсивность стимула или цвет и, видимо, связан с детектированием данных свойств предъявляемого стимула. Тонический разряд нейронов НКТ обнаруживает градуальные изменения при увеличении интенсивности стимулов и может отражать свойства этих клеток как преддетекторов по отношению к селективным детекторам зрительной коры.

Литература

- Вартанов А. В., Полянский В. Б., Соколов Е. Н., Евтихин Д. В.* Особенности цветового перцептивного пространства протоаномалов // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1998. Т. 48 (5). С. 788–796.
- Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Соколов Е. Н., Наатанен Р., Ниман Г., Измайлов Ч. А.* Дифференцировка цветовых сигналов сетчаткой лягушки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1991. Т. 41 (3). С. 518–527.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Латанов А. В., Леонова А. Ю., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н.* Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1997. Т. 47 (2). С. 308–320.

- Полянский В. Б., Рудерман Г. Л., Гаврилова В. В., Соколов Е. Н., Латанов А. В. Различение кроликом интенсивностей света и построение его ахроматического пространства // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1995. Т. 45 (5). С. 957–963.
- Полянский В. Б., Соколов Е. Н., Марченко Т. Ю., Евтихин Д. В., Рудерман Г. Л. Перцептивное цветовое пространство кролика // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1998. Т. 48 (3). С. 496–504.
- Полянский В. Б., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н. Яркостные компоненты зрительного вызванного потенциала на цветовые стимулы у кролика // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1999. Т. 49 (6). 1046–1051.
- Полянский В. Б., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н. Реконструкция перцептивного пространства яркости и цвета кролика на основе зрительных потенциалов и их сравнение с данными поведенческих опытов // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2000. Т. 50 (5). С. 843–854.
- Полянский В. Б., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н. Вычисление цветовых и яркостных различий нейронами зрительной коры кролика // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2005. Т. 55 (1). С. 60–70.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А. Цветовое зрение. М.: МГУ, 1984.
- Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УМК «Психология», 2003.
- Соколов Е. Н. Очерки по психофизиологии сознания. М.: МГУ, 2010.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г. Искусственные органы чувств. Проблемы моделирования сенсорных систем. М.: Наука, 1979.
- Chichilnicky E. J., Wandell B. A. Trichromatic opponent color classification // *Vision Research*. 1990. Vol. 39(20). P. 3444–3458.
- Gegenfurtner K.R., Kiper D. C. Color Vision // *Annual review of neuroscience*. 2003. Vol. 28. P. 183–206.
- Jacobs G.H. The distribution and nature of colour vision among the mammals // *Biological Reviews*. 1993. Vol. 68. P. 413–471.
- Jacobs G.H., Kowe M.P. Evolution of vertebrate colour vision // *Clinical and Experimental Optometry*. 2004. Vol. 87(4–5). P. 206–216.
- Lennie P., Krauskopf J., Sclar G. Chromatic mechanisms in striate cortex of macaque // *Journal of Neuroscience*. 1990. Vol. 10(2). P. 649–669.
- MacLeod D.I. New dimensions in color perception // *Trends in Cognitive Sciences*. 2003. Vol. 7(3). P. 97–99.
- Nuboer J.F.W., Moed P.J. Increment-threshold spectral sensitivity in the rabbit // *Journal of comparative physiology*. 1983. Vol. 151(3). P. 353–358.
- Nuboer J.F.W., van Nuyts W.M., Wortel J.F. Cone systems in the rabbit retina revealed by ERG-null detection // *Journal of comparative physiology*. 1983. Vol. 151(3). P. 347–352.
- Rabin J., Switkes E., Crognale M., Schneck M.E., Adams A.J. Visual evoked potentials in three-dimensional color space: correlates of spatio-chromatic processing // *Vision Research*. 1994. Vol. 34(20). P. 2657–2671.
- Sokolov E.N. Model of cognitive processes // *Advances in psychological science* / Eds. M. Saborin, T. Craik, M. Robert. 1998. Vol. 2. P. 355–379.
- Wyrwicz A.M., Chen N., Li L., Weiss C., Disterhoft J.F. fMRI of visual system activation in the conscious rabbit // *Magnetic Resonance in Medicine: An Official Journal of the International Society for Magnetic Resonance in Medicine*. 2000. Vol. 44(3). P. 474–478.

Часть IV

**Векторная психофизиология:
итоговые обобщения
и перспективные направления
исследований**

Глава IV-1
**Векторный подход к описанию когнитивных
процессов и исполнительных механизмов:
обобщенная сферическая модель механизмов
цветового зрения**

Е. Н. Соколов

Ключевые слова: сферическая парадигма, детектор, преддетектор, многомерное шкалирование, сферическая модель, перцептивное пространство, семантическое пространство, мнемическое пространство

Содержание

Раздел 1. Сферическая парадигма

Раздел 2. Цветовая гиперсфера

2.1. Перцептивное цветовое различие и субъективное цветовое пространство

2.2. Цветовой вызванный потенциал и объективное цветовое пространство

2.3. Нейронные механизмы цветовой гиперсферы

Раздел 3. Субъективные и объективные семантические цветовые различия

Раздел 4. Локальный анализатор цвета: от фоторецепторов к названию цвета

Литература

Раздел 1. Сферическая парадигма

Парадигма — это базисная концепция, в рамках которой развивается определенное научное направление. Сферическая парадигма когнитивных процессов предполагает, что образы внешних объектов и их следы в памяти могут быть представлены в формализованном виде точками на сферической поверхности в многомерном евклидовом пространстве. Это множество точек представляет в такой сферической модели множество селективных нейронов-детекторов (Фомин и др., 1979). Сферическая модель распространяется на исполнительные механизмы, обеспечивая согласование восприятия и действия (Соколов, Вайткявичус, 1989; Соколов, 2003).

Переход к сферической парадигме можно сравнить с переходом от плоской модели Земли к осознанию того, что Земля является шаром. Важнейшей задачей психофизики становится измерение кривизны субъективного сферического пространства. Соответственно, нейронаука открывает для себя новую область — изучение нейронных механизмов сферического отображения внешней среды.

Согласно сферической модели внешние объекты кодируются комбинациями возбуждений нейронов-преддетекторов, образующими векторы возбуждения, равные по своей длине. Нейроны-детекторы, образующие сферическую поверхность, обладают разными комбинациями синаптических эффективностей (синаптических весов), формирующих равные по своей длине векторы синаптических контактов. При действии внешнего стимула в нейронах-преддетекторах возникает вектор возбуждения, который поступает на все нейроны-детекторы. Каждый нейрон-детектор умножает приходящие к нему возбуждения преддетекторов на соответствующие веса синаптических контактов и суммирует эти произведения. Тем самым он формально реализует операцию скалярного произведения двух векторов: вектора возбуждения преддетекторов и вектора синаптических весов данного нейрона-детектора. При равенстве по длине вектора возбуждения и векторов синаптических весов всех нейронов-преддетекторов максимальное возбуждение возникает в том нейроне-детекторе, вектор синаптических весов которого совпадает по направлению с действующим вектором возбуждения преддетекторов. Этот максимально возбужденный нейрон-детектор порождает специфическое ощущение, отображающее стимул на входе. При изменении стимула изменяется вектор возбуждения преддетекторов, и максимум возбуждения перемещается на другой нейрон-детектор. Соответственно, меняется и возникающее ощущение. Различие между стимулами измеряется расстоянием, разделяющим последовательно возбуждаемые нейроны-детекторы на гиперсферы. Это значит, что максимальное различие равно абсолютной величине разности тех векторов возбуждения, которые эти стимулы кодируют.

Система из рецепторов, преддетекторов и селективных детекторов, представляющая локальный участок внешнего пространства, образует пространственно локальный анализатор. Отдельным участкам пространства соответствуют отдельные локальные анализаторы.

Двигательные реакции осуществляются командными нейронами, на которых конвергируют преддетекторы и селективные детекторы через пластичные синапсы. В ходе обучения под влиянием подкрепления пластичные синапсы изменяют свои веса так, что они становятся равными возбуждениям преддетекторов. В результате вектор пластичных синаптических контактов становится равным вектору возбуждения преддетекторов условного раздражителя. При этом командный нейрон становится селективно настроенным на условный раздражитель.

Важной характеристикой сферической когнитивной парадигмы является измерение межстимульных различий как абсолютных значений векторных разностей. При замене одного стимула другим вектор возбуждения преддетекторов, созданный первым стимулом, вычитается из вектора возбуждения, определяемого вторым стимулом. Абсолютная величина этой векторной разности образует отдельный нейронный канал, определяющий величину субъективного различия, амплитуду вызванных потенциалов и время реакции (обнаружения) момента смены стимулов.

Комбинация возбуждений разных нейронов-детекторов фиксируется в виде следа на нейронах долговременной памяти. Этот след представлен на нейроне памяти синаптическими контактами, переходящими из пластичной фазы в стабильную фазу, характерную для долговременной памяти.

Ассоциация следов памяти с речевым символом образует механизм семантики. Смена одного речевого стимула другим порождает семантическое различие и семантический вызванный потенциал.

Замена стимулов как метод исследования открывает путь к экспериментальной проверке адекватности сферической модели. Матрицы перцептивных и семантических различий содержат информацию о векторах возбуждения преддетекторов и о векторах следов долговременной памяти соответственно. Методы многомерного шкалирования выявляют из матриц различий эти исходные векторы возбуждения. Адекватность сферической парадигмы доказывается тем, что векторы, полученные многомерным анализом из матрицы различий, равны по своей длине, образуя сферическую поверхность. В пользу положения о равенстве по длине векторов синаптических весов говорят косинусные характеристики ответов детекторов.

Предположение о том, что вектор синаптических связей командного нейрона при обучении становится равным вектору возбуждения условного раздражителя, подтверждается тем, что условный стимул вызывает в командном нейроне максимальное возбуждение, тогда как дифференцировочные стимулы активируют командный нейрон тем меньше, чем ближе

их векторы возбуждения вектору возбуждения условного. Соответственно, вероятности условных реакций тем выше, чем больше возбуждение командного нейрона. Матрица вероятностей условных реакций, полученная при переучивании, содержит в себе все данные о векторах возбуждения. При обработке матрицы вероятностей условных реакций методом многомерного шкалирования эти векторы возбуждения получают в явном виде. Равенство этих векторов по длине означает адекватность сферической парадигмы.

Таким образом, сферическую парадигму можно проверять как методами психофизики, так и путем регистрации вызванных потенциалов и методом выработки условных рефлексов. Переход к регистрации активности отдельных нейронов открывает возможность непосредственно получать данные о характеристиках предетекторов и селективных нейронов-детекторов. Это позволяет сопоставлять нейронные реакции с амплитудами соответствующих вызванных потенциалов и с результатами выработки условных рефлексов.

Сферическая модель когнитивных процессов содержит в себе ряд общих положений, накладывающих определенные ограничения на когнитивные операции. Прежде всего, при всех изменениях стимуляции данного ансамбля предетекторов восприятие остается привязанным к гиперсфере нейронов-детекторов. Выходя из определенной точки гиперсферы, к ней можно снова вернуться, продолжая изменять стимуляцию. Соответственно, при таком перемещении перцептивные различия сигнала возрастают, а затем убывают до нуля. При увеличении числа стимулов, одновременно адресованных к определенному ансамблю предетекторов, реакции суммируются, но размерность пространства, зависящая только от числа предетекторов, не увеличивается. При этом пространство не изменяет своей сферической структуры, которая связана с нормировкой характеристик нейронов-предетекторов.

Следы памяти данного ансамбля нейронов-предетекторов, также привязанные к гиперсфере, образуют пространство памяти, изоморфное перцептивному пространству. Расширение пространства памяти достигается формированием новых ансамблей предетекторов или на основе комбинаций следов памяти. Исследование таких пространств памяти открывает путь к пониманию механизмов творчества как выхода за пределы исходной гиперсферы в новую сферическую структуру памяти.

Сферическая модель когнитивных процессов включает в себя символичный уровень отображения, включая словесные обозначения. Следы долговременной памяти, связанные со словом, образуют его семантическую основу. Слова, относящиеся к общему источнику в долговременной памяти, образуют семантическое пространство в виде гиперсферы, на которой словесные обозначения размещаются в непосредственной близости от свя-

занных с ними следов памяти. Матрица субъективных семантических различий и матрица амплитуд семантических вызванных потенциалов при их обработке методом многомерного шкалирования дают совпадающие семантические пространства в виде гиперсфер, на которых одни и те же слова занимают одинаковое положение.

У разных наблюдателей в зависимости от прошлого опыта семантические пространства, — как и пространства долговременной памяти, определяющие структуру семантического пространства, — могут существенно различаться. Тем самым исследование индивидуальных семантических пространств может служить средством контроля процесса обучения. В этом случае эталоном служит семантическое пространство учителя. Примером использования семантического пространства ученика может служить контроль овладения семантикой иностранного языка. Достоинством метода построения семантического пространства является то, что он позволяет отобразить соотношение разных по семантике слов, образующих систему усваиваемых понятий.

Раздел 2. Цветовая гиперсфера

2.1. Перцептивное цветовое различие и субъективное цветовое пространство

Проверка положений, вытекающих из сферической модели когнитивных процессов, начинается с изучения восприятия цвета, а именно — с психофизического измерения цветовых различий. С этой целью наблюдателю предъявляются последовательно два цветовых стимула с предложением оценить их цветовое различие и выразить его в баллах от нуля (при тождестве цветовых стимулов) до девяти (при максимальном цветовом различии). При многократном попарном сравнении 15 разных по цвету стимулов балльные оценки усреднялись, и из них составлялась матрица (15×15) попарных балльных оценок. Полученная матрица обрабатывалась методом многомерного шкалирования с целью получения базисных векторов этой матрицы. Таких базисных векторов (главных компонент) оказалось только четыре. Они соответствовали возбуждениям четырех типов нейронов наружного коленчатого тела: красно-зеленых, сине-желтых, яркостных и темновых. Четырехмерные векторы, представляющие в пространстве отдельные цвета, являлись различными комбинациями вкладов этих базисных векторов возбуждения (рис. 1–4).

Таким образом, все использованные в опыте цвета можно было представить точками в четырехмерном евклидовом пространстве. Но эти цветовые точки не были разбросаны в четырехмерном пространстве случайным образом, а образовали тонкий сферический слой. Это обнаружилось при нахождении центра полученной конфигурации цветовых точек. Оказалось, что расстояния от центра конфигурации до каждой цветовой точки близки

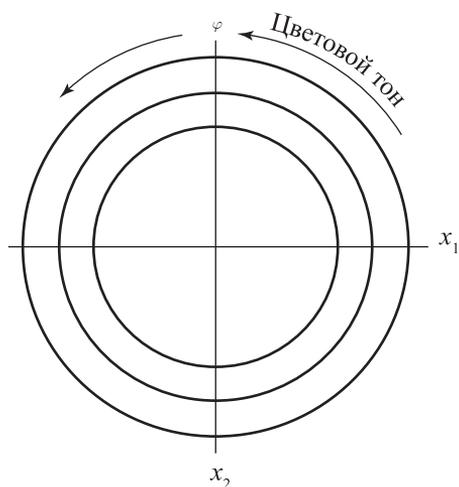


Рис. 1. Проекция цветовой гиперсферы на плоскость x_1x_2 при $\beta = \pi/2$

В центре проекции лежат белый (Wh), серый (Gr) и черный (Bl) ахроматические цвета, у которых $x_1 = x_2 = 0$. На концентрических окружностях лежат цвета возрастающей насыщенности по мере приближения к окружности, где размещаются предельно насыщенные цвета $x_1^2 + x_2^2 = 1$

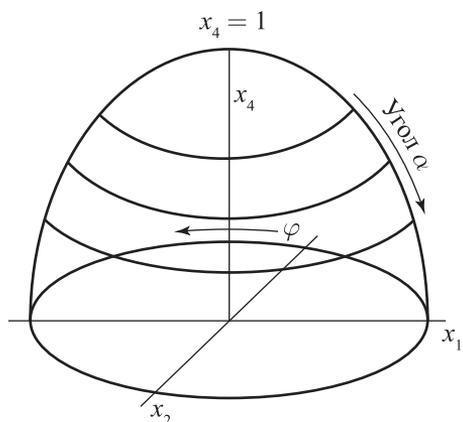


Рис. 2. Проекция цветовой гиперсферы на подпространство, образованное осями x_1, x_2 и x_4

При отсутствии сигнала на входе максимально возбужден темновой нейрон (угол $\alpha = \pi/2$). При этом $x_1 = x_2 = 0$. По мере усиления сигнала на входе возбуждение темнового нейрона снижается, а координаты x_1 и x_2 возрастают, достигая максимума при $x_1^2 + x_2^2 = 1$ (угол $\alpha = 0^\circ$)

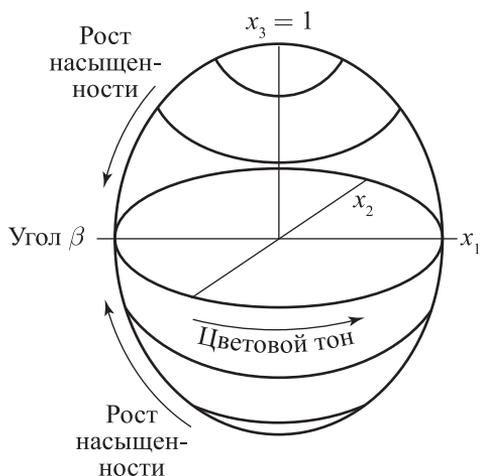


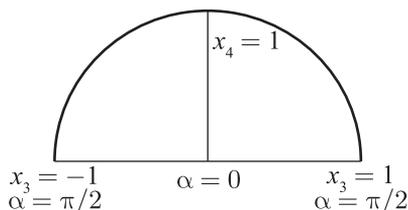
Рис. 3. Проекция цветовой гиперсферы на подпространство, образованное осями x_1, x_2 и x_3

При $\beta = 0, x_1 = x_2 = 0$ координата $x_3 = 1$, что соответствует белому цвету. Степень насыщенности растет при $\beta \rightarrow \pi/2$ и убывает при $\beta \rightarrow \pi$

Рис. 4. Проекция цветовой гиперсферы на плоскость, образованную осями x_3 и x_4

$$x_3 = \cos \beta \cdot \sin \alpha, \quad x_4 = \cos \alpha.$$

При $\beta = 0$: $x_3 = \cos 0 \cdot \sin \alpha = \sin \alpha$. При $\beta = \pi$: $x_3 = \cos \pi \cdot \sin \alpha = -\sin \alpha$. При $\alpha = 0$ координата $x_4 = 1$ достигает максимума $x_1 = x_2 = x_3 = 0$. При $\alpha = \pi/2$: $\beta = 0$ координата яркости $x_3 = 1$. При $\alpha = \pi/2$: $\beta = \pi$ координата $x_3 = -1$. Всё множество ахроматических цветов лежит на полуокружности от яркого ($x_3 = 1$) до контрастного черного ($x_3 = -1$). Подробное описание см. в тексте



постоянной величине. Другими словами, конфигурация расположения цветowych точек близко соответствовала сферической поверхности, локализованной в четырехмерном евклидовом пространстве. Располагая базисные оси в соответствии со спектральными характеристиками нейронов наружного коленчатого тела приматов, удалось получить однозначное решение задачи о декартовых координатах отдельных цветowych точек. Каждый цвет занимал строго постоянное место на поверхности цветовой гиперсферы. Анализ найденных методом многомерного шкалирования декартовых координат цветowych точек позволил проверить вытекающие из сферической модели положения о том, что цветовой разнице равно абсолютной величине векторной разности. Для этого были рассчитаны разности цветowych векторов, а их абсолютные значения сопоставлены с исходными балльными оценками цветowych различий. Высокая положительная корреляция этих величин свидетельствовала о том, что в основе балльных оценок цветowych различий лежит сравнение векторов возбуждения, кодирующих цвета, между которыми устанавливается цветовой разнице. Четырехмерное цветовой пространство не изменяло размерности при увеличении числа сравниваемых цветов и при переходе от монохроматических цветов к цветowym смесям.

Удобным методом построения цветowego пространства, обеспечивающим значительное сокращение времени, затрачиваемого на эксперимент, служит использование цветowych названий. Обычно используется шесть цветowych названий: красный, зеленый, желтый, синий, белый и черный. Из этих названий составляются сложные цветовой названия, в которых вклад каждого цвета определяется местом в сложном названии. Так, если доминирует один цвет (например, красный), то в названии используется только название «красный» и ему приписывается вес 6 единиц. Если к красному цвету присоединяется «белый», то используется двойное название «красно-белый» или «бело-красный». При этом первому названию цвета в сложном названии приписывается вес 4, а второму — вес 2. Если используется сложное название, состоящее из трех слов, например «красно-желто-белый», то первому слову приписывается вес 3, второму — 2 и третьему — 1.

В ходе многократных применений цветового стимула рассчитывается средний вес каждого цветового названия для каждого цветового стимула и формируется вектор весов разных цветовых названий. Таким образом, каждому цветовому стимулу ставится в соответствие свой вектор весов цветовых названий. При этом попарное сравнение цветовых стимулов заменяется операцией их называния. Затем находятся разности векторов весов цветовых названий, и из них составляется матрица цветовых различий, которая обрабатывается методом многомерного шкалирования. Полученное таким образом цветовое пространство совпадает с цветовым пространством, полученным из матрицы попарных цветовых различий, образуя цветовую гиперсферу в четырехмерном пространстве.

Результаты описанных выше исследований показали, что (Izmailov, Sokolov, 1991):

1. Цветовые стимулы размещаются на гиперсфере в четырехмерном евклидовом пространстве.
2. Цветовые различия определяются абсолютными значениями разности тех векторов возбуждения, которые эти цвета кодируют.
3. Характеристики базисных векторов цветового пространства совпадают с характеристиками нейронов наружного колленчатого тела приматов.

2.2. Цветовой вызванный потенциал и объективное цветовое пространство

Вызванный потенциал представляет собой электрический ответ мозга на действующий стимул. Обычно вызванный потенциал получают, заменяя темный экран монитора тест-стимулом. С целью прямого сопоставления субъективных цветовых различий с амплитудой вызванного потенциала была применена методика цветовых замен, когда один цвет мгновенно заменялся другим цветом. В том случае, если заменяемые цвета были одинаковы, цветовой вызванный потенциал не возникал. С увеличением цветового различия амплитуда цветового вызванного потенциала монотонно возрастала, достигая насыщения при максимальном цветовом различии. Использование 15 разных цветовых стимулов позволило при их попарной замене получить матрицу амплитуд цветовых вызванных потенциалов, которая тесно положительно коррелировала с матрицей балльных субъективных оценок цветовых различий. Компонент цветового вызванного потенциала, возникающий у человека с латентностью 87 мс (N87), передает информацию не о действующем стимуле, а о цветовом различии. Чем больше цветовое различие, тем больше амплитуда этого компонента вызванного потенциала независимо от того, какие цвета сменяли друг друга. Многомерное шкалирование матрицы амплитуд цветовых вызванных потенциалов на попарные замены цветовых стимулов обнаружило четырехмерное цветовое пространство, как это можно было ожидать на основе высокой положи-

тельной корреляции матрицы амплитуд компонента N87 вызванных потенциалов и матрицы балльных оценок цветовых различий. Все цветовые стимулы размещаются в четырехмерном цветовом пространстве не случайно, а на сферической поверхности так, что каждый цвет представлен вектором возбуждения постоянной длины. Цветовые вызванные потенциалы были представлены абсолютными значениями разностей тех векторов, которые эти цвета кодировали. Проверка связи амплитуды вызванного потенциала с абсолютной величиной разности векторов заключалась в расчете абсолютных значений векторных разностей на основе координат, полученных при многомерном шкалировании матрицы. Сопоставление этих рассчитанных величин с исходными амплитудами цветовых вызванных потенциалов показало их высокую положительную корреляцию. Отсюда следовало, что амплитуда цветового вызванного потенциала и субъективное восприятие цветового различия определяются единым механизмом вычисления абсолютной величины разности тех векторов, которые представляют заменяемые цвета. Это заключение подтверждалось совпадением расположения цветов в субъективном и объективном цветовых пространствах (Izmailov, Sokolov, 2004).

Таким образом, восприятие цвета человеком, возникающее под влиянием вектора возбуждения преддетекторов, связано с избирательным возбуждением цветового детектора. Субъективное цветовое различие и цветовой вызванный потенциал определяются абсолютной величиной разности сменяющих друг друга векторов возбуждения преддетекторов. Матрицы субъективных цветовых различий и матрицы амплитуд цветовых вызванных потенциалов как функции абсолютных величин разностей позволяют восстановить исходные векторы цветовых преддетекторов. Результаты показывают, что цветовое пространство образует гиперсферу. Каждую цветовую точку на поверхности цветовой гиперсферы можно характеризовать четырьмя декартовыми координатами, которые равны возбуждениям четырех нейронов-преддетекторов, или тремя угловыми координатами (при постоянном радиусе), которые соответствуют трем субъективным аспектам цвета: цветовому тону, яркости (светлоте) и насыщенности, определяющей удаленность от ахроматических цветов (белого, серого и черного).

Связь декартовых координат как физиологических характеристик с угловыми координатами как психологическими параметрами, достигаемая в сферической модели цветового зрения, непосредственно свидетельствует о том, что сферическая модель цветового зрения является психофизиологической конструкцией, в которой психофизические свойства цветов прямо выводятся из физиологических механизмов. В свою очередь психофизические характеристики цвета однозначно указывают на те физиологические механизмы, которые их определяют. Такая взаимосвязь психологических и физиологических цветовых координат цветовой гиперсферы служит

примером психофизиологического единства. Это открывает новые возможности психофизиологического исследования в виде переходов от субъективных цветовых различий к цветовым вызванным потенциалам и от цветовых вызванных потенциалов — к субъективным цветовым различиям. Однако такой анализ не включает непосредственно регистрацию активности нервных клеток, реализующих цветное зрение и определяющих цветовые различия. Чтобы замкнуть структуру цветовой гиперсферы, необходимо определить характеристики цветовых нейронов-преддетекторов и цветовых нейронов-детекторов, регистрируя их реакции методом микроэлектродной техники.

2.3. Нейронные механизмы цветовой гиперсферы

Переходу к изучению нейронных механизмов цветовой гиперсферы предшествовало исследование цветового зрения на поведенческом уровне у животных. Прежде всего, было изучено цветное зрение обезьян (Латанов и др., 1991, 1997; Evtikhin et al., 1998). С этой целью животному предъявлялись на компьютере 8 разных цветовых стимулов. Один из них служил условным стимулом, в ответ на предъявление которого животное должно было отвечать нажатием на кнопку. Остальные цвета служили индифферентными стимулами. Использовалась процедура инструментального научения: при правильной двигательной реакции животное получало положительное подкрепление — яблочный сок. После того как вероятность реакций на условный раздражитель достигала 80–90%, подсчитывались вероятности ответов на все дифференцировочные раздражители, и из вероятностей ответов формировалась первая вектор-строка матрицы смещения стимулы-реакции. Далее следовало переучивание, когда в качестве условного стимула служил один из дифференцировочных цветовых стимулов. После достижения высокой вероятности двигательных реакций на этот новый условный раздражитель из вероятностей ответов на все 8 цветов формировалась вторая строка матрицы смещения и следовал переход к новому переучиванию. Эксперимент завершался, когда вероятностями ответов заполнялась вся матрица 8×8 .

Проверялась гипотеза, согласно которой полученное в поведенческих опытах цветовое пространство обезьян близко совпадает с цветовым пространством человека. Для этого матрица вероятностей ответов обрабатывалась методом главных компонент. Оказалось, что цветовое пространство обезьяны представляет собой гиперсферу в четырехмерном евклидовом пространстве, близко совпадающую с цветовой гиперсферой человека (Латанов и др., 1991, 1997; Полянский и др., 2000; Latanov et al., 2000).

Переход к изучению реакций отдельных нейронов зрительной коры обезьяны не удалось реализовать. Было решено перейти к изучению цветового зрения кролика (Латанов и др., 1997; Полянский и др., 2005; глава III-б

монографии). Однако кролик является дихроматом — у него отсутствуют колбочки, поглощающие излучение в красной части видимого спектра. В связи с этим были воспроизведены условно-рефлекторные эксперименты на те же 8 цветовых стимулов, которые ранее использовались в опытах на обезьянах. Животному предъявлялись цвета на экране компьютера. Один из цветов служил условным раздражителем. Если в ответ на условный сигнал кролик дергал за рычаг, то получал пищевое подкрепление. Остальные цвета служили дифференцировочными раздражителями. После достижения вероятности реакций на условный раздражитель на уровне 80% вероятности реакций на все цвета составляли первую строку матрицы смешения. Вся матрица смешения заполнялась при последовательном переучивании так, как это делалось в опытах на обезьяне. Полученная матрица смешения обрабатывалась методом главных компонент для получения структуры цветового пространства. Хотя у кролика и отсутствует «красный» пигмент, его пространство оказалось также четырехмерным и характеризовалось высокой степенью сферичности. Однако в отличие от сферического пространства обезьяны и человека цветовая гиперсфера кролика оказалась упрощенной — на ней не были представлены красноватые оттенки цвета, а красный цвет воспринимался как ахроматический. Цветовое пространство кролика совпадало с цветовым пространством человека-протанопы (Латанов и др., 1997).

Прежде чем начать эксперименты с регистрацией отдельных нейронов кролика, нужно было проверить, в какой степени цветовой вызванный потенциал кролика соответствует вызванному потенциалу человека. Как было описано ранее, компонент N87 цветового вызванного потенциала человека, возникающий при замене одного цвета другим, позволяет построить цветовое пространство человека, совпадающее с его субъективным цветовым пространством (Izmailov, Sokolov, 2004). Исходя из этого, можно было ожидать, что цветовое пространство кролика, построенное на основе вызванных цветовых потенциалов, совпадает с его поведенческим цветовым пространством. При замене одного цвета другим в зрительной коре кролика возникает вызванный потенциал с компонентом N84, являющимся аналогом компонента N87 вызванного цветового потенциала человека. В результате обработки методом главных компонент матрицы амплитуд N84, полученной у кролика при замене одного цвета другим, было получено сферическое четырехмерное пространство, совпадающее с поведенческим цветовым пространством (Полянский и др., 2000).

Таким образом, аналогом субъективного цветового пространства человека является поведенческое цветовое пространство кролика. Соответственно, цветовое пространство кролика, полученное из матрицы амплитуд N84, является аналогом объективного цветового пространства человека, извлеченного из матрицы амплитуд N87. На основании такой аналогии можно

было заключить, что нейронные механизмы цветового зрения кролика будут в принципе соответствовать нейронным механизмам цветового зрения человека.

При замене одного цвета другим в наружном коленчатом теле (НКТ) кролика возникает спайковый разряд в интервале 40–90 мс, в котором число потенциалов действия положительно коррелирует с амплитудой компонента N84 вызванного потенциала. Использование набора из 8 цветовых стимулов позволило получить при их попарной замене матрицу 8×8 , образованную числом спайков раннего разряда. При замене стимула «самого-на-себя» ранний спайковый разряд отсутствовал, что совпадало с отсутствием компонента N84. Анализ матриц, образованных числом спайков раннего разряда, методом главных компонент показал наличие двух типов нейронов: цветовых, пространство которых было четырехмерным и сферическим, и ахроматических, имеющих двумерное пространство, где ахроматические стимулы размещались на полуокружности. В экспериментах также использовалась замена стимула «самого-на-себя», когда ранний спайковый разряд отсутствовал, а реакция нейрона характеризовалась тонической активностью, разной в зависимости от характеристики длащегося стимула. В ярких ахроматических нейронах НКТ число спайков градуально возрастало с интенсивностью стимула. В противоположных — темновых нейронах — число спайков с увеличением интенсивности градуально снижалось. Пара, образованная яркостным и темновым нейроном, представляла собой базис ахроматического пространства, где каждый стимул кодируется вектором постоянной длины. В цветовых нейронах при замене стимула «самого-на-себя» было обнаружено несколько типов градуальных ответов в виде возрастания или убывания тонических разрядов, что соответствовало ответам четырех цветовых нейронов-предетекторов наружного коленчатого тела кролика.

Таким образом, ахроматические нейроны НКТ кролика получают тонические возбуждения, образуя яркостные и темновые предетекторы. Эти ахроматические нейроны получают также ранний ахроматический сигнал, равный абсолютной величине разности заменяемых векторов. Цветовые нейроны НКТ получают четыре тонических возбуждения, образуя векторы из ответов красно-зеленых, сине-желтых, яркостных и темновых предетекторов. Кроме того, цветовые нейроны НКТ кролика получают ранний фазический разряд, равный абсолютной величине разности заменяемых цветовых векторов возбуждения (Полянский с соавт., глава III-6 монографии).

Тонические и фазические сигналы поступают в НКТ из сетчатки, в которой при замене одного стимула другим возникает *b*-волна, амплитуда которой равна абсолютной величине разности векторов заменяемых стимулов (Измайлов и др., 2006). Исходная тоническая активность, лежащая в основе генерации *b*-волны, регистрируется при внутриклеточном отведении

от биполярных клеток сетчатки (Черноризов, Соколов, 2001). Исследование нейронов зрительной коры кролика также показало наличие ахроматических и цветowych нейронов. Ахроматические нейроны получают ранний спайковый разряд, равный абсолюту векторной разности ахроматических преддетекторов, а именно — абсолютов разностей векторов, образованных вкладами яркостных и темновых нейронов сетчатки. Цветовые нейроны получают сигнал, равный абсолюту разности цветowych векторов возбуждения.

Таким образом, ранние разряды в нейронах НКТ и нейронах зрительной коры совпадают. При обработке методом главных компонент матриц, составленных из ранних разрядов, ахроматические нейроны обнаруживают двумерное, а цветowych нейроны — четырехмерное цветковое пространство. Различие реакций нейронов НКТ и зрительной коры выступает при сравнении их реакций на замену стимула «самого-на-себя». Реакции нейронов НКТ характеризуются градуальностью, образуя векторы тонического возбуждения: двумерные для ахроматических и четырехмерные для цветowych нейронов. Нейроны зрительной коры при замене стимулов «самого-на-себя» демонстрируют избирательные характеристики. Ахроматические детекторы обладают селективностью по отношению к уровню яркости. Детекторы цвета имеют избирательные характеристики по отношению к разным оттенкам цвета.

Объяснение перехода от градуальных характеристик тонических нейронов НКТ к избирательным детекторным свойствам нейронов зрительной коры дает сферическая модель когнитивных процессов. Сигналы градуальных преддетекторов НКТ поступают к избирательным детекторам цвета и ахроматическим детекторам коры через разные по весу синапсы селективных корковых детекторов. Комбинации синаптических контактов отдельных детекторов образуют векторы синаптических связей: двумерные у детекторов яркости и четырехмерные у детекторов цвета. Отдельный детектор коры скалярно умножает поступающий от преддетекторов НКТ вектор возбуждения на свой вектор синаптических контактов (рис. 5).

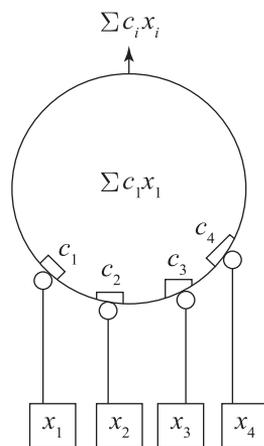


Рис. 5. Цветоселективный детектор

Описание см. в тексте

Цветоселективный детектор обладает непластичными синапсами c_1, c_2, c_3, c_4 , образующими вектор весов синаптических контактов \vec{c}_i . Эти векторы синаптических весов у всех детекторов равны по длине. На синапсы детектора воздействует вектор возбуждения преддетекторов \vec{x} с компонентами x_1, x_2, x_3, x_4 . Все векторы возбуждения данного ансамбля равны по длине. Детектор вычисляет скалярное произведение векторов, равное сумме попарных произведений координат. Вектор возбуждения \vec{x} поступает параллельно

на командный нейрон таламического уровня с пластичными синапсами s_1, s_2, s_3, s_4 , образующими вектор пластичных синаптических контактов. Если вектор возбуждения \vec{x} сопровождается положительным подкреплением, то вектор пластичных синапсов \vec{s}_i изменяется на величину, пропорциональную разности векторов \vec{x} и \vec{s}_i . Это можно представить векторным дифференциальным уравнением:

$$\frac{d\vec{s}_i}{dt} = (\vec{s}_i - \vec{x})^{-k},$$

где $d\vec{s}_i$ — изменение вектора за один такт обучения dt , k — коэффициент обучения. Решение этого уравнения дает:

$$\vec{s}_i = \vec{x}(1 - \exp(-kt)),$$

при $t \rightarrow 0$: $\vec{s}_i \rightarrow 0$; $t \rightarrow \infty$: $\vec{s}_i \rightarrow \vec{x}$.

Таким образом, в ходе обучения вектор пластичных синапсов \vec{s}_i командного нейрона становится равен вектору возбуждения \vec{x} . Процесс обучения развивается по экспоненте.

При начальных условиях $\vec{s}_i = \vec{s}_0$ решение дает:

$$\vec{s}_i = \vec{x} + (\vec{s}_0 - \vec{x}) \exp(t - k),$$

при $t \rightarrow 0$: $\vec{s}_i \rightarrow \vec{s}_0$; $t \rightarrow \infty$: $\vec{s}_i \rightarrow \vec{x}$.

Таким образом, независимо от начальных условий, вектор синаптических связей командного нейрона в процессе обучения становится равным вектору возбуждения детекторов.

Максимальное возбуждение, определяемое скалярным произведением, возникает в том детекторе, вектор синаптических весов которого совпадает с поступающим вектором возбуждения детекторов. Множество цветowych детекторов коры образует сферическую карту, каждая точка которой при максимальном возбуждении цветового детектора порождает у человека специфическое ощущение цвета. Ахроматические цвета образуют свою карту в виде полукружности, каждая точка которой при максимальном возбуждении ее детектора определяет у человека интенсивность ахроматического ощущения.

У человека фазический спайковый разряд, возникающий в сетчатке из разности тонических векторов возбуждения, достигая зрительной коры, определяет величину субъективного различия. Наблюдатель на основе фазического разряда определяет величину различия и выражает ее в балльной оценке. Как фазический разряд корковых нейронов трансформируется в речевую реакцию? Такую трансформацию можно пояснить, обращаясь к балльной оценке яркости. Определенная интенсивность света представлена комбинацией возбуждений яркостного и темнового нейронов-детекторов. Эта комбинация возбуждений избирательно активирует специфический ахроматический детектор яркости, который связан с командным

нейроном балльной оценки. Последний через набор премоторных и моторных нейронов определяет речевую реакцию — балльную оценку интенсивности света.

Аналогичная схема предлагается для балльной оценки различия. Фазический нейрон различий дополняется нейроном, спонтанно активным в фоне. Возбуждения фазического нейрона различия вычитаются из фонового возбуждения спонтанно активного нейрона. В результате возникает двумерный вектор возбуждения, в котором фазический нейрон играет роль яркостного нейрона, а спонтанно активный нейрон выполняет функцию темнового нейрона. Этот двумерный вектор различия поступает на набор корковых детекторов величины различия. Максимально возбуждается тот детектор различия, вектор синаптических связей которого совпадает с вектором различия. Далее активация специфического командного нейрона через блок премоторных и моторных нейронов ведет к речевой реакции в виде балльной оценки межстимульного различия.

Рассмотренные выше ранние спайковые разряды, регистрируемые в отдельных нейронах зрительной коры и НКТ кролика, позволяют построить по реакциям одного нейрона всё ахроматическое или цветное пространство. При этом один нейрон обнаруживает двумерное ахроматическое пространство интенсивности света, другие же нейроны характеризуются четырехмерным цветовым пространством. Двумерное ахроматическое пространство нейронов зрительной коры характеризует корковые детекторы интенсивности, тогда как четырехмерное цветовое пространство характеризует селективные детекторы цвета зрительной коры. Соответственно, двумерное пространство, полученное из ранних спайковых разрядов нейронов НКТ, обнаруживается у градуальных преддетекторов интенсивности, а четырехмерное пространство ранних спайковых разрядов обнаруживается у градуальных цветовых преддетекторов НКТ.

Таким образом, размерность пространства ранних спайковых разрядов оказывается строго согласованной с размерностью пространства тонических нейронов-преддетекторов НКТ и определяемых ими селективных детекторов коры. Это значит, что сигнал ахроматического различия генерируется в пространстве на локальных участках сетчатки и далее адресуется ахроматическому детектору коры. Таким образом, сигнал ахроматического различия поступает к селективному ахроматическому детектору интенсивности коры. Сигнал хроматического цветового различия поступает к пространственно локальному цветовому детектору. Такая пространственная селективность адресации ахроматических и хроматических сигналов различия позволяет уточнить связь ахроматических и хроматических ранних разрядов с амплитудой вызванного потенциала.

Вклад ахроматического и хроматического ранних разрядов в амплитуду вызванного потенциала зрительной коры определяется соотношением

числа ахроматических и хроматических детекторов в том участке коры, откуда производится регистрация вызванного потенциала. Если в данном участке зрительной коры доминируют цветоселективные детекторы, то к ним будут поступать ранние разряды, кодирующие цветовые различия, и фокальный вызванный потенциал будет определять четырехмерное цветовое пространство. В случае если доминировать будут ахроматические детекторы яркости, то к ним будут приходить ранние спайковые разряды ахроматических различий, а вызванный фокальный потенциал в данном участке будет демонстрировать двумерное ахроматическое пространство. В том участке коры, где в разной мере представлены хроматические и ахроматические детекторы, фокальный вызванный потенциал может быть комбинацией ахроматических и хроматических вкладов, поскольку каждый ахроматический детектор получает ахроматический сигнал различия, а каждый хроматический детектор получает хроматический сигнал различия. По мере перемещения микроэлектрода из области фокуса зрительной проекции к периферии вероятность встретить зрительный селективный детектор будет снижаться, а амплитуда фокального вызванного потенциала на замену цветов или яркостей — уменьшаться. Сначала убывает вероятность встретить цветоселективный детектор при еще высокой вероятности найти ахроматический нейрон. Затем снижается вероятность зарегистрировать и ахроматический детектор. Следовательно, снижается вероятность регистрации вызванных потенциалов. Чем больше площадь зрительного стимула, тем большее число локальных анализаторов задействовано, тем больше число ранних разрядов различия и тем больше амплитуда вызванного потенциала. Таким образом, амплитуда вызванного потенциала тем больше, чем больше величина межстимульного различия и чем больше локальных анализаторов включено в измерение этого различия.

Раздел 3. Субъективные и объективные семантические цветовые различия

При замене одного вербального стимула другим наблюдатель может оценить их семантическое различие и выразить его в баллах. Так, заменяя последовательно одно название цвета другим, можно образовать матрицу балльных оценок семантических цветовых различий. Анализ такой матрицы методом главных компонент обнаруживает сферическое четырехмерное семантическое цветовое пространство. Базисные оси этого пространства совпадают с осями перцептивного цветового пространства, соответствуя возбуждениям красно-зеленых, сине-желтых, яркостных и темновых нейронов. Такая близость перцептивного и семантического цветовых пространств объясняется тем, что, вынося суждение о семантической различии цветовых названий, наблюдатель обращается к своей долговременной цветовой

памяти. В свою очередь цветовая память является результатом фиксации в памяти следов цветовых ощущений.

При внезапной замене одного цветового названия другим возникает негативный вызванный потенциал с латентностью 180 мс (N180). Этот вызванный потенциал состоит из двух субкомпонентов: перцептивного, зависящего от числа букв в цветовом названии, и собственно семантического, определяемого различием значений цветовых названий. Разделение перцептивного и семантического субкомпонентов достигается анализом матрицы амплитуд N180 методом, основанном на методе главных компонент. Путем попарных замен цветовых названий составляется матрица вызванных потенциалов, содержащих в себе перцептивные субкомпоненты, определяемые формой слова, и семантические субкомпоненты, зависящие от семантических различий. Многомерное шкалирование такой матрицы демонстрирует два двумерных сферических пространства. Одно двумерное пространство представляет собой полуокружность, на которой цветовые названия упорядочены в соответствии с числом букв, образующих цветовое название. Другое двумерное пространство образует окружность, на которой цветовые названия располагаются в соответствии с теми цветами, которые они обозначают. Следуя направлению, образуемому движением часовой стрелки, имеем названия: красный, желтый, зеленый, синий, пурпурный и снова красный. Ранее на основе балльных оценок было показано, что субъективное семантическое цветовое пространство является четырехмерным. Редукция семантического цветового пространства в случае использования семантического вызванного потенциала объясняется тем, что в состав цветовых названий входили преимущественно термины, обозначающие насыщенные цвета, пространство которых аппроксимируется двумерным решением.

С целью дальнейшего уточнения механизмов возникновения семантического вызванного потенциала была применена методика формирования искусственных цветовых названий. Трехбуквенные псевдослова (согласная — гласная — согласная) ассоциировались с разными цветами на экране компьютера. Трехбуквенные псевдослова были выбраны, чтобы уровнять количество букв. После того как наблюдатель безошибочно использовал искусственные названия для обозначения цветов, ему попарно предъявлялись искусственные цветовые названия для оценки их семантического различия. Матрицы балльных оценок семантических цветовых различий при обработке ее методом многомерного шкалирования выявили две цветовые оси: красно-зеленую и сине-желтую. Искусственные названия цветов размещались по окружности в соответствии с теми реальными цветами, которые они обозначали (Izmailov, Sokolov, 1992). Следующим шагом было исследование семантических вызванных потенциалов при замене одного искусственного названия цвета другим. При многомерном шкалировании матриц

равное количество букв в искусственных цветовых названиях исключило формирование полуокружности, отражающей длину слова, однако отчетливо проявилась семантическая цветовая окружность, образованная вкладом красно-зеленой и сине-желтой осей (Izmailov, Sokolov, 1992).

Эти результаты подтвердили роль следов долговременной цветовой памяти в возникновении вызванных потенциалов на семантические цветовые различия. Степень совпадения исходного перцептивного цветового пространства, получаемого при мгновенной замене цветов, и семантического цветового пространства, основанного на замене цветовых названий, зависит от точности следов памяти и сложившихся связей между образами цветовой памяти и их символическими обозначениями.

Раздел 4. Локальный анализатор цвета: от фоторецепторов к названию цвета

Световой стимул S в локальном участке поля зрения действует на три типа колбочек, содержащих цианолаб (B) — пигмент, поглощающий лучи в коротковолновой (синей) части спектра; хлоролаб (G) — пигмент, адсорбирующий излучения в средневолновой (зеленой) области, и эритролаб (R) — пигмент с пиком поглощения в длинноволновой (красной) области спектра. Фоторецепторы через возбуждающие синапсы (незаполненные кружки) и тормозные синапсы (заполненные кружки) формируют нейроны-преддетекторы: красно-зеленые (RG), сине-желтые (BY) и яркостные (Br). К ним присоединяется фоновоактивный темновой (Da) преддетектор (рис. 6).

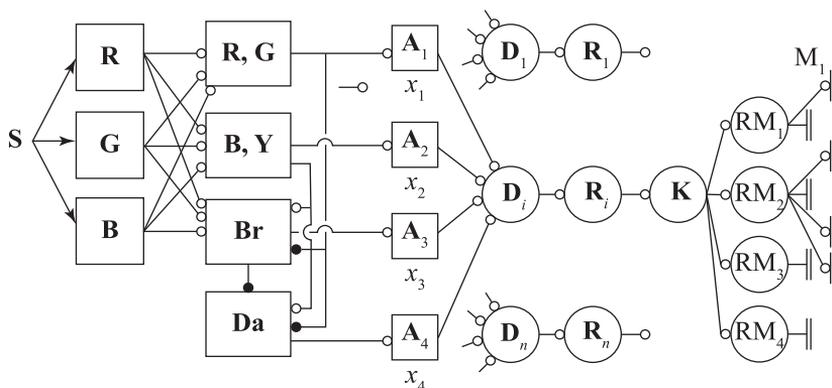


Рис. 6. Локальный анализатор цвета: от фоторецепторов к названию цвета

Описание см. в тексте

Сигналы RG - и BY - преддетекторов вычитаются за счет тормозных синапсов (заполненные кружки) из возбуждения яркостных (Br) и темновых (Da) нейронов. Кроме того, сигнал яркостного (Br) нейрона вычитается

из возбуждения темного (Da) нейрона. Сумма возбуждений RG-, BY-, Br- и Da-нейронов при всех значениях стимула S на входе остается одной и той же. Комбинация возбуждений RG-, BY-, Br- и Da-нейронов образует вектор возбуждения, длина которого равна сумме возбуждений его компонент, представленных возбуждениями RG-, BY-, Br- и Da-нейронов. Длина вектора в этом случае дана не в евклидовой, а в сети-блок метрике (рис. 7).

Переход от сети-блок метрики к евклидовой достигается в результате нейрональной адаптации, тем большей, чем больше уровень возбуждения данного предетектора:

$$\begin{aligned}x_1 &= RG \cdot \exp(kRG), & x_2 &= BY \cdot \exp(kBY), \\x_3 &= Br \cdot \exp(kBr), & x_4 &= Da \cdot \exp(kDa).\end{aligned}$$

Достигнутые уровни возбуждения x_1 , x_2 , x_3 , x_4 теперь соответствуют евклидовой метрике:

$$x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 + x_4^2 = \text{const.}$$

Таким образом, спектр цветового стимула S на входе локального анализатора трансформируется в цветовой вектор возбуждения. Эти векторы возбуждения, равные по своей длине, образуют сферическую структуру. Специфическое ощущение цвета возникает при максимальном возбуждении определенного цветового детектора (\vec{D}_i , рис. 6). Возможность селективного возбуждения цветового детектора достигается в результате того, что каждый детектор обладает специфической комбинацией весов синаптических контактов (рис. 5). Вектор возбуждения предетекторов действует на все детекторы цвета. Однако максимально возбуждается только тот детектор, вектор синаптических контактов которого совпадает с действующим вектором возбуждения. Максимально возбужденный детектор создает в долговременной памяти след в виде вектора синаптических контактов. Это позволяет «вспомнить» сигнал при последующих применениях этого стимула, при ассоциации которого с положительным подкреплением речевой реакции нейрон цветовой памяти связывается с командным нейроном речевой артикуляции (**K**, рис. 6). Управление речевой реакцией происходит при участии премоторных нейронов (**RM**_{*i*}, рис. 6), каждый из которых активирует свой пул мотонейронов (**M**_{*i*}, рис. 6) речевого места. Таким образом, активация нейрона цветовой памяти условным цветовым стимулом завершается речевой реакцией — артикуляцией названия цвета. Вектор возбуждения \vec{x} , сформированный в локальном анализаторе, поступает параллельно на командный нейрон таламического уровня с пластичными синапсами s_1, s_2, s_3 ,

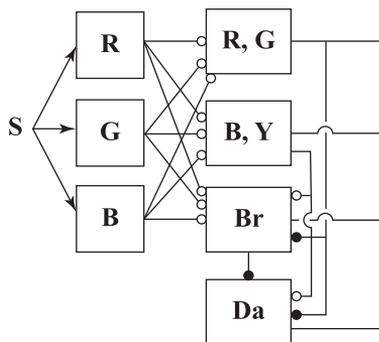


Рис. 7. Нормировка цветового вектора в сети-блок метрике

Описание см. в тексте

s_4 , образующими вектор пластичных синаптических контактов. Если вектор возбуждения \vec{x} сопровождается положительным подкреплением, то вектор пластичных синапсов \vec{S}_i изменяется на величину, пропорциональную разности векторов \vec{x} и \vec{S}_i . Это можно представить векторным дифференциальным уравнением:

$$\frac{d\vec{S}_i}{dt} = (\vec{S}_i - \vec{x})^{-k},$$

где $d\vec{S}_i$ — изменение вектора за один такт обучения dt , k — коэффициент обучения. Решение этого уравнения дает:

$$\vec{S}_i = \vec{x}(1 - \exp(-kt)),$$

при $t \rightarrow 0$: $\vec{S}_i \rightarrow 0$; $t \rightarrow \infty$: $\vec{S}_i \rightarrow \vec{x}$.

Таким образом, в ходе обучения вектор пластичных синапсов \vec{S}_i командного нейрона становится равен вектору возбуждения \vec{x} . Процесс обучения развивается по экспоненте. При начальных условиях $\vec{S}_i = \vec{S}_0$ решение дает:

$$\vec{S}_i = \vec{x} + (\vec{S}_0 - \vec{x}) \cdot \exp(t - k),$$

при $t \rightarrow 0$: $\vec{S}_i \rightarrow \vec{S}_0$; $t \rightarrow \infty$: $\vec{S}_i \rightarrow \vec{x}$.

Таким образом, независимо от начальных условий, вектор синаптических связей командного нейрона в процессе обучения становится равным вектору возбуждения предетекторов.

В ходе обучения синаптические веса s_1 и s_2 приближаются к компонентам вектора возбуждения условного стимула и \vec{X}_1 и \vec{X}_2 ($\vec{S}_1 \rightarrow \vec{X}_1$; $\vec{S}_2 \rightarrow \vec{X}_2$).

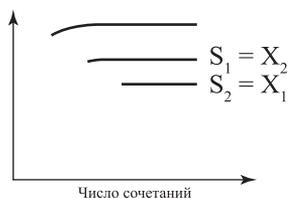


Рис. 8. Кривая позитивного научения командного нейрона

Подробное описание см. в тексте

Соответственно, возбуждение командного нейрона в конце обучения достигает максимума. Командный нейрон становится избирательно настроенным на условный раздражитель (рис. 8).

Величина условной реакции равна скалярному произведению производных вектора возбуждения и вектора синаптических контактов. В конце обучения, когда $\vec{S}_i = \vec{x}$, реакция командного нейрона $k = |\vec{x}| \cdot |\vec{s}| \cos \varphi$ достигает максимума. Командный нейрон (k) становится избирательно настроенным на условный стимул с вектором возбуждения \vec{X} . Дифференцировочные (d) стимулы вызывают тем большую реакцию, чем ближе его вектор возбуждения \vec{X}_d вектору возбуждения условного (c) раздражителя \vec{X}_c . Если вместо условного раздражителя подкрепляться начинает дифференцировочный, то вектор пластичных синапсов командного нейрона при завершении переучивания становится равен вектору возбуждения нового условного стимула. Чем выше уровень

возбуждения отдельного нейрона, тем больше вероятность возникновения условной реакции.

При использовании набора стимулов, один из которых в качестве условного раздражителя получает положительное подкрепление, можно сопоставить матрицу вероятностей условных реакций, используя последовательное переучивание. Собственные векторы этой матрицы равны базисным векторам преддетекторов. Метод главных компонент позволяет найти координаты, представляющие стимулы на входе. Для цветовых стимулов цветовое пространство, полученное на основе матрицы вероятностей условных реакций, совпадает с цветовым пространством, основанным на матрице амплитуд цветовых вызванных потенциалов.

Если условный раздражитель перестает подкрепляться, то вероятность вызова условной реакции стремится к нулю. За этим лежит процесс убывания синаптических весов. Исходно вероятности реакций максимальны:

$$\vec{S}_i = \vec{X} \exp(t - k)$$

при $t \rightarrow 0$: $\vec{S}_i \rightarrow \vec{X}$; $t \rightarrow \infty$: $\vec{S}_i \rightarrow 0$.

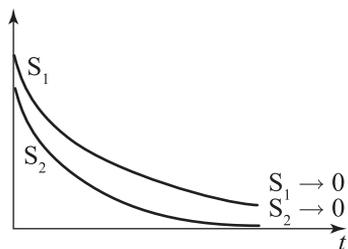
По мере убывания вектора синаптических весов убывает вероятность вызова реакции командного нейрона:

$$k = (\vec{S}_i, \vec{X} \exp(-k)).$$

Командный нейрон становится избирательно ареактивным в отношении избирательно повторяющегося без подкрепления условного раздражителя (рис. 9).

Рис. 9. Кривая негативного научения командного нейрона

Командный нейрон становится избирательно ареактивным в отношении избирательно повторяющегося без подкрепления условного раздражителя. Новый стимул вызывает тем меньшую реакцию, чем ближе его вектор возбуждения к вектору возбуждения многократно повторяющегося стимула. Описание см. в тексте



Новый стимул вызывает тем меньшую реакцию, чем ближе его вектор возбуждения к вектору возбуждения многократно повторяющегося стимула.

$$k = |\vec{S}_i| \cdot |\vec{X}_n| \cos \varphi,$$

где \vec{S}_i — вектор синаптических контактов, \vec{X}_n — новый вектор возбуждения, φ — угол между векторами \vec{X}_n и \vec{S}_i . Компоненты вектора возбуждения $X_1 = 0$, $X_2 = 0$. По мере применения условного раздражителя без подкрепления синаптические веса убывают, достигая в конце негативного обучения нулевых значений. Командный нейрон перестает отвечать на условный стимул.

К командному нейрону с коркового уровня через пластичные синапсы поступают сигналы, представляющие комбинацию возбуждений детекторов, которые мы будем называть вектором возбуждения детекторов \vec{D}_j . Под влиянием подкрепления веса синапсов, образующие вектор синаптических контактов, изменяются так, что вектор пластичных синапсов становится равен вектору возбуждения детекторов:

$$\vec{H}_j = \vec{D}_j,$$

где \vec{H}_j — вектор пластичных синапсов, \vec{D}_j — вектор возбуждения детекторов. Особенностью коркового входа является то, что вектор \vec{D}_j представляет комплексный сигнал на входе.

Вектор возбуждения \vec{D}_j фиксируется в нейроне долговременной памяти, формируя устойчивые синапсы под влиянием сигнала новизны гиппокампа. Приобретая синаптические веса \vec{P}_j в соответствии с возбуждениями вектора возбуждения детекторов, нейрон долговременной памяти хранит след, оставленный новым раздражителем. При повторном возникновении стимула с вектором возбуждения детекторов нейрон долговременной памяти с вектором синапсов активируется и определяет узнавание объекта.

При ассоциации вербального стимула с невербальным стимулом нейрон долговременной памяти образует двустороннюю связь с семантическим нейроном, представляющим вербальный стимул. При предъявлении невербального стимула происходит активация соответствующего нейрона долговременной памяти и связанного с ним семантического нейрона. В результате стимул категоризуется.

При предъявлении вербального стимула возникает возбуждение связанных с ним следов долговременной памяти, определяя мысленный образ (представление) объекта в виде вектора возбуждения следов долговременной памяти. Когда перед наблюдателем ставится задача сравнить и оценить различие образов, связанных с разными вербальными стимулами, то один вектор возбуждения следов долговременной памяти вычитается из другого, и абсолютная величина их разности определяет величину различия этих образов. Одновременно эта разность векторов возбуждения следов памяти активирует фазические нейроны, спайковые разряды которых создают семантический вызванный потенциал.

Матрица субъективных семантических различий и матрица амплитуд семантических вызванных потенциалов при их обработке методом главных компонент возвращают нам исходные векторы возбуждения нейронов долговременной памяти. Поскольку следы памяти определяются восприятиями стимулов, то перцептивная и семантические гиперсферы тесно положительно коррелируют. Таким образом, цветовая гиперсфера описывает как восприятие цвета, так и следы цветовой памяти. Но следы цветовой памяти

связаны с определенными цветовыми названиями. Следовательно, на цветовой гиперсфере можно локализовать как восприятие цвета, так и цветовые названия, если последние ассоциированы со следами цветовой памяти.

Внешний сигнал через триаду фоторецепторов создает цветовой вектор возбуждения, который определяет селективную реакцию цветового детектора и при участии следов цветовой памяти — ответ семантического цветового нейрона. Речевая реакция — название цвета происходит при участии командных нейронов артикуляции.

Таким образом, сферическая модель распространяется на исполнительные механизмы, объясняя удивительную согласованность восприятия и действия (Соколов, Вайткявичус, 1989).

Евклидова метрика сферического цветового пространства предполагает операции возведения в квадрат и извлечение квадратного корня. Эти операции в нейронных сетях не реализуются. Необходимо объяснить, как возбуждение трех типов колбочек сетчатки преобразуется в четырехмерное сферическое цветовое пространство. Прежде всего, нужно выяснить, что представляет собой четвертая координата. По данным Юнга (Jung, 1973), кодирование интенсивности света происходит при участии двух нейронов: яркостного и темнового. Темновой нейрон обладает высокой активностью в темноте и снижает ее при освещении. Таким образом, четвертая координата цветового пространства представлена возбуждением темнового нейрона. Но введение четвертой координаты еще не объясняет переход к гиперсфере. Для ответа на этот вопрос приходится обратиться к универсальной метрике Минковского, в которой длина вектора может измеряться при разных показателях степени p :

$$|\vec{X}| = \sqrt[p]{|x_1|^p + |x_2|^p + \dots + |x_i|^p + \dots + |x_n|^p},$$

где $|\vec{X}|$ — модуль вектора \vec{X} ; $|x_1|, |x_2|, \dots, |x_i|, \dots, |x_n|$ — абсолютные значения координат вектора; $p = 1, 2, 3, \dots, \infty$ — показатель степени.

При $p = 2$ имеет место евклидова метрика:

$$|\vec{X}| = \sqrt{|x_1|^2 + |x_2|^2 + \dots + |x_i|^2 + \dots + |x_n|^2},$$

При $p = 1$ реализуется так называемая сити-блок метрика, в которой длина вектора $|\vec{X}| = |x_1| + |x_2| + \dots + |x_i| + \dots + |x_n|$ равна сумме абсолютных значений координат.

Происхождение термина «сити-блок метрика» связано с длиной пути обхода здания в городе, равной сумме сторон этого здания. Предполагается, что перед тем как перейти к евклидовой метрике, в нейронных сетях реализуется сити-блок метрика (рис. 7). Применение сити-блок метрики к нейронам-преддетекторам означает, что сумма абсолютных величин их возбуждений равна константе при всех значениях излучений, действующих на фоторецепторы.

Постоянство суммы возбуждений всех четырех предетекторов достигается тем, что возбуждения красно-зеленых и сине-желтых нейронов вычитаются из возбуждений яркостного и темнового нейронов, а возбуждение яркостного нейрона вычитается еще из возбуждения темнового нейрона. Пусть x_1 — возбуждение красно-зеленого нейрона, x_2 — возбуждение сине-желтого нейрона, x_3 — возбуждение яркостного нейрона, x_4 — возбуждение темнового нейрона. Тогда:

$$x_1 + x_2 + (x_3 - (x_1 + x_2)) + x_4 - (x_1 + x_2 + (x_3 - (x_1 + x_2))) = x_4$$

Таким образом, сумма возбуждений всех четырех нейронов равна постоянной величине — возбуждению темнового нейрона. Когда сигнал на входе отсутствует, возбуждение ансамбля определяется темновым нейроном:

$$x_1 + x_2 \geq x_3, \quad x_1 + x_2 + x_3 \geq x_4.$$

Декартовы координаты цветовой гиперсферы соответствуют возбуждениям четырех предетекторов, образуя физиологический каркас цветового пространства. Но сферическая модель цветового пространства содержит в себе еще и психофизические характеристики цвета в виде ее угловых (сферических) координат. Три угла цветовой гиперсферы соответствуют трем субъективным характеристикам цвета: яркости, насыщенности и цветовому тону.

Литература

- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Двухканальная модель ахроматического зрения лягушки // Сенсорные системы. 2006. Т. 20 (1). С. 1–11.
- Латанов А. В., Полянский В. Б., Соколов Е. Н. Четырехмерное сферическое цветовое пространство обезьяны // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1991. Т. 41 (4). С. 636–646.
- Латанов А. В., Леонова А. Ю., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н. Сравнительная нейробиология цветового зрения у человека и животных // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1997. Т. 47 (2). С. 308–319.
- Полянский В. Б., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н. Реконструкция перцептивных пространств яркости и цвета на основе вызванных потенциалов и их сравнения с данными поведенческих опытов // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2000. Т. 50 (5). С. 843–854.
- Полянский В. Б., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н. Вычисление различий в цвете и яркости нейронами зрительной коры кролика // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2005. Т. 55 (1). С. 60–70.
- Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г. Нейроинтеллект: От нейрона к нейрокомпьютеру. М.: Наука, 1989.
- Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УРСС, 2003.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г. Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
- Черноризов А. М., Соколов Е. Н. Векторное кодирование цвета в слое биполярных клеток сетчатки карпа // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 1. С. 12–33.

- Evtikhin D. V., Latanov A., Sokolov E. N.* Brightness perceptive space in monkeys (*Rhesus Macaques*) // *Neuroscience and behavioral physiology*. 1998. Vol. 28(3). P. 285–294.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Spherical model of color and brightness discrimination // *Psychological Science*. 1991. Vol. 2(4). P. 249–259.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* A semantic space of color names // *Psychological Science*. 1992. Vol. 3(2). P. 105–111.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Subjective and objective scaling of large color differences // *Psychophysics beyond sensation* / Ed. by Ch. Kaernboch, E. Schöger, H. Müller. New Jersey: Lawrence Erlbaum Publishers, 2004. USA. P. 27–43.
- Jung R.* Visual perception and neurophysiology // *Handbook of Sensory Physiology. Central processing of visual information. Part A. Vol. 7/3/3A*. Heidelberg, Berlin: Springer-Verlag Berlin, 1973. P. 1–152.
- Latanov A. V., Leonova A. Yu., Evtikhin D. V., Sokolov E. N.* Colour spaces of animal-trichromats (Rhesus monkeys and carps) revealed by instrumental discrimination learning // *Conceptual Advances in Russian Neuroscience: Complex Brain Functions* / Ed. by A. M. Ivanitski, P. M. Balaban. Harwood Academic Publishers, 2000. P. 233–245.

Глава IV-2

Многомерные когнитивные пространства

Е. Н. Соколов, А. М. Черноризов

Ключевые слова: субъективные (психологические) пространства, гностические и прогностические нейроны, векторная модель гностической единицы, элементарные двумерные нейронные модули, сферическая модель когнитивного пространства

Содержание

Введение

Раздел 1. Сферическая структура когнитивного пространства

Раздел 2. Окружность как простейшая сферическая карта

Раздел 3. Переход от двумерного модуля к четырехмерному когнитивному пространству

Раздел 4. Сравнение четырехмерной теоретической (обобщенной) и цветовой (экспериментально полученной) гиперсфер

Раздел 5. Переход от двумерных и четырехмерных сферических пространств к пространствам большей размерности

Заключение

Литература

Введение

Внешние объекты представлены в трехмерном физическом пространстве. В математике понятие пространства распространяется на геометрические объекты, имеющие большее число измерений. В связи с чем возникает понятие многомерного пространства — пространства четырех, пяти и более измерений.

Понятие многомерного пространства было привлечено в психологию и получило наименование субъективного пространства, частным случаем которого является перцептивное пространство. В отличие от физического пространства в субъективном пространстве представлены не внешние объекты, а их субъективные образы — восприятия и представления. Физическое пространство позволяет рассчитывать расстояния между объектами. Психологическое пространство, имеющее дело с субъективными явлениями, позволяет определять различия между ними. Можно сказать, что в субъективном пространстве место геометрических расстояний занимают различия между субъективными явлениями. Построение субъективного пространства в самом общем виде заключается в переходе от множества субъективных различий к координатам субъективного пространства, что позволяет осуществлять переходы от одних субъективных явлений к другим. Субъективные явления возникают в специализированных нервных клетках за счет квантовомеханических процессов, реализуемых микротрубочками цитоскелета этих нейронов (Пенроуз, 2005).

Таким образом, субъективное пространство заполнено нейронами, порождающими субъективные феномены. При этом субъективное различие между актами сознания зависит не от геометрических расстояний между порождающими их нейронами, а различием в структуре тех нейронных сетей, которые определяют активацию нейронов сознания. Субъективное пространство в этом смысле есть пространство различий взаимодействующих нейронных сетей.

Раздел 1. Сферическая структура когнитивного пространства

Исследование психофизических и нейрофизиологических механизмов отображения внешних сигналов в нейронных сетях мозга человека и животных привело к формулированию сферической модели когнитивных процессов (Фомин и др., 1979; Соколов, Вайтквичюс, 1989; Соколов, 2003, 2010). Согласно этой модели внешние сигналы отображаются на сферической карте, образованной множеством нейронов-детекторов, порождающих субъективные феномены. Нейроны-детекторы получают сигналы от нейронов-преддетекторов, образующих ансамбли, связанные с рецепторами. При действии стимула на рецепторы в ансамбле нейронов-преддетекторов возникает комбинация возбуждений, которую формально можно представить

вектором, компонентами которого являются возбуждения отдельных предетекторов.

При действии различных стимулов в данном ансамбле предетекторов возникают равные по своей длине, но различно ориентированные векторы возбуждения предетекторов. Это означает, что внешние стимулы отображаются на сферическую поверхность, образованную концами равных по длине векторов возбуждения, расположенных в многомерном пространстве, размерность которого определяется числом независимых нейронов-предетекторов.

Нейроны-предетекторы, в свою очередь, передают свои возбуждения всем нейронам-детекторам, образующим нейронную карту данного ансамбля предетекторов. Каждый нейрон-детектор обладает своей уникальной комбинацией весов (эффективностей) синаптических контактов, которую также можно представить в виде вектора, компонентами которого служат веса синаптических контактов детектора. При этом векторы весов синаптических контактов всех детекторов, принадлежащих данному ансамблю предетекторов, равны по своей длине. Таким образом, множество нейронов-детекторов образует сферическую поверхность. Вектор возбуждения предетекторов, вызванный действием внешнего стимула, поступает на все нейроны-детекторы параллельно. При этом каждый детектор умножает поступающее от предетектора возбуждение на вес соответствующего синапса, порождая моносинаптический возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП). Суммируя моносинаптические ВПСП, детектор генерирует сложный ВПСП, равный сумме попарных произведений поступающих возбуждений и синаптических весов. Сумма таких попарных произведений образует скалярное произведение двух векторов: вектора возбуждения предетекторов и вектора синаптических весов данного детектора. Скалярное произведение векторов можно представить в виде произведения длины одного вектора на длину второго и косинус угла между ними. Поскольку вектор возбуждения предетекторов и вектор весов синаптических контактов одинаковы по своей длине, то их скалярное произведение, определяющее общее возбуждение данного детектора, зависит только от угла между ними, достигая максимума, когда вектор возбуждения предетекторов и вектор весов синаптических контактов данного детектора совпадают по направлению. При этом угол между векторами равен нулю, а косинус этого угла равен единице.

В связи с тем, что отдельные детекторы обладают равными по длине, но разными по ориентации векторами весов синаптических контактов, нейроны-детекторы обладают избирательностью в отношении векторов возбуждения предетекторов, а следовательно, и в отношении тех стимулов, которые эти векторы возбуждения вызывают. Таким образом, стимулы, воздействующие на данный ансамбль предетекторов, отображаются

на сферическую поверхность, образованную нейронами-детекторами. Максимальное возбуждение отдельного детектора, вызванное действием вектора возбуждения, порождает специфическое ощущение. Таким образом, сферическая карта детекторов служит одновременно сферической перцептивной картой. Отдельным точкам этой перцептивной карты соответствуют специфические ощущения. При изменении стимула меняется вектор возбуждения преддетекторов, и максимум возбуждения перемещается по карте детекторов, приводя к соответствующему изменению ощущения.

Раздел 2. Окружность как простейшая сферическая карта

Частным случаем многомерного сферического пространства является окружность. В этом случае в ансамбль преддетекторов входят только два преддетектора, обладающие синусной и косинусной характеристиками соответственно. При действии стимула на рецепторы в одном преддетекторе возникает возбуждение, равное $\sin \alpha$, в другом — равное $\cos \alpha$.

Вместе возбуждения двух преддетекторов создают при действии разных стимулов равные по длине векторы возбуждения:

$$\sqrt{\sin^2 \alpha + \cos^2 \alpha} = 1.$$

Нейроны-детекторы в этом случае имеют по два синаптических контакта, веса которых равны $\sin \varphi$ и $\cos \varphi$ соответственно.

Нейрон-детектор умножает приходящее от преддетектора возбуждение на вес соответствующего синапса. В результате в детекторе возникает моносинаптический возбуждающий потенциал (ВПСП). Детектор суммирует эти моносинаптические ВПСП, образуя сложный ВПСП, который определяет спайковый разряд детектора:

$$x_i = \sin \alpha \sin \varphi + \cos \alpha \cos \varphi = \cos(\alpha - \varphi) = \cos \psi,$$

где $i = 1, 2, \dots, n$ — индекс детектора, x_i — возбуждение i -го детектора, $\sin \alpha \sin \varphi + \cos \alpha \cos \varphi = \cos(\alpha - \varphi) = \cos \psi$ — скалярное произведение вектора возбуждения на вектор синаптических связей (рис. 1).

Проверка предложенной схемы двумерного сферического модуля основывается на поэтапном изучении реакции нейронов-преддетекторов и нейронов-детекторов (подробнее см. главу IV-3 монографии). Подводя электрод к одному из нейронов-преддетекторов, изменяем последовательно тестирующие стимулы. Синусная или косинусная характеристики ответов нейрона подтверждают двумерную структуру ансамбля преддетекторов. Далее следует изучение характеристик одного из детекторов. В этом случае ответ детектора на заменяемые стимулы должен отвечать косинусоиде. Максимальный ответ двумерного нейрона-детектора достигается тогда, когда $\alpha = \varphi$. Зная

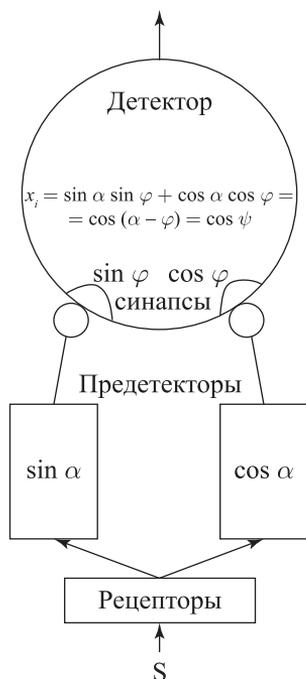


Рис. 1. Двумерная сферическая модель элементарного универсального нейронного модуля механизмов кодирования информации (обозначения и описание см. в тексте)

координаты вектора возбуждения преддетекторов из предварительных экспериментов, находим компоненты весов вектора синаптических контактов данного детектора. Тем самым дается расшифровка структуры двумерного сферического модуля.

Следует заметить, что преддетектор с косинусоидной характеристикой обладает фоновой активностью пейсмекерного происхождения, максимальной при отсутствии стимула на входе. При действии стимула его фоновая активность ослабевает, так что совместное возбуждение двух преддетекторов равно константе. При изменении вектора возбуждения преддетекторов максимум возбуждения перемещается по сферической карте детекторов, кодируя стимул на входе местом положения максимума возбуждения на детекторной карте в виде окружности. Однако мозг содержит множество детекторов и более сложных гностических единиц. Как «упакованы» образующие их сферические карты разной степени сложности? Высказывается гипотеза, что усложнение детекторов обязано расширению сферического когнитивного пространства, основанному на увеличении размерности пространства путем объединения ряда двумерных модулей порождающего его ансамбля преддетекторов иерархически

более высокого уровня со своими гностическими единицами, селективными в отношении комбинации и признаков.

Можно предположить существование двух типов двумерных модулей. Одни двумерные модули дают начало детекторам, выделяющим элементарные признаки. Другой тип двумерных модулей, не обладая элементарными детекторами, посылает аксоны к преддетекторам более высокого уровня, которые, комбинируя входы разных преддетекторов, создают преддетекторы более высокого уровня, создавая гностические единицы, реагирующие на комплексные стимулы. Таким образом, детекторы двумерных модулей выделяют элементарные стимулы, тогда как гностические единицы сложных преддетекторов выделяют комплексные сигналы. В процессе эволюции размерность когнитивного пространства увеличивается, позволяя отображать всё более сложные события. Сферическая структура когнитивных экранов позволяет реализовать такое расширение когнитивного пространства за счет сложной организации, при которой каждый новый слой нейро-

нов образует новый уровень отображения событий. Аналогичный процесс послыоного расширения когнитивного пространства происходит и в процессе онтогенеза, позволяя формировать всё более сложные отображения событий во всё более сложных гностических единицах.

Раздел 3. Переход от двумерного модуля к четырехмерному когнитивному пространству

Если анализатор состоит из комбинаций двух двумерных модулей с предетекторами $\sin \alpha$, $\cos \alpha$ и $\sin \beta$, $\cos \beta$, то следует рассмотреть два случая. При действии стимула на один двумерный модуль возбуждаются только связанные с ним селективные детекторы. Однако в случае, когда в нейронных сетях дополнительно возникают комплексные предетекторы, образованные суммацией входов от одноименных каналов двух двумерных модулей и стимул воздействует на оба из них, то перцептивное пространство становится четырехмерной сферой с предетекторами комплексных модулей $\sin \alpha + \sin \beta$, $\sin \alpha - \sin \beta$, $\cos \alpha + \cos \beta$, $\cos \alpha - \cos \beta$. При возведении в квадраты их сумма равна постоянной величине

$$(\sin \alpha + \sin \beta)^2 + (\sin \alpha - \sin \beta)^2 + (\cos \alpha + \cos \beta)^2 + (\cos \alpha - \cos \beta)^2 = 4,$$

представляя сферу в четырехмерном пространстве с радиусом, равным 2 (рис. 2).

Однако такая схема не охватывает всей четырехмерной гиперсферы. Чтобы представить всю гиперсферу, нужно предусмотреть еще четыре предетектора с характеристиками:

$$-\sin \alpha - \sin \beta; \quad \sin \beta - \sin \alpha; \quad -\cos \alpha - \cos \beta; \quad \cos \beta - \cos \alpha.$$

Удовлетворяя уравнению гиперсферы, эти предетекторы не расширяют когнитивное пространство: оно остается четырехмерным. Эти предетекторы работают по принципу «или-или» с предетекторами, описанными выше. Но теперь стимул может действовать на два двумерных модуля, охватывая всю поверхность гиперсферы в результате того, что дополнительные предетекторы способны реагировать на дополнительные комбинации стимулов. Важно еще раз подчеркнуть, что при этом пространство остается четырехмерным. Однако количество селективных детекторов возрастает за счет участия дополнительных предетекторов (рис. 3).

На схеме рис. 3 представлен только один селективный детектор четырехмерного модуля. В реальной нейронной сети каждая пара соседних предетекторов создает свой набор селективных детекторов, которые вместе образуют сферическую карту детекторов.

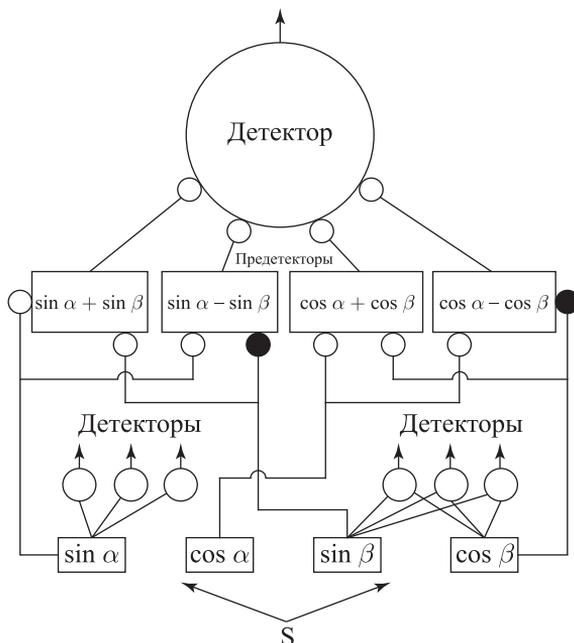


Рис. 2. Четырехмерная сферическая модель перцептивного пространства с преддетекторами комплексных модулей $\sin \alpha + \sin \beta$, $\sin \alpha - \sin \beta$, $\cos \alpha + \cos \beta$, $\cos \alpha - \cos \beta$ (описание см. в тексте)

Поскольку

$$\begin{aligned} (\sin \alpha + \sin \beta)^2 + (\sin \alpha - \sin \beta)^2 &= \\ &= (\sin^2 \alpha + 2 \sin \alpha \sin \beta + \sin^2 \beta) + (\sin^2 \alpha - 2 \sin \alpha \sin \beta + \sin^2 \beta) = \\ &= 2(\sin^2 \alpha + \sin^2 \beta), \end{aligned}$$

а

$$\begin{aligned} (\cos \alpha + \cos \beta)^2 + (\cos \alpha - \cos \beta)^2 &= \\ &= (\cos^2 \alpha + 2 \cos \alpha \cos \beta + \cos^2 \beta) + (\cos^2 \alpha - 2 \cos \alpha \cos \beta + \cos^2 \beta) = \\ &= 2(\cos^2 \alpha + \cos^2 \beta), \end{aligned}$$

то их общая сумма равна

$$2(\sin^2 \alpha + \cos^2 \beta) + 2(\cos^2 \alpha + \sin^2 \beta) = 4.$$

Теперь в качестве координат гиперсферы можно выбрать:

$$x_1 = R \cos \alpha, \quad x_2 = R \sin \alpha, \quad x_3 = R \cos \beta, \quad x_4 = R \sin \beta,$$

где $R = 2$ представляет радиус гиперсферы.

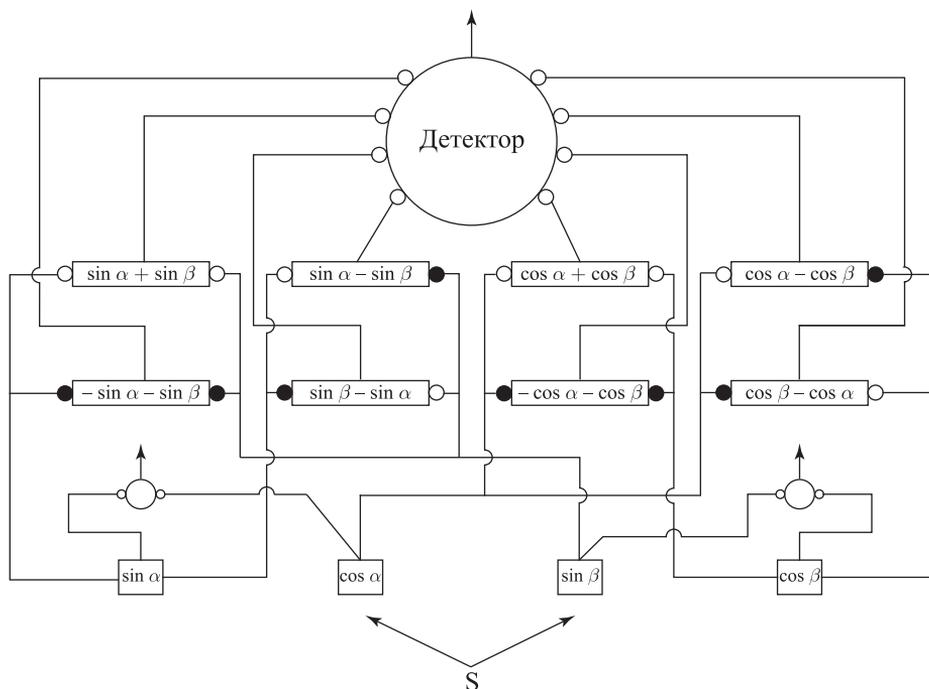


Рис. 3. Четырехмерная гиперсфера перцептивного пространства

Четырехмерная гиперсфера образована четырехмерной сферой, представленной на рис. 2, путем добавления еще четырех преддетекторов с характеристиками: $-\sin \alpha - \sin \beta$; $\sin \beta - \sin \alpha$; $-\cos \alpha - \cos \beta$; $\cos \beta - \cos \alpha$ (описание см. в тексте)

Выбранные координаты позволяют отобразить гиперсферу на три плоскости в соответствии с тремя углами гиперсферы: плоскость, образованную осями $x_1 = R \cos \alpha$, $x_2 = R \sin \alpha$, и плоскость, образованную осями $x_3 = R \cos \beta$, $x_4 = R \sin \beta$.

Третья плоскость гиперсферы образована ортогональными осями $(x_1^2 + x_2^2)^{BS}$ и $(x_3^2 + x_4^2)^{BS}$, определяя положение радиуса-вектора между плоскостями x_1x_2 и x_3x_4 .

Длина радиуса вектора равна

$$[R^2 \cos^2 \alpha + R^2 \sin^2 \alpha + R^2 \cos^2 \beta + R^2 \sin^2 \beta]^{BS} = 2.$$

Раздел 4. Сравнение четырехмерной теоретической (обобщенной) и цветовой (экспериментально полученной) гиперсфер

В результате исследования цветowych преддетекторов в наружном колечатом теле (НКТ) кролика обнаружено шесть типов преддетекторов: два ортогональных ахроматических (яркостной и темновой) и четыре хроматических (красный+/зеленый-; зеленый+/красный-; желтый+/синий-; синий+/желтый-). Хроматические каналы образуют две ортогональных оси: красно-зеленую и сине-желтую. Красная полуось красно-зеленой оси

соответствует $R \cos \alpha$, а зеленая полуось соответствует $-R \cos \alpha$. Желтая полуось сине-желтой оси равна $R \sin \alpha$, а синяя полуось равна $-R \sin \alpha$. Яркостная полуось равна $R \sin \beta$, а темновая $-R \cos \beta$. Цветовая полуось насыщенности равна $R(\sin^2 \alpha + \cos^2 \alpha)^{BS}$, а ахроматическая полуось насыщенности равна $R(\sin^2 \beta + \cos^2 \beta)^{BS}$. Цветовой тон образует цветовой круг с углом $\arctg(\sin \alpha / \cos \alpha)$, а насыщенность — участок окружности с углом $\arctg \left[\frac{(\sin^2 \alpha + \cos^2 \alpha)^{BS}}{(\sin^2 \beta + \cos^2 \beta)^{BS}} \right]$. Таким образом, цветовая гиперсфера совпадает с ее теоретической моделью.

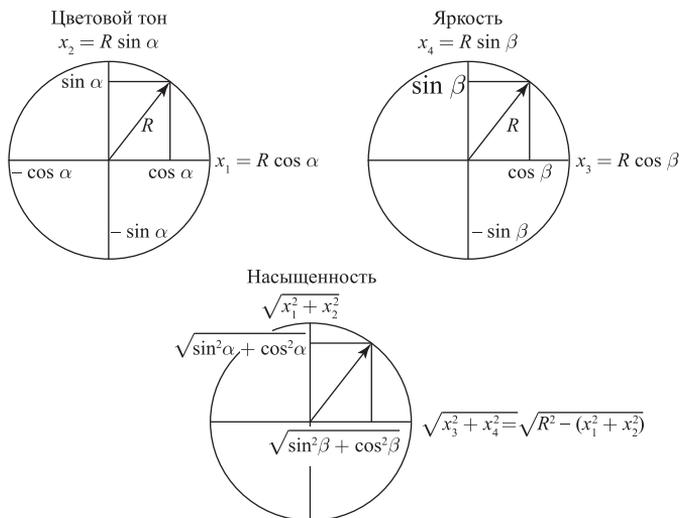


Рис. 4. Плоскостные проекции четырехмерной цветовой гиперсферы (описание см. в тексте)

Детекторы этого четырехмерного пространства избирательно настроены на определенные комбинации входов за счет равных им синаптических весов. Детектор избирательно активируется только тогда, когда входные возбуждения равны соответствующим синаптическим весам данного детектора. Детекторы, образуя сферическую карту в четырехмерном пространстве, кодируют разные комбинации возбуждений двух двумерных модулей местом максимальной активности на такой сферической карте (рис. 4).

Раздел 5. Переход от двумерных и четырехмерных сферических пространств к пространствам большей размерности

В случае когда имеется три двумерных модуля с координатами преддетекторов $\sin \alpha, \cos \alpha; \sin \beta, \cos \beta; \sin \gamma, \cos \gamma$, из их комбинаций можно создать комплексные преддетекторы, образующие восьмимерное векторное пространство, представляющее собой сферическую поверхность с радиусом, равным 12^{BS} .

Координаты преддетекторов, образованные суммацией входов от трех двумерных модулей, равны:

$$\begin{aligned} & \sin \alpha + \sin \beta + \sin \gamma; & \sin \alpha + \sin \beta - \sin \gamma; \\ & \sin \alpha - \sin \beta + \sin \gamma; & \sin \alpha - \sin \beta - \sin \gamma; \\ & \cos \alpha + \cos \beta + \cos \gamma; & \cos \alpha + \cos \beta - \cos \gamma; \\ & \cos \alpha - \cos \beta + \cos \gamma; & \cos \alpha - \cos \beta - \cos \gamma. \end{aligned}$$

Сумма квадратов этих координат равна 12. Следовательно, 8 координат образуют гиперсферу с радиусом, равным 12^{BS} (рис. 5).

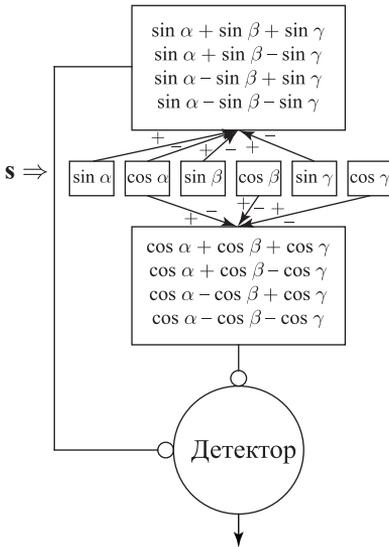


Рис. 5. Восьмерный нейронный модуль (описание см. в тексте)

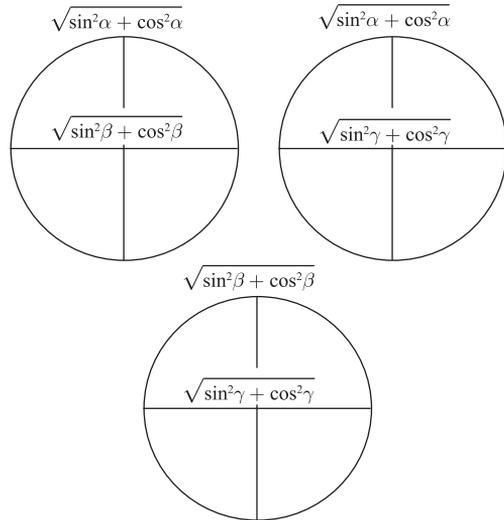


Рис. 6. Отображение восьмерной гиперсферы на три плоскости (описание см. в тексте)

С дальнейшим увеличением числа двумерных модулей, участвующих в построении сферического пространства, его размерность возрастает, образуя многомерную сферическую структуру, детекторы которой избирательно настроены на все более сложные комбинации признаков стимулов.

Компактным отображением многомерного пространства служит использование плоскостей, соответствующих углам гиперсферы. Число таких углов возрастает. Так, в случае 8-мерной гиперсферы таких углов три (рис. 6).

Это позволяет отобразить 8-мерную гиперсферу на три плоскости. Такое «сжатое» отображение гиперсферы на три плоскости позволяет наглядно представить 8-мерное пространство. Зная состав двумерных сферических модулей в структуре многомерного сферического пространства, можно предсказать свойства данного пространства и построить в нем их отображение.

Однако на практике приходится решать другую задачу: имея набор отображений, найти размерность их когнитивного пространства и координаты точек, представляющих перцепты в этом пространстве. Так, при наличии набора цветовых выкрасок требуется определить то цветовое пространство, которое они образуют, и координаты этих выкрасок в этом цветовом пространстве. Аналогичная задача встает перед исследователем, имеющим набор эмоциональных изображений лиц. И здесь задача состоит в том, чтобы найти размерность того эмоционального пространства, которое они образуют, и определить в нём координаты отдельных эмоциональных изображений. Применительно к слуховым образам задача заключается в определении размерности пространства гласных и их координат в таком слуховом пространстве. Аналогичная задача относится к построению музыкального пространства с определением в нём координат отдельных тонов.

В общем виде размерность пространства растёт с увеличением числа двумерных модулей следующим образом: 2^1 ; 2^2 ; 2^3 ; 2^4 , то есть как $d = 2^n$, где 2 — размерность двумерного модуля, n — число объединённых модулей, d — размерность сложного пространства.

Ранее были рассмотрены методы проверки размерности когнитивного пространства, основанные на микроэлектродной регистрации реакций отдельных нейронов на тест-стимулы. Эти методы, адекватные в отношении двумерных модулей, не подходят к анализу модулей большей размерности, которые содержат большее число предетекторов на иерархически более высоких уровнях. Универсальным методом в этом случае служит метод многомерного анализа.

Применение многомерного анализа к выяснению размерности когнитивного пространства основано на том, что отдельные стимулы кодируются векторами возбуждения предетекторов. При этом субъективные различия между ними равны абсолютным величинам разностей тех векторов возбуждения, которые эти стимулы кодируют. Если имеется некоторое число изображений, то для них можно построить матрицы субъективных различий. Используя метод последовательной ортогонализации, из этой матрицы можно получить систему ортогональных векторов, образующих базис матрицы различий.

Теперь каждое изображение можно представить вектором в пространстве, размерность которого определяется числом ортогональных векторов. Координаты векторов, представляющих данный набор изображений, позволяют вычислить абсолютные значения векторных различий и сравнить их с исходными субъективными различиями между изображениями. Следующий шаг связан с построением когнитивного пространства: четырёхмерного для комбинаций яркости и ориентации, а также восьмимерного для представления в нём линий разной ориентации и цвета. Эти пространства сферическими: отдельным точкам этих пространств соответствуют селективные

детекторы, выделяющие или комбинации яркости и ориентации, или комбинации цвета и ориентации. В опытах на человеке комбинации яркости и ориентации, а также цвета и ориентации демонстрируют четырехмерное и восьмимерное пространство соответственно. Совпадение этих пространств позволяет заключить, что субъективное когнитивное пространство образовано множеством селективных нейронов. При этом размерность пространства зависит от сложности комбинируемых признаков. Оно является четырехмерным для комбинаций яркости и ориентации и восьмимерным для представления в нём линий разной ориентации и цвета.

Заключение

Субъективные явления представлены активностью гностических единиц, образующих сферическое когнитивное пространство. Сферическая структура когнитивного пространства определяется тем, что возбуждения нейронов, стоящих на входе гностических единиц, образуют комбинации в виде векторов, одинаковых по своей длине. В свою очередь веса синаптических контактов отдельных гностических единиц также представлены векторами одинаковой длины. При действии стимула на ансамбль нейронов, стоящих на входе гностических единиц (прогностические нейроны), возникающий в них вектор возбуждения поступает на сеть гностических единиц, вызывая в каждой гностической единице возбуждение, равное сумме попарных произведений активации прогностических нейронов и синаптических весов каждой гностической единицы. Это возбуждение гностической единицы равно скалярному произведению двух векторов: вектора возбуждения прогностических нейронов и вектора весов синаптических контактов данной гностической единицы. Максимально возбуждается та гностическая единица, вектор синаптических весов которой совпадает с вектором возбуждения прогностических нейронов. Простейшей сферической структурой является двумерный модуль, включающий два прогностических нейрона, обладающих синусной и косинусной характеристиками. Простейшие гностические единицы такого модуля принято называть детекторами. Тогда гностические единицы можно назвать сложными детекторами. Синаптические веса детектора обладают синусной и косинусной характеристиками, реализуя скалярное произведение вектора возбуждения преддетекторов и вектора синаптических связей данного детектора. Многомерное пространство гностических единиц возникает в результате объединения нескольких элементарных модулей. Так объединение двух элементарных модулей образует четырехмерное сферическое пространство с гностическими единицами, избирательно реагирующими на разные комбинации возбуждений двух элементарных модулей. Комбинация трех элементарных модулей создает восьмимерное когнитивное пространство с гностическими единицами, избирательно реагирующими на разные комбинации возбуждений трех

элементарных модулей. Размерность когнитивного пространства возрастает с ростом числа объединенных элементарных модулей: $D = 2^n$, где D — размерность когнитивного пространства, 2 — размерность элементарного модуля, n — число объединенных двумерных модулей. Отображение всё более сложных стимулов требует всё большей размерности когнитивного пространства. Ограничение числа объединенных двумерных модулей приводит к ограничению когнитивных возможностей. Определение предельных возможностей когнитивных операций основано на измерении предельной размерности когнитивного пространства путем использования всё более сложных стимулов. Определение размерности когнитивного пространства для данного набора стимулов основано на том, что при замене одного стимула другим возникает реакция, равная абсолюту разности векторов возбуждения тех прогностических нейронов, которые активируются этими стимулами. Матрица абсолютов этих векторных разностей содержит информацию о размерности образованного ими когнитивного пространства. Эту информацию о размерности когнитивного пространства можно извлечь методом последовательной ортогонализации Грама — Шмидта (Беклемишев, 2005). Число ортогональных векторов определяет размерность когнитивного пространства. При этом координаты всех векторов, образующих матрицу различий, представлены вкладом ортогональных векторов. Усложняя стимулы и увеличивая их число, находят предельную размерность их когнитивного пространства. Так, комбинация цвета и ориентации линий в норме образует восьмимерное пространство. Однако выключение хроматической составляющей ограничивает размерность пространства до четырех измерений. Это открывает новый подход к оценке когнитивных нарушений, основанный на изучении редукции размерности когнитивного пространства.

Литература

- Беклемишев Д. В. Курс аналитической геометрии и линейной алгебры. М.: Физматлит, 2005.
- Соколов Е. Н., Вайткявичюс Г. Г. Нейроинтеллект: От нейрона к нейрокомпьютеру. М.: Наука, 1989.
- Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УМК «Психология», 2003.
- Соколов Е. Н. Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.
- Пенроуз Р. Тени разума. В поисках науки о сознании. М.: Ижевск, 2005.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичюс Г. Г. Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.

Глава IV-3
Векторная психофизиология
и нейрофизиологический конструктивизм:
зрительное восприятие как специфическая форма
«языков мозга»

Обобщение некоторых следствий из теоретических
и экспериментальных основ векторной психофизиологии

Ч. А. Измайлов, А. М. Черноризов

Ключевые слова: мозг как конструктор, язык, зрительное восприятие, сферическая модель, нейронный модуль, универсальная структура языков мозга

Содержание

Введение. Постановка проблемы: язык зрительного восприятия

Раздел 1. Основные идеи классических и современных теорий зрительного восприятия

Раздел 2. Новый подход к зрительному восприятию как реализации особой формы «языка мозга» для описания внешнего мира

2.1. «Алфавит» языка зрительного восприятия

2.1.1. Сферическая модель различения зрительных стимулов

2.1.2. Категориальная модель различения зрительных стимулов

2.1.3. Двухканальная нейронная сеть как базисный механизм (модуль) языка зрительного восприятия

2.2. «Грамматика» языка зрительного восприятия

Заключение

Литература

Введение. Постановка проблемы: язык зрительного восприятия

Одной из важнейших характеристик языка является его направленность на обозначение предметов. Не менее важным можно считать и переход к обозначению отношений между предметами — иными словами, предметное олицетворение этих отношений, абстракций, которые нельзя выразить «указанием на» или подражанием. Для обозначения этой характеристики уместно использовать психологический термин «опредмечивание». Опредмечивая абстрактные понятия в речи, язык создает искусственные предметы в виде слов для обогащения и развития общения индивидов (Лурия, 1974; Выготский, 1934). Это, в свою очередь, служит мощным стимулом для развития всего категориального аппарата психики и, в первую очередь, — долговременной памяти, интеллекта и речи. Таким образом, формируется положительная обратная связь, которая приводит к интенсивному развитию всех когнитивных процессов.

Какова же природа этой речевой характеристики, какие мозговые механизмы обуславливают ее исполнение? Данная работа не претендует на исчерпывающие ответы по этим вопросам. Наша задача — предложить новый подход к решению проблемы мозговых механизмов речи и восприятия, основанный на единой и общей для них структуре — структуре языка. В работе выдвигается гипотеза, согласно которой речь и восприятие являются частными формами существования этой общей языковой структуры. Речь — это самая развитая и в нашем обыденном представлении самая близкая к языку структура, поскольку именно речь мы наиболее часто называем языком. Однако современное состояние лингвистики, в особенности направления, известные как семиотика и структурная лингвистика, показывают, что языковая структура представлена не только в речи (письменной или устной), но и в таких отдаленных от речи областях, как мифология, этнография, антропология. В психологии и психолингвистике общепринято рассматривать как близкие (соседние в феноменологическом смысле) такие разделы, как память, мышление и речь. На наш взгляд, эта традиция восходит к явно распознаваемому структурному сходству этих когнитивных процессов, которые, по существу, являются именно языковыми.

Основная идея данной работы состоит в том, чтобы показать, что не только речь, мышление и память имеют явную языковую структуру, но и зрительное восприятие — это тоже своеобразная форма речи — «зрительная речь», в основе которой лежит свой «зрительный язык». И не в переносном, а в прямом значении этого слова. Поэтому мозговые механизмы зрительного восприятия имеют непосредственное отношение к языковым механизмам. Более того, язык зрительного восприятия значительно проще языка, реализуемого в речи, но в то же время обладает всеми языковыми атрибутами (алфавитом, грамматикой, синтаксисом) и в этом смысле

представляет собой удобный материал для исследования нейрофизиологических механизмов собственно «речи» и «языка». Здесь мы видим прямую аналогию с широко известными своей эффективностью исследованиями нейронных механизмов памяти и научения высших животных на моделях простых нейронных систем беспозвоночных (Кандель, 2012).

Раздел 1. Основные идеи классических и современных теорий зрительного восприятия

По сути, все теории зрительного восприятия (и классические, и современные) в явном или неявном виде строятся на одном и том же основании, на одном и том же постулате — объектности физической среды, внешнего мира.

«Наша зрительная система приспособлена для восприятия объемных предметов реального мира, для восприятия различных объектов, выделяющихся на фоне друг друга и на общем для них фоне, а не для восприятия объектов и фона в виде двумерных, плоских поверхностей, какими они предстают на фотографиях или на чертежах. Восприятие трехмерных форм на основании фотографий или чертежей есть, на самом деле, иллюзия, в которой естественный механизм, приспособленный к восприятию реального мира, активируется под воздействием очевидных признаков глубины и удаленности, представленных на плоскости» (Шифман, 2003). Эта основная идея — идея реальности трехмерного евклидова пространства как вместилца реально существующих физических объектов — неизбежно приводила исследователей к пониманию зрительного восприятия как процесса обнаружения, отображения, распознавания, опознания в среде трехмерных объектов. Что значит «видеть»? Ответ, казалось бы, простой: зрение — это процесс идентификации окружающих нас предметов и определения места их нахождения. Таким образом, перцепт как феноменальный образ восприятия неизбежно рассматривается как результат процесса узнавания, который осуществляется зрительной системой путем детектирования базисных характеристик (сенсорных качеств, признаков) этого объекта и последующего их синтеза (сборки) в целостный, константный, выделенный из фона предмет (визуальный образ, перцепт).

Но парадокс состоит в том, что основным камнем преткновения для таких теорий зрительного восприятия оказывается нейрофизиологическое устройство зрительной системы, которое в ряде своих звеньев никак не соответствует этой идее. Причем при первом приближении к тому, как устроена та или иная часть зрительной системы, кажется, что детекторная концепция подкрепляется принципом ее (зрительной системы) устройства, но последующее, более детальное исследование обнаруживает в ряде случаев кардинальное несоответствие. Например, оптический аппарат глаза позвоночных представляет собой биологический механизм, который,

на первый взгляд, фактически идентичен оптической системе фотоаппарата, придуманного человеком для «правильного» отображения физических объектов. Это вроде бы прямо указывает на адекватность центральной идеи классических теорий восприятия — идеи распознавания. Но когда выяснилась морфология сетчатки и положение в ней рецепторов (светочувствительных элементов) относительно оптической системы, то результаты привели исследователей в тупик. Дело не в том, что оптика глаза дает изображение, перевернутое вверх ногами относительно силы тяготения на земле, то есть противоположное информации, получаемой от вестибулярной системы. В конце концов, перевернув фотоаппарат вверх ногами, фотокадр легко перевернуть вновь при проявлении или печатании снимка. И даже тот факт, что произвольное искажение хода лучей в оптике глаза с помощью дополнительных внешних устройств не меняет фатально процесс распознавания, можно (хотя и не очень эффективно для хорошей теории) принять и объяснить (Stratton, 1897; Логвиненко, 1974). Главная проблема в том, что рецепторы сетчатки позвоночных расположены так, будто природа задалась целью максимально оградить ее главные светочувствительные элементы от оптически «правильного» получения светового изображения. Прежде чем попасть на рецепторы, свет должен пройти через несколько слоев тканей (сосудистой, нервной, глиальной), поглощающих и рассеивающих (искажающих) световой поток. Это всё равно как если бы в фотоаппарате между фотопленкой и окуляром поместить много слоев разноцветной бумаги. «Еще не нашел объяснения тот факт, что рецепторные элементы сетчатки позвоночных обращены в сторону, противоположную стимулу» (Сомьен, 1975).

Более того, непрерывные высокочастотные движения глаз и разнообразные движения головы и тела всё время меняют направление и интенсивность света. Но устранить эти движения означает прекратить зрение. Стабилизация изображения на сетчатке приводит к исчезновению воспринимаемых предметов, остается только восприятие простых перепадов света и темноты в полном соответствии с устройством оптической системы глаза (Riggs et al., 1953; Ярбус, 1965). Изображение на сетчатке — это сильно уменьшенный искривленный двумерный вариант того, что мы считаем прямой трехмерной действительностью. Проекция на сетчатке обладает невысокими оптическими качествами и не может конкурировать по четкости деталей с изображениями, которые дают фотоаппараты. Каким образом из дрожащих смутных теней на дне каждого глаза мозг воссоздает единый видимый мир, поразительно богатый, надежно устойчивый, с манящей глубиной и перспективой, — это загадка, решение которой не дается самым талантливым физиологам, посвятившим себя изучению сенсорных систем. Специалистам по технической оптике совершенно ясно, что при таком устройстве глаза ни о каком процессе приема и распознавания изображений

(за исключением самых приблизительных разграничений света и темноты) не может быть и речи. Но при всём при этом острота зрения у многих высших позвоночных значительно превосходит физические возможности технического устройства с аналогичной оптикой.

Это можно продемонстрировать несложными расчетами. Плотность рецепторов (колбочек) в центральной ямке глаза человека (*fovea*) примерно 160 000 на один квадратный миллиметр (Линдсей, Норман, 1974). Диаметр *fovea* 1,7–1,8°. При фокусном расстоянии до сетчатки в 20 мм линейный размер радиуса *fovea* равен примерно 0,9 мм. То есть для фовеа линейный размер 1 мм соответствует угловому размеру в 1 градус. Зная линейную плотность колбочек, можно вычислить площадь *fovea*, занятую одним рецептором: $1/\sqrt{150\,000} \approx 1/390$ мм, или 9,2 секунды (в угловых единицах). Это не толщина рецептора, а характеристика «зернистости» фоторецепторного уровня. Соотнесем ее с остротой зрения человека, полученной в психофизических измерениях. Минимальная величина светового пятна, которая определяет порог обнаружения, — 1 угловая секунда. Верньерная острота зрения (различение сдвига одной линии относительно другой) — 2 угловые секунды. Порог распознавания буквы — 30 угловых секунд. Сравните эту величину с устройством входной матрицы светочувствительных элементов искусственных распознающих систем, в которых минимально приемлемая зернистость (с нулевой помехой) для различения букв — это 7×7 элементов.

Другой не менее интересный здесь пример связан с различением наклона прямой линии. Открытие Д. Хьюбелом и Т. Визелем нейронов с простыми рецептивными полями — детекторов ориентации линии — в зрительной коре высших позвоночных было воспринято как открытие нейрофизиологического механизма восприятия линий (Хьюбел, 1990). Однако дифференциальная характеристика этих нейронов варьирует от 5 до 10 угловых градусов (Hubel, Wiesel, 1974; Wiesel, Hubel, 1974), тогда как дифференциальный порог различения наклона линии глазом человека на два порядка ниже. Этот факт также свидетельствует о несоответствии нейрофизиологических характеристик зрительной системы представлению о ней как механизме, настроенном природой на точное распознавание изображений.

Еще большие трудности возникают у классических теорий восприятия при попытках сформулировать принципы функционирования механизмов синтеза отдельных характеристик в целостный образ. Здесь также открытие Д. Хьюбелом и Т. Визелем нейронов со «сложными» и «сверхсложными» рецептивными полями — детекторов комбинаций простых признаков — в зрительной коре высших позвоночных было воспринято как открытие нейрофизиологического механизма распознавания сложных физических объектов. Механизм казался простым и очевидным. На первом этапе опознания зрительная система одновременным включением детекторов

простых физических признаков выделяет из проксимального стимула первичные базисные характеристики изображения. На следующих уровнях анализа эти характеристики группируются во всё более сложные комбинации признаков нейронами со всё более сложными рецептивными полями. И, наконец, на завершающем этапе детекторы сложных признаков — гностические нейроны — опознают, идентифицируют паттерн как отдельный объект внешнего мира. Но такое решение также встречается с целым рядом нейрофизиологических проблем, свидетельствующих о его несовместимости с реальным устройством зрительной системы. Дело вовсе не в том, что число нейронов зрительной коры, включая и ассоциативные области теменно-затылочной и затылочно-височной областей, несопоставимо с числом возможных визуальных форм. И даже не в том, что многочисленные исследования коры головного мозга выявляют поразительно небольшое число типов нейронов-детекторов сложных конфигураций (таких как геометрические фигуры, лицо, живой объект, объекты неживой природы) по сравнению с числом нейронов-детекторов простейших признаков (таких как ориентация линии, отрезок, угол или доминантность левой-правой половины поля зрения). Главная проблема заключается в том, что иерархическая теория восприятия неизбежно базируется на проксимальной стимуляции как источнике максимальной информации, которая в последующих звеньях только обобщается и редуцируется, поскольку имеет избыточный характер. Наиболее простые примеры обычно приводятся с расчетами ста с лишним миллионов рецепторов, или миллиона с лишним ганглиозных клеток сетчатки как однобитовых информационных ячеек и вычислением невообразимого количества информации, получаемой в этом случае зрительной системой при самых умеренных частотных характеристиках нервных клеток (Веккер, 1974; Циммерман, 1984; Кейдель, 1975). Однако эти расчеты никакого отношения к восприятию формы не имеют. Во-первых, экспериментальные данные показывают, что восприятие формы вовсе не обязательно базируется на физическом воздействии на рецепторы глаза. Здесь можно указать на эксперименты с восприятием формы по феноменальному контуру без ретинального изображения (Рок, 1980; Rock, Halper, 1969; Gregory, 1972) и с восприятием формы через узкую движущуюся щель (Rock, Sigman, 1973). Во-вторых, эксперименты с подавлением формирования детекторов определенного типа в онтогенезе показывают, что, хотя число нейронов-детекторов определенной ориентации линий в зрительной коре существенно редуцируется, это незначительно влияет на последующее восприятие формы, для которой теоретически необходимы данные детекторы. (Hirsch, Spinelly, 1972). Исследователи — авторы гештальт-теории уже давно показали, что детекции отдельных элементов недостаточно для восприятия формы (Глезер, 1985). Так, согласно сформулированному гештальтистами закону транспозиции, главным фактором образования

целостности является восприятие соотношений между элементами, а не просто самих элементов. С нашей точки зрения, этот пункт является наиболее важным и решающим для понимания механизмов восприятия формы и восприятия вообще, поэтому далее мы остановимся на нём более детально.

На самом деле среди исследователей зрительного восприятия достаточно много сторонников, критически относящихся к представлению перцепта как результата анализа сетчаточного изображения (проксимального стимула). Так, один из них, Дж. Гибсон, в результате такой критики пришел к следующему заключению: «Теперь я вижу единственный выход в том, чтобы отвергнуть догму о существовании сетчаточного стимула в форме картинки» (Гибсон, 1988). Но в то же время они не подвергают сомнению постулат существования реальности в виде трехмерного ортогонального мира, который восприятие должно как можно точнее отобразить. В связи с этим многие исследователи склоняются к позиции, что для понимания восприятия формы как процесса формирования правильного изображения реальных объектов необходимо привлечение более сложных когнитивных процессов, таких как научение, память, интеллект (Рок, 1980, Грегори, 1972; Глезер, 1985). Предложение Дж. Гибсона перейти от физиологической оптики к оптике экологической (Гибсон, 1988) и рассматривать восприятие как систему «глаз — мозг — голова — тело — окружающая среда» тем не менее оставляет в основании идею реального существования «экологических» объектов именно такими, какими представлены в восприятии. В теории Дж. Гибсона меняется описание физического мира (для которого он вводит специальный термин «окружающая среда»), но задача восприятия — «узнавать при осмотре, что и где находится» — остается неизменной.

Совершенно не случайно, что все компьютерные системы распознавания образов включают в себя процессы обучения, логические уравнения, систему принятия решений (Линдсей, Норман, 1974; Бонгард, 1967; Уинстон, 1978). Таким образом, успешное решение задачи распознавания изображений требует не просто автоматического анализа сетчаточного изображения (проксимальной стимуляции), но дополнительного привлечения процедур более высокого когнитивного уровня (Глезер, 1985). Именно поэтому М. Бонгард (1967) пишет, что «...**проблема узнавания** — это часть **проблемы мышления**» (*подчеркнуто в оригинале*).

Однако при анализе того, на чём основана эффективность алгоритмов распознавания образов (нейрокогнитронов) (Fucushima, Miyake, 1982; Van Ooyen, Nienhuis, 1993), мы сталкиваемся с той же проблемой несогласованности принципов построения искусственных алгоритмов распознавания образов с нейрофизиологическими характеристиками зрительной системы. Эффективность работы этих алгоритмов прямо зависит от вычислительных возможностей механизма (компьютера), что определяется двумя условиями:

быстродействием процессора и объемом оперативной памяти. При современных вычислительных мощностях (миллиардах операций в секунду и доступу к миллиардам бит информации) на распознавание трехмерной фигуры (не сканирование, а классификацию) требуется время, измеряемое в секундах. Не будем акцентировать внимание на времени, так как это мало-существенный показатель (хотя зрительная система человека делает то же самое за десятки миллисекунд), а обратимся к устройству нервной сети. Быстродействие электрических процессов в нервной сети, ограниченное «сверху» 1 кГц, существенным образом определяется двумя факторами — рефрактерным периодом формирования потенциала действия и химическим устройством синапса. Так же «ничтожно» по сравнению с компьютерными системами выглядит и объем оперативной зрительной памяти человека — порядка 10 единиц. При таких характеристиках носителя никакой из имеющихся алгоритмов распознавания образов работать не будет.

Таким образом, мы приходим к выводу, что включение в процесс восприятия формы элементов памяти, научения и интеллекта, что реализуется в подходах, которые мы называем распознаванием образов, не только не приближает нас к пониманию зрительных механизмов восприятия формы, а, наоборот, демонстрирует полную непригодность мозга для зрительного отображения объектов.

Возникает следующая дилемма. Либо мы (1) учитываем нейрофизиологию зрения и рассматриваем зрительное восприятие как специфический психический процесс, осуществляемый у высших позвоночных специально зрительной системой (а не всем организмом в целом), либо мы (2) рассматриваем зрительную систему как фотоэлектрическое устройство, которое воспроизводит внешний мир в виде распределения активированных и неактивированных элементов на плоскости (сетчатки или коры), и для которой главным и фактически единственно необходимым свойством является высокая разрешающая способность, обеспечивающая точное и полное отражение реальной среды.

В первом случае мы имеем целый ряд частных психофизиологических теорий, в которых достаточно точно измеренные характеристики человека (или животных) в области зрительного восприятия математически корректно связаны с нейрофизиологическими характеристиками зрительной системы. Например, известный феномен полос Маха, с одной стороны, и латеральное торможение нейронов в сетчатке и наружного колленчатого тела, с другой. Или восприятие интенсивности светового излучения, с одной стороны, и «рабочие характеристики» фоторецепторов, с другой. Кульминацией такого подхода являются современные теории цветового зрения (Wyszecki, Stiles, 1982; Измайлов и др., 1989), в которых значительное количество цветовых функций, полученных в психофизических экспериментах на человеке, с высокой степенью точности обосновываются функциониро-

ванием специфических звеньев зрительной системы высших позвоночных (Valois, Valois, 1975; Zeki, 1980; Gouras, Zrenner, 1981; Zrenner, 1983). Но эта точность касается только наиболее простых, так называемых сенсорных характеристик зрения, а как только зрительный стимул представляет собой пространственную или временную комбинацию нескольких зрительных переменных, то теория перестает работать. Например, высокоэффективные теории восприятия апертурных цветов ничего не дают для решения проблемы цветовой константности (Максимов, 1984).

Во втором случае зрительный образ, перцепт — это результат функционирования не просто всего мозга, включающего как когнитивные, так и мотивационные механизмы, но некоторого сверхмощного по современным меркам нейронного вычислительного устройства. Здесь мы не имеем хоть сколько-нибудь развитых психологических (тем более психофизиологических) теорий восприятия. Но зато имеем достаточно эффективные теории и алгоритмы распознавания образов, которые широко используются в современных управляющих и диагностических компьютерных системах и которые так же далеки от нейронных механизмов зрительного восприятия и мозга человека в целом, как глаз от фотоаппарата.

Раздел 2. Новый подход к зрительному восприятию как реализации особой формы «языка мозга» для описания внешнего мира

Всё изложенное выше свидетельствует о том, что идея рассматривать зрительное восприятие как процесс распознавания или отображения объектов реального мира во многом не согласуется как с нейрофизиологией зрительной системы, так и с пониманием зрительного восприятия как самостоятельного психического процесса, требующего обращения ко всему мозгу и имеющего свои специфические механизмы функционирования. Именно эта идея является причиной кардинального водораздела между психологическими и нейрофизиологическими теориями восприятия, объяснительная сила которых ограничена пределами частных экспериментальных данных, на которых они построены, и практическими разработками алгоритмов распознавания образов. Системы распознавания из огромного массива экспериментальных данных в области психофизики и нейрофизиологии зрения используют только самую примитивную модель зрительной системы как фотоаппарата. При этом вся эффективность таких систем базируется на вычислительных механизмах, используемых в таких разделах психологии, как научение, принятие решений, логический интеллект.

Когда исследователь сталкивается с фатальным противоречием в выводах из теории, то с неизбежностью возникает необходимость пересмотреть ее основной тезис. На важность такого методологического шага указывал И. Кант, анализируя соотношение субъективного опыта и объективной реальности: «Когда оказалось, что очевидная гипотеза вращения всех

небесных светил вокруг наблюдателя недостаточно хорошо объясняет небесные движения, он (Коперник) попробовал, не удастся ли достигнуть лучших результатов, если предположить, что наблюдатель движется, а звезда находится в покое. И в метафизике можно сделать такое же предположение, что касается **очевидных** представлений» (Кант, 1915). И. Кант формулирует такое предположение относительно природы психических феноменов и, в частности, — относительно их пространственно-временного описания, которое непосредственно относится к проблеме восприятия. «Пространство и время — это не объективные структуры, воспроизводимые в ощущении, а априорная форма, которая, будучи субъективной предпосылкой любого ощущения, **изнутри упорядочивает** лишнюю объективной пространственной структурированности **хаотическую материю внешнего опыта**» (*курсив авторов*).

Следуя идее И. Канта, можно попытаться объединить в одну теоретическую концепцию разнообразную феноменологию зрительного восприятия, устройство зрительной системы позвоночных и формальные алгоритмы распознавания образов, если отойти от идеи распознавания в проксимальной стимуляции уже существующих объектов среды и принять за основание идею **языкового описания** физико-химической среды **в форме предметного зрительного трехмерного мира**. Иначе говоря, рассматривать восприятие как языковую структуру, а нейрофизиологические механизмы зрения — как устройства, которые формируют элементы зрительного языка («зрительный алфавит») и собирают из них по языковым правилам («зрительная грамматика») целостные категориальные единицы (перцепты), из которых далее, также по языковым, но другим правилам («зрительный синтаксис»), формируются предложения — «зрительные сцены».

«Зрительный язык» построен по общим принципам языковой архитектуры, но имеет свою специфику. Например, в отличие от одномерного устного языка и двумерного письменного зрительный язык трехмерен. Размерность языка здесь характеризует не процесс слушания, говорения, письма или чтения, которые одномерны, поскольку линейно разворачиваются во времени, а субъективную размерность элемента алфавита, необходимую для выделения его из фона и от других элементов алфавита. Именно трехмерность алфавита задает трехмерность зрительного восприятия. Это не имеет отношения к реальной среде, а, в соответствии с идеей Канта, представляет собой особую ментальную область (субъективное пространство), в которой размещаются категориальные единицы зрительного языка — перцепты. Не все живые организмы имеют трехмерный зрительный язык, но возможно, что размерность языка связана с устройством зрительной системы, с ее эффективностью. Мы видим, что животные с трехмерным зрением имеют более сложную нервную систему и более сложное поведение, чем животные с двумерным или одномерным зрением.

Гипотеза зрительного восприятия как своеобразной формы языка открывает возможности для более глубокого понимания роли восприятия в поведении человека и животных. Под влиянием когнитивного подхода в современной психофизиологии восприятия ширится круг исследователей, рассматривающих понятие информации в качестве важнейшей основы когнитивных процессов (Веккер, 1974). С этих позиций восприятие — это источник информации о состоянии среды, включающей в себя сам организм как физико-химический агрегат. Это утверждение не вызывает возражения за исключением одного аспекта. Большинство сторонников такого информационного подхода рассматривают именно среду в качестве источника информации, а зрительную систему (наряду со слуховой, обонятельной и другими сенсорными системами) — как один из каналов переработки этой информации и передачи ее в центральный аппарат мозга (Веккер, 1974). Наша позиция состоит в том, что **в среде не содержится никакой информации, поэтому организм не извлекает информацию из среды, а производит ее сам.** Именно зрительная система продуцирует информацию, причем в таком виде, который наиболее адекватен центральным системам мозга, принимающим решения и ответственным за эффективность поведения, — то есть памяти и интеллекту. Поскольку память и интеллект — это языковые структуры, то информация, производимая восприятием, должна быть им понятна и содержательна как родная речь, а не как вычислительная процедура, требующая колоссального объема памяти и наносекундного быстродействия. Иначе говоря, мозг — это не вычислительная машина, а языковая система, и информация в мозге измеряется не в битах за секунду, а в «семантических» единицах. Нужно отметить, что это не означает, что машина не является языковой системой. Современные компьютеры представляют собой уже развитые языковые системы, но они конструктивно реализованы не только как языковые, но, в первую очередь, как вычислительные устройства, использующие для хранения и обмена информацией (результатов вычислений) между блоками структуру в виде двоичного кода, требующего для своей обработки колоссальные ресурсы памяти.

Из языковой гипотезы восприятия следует, что предметные образы восприятия (зрительные перцепты) не имеют прямых (абсолютно точных, тождественных) аналогов во внешнем мире. Так, перцептивные характеристики цвета или формы не имеют прямых физических коррелятов и конструируются из сенсорных образов зрения, но не буквально по образу и подобию реальных объектов, а по правилам и алгоритмам языка, реализованного нейронными механизмами перцепции в качестве носителя. Термин «конструирование» здесь используется в соответствии с концепцией радикального конструктивизма (Roth, 1992; Цоколов, 2000). Такое понимание восприятия переводит нас из области видеотехники и каналов преобразования видеоизображений в область языковых конструкций. В данном подходе

выделяются три класса зрительных феноменов: сенсорные образы, алгоритмы конструирования перцептов и сами перцептивные образы. Каждый из этих классов реализуется специфическими нейронными механизмами в зрительной системе. Они соотносятся с тремя классами языковых феноменов: буквы (слоги), грамматика, слова (морфемы). Продолжение этой аналогии состоит в формулировке (поиске) правил формирования трехмерной зрительной сцены из отдельных предметных образов по аналогии с тем, как в языке формируются предложения (словосочетания) из слов. Всё вместе это будет составлять язык зрительного восприятия. Ниже приводятся экспериментальные обоснования этой идеи с использованием результатов психофизических и электрофизиологических исследований зрительного восприятия, полученных в рамках векторной психофизиологии.

2.1. «Алфавит» языка зрительного восприятия

Языковая концепция зрения приводит к совершенно другому пониманию роли рецепторов, подкорковых структур и нейронов-детекторов в формировании зрительных образов. Она подводит к исследованию зрения как лингвистическому исследованию неизвестного языка. Одной из важнейших задач, которые встают перед исследователем в этом случае, является определение критерия (интервала), разделяющего грамматические единицы (буквы и слоги) друг от друга и от семантических единиц (морфем, слов и словосочетаний). Для решения этой проблемы «зрительного языка» может быть использован метод, основанный на сферической модели различения зрительных стимулов. Рассмотрим более детально предлагаемый метод выделения языковых единиц зрительного восприятия.

В ходе собственных экспериментальных исследований **различения** зрительных стимулов, представляющих собой изображения различной сложности (гомогенное поле разного спектрального состава и яркости, простые геометрические фигуры в виде линий или углов разной величины и ориентации, схематические и фотографические изображения лица, буквы русского и латинского алфавитов, случайные сочетания букв; слова, обозначающие цвета и эмоции), нами было обнаружено, что результаты всех экспериментов можно разделить на два класса в соответствии со спецификой используемых стимулов (для обзора см. Измайлов и др., 1989). Важно отметить, что все эти исследования проводились по единой методике, включающей единые стандарты стимуляции, инструкции испытуемому, статистической обработки данных и математических методов представления данных. При этом единственно существенной спецификой каждого типа исследования была только стимуляция. На этом основании можно утверждать, что типология результатов определялась типологией стимулов. Кроме собственных, мы будем привлекать к обсуждению данные других авторов, которые

получены в соответствии с отмеченными выше условиями эксперимента. Какова же полученная типология экспериментальных данных?

2.1.1. Сферическая модель различения зрительных стимулов

В результате опытов по зрительному различению стимулы первого класса могут быть представлены точками в евклидовом пространстве разной размерности так, что все межточечные расстояния прямо соотносятся с субъективными оценками воспринимаемых различий между попарно предъявляемыми стимулами (Соколов 2003, 2010; часть I монографии). Существенной особенностью такого представления данных является то, что **точки-стимулы заполняют не весь объем евклидова пространства, а только часть его, образуя гладкую поверхность n -мерной сферы**. По терминологии Р. Шепарда это соответствует фундаментальному свойству циркулярности внутренних репрезентаций (Shepard, 1987, 2001). Каждый зрительный стимул представлен в данной модели своим n -мерным вектором, и все векторы-стимулы имеют одинаковую длину. Отсюда следует, что информация о стимулах кодируется только **соотношением** компонентов вектора, которые взаимосвязаны следующими уравнениями:

$$X_{1i}^2 + X_{2i}^2 + \dots + X_{ni}^2 = R_i^2, \quad (1)$$

$$d_{ij}^2 = \sum k = 1^n (X_{ki} - X_{kj})^2. \quad (2)$$

Первое уравнение фиксирует пространственные свойства модели, то есть представление стимулов как точек сферы в n -мерном евклидовом пространстве (Фомин и др., 1979; Вайткявичус, Соколов, 1989). Второе уравнение выражает метрику модели, согласно которой воспринимаемое различие между стимулами измеряется как евклидово расстояние между точками — концами векторов, представляющими эти стимулы на сфере (Izmailov, Sokolov, 1990, 1992; Измайлов и др., 2003).

Первая важная особенность такого представления субъективных различий состоит в том, что сферические (угловые) координаты точек-стимулов обнаруживают строгую связь с субъективными переменными, которые традиционно используются в литературе по зрительному восприятию для спецификации этих стимулов. Например, пространство цветоразличения представлено трехмерной сферой в четырехмерном евклидовом пространстве, в котором три сферические координаты цветовых точек, представляющих монохроматические стимулы, в точности соответствуют функциям, описывающим связь цветового тона, насыщенности и светлоты цвета с длиной волны и интенсивностью светового излучения (Izmailov, Sokolov, 1990). А пространство различения углов разной величины и ориентации представлено сферой, в которой две сферические координаты точек, представляющих такие стимулы в трехмерном евклидовом пространстве, в точности соответствуют психофизическим функциям, описывающим связь

воспринимаемых угловых характеристик с физическими свойствами стимулов (Измайлов и др., 1988; Izmailov, Sokolov, 1990; Измайлов и др., 2003а, б; Измайлов и др., 2004).

Вторая важная особенность сферической модели различения зрительных стимулов состоит в том, что система декартовых координат пространства, в котором размещаются точки-стимулы, рассматривается как набор нейрофизиологических каналов, из которых в зрительной системе формируется нейронная сеть кодирования стимулов. Функции, описывающие связь декартовых координат точек с физическими характеристиками стимулов, также хорошо согласуются с электрической активностью отдельных звеньев зрительной системы (Sokolov, Izmailov, 1990; Измайлов и др., 1989). Например, в том же пространстве цветоразличения четыре декартовы координаты цветовых точек, представляющих монохроматические стимулы, в точности соответствуют функциям, описывающим активность цветоопponentных r - g и b - y нейронов сетчатки и наружного коленчатого тела (НКТ), а также ахроматических (яркостных) нейронов B_r - и D_a -типов верхнего двухолмия, НКТ и коры (Супин, 1981; Черноризов, 1995; 1999; Измайлов и др., 1989; Черноризов, Соколов, 2001; Полянский и др., 2005; Jung, 1973; Valois, Valois, 1975; Izmailov, Sokolov, 1990, 1992; Evtikhin et al., 2008). В пространстве же различения углов разной величины и ориентации три функции значений декартовых координат соответствуют характеристикам обнаруженных в зрительной коре высших позвоночных нейронов с простыми рецептивными полями — так называемых детекторов ориентации линий и углов (Шевелев и др., 2000; Измайлов и др., 2004; Hubel, Wiesel, 1974; Shevelev et al., 1999).

Таким образом, сферическая модель различения зрительных стимулов одновременно описывает как механизм нейрофизиологического кодирования стимулов в зрительной системе, представленный в модели системой декартовых координат, так и механизм декодирования нейрофизиологического кода в перцептивные характеристики зрительного образа, представленный в модели системой сферических координат.

2.1.2. Категориальная модель различения зрительных стимулов

Результаты различения стимулов другого класса представляют собой **неметрическое пространство** двух или трех измерений в декартовой системе координат. Здесь стимулы группируются в кластеры, внутри которых положение каждого стимула достаточно случайно, а сами кластеры могут образовывать локально упорядоченные цепочки. Например, буквы русского (или латинского) алфавита образуют двумерное пространство, в котором выделяются три класса, которые можно охарактеризовать через категории округлости, остроугольности и прямоугольности (Соколов и др., 1985; Терехина, 1986; глава I-4). Трехлинейные фигуры (три луча, выходящие

из одной точки), варьируемые только по величине одного угла, дают аналогичное трехмерное пространство, в котором образуются три кластера — так называемые стрелки, вилки и Т-образные фигуры. Такие же результаты получаются при различении геометрических фигур — треугольника, трапеции и пятиугольника, искаженных различной степенью деформации контура вплоть до полной бесформенности. Для испытуемых с разной степенью геометрического образования получено двумерное пространство с распределением стимулов на четыре кластера, внутри которых локальная упорядоченность стимулов коррелировала с уровнем образования испытуемых (Шехтер, 2004).

Особенно интересные результаты получаются в экспериментах с оценкой цветовых различий между словами — названиями цветов (Фрумкина и др., 1982; Измайлов и др., 1992; Izmailov, Sokolov, 1992). Наиболее типичные результаты многомерного шкалирования данных различения цветовых названий приводятся в работах Фрумкиной с соавторами (1982) и Терехиной (1986), являющихся наиболее представительными среди исследований такого рода. В работе Фрумкиной с соавторами (1982) использованы 80 цветовых названий русского языка и данные обобщены по 63 испытуемым. Пространственное распределение названий, полученное этими авторами, имело форму конической поверхности с кластеризацией цветов на пять групп по четырем основным цветам спектра (синий, зеленый, желтый, красный) и ахроматическим цветам (белый, молочный, серый, пепельный, грифельный, черный). Между этими основными кластерами располагались группы промежуточных цветовых названий. Например, между группой синих (васильковый, голубой, синий, небесный) и группой зеленых (болотный, зеленый, салатный, бутылочный) располагались названия «бирюзовый», «морской волны», а «красные» названия вообще составили отдельное измерение, ортогональное этой поверхности.

Такая неметрическая структура данных различения речевых категорий (не только цветовых названий) получается всегда при использовании самых разных методов анализа. В этом смысле очень показательны результаты экспериментов с искусственными названиями цветов. В работах Измайлова с соавторами (1992) и Izmailov, Sokolov (1992) в качестве стимулов были взяты 20 бессмысленных слов (псевдослов), составленных из трех букв русского алфавита (согласный — гласный — согласный) путем квазислучайных комбинаций. Вначале было показано, что эти «слова» исходно не содержат цветовой семантики. Испытуемые оценивали стимулы по цветовым различиям, и в результате анализа, как и ожидалось, получалось двумерное евклидово пространство, в котором стимулы располагались достаточно произвольно, с небольшой группировкой вокруг гласных букв. Эти результаты свидетельствуют о том, что искусственные стимулы в виде псевдослов содержат только ту семантическую характеристику, которая связана

с алфавитом русского языка. Затем проводилась обучающая серия, в которой каждому псевдослову ставился в соответствие определенный цвет, создаваемый монохроматическим излучением в спектральном диапазоне 480–615 нм. Обучение считалось завершенным, если испытуемый после обучения безошибочно называл каждый из цветовых стимулов, предъявляемых в случайном порядке, своим (закрепленным при обучении) искусственным названием. После этого испытуемые оценивали цветовые различия между искусственными цветовыми названиями. По этим данным вновь строилась пространственная модель различения, которую сравнивали с аналогичной моделью, полученной до обучения. Главным результатом этих экспериментов был монотонный, зависящий от степени обучения переход от двумерного неметрического пространства речевых категорий в начале обучения к сферическому пространству цветоразличения на конечных стадиях обучения.

Авторами данных работ такой переход объяснялся изменением семантического содержания стимула-псевдослова в процессе обучения: *от речевого* (буквы русского алфавита, слоги русского языка) *к зрительному*, когда значение слова определяется только цветовым содержанием сенсорного образа. В свете языковой теории зрения этот вывод можно развить следующим образом. Световой паттерн, попадающий на сетчатку, зрительная система одновременно детектирует (обозначает) и как элемент алфавита, и как зрительную категорию. В первом случае результат детектирования выражается в виде сферической модели различения (поскольку так устроена нейронная сеть детектирования элементов «зрительного алфавита»), во втором случае — в виде категориального семантического пространства. Пока псевдослова детектировались как принадлежащие речевому языку, в оценке различия между стимулами доминировал вклад категориальной системы зрения. Но затем в оценке различия стал доминировать вклад алфавитной системы зрения, так как вследствие обучения зрительная система стала детектировать стимулы не только как речевые, но и как принадлежащие цветовому зрению. В этом случае слова характеризовались главным образом по цветовому тону, то есть свойством, относящимся к «зрительному алфавиту». (Здесь нужно напомнить, что «алфавит» зрения не есть алфавит русского языка, это совершенно разные явления).

В пользу такой интерпретации структуры субъективных различий между искусственными цветовыми названиями говорят данные различения слов, обозначающих основные цвета спектра в обыденной речи. Геометрическое представление оценок сходства или различия между такими словами всегда имеет форму цветового круга Ньютона аналогично пространству стимулов-излучений соответствующих цветовых тонов (Фрумкина, 1982). В таких словах, как «красный», «синий», «зеленый» и т. п., доминирует цветовая сенсорная характеристика, и эти слова, предъявленные как зритель-

ные стимулы, вне речевого контекста, активируют в основном нейронные сети «зрительного алфавита», что и находит соответствующее отражение в структуре оценок испытуемого. Эксперименты с регистрацией вызванных потенциалов различения (ВПП) у человека в ответ на мгновенную смену этих же слов — цветовых названий (Измайлов и др., 1998, 2003) показывают, что в этом случае активируется именно зрительная сеть. При этом в левой затылочной области коры головного мозга (электрод О1 в системе 10/20) регистрируется компонент P120–N180, амплитуда которого прямо связана с субъективной оценкой цветовых различий в словах-названиях цветов. Примечательно, что этот компонент ВПП не реагирует на цветовые различия между излучениями. В аналогичных экспериментах со стимулами-излучениями разного цвета на цветовые различия реагируют более ранние компоненты — N87 (Измайлов и др., 1998) и N87–P120 (Измайлов и др., 2003; Izmailov, Sokolov, 2004). Компонент ВПП P120–N180 чувствителен не только к цветовым различиям между словами — базисными названиями цветов, но и к трансформациям элементов в сложном зрительном паттерне (например, к изменениям кривизны рта или наклона бровей на схематическом изображении лица: Izmailov, Sokolov, 2004). Этот компонент реагирует также на число букв в слове независимо от того, что обозначают эти слова — цвета (Измайлов и др., 2003а) или эмоции (Измайлов и др., 2003б). Во всех этих случаях матрица межстимульных различий, полученная для амплитуд компонента P120–N180 ВПП, позволяет построить метрическое пространство, соответствующее сферической модели различения зрительных стимулов.

Таким образом, разделение зрительных стимулов на два класса на основании метрических и пространственных характеристик соответствующей геометрической модели различения рассматривается как операциональный метод выявления двух основных языковых форм зрения — букв (слогов) и морфем (слов).

На первый взгляд, эта классификация соответствует традиционному выделению в зрении сенсорных и перцептивных процессов. Но традиционные классификации базируются на априорно (или феноменологически) определяемых критериях для такого разделения. Однако все попытки такого рода не выдерживают экспериментальной проверки, поскольку не сопровождаются жестким методом верификации теоретических критериев. Внимательный анализ предлагаемого нами метода показывает, что ни о каком зрительном стимуле априори нельзя сказать, к какому классу из базисных языковых составляющих зрения этот стимул принадлежит. Ответ на этот вопрос можно получить только после тщательного исследования данного стимула описанным в наших работах методом. То же самое относится и к следующему направлению анализа зрительного языка — выявлению правил, по которым буквы соединяются в слоги, морфемы и слова.

Прежде чем рассматривать грамматические основы зрительного языка, мы рассмотрим нейрофизиологический механизм «зрительного алфавита», на основе которого формируется нейронная сеть конкретной зрительной буквы.

2.1.3. Двухканальная нейронная сеть как базисный механизм (модуль) языка зрительного восприятия

Представление в рамках одной и той же математической модели нейрофизиологического и перцептивного механизмов различения разнообразных зрительных стимулов позволило выделить базисный механизм (так называемый двухканальный модуль), с помощью которого в зрительной системе специфицируется единичная субъективная переменная (Измайлов и др., 1998, 2004, 2006; Измайлов, Черноризов, 2005). Математическое выражение этого модуля представлено описанными выше уравнениями (1) и (2) для случая, когда $n = 2$. Графически эта модель представляет (а) стимулы как радиусы-векторы, концы которых есть точки окружности на евклидовой плоскости (рис. 1); (б) субъективную переменную как угловую координату точки-стимула, а (в) нейрофизиологическую сеть кодирования стимула — как два канала, взаимосвязанных реципрокным отношением так, что когда один канал в этой сети (ось x_1) увеличивает свою активацию при возрастании стимульной величины, то другой канал (ось x_2) пропорционально уменьшает свою активацию, и, наоборот, при убывании значения стимульной переменной первый канал уменьшает свою активность, а второй — увеличивает. При этом общая активность модуля, представленная величиной радиуса окружности (уравнение (1)), остается всегда постоянной.

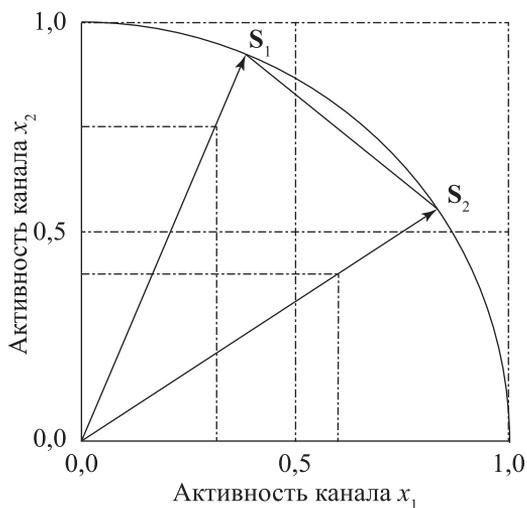


Рис. 1. Сферическая модель различения стимулов по интенсивности излучения

Два вектора представляют два стимула — S_1 и S_2 . Единичная окружность, проходящая через концы векторов, образуется множеством стимулов, различаемых зрительной системой (см. в тексте уравнение (1)). Угол между вектором и осью абсцисс есть сферическая координата вектора, которая представляет перцептивную характеристику стимула — светлоту. Хорда между концами векторов представляет воспринимаемое различие по светлоте между стимулами S_1 и S_2 (см. в тексте уравнение (2)). Ось абсцисс на графике представляет активность одного канала нейронной сети различения зрительных стимулов (x_1), а ось ординат — другого (x_2). Каждая точка-стимул задана уравнением сферы в двумерной декартовой системе координат

Это достигается за счет особого устройства входных синапсов каждого канала. Коэффициенты синаптического преобразования обоих каналов имеют синусно-косинусную характеристику, что и определяет сферическую форму выражения их взаимосвязи (Фомин и др., 1979). Таким образом, определенное соотношение компонентов вектора, которое однозначно задает его сферическую координату, представляет в модели взаимооднозначную связь между способами активации каналов нейронной сети, с одной стороны, и перцептивной (субъективной) переменной — с другой. Эта взаимооднозначность (изоморфизм) показана целым рядом разных методик, начиная от электрической стимуляции непосредственно проекционных зон коры головного мозга и кончая опытами по хирургическому переключению между собой волокон зрительного и слухового трактов.

А как же обстоит дело с однозначностью связи между перцептивной переменной (образом) и соответствующими состояниями среды? Весь наш обыденный зрительный опыт основывается именно на этой очевидной однозначности. Мы обычно имеем здесь следующие рассуждения. «Вот береза стоит возле дома. Сколько бы я раз ни проходил мимо нее, она та же самая, с раздвоенным стволом, зелеными листьями летом, с желтыми листьями осенью и без листьев зимой. Я могу до нее дотронуться, понюхать ее листочек. То же самое воспринимают и другие люди, а не только я. Что может быть реальнее?» Речь в данном случае идет не об образах памяти или представления, а именно об актуальных образах восприятия. Но все эти рассуждения касаются не столько взаимооднозначности связи между реальностью и ее отражением (перцептом), сколько взаимооднозначности связи между самими перцептами. Когда же мы в психофизическом эксперименте проверяем взаимоотношения между физическим воздействием и перцептом, меняя физические характеристики излучения, падающего на сетчатку, то для изоморфизма не остается никаких оснований. Наиболее ярким примером такой неоднозначности является феномен цветового метамеризма, лежащий в основе одного из законов смешения цветов. Существует множество спектральных излучений, которые при одних и тех же условиях стимуляции и наблюдения дают один и тот же (субъективно неразличимый) цвет. То есть зная абсолютно точно цветовые характеристики образа (цветовой тон, насыщенность и светлоту), ничего нельзя сказать о спектральном составе этих излучений (распределении энергии по длинам волн видимого спектра). Другой, не менее эффектный феномен демонстрируется с помощью так называемого ящика Гельба. Внутри черного ящика рядом с задней стенкой помещается небольшой картонный прямоугольник коричневого цвета, а в передней стенке делается два маленьких отверстия. Через одно из них освещается этот прямоугольник, а через другое — смотрит одним глазом (другой глаз закрыт) испытуемый, и по просьбе экспериментатора называет цвет картонки. При указанных выше условиях

испытуемый всегда видит не коричневый кусок картона, а ярко-желтый светящийся прямоугольник. Но стоит экспериментатору поместить между задней стенкой и картонкой кусок бумаги или серой ткани (большей по величине, чем картонка), не меняя при этом никаких других условий (то есть физических характеристик излучения, освещающего картонку и условий наблюдения для испытуемого), как ярко-желтое светящееся поле трансформируется в восприятии наблюдателя в обычный кусок коричневого картона. Причем сколько раз вы проделываете эту операцию, столько раз меняется субъективный образ.

Исследователи зрения давно раскрыли природу этих и многих других аналогичных феноменов. Она заключается в том, что зрительная система реагирует не на само воздействие среды (энергию излучения), а на отношения возбуждений, вызванных этим воздействием в разных клетках сетчатки. В случае цветового метамеризма — это отношение между реакциями на одно и то же воздействие трех типов рецепторов сетчатки. В случае одновременного контраста — это отношение активностей пространственно разделенных рецепторов. Аналогичные эффекты можно получить временным разделением активности рецепторов или нейронов сетчатки.

Отсюда следует принципиально важный вывод. Фоторецепторы — это не просто входные элементы распознающей системы, как это обычно представляется в теориях зрительного восприятия и технических системах распознавания образов, а набор гетерогенных датчиков преобразования энергии среды в *отношение реакций*, то есть в определенные соотношения числа импульсов, мембранных потенциалов и т. п., возникающих одновременно в разных рецепторах и (или) пострецепторных клетках (нейронах) сетчатки на одно и то же воздействие среды. Поэтому *для формирования зрительного кода объекта главным является не столько зернистость сетчатки, определяемая плотностью распределения рецепторов, сколько типологическое разнообразие рецепторов*. Поскольку стимулом для зрительной системы является *отношение* величин, а не их абсолютные значения, то понятно, что никакой взаимодозначности между физическими явлениями внешнего мира и активностью зрительной системы нет, а есть в лучшем случае гомоморфизм, когда множество состояний среды кодируется одним и тем же множеством состояний зрительной системы. Это тем более означает, что взаимодозначности не может быть и в отношениях между средой и рецептом.

Структура сферической модели отражает именно такие отношения между физическим воздействием среды, зрительной системой и субъективным образом. Каждый двухканальный модуль (рис. 1) содержит на входе систему из двух или более рецепторов, имеющих гетерогенные (различные, но перекрывающиеся) характеристики чувствительности к диапазону физической энергии (Фомин и др., 1979; Соколов, Вайткявичус, 1989).

От рецептора каждого типа возбуждение передается сразу на входы обоих каналов. В каждом из каналов это возбуждение преобразуется умножением на коэффициент синаптической передачи, и это произведение выхода i -го рецептора на вход j -го канала определяет итоговую величину активации канала, которая представлена компонентом вектора в уравнении (1).

2.2. «Грамматика» языка зрительного восприятия

Рассмотренная выше сферическая модель двухканальной нейронной сети различения зрительных стимулов представляет базисный механизм формирования элементов «зрительного алфавита». «Зрительный алфавит» содержит в себе столько элементов, сколько зрительных стимулов при их различении может быть представлено в виде сферической модели. Эти стимулы можно обозначить как простые зрительные стимулы. В соответствии с излагаемым здесь языковым подходом к зрительному восприятию все остальные стимулы рассматриваются как сложные, которые состояются из элементов «зрительного алфавита» — так же, как состояются комбинации букв из «речевого алфавита». Из последующего изложения будет видно, что такое разделение на простые и сложные зрительные стимулы не связано прямо ни с физическими характеристиками стимулов, ни с феноменальными, субъективными характеристиками зрительного образа. Точно так же разделение языковых форм в общем случае не определяется свойствами носителя языка, хотя в любом конкретном языке (например, в устной речи) этимологический анализ показывает, что свойства носителя учитываются как в формировании алфавита, так и при формировании семантических единиц.

Для построения более сложных форм зрительного языка, которые традиционно представлены сложными многомерными стимулами, зрительная система использует нейронную сеть, состоящую из комбинации базисных двухканальных модулей. Структура сложной сети может быть самой разной в зависимости от того, как сгруппированы между собой двухканальные модули. Рассмотрим первый грамматический уровень зрительного языка, аналогичный составлению слогов и морфем из букв языка речи. Например, нейронная сеть цветового кодирования у позвоночных с трихроматическим зрением состоит из двух двухканальных модулей, один из которых анализирует спектральный состав светового излучения и преобразует его в цветовой тон (хроматическая система цветового зрения), а другой — анализирует интенсивность светового излучения и преобразует его в светлоту (ахроматическая система цветового зрения). У человека эти два модуля объединены в общую четырехканальную сеть, в которой сохраняется взаимосвязь между каналами, выраженная уравнением (1) при $n = 4$ (рис. 2).

Взаимодействие модулей в четырехканальной сети приводит к появлению в восприятии еще одной, дополнительной переменной в виде цветовой

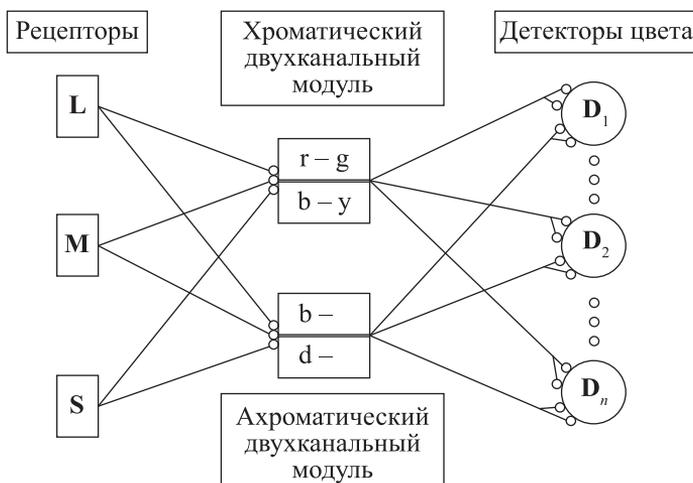


Рис. 2. Блок-схема трехстадийной нейронной сети цветового зрения человека

На первой стадии анализа сигнала три типа рецепторов — L, M и S — экстрагируют интенсивность светового излучения в длинно- (L), средне- (M) и коротковолновом (S) участках видимого спектра. Далее эта информация передается на два двухканальных модуля. Один модуль состоит из двух типов так называемых цветоопponentных ($r-g$ и $b-y$) клеток зрительной системы и представляет хроматический механизм цветового зрения. Здесь формируется информация о цветовом тоне данного излучения. Другой модуль состоит из неопponentных световых и темновых ($b-$ и $d-$ типов) клеток и представляет ахроматический механизм цветового зрения, в котором формируется информация о светлоте данного излучения. На третьей, детекторной, стадии информация от ахроматического и хроматического механизмов интегрируется в виде активности селективного нейрона-детектора (D). Главная особенность нейронов-детекторов состоит в том, что коэффициенты преобразования сигнала в синапсах, связывающих каждый нейрон-детектор с двухканальными модулями, подчиняются уравнению сферы (уравнение (1)). Этим обеспечивается селективность нейрона-детектора по отношению к множеству разнообразных излучений. Дополнительным фактором такой интеграции является формирование субъективной трехмерности цвета в виде цветового тона (хроматический модуль), светлоты (ахроматический модуль) и насыщенности (Измайлов и др., 1989)

насыщенности (Измайлов и др., 1989; Izmailov, Sokolov, 1990, 1992). Вероятно, это справедливо и для других высших позвоночных с трихроматическим зрением. В частности, у приматов обнаруживается способность к различению стимулов не только по цветовому тону и светлоте, но и по насыщенности (Valois, Valois, 1975). В то же время у таких низших позвоночных, как травяная лягушка, указанные выше два модуля работают по отдельности, поэтому при различении гомогенных световых полей разного

спектрального состава зрительная система лягушки не выделяет насыщенности цвета, а различает стимулы только по цветовому тону и светлоте (Черноризов, 1999; Черноризов, Зимачев, 2001). Таким образом, при анализе спектрального состава и интенсивности светового излучения зрительная система человека формирует три элемента «зрительного алфавита», а зрительная система лягушки — только два. В логике этих рассуждений зрительная система животных и людей с ахроматическим зрением (монохроматов) формирует при анализе этого же светового излучения только один элемент «зрительного алфавита» — светлоту.

Объединение двухканальных модулей в единое сферическое пространство означает формирование *зрительного слога*. При анализе существующих в феноменологии зрительного восприятия человека различных сочетаний этих трех элементов «зрительного алфавита» мы видим, что возможны только две комбинации. Первая состоит только из одного элемента — светлоты, а вторая всегда состоит из трех элементов — светлоты, насыщенности и цветового тона. Остальные (теоретически возможные) комбинации из этих элементов «зрительного алфавита» в восприятии человека обычно отсутствуют. Это не значит, что восприятие других видов позвоночных с трихроматическим зрением также ограничено этими двумя комбинациями (хотя, скорее всего, так оно и есть). Просто при анализе зрительного восприятия человека мы можем обратиться к своему субъективному опыту, в котором не существует цвета и светлоты без насыщенности, или цвета без насыщенности и светлоты, или сочетания насыщенности и светлоты без цветового тона. В то же время возможность существования комбинации цветового тона и светлоты без насыщенности, которую мы предполагаем в зрении лягушки, вполне реальна. В этом случае серия цветов, получаемых, например, смещением монохроматического излучения длиной волны 620 нм (чистый красный цвет) с широкополосным излучением, соответствующим излучению черного тела с температурой 6500° (чистый белый цвет), будет представлена в восприятии лягушки в виде оттенков только двух цветов — красного и белого (так, как будто розового цвета не существует). Этот же ряд смешанных цветов разбивается в восприятии человека на семь разных цветов: чистый красный, красно-розовый, розово-красный, розовый, розово-белый, бело-розовый и чистый белый.

Еще два элемента «зрительного алфавита» можно выделить по результатам экспериментов, описанным в работах Измайлова с соавторами (1988, 2003а, б; 2004, 2006) и работе Izmailov, Sokolov (1990). Этими элементами являются ориентация линии и угол между двумя линиями во фронтальной плоскости зрения. Необходимо отметить, что ориентация линии рассматривается здесь как ориентация границы, разделяющей зрительное поле на две части, и в таком виде этот стимул отличается от стимула, представляющего собой собственно линию как отрезок прямой (Измайлов и др., 2004).

В работах Измайлова и др. (2003а, б) было показано, что для обоих типов стимулов (линия, простирающаяся через всё зрительное поле с центром вращения в середине, и линия-отрезок, занимающая часть зрительного поля с центром вращения на одном конце отрезка) можно построить сферическую модель различения стимулов, представляющую типичный двухканальный механизм зрительной системы. Но в случае стимулов-ориентаций этот механизм в точности соответствовал двухканальному механизму ахроматического зрения (Измайлов и др., 2004), а в случае стимулов-отрезков — двухканальному механизму хроматического зрения (Измайлов и др., 2003 а, б).

Субъективные пространства, аналогичные сферической модели различения ахроматических излучений, были получены и для стимулов, представляющих вариацию величины угла между двумя линиями-отрезками независимо от ориентации самих линий (Измайлов и др., 1988; Izmailov, Sokolov, 1990). Иначе говоря, в терминах «зрительного языка», ориентация линии-границы и угол между двумя границами являются равноправными элементами «зрительного алфавита», каждый из которых представлен в зрительной системе своим двухканальным модулем в соответствии с уравнениями (1) и (2).

Различение стимулов при одновременном изменении ориентации и величины угла приводит к активации нового варианта комбинации двух двухканальных модулей в общую сеть, отличающегося от варианта комбинации хроматического и ахроматического модулей (Измайлов и др., 2004). Графически объединение этих модулей можно представить как пересечение двух евклидовых плоскостей в трехмерном пространстве, в котором одна сферическая координата представляет ориентацию угла во фронтальном поле зрения, а другая сферическая координата представляет величину угла. Трехмерность полученного решения (уравнение (1) при $n = 3$) явилась следствием такого процесса объединения двух двухканальных модулей в общую сеть, при котором модуль ориентации вошел в сеть обоими каналами, а модуль величины угла — только одним каналом (Измайлов и др., 2003 а, б).

Заключение

Предлагаемый подход к анализу структуры зрительного восприятия по аналогии с анализом структуры языка опирается на обнаруженную нами дихотомию геометрических моделей, репрезентирующих субъективные пространства различения зрительных стимулов. Два класса таких моделей — сферические пространства с евклидовой метрикой и неметрические категориальные пространства различения — мы связываем с двумя «образующими» языка: алфавитом (включая слоги) и словами (включая морфемы).

Рассмотренные в работе элементы «*зрительного алфавита*», конечно, не исчерпывают его в целом, но в первом приближении позволяют указать на некоторые характерные свойства этих элементов. В частности, все выделенные нами «*зрительные буквы*» (цветовой тон, светлота, насыщенность, ориентация световой границы и величина угла между границами) совершенно адекватны для детектирования сетчаткой позвоночных. При этом можно предполагать, что в число элементов «*зрительного алфавита*» могут быть включены и другие формы пространственного и временного распределения энергии светового излучения в поле зрения, представленные в виде направления и скорости движения, градиента текстуры и др. Дополнительными аргументами в пользу такого обобщения могут служить результаты нейрофизиологических исследований зрительной системы кошки (Соколов и др., 2006).

Снимая с сетчатки задачу формирования высококачественного (с фототехнической точки зрения) изображения, мы не предполагаем, что эта задача просто переключается на нейроны латерального колленчатого тела или проекционной области зрительной коры. В действительности здесь продолжается та же самая работа (начатая в сетчатке) по формированию первичных элементов зрительного языка — букв и слогов. Результаты этой работы представлены нейронами с простыми, сложными и сверхсложными рецептивными полями, специфицированными Д. Хьюбелом и Т. Визелем в зрительной коре высших позвоночных. Приведенные выше примеры организации зрительных слогов из букв «*зрительного алфавита*» в виде комбинации нескольких двухканальных модулей в более сложную нейронную сеть показывают, что, с точки зрения эффективности (затраченного времени, числа последовательных операций), процессы формирования и букв и слогов представляют собой процессы одного и того же порядка. Нейронные сети, формирующие букву «*зрительного алфавита*» (ориентация границы) или трехбуквенный слог (цвет, насыщенность, светлота), хотя и отличаются числом каналов, содержат три одинаковых звена, составляющих такую сеть и определяющих число моносинаптических преобразований в сети: широкополосные рецепторы, оппонентные широкополосные нейроны и селективные нейроны-детекторы. Именно поэтому клетки с простыми, сложными и сверхсложными рецептивными полями не различаются по своим временным характеристикам (Singer et al., 1975; Супин, 1981). Эти нейрофизиологические данные крайне затрудняют построение вычислительной теории иерархического типа, но зато хорошо согласуются с языковой концепцией восприятия. В соответствии с последней сложность структурных единиц языка (букв, слогов, морфем или слов) никак не связана прямо с количеством элементов носителя (числом линий, из которых состоит буква или слог письменной речи или число звуков или фонем в устной речи). Точно так же сложность зрительной языковой единицы

не связана с числом каналов, или числом селективных детекторов, входящих в нейронную сеть, осуществляющую функцию носителя языковой единицы.

Еще один вопрос, который не получает ответа в традиционном понимании зрительной системы как механизма извлечения и передачи в центр информации, содержащейся в окружающем мире, состоит в том, как мы видим один и тот же предмет, одну и ту же фигуру при радикально различающихся распределениях излучения на сетчатке. Речь идет не только о проблеме константности зрительного восприятия, но и о более общем случае, который в гештальт-теории формулировался как закон перцептивной организации. Из рассмотренных примеров образования сложной сети путем комбинации двухканальных модулей (Izmailov, Sokolov, 1990, 1992; Измайлов и др., 2003а, б; 2004) мы видим, что ни в строении самой нейронной сети, ни в информационных характеристиках объекта (светлота, ориентация, величина угла) не содержится указания на какой-то общий принцип соединения отдельных модулей в более сложную многомерную сеть, как это предусматривается в иерархических теориях зрительного восприятия. Арнхейм так сформулировал понимание неэффективности простой иерархической модели восприятия: «По-видимому, рассматривать видение как переход от частного к общему сегодня уже невозможно. Напротив, становится всё более очевидным, что первичными данными восприятия являются общие структурные особенности воспринимаемого объекта. Поэтому обобщенное представление о треугольнике не есть последний результат интеллектуальной абстракции, а является непосредственным элементарным опытом, более простым, чем регистрация индивидуальных деталей» (Арнхейм, 1974).

Этот вопрос проясняется в языковой концепции восприятия. Аналогично тому, как в речевом языке (письменной речи) невозможно объяснить, почему три линии, расположенные одним (именно таким, а не другим) образом на бумаге, представляют букву А, а другим — букву П или почему три буквы Л, М и О в одной последовательности образуют слово МОЛ, в другой — слово ЛОМ, а в третьей — ЛМО — не образуют слова. Ответа на этот вопрос нет ни в свойствах носителя (графических изображений букв и слогов), ни в информационных свойствах букв и слогов как базисных единиц речи. Ответ находится в природе самого языка. Только зная язык, можно сказать, какие графические формы являются информационными единицами данного языка, а какие — нет. Точно так же в зрительном восприятии проблематичным представляется поиск общих принципов организации нейронов в сложные сети, исходя только из электрических или химических характеристик «мозговых единиц», что бы они собой ни представляли — нейронные ансамбли, отдельные нейроны, синапсы, белковые молекулы или гены.

Только расшифровав язык зрительного восприятия, мы сможем понять принципы организации мозговых элементов в информационные единицы, а информационных единиц — в зрительные категории, то есть в предметные образы, формирование которых и составляет суть процессов зрительного восприятия.

Таким образом, нами предлагается новый теоретико-экспериментальный подход к решению проблем мозговых механизмов речи и восприятия, основанный на гипотезе о том, что речь и восприятие являются частными формами существования единой и общей для них структуры — структуры языка. При этом если речь представляет собой самую развитую и в нашем обыденном представлении самую «настоящую» форму языка, то связь восприятия с языком представляется весьма опосредованной. По этой причине в работе сделан акцент на анализе собственных и литературных экспериментальных и теоретических данных, позволяющих рассматривать восприятие как своеобразную форму языка — «зрительного языка» со своим «зрительным алфавитом» (буквами), «зрительной морфологией» (частями «зрительной речи» — «зрительными» слогами, словами и правилами их комбинации), а также «зрительным синтаксисом» (знаками препинания).

Идеи такого подхода тесно перекликаются с идеями так называемого нейробиологического конструктивизма — философского направления в теории познания, разработанного в трудах Герхарда Рота (Roth, 1992; Цоколов, 2000). По мнению Г. Рота и его сторонников, *действительность, в которой мы живем, является «конструкцией мозга»*. Результаты описанных нами исследований, выполненных в рамках векторной психофизиологии, свидетельствуют о праве на жизнь такого конструктивистского подхода в области нейрофизиологии зрительного восприятия.

Литература

- Арнхейм Р. Искусство и визуальное восприятие. М.: Прогресс, 1974.
- Бонгард М. Проблема узнавания. М.: Наука, 1967.
- Веккер Л. М. Психические процессы. Т. 1. Л.: ЛГУ, 1974.
- Выготский Л. С. Мышление и речь. М.: Соцекгиз, 1934.
- Гибсон Дж. Экологический подход к зрительному восприятию. М.: Прогресс, 1988.
- Глезер В. Д. Зрение и мышление. Л.: Наука, 1985.
- Грегори Р. Разумный глаз. М.: Мир, 1972.
- Измайлов Ч. А., Ласточкина М. Н., Полянская Г. Н., Соколов Е. Н. Различение линий и углов зрительной системой // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1988. № 1. С. 41–50.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Сукретная Л. М., Шехтер Л. М. Семантическое пространство искусственных цветовых названий // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1992. № 1. С. 3–14.

- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Корицунова С. Г., Соколов Е. Н.* Цветовой и яркостный компоненты зрительных вызванных потенциалов у человека // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1998. Т. 48 (5). С. 777–787.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Корицунова С. Г.* Цветовое пространство человека, основанное на данных корковых вызванных потенциалов // Сенсорные системы. 2003. Т. 17 (1). С. 32–44.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Корицунова С. Г., Кадик А. А.* (2003а). Семантический компонент вызванного потенциала различения // Психология. Современные направления междисциплинарных исследований / Под ред. А. Журавлева, Н. Тарабриной. М.: ИП РАН, 2003. С. 29–308.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Корицунова С. Г., Чудина Ю. А.* (2003б). Геометрическая модель различения ориентаций линии, основанная на субъективных оценках и зрительных вызванных потенциалах // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. Т. 54 (2). С. 267–279.
- Измайлов Ч. А., Чудина Ю. А.* Конфигурационные и категориальные характеристики зрительного восприятия схематических фигур // Вестн. 2004. РУДН. № 2. С. 27–41.
- Измайлов Ч. А., Черноризов А. М.* Язык восприятия и мозг // Психология. Журнал Высшей школы экономики. 2005. Т. 2 (4). С. 22–52.
- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М., Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Двухканальная модель ахроматического зрения лягушки // Сенсорные системы. 2006. Т. 20 (1). С. 1–11.
- Кандель Э. В.* В поисках памяти: Возникновение новой науки о человеческой психике. М.: Астрель: Corpus, 2012.
- Кант И.* Критика чистого разума / Пер. с немецкого Н. Лосского. Т. 118. М.: Мысль, 1915.
- Кейдель В. Д.* Физиология органов чувств. М.: Медицина, 1975.
- Линдсей П., Норман А.* Переработка информации у человека. М.: Мир, 1974.
- Логвиненко А. Д.* Зрительный образ и инвертированное зрение // Вопросы психологии. 1974. № 5. С. 19–28.
- Лурия А. Р.* Язык и мозг // Вопросы психологии. 1974. № 1. С. 49–60.
- Полянский В. Б., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н.* Вычисление цветовых и яркостных различий нейронами зрительной коры кролика // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2005. Т. 55 (1). С. 60–70.
- Максимов В. В.* Трансформация цвета при изменении освещения. М.: Наука, 1984.
- Рок И.* Введение в зрительное восприятие. М.: Педагогика, 1980.
- Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Нейроинтеллект: От нейрона к нейрокомпьютеру. М.: Наука, 1989.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А., Загородняя В. Л.* Многомерное шкалирование знаковых конфигураций // Вопросы психологии. 1985. № 1. С. 131–140.
- Соколов Е. Н., Плескачаускас А., Вайткявичус Г., Стабините Д., Станикунас Р., Шведжюда А.* Кодирование параметров движения стимула в зрительной системе кошки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2006. Т. 56 (2). С. 228–235.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УМК «Психология», 2003.
- Соколов Е. Н.* Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.
- Сомьен Дж.* Кодирование сенсорной информации. М.: Мир, 1975.
- Сутин А. Я.* Нейрофизиология зрения млекопитающих. М.: Наука, 1981.
- Терехина А. Ю.* Анализ данных методом многомерного шкалирования. М.: Наука, 1986.
- Уинстон П. П.* Компьютерное зрение. Психология машинного зрения / Под ред. П. П. Уинстона. М.: Мир, 1978.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.

- Фрумкина Р. М., Михеев А. Б., Терехина А. Ю. Экспериментальное изучение семантических отношений в группе слов-цветообозначений. М.: ИРЯ АН СССР, 1982.
- Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. М.: Мир, 1990.
- Циммерман М. Сенсорная система в свете теории информации // Основы сенсорной физиологии / Под ред. Р. Шмидта. М.: Мир, 1984. С. 7–91.
- Цоколов С. Дискурс радикального конструктивизма: Традиции скептицизма в современной философии и теории познания. Мюнхен: PHREN, 2000.
- Черноризов А. М. Цветовое зрение рыбы как модель цветового зрения человека // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 35–45.
- Черноризов А. М. Нейронные механизмы цветового зрения. Автореф. докт. дисс. М., 1999.
- Черноризов А. М., Соколов Е. Н. Векторный принцип кодирования информации о цвете в слое биполярных клеток сетчатки карпа // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 1. С. 1–34.
- Черноризов А. М., Зимачев М. М. Структура пространства цветоразличения лягушки в разные периоды ее сезонной активности // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 2. С. 12–32.
- Шевелев И. А., Каменкович В. М., Шараев Г. А. Относительное значение линий и углов геометрических фигур для их опознания человеком // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2000. Т. 50 (3). С. 403–409.
- Шехтер Л. М. Зрительные механизмы формирования категориальных структур. Автореф. канд. дисс. М., 2004.
- Шифман Х. Ощущение и восприятие. 5-е изд. СПб.: Питер, 2003.
- Ярбус А. Л. Роль движений глаз в процессе зрения. М.: Наука, 1965.
- Evtikhin D. V., Polianskii V. V., Alymkulov D. E., Sokolov E. N. Coding of Luminance and Color Differences on Neurons in the Rabbit's Visual System // The Spanish Journal of Psychology. 2008. Vol. 11(2). P. 349–362.
- Fucushima K., Miyake S. Neurocognitron: a new algorithm for pattern recognition tolerant of deformations and shifts in position // Pattern Recognition. 1982. Vol. 15(6). P. 455–469.
- Gregory R. L. Cognitive contours // Nature. 1972. Vol. 238. P. 51–52.
- Gouras P., Zrenner E. Color vision: A review from neurophysiological perspective // Progress in sensory physiology / Ed. by I. Autrum, D. Ottoson, E. R. Perl, R. F. Schmidt. 1981. Vol. 1. P. 139–179.
- Hirsch H. V. B., Spinelly D. N. Visual perception in cat after environmental surgery // Experimental Brain Research. 1972. Vol. 15. P. 405–423.
- Hubel D. N., Wiesel T. N. Sequence regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate cortex // Journal of Comparative Neurology. 1974. Vol. 158. P. 267–294.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N. Multidimensional scaling of lines and angles discrimination // Psychophysical Explorations of Mental Structures / Ed. by H. G. Geissler. Toronto-Bern-Stuttgart: Hogrefe and Huber Publishers, 1990. P. 181–189.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N. A semantic space of color names // Psychological Science. 1992. Vol. 3(2). P. 105–111.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N. Subjective and Objective Scaling of Large Color Differences // Psychophysics beyond sensation. Laws and Invariants of human Cognition / Ed. by C. Kaernbach, E. Schroger, H. Muller. Lawrence Erlbaum Associates Mahwah New Jarsy London, 2004. P. 27–42.
- Jung R. Visual perception and neurophysiology // In: Handbook of Sensory Physiology / Ed. by R. Jung. New York: Acad. Press, 1973. Vol. VII/3. P. 3–152.
- Riggs L. A., Ratliff F., Cornsweet J. C., Cornsweet T. N. The disappearance of steadily-fixated objects // The Journal of the Optical Society of America. 1953. Vol. 43. P. 495–501.

- Roth G.* Gehirn und Selbstorganisation // *Selbstorganisation* / Ed. by W. Krohn, G. Koppers. Vieweg und Sohn, 1992. P. 167–180.
- Rock I., Halper F.* Form perception without retinal image // *The American journal of psychology*. 1969. Vol. 82(4). P. 425–440.
- Rock I., Sigman E.* Intelligence factors in the perception of form through of moving split // *Perception*. 1973. Vol. 2. P. 357–369.
- Shepard R. N.* Towards a universal law of generalization for psychological space // *Science*. 1987. Vol. 237. P. 1317–1323.
- Shepard R. N.* Perceptual-cognitive universals as reflections of the world // *Behavioral and brain sciences*. 2001. Vol. 24. P. 581–601.
- Shevelev I. A., Lazareva N. A., Sharaev G. A.* Interrelation of tuning characteristics to bar, cross and corner in striate neurons // *Neuroscience*. 1999. Vol. 88. P. 17–25.
- Singer W., Treter F., Cynader M.* Organization of cat striate cortex. A correlation of receptive-field properties with afferent and efferent connections // *Journal of Neurophysiology*. 1975. Vol. 38. P. 1080–1098.
- Stratton G. M.* Vision without inversion of the retinal image // *Psychological Review*. 1897. Vol. 4. P. 341–360.
- Van Ooyen A., Nienhuis B.* Pattern recognition in the Neurocognitron is improved by neuronal adaptation // *Biological Cybernetics*. 1993. Vol. 70. P. 47–53.
- Valois de R. L., Valois de K. K.* Neural coding of color // *Handbook of Perception*. Vol. 5. Sun Francisco, London, 1975. P. 117–166.
- Wiesel T. N., Hubel D. N.* Ordered arrangement of orientation columns in monkeys lacking visual experience // *Journal of comparative neurology*. 1974. Vol. 158(3). P. 307–318.
- Wyszecki G., Stiles W. S.* *Color science: concepts and methods, quantitative data and formulae* (2nd ed.). N.Y.: Wiley, 1982.
- Zeki S.* The representation of colours in the cerebral cortex // *Nature*. 1980. Vol. 284. P. 412–418.
- Zrenner E.* *Neurophysiological Aspects of Colour Vision in Primates*. Berlin: Springer Verlag, 1983.

Глава IV-4

Геометрические модели в исследованиях сенсорных систем животных и человека: достижения и перспективы

Экспериментальное исследование и моделирование

Ч. А. Измайлов, А. М. Черноризов

Ключевые слова: векторная психофизиология, категориальность восприятия, восприятие формы и цвета, большие (надпороговые) межстимульные различия, многомерное шкалирование, геометрические модели субъективных пространств различения, сферическая модель зрительного восприятия, нейронные модули (ансамбли)

Содержание

Введение

Раздел 1. Восприятие как базисный когнитивный процесс

Раздел 2. Измерение больших (надпороговых) межстимульных различий

- 2.1. Субъективное шкалирование
- 2.2. Метод мгновенной смены стимулов
- 2.3. Анализ матриц различения методом многомерного шкалирования
- 2.4. Определение размерности пространства различения стимулов

Раздел 3. Сферическая модель различения зрительных стимулов

Раздел 4. Двухканальная нейронная сеть как базисный механизм (модуль) зрительной системы

Раздел 5. Трехстадийная модель зрительной системы

- 5.1. Рецепторы и квазирецепторы зрительной системы
- 5.2. Базисные единицы (узловые элементы) контуров зрительных изображений

Раздел 6. Анализ категориальных характеристик зрительного восприятия

Литература

Введение

Работа посвящена обоснованию важности геометрических моделей (в частности, метрических пространственных моделей) для изучения процессов обработки сенсорной информации на примере зрительного восприятия. Традиция использования геометрии для описания психофизиологических процессов берет начало с работ И. Ньютона («цветовой круг»). В настоящее время существует множество примеров такого рода математических моделей. Особенность предлагаемого нами подхода к использованию геометрии в психофизиологии состоит в том, что мы рассматриваем язык геометрии не просто как один из возможных способов формального описания (представления) феноменов зрительного восприятия, но и как инструмент вскрытия их нейрофизиологических механизмов.

В ряде исследований, выполненных в рамках векторной психофизиологии, экспериментально обосновывается положение о том, что наиболее адекватным методом математического моделирования психофизиологических процессов и состояний в рамках подхода «Человек — Нейрон — Модель» является построение методами многомерного шкалирования геометрической модели субъективного пространства, точки которого представляют детектируемые субъектом сигналы, а межточечные расстояния — субъективные различия между сигналами (Соколов, 2003, 2010; Izmailov, Chernozizov, 2010; Lebedev et al., 2013; Izmailov et al., 2015). (Далее в тексте — в целях упрощения сравнительного анализа — термины «субъект», «субъективное различие», «субъективное пространство» используются нами как применительно к человеку, так и к экспериментальным животным).

Отличительной особенностью полученных в этих исследованиях метрических моделей субъективных пространств является то, что все они являются сферическими. При этом сферические координаты точек-стимулов интерпретируются в модели как интегральные выходные характеристики субъекта, а декартовы координаты — как отражение вкладов в когнитивный процесс нейрофизиологических механизмов (каналов), реализующих эти субъективные характеристики. Таким образом, в рамках векторной психофизиологии геометрическое моделирование — это не просто один из математических методов для формального представления когнитивных процессов, а особый подход, формальный язык, который включает в себя как когнитивную феноменологию, так и реализующие ее нейрофизиологические механизмы. Главное условие для реализации такого подхода — это использование специфической методологии экспериментального исследования. Она заключается в измерении больших (надпороговых) различий между всеми парами стимулов, анализе полученной матрицы попарных различий методом многомерного шкалирования и построении модели различения стимулов.

Раздел 1. Восприятие как базисный когнитивный процесс

Авторы множества постбихевиористских теорий характеризуют природу когнитивных процессов через такие понятия, как самоорганизация, мотивированность, целенаправленность, активность. Использование этих терминов обусловлено тем, что когнитивный процесс не сводится к причинно-следственному механизму, а предполагает целенаправленное поведение с обратной связью, с формированием планов (когнитивных карт, моделей, схем). Такое представление хорошо согласуется с реальным опытом, интеллектуальным осмыслением этого опыта и подкрепляется данными многих экспериментов в области восприятия, мышления, внимания, памяти. Ключевым понятием для таких представлений о природе когнитивных процессов является понятие категориальности. Когнитивные процессы категориальны: это означает, что их описание невозможно без использования таких понятий, как цель, значение, смысл, интенция. Как следствие, без изучения процессов категоризации невозможно понять природу когнитивных процессов. Процессы восприятия являются базисными когнитивными процессами, и можно предполагать, что исследование именно перцептивных механизмов категоризации может быть положено в основу понимания природы других когнитивных процессов (Грегори, 1972; Глезер, 1985; Гибсон, 1988; Смит, 2005). Данная работа сконцентрирована на попытке применить подход «Человек — Нейрон — Модель» (Sokolov, 1986; Соколов, 1986, 2003, 2010) к исследованию зрительного восприятия с целью установления взаимосвязи между данными, описывающими механизмы зрительного восприятия в виде психофизических и нейрофизиологических функций, и данными, свидетельствующими о категориальности восприятия и не укладывающимися в рамки бихевиористской методологии.

Категориальность восприятия означает, что воспринимаемые организмом изменения среды (стимулы, явления, воздействия) характеризуются не только физическими свойствами, такими как интенсивность воздействия и его конфигурация (паттерн распределения этой интенсивности во времени и в пространстве), но и значением. Эти изменения предоставляют субъекту различные возможности для действия, указывают на то, что уже случилось или должно случиться, обладают индивидуальностью и включаются в более широкий контекст, то есть эти воздействия содержат в себе нечто, что выходит за рамки их физических свойств (Neisser, 1976).

Основная проблема, которая является камнем преткновения для построения теории когнитивных процессов, заключается в дилемме: является ли «значение» свойством стимула (Gibson, 1979) или привносится в процессе научения воспринимающим организмом (Gregory, 1970). В начале своего развития когнитивный подход к зрительному восприятию был представлен в основном информационными теориями, основывающимися на процессах

переработки сетчаточного изображения с помощью различных алгоритмов классификации. Предполагалось, что определенные специфические механизмы зрительной системы — детекторы — выделяют некоторые специфические паттерны возбуждения на сетчатке. Затем эта информация передается на следующий, более высокий уровень зрительной системы, где она сливается, отбирается и объединяется с ранее накопленной информацией. Таким образом формируется внутреннее, субъективное представление (образ) о воздействии среды. Попытки включить в эту модель цикличность (Neisser, 1976; Иваницкий и др., 1984), повторение во времени каждого цикла с поэтапным развитием процесса за счет привлечения памяти, внимания и опыта ничего не меняет по существу, поскольку основные акты восприятия связываются с первыми этапами сенсорного анализа. Если же восприятие рассматривается как весь многоэтапный процесс, то это означает, что восприятие как таковое не существует, а есть единый поведенческий акт, в котором все когнитивные процессы взаимообусловлены (Швырков, Александров, 1973).

В данной работе предлагается другой подход к пониманию природы зрительного восприятия, который объединяет детекторный принцип кодирования информации в зрительной системе с принципом категоризации. При этом не требуется апелляции к процессам памяти, научения, внимания, интеллекта, то есть к более высоким когнитивным процессам, и восприятие рассматривается как самостоятельный и независимый когнитивный процесс. В рамках этого подхода основным содержанием акта восприятия является не спецификация стимула, то есть решение задачи распознавания, «что» и «где» находится (Бонгард, 1967), а различение стимулов и обнаружение существенных изменений в среде (Фомин и др., 1979; Измайлов, Черноризов, 2005). Спецификация (опознание) выступает как побочный результат процесса различения. При этом существенные изменения в среде имеют большее значение для организма, чем едва заметные пороговые изменения. Соответственно этому данные анализа именно сверхпороговых различий между стимулами служат основным материалом для наших исследований.

Раздел 2. Измерение больших (надпороговых) межстимульных различий

2.1. Субъективное шкалирование

Субъективные оценки различий между стимулами представляют собой итоговый результат активности всех нейронных сетей, участвующих в процессах кодирования физических характеристик стимула и декодирования электрофизиологического кода в когнитивный образ. Чтобы понять общее устройство данной когнитивной системы, необходимо выделить вклады отдельных звеньев в эту интегральную оценку межстимульного различия.

В связи с тем, что важнейшей характеристикой сферической модели различения стимулов является одновременное представление психологических и нейрофизиологических характеристик когнитивного процесса, особое место в описываемом нами подходе занимает унификация методов измерения межстимульных различий в психологических и нейрофизиологических экспериментах. Методы измерения больших надпороговых различий между стимулами в экспериментах с человеком имеют давнюю традицию и подробно представлены в руководствах по шкалированию (Torgerson, 1958; Stevens, 1961). Менее разработаны электрофизиологические методы таких измерений, предоставляющие информацию о различении стимулов как большими нейронными сетями при регистрации вызванных потенциалов коры и в подкорковых структурах мозга человека и животных, так и локальными сетями при регистрации экстраклеточной и внутриклеточной активности нейронов. В основе этих измерений лежит разработанный отечественными исследователями метод мгновенной замены стимулов (Бонгард, 1955), получивший в англоязычной литературе название «*stimuli exchange*», или «*silent substitution method*» (Estevez, Spekreijse, 1982; Paulus et al., 1984).

2.2. Метод мгновенной смены стимулов

Для электрофизиологического измерения больших межстимульных различий нами разработана модификация метода мгновенной смены стимулов. Важной особенностью метода является смена стимула на себя самого, когда референтный и тестовый стимул физически одинаковы. В этом случае нулевая реакция рассматривается как показатель фоновой активности, по отношению к которому оценивается реакция когнитивной системы на ненулевое стимульное различие. Тогда в момент смены наблюдается изменение активности, и, как показывают данные, чем больше различие между стимулами, тем больше ответ на их мгновенную смену (Зимачев и др., 1986; Черноризов, 1995 б; Измайлов и др., 1998 а; Paulus et al., 1984; Izmailov et al., 2001, 2004). Этот факт послужил основанием для использования серии тестовых стимулов, которые монотонно меняются в обе стороны от референтного по выбранному исследователем параметру. Функция, связывающая величину электрофизиологического ответа зрительной системы с величиной различия между референтным и тестовыми стимулами, имеет V-образную форму с минимумом в области минимального различия между тестовым и референтным стимулом (Зимачев и др., 1991; Shapley, 1990). Такие V-образные функции были получены по данным регистрации электроретинограммы (ЭРГ) лягушки (Зимачев и др., 1986, 1991; Зимачев, Черноризов, 2001; Измайлов и др., 2006), карпа и моллюска (Черноризов, 1995 а, 1999, 2006; Черноризов, Соколов, 2001; Черноризов и др., 2007; Chernorizov, Sokolov, 2010) (рис. 1). Вызванные потенциалы зрительной коры, названные нами как вызванные потенциалы различения (ВПР), были

зарегистрированы у животных и человека в ответ на мгновенную смену разного рода зрительных стимулов (цветов разной яркости, линий разной ориентации, стимулов разной формы) (Paulus et al., 1984; Зимачев и др., 1986; Измайлов и др., 1998 а, б; Izmailov et al., 2001, 2004).

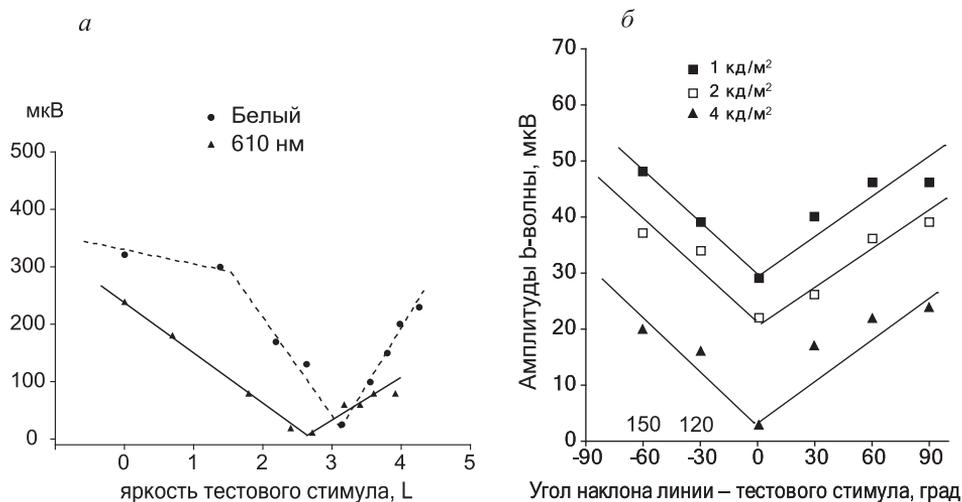


Рис. 1. Графики V-образных функций различения яркости и ориентации линии глазом лягушки (Зимачев и др., 1986; Измайлов и др., 2006; Izmailov, Zimachev, 2008)

а — графики представляют изменение амплитуды *b*-волны ЭРГ лягушки (*ось ординат*) в ответ на увеличение различий по яркости (*ось абсцисс*) между фиксированным референтным стимулом — белым (треугольники: 23 кд/м²) или красным (точки: 610 нм, 15 кд/м²) — и меняющимися по яркости тестовыми стимулами (*ось абсцисс*). Для простоты здесь и далее графики аппроксимированы линейными функциями, хотя чаще всего V-образные функции различения имеют нелинейный вид (Izmailov, Zimachev, 2008); *б* — графики представляют данные для бимодальных изменений между референтным стимулом (горизонтально ориентированная черно-белая линия яркостью 4 кд/м²) и серией тестовых линий, меняющихся одновременно по яркости и ориентации. По оси абсцисс отложена разница между референтным и тестовыми стимулами по ориентации от 0° до 150° на трех уровнях яркости (треугольники, точки и квадраты). Значения ориентации 120° и 150° относительно горизонтали приведены как соответствующие значениям 60° и 30° противоположного направления. Это сделано для того, чтобы продемонстрировать симметричность ответов сетчатки на величину различия по ориентации, независимо от направления поворота линии. Добавление к разности по ориентации между стимулами яркостной разницы приводит к систематическому смещению V-образной функции различения по оси ординат вследствие суммирования ответов сетчатки на двойное изменение стимула (Izmailov, Zimachev, 2008)

Набор V-образных функций для всех референтных стимулов образует матрицу попарных различий. Эта матрица аналогична матрице попарных различий, которая получается в психофизических экспериментах с человеком. При этом субъективные оценки различий и электрофизиологические меры различий тесно коррелируют между собой (Izmailov et al., 2001). Таким образом, переход от V-образных функций различения к матрице

попарных различий между стимулами в психофизических и нейрофизиологических опытах обеспечивает единство экспериментальных методов получения исходных данных при исследовании разных когнитивных систем как в содержательном плане, так и в плане согласования экспериментальных данных в исследованиях человека и животных.

2.3. Анализ матриц различения методом многомерного шкалирования

Еще одной специфической особенностью разрабатываемого в наших работах подхода является использование для построения геометрической модели различения стимулов метода многомерного шкалирования (Torgerson, 1958; Shepard, 1962; Kruskal, 1964). Определяющую роль здесь играет лежащее в основе метода многомерного шкалирования представление о различии между стимулами как о геометрическом расстоянии. Размерность m этого пространства определяется числом положительных собственных значений матрицы скалярных произведений, вычисленной из исходной матрицы межстимульных расстояний. Факторизация матрицы скалярных произведений дает значения координат точки по каждой из m осей. Такое решение основано на безошибочности исходных данных, составляющих матрицу попарных различий. Однако экспериментальные данные всегда сопровождаются ошибками измерения, как случайными, так и систематическими. Эти ошибки представлены в полученном решении частью из m осей, и, таким образом, возникает задача выявления минимально необходимой размерности k пространства различения стимулов. Далее, поскольку пространство точек-стимулов получено на основе только межточечных расстояний, оно произвольно относительно положения начала осей координат и их ортогонального вращения. Разработаны разные варианты определения минимальной размерности и единственной системы координат. Наибольшую известность получили алгоритмы, основанные на идеях Шепарда и Крускала (Shepard, 1962; Kruskal, 1964).

2.4. Определение размерности пространства различения стимулов

В рамках векторной психофизиологии используются алгоритмы, основанные на сферической модели различения. Детальное описание этих алгоритмов приводится в работах Измайлова (1980), Соколова и Измайлова (1984). В основе этих алгоритмов лежит выполнение не только формальных, но и следующих содержательных условий.

1. Отношение между межточечными расстояниями и межстимульными различиями должно соответствовать требованию глобальной линейности (Shepard, Carroll, 1966; Shepard, 1987). Это условие связано с положением изотропности субъективного пространства, и оценивается величиной коэффициента линейной корреляции, или «стрессом Крускала» (Измайлов, 1980; Измайлов, Соколов, 1978).

2. Полученное пространство центрируется так, чтобы начало системы координат находилось в геометрическом центре полученной конфигурации точек, для которого вариативность длин радиусов-векторов точек была бы минимальной (Измайлов, 1980; Измайлов, Соколов, 1978).

3. Вариативность радиусов оценивается как отношение стандартного отклонения радиусов-векторов к среднему радиусу (коэффициент вариации) в процентах.

4. В соответствии с концепцией о двухканальном кодировании каждой характеристики в зрительной системе (Соколов, Измайлов, 1988) координаты точек-стимулов по каждой паре осей евклидова пространства отражают вклад активности двух оппонентных нейрофизиологического канала в различение стимулов. Сферическая координата точек-стимулов в плоскости этих координат должна отражать вклад когнитивной составляющей процесса различения стимулов. Выполнение этого условия связано с объединением в рамках геометрической модели когнитивной феноменологии с характеристиками нейрофизиологических механизмов зрительной системы человека и животных.

Раздел 3. Сферическая модель различения зрительных стимулов

В ряде опытов с использованием разнообразных зрительных стимулов нами были получены оценки больших межстимульных различий, которые анализировались разными методами многомерного шкалирования. Во всех случаях, когда стимулы варьировались по одной субъективной переменной, анализ матрицы попарных различий приводил к сферической модели различения, аналогичной той, которая была разработана для кодирования воспринимаемой яркости (Фомин и др., 1979). В частности, такая модель была получена при исследовании ахроматического зрения человека с использованием стимулов в форме диск-кольцо (Измайлов, 1980; Izmailov, Sokolov, 1991; Izmailov et al., 2001). Здесь было показано, что для выполнения условия линейности между исходными оценками различий и межточечными расстояниями (Shepard, Carroll, 1966) необходимо двумерное евклидово пространство (рис. 2, а).

Этот результат согласуется с двумерной геометрической моделью ахроматических цветов, построенной в работе П. Хеггелунда (P. Heggelund, 1974) на основании экспериментов с аналогичными стимулами. Однако полученное нами решение имеет существенные отличия от двумерной модели Хеггелунда. Точки-стимулы в сферической модели не заполняют всю плоскость равномерно, а образуют криволинейную траекторию в виде дуги. На одном конце этой дуги располагаются «черные» стимулы с минимально ярким диском и максимально ярким кольцом. На другом конце располагаются наиболее яркие стимулы с обратным соотношением яркостей диска и окружающего кольца. Все промежуточные точки распола-

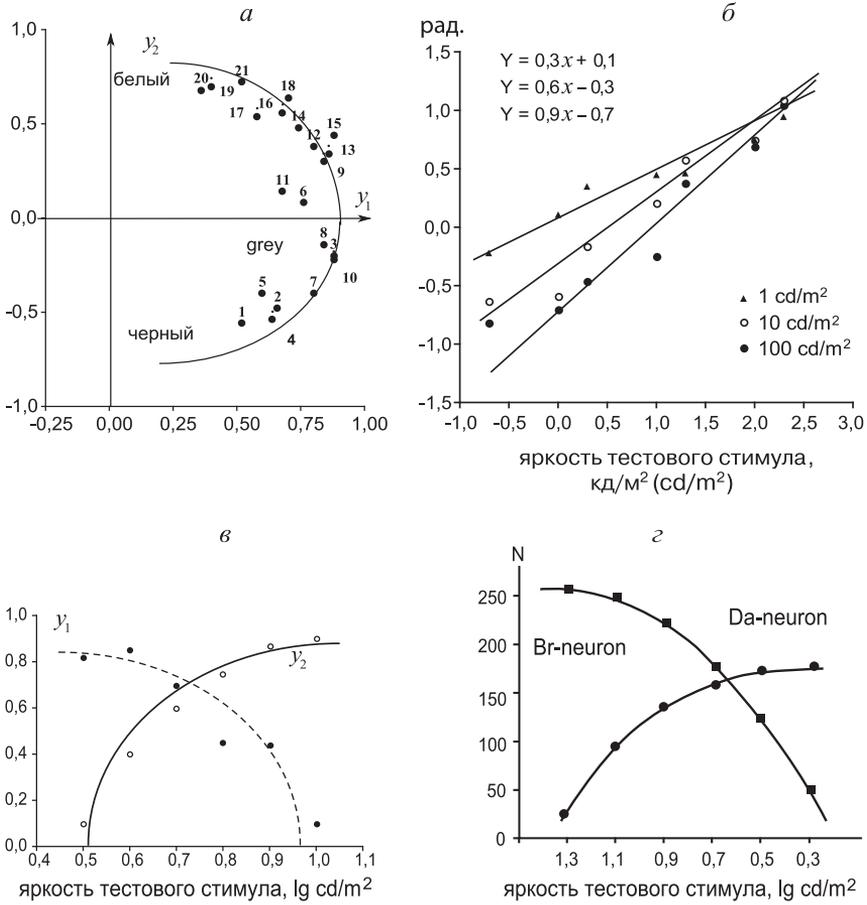


Рис. 2. Сферическая модель ахроматического зрения человека (Соколов, Измайлов, 1984; Izmailov, Sokolov, 1991)

а — двумерное пространство различения 21 стимула в форме диск-кольцо. Центральный диск варьировался по семи уровням яркости (0,2, 1, 2, 10, 20, 100 и 200 кд/м²), а окружающий фон — по трем уровням яркости (1, 10 и 100 кд/м²). Число рядом с точкой (1–7) указывает порядок изменения в экспериментах яркости диска от минимального значения 0,2 кд/м² при максимальной яркости (100 кд/м²) фона (= номер 1) до максимального значения 200 кд/м² при минимальной яркости (1 кд/м²) фона (= номер 21). Положение точек на плоскости обнаруживает явную циркулярность полученной конфигурации точек-стимулов; *б* — психофизическая функция светлоты для семи стимулов с разной яркостью диска и трех уровней яркости фона. По оси абсцисс отложена яркость стимула в логарифмическом масштабе, а по оси ординат — сферическая координата точки на плоскости y_1y_2 (радианы), характеризующая воспринимаемую яркость (светлоту) стимула; *в* — графики, характеризующие нейрофизиологическую интерпретацию декартовых осей в сферической модели ахроматического зрения как светового (Br-) и темнового (Da-) каналов зрительной системы. По оси абсцисс — яркость стимула, а по оси ординат — нормированные значения декартовых координат для стимулов, расположенных в правом верхнем квадранте плоскости y_1y_2 ; *г* — реакции Br- и Da-нейронов зрительной коры кошки на вспышки белого света разной интенсивности (Poggio et al., 1969)

гаются также в соответствии с отношением яркостей диска и кольца. Для проверки сферичности полученной конфигурации точек-стимулов используется процедура, которая определяет отклонение (коэффициент вариации) экспериментальных данных от уравнения сферы:

$$Y_{1i}^2 + Y_{2i}^2 = R_i^2. \quad (1)$$

Величина коэффициента вариации колеблется в пределах 7–12 % для разных испытуемых. Это свидетельствует о том, что стимулы действительно образуют круговую траекторию на плоскости. Но в отличие от модели Фомина с соавторами (1979), где для измерения различий между стимулами предлагается сферическая метрика, наши данные показывают, что оценки воспринимаемых различий описываются евклидовой метрикой (Измайлов, 1980, 1981; Измайлов, Соколов, 1978; Соколов, Измайлов, 1984; Izmailov, Sokolov, 1991):

$$d_{ij}^2 = \sum_{k=1}^n (X_{ki} - X_{kj})^2. \quad (2)$$

Таким образом, предлагаемая в наших работах сферическая модель различения стимулов описывается системой уравнений (1) и (2).

Круговая траектория локализации точек означает, что в качестве субъективной сенсорной переменной здесь выступает сферическая координата — горизонтальный угол точки-стимула на плоскости. Этот вывод легко проверяется путем построения графика зависимости сферической координаты точек от яркости стимулов (Izmailov, 1982; Соколов, Измайлов, 2006) (рис. 2, в). На таких графиках видно, что полученная функция в точности соответствует стандартной логарифмической функции яркости, выведенной в свое время Г. Фехнером и подтвержденной позднее в ряде психофизических экспериментов (Hartridge, 1950; Stevens, 1961).

Согласно обобщенной сферической модели сенсорных систем, предложенной в работе Фомина с соавторами (1979), две оси $y_1 y_2$ декартовой системы координат на плоскости представляют нейронную сеть из двух каналов, образованных ON- и OFF-клетками зрительной системы (Черноризов, 1995 а, б; 1999; Латанов и др., 1997; Черноризов, Соколов, 2001; Черноризов, 2006; Черноризов и др., 2007; Chernorizov, 2006, 2008; Polyanskii et al., 2008). Каналы взаимосвязаны реципрокным отношением, так что когда один канал в этой сети (световой) увеличивает свою активацию при возрастании интенсивности света (ось y_1), то другой канал (ось y_2) соответственно уменьшает свою активацию, и наоборот (рис. 2, в, з). При этом общая активность каналов, представленная величиной радиуса окружности, остается всегда постоянной, что и выражается уравнением сферы (уравнение (1)). Примером такой реципрокной системы зрительных нейро-

нов может служить система яркостных ON- и OFF-клеток зрительной коры кошки (Poggio et al., 1969; Jung, 1973).

Результаты моделирования ахроматического зрения человека полностью совпадают с результатами экспериментов по различению яркости, проведенных на беспозвоночных (моллюск) и позвоночных животных. В этих экспериментах регистрировались ответы сетчатки (электроретинограмма) (Черноризов, 1999; Зимацев, Черноризов, 2001; Измайлов и др., 1989, 2006) и зрительные вызванные потенциалы различения (Полянский и др., 2000, 2008) методом мгновенной смены стимулов с последующим построением V-образных функций различения. Анализ матрицы попарных различий, основанной на V-образных функциях, проводился, как и в экспериментах с человеком, методом многомерного шкалирования. Обнаружено, что геометрическая модель различения яркости для зрительных систем беспозвоночных (Черноризов, 1999, 2006; Черноризов и др., 2007; Chernorizov et al., 1994, 2006, 2008; Chernorizov, Sokolov, 2010), низших позвоночных (Izmailov, Sokolov, 1991; Парамей, Черноризов, 1991; Черноризов 1995а, б; 1999; Измайлов и др., 2006) и млекопитающих (Латанов и др., 1997; Полянский и др., 2000, 2008) имеет вид двумерной сферы (рис. 3).

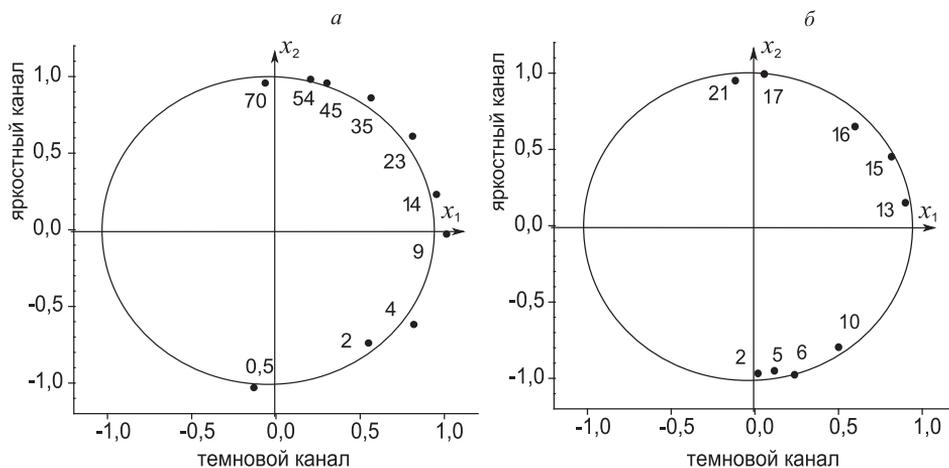


Рис. 3. Расположение стимулов разной яркости в двумерной сферической модели, полученной на основе анализа методом многомерного шкалирования матриц амплитуд b -волны ЭРГ лягушки *а*) (Измайлов и др., 2006) и амплитуд компонента N85 ВПР кролика *б*) (Полянский и др., 2008)

Реакции сетчатки лягушки и зрительной коры кролика зарегистрированы в ответ на мгновенную смену стимулов разной яркости. Значения стимулов в $\text{кд}/\text{м}^2$ указаны рядом с соответствующими точками. Из рисунка видно, что ахроматическое зрение животных описывается такой же сферической моделью различения, что и ахроматическое зрение человека (рис. 2).

Это означает, что в зрительной системе человека и животных функционирует один и тот же двухканальный механизм различения интенсивностей световых потоков, адекватно описываемый сферической моделью различения стимулов (Соколов, Измайлов, 1988; Izmailov, Sokolov, 1991; Chernozizov, 2008).

Совершенно аналогичные результаты получаются в результате многомерного шкалирования оценок надпороговых различий по ориентации между линиями фиксированного уровня яркости (Izmailov, Sokolov, 1990; Измайлов и др., 2003 б, 2004). Точки-стимулы (линии разной ориентации) расположены вдоль окружности в двумерном евклидовом пространстве (рис. 4, а). При этом субъективно воспринимаемая ориентация представлена сферической координатой точки-стимула, а две декартовы оси характеризуют два оппонентных канала: «вертикаль — горизонталь» и «наклон вправо — наклон влево» (Шелепин, 1981). В экспериментах с регистрацией активности сетчатки лягушки (Izmailov, Zimachev, 2008), вызванных потенциалов зрительной коры кролика (Полянский и др., 2008) и человека (Измайлов и др., 2003 б, 2004) (рис. 4, б) в ответ на мгновенную смену линий разной ориентации обнаружена полная согласованность получаемых данных со структурой сферической модели различения стимулов.

Раздел 4. Двухканальная нейронная сеть как базисный механизм (модуль) зрительной системы

Полученные методом многомерного шкалирования однотипные двумерные сферические модели для интенсивности света и ориентации линии можно было бы объяснить с позиции разделения стимулов на субъективно простые и субъективно сложные в соответствии с традиционным разделением сенсорных и перцептивных аспектов восприятия (интенсивность света и ориентация линии — простые стимулы). Однако исследователи уже столкнулись с проблемой априорной спецификации простоты или сложности стимула. В наших работах мы также обнаружили, что не только интенсивность излучения и ориентация линии, но и более сложные стимулы, такие как цвет поверхности, схематические лица или фигуры, состоящие из двух-трех линий, сходящихся к одной вершине (углы, вилки, стрелки, Т-образные фигуры), также могут быть представлены в геометрических терминах сферической модели различения сигналов и в терминах двухканальной нейронной сети соответственно (Измайлов и др., 2008; Izmailov, 1985; Izmailov, Sokolov, 1990; Измайлов и др., 2003а, б; 2004; Izmailov et al., 2005, 2008).

На основании полученных нами данных можно сделать вывод, что существует два класса состояний зрительной среды, которые составляют стимульную основу зрительного восприятия. С одной стороны, это интенсивность и спектральный состав света, то есть энергетические характеристики

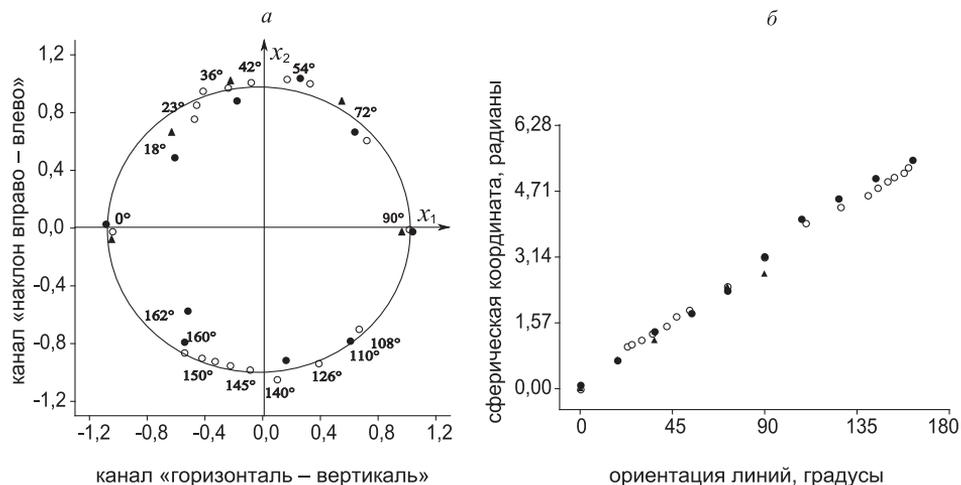


Рис. 4. Двумерное пространство ориентаций линий

Пространство построено по данным психофизических (субъективное ранжирование) и электрофизиологических (вызванные потенциалы) оценок различий между линиями разного наклона.

Обозначения: *белые кружки* — психофизические данные работы Izmailov, Sokolov (1990) (18 линий), *черные кружки* — психофизические данные работы Измайлов и др. (2004а) (10 линий), *черные треугольники* — двумерное пространство, полученное по данным регистрации вызванных потенциалов (Измайлов и др., 2003 б). Около каждой точки на графиках рис. 4, а указаны значения угла наклона стимула по отношению к линии горизонта (*градусы*); а — две декартовы оси интерпретируются как два оппонентных нейронных канала: «вертикаль — горизонталь» и «наклон вправо — наклон влево». Горизонтальный угол каждой точки (по часовой стрелке от отрицательного направления оси x_1) характеризует величину субъективной оценки ориентации; б — график психофизической функции ориентации линий, построенный по данным рис. 4, а. По оси абсцисс — значения угла ориентации линии (*градусы*), а по оси ординат — сферическая координата точки-стимула, измеренная как горизонтальный угол точки (*радианы*).

Подробнее см. в тексте

стимула. С другой стороны, — это границы, разделяющие зрительное поле на локальные участки и формирующие тем самым стимул как световой паттерн. Такая дихотомия хорошо согласуется с данными регистрации ЭРГ сетчатки позвоночных на гомогенные световые стимулы и паттерны в виде одномерной или двумерной решетки с разной пространственной частотой (Maffei et al., 1985, 1990). В последнем случае аббревиатура электроретинограммы меняется на ПЭРГ, что обозначает ответ сетчатки на оформленный стимул (паттерн). Ретроградная дегенерация ганглиозных клеток сетчатки, вызванная перерезкой оптического нерва, сохраняет интактной ЭРГ, в то время как ПЭРГ понижается до уровня шума. Эти данные позволяют сделать заключение о существенной роли ганглиозных клеток сетчатки в генерации ПЭРГ. Данные внутриклеточной регистрации активности клеток сетчатки обезьяны в ответ на гомогенные (яркость) и оформленные

(конфигурация) стимулы (Hess, 1984; Maffei et al., 1990) также подтверждают тезис о том, что ПЭРГ связана преимущественно с нейронами внутреннего плексиформного слоя, тогда как ЭРГ — с активностью рецепторов и клеток наружного плексиформного слоя. Аналогичные данные получены в наших собственных исследованиях сетчатки лягушки (Izmailov, Zimachev, 2008). Всё это позволяет рассматривать деление клеток на ON- и OFF-типы как некоторую фундаментальную нейрофизиологическую характеристику зрительной системы, обусловленную не только энергетической оппонентностью зрительной стимуляции (свет/темнота), но и конфигурационной оппонентностью (гомогенность/гетерогенность).

Предлагаемое нами обобщение конкретизируется специальным зрительным механизмом в виде сферической модели различения стимулов. Выявление механизма, который одинаковым образом кодирует энергетические и конфигуративные характеристики световой среды, дает новые основания для гипотезы о модульной организации зрительного восприятия, когда модули определяются не через список физических или субъективных характеристик, а путем их перечисления с конкретным описанием каждого в отдельности. Примером такого модульного принципа могут служить системы, аналогичные «узлам» Гузмана (Уинстон, 1978) или элементам алфавита письменной речи. Попытки такого подхода к пониманию организации зрительного восприятия (Julesz, 1984; Biederman, 1995) не получили развития не только из-за полной неопределенности модуля как субъективной единицы, но и вследствие невозможности связать его со специфической нейронной сетью. Сферическая модель различения стимулов позволяет устранить эти трудности, поскольку ее принципиальная особенность состоит в том, что она охватывает одновременно и механизм нейрофизиологического кодирования стимулов в зрительной системе (декартовы координаты), и механизм декодирования нейрофизиологического кода в субъективную характеристику зрительного образа (сферические координаты). Это позволяет выделить данный двухканальный модуль как базисный механизм, с помощью которого в зрительной системе может специфицироваться каждая субъективная переменная (Соколов, Измайлов, 1988, 2006; Измайлов и др., 1998; Sokolov, Izmailov, 1983) (рис. 5). Главная особенность этого модуля состоит в том, что он не связан непосредственно ни с кодируемым стимулом, ни с декодируемой сенсорной характеристикой. Он представляет собой некоторое устройство, которое может быть использовано для преобразования любого стимула в произвольную субъективную характеристику.

Например, частота вибрации воздуха или жидкости может быть декодирована в цвет, а частота электромагнитных колебаний — в ориентацию линии. Специфика стимула определяется устройством входного звена двухканального модуля, а содержание кода, его субъективное значение опреде-

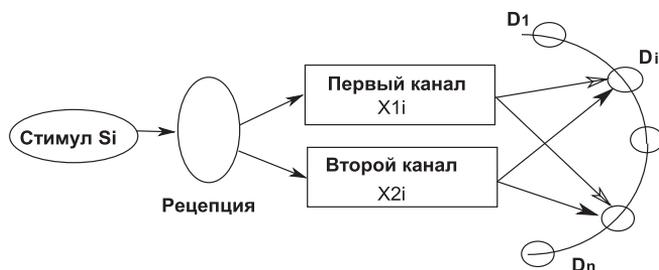


Рис. 5. Принципиальная схема двухканального нейронного модуля зрительной системы (на примере нейронной сети, анализирующей энергетические параметры стимуляции)

Стимул (S_i) представляет энергетическое изменение среды. Рецепторы преобразуют энергию стимула в электрический потенциал, запускающий активность нервных клеток как первого (X_1), так и второго канала (X_2). Выходные сигналы двух каналов (X_{1i} , X_{2i}) нормируются и после нормировки поступают одновременно на синаптические входы нейронов-детекторов D_1-D_n . После этого, в соответствии с теорией векторного кодирования, среди множества детекторов D_1-D_n максимально активируется тот нейрон (D_i), у которого коэффициенты синаптической передачи соответствуют величинам активности двух каналов (Соколов, 2003). В терминах сферической модели различения стимулов это означает, что сумма произведений выходов каналов X_1 и X_2 на соответствующие коэффициенты синаптической передачи в детекторе D_i будет удовлетворять сферическому уравнению на плоскости (Фомин и др., 1979). В данной схеме блок «рецепции» включает в себя фоторецепторы, а собственно двухканальный модуль представлен ганглиозными клетками сетчатки и клетками наружного колленчатого тела. Детекторы представлены нейронами зрительной коры. Здесь же, предположительно, начинается объединение двухканальных модулей в сложные многоканальные сети. Большинство современных исследователей связывают процессы категоризации и формирования сложных зрительных образов с ассоциативными зонами теменно-затылочной и височной коры (для обзора см.: Смит, 2005)

ляется соотношением активностей двух оппонентных каналов двумерного модуля и специальным устройством выходного звена. Одно из преимуществ такого модуля состоит в том, что спецификация субъективно простой характеристики и связанного с ней стимула производится не априорно, а апостериорно, в результате выявления сферической структуры данных различения. Только в том случае, если матрица попарных различий между стимулами согласуется со сферической моделью различения, можно делать вывод о том, что данные стимулы декодируются двухканальной нейронной сетью зрительной системы в простую (одномерную) субъективную характеристику.

Раздел 5. Трехстадийная модель зрительной системы

Универсальность двухканального модуля позволяет комбинировать самые разные сочетания входных и выходных устройств зрительной системы, формируя необходимый набор нейронных сетей для получения достаточной информации о внешней среде. Каждая такая сеть будет содержать в себе три звена: входное рецепторное звено, набор двухканальных модулей и выходное детекторное звено (Sokolov, Izmailov, 1983; Соколов, Измайлов, 1988) (рис. 5). В соответствии со структурой этой сети выделяется три этапа (стадии) переработки сенсорной информации в зрительной системе человека и животных.

5.1. Рецепторы и квазирецепторы зрительной системы

Теоретически входное звено трехстадийной нейронной сети, образующей нейрофизиологический базис восприятия, может состоять из любых рецепторов. В частности, зрительная система базируется на фоторецепторах, которые являются входными устройствами нейронных сетей, преобразующих интенсивность и частоты электромагнитного излучения в яркость и цвет. Однако известно, что детекция линии, края, границы в зрительной системе позвоночных рассматривается многими исследователями как одна из ключевых характеристик нейронной сети распознавания образов (Уинстон, 1978; Измайлов и др., 2003 а, б; 2004; Lindsay, Norman, 1972; Shevelev et al., 1999). Особенно большую роль в развитии этой идеи сыграли работы Хьюбела и Визеля, обнаружившие в зрительной коре кошки нейроны-детекторы ориентации линии, а также нейроны, селективные к стимулам-фигурам, представляющим собой некоторые комбинации линий (Hubel, Wiesel, 1962). Первый тип нейронов был обозначен как детекторы простых признаков зрительного стимула, а второй — как детекторы сложных признаков. Последующие исследования показали, что эти свойства зрительной коры распространяются на самые разные виды высших позвоночных (Супин, 1981).

В соответствии с нашим подходом предлагается рассматривать корковые детекторы ориентации линии как входное устройство, на базе которого формируются все узловые элементы следующего уровня зрительной системы, то есть весь «конфигурационный алфавит», включая линию как отрезок. Назначение этих устройств — собрать информацию о направлении протяженных перепадов яркости в форме границ, отделяющих одну часть зрительного поля от другой. То есть акцент ставится не на линии как отрезке, а только на ориентации линии как элементе границы. Такая гипотеза позволяет объяснить наличие в первичной проекционной зоне коры высших позвоночных животных большого числа детекторов ориентации линий и приписать им роль квазирецепторов, выполняющих те же входные функции при анализе формы, какие выполняют рецепторы сетчатки при анализе спектрального состава излучения в сетчатке (Измайлов и др., 2004;

Измайлов и др., 2008; Izmailov, Zimachev, 2008). В состав такого многоуровневого квазирецептора входят нейроны сетчатки и подкорковых структур, которые выполняют предварительный анализ пространственного распределения границ в уровне освещенности по зрительному полю. Это приводит к активации нейронов-детекторов линий разной ориентации.

Таким образом, в рамках обсуждаемой трехстадийной нейронной сети, ответственной в зрительной системе за восстановление конфигурации сигнала, на первой стадии происходит активация фоторецепторов сетчатки и квазирецепторов — нейронов-детекторов ориентации линий. На второй стадии из этих ориентированных линий комбинируется ограниченный набор элементов, в число которых входит и линия как отрезок. В этом случае значение определяется не ориентацией линии, а тем, что, как отрезок, она ограничена с одного или обоих концов и представляет собой равноправный признак контура. На этом уровне происходит формирование базисных, или узловых, элементов конфигурации для последующего построения из них целостной формы предмета. Эта функция связывается с корковыми нейронами, имеющими сложные и сверхсложные рецептивные поля. Наконец, на третьей стадии из разных узловых элементов составляются конфигурации, определяющие контурную форму предметов в поле зрения, аналогично тому, как из элементов речевого алфавита составляются слова (Измайлов, Черноризов, 2005; глава III-3 монографии).

5.2. Базисные единицы (узловые элементы) контуров зрительных изображений

Для проверки положения о формировании базисных элементов зрительной системы из двухканальных модулей были проведены серии исследований на человеке и животных, в которых сложные стимулы формировали как различные комбинации простых одномерных стимулов, восприятие каждого из которых адекватно описывается двумерной сферической моделью различения. Наиболее наглядным примером такого рода комбинаций могут служить эксперименты с различением цветовых стимулов, меняющихся по энергетическим характеристикам (интенсивности) и/или спектральному составу (цвету). В обширных исследованиях цветового зрения человека психофизическими методами (Измайлов, Соколов, 1978; Измайлов, 1980; Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989; Izmailov, 1982; Sokolov, Izmailov, 1983; Izmailov, Sokolov, 1991; Paramei et al., 1991) и методами регистрации вызванных потенциалов коры головного мозга (Измайлов и др., 1989; Измайлов и др., 1998 б, 2003 а, б; Izmailov, Sokolov, 2004; Соколов, Измайлов, 2006; Chernorizov, 2008; Chernorizov, Sokolov, 2010), а также в исследованиях цветового зрения животных (Зимачев и др., 1991; Черноризов, 1995, 1999; Зимачев, Черноризов, 2001; Черноризов, Соколов, 2001; Латанов и др., 1997; Измайлов и др, 2006; Izmailov, Zimachev, 2008)

было показано, что различение ахроматических и хроматических стимулов по отдельности в точности описывается двумерной сферической моделью различения сигналов. При этом характеристики двухканальной нейронной сети, выведенной из этой модели, соответствуют электрофизиологическим характеристикам фоторецепторов и цветоопponentных нейронов зрительной системы. В то же время эксперименты по различению стимулов, меняющихся одновременно и по яркости, и по цвету, показали, что геометрическая модель различения представляет собой гипersферу в четырехмерном евклидовом пространстве, которая объединяет в себе сферические модели различения отдельно ахроматических и отдельно хроматических стимулов как два частных двумерных подпространства (рис. 6).

Три сферические координаты точки-стимула в точности характеризовали такие субъективные характеристики цвета, как цветовой тон, насыщенность и светлота, а четыре декартовы координаты точек-стимулов в точности соответствовали двум цветоопponentным — «красно-зеленому» и «сине-желтому» — каналам и двум яркостным — световому и темно-му — нейронным каналам.

Аналогичным образом были проведены эксперименты по различению стимулов, составленных из различных комбинаций простых конфигурационных характеристик, различение которых укладывается в структуру сферической модели и двухканальной нейронной сети. В частности, в экспериментах с различением двух линейных фигур, одновременно варьируемых по величине угла и ориентации, было получено решение в виде сферической поверхности в трехмерном евклидовом пространстве (Измайлов и др., 2004). Две сферические координаты точки-стимула в этом трехмерном пространстве соответствовали субъективным шкалам ориентации и величины угла в полном соответствии с данными, полученными при раздельном шкалировании этих характеристик. Но, в отличие от четырехмерного цветового пространства, здесь при комбинировании пары двухканальных модулей было получено трехмерное пространство, и три декартовы координаты были представлены трехканальной нейронной сетью. В этом случае полученный результат свидетельствовал о другом типе взаимодействия двух исходных двухканальных модулей.

Еще более интересные результаты были получены в экспериментах по различению человеком линий, варьируемых одновременно по яркости и ориентации, то есть при комбинации энергетической и конфигурационной характеристик стимула (Измайлов, Зимачев, 2008; Измайлов и др., 2008б; Измайлов, Едренкин, 2010). Геометрическая модель, которая наиболее точно соответствовала исходной матрице попарных различий между стимулами-линиями, представляла собой гипersферу в четырехмерном евклидовом пространстве. С формальной точки зрения, это соответствовало варианту объединения двухканальных модулей яркости и цвета в четырехканальную

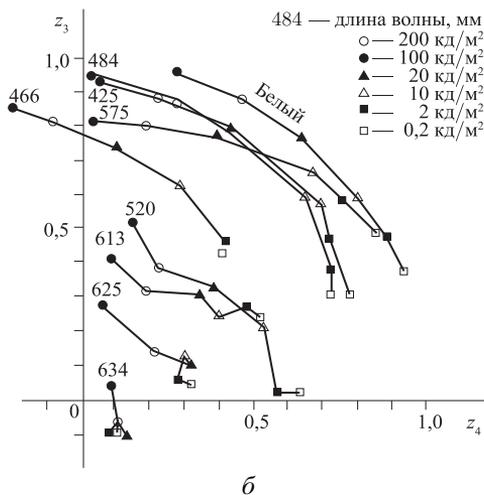
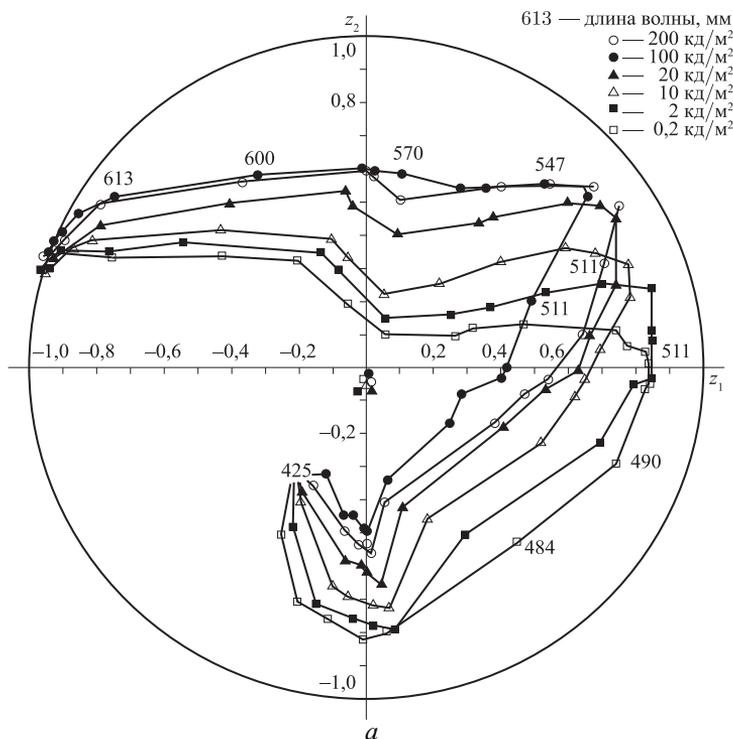


Рис. 6. Цветовая гиперсфера в четырехмерном евклидовом пространстве
a — проекция стимулов, представляющих 25 монохроматических излучений и белый цвет, меняющихся по 6 уровням яркости от 0,2 до 200 $\text{кд}/\text{м}^2$, на плоскость $z_1 z_2$ четырехмерного цветового пространства. Каждая линия связывает 25 монохроматических цветов одного уровня яркости. Шесть точек-стимулов белого цвета разной яркости проецируются в центр координатной плоскости. Значения длин волн (нм) и яркости ($\text{кд}/\text{м}^2$) указаны на рисунке; *б* — проекция восьми основных спектральных стимулов и белого цвета, меняющихся по 6 уровням яркости, на плоскость $z_3 z_4$ четырехмерного цветового пространства. Каждая линия связывает точки, представляющие один и тот же цвет на разных уровнях яркости. Значения длин волн (нм) и яркости ($\text{кд}/\text{м}^2$) указаны на рисунке

сеть цветового зрения. Как и в цветовой гиперсфере, в гиперсфере, объединяющей различение яркости и ориентации, два двумерных подпространства в точности соответствовали сферическим моделям различения этих характеристик, анализируемых по отдельности. Однако в этой общей сферической модели только две сферические координаты из трех получили свое выражение в виде психофизических функций, представляющих субъективные характеристики яркости и ориентации. Третья сферическая координата оказалась неинтерпретируемой и не обнаружила прямой связи с какой-либо субъективной характеристикой стимулов. Это отличает гиперсферу яркости и ориентации от цветовой гиперсферы, где третья сферическая координата обнаружила однозначную связь с цветовой насыщенностью. Это означает, что, как и в случае с нейронной сетью цветового зрения, в данном случае две двухканальные сети яркости и ориентации также соединялись в общую четырехканальную сеть, но другим способом и с другим результатом.

Еще одно отличие яркостно-ориентационной гиперсферы от цветовой гиперсферы заключалось в характере взаимодействия между двухканальными модулями. В цветовой гиперсфере сферическая координата, характеризующая светлоту (субъективную яркость), зависела только от яркости стимула и не зависела от спектрального состава стимула, тогда как сферическая координата, характеризующая цветовой тон стимула, зависела как от спектрального состава, так и от яркости стимула (Измайлов, 1981; Wyszecki, Stiles, 1982; Bimler et al., 2009). В терминах психофизики это означает, что цветовой гиперсфере воспроизводит феномен Бецольда — Брюкке, характеризующий сдвиг цветового тона при изменении яркости стимула (Wyszecki, Stiles, 1982; Bimler et al., 2009). А в терминах нейрофизиологии это означает, что только каналы ахроматического модуля оказывают тормозное влияние на каналы хроматического модуля, но не наоборот. В яркостно-ориентационной гиперсфере картина получается обратная. Сферическая координата, характеризующая ориентацию стимула-линии, зависела только от угла наклона линии в зрительном поле и не зависела от яркости стимула, тогда как сферическая координата, характеризующая светлоту (субъективную яркость) стимула, зависела как от угла наклона, так и от яркости стимула (Измайлов, Едренкин, 2010). Это хорошо согласуется с данными, полученными при исследовании различения линий разной яркости и ориентации зрительной системой лягушки (Izmailov, Zimachev, 2008). Результаты регистрации электроретинограммы (ЭРГ) методом мгновенной замены стимулов-линий разной яркости и ориентации показывают, что V-образная функция ориентации линии, построенная по амплитудам *b*-волны ЭРГ, параллельно сдвигается в соответствии с уровнем яркости линии, не меняя при этом своей формы, тогда как функция яркости обнаруживает нелинейные изменения в зависимости от ориентации стимула. Ретинальные функции яркости для линий разной ориентации обнаружи-

ли поразительное сходство с аналогичными психофизическими функциями яркости. В терминах нейрофизиологии зрительной системы это означает, что каналы ориентационного модуля оказывают тормозное влияние на каналы яркостного модуля, но не наоборот. Иначе говоря, при изменении стимулов одновременно по энергетической и конфигурационной характеристикам конфигурационный модуль обладает приоритетом по отношению к яркостному модулю.

Приведенные выше данные показывают, что простые (одномерные) стимулы разной модальности детектируются в зрительной системе однотипной нейронной сетью, которую мы обозначили как двухканальный модуль различения. В то же время объединение двухканальных модулей в сеть для детектирования более сложного (многомерного) стимула происходит поразному для энергетических (длина волны и интенсивность излучения) и конфигурационных (ориентация линии и угол между двумя линиями) параметров стимула. Кроме того, свою специфику обнаруживает и характер объединения в общую сеть энергетического (яркость) и конфигурационного (ориентация) модулей. Это ставит под вопрос идею существования общего принципа объединения отдельных модулей в более сложную многоканальную сеть, как это предусматривается в широко распространенных иерархических теориях зрительного восприятия. С нашей точки зрения, здесь более целесообразно обратиться к принципу алфавитной конструкции языка и предположить, что базисные элементы (двухканальные модули) зрительной системы соединяются в многоканальные сети аналогично соединению букв в слоги, морфемы и слова (Измайлов, Черноризов, 2005; глава IV-3 монографии). В речи характер соединения букв в слоги или морфем в слова определяется значением, которое должно быть выражено в результате произведенного объединения элементов, а не самими физическими или конфигурационными характеристиками этих элементов. Точно так же в зрительном восприятии характер соединения двухканальных модулей в многоканальную сеть детектирования сложного стимула определяется предметным содержанием этого стимула, а не физическими и конфигурационными характеристиками светового паттерна. Нас не должно вводить в заблуждение существование жестких связей в виде психофизических функций между этими характеристиками светового излучения и субъективными характеристиками, в терминах которых (светлота, цвет, форма, движение) мы описываем и специфицируем феноменологию зрительного восприятия.

Психофизические функции выражают специфику языка восприятия. В отличие от языка речи, где значение полностью независимо от физического носителя речевых элементов и один и тот же речевой язык может быть реализован на совершенно разном физическом носителе (постулат Соссюра), зрительный язык может быть реализован только на анализе параметров

электромагнитного излучения. Исследования зрительных систем всех животных — как позвоночных, так и беспозвоночных — показывают, что зрение основывается на одних и тех же фоторецепторах («обобщение Эдрина»), и соответственно, никакое другое физическое воздействие, кроме электромагнитного излучения в очень узкой полосе спектра (380–700 нм), не может быть воспринято зрительной системой. А это означает, что зрительный язык жестко связан с одним единственным физическим носителем. С одной стороны, этот аспект зрительного языка затрудняет понимание природы зрительного восприятия, поскольку он создает иллюзию, что восприятие определяется стимуляцией, и цель восприятия — как можно точнее и правильнее отобразить картину внешней среды (Бонгард, 1967). Так полагал еще Аристотель, который утверждал, что воспринять — это значит познать, «что» и «где» находится (Измайлов, Черноризов, 2005). С позиций информационного подхода, назначение восприятия также связывается с извлечением информации из окружающей среды, ее фильтрацией с точки зрения важности для организма и передачей в центр хранения для дальнейшего использования при решении интеллектуальных задач (Neisser, 1976; Латанов и др., 1997). С другой стороны, психофизический аспект зрительного языка облегчает задачу его расшифровки, поскольку исследование свойств носителя (зрительной стимуляции) и его связей с языковыми структурами (субъективными характеристиками восприятия) дает однозначную информацию о характере этих структур. В частности, как было показано в изложенных здесь данных, выявление двухканального модуля как базисного элемента зрительного языка оказалось возможным только в рамках психофизической методологии в исследованиях зрительного восприятия. Точно так же эта методология позволяет выявить следующий уровень языковой структуры — варианты объединения базисных элементов в структурные единицы зрительного языка по типу слогов или морфем. Все результаты рассмотренных здесь экспериментов были получены с использованием сферической модели различения стимулов. Благодаря этим исследованиям мы обнаружили, что возможности классической психофизики восприятия исчерпаны и что дальнейшее движение к пониманию природы восприятия требует включения в исследование такой характеристики, как значение стимула, то есть включения в исследование категориальных характеристик зрительного восприятия.

Раздел 6. Анализ категориальных характеристик зрительного восприятия

Преимущество предлагаемого нами «геометрического» подхода состоит в том, что в его рамках используется единая методология для измерения различий при восприятии не только энергетических и конфигурационных, но и категориальных характеристик стимулов. В специальной серии экспе-

риментов мы использовали разные типы категориальных различий, которые по-разному связаны с конфигурационными и энергетическими изменениями стимулов. Рассмотрим в качестве примера результаты экспериментов со схематическими изображениями эмоциональных выражений лица человека (Измайлов и др., 1999; Izmailov et al., 2005). В экспериментах использовали изображения в виде овала, в котором линиями были вычерчены брови, глаза, нос и рот. Эмоциональное выражение лица задавалось кривизной рта, которая менялась от нулевого уровня (горизонтальная линия) вверх и вниз с шагом в 14° , и наклоном бровей, также от нулевого уровня вверх и вниз с шагом в 6° . В психофизических экспериментах испытуемым попарно предъявляли 25 стимулов-лиц, и они оценивали степень различия эмоциональных выражений каждой пары лиц в баллах от 1 до 9 (Измайлов и др., 1999). В психофизиологических экспериментах испытуемым предъявляли пару лиц, 50 раз мгновенно сменяющих друг друга, и в ответ на каждую смену регистрировали вызванный потенциал различения (ВПР) в зрительной и височной коре человека (Izmailov et al., 2005). В качестве меры различия использовали межпиковые амплитуды компонентов P120–N180 и N180–P230, а также пиковую амплитуду компонента N180. Как было показано в работе Izmailov et al. (2001), амплитуды этих компонент ВПР в точности соответствуют субъективным оценкам межстимульных различий между схематическими лицами. В результате комбинирования всех пар стимулов для каждого из четырех отведений было получено три матрицы межстимульных различий, выраженных амплитудами трех компонент ВПР. Целью этой работы было построение геометрической модели зрительного различения схематических лиц как по амплитудам вызванного потенциала различения, зарегистрированного в коре человека в ответ на мгновенную смену стимулов, так и по данным субъективных оценок различий между эмоциональными выражениями этих же схематических лиц. Детальное описание формальных и содержательных критериев, на основании которых была получена сферическая модель различения данных стимулов, приведено в работе Izmailov et al. (2005). Здесь мы рассмотрим только один аспект полученного решения — соотношение конфигурационных и категориальных характеристик зрительного восприятия.

Конфигурационные характеристики лица заданы паттерном линий, изображающих рот и брови, а категориальные — эмоциональной экспрессией (Ekman, Friesan, 1978; Измайлов и др., 1999). Рассмотрим сначала данные, полученные по субъективным оценкам межстимульных различий. Система сферических и декартовых координат полученного четырехмерного пространства анализировалась в соответствии со структурой сферической модели различения стимулов и двухканальной нейронной сети зрительной системы. В результате анализа выявилось, что четыре декартовы координаты связаны с восприятием ориентации линий, образующих

форму бровей и рта схематического лица. На основании этого был сделан вывод о том, что конфигурационные характеристики стимула детектируются четырехканальной нейронной сетью, составленной из двухканальных модулей ориентации линий. Однако эмоциональная экспрессия лица занимает только две из трех сферических координат гипersферы. Так, первая базисная категориальная характеристика эмоциональной экспрессии, выраженная в терминах шести основных эмоциональных категорий (радость, удовольствие, удивление, страх, неудовольствие, отвращение, гнев), представленная в работе Ekman, Friesan (1978), получила свое отображение в виде первой сферической координаты точек-стимулов (измеряемой величиной горизонтального угла на плоскости x_1x_2). Такое отображение согласуется с главной эмоциональной характеристикой, представляющей категориальную структуру переживаемых эмоций в виде круга Шлоссберга. По аналогии с цветовым кругом Ньютона, представляющим цветовой тон, мы обозначили эту характеристику как эмоциональный тон (Измайлов и др., 1999). Другая базисная характеристика эмоций, обозначенная в исследованиях как интенсивность эмоций, получила свое выражение через вторую сферическую координату четырехмерного пространства, которая измерялась вертикальным углом точки-стимула, то есть углом между осью x_3 и плоскостью x_1x_2 . Третья сферическая координата модели не имела явного отношения к каким-либо экспрессивным характеристикам схематического лица. Дополнительные аргументы в пользу такой интерпретации сферической модели схематических лиц следуют из анализа ВПР, регистрируемых на мгновенную замену схематических лиц. Модель, построенная по ВПР, имеет вид четырехмерной сферы с такими же свойствами сферических и декартовых координат, что и модель, построенная по данным психофизики (Измайлов и др., 1999).

Главный вывод, который следует из этих экспериментов, состоит в том, что геометрическое представление категориальных характеристик стимула имеет более простую, менее жесткую структуру, чем представление конфигурационных характеристик стимула, хотя и базируется на том же механизме двухканальных модулей зрительной системы. С другой стороны, анализ ВПР показывает, что конфигурационные и категориальные характеристики сложного стимула (схематического лица) детектируются одновременно, а не последовательно. Это свидетельствует о существенной независимости категориального описания стимулов от конфигурационной структуры этих стимулов. Переход от конфигурационных характеристик стимула к его категориальным свойствам можно рассматривать как переход от многомерного метрического пространства (гипersферы) к двумерному топологическому картированию. Дополнительные и более детальные подтверждения этих выводов были получены нами в ходе исследования зрительного восприятия слов, обозначающих цвета и эмоции (Izmailov et al., 2008).

Литература

- Бонгард М. М.* Колориметрия на животных // Доклады АН СССР. 1955. Т. 103 (2). С. 239–242.
- Бонгард М. М.* Проблема узнавания. М.: Наука, 1967.
- Гибсон Дж.* Экологический подход к зрительному восприятию. М.: Прогресс, 1988.
- Глезер В. Д.* Зрение и мышление. Л.: Наука, 1985.
- Грегори Р.* Разумный глаз. М.: Мир, 1972.
- Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Хроматическая составляющая электроретинограммы лягушки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1986. Т. 36 (6). С. 1100–1107.
- Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Соколов Е. Н., Наатанен Р., Ниман Г., Измайлов Ч. А.* Различение цветовых сигналов сетчаткой лягушки // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1991. Т. 43 (3). С. 518–527.
- Зимачев М. М., Черноризов А. М.* Структура пространства цветоразличения лягушки в разные периоды ее сезонной активности // Вестн. Моск. ун-та. 2001. Сер. 14. Психология. № 2. С. 12–32.
- Иваницкий А. М., Стрелец В. Б., Корсаков И. А.* Информационные процессы мозга и психологическая деятельность. М.: Наука, 1984.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н.* Метрические характеристики сферической модели цветоразличения // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1978. № 2. С. 47–61.
- Измайлов Ч. А.* Сферическая модель цветоразличения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980.
- Измайлов Ч. А.* Многомерное шкалирование ахроматической составляющей цвета // Материалы советско-американского семинара «Нормативные и дескриптивные модели принятия решения» / Под ред. Б. Ф. Ломова. М.: Наука, 1981. С. 98–110.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д.* (1998 а). Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1998. № 3. С. 29–40.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Коришнова С. Г., Соколов Е. Н.* (1998 б). Цветовой и яркостный компоненты зрительных вызванных потенциалов у человека // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1998. Т. 48 (5). С. 777–787.
- Измайлов Ч. А., Коришнова С. Г., Соколов Е. Н.* Сферическая модель различения эмоциональных выражений схематического лица // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 1999. Т. 49 (2). С. 186–199.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Коришнова С. Г.* (2003 а). Цветовое пространство человека, основанное на данных о корковых вызванных потенциалах // Сенсорные системы. 2003. Т. 17 (1). С. 32–44.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Коришнова С. Г., Чудина Ю. А.* (2003 б). Геометрическая модель различения ориентации линии, основанная на субъективных оценках и зрительных вызванных потенциалах // Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 2003. Т. 54 (2). С. 267–279.
- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Чудина Ю. А.* Конфигурационные и категориальные характеристики зрительного восприятия схематических фигур // Вестн. РУДН. Сер.: Психология и педагогика. 2004. № 54 (2). С. 44–57.
- Измайлов Ч. А., Черноризов А. М.* Язык восприятия и мозг // Психология. Журн. Высшей школы экономики. 2005. № 2 (4). С. 22–52.
- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М., Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Двухканальная модель ахроматического зрения лягушки // Сенсорные системы. 2006. Т. 20 (1). С. 1–11.

- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Едренкин И. В.* Интегрирование простых признаков стимула в нейронных сетях зрительной системы // *Нейрокомпьютеры: Разработка и применение.* 2008. № 5–6. С. 34–45.
- Измайлов Ч. А., Едренкин И. В.* Различение бимодальных стимулов зрительной системой человека // *Математическая психология: Школа В. Ю. Крылова / Под ред. А. Л. Журавлева, Т. Н. Савченко, Г. М. Головиной.* М.: Институт психологии РАН, 2010. С. 390–407.
- Латанов А. В., Леонова А. Ю., Евтихин Д. В., Соколов Е. Н.* Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 1997. Т. 47 (2). С. 308–320.
- Парамей Г. В., Черноризов А. М.* Сферическая теория восприятия: проверка методами психофизики и нейрофизиологии // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 1991. Т. 41 (4). С. 627–634.
- Полянский В. Б., Соколов Е. Н., Евтихин Д. В.* Реконструкция перцептивного пространства яркости и цвета на основе вызванных потенциалов и их сравнение с данными поведенческих опытов // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 2000. Т. 50 (5). С. 843–854.
- Полянский В. Б., Алымкулов Д. Е., Соколов Е. Н., Радзиевская М. Г.* Отражение в вызванных потенциалах зрительной коры кролика изменений в ориентации и интенсивности линий // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 2008. Т. 58 (6). С. 688–699.
- Психология машинного зрения / Под ред. П. Уинстона.* М.: Мир, 1978.
- Смит К.* Биология сенсорных систем. М.: Бином, 2005.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Цветовое зрение. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.
- Соколов Е. Н.* Теоретическая психофизиология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Трехстадийная модель цветового зрения // *Сенсорные системы.* 1988. № 2 (4). С. 314–320.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УМК «Психология», 2003.
- Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А.* Вызванные потенциалы в сферической модели когнитивных процессов // *Нейрокомпьютеры: Разработка и применение.* 2006. № 4–5. С. 90–105.
- Соколов Е. Н.* Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.
- Супин А. Я.* Нейрофизиология зрения млекопитающих. М.: Наука, 1981.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г.* Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
- Черноризов А. М.* (1995 а). Цветовое зрение рыбы как модель цветового зрения человека // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология.* 1995. № 4. С. 35–42.
- Черноризов А. М.* (1995 б). Электроретинограмма темноадаптированного интактного карпа *Carpio Cyprinus L.* на замену цветов // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 1995. Т. 45 (1). С. 155–162.
- Черноризов А. М.* Нейронные механизмы цветового зрения. Автореф. дис. ... докт. психол. наук. М., 1999.
- Черноризов А. М., Соколов Е. Н.* Векторное кодирование цвета в слое биполярных клеток сетчатки карпа // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология.* 2001. № 1. С. 12–35.
- Черноризов А. М.* Экспериментальное исследование и моделирование нейронных механизмов ахроматического зрения виноградной улитки *Helix pomatia L.* // *Нейрокомпьютеры: Разработка и применение.* 2006. № 4–5. С. 78–89.
- Черноризов А. М., Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Гарусев А. В.* Механизмы ахроматического зрения моллюска *Helix pomatia L.*: внутриклеточное исследование светочувствительных клеток сетчатки // *Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова.* 2007. Т. 57 (1). С. 121–127.
- Швырков В. Б., Александров Ю. И.* Обработка информации, поведенческий акт и корковые нейроны // *Доклады АН СССР.* 1973. Т. 212 (4). С. 1021–1024.

- Шеленин Ю. Г.* Ориентационная избирательность и пространственно-частотные характеристики рецептивных полей нейронов зрительной коры кошки // *Нейрофизиология*. 1981. Т. 13 (3). С. 227–232.
- Biederman I.* Higher-level vision // *Visual cognition and action: An invitation to cognitive science* / Ed. by D. N. Osherson, S. M. Kosslyn, J. M. Hollerbach. Vol. 2. P. 41–72. Cambridge, MA: MIT Press, 1990.
- Bimler D. L., Paramey G. V., Izmailov Ch. A.* Hue and saturation shifts from spatially induced blackness // *The Journal of the Optical Society of America*. 2009. Vol. 26(1). P. 163–172.
- Chernorizov A. M., Shekhter E. D., Arakelov G. G., Zimachev M. M.* The Vision of the Snail: The Spectral Sensitivity of the Dark-Adapted Eye // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 1994. Vol. 24(1). P. 59–62.
- Chernorizov A. M.* Vector encoding of light intensity in neuronal nets of snail eye // *International Journal of Psychophysiology*. 2006. Vol. 61(3). P. 307–308.
- Chernorizov A. M.* Vector encoding of color in visual system of human and animals // *International Journal of Psychophysiology*. 2008. Vol. 69(3). P. 173–174.
- Chernorizov A. M., Sokolov E. N.* Mechanisms of Achromatic Vision in Invertebrates and Vertebrates: A Comparative Study // *The Spanish journal of psychology*. 2010. Vol. 13(1). P. 18–29.
- Ekman P., Friesen W. V.* Facial action coding system. Manual. Palo Alto: Consult. Psychol. Press, 1978.
- Estevez O., Spekrijse H.* The “silent substitution” method in visual research // *Vision Research*. 1982. Vol. 22(6). P. 681–691.
- Gibson J. J.* An ecological approach to visual perception. Boston, Houghton, Mifflin, 1979.
- Gregory R. L.* The intelligent eye. New York: McGraw-Hill, 1970.
- Hartridge H.* Recent Advances in the Physiology of Vision. London: Churchill, 1950.
- Heggelund P.* Achromatic color vision. I. Perceptive variables of achromatic colors // *Vision Research*. 1974. Vol. 14. P. 1071–1078.
- Hess R. F., Baker C. L.* Human pattern-evoked electroretinogram // *Journal of neurophysiology*. 1984. Vol. 51. P. 939–951.
- Hubel D. N., Wiesel T. N.* Receptive fields, binocular integration and functional architecture in the cat’s visual cortex // *The Journal of physiology*. 1962. Vol. 160(1). P. 106–154.
- Izmailov Ch. A.* Uniform Color Space and Multidimensional scaling {MDS} // *Psychophysical Judgement and the Process of Perception* / Ed. by H. G. Geissler and F. Petsold. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, 1982. P. 52–62.
- Izmailov Ch. A.* Spherical model of discrimination of self-luminous and surface colors // *Geometric representations of perceptual phenomena* / Ed. by R. D. Luce, M. D. D’Zmura, D. Hoffman, G. J. Iverson, A. K. Romney. Mahwah, New Jersey, Hove UK: Lawrence Erlbaum Associates Publishers, 1985. P. 153–168.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Multidimensional scaling of lines and angles discrimination // *Psychophysical Explorations of Mental Structures* / Ed. by H. G. Geissler. Toronto-Bern-Stuttgart: Hogrefe-Huber Publishers, 1990. P. 181–189.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Spherical model of color and brightness discrimination // *Psychological Science*. 1991. Vol. 2. P. 249–259.
- Izmailov Ch. A., Korshunova S. G., Sokolov E. N.* Relationship between visual evoked potentials and subjective differences between emotional expressions in “face diagrams” // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2001. Vol. 31. P. 529–538.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Subjective and Objective Scaling of Large Color Differences // *Psychophysics beyond sensation. Laws and Invariants of human Cognition* / Ed. by C. Kaernbach, E. Schroger, H. Muller. Mahwah, New Jarsy, London: Lawrence Erlbaum Associates, 2004. P. 27–42.

- Izmailov Ch. A., Korshunova S. G., Sokolov E. N.* Multidimensional scaling of schematically represented faces based on dissimilarity estimates and evoked potentials of differences (EPD) amplitudes // *The Spanish Journal of Psychology*. 2005. Vol. 8(2). P. 119–133.
- Izmailov Ch. A., Zimachev M. M.* Detection of bimodal stimuli in the frog retina // *Neuroscience and behavioral physiology*. 2008. Vol. 38(2). P. 103–114.
- Izmailov Ch. A., Korshunova S. G., Sokolov E. N.* The Semantic Component of the Evoked Potential of Differentiation // *The Spanish Journal of Psychology*. 2008. Vol. 11(1). P. 321–340.
- Izmailov Ch. A., Chernorizov A. M.* A Geometrical Approach to Research into Signal Recognition in Visual Systems of Human and Animals // *Psychology in Russia: State of the Art / Ed. by Yu. P. Zinchenko, V. F. Petrenko*. Moscow: Department of Psychology MSU & IG-SOCIN, 2010. P. 301–332.
- Izmailov Ch. A., Polyansky V. B., Chernorizov A. M.* Human-model-neuron: Spherical model of signal discrimination in visual system // *Russian Cognitive Neuroscience: Historical and Cultural Context*. Create Space Independent Publishing N.Y., 2015. P. 181–210.
- Julesz B.* A brief outline of texture theory of human vision // *Trends in Neuroscience*. 1984. Vol. 7. P. 41–45.
- Jung R.* Visual perception and neurophysiology // *Handbook of Sensory Physiology. Central Processing of Visual Information. Part A / Ed. by R. Jung, H. Autrum*. 1973. Vol. 7/3. P. 1–153.
- Kruskal J.B.* Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis // *Psychometrika*. 1964. Vol. 29. P. 1–27.
- Lebedev V.V., Isaychev S.A., Chernorizov A.M., Zinchenko Y.P.* Vector approach to integral evaluating of sportsmen functional states // *Procedia-social and behavioral sciences*. 2013. Vol. 86. P. 610–614.
- Lindsay P.H., Norman D.A.* Human information processing. N-Y, London: Acad. Press, 1972.
- Maffei L., Fiorentini A., Bisti S., Hollander H.* Pattern ERG in the monkey after section of the optic nerve // *Experimental Brain Research*. 1985. Vol. 59(2). P. 423–430.
- Maffei L., Fiorentini A.* Pattern visual evoked potentials and electroretinograms in man and animals // *Visual Evoked Potentials / Ed. by J.E. Desmedt*. 1990. N.Y.: Elsevier Sci. Publ. P. 25–33.
- Neisser U.* Cognition and reality. San Francisco: Freeman WH and company, 1976.
- Paramei G. V., Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Multidimensional scaling of large chromatic differences by normal and color-deficient subjects // *Psychological Science*. 1991. Vol. 2. P. 244–248.
- Paulus W.M., Homberg V., Cuninghurn K., Halliday A., Ronde N.* Color and brightness components of foveal visual evoked potentials in man // *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 1984. Vol. 58(2). P. 107–119.
- Poggio G.F., Baker F.N., Lamarre Y., Sanseverino E.R.* Afferent inhibition at input to visual cortex of the cat // *The Journal of the Optical Society of America*. 1969. Vol. 32. P. 892–915.
- Polyanskii V.B., Alymkulov D.E., Evtikhin D.V., Sokolov E.N.* Assessment of Brightness and Color Differences by Neurons in the Superior Colliculus of the Rabbit // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2008. Vol. 38(9). P. 971–983.
- Shapley R.* Visual sensitivity and parallel retinocortical channels // *Annual review of psychology*. 1990. Vol. 41. P. 635–658.
- Shepard R.N.* The analysis of proximities: Multidimensional scaling with an unknown distance function // *Psychometrika*. 1962. Vol. 27. P. 125–140, 219–246.
- Shepard R.N., Carroll J.D.* Parametric representation of nonlinear data structures // *Multivariate analysis / Ed. by P.R. Krishnaiah*. 1966. N-Y: Acad. Press. P. 561–592.
- Shepard R.N.* Towards a universal law of generalization for psychological space // *Science*. 1987. Vol. 237. P. 1317–1323.

- Shevelev I.A., Lazareva N.A., Sharaev G.A.* Interrelation of tuning characteristics to bar, cross and corner in striate neurons // *Neuroscience*. 1999. Vol. 88. P. 1–25.
- Sokolov E.N., Izmailov Ch. A.* Conceptual reflex arc and color vision // *Modern issues of perception* / Ed. by H.G. Geissler. 1983. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften; Amsterdam: North Holland Publ. Comp. P. 192–216.
- Sokolov E.N.* Research strategy in psychophysiology // *Logic, methodology and philosophy of science* / Ed. by R.B. Marcus, G.Y.W. Dorn, P. Weingartner. Amsterdam: North-Holland, 1986. Vol. VII. P. 495–502.
- Stevens S.S.* To honor Fechner and repeal his law // *Science*. 1961. Vol. 133. P. 80–86.
- Torgerson W.S.* Theory and method of scaling // *Logic, methodology and philosophy of science* / Ed. by P. Weingartner. 1958. Vol. VII. Amsterdam: North-Holland; NY: Wiley Press. P. 495–502.
- Wyszecki G., Stiles W.S.* *Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae*. 2nd ed. NY: Wiley Press, 1982.

Глава IV-5

Векторная психофизиология Е. Н. Соколова: расширенный математический формализм

В. Е. Дубровский, А. В. Гарусев

Ключевые слова: зрительное восприятие, принцип векторного кодирования, нейроподобный элемент, многоканальные модели, векторная модель, выпуклый анализ

Монография С. В. Фомина, Е. Н. Соколова и Г. Г. Вайткявичуса «Искусственные органы чувств», вышедшая почти сорок лет назад, в 1979 г., по сути дела, была первым формальным изложением теории, широкоизвестной сейчас как принцип векторного кодирования Е. Н. Соколова. Авторами была предложена новая парадигма исследований, на долгие годы определившая направление работы большой группы ученых. Сформулированные в монографии принципы до сих пор широко применяются в психофизике и при моделировании процессов в нейронных системах. Во множестве работ используется система понятий и терминология, в той или иной степени близкая векторной психофизиологии.

Векторную модель Соколова можно отнести к широкому классу моделей зрительного анализатора на основе нейроподобных элементов. Множество таких моделей разработано психофизиологами в попытках сопоставить данные нейрофизиологических экспериментов с результатами психофизических измерений. В частности, после пионерской работы (Campbell, Robson, 1968) получила широкое распространение концепция каналов — гипотетических функциональных подсистем, независимо анализирующих предъявленное изображение. В большинстве предложенных моделей каналы считались линейными — отклик канала на сумму стимулов является суммой откликов на каждый из стимулов. По сути дела, с формальной точки зрения канал является линейным функционалом, заданным на множестве стимулов. В этом смысле его можно рассматривать как нейроподобный элемент, на что прямо указывает в своей докторской диссертации А. Д. Логвиненко: «Основным структурным элементом математической модели... является нейроподобный элемент, называемый нами каналом» (Логвиненко, 1984).

И предъявляемое испытуемому изображение (описываемое яркостной функцией) и вектор активации нейрона с точки зрения математика можно считать элементами различных линейных пространств, то есть векторами. Таким образом, весь математический аппарат многоканальных моделей

зрения, подробно изложенный в работе (Дубровский, 2009), может быть использован для формального изложения векторной теории Е. Н. Соколова.

Нужно отметить, что в школе Е. Н. Соколова при проведении психофизических экспериментов использовались хорошо различимые стимулы, меру сходства которых испытуемый должен был оценивать. Параметры модели определялись на основании полученных данных с помощью многомерных статистических методов (многомерное шкалирование, факторный анализ и т. п.). В то же время концепция каналов использовалась в основном для интерпретации результатов пороговых экспериментов (Логвиненко, 1985), в которых испытуемому предъявляются почти неразличимые стимулы. При этом приходилось делать какие-то дополнительные предположения о том, как при принятии решения комбинируются отклики каналов на предъявленный стимул. Например, постулировалось, что испытуемый принимает решение о наличии в поле зрения стимула определенной конфигурации, если отклик хотя бы одного канала превышает пороговое значение, что вполне согласуется с принципом векторного кодирования.

К сожалению, формальная часть теории изложена в работах школы Е. Н. Соколова очень кратко, без детального математического обоснования. Вероятно, это можно объяснить безвременной кончиной в 1975 г. одного из создателей теории, известного математика С. В. Фомина. Между тем логика дальнейшего развития моделей обработки сенсорной информации требует более строгого определения ряда фундаментальных для этой теории формальных допущений, сформулированных в уже ставших библиографической редкостью монографиях (Фомин, Соколов, Вайткявичус, 1979) и (Соколов, Вайткявичус, 1989).

Как нам представляется, аккуратное аксиоматическое изложение *векторной модели* необходимо как для уточнения основных понятий, так и для развития теории. В данной работе мы попытаемся определить систему базовых постулатов *принципа векторного кодирования*, и дать ее формальное изложение и дальнейшее обобщение, используя аппарат функционального (Колмогоров и др., 2004) и выпуклого (Рокафеллар, 1973; Иоффе, Тихомиров, 1974) анализа, и опираясь на уже разработанный математический формализм многоканальных моделей зрения (Логвиненко, 1984, 1985; Дубровский, 2009).

Е. Н. Соколов с соавторами использовали терминологию и систему обозначений, которые во многом отличаются от принятых сегодня. Тем не менее мы также будем ими пользоваться, чтобы сохранить преемственность изложения. При этом наряду с редко употребляемым термином «модуль вектора $|\cdot|$ » будет применяться понятие «норма вектора $\|\cdot\|$ ».

Итак, попытаемся сформулировать в явном виде те основные предположения, на которых основана *векторная модель* Фомина — Соколова — Вайткявичуса.

«Основным элементом сети является формальный нейрон» (Соколов и др., 1989; с. 59).

По сути дела, используется формальный нейрон МакКаллока — Питтса, но без пороговой функции активации, то есть простой линейный сумматор. Это означает, что если на вход нейрона подается взвешенная сумма входных воздействий, то сигнал на выходе нейрона также является взвешенной суммой (с теми же весовыми коэффициентами) реакций нейрона на каждое из этих воздействий по отдельности.

«Детектор производит суммирование попарных произведений каждого входного сигнала на соответствующий коэффициент синаптической передачи

$$d_j = c_{j1}f_1 + \dots + c_{ji}f_i + \dots + c_{jn}f_n = \sum_{i=1}^n c_{ji}f_i,$$

где d_j — величина возбуждения j -го детектора. Набор приходящих возбуждений образует вектор возбуждения $\mathbf{F} = \{f_1, \dots, f_i, \dots, f_n\}$. Набор коэффициентов связи образует вектор связи $\mathbf{C}_j = \{c_{j1}, \dots, c_{ji}, \dots, c_{jn}\}$ (Фомин и др., 1979; с. 12–13).

«Набор чисел $\{f_i\}$ можно рассматривать как компоненты вектора возбуждения \mathbf{F} » (Соколов и др., 1989; с. 60).

О возможности «векторного» представления наборов данных писал еще Уильям Росс Эшби в своей знаменитой книге «Введение в кибернетику» (Эшби, 1959):

«Итак, часто случается, что состояние целого задается перечнем состояний, принимаемых в этот момент его частями. Такое состояние есть вектор, то есть составной объект, имеющий определенное число компонентов, или составляющих. Удобно записывать его в виде (a_1, a_2, \dots, a_n) ; это означает, что первая составляющая имеет значение a_1 , вторая — значение a_2 и т. д. Вектор есть по существу род переменной, но более сложный, чем обычные числовые переменные, встречающиеся в элементарной математике».

Называя набор чисел вектором, мы автоматически считаем его элементом линейного векторного пространства. Такие векторы можно покомпонентно складывать и умножать на число. Эти операции должны удовлетворять стандартным аксиомам (Колмогоров и др., 2004). Для читателей, не знакомых с литературой по функциональному анализу, здесь и далее кратко приводятся все необходимые определения.

Непустое множество \mathbb{L} , содержащее элементы $\mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{z}, \dots \in \mathbb{L}$, называется линейным пространством, если удовлетворяются следующие аксиомы:

Для любых двух элементов $\mathbf{x}, \mathbf{y} \in \mathbb{L}$ однозначно определен третий элемент $\mathbf{z} \in \mathbb{L}$, называемый их суммой и обозначаемый $\mathbf{x} + \mathbf{y}$, причем

- 1) $\mathbf{x} + \mathbf{y} = \mathbf{y} + \mathbf{x}$;
- 2) $\mathbf{x} + (\mathbf{y} + \mathbf{z}) = (\mathbf{x} + \mathbf{y}) + \mathbf{z}$;

3) существует нулевой элемент $\mathbf{0} \in \mathbb{L}$ такой, что $\mathbf{0} + \mathbf{x} = \mathbf{x}$ для всех $\mathbf{x} \in \mathbb{L}$;

4) для каждого $\mathbf{x} \in \mathbb{L}$ существует противоположный элемент $-\mathbf{x} \in \mathbb{L}$ такой, что $\mathbf{x} + (-\mathbf{x}) = \mathbf{0}$.

Для любых чисел α, β определено произведение вектора на число $\alpha\mathbf{x} \in \mathbb{L}$, причем

$$5) \alpha(\beta\mathbf{x}) = (\alpha\beta)\mathbf{x};$$

$$6) 1 \cdot \mathbf{x} = \mathbf{x};$$

$$7) (\alpha + \beta)\mathbf{x} = \alpha\mathbf{x} + \beta\mathbf{x};$$

$$8) \alpha(\mathbf{x} + \mathbf{y}) = \alpha\mathbf{x} + \alpha\mathbf{y}.$$

В *векторной модели* используется арифметическое пространство \mathbb{R}^n , элементы которого (то есть вектора) $\mathbf{F}, \mathbf{C}_j \in \mathbb{R}^n$ ($j = 1, \dots, m$) являются наборами n чисел, называемых компонентами вектора: $\mathbf{F} = \{f_i\}_{i=1}^n$, $\mathbf{C}_j = \{c_{ji}\}_{i=1}^n$. Операция сложения векторов определяется как покомпонентное сложение наборов чисел, а умножение вектора на число — как умножение каждой его компоненты на это число. Легко проверить, что все аксиомы при этом выполняются.

В дальнейшем для придания выражениям более компактной формы будет также использоваться матричная запись. В *векторной модели* вектора возбуждения \mathbf{F} считаются вектор-столбцами, а векторы связи \mathbf{C}_j — вектор-строками. Для перехода от вектор-строк к вектор-столбцам (и обратно) используется операция транспонирования. Например, \mathbf{C}_j^T — вектор-столбец.

В соответствии с логикой теории измерений необходимо потребовать, чтобы все допустимые в линейном пространстве операции над векторами (как наборами чисел) имели содержательный смысл и для описываемых ими формальных нейронов. Только в этом случае можно утверждать, что, оперируя математическими объектами (векторами), мы всегда сможем интерпретировать результаты в терминах нейронной модели. И вот тут возникает серьезная проблема. Сложение векторов возбуждения соответствует суммированию входных воздействий, умножение вектора возбуждения на число — это пропорциональное увеличение или уменьшение всех его компонент. Аналогичный смысл можно придать сложению и умножению на число векторов связи. Но, к примеру, сумма вектора возбуждения и вектора связи $\mathbf{F} + \mathbf{C}_j^T$ содержательного смысла не имеет — эти векторы описывают объекты разной физической природы. Таким образом, считая эти векторы элементами одного и того же пространства, мы неявно наделяем модель некоторым формальным свойством, которое отсутствует у нейронов. К этой фундаментальной проблеме мы еще вернемся в дальнейшем.

«Компоненты — это числа, равные длине проекции вектора \mathbf{F} на n координатных осей» (Соколов и др., 1989; с. 60).

Эта формулировка содержит неявное допущение. Считая наборы чисел векторами в линейном пространстве, мы ни в коей мере не связываем

их с какой-либо конкретной системой координат. Чтобы говорить о координатных осях, нужно сначала ввести понятие базиса как максимального набора n линейно-независимых векторов $\{e_i\}_{i=1}^n$ (Колмогоров и др., 2004). Число n называется размерностью пространства. В общем случае линейное пространство может быть и бесконечномерным, но мы ограничимся конечномерным случаем, так как рассматриваемая модель всегда содержит конечное число нейронов.

Любой вектор $x \in \mathbb{R}^n$ можно однозначно разложить по базису, то есть представить в виде

$$x = \sum_{i=1}^n \alpha_i e_i.$$

Каноническим базисом называется набор векторов

$$e_1 = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ \dots \\ 0 \\ \dots \\ 0 \end{bmatrix}; \quad e_2 = \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \\ \dots \\ 0 \\ \dots \\ 0 \end{bmatrix}; \quad \dots \quad e_i = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ \dots \\ 1 \\ \dots \\ 0 \end{bmatrix}; \quad \dots \quad e_n = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ \dots \\ 0 \\ \dots \\ 1 \end{bmatrix}.$$

Любой вектор $F \in \mathbb{R}^n$ можно разложить по этому базису:

$$F = \{f_i\}_{i=1}^n = f_1 e_1 + f_2 e_2 + \dots + f_i e_i + \dots + f_n e_n.$$

Отсюда видно, что компоненты вектора действительно совпадают с коэффициентами разложения по каноническому базису. Но в то же время можно выбрать другие базисы, для которых это условие не выполняется. Таким образом, принимая данное условие, мы неявно фиксируем определенный базис.

«Реакция на выходе детектора возбуждения равна скалярному произведению вектора возбуждения на вектор связи $d_j = (C_j, F)$ » (Фомин и др., 1979; с. 13).

За этим утверждением также скрывается цепочка допущений. Дело в том, что в линейном пространстве не обязательно должно быть определено скалярное произведение. Это дополнительная конструкция, которую можно задавать разными способами (Колмогоров и др., 2004).

Скалярное произведение — это функция, ставящая в соответствие каждой паре векторов $x, y \in \mathbb{L}$ некоторое число (x, y) и удовлетворяющая следующим условиям:

- 1) $(x, y) = (y, x)$;
- 2) $(x_1 + x_2, y) = (x_1, y) + (x_2, y)$;

$$3) (\alpha \mathbf{x}, \mathbf{y}) = \alpha (\mathbf{x}, \mathbf{y});$$

$$4) (\mathbf{x}, \mathbf{x}) \geq 0, \text{ причем } (\mathbf{x}, \mathbf{x}) = 0 \text{ только если } \mathbf{x} = \mathbf{0}.$$

Конечномерное линейное пространство с заданным на нем скалярным произведением называется евклидовым. При этом каждому вектору можно поставить в соответствие его евклидову норму, являющуюся обобщением понятия длины: $\|\mathbf{x}\| = \sqrt{(\mathbf{x}, \mathbf{x})}$.

Разложим векторы $\mathbf{x}, \mathbf{y} \in \mathbb{R}^n$ по базису $\{\mathbf{e}_i\}_{i=1}^n$:

$$\mathbf{x} = \{x_i\}_{i=1}^n = \sum_{i=1}^n x_i \mathbf{e}_i \quad \text{и} \quad \mathbf{y} = \{y_j\}_{j=1}^n = \sum_{j=1}^n y_j \mathbf{e}_j.$$

Из аксиом скалярного произведения следует, что

$$(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \left(\sum_{i=1}^n x_i \mathbf{e}_i, \sum_{j=1}^n y_j \mathbf{e}_j \right) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (\mathbf{e}_i, \mathbf{e}_j) x_i y_j.$$

Используя матрицу \mathbf{G} с элементами $g_{ij} = (\mathbf{e}_i, \mathbf{e}_j)$ (матрица Грама), последнее равенство можно переписать в виде

$$(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n g_{ij} x_i y_j = \mathbf{x}^T \mathbf{G} \mathbf{y}.$$

Это универсальная форма представления скалярного произведения в евклидовом пространстве. Действительно, можно доказать, что если матрица \mathbf{G} с элементами g_{ij} является симметричной и положительно определенной, то выражение $\mathbf{x}^T \mathbf{G} \mathbf{y}$ удовлетворяет аксиомам скалярного произведения, то есть может использоваться для его определения. Таких матриц существует бесконечно много, то есть скалярное произведение в евклидовом пространстве можно задать множеством различных способов.

Базис называется ортонормированным, если выполняется условие:

$$(\mathbf{e}_i, \mathbf{e}_j) = \begin{cases} 1, & i = j; \\ 0, & i \neq j. \end{cases}$$

Матрица \mathbf{G} при этом становится единичной, и выражение для скалярного произведения упрощается:

$$(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \mathbf{x}^T \mathbf{y} = \sum_{i=1}^n x_i y_i.$$

Отсюда получаем выражение для евклидовой нормы:

$$\|\mathbf{x}\| = \sqrt{(\mathbf{x}, \mathbf{x})} = \sqrt{\sum_{i=1}^n x_i^2}.$$

В ортонормированном базисе легко находятся коэффициенты разложения

$$(\mathbf{x}, \mathbf{e}_j) = \sum_{i=1}^n x_i (\mathbf{e}_i, \mathbf{e}_j) = x_j.$$

Таким образом, вектор \mathbf{x} можно представить в виде

$$\mathbf{x} = \sum_{i=1}^n (\mathbf{x}, \mathbf{e}_i) \mathbf{e}_i,$$

и выполняется равенство (обобщенная формула Рэлея):

$$(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \sum_{i=1}^n (\mathbf{x}, \mathbf{e}_i)(\mathbf{y}, \mathbf{e}_i).$$

В частности, при $\mathbf{x} = \mathbf{y}$ отсюда вытекает равенство Парсеваля:

$$(\mathbf{x}, \mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n (\mathbf{x}, \mathbf{e}_i)^2.$$

В векторной модели за определение скалярного произведения принимается выражение

$$d_j = \sum_{i=1}^n c_{ji} f_i = (\mathbf{C}_j, \mathbf{F}),$$

что соответствует модели формального нейрона. В матричной форме $d_j = \mathbf{C}_j \mathbf{F}$. Таким образом, мы наделили наше пространство еще одной конструкцией — скалярным произведением специального вида.

Предположим, что в модели используется k нейронов:

$$d_j = (\mathbf{C}_j, \mathbf{F}) \quad (j = 1, \dots, k).$$

Набор величин возбуждения d_j можно рассматривать как компоненты вектора-столбца \mathbf{D} , являющегося элементом k -мерного линейного пространства:

$$\mathbf{D} = \{d_j\}_{j=1}^k \in \mathbb{R}^k.$$

Для того чтобы записать векторную модель в матричной форме, определим матрицу \mathbf{C} размера $k \times n$, строками которой являются векторы связи:

$$\mathbf{C} = \begin{pmatrix} \mathbf{C}_1 \\ \dots \\ \mathbf{C}_k \end{pmatrix}.$$

Тогда $\mathbf{D} = \mathbf{C}\mathbf{F}$.

Таким образом, каждому вектору возбуждения $\mathbf{F} \in \mathbb{R}^n$ ставится в соответствие вектор откликов набора детекторов $\mathbf{D} \in \mathbb{R}^k$. Иначе говоря, при заданном наборе k векторов связи $\{\mathbf{C}_j\}_{j=1}^k$ определен линейный оператор $\Phi: \mathbf{F} \rightarrow \mathbf{D}$. Этот оператор можно рассматривать как оператор кодирования. Тогда закономерно возникает вопрос: всегда ли, зная вектор \mathbf{D} , мы можем однозначно восстановить вектор возбуждения \mathbf{F} ? Чтобы на него ответить, необходимо провести более детальный анализ.

Понятно, что вектор \mathbf{F} восстанавливается с точностью до компоненты $\tilde{\mathbf{F}}$, ортогональной каждому из векторов \mathbf{C}_j , то есть если $d_j = (\mathbf{C}_j, \tilde{\mathbf{F}}) = 0$ для всех \mathbf{C}_j . Действительно, на векторы возбуждения \mathbf{F} и $\mathbf{F} + \tilde{\mathbf{F}}$ заданная система нейронов-детекторов реагирует одинаково:

$$d_j = (\mathbf{C}_j, \tilde{\mathbf{F}} + \mathbf{F}) = (\mathbf{C}_j, \tilde{\mathbf{F}}) + (\mathbf{C}_j, \mathbf{F}) = (\mathbf{C}_j, \mathbf{F}).$$

Множество таких векторов $\tilde{\mathbf{F}} \in \mathbb{R}^n$ образует ядро оператора: $\tilde{\mathbf{F}} \in \ker \Phi$. Легко показать (Колмогоров и др., 2004), что $\ker \Phi$ — подпространство в \mathbb{R}^n . Для упрощения изложения это подпространство можно вообще исключить из рассмотрения, так как на его элементы система нейронов-детекторов всегда дает нулевой отклик. Далее везде предполагается, что у оператора Φ нулевое ядро, то есть на любой вектор возбуждения \mathbf{F} должен среагировать хотя бы один нейрон-детектор.

Образом линейного оператора Φ называется множество образов $\Phi(\mathbf{F})$ всех векторов \mathbf{F} , то есть $\text{im } \Phi = \{\mathbf{D} \in \mathbb{R}^k \mid \Phi(\mathbf{F}) = \mathbf{D}\}$. Легко доказывается, что $\text{im } \Phi$ является подпространством, размерность которого не превышает n . Возможны следующие ситуации:

1. $k = n$.

Имеется ровно n линейно независимых векторов связи $\mathbf{C}_j \in \mathbb{R}^n$. Тогда $\{\mathbf{C}_j\}_{j=1}^n$ — базис в пространстве \mathbb{R}^n . В общем случае этот базис не является ортогональным. Будем искать коэффициенты разложения β_j такие, что

$$\mathbf{F} = \sum_{j=1}^k \beta_j \mathbf{C}_j^T$$

или, в матричной записи, $\mathbf{F} = \mathbf{C}^T \boldsymbol{\beta}$.

Умножая обе части этого уравнения скалярно на векторы \mathbf{C}_i , получаем систему линейных уравнений для коэффициентов разложения:

$$d_i = (\mathbf{C}_i, \mathbf{F}) = \sum_{j=1}^k \beta_j (\mathbf{C}_i, \mathbf{C}_j).$$

Матрица \mathbf{G} с элементами $g_{i,j} = (\mathbf{C}_i, \mathbf{C}_j)$ является матрицей Грама. Итак, задача свелась к решению матричного уравнения $\mathbf{D} = \mathbf{G}\boldsymbol{\beta}$, откуда $\mathbf{G}^{-1}\mathbf{D} = \boldsymbol{\beta}$.

Если векторы $\{C_j\}_{j=1}^k$ образуют базис, то легко доказывается, что матрица Грама невырожденная, и решение всегда существует.

Используя введенную выше матрицу C , можно представить матрицу Грама в виде $G = CC^T$. Отсюда окончательно находим выражение для коэффициентов разложения: $(CC^T)^{-1}D = (CC^T)^{-1}CF = \beta$.

2. $k < n$.

Число векторов $C_j \in \mathbb{R}^n$ меньше n . Это означает, что существуют ненулевые векторы F , ортогональные каждому из векторов C_j , и у оператора Φ имеется ненулевое ядро. Данный случай мы ранее исключили из рассмотрения.

3. $k > n$.

Количество векторов связи k больше, чем размерность пространства векторов возбуждения n .

Последний случай представляет наибольший интерес, так как описывает модель с избыточным кодированием, что соответствует современным представлениям о строении системы нейронов-детекторов. Действительно, если бы векторы связи набора нейронов образовывали базис, то исключение по какой-либо причине любого из таких нейронов вело бы к невозможной потере части информации. Избыточность в такой системе отсутствует.

С точки зрения моделирования системы реальных нейронов, избыточное описание позволяет рассматривать зрительный анализатор как некоторую систему эффективного кодирования изображений (Mallat, 1996). Обычно руководствуются тем или иным критерием оптимальности, который порождает систему векторов связи, сходных с весовыми функциями рецептивных полей, определяемых методами сенсорной физиологии.

Между тем при использовании психофизических методов исследования зрительной системы остается главный вопрос, который авторы подобных работ старательно обходят. При предъявлении стимула на экране испытуемый видит не набор признаков, а целостное изображение. На основании этого он принимает решение, отвечая на поставленный экспериментатором вопрос. Как же соотносится набор откликов системы нейронов-детекторов с тем, что реально видит испытуемый?

При помощи психофизических методик и специальной тренировки испытуемых в эксперименте можно получить доступ к сенсорной основе образа — некоторому субъективному изображению, которое описывается функцией светлоты. А. Д. Логвиненко, развивая идеи А. Н. Леонтьева, предложил формально представить работу нижнего уровня зрительной системы как сенсорный оператор, отображающий множество яркостных функций в множество функций светлоты (Логвиненко, 1985). Отсюда возникает задача — описать сенсорный оператор в терминах *векторной модели*.

Но сначала необходимо сделать одно замечание. Вообще говоря, для того чтобы анализировать некоторый сигнал как изображение, совершенно

не обязательно, чтобы он физически был именно изображением (картинкой на экране монитора, фотографией и т. п.). К примеру, в процессе регистрации, записи, преобразования и передачи телевизионного изображения мы имеем дело с целым набором различных физических сигналов, однако нигде при этом не возникает реальная картинка, на которую можно было бы посмотреть. Это не мешает нам оценивать различные устройства именно в терминах качества изображения: разрешающая способность, искажения, уровень помех и т. п. Дело в том, что на каждом этапе нам известен алгоритм пересчета физического сигнала в изображение. Так как мы знаем, что эти устройства предназначены для работы с изображениями, нам удобно их оценивать именно таким образом.

Следуя этому подходу, можно рассматривать вектор откликов нейронов-детекторов как некоторое закодированное изображение. Тогда естественно задаться вопросом, насколько хороша эта система кодирования и как восстановить изображение. Напомним, что только наличие алгоритма декодирования позволяет говорить об изображении в этом случае.

Для того чтобы описать с помощью *векторной модели* избыточную систему нейронов-детекторов, можно воспользоваться формализмом теории фреймов (англ. *frame*, иногда переводят как *каркас*) (Добеши, 2001; Малла, 2005; Kovačević J., Chebira, 2008). Приведем сводку основных понятий.

Множество векторов $\{\mathbf{C}_j\}_{j=1}^k \subset \mathbb{R}^n$ называется фреймом, если существуют такие константы $0 < A \leq B < \infty$ (границы фрейма), что для всех $\mathbf{F} \in \mathbb{R}^n$ выполняется условие

$$A\|\mathbf{F}\|^2 \leq \sum_{j=1}^k |(\mathbf{C}_j, \mathbf{F})|^2 \leq B\|\mathbf{F}\|^2.$$

Наличие нижней границы означает, что любой вектор из пространства \mathbb{R}^n можно представить как линейную комбинацию векторов фрейма, при этом, естественно, $k \geq n$. Практически это условие эквивалентно принятому выше ограничению: не существует таких векторов \mathbf{F} , что на них не реагирует ни один из нейронов. Действительно, если бы существовал такой ненулевой вектор \mathbf{F} (то есть $\|\mathbf{F}\| > 0$), что $\forall j: |(\mathbf{C}_j, \mathbf{F})| = 0$, то отсюда бы следовало, что $A = 0$, так как

$$\sum_{j=1}^k |(\mathbf{C}_j, \mathbf{F})|^2 = 0.$$

Существование верхней границы гарантируется неравенством Коши — Буняковского:

$$|(\mathbf{C}_j, \mathbf{F})|^2 \leq \|\mathbf{C}_j\|^2 \|\mathbf{F}\|^2,$$

откуда

$$\sum_{j=1}^k |(\mathbf{C}_j, \mathbf{F})|^2 \leq \sum_{j=1}^k \|\mathbf{C}_j\|^2 \|\mathbf{F}\|^2,$$

то есть можно выбрать

$$B = \sum_{j=1}^k \|\mathbf{C}_j\|^2.$$

Если верхняя и нижняя границы фрейма совпадают, то есть $A = B$, то он называется жестким (*tight frame*):

$$\sum_{j=1}^k |(\mathbf{C}_j, \mathbf{F})|^2 = A(\mathbf{F}, \mathbf{F}).$$

Это аналог равенства Парсеваля. Используя простые преобразования, получаем:

$$\sum_{j=1}^k |(\mathbf{C}_j, \mathbf{F})|^2 = \sum_{j=1}^k (\mathbf{C}_j, \mathbf{F})(\mathbf{C}_j, \mathbf{F}) = \left(\sum_{j=1}^k (\mathbf{C}_j, \mathbf{F})\mathbf{C}_j, \mathbf{F} \right) = A(\mathbf{F}, \mathbf{F}).$$

Это условие должно выполняться для любого \mathbf{F} , что возможно только если

$$\mathbf{F} = \frac{1}{A} \sum_{j=1}^k (\mathbf{C}_j, \mathbf{F})\mathbf{C}_j^T.$$

Полученное выражение является прямым обобщением приведенной выше формулы разложения по ортогональному базису.

В общем случае для фрейма определен оператор

$$\varphi(\mathbf{F}) = \sum_{j=1}^k (\mathbf{C}_j, \mathbf{F})\mathbf{C}_j^T.$$

Определение фрейма гарантирует, что обратный оператор φ^{-1} существует (доказательство приведено ниже) и может быть применен к обеим частям этого выражения. Отсюда следует формула обращения:

$$\mathbf{F} = \varphi^{-1} \left(\sum_{j=1}^k (\mathbf{C}_j, \mathbf{F})\mathbf{C}_j^T \right) = \sum_{j=1}^k (\mathbf{C}_j, \mathbf{F})\varphi^{-1}(\mathbf{C}_j^T).$$

Пусть $\tilde{\mathbf{C}}_j^T = \varphi^{-1}(\mathbf{C}_j^T)$. Множество $\{\tilde{\mathbf{C}}_j\}_{j=1}^k$ образует фрейм, двойственный к $\{\mathbf{C}_j\}_{j=1}^k$. Использование двойственного фрейма позволяет представить формулу обращения в более наглядном виде:

$$\mathbf{F} = \sum_{j=1}^k (\mathbf{C}_j, \mathbf{F})\tilde{\mathbf{C}}_j^T.$$

Для прямого вычисления компонент векторов двойственного базиса воспользуемся, как и ранее, представлением набора векторов связи \mathbf{C}_j в виде строк матрицы \mathbf{C} размера $k \times n$. Тогда $\mathbf{D} = \mathbf{C}\mathbf{F}$, и

$$\sum_{j=1}^k |(\mathbf{C}_j, \mathbf{F})|^2 = \|\mathbf{D}\|^2 = \mathbf{D}^T \mathbf{D} = \mathbf{F}^T \mathbf{C}^T \mathbf{C} \mathbf{F}.$$

Используя выражение для нормы $\|\mathbf{F}\|^2 = \mathbf{F}^T \mathbf{F}$, неравенство, определяющее фрейм, можно переписать в матричной форме:

$$\mathbf{A} \mathbf{F}^T \mathbf{F} \leq \mathbf{F}^T \mathbf{C}^T \mathbf{C} \mathbf{F} \leq \mathbf{B} \mathbf{F}^T \mathbf{F}.$$

Как легко проверить непосредственно, симметричная квадратная матрица $\mathbf{C}^T \mathbf{C}$ размером $n \times n$ может быть записана в виде

$$\mathbf{C}^T \mathbf{C} = \sum_{j=1}^k \mathbf{C}_j^T \mathbf{C}_j.$$

Если \mathbf{F} — собственный вектор матрицы $\mathbf{C}^T \mathbf{C}$, то есть $\mathbf{C}^T \mathbf{C} \mathbf{F} = \lambda \mathbf{F}$, то $A \leq \lambda \leq B$. Таким образом, все собственные значения матрицы $\mathbf{C}^T \mathbf{C}$ больше нуля, и для нее существует обратная матрица $(\mathbf{C}^T \mathbf{C})^{-1}$. Это позволяет определить двойственный фрейм

$$\{\tilde{\mathbf{C}}_j\}_{j=1}^k \subset \mathbb{R}^n,$$

элементы которого вычисляются через векторы фрейма по формуле

$$\tilde{\mathbf{C}}_j = \mathbf{C}_j (\mathbf{C}^T \mathbf{C})^{-1}$$

или в матричной форме

$$\tilde{\mathbf{C}} = \mathbf{C} (\mathbf{C}^T \mathbf{C})^{-1}.$$

Здесь $\tilde{\mathbf{C}}$ — матрица, строками которой являются векторы двойственного фрейма $\tilde{\mathbf{C}}_j$. Для нее выполняется соотношение

$$\tilde{\mathbf{C}}^T \tilde{\mathbf{C}} = (\mathbf{C}^T \mathbf{C})^{-1} \mathbf{C}^T \mathbf{C} (\mathbf{C}^T \mathbf{C})^{-1} = (\mathbf{C}^T \mathbf{C})^{-1}.$$

Кроме того,

$$\sum_{j=1}^k \tilde{\mathbf{C}}_j^T \mathbf{C}_j = \tilde{\mathbf{C}}^T \mathbf{C} = (\mathbf{C}^T \mathbf{C})^{-1} \mathbf{C}^T \mathbf{C} = \mathbf{I}_n,$$

где \mathbf{I}_n — единичная матрица $n \times n$.

Отсюда следует, что

$$\mathbf{F} = \tilde{\mathbf{C}}^T \mathbf{C} \mathbf{F} = \tilde{\mathbf{C}}^T \mathbf{D} = \sum_{j=1}^k \tilde{\mathbf{C}}_j^T \mathbf{C}_j \mathbf{F} = \sum_{j=1}^k (\mathbf{C}_j, \mathbf{F}) \tilde{\mathbf{C}}_j^T.$$

При анализе нейронных сетей особый интерес представляет случай «шумящих» нейронов:

$$d_j = (\mathbf{C}_j, \mathbf{F}) + \xi_j.$$

Рассмотрим простейший случай: ξ_j — шум с нулевым средним $E[\xi_j] = 0$ и не зависящей от номера нейрона постоянной дисперсией $E[\xi_i^2] = \sigma^2$. Естественно также считать, что шумы разных нейронов независимы, то есть $E[\xi_i \xi_j] = 0$ при $i \neq j$.

В этом случае можно оценить ошибку восстановления вектора \mathbf{F} (Goyal et al., 2001):

$$\hat{\mathbf{F}} = \sum_{j=1}^k [(\mathbf{C}_j, \mathbf{F}) + \xi_j] \tilde{\mathbf{C}}_j^T = \mathbf{F} + \sum_{j=1}^k \xi_j \tilde{\mathbf{C}}_j^T.$$

Из этого соотношения следует оценка математического ожидания нормы «невязки»:

$$E[\|\hat{\mathbf{F}} - \mathbf{F}\|^2] = E\left[\sum_{i=1}^k \xi_i \tilde{\mathbf{C}}_i^T, \sum_{j=1}^k \xi_j \tilde{\mathbf{C}}_j^T\right] = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^k E[\xi_i \xi_j] (\tilde{\mathbf{C}}_i \tilde{\mathbf{C}}_j) = \sigma^2 \sum_{j=1}^k \|\tilde{\mathbf{C}}_j\|^2.$$

Итак, если набор векторов связи некоторого множества нейронов-детекторов образует фрейм, то по набору их откликов однозначно восстанавливается вектор возбуждения. Если нейроны «шумят», то можно оценить точность такого восстановления.

«При изменении сигнала на входе реакция нейрона меняется, достигая максимума тогда, когда вектор возбуждения коллинеарен вектору связи» (Фомин и др., 1979; с. 13).

Здесь также используется неявное допущение: предполагается, что на вход системы подаются нормированные сигналы. Для этого нужно дать определение нормы, то есть определить, что считается длиной вектора.

Вообще говоря, понятие нормы вектора в линейном пространстве вводится независимо от скалярного произведения (Колмогоров и др., 2004). Каждому вектору $\mathbf{x} \in \mathbb{L}$ ставится в соответствие некоторое число $\|\mathbf{x}\|$ — его норма, причем должны выполняться четыре аксиомы:

- 1) $\|\mathbf{x}\| \geq 0$;
- 2) $\|\mathbf{x}\| = 0$ только при $\mathbf{x} = 0$;
- 3) $\|\alpha \mathbf{x}\| = |\alpha| \cdot \|\mathbf{x}\|$ для любого $\mathbf{x} \in \mathbb{L}$ и любого коэффициента α (однородность);
- 4) $\|\mathbf{x} + \mathbf{y}\| \leq \|\mathbf{x}\| + \|\mathbf{y}\|$ для любых $\mathbf{x}, \mathbf{y} \in \mathbb{L}$ (неравенство треугольника).

Норму можно определить различными способами, но если задано скалярное произведение, то естественно считать, что квадрат длины вектора равен скалярному произведению вектора на самого себя: $\|\mathbf{x}\| = \sqrt{(\mathbf{x}, \mathbf{x})}$ (евклидова норма). Чтобы доказать, что это действительно норма, нужно проверить выполнение аксиом. Единственная трудность здесь связана

с доказательством неравенства треугольника. Оно следует из неравенства Коши — Буняковского $(\mathbf{x}, \mathbf{y})^2 \leq (\mathbf{x}, \mathbf{x})(\mathbf{y}, \mathbf{y})$, которое, в свою очередь, выводится из аксиом скалярного произведения (Колмогоров и др., 2004). Это неравенство превращается в равенство в том случае, когда векторы коллинеарны: $\mathbf{x} = \alpha\mathbf{y}$. Однако далее мы будем рассматривать и другие нормы, не связанные со скалярным произведением.

«Если длина вектора связей \mathbf{C}_j для всех нейронов-детекторов одинакова, то есть $|\mathbf{C}_j| = \text{const}$, то величина реакции нейрона-детектора при неизменном стимуле будет зависеть только от угла $\widehat{\mathbf{C}_j\mathbf{F}}$ » (Соколов и др., 1989; с. 60).

Если норма евклидова, то неравенство Коши — Буняковского можно записать в виде

$$|(\mathbf{x}, \mathbf{y})| \leq \sqrt{(\mathbf{x}, \mathbf{x})}\sqrt{(\mathbf{y}, \mathbf{y})} = \|\mathbf{x}\| \cdot \|\mathbf{y}\|$$

или

$$-1 \leq \frac{(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\|\mathbf{x}\| \cdot \|\mathbf{y}\|} \leq 1.$$

Отсюда следует, что угол между векторами может быть корректно определен выражением

$$\cos(\widehat{\mathbf{x}, \mathbf{y}}) = \cos \theta = \frac{(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\|\mathbf{x}\| \cdot \|\mathbf{y}\|},$$

причем $\cos \theta = 1$, и $\theta = 0$, если $\alpha\mathbf{x} = \mathbf{y}$.

«Кодирование сигнала номером канала — это такое кодирование, когда определенному значению сигнала соответствует один максимально возбужденный элемент из целого набора» (Соколов и др., 1989; с. 59).

Пусть каким-либо образом задано множество \mathcal{C} допустимых векторов связи, то есть $\mathbf{C}_j \in \mathcal{C}$. Сформулируем в общем виде экстремальную задачу определения оптимального детектора \mathbf{C}_j для заданного вектора возбуждения \mathbf{F} . Необходимо найти вектор связи $\mathbf{C}_{j_{\max}} \in \mathcal{C}$ такого детектора, чтобы его отклик был максимальным:

$$\mathbf{C}_{j_{\max}} = \arg \max_{\mathbf{C}_j \in \mathcal{C}} (\mathbf{C}_j, \mathbf{F}).$$

В векторной модели предполагается, что \mathcal{C} — множество всех векторов связи ограниченной длины: $\mathcal{C} = \{\mathbf{C}_j \mid \|\mathbf{C}_j\| \leq \lambda\}$, где λ — произвольная константа. При пропорциональном увеличении или уменьшении всех векторов $\{\mathbf{C}_j\}$ номер детектора с максимальным откликом не изменится. Поэтому без ограничения общности будем считать, что $\lambda = 1$.

Мы ищем детектор, дающий максимальный отклик, то есть с наибольшим возможным значением $(\mathbf{C}_j, \mathbf{F})$. Решением могут являться только такие векторы связи, для которых $\|\mathbf{C}_j\| = 1$. Векторы, для которых $\|\mathbf{C}_j\| < 1$, дают заведомо меньший отклик, и их можно было бы вообще исключить

из рассмотрения. Но для дальнейших обобщений удобнее считать, что $\mathcal{C} = \{C_j \mid \|C_j\| \leq 1\}$.

В силу линейности скалярного произведения значение индекса j_{\max} , соответствующее детектору с максимальным откликом, не изменится, если заменить C_j на αC_j , то есть искать решение задачи

$$C_{j_{\max}} = \arg \max_{\alpha C_j \in \mathcal{C}} (\alpha C_j, \mathbf{F}).$$

Если выбрать $\alpha = \frac{1}{\|C_j\|}$ ($C_j \neq \mathbf{0}$), то $\left\| \frac{C_j}{\|C_j\|} \right\| = 1$, и условие $\frac{C_j}{\|C_j\|} \in \mathcal{C}$ выполняется автоматически для любых $C_j \neq \mathbf{0}$. Итак, задачу поиска оптимального вектора связи в *векторной модели* можно окончательно сформулировать следующим образом:

$$\begin{aligned} C_{j_{\max}} &= \arg \max_{C_j \neq \mathbf{0}} \left(\frac{C_j}{\|C_j\|}, \mathbf{F} \right) = \arg \max_{C_j \neq \mathbf{0}} \frac{(C_j, \mathbf{F})}{\|C_j\|} = \\ &= \arg \max_{C_j \neq \mathbf{0}} \|\mathbf{F}\| \cos(\widehat{C_j \mathbf{F}}) = \arg \max_{C_j \neq \mathbf{0}} \cos(\widehat{C_j \mathbf{F}}). \end{aligned}$$

В силу неравенства Коши — Буняковского $\frac{(C_j, \mathbf{F})}{\|C_j\|} \leq \|\mathbf{F}\|$. Зависящее от C_j выражение в левой части этого неравенства ограничено некоторой константой $\|\mathbf{F}\|$. Его максимум достигается, когда неравенство при условии $C_{j_{\max}} = \alpha \mathbf{F}$ превращается в равенство, и $\cos(\widehat{C_j \mathbf{F}}) = 1$. Это обосновывает условие коллинеарности векторов возбуждения и связи для оптимального детектора (Фомин и др., 1979).

* * *

Перейдем теперь к вопросам, связанным с обобщением *векторной модели*. Как было отмечено выше, векторы возбуждения \mathbf{F} и векторы связи C_j не должны быть элементами одного и того же арифметического пространства, так как операция их сложения не имеет смысла. Вместо этого будем считать, что эти векторы принадлежат двум n -мерным арифметическим пространствам: $\mathbf{F} \in \mathbb{F}$ и $C_j \in \mathbb{C}$. Скалярные произведения в этих пространствах не определяются, так как им нельзя придать содержательный смысл в терминах обобщенной векторной модели. Следовательно, мы не имеем права говорить об углах между векторами в каждом из пространств.

Тем не менее на декартовом произведении пространств $\mathbb{C} \times \mathbb{F}$ можно определить билинейную форму $\langle C_j, \mathbf{F} \rangle$ (см. (Дубровский, 2009) и дальнейшие ссылки в этой работе).

Билинейная форма — это функция, которая ставит в соответствие каждой упорядоченной паре векторов $C_j \in \mathbb{C}$ и $\mathbf{F} \in \mathbb{F}$ число $\langle C_j, \mathbf{F} \rangle$. При этом для любых векторов и произвольных коэффициентов α, β должны выполняться следующие аксиомы:

- 1) $\langle \alpha C_j + \beta C_k, \mathbf{F} \rangle = \alpha \langle C_j, \mathbf{F} \rangle + \beta \langle C_k, \mathbf{F} \rangle$.
- 2) $\langle C_j, \alpha \mathbf{F}_x + \beta \mathbf{F}_y \rangle = \alpha \langle C_j, \mathbf{F}_x \rangle + \beta \langle C_j, \mathbf{F}_y \rangle$.

3) Если для любых $\mathbf{C}_j \in \mathbb{C}$ выполняется условие $\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle = 0$, то $\mathbf{F} = \mathbf{0}$.

4) Если для любых $\mathbf{F} \in \mathbb{F}$ выполняется условие $\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle = 0$, то $\mathbf{C}_j = \mathbf{0}$.

Первые две аксиомы являются аксиомами линейности, а две оставшиеся необходимы для того, чтобы пространства \mathbb{C} и \mathbb{F} имели одинаковую размерность. Заданная таким образом билинейная форма приводит пространства \mathbb{C} и \mathbb{F} в двойственность.

Непосредственно проверяется, что выражение

$$\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle = \mathbf{C}_j \mathbf{F} = \sum_{i=1}^n c_{ji} f_i,$$

описывающее отклик j -го детектора на вектор возбуждения \mathbf{F} , действительно удовлетворяет этим аксиомам и, следовательно, является билинейной формой.

Главное отличие обобщенной модели от *векторной модели* Е. Н. Соколова заключается в том, что здесь квадратичная норма не играет какой-то специальной роли, так как не используется конструкция скалярного произведения. Вместо этого в каждом из пространств задается своя норма — $\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}}$ и $\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}$ соответственно. Эти нормы должны быть согласованы, чтобы выполнялся аналог неравенства Коши — Буняковского:

$$|\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle| \leq \|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} \cdot \|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}.$$

Из этого условия следует, что если задана одна из норм, $\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}}$, то двойственную ей норму можно определить следующим образом:

$$\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} = \sup_{\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} \leq 1} |\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle|,$$

или, что эквивалентно,

$$\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} = \sup_{\mathbf{C}_j \neq \mathbf{0}} \frac{|\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle|}{\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}}}.$$

Вообще говоря, здесь нужно доказать, что это выражение действительно определяет норму $\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}$, то есть выполняются соответствующие аксиомы. Первые три аксиомы нормы с очевидностью следуют из определения и свойств билинейной формы. Неравенство треугольника легко доказывается (учитывая, что сумма модулей не меньше модуля суммы):

$$\begin{aligned} \|\mathbf{F}_1\|_{\mathbb{F}} + \|\mathbf{F}_2\|_{\mathbb{F}} &= \sup_{\mathbf{C}_j \neq \mathbf{0}} \frac{|\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F}_1 \rangle|}{\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}}} + \sup_{\mathbf{C}_j \neq \mathbf{0}} \frac{|\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F}_2 \rangle|}{\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}}} \geq \\ &\geq \sup_{\mathbf{C}_j \neq \mathbf{0}} \frac{|\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F}_1 + \mathbf{F}_2 \rangle|}{\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}}} = \|\mathbf{F}_1 + \mathbf{F}_2\|_{\mathbb{F}}. \end{aligned}$$

Аналогично, если определена норма $\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}$, то

$$\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} = \sup_{\mathbf{F} \neq \mathbf{0}} \frac{|\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle|}{\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}}.$$

Нам придется отказаться от утверждения о коллинеарности вектора возбуждения и соответствующего ему вектора связи оптимального детектора. Эти векторы теперь принадлежат разным пространствам. Но, пользуясь тем, что

$$-1 \leq \frac{\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle}{\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} \|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}} \leq 1,$$

можно определить обобщенный угол между векторами из двух разных пространств

$$\cos \theta = \cos(\widehat{\mathbf{C}_j \mathbf{F}}) = \frac{\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle}{\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} \|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}},$$

причем $\cos \theta = 1$ и $\theta = 0$, если неравенство превращается в равенство.

Будем считать, что задано некоторое ограничение на длину вектора связи и определено множество $\mathcal{C} = \{\mathbf{C}_j \in \mathbb{C} \mid \|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} \leq 1\}$ допустимых векторов связи. Как и ранее, нас интересует задача нахождения оптимального детектора

$$\mathbf{C}_{j_{\max}} = \arg \max_{\mathbf{C}_j \in \mathcal{C}} \langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle = \arg \max_{\mathbf{C}_j \neq \mathbf{0}} \frac{\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle}{\|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}}} = \arg \max_{\mathbf{C}_j \neq \mathbf{0}} \cos(\widehat{\mathbf{C}_j \mathbf{F}}).$$

Детектор, вектор связи которого $\mathbf{C}_{j_{\max}}$ является решением этой задачи, будем называть согласованным детектором для вектора возбуждения \mathbf{F} .

Задаваясь различными классами ограничений на векторы связи, можно подбирать параметры модели и определять векторы связи оптимальных детекторов. При этом для вычисления двойственных норм удобно использовать известные неравенства. Пары векторов $\mathbf{F} \in \mathbb{F}$ и $\mathbf{C}_j \in \mathbb{C}$, для которых неравенство превращается в равенство, как раз и позволяют найти оптимальный вектор связи для заданного вектора возбуждения.

Отметим, что одновременно решается и симметричная задача: для определенного детектора с вектором связи \mathbf{C}_j найти оптимальный вектор возбуждения из заданного набора $\mathcal{F} = \{\mathbf{F} \in \mathbb{F} \mid \|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} \leq 1\}$:

$$\mathbf{F}_{\max} = \arg \max_{\mathbf{F} \in \mathcal{F}} \langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle = \arg \max_{\mathbf{F} \neq \mathbf{0}} \frac{\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle}{\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}} = \arg \max_{\mathbf{F} \neq \mathbf{0}} \cos(\widehat{\mathbf{C}_j \mathbf{F}}).$$

Таким образом, можно говорить о паре согласованных векторов \mathbf{C}_j и \mathbf{F} .

Приведем несколько примеров.

1. Неравенство Коши — Буняковского (в матричной записи) $|\mathbf{C}_j \mathbf{F}|^2 \leq \mathbf{C}_j \mathbf{C}_j^T \cdot \mathbf{F}^T \mathbf{F}$ позволяет получить пару двойственных квадратичных норм:

$$\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} = \sqrt{\mathbf{F}^T \mathbf{F}} = \left(\sum_{i=1}^n f_i^2 \right)^{\frac{1}{2}} \quad \text{и} \quad \|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} = \sqrt{\mathbf{C}_j \mathbf{C}_j^T} = \left(\sum_{i=1}^n c_{ji}^2 \right)^{\frac{1}{2}}.$$

Равенство достигается при $\mathbf{C}_j^T = \alpha \mathbf{F}$.

В этом случае обобщенная модель тождественна *векторной модели*.

2. Обобщенное векторное неравенство Коши — Буняковского.

$|\mathbf{C}_j \mathbf{F}|^2 \leq \mathbf{C}_j \mathbf{A}^{-1} \mathbf{C}_j^T \cdot \mathbf{F}^T \mathbf{A} \mathbf{F}$, где \mathbf{A} — симметричная положительно определенная матрица.

Равенство достигается при $\mathbf{C}_j^T = \alpha \mathbf{A} \mathbf{F}$.

Двойственные нормы:

$$\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} = \sqrt{\mathbf{F}^T \mathbf{A} \mathbf{F}} \quad \text{и} \quad \|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} = \sqrt{\mathbf{C}_j \mathbf{A}^{-1} \mathbf{C}_j^T}.$$

3. Неравенство Гельдера

$$\sum_{i=1}^n c_{ji} f_i \leq \left(\sum_{i=1}^n |c_{ji}|^p \right)^{\frac{1}{p}} \left(\sum_{i=1}^n |f_i|^q \right)^{\frac{1}{q}},$$

где $p \geq 1$, $q \geq 1$ и $\frac{1}{p} + \frac{1}{q} = 1$. Отсюда $\frac{q}{p} = q - 1$.

Равенство достигается при $\alpha |f_i|^q = |c_{ji}|^p$ или $c_{ji} = \alpha |f_i|^{q-1} \text{sign}(f_i)$.

Неравенство Гельдера позволяет получить пару двойственных норм:

$$\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} = \left(\sum_{i=1}^n |f_i|^q \right)^{\frac{1}{q}} \quad \text{и} \quad \|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} = \left(\sum_{i=1}^n |c_{ji}|^p \right)^{\frac{1}{p}}.$$

Для того чтобы доказать, что это действительно нормы, нужно воспользоваться неравенством Минковского (Колмогоров и др., 2004), которое, в свою очередь, следует из неравенства Гельдера.

4. Рассмотрим важный частный случай: $p = 1$, $q = \infty$. При этом

$$\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} = \left(\sum_{i=1}^n |f_i|^q \right)^{\frac{1}{q}} \xrightarrow{q \rightarrow \infty} \max_i |f_i| \quad \text{и} \quad \|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} = \sum_{i=1}^n |c_{ji}|.$$

5. Случаю $p = \infty$, $q = 1$ соответствует пара норм:

$$\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} = \sum_{i=1}^n |f_i| \quad \text{и} \quad \|\mathbf{C}_j\|_{\mathbb{C}} = \max_i |c_{ji}|.$$

Для интерпретации результатов психофизических экспериментов с помощью *векторной модели* и ее обобщений нужно дополнительно сделать какое-то предположение о том, как на основании откликов набора детекторов принимается решение о наличии стимула. Простейшее пиковое решающее правило предполагает, что предъявленный стимул обнаруживается, если реакция хотя бы одного детектора превысит пороговое значение. Путем выбора соответствующей нормировки векторов связи величину порога можно сделать равной единице.

Введем понятие подпорогового множества как множества всех векторов \mathbf{F} , которые не обнаруживаются анализатором вообще или обнаруживаются на пороговом уровне. Для каждого такого вектора должно выполняться

условие $\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle \leq 1$ для всех $\mathbf{C}_j \in \mathcal{C}$, или, что эквивалентно,

$$\sup_{\mathbf{C}_j \in \mathcal{C}} \langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle \leq 1.$$

Но $\mathbf{C}_j \in \mathcal{C}$, если $\|\mathbf{C}_j\|_{\mathcal{C}} \leq 1$. Кроме того, ранее было показано, что

$$\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} = \sup_{\|\mathbf{C}_j\|_{\mathcal{C}} \leq 1} |\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle| = \sup_{\mathbf{C}_j \neq \mathbf{0}} \frac{|\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle|}{\|\mathbf{C}_j\|_{\mathcal{C}}}.$$

Отсюда следует, что вектор \mathbf{F} не обнаруживается, если $\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} \leq 1$, то есть $\mathcal{F} = \{\mathbf{F} \in \mathbb{F} \mid \|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} \leq 1\}$ — подпороговое множество.

Итак, мы пришли к очень важному результату. Задав норму $\|\mathbf{C}_j\|_{\mathcal{C}}$, и определив двойственную норму $\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}$ с помощью описанной выше техники, можно для каждого вектора \mathbf{F} предсказать теоретически, является ли он подпороговым, и проверить это экспериментально. Естественно задать вопросом: всегда ли можно подобрать норму $\|\mathbf{C}_j\|_{\mathcal{C}}$ так, чтобы форма подпорогового множества соответствовала экспериментальным данным?

Для ответа на этот вопрос необходимо вначале указать, какие ограничения накладывают аксиомы нормы на форму подпорогового множества, задаваемого этой нормой.

1. \mathcal{F} содержит нулевой вектор. Это условие должно выполняться автоматически, так как нулевой вектор является подпороговым по определению.

2. Из свойств нормы следует, что $\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}} = \|-\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}$, то есть \mathcal{F} — центрально-симметричное множество.

3. Множество \mathcal{F} выпукло. Это означает, что если оно содержит любые два вектора $\mathbf{F}_1, \mathbf{F}_2 \in \mathcal{F}$, то ему принадлежит и весь соединяющий их отрезок: $\alpha\mathbf{F}_1 + (1 - \alpha)\mathbf{F}_2 \in \mathcal{F}$ (где $0 \leq \alpha \leq 1$). Действительно, пусть $\|\mathbf{F}_1\|_{\mathbb{F}} \leq 1$ и $\|\mathbf{F}_2\|_{\mathbb{F}} \leq 1$. Тогда

$$\|\alpha\mathbf{F}_1 + (1 - \alpha)\mathbf{F}_2\|_{\mathbb{F}} \leq \alpha\|\mathbf{F}_1\|_{\mathbb{F}} + (1 - \alpha)\|\mathbf{F}_2\|_{\mathbb{F}} \leq \alpha + (1 - \alpha) = 1,$$

что и доказывает утверждение.

Эти условия являются необходимыми. Если полученное в эксперименте подпороговое множество не является центрально-симметричным или выпуклым, то невозможно построить для его описания векторную модель с какой-либо нормой $\|\mathbf{C}_j\|_{\mathcal{C}}$. Далее будет показано, как можно по множеству, удовлетворяющему этим условиям, построить соответствующую норму. Таким образом, эти условия являются и достаточными.

Вообще говоря, требования к модели, связанные с выполнением аксиом нормы, избыточны, и их можно ослабить. Введение в модель норм $\|\mathbf{F}\|_{\mathbb{F}}$ и $\|\mathbf{C}_j\|_{\mathcal{C}}$ является на самом деле техническим приемом, облегчающим расчеты. Этот прием заимствован из теории сигналов — там квадратичная норма имеет естественный физический смысл энергии. Однако в рассматриваемой модели квадратичная (энергетическая) норма не обладает какими-то специфическими преимуществами.

Общая формулировка задач моделирования не требует использования норм. Это можно сделать непосредственно в терминах множеств \mathcal{F} и \mathcal{C} .

1. Из каких-либо соображений выбирается набор детекторов с заданными векторами связи $\mathbf{C}_j \in \mathcal{C}$. Нужно найти подпороговое множество \mathcal{F} .

2. Экспериментально получено подпороговое множество \mathcal{F} . Необходимо найти соответствующий ему набор детекторов \mathcal{C} .

В обоих случаях нужно определить, какой из детекторов будет оптимальным образом реагировать на каждый стимул.

Решение первой задачи можно выписать в явном виде, поставив в соответствие множеству \mathcal{C} его поляр \mathcal{C}° (Рокафеллар, 1973; Иоффе, Тихомиров, 1974):

$$\mathcal{F} = \mathcal{C}^\circ = \left\{ \mathbf{F} \in \mathbb{F} \mid \sup_{\mathbf{C}_j \in \mathcal{C}} \langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle \leq 1 \right\}.$$

Поляра всегда содержит нулевой вектор и является выпуклым множеством. Таким образом, выпуклость подпорогового множества является фундаментальным свойством всех моделей рассматриваемого типа (Mullins, 1978; Логвиненко, 1985). Любая модель, использующая линейные детекторы и пиковое решающее правило, требует, чтобы подпороговое множество было выпуклым.

Отметим, что поляр $\mathcal{F} = \mathcal{C}^\circ$ не изменится, если к множеству \mathcal{C} добавить все возможные выпуклые комбинации его элементов, то есть векторы вида

$$\mathbf{C} = \sum_j \alpha_j \mathbf{C}_j \quad \left(0 \leq \alpha_j \leq 1; \sum_j \alpha_j = 1 \right).$$

Полученное множество называется выпуклым замыканием \mathcal{C} и обозначается $\text{conv}(\mathcal{C})$. Таким образом, $\mathcal{C}^\circ = (\text{conv}(\mathcal{C}))^\circ$. В терминах обобщенной векторной модели это означает, что детектор, вектор связи которого является выпуклой комбинацией векторов связи \mathbf{C}_j других детекторов, не оказывает влияния на обнаружение стимула всей системой (то есть на подпороговое множество \mathcal{F}). Его отклик никогда не будет превышать отклики других детекторов:

$$\langle \mathbf{C}, \mathbf{F} \rangle = \left\langle \sum_j \alpha_j \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \right\rangle = \sum_j \alpha_j \langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle \leq \sup_{\mathbf{C}_j \in \mathcal{C}} \langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle \cdot \sum_j \alpha_j = \sup_{\mathbf{C}_j \in \mathcal{C}} \langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle.$$

Решение второй задачи также находится в форме поляры:

$$\mathcal{C} = \mathcal{F}^\circ = \left\{ \mathbf{C}_j \in \mathbb{C} \mid \sup_{\mathbf{F} \in \mathcal{F}} \langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle \leq 1 \right\}.$$

Полученное множество \mathcal{C} является выпуклым замыканием реального набора векторов связи детекторов, то есть включает все их выпуклые комбинации. Нахождение такого минимального подмножества векторов связи,

чтобы все остальные элементы \mathcal{C} были их выпуклыми комбинациями, представляет отдельную задачу (Дубровский, 2009).

Итак, мы видим, что свойство выпуклости подпорогового множества является фундаментальным для моделей данного класса. Однако известно множество экспериментов, в которых свойство центральной симметрии подпорогового множества нарушается. От этого свойства можно отказаться, если вместо норм использовать в обобщенной векторной модели калибровочные функции (Рокафеллар, 1973).

Будем называть функцию $k[x]$ калибровочной, если она удовлетворяет следующим условиям:

- 1) $k[x] \geq 0$;
- 2) $k[\mathbf{0}] = 0$;
- 3) $k[\alpha x] = \alpha k[x]$ для любого $x \in \mathbb{L}$ и любого коэффициента $\alpha > 0$ (положительная однородность);
- 4) $k[x + y] \leq k[x] + k[y]$ для любых $x, y \in \mathbb{L}$ (субаддитивность).

С помощью калибровочных функций (аналогично тому, как это делалось с помощью норм) задаются выпуклые множества \mathcal{F} и \mathcal{C} :

$$\mathcal{F} = \{\mathbf{F} \in \mathbb{F} \mid k[\mathbf{F}] \leq 1\} \quad \text{и} \quad \mathcal{C} = \{\mathbf{C}_j \in \mathbb{C} \mid k^\circ[\mathbf{C}_j]\}.$$

При этом, как и для норм, если выполняется неравенство

$$\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle \leq k^\circ[\mathbf{C}_j] \cdot k[\mathbf{F}],$$

то $\mathcal{C} = \mathcal{F}^\circ$, $\mathcal{F} = \mathcal{C}^\circ$, и, зная одну калибровочную функцию, можно вычислить вторую:

$$k[\mathbf{F}] = \sup_{\mathbf{C}_j \neq \mathbf{0}} \frac{\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle}{k^\circ[\mathbf{C}_j]} \quad \text{или} \quad k^\circ[\mathbf{C}_j] = \sup_{\mathbf{F} \neq \mathbf{0}} \frac{\langle \mathbf{C}_j, \mathbf{F} \rangle}{k[\mathbf{F}]}.$$

При теоретической разработке моделей калибровочные функции обычно задаются аналитически. Но если подпороговое множество \mathcal{F} определяется экспериментально, то в качестве калибровочной функции используется функционал Минковского (Рокафеллар, 1973):

$$k[\mathbf{F}] = \mu(\mathbf{F} \mid \mathcal{F}) = \begin{cases} 0, & \mathbf{F} = \mathbf{0}; \\ \inf \{\lambda > 0 \mid \lambda^{-1} \mathbf{F} \in \mathcal{F}\}, & \mathbf{F} \neq \mathbf{0}. \end{cases}$$

Если \mathcal{F} — выпукло, то этот функционал удовлетворяет всем аксиомам калибровочной функции. Фактически построение функционала Минковского повторяет логику хорошо известного в психофизике метода установки: необходимо подобрать такое минимальное значение коэффициента ослабления интенсивности стимула λ , чтобы стимул $\frac{1}{\lambda} \mathbf{F}$ оказался пороговым.

На этом мы завершаем краткий формальный обзор *векторной модели* и ее возможных обобщений. Дальнейшие пути развития теории намечены в работе (Дубровский, 2009).

Итак, можно сделать следующие выводы.

1. В *векторной модели* предложен (часто в неявной форме) базовый набор постулатов, позволяющий описывать сенсорный анализатор в терминах некоторой задачи оптимизации.

2. Основные предположения, заложенные в *векторной модели*, допускают ряд естественных обобщений. Это приводит к построению целого класса моделей сенсорных анализаторов. Исходная *векторная модель* является одним из частных случаев этой теории.

3. Оказывается, что формализм выпуклого анализа может служить адекватным математическим языком для описания моделей этого класса.

4. Обобщенные модели допускают непосредственную проверку в психофизическом эксперименте. При этом выпуклость подпороговых множеств может служить критерием применимости разработанной теории.

Литература

- Добеши И. Десять лекций по вейвлетам. М.: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001.
- Дубровский В. Е. Геометрический подход к задаче сенсорного различения // Современная психофизика / Под ред. В. А. Барабанщикова. М.: Институт психологии РАН, 2009. С. 110–144.
- Иоффе А. Д., Тихомиров В. М. Теория экстремальных задач. М.: Наука, 1974.
- Колмогоров А. Н., Фомин С. В. Элементы теории функций и функционального анализа. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2004.
- Логвиненко А. Д. Сенсорные основы зрительного восприятия пространства и движения. Дис. ... докт. психол. наук. М., 1984.
- Логвиненко А. Д. Чувственные основы восприятия пространства. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985.
- Малла С. Вэйвлеты в обработке сигналов. М: Мир, 2005.
- Рокафеллар Р. Выпуклый анализ. М.: Мир, 1973.
- Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г. Нейроинтеллект: От нейрона к нейрокомпьютеру. М.: Наука, 1989.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткявичус Г. Г. Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
- Эшби У. Росс. Введение в кибернетику. М.: Изд-во иностранной литературы, 1959.
- Campbell F. W., Robson J. G. Application of Fourier analysis to the visibility of gratings // The Journal of physiology. 1968. Vol. 197(3). P. 551–566.
- Goyal V. K., Kovačević J., Kelner J. A. Quantized frame expansions with erasures // Applied and Computational Harmonic Analysis. 2001. Vol. 10(3). P. 203–233.
- Kovačević J., Chebira A. An introduction to frames // Foundations and Trends® in Signal Processing. 2008. Vol. 2(1). P. 1–94.
- Mallat S. Wavelets for a vision // Proceedings of the IEEE. 1996. Vol. 84(4). P. 604–614.
- Mullins W. W. Convexity theorem for subthreshold stimuli in linear models of visual contrast detection // The Journal of the Optical Society of America. 1978. Vol. 68(4). P. 456–459.

Глава IV-6

Классические и квантовоподобные модели нейросетей и познавательных процессов: анализ с позиций векторной психофизиологии

Б. И. Беспалов

Ключевые слова: классические и квантовоподобные модели нейрона, сферическая нейросетевая модель анализатора свойств и опознания объектов, квантовоподобная модель опознания

Содержание

Введение

Раздел 1. Классические модели нейронов и нейросетей мозга

- 1.1. Формальный нейрон как модель биологического нейрона и идеализированный объект математического описания
- 1.2. Логическое описание нейронов и нейросетей Мак-Каллока — Питца
- 1.3. Векторное описание нейронов Мак-Каллока — Питца и некоторые понятия линейной алгебры
- 1.4. Математическая модель классического формального нейрона
- 1.5. Самоорганизация нейронных сетей и модель «самообучения» нейронов в сферической нейросети
- 1.6. Сферическая нейросетевая модель локального анализатора свойств объектов
- 1.7. Законы Г. Фехнера и С. Стивенса в сферической модели анализатора с двумя предетекторами
- 1.8. Сферическая нейросетевая модель зрительного опознания
- 1.9. Проблема векторного описания сумматора нейрона

Раздел 2. Квантовоподобные модели формальных нейронов и познавательных процессов

- 2.1. Квантовоподобные модели формальных нейронов и возможности их психофизиологической интерпретации
- 2.2. «Запутанные» (entanglement) состояния и нелокальные связи между искусственными квантовыми нейронами или психическими образами объектов
- 2.4. Квантовоподобное обобщение сферической нейросетевой модели опознания

Заключение

Литература

Введение

Данная глава посвящена обсуждению с позиции векторной психофизиологии ряда математических и методологических вопросов, связанных с построением и экспериментальной проверкой некоторых классических и квантовоподобных моделей нейронов и нейронных сетей мозга, а также порождаемых с их помощью психических образов. Критериями деления моделей на классические и квантовоподобные являются особенности их онтологии и логико-математического аппарата. В классических моделях формальным нейронам приписывается выполнение математических операций с булевыми числами (Мак-Каллок, Питц (1943); Дж. Нейман (1956); Ф. Розенблат (1965)), с действительными и комплексными числами (Хайкин, 2006, Pande, Goel, 2007), а также с нечеткими числами и случайными величинами (Ходашинский, Малютин, 2015 и др.).

Отличительной особенностью квантовоподобных моделей является то, что в них кроме комплексных чисел и унитарных операторов (Silva et al., 2016) используются идеи и математические понятия из квантовой физики, в которой описан один из познавательных процессов, включающий взаимодействие изучаемых людьми предметов (микрообъектов) с физическими средствами познания (приборами). Функциональное и структурное сходство этого процесса с изучаемыми в психофизиологии процессами обнаружения и опознания обычных предметов, его сходство с процессом принятия решения о принадлежности предметов к определенным классам служит одним из обоснований возможности переноса в психологию математического аппарата и идей квантовой физики.

Основное *онтологическое* различие между классическими и квантовоподобными моделями нейросетей состоит в том, что в первых моделях состояния входов и выходов нейронов полагаются существующими только в актуально-действительной форме, в которой они суммируются по правилу параллелограмма, как направленные отрезки на плоскости, волны в классической физике и пр. Онтология квантовоподобных моделей, напротив, является двухуровневой. В ней, помимо актуально-действительных состояний нейронов, обнаруживаемых при измерениях их возбуждений или в локальных взаимодействиях друг с другом, постулируется существование потенциально возможных состояний их входов или выходов, суммирование которых производится в соответствии с квантовым принципом суперпозиции, описанным в параграфе 2.1. Это приводит к образованию «запутанных» (*entanglement*) состояний и нелокальных связей между квантовыми нейронами, которые рассматриваются в параграфе 2.2 и проявляются в работе квантовых нейрокомпьютеров.

Вместе с тем известные нам квантовоподобные модели нейронов, за исключением модели С. Хаммерова и Р. Пенроуза (Hameroff, Penrose, 1996),

нацелены на техническую реализацию и не имеют достаточно обоснованных психофизиологических интерпретаций. Возможно, это связано с тем, что биологические нейронные сети имеют макроскопический размер и высокую физическую температуру, приводящую к быстрой декогеренции (разрушению) возможных квантовых состояний простых нейросетей. Однако отсутствие таких интерпретаций не обесценивает значение квантовоподобных моделей нейросетей для векторной психофизиологии. Эти модели разрабатываются в комплексных векторных пространствах, что может способствовать расширению математического аппарата векторной психофизиологии и используемых в ней математических образов. Не исключена также возможность того, что высокоуровневые гностические единицы, участвующие в построении сложных целостных образов и гештальтов (Черноризов, 2014), а также распределенные в пространстве мозга «нейроны сознания» (Соколов, 2004) уже не работают по законам булевой логики и классической физики, а требуют квантовоподобного описания.

В первой части этой главы дается логическое и векторное описание формальных нейронов Мак-Каллока — Питца, которые допускают наиболее простое квантовоподобное обобщение. Основное внимание в этой части главы уделено обсуждению математических аспектов сферической нейросетевой модели локального анализатора и нейросетевой модели опознания объектов, разработанных в векторной психологии. В последнем параграфе главы дается квантовоподобное обобщение этих моделей, которое направлено на описание психических аспектов целостного психофизиологического процесса опознания.

Раздел 1. Классические модели нейронов и нейросетей мозга

1.1. Формальный нейрон как модель биологического нейрона и идеализированный объект математического описания

Математические модели биологических нейронов опосредованы словесными описаниями и графическими изображениями пространственных отношений между их компонентами — телом, дендритами, аксоном, синапсами и др. Различные схематичные изображения биологических нейронов целесообразно называть *формальными нейронами*, отличая их от искусственных, технически реализованных нейронов (точнее, от нейроноподобных элементов роботов и автоматов). Формальный нейрон подобен материальной точке в физике и является, наряду с формальной нейронной сетью, идеализированным объектом в математических теориях работы мозга. С помощью таких объектов на математическом языке описываются и моделируются свойства и отношения биологических нейронов и их сетей.

В формальном нейроне отражены некоторые существенные структурные свойства биологических нейронов, но опущены многие их функциональные свойства и отношения, которые частично учитываются при

математическом описании формального нейрона и конструируемых из него формальных нейросетей. От постулируемых свойств формального нейрона в значительной степени зависит его математическое описание. Так, разные авторы (Клини, 1956; Калбертсон, 1956; Блум, 1966 и др.) используют различающиеся в деталях формальные нейроны Мак-Каллока — Питца, в которых воплощены разные представления о структуре биологических нейронов и данные об их функционировании. Поэтому математические описания формальных нейронов и их сетей у этих авторов также несколько различаются.

Формальный нейрон вместе с его математическим описанием можно назвать математическим нейроном, который выступает в качестве математической модели искусственного (технического) или естественного (биологического) нейрона. В зависимости от особенностей математического описания формального нейрона он может называться «бинарным нейроном» (в модели Мак-Каллока — Питца), «градуальным нейроном» (предтекторы Фомина — Соколова — Вайткявичуса), «стохастическим», «нечеткологическим», «комплексным», «квантовоподобным» и пр. В настоящее время большинство математических описаний формальных нейронов и сетей нацелено на их дальнейшую программную реализацию и воплощение в технических системах, наделяемых искусственным интеллектом. Когда формальные нейроны получают техническую реализацию в форме искусственных нейронов и нейросетей, их можно рассматривать как математические модели таких технических систем, которые, в свою очередь, могут трактоваться как *имитационные* модели работы мозга. Однако возможность технического воплощения моделей формальных нейросетей не гарантирует того, что они будут адекватно отражать работу биологических нейросетей.

Математические описания формальных нейросетей могут выступать в роли относительно истинных моделей нейросетей мозга или реализуемых с их помощью психических процессов субъекта при выполнении определенных *критериев истинности* этих описаний. Степень истинности описаний зависит, в частности, от того, как и с какой полнотой в них отображены возможные состояния объектов, их свойства, отношения, возможные изменения и пр. Одним из критериев истинности математических описаний нейросетей мозга является успешность их использования в качестве концептуальных инструментов познания, предсказания и практического преобразования этих нейросетей. Нахождение содержательных нейрофизиологических интерпретаций для математических описаний формальных нейросетей, выведение из них эмпирически проверяемых гипотез о возможных механизмах функционирования мозга также способствует превращению этих описаний в относительно истинные математические модели.

1.2. Логическое описание нейронов и нейросетей Мак-Каллока — Питца

Первая математическая модель биологического нейрона была разработана с помощью аппарата логики высказываний в 1943 г. нейрофизиологом У. Мак-Каллоком и математиком У. Питцем (Мак-Каллок, Питс, 1956: рус. перевод). В основе этой модели лежали полученные в то время данные о структуре и функционировании биологических нейронов — пороговый принцип их активации, наличие возбуждающих и тормозных синапсов и др. Эти данные были учтены при математическом описании их формального нейрона. Его «тело» изображается треугольником, в котором целыми числами указывается дискретный порог возбуждения нейрона (см. рис. 1). Выходящий из «тела» аксон может разветвляться и оканчиваться на возбуждающих (●) и тормозных (○) синапсах других нейронов. Предполагается, что синапсы есть только у «внутренних» нейронов сети, тогда как у рецепторов («внешних» нейронов) синапсы отсутствуют.

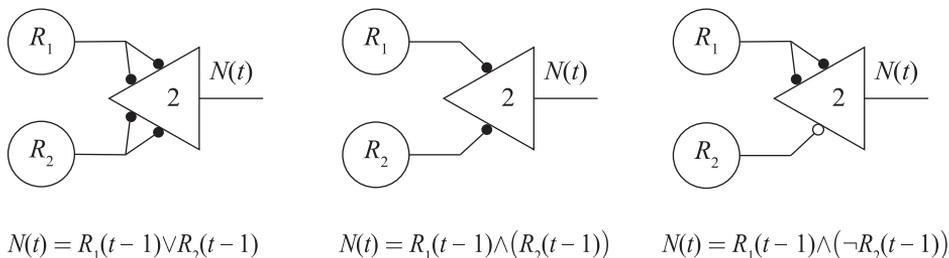


Рис. 1. Логические функции, реализуемые нейронами Мак-Каллока — Питца, преобразующими входные сигналы от рецепторов R_1 и R_2 в выходной сигнал N нейрона

Точками ● обозначены возбуждающие синапсы, а колючками ○ — тормозящие. Сигналы принимают «булевы» значения 1 или 0. Порог возбуждения нейрона указан внутри треугольника. Знаки \wedge , \vee , \neg обозначают логическую конъюнкцию, дизъюнкцию и отрицание

Нейроны Мак-Каллока — Питца (МКП) возбуждаются, когда количество сигналов 1, поступающих на их синапсы, больше или равно порогу. Они функционируют в дискретном времени. Сигналы 1 или 0 от рецепторов поступают на синапсы нейронов в момент $t - 1$. Выход нейрона может измениться на возбужденное 1 или не возбужденное 0 состояние в следующий момент t , то есть в каждом синапсе сигнал задерживается на единицу времени. Из рисунка видно, что для реализации разных логических функций требуются нейроны с разной структурой синапсов. В модели с «относительным» торможением и переменным порогом единичный сигнал на тормозной синапс увеличивает порог возбуждения нейрона на единицу и не тормозит его, если число сигналов на возбуждающих синапсах нейрона больше или равно этому порогу. В модели с «абсолютным» торможением нейрон тормозится (переходит в состояние 0), если хотя бы на один из его тор-

мозных синапсов поступает сигнал 1. Так работает нейрон, изображенный справа на рис. 1. При $R_1(t-1) = 1$ его выход $N(t) = 0$, если $R_2(t-1) = 1$.

В теории формальных нейронов МКП решается задача нахождения оптимальных нейронных сетей, вычисляющих значения логических функций от конечного числа переменных, а также задача построения формальных нейронных сетей, с помощью которых даются нейрофизиологические объяснения различных психофизиологических явлений. Одна из таких сетей изображена на рис. 2. С ее помощью объясняется возникновение следующей тепловой иллюзии: «Если на мгновение приложить к коже холодный предмет, а затем убрать его, то возникнет ощущение тепла. Если подержать его более долгое время, то будет ощущение только холода без предшествующего ощущения тепла, хотя бы непродолжительного» (Мак-Каллок, Питс, 1956, с. 372–373). Для построения модели нейронной сети, объясняющей это явление путем реконструкции возможного нейрофизиологического механизма его возникновения, вначале дается логическое описание событий, вызывающих и не вызывающих это явление, а затем по данному описанию с помощью определенных правил строится реализующая его формальная нейронная сеть.

Логическое описание событий, вызывающих и не вызывающих тепловую иллюзию, основано на данных о существовании двух типов кожных рецепторов, возбуждаемых теплым R_1 или холодным R_2 предметом. Если на короткое время в момент $t-3$ приложить к коже холодный предмет, то в тот же момент возбуждается рецептор холода. Это записывается так: $R_2(t-3) = 1$. Если затем в момент $t-2$ убрать этот предмет, то рецептор R_2 не возбуждается, то есть $\neg R_2(t-2) = 1$, где \neg — знак отрицания: не верно, что в момент $t-2$ рецептор R_2 возбужден. При этом в момент времени t у человека возникает ощущение тепла, как если бы в момент $t-1$ к этому же участку кожи прикоснулись теплым предметом, возбуждив рецептор тепла: $R_1(t-1) = 1$. Этим событиям соответствует следующая логическая формула: $(R_2(t-3) \wedge \neg R_2(t-2)) \vee R_1(t-1) \equiv N_3(t)$.

Не приводящие к иллюзии события описываются так: если холодный предмет приложить к коже в момент $t-2$, возбуждив рецептор холода $R_2(t-2) = 1$, и подержать предмет также в момент $t-1$, то есть $R_2(t-1) = 1$, то в момент t у человека будет ощущение только холода, без предшествующего ощущения тепла. У этих событий следующая формула: $R_2(t-2) \wedge R_2(t-1) \equiv N_4(t)$.

Обе логические формулы реализуются формальной нейронной сетью, показанной на рис. 2. С ее помощью описывается возможный нейронный механизм, приводящий к возникновению тепловой иллюзии и «объясняющий» ее. В этой сети рецепторы R_1 и R_2 , а также нейроны A , B , N_3 , N_4 возбуждаются и тормозятся по следующим правилам. При поступлении сигналов 1 только на возбуждающие синапсы нейронов A , N_3 , N_4 они

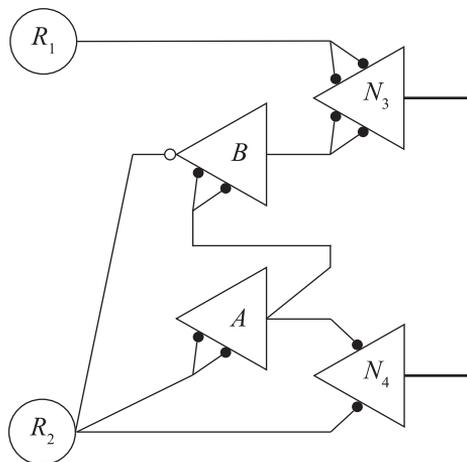


Рис. 2. Нейронная сеть Мак-Каллока — Питца, «объясняющая» возникновение тепловой иллюзии при кратковременном или длительном прикосновении к коже холодного предмета. Порог возбуждения у всех нейронов A, B, N_3, N_4 равен 2 (см. текст)

в следующий момент времени возбуждаются, если число таких сигналов больше или равно порогу, который у всех нейронов равен 2. При поступлении сигнала 1 на тормозный синапс нейрона B он в следующий момент времени $t + 1$ тормозится «абсолютно», то есть независимо от количества сигналов 1, поступающих на возбуждающие синапсы в момент t .

Результат *длительного* прикосновения холодного предмета объясняется так. Если в момент $t - 2$ возбудить рецептор холода R_2 , то в следующий момент $t - 1$ возбудится нейрон A , который в тот же момент передает сигнал 1 на верхний синапс нейрона холода N_4 . Поскольку холодный предмет не убирается от кожи, рецептор R_2 продолжает быть возбужденным и по нижней связи в момент $t - 1$ передает сигнал 1 на нижний синапс нейрона N_4 , который от двух единичных сигналов возбуждается в момент t .

Иллюзорное ощущение тепла от *кратковременного* прикосновения холодного предмета «объясняется» чуть сложнее. При возбуждении таким предметом в момент $t - 3$ рецептора холода R_2 на тормозный синапс (○) нейрона B в тот же момент поступает сигнал 1, который задерживается на синапсе на единицу времени и тормозит этот нейрон в момент $t - 2$. Однако в следующий момент $t - 1$ это торможение снимается, поскольку в момент $t - 2$ холодный предмет убирается от кожи и рецептор R_2 в этот момент становится неактивным. Поэтому в момент $t - 1$ он уже не тормозит нейрон B . Вместе с тем в момент $t - 2$ на возбуждающие синапсы нейрона B через нейрон A с единичной синаптической задержкой поступают два сигнала 1 от рецептора R_2 , который был возбужден в момент $t - 3$. Эти сигналы в момент $t - 1$ возбуждают нейрон B , который, в свою очередь, в момент t возбуждает «тепловой» нейрон N_3 , что вызывает ощущение тепла и «объясняет» данную тепловую иллюзию.

Рассмотренная модель позволяет сделать вывод о том, что характер ощущений, возникающих при восприятии субъектом внешних объектов,

зависит не только от их физических свойств, но и от временной структуры их воздействия на рецепторы, а также от структурных и функциональных свойств нейронной сети. При этом один и тот же психический результат или образ внешнего воздействия может быть получен с помощью разных по структуре нейросетей и воздействий на них. Вместе с тем модели нейронных сетей только с одной, нейрофизиологической, стороны раскрывают возможный механизм возникновения ощущений и образов. В связи с этим термин «объяснение» иногда берется в кавычки, поскольку вопросы о механизме связи физиологического возбуждения нейронов и психических ощущений пока не решены. Неизвестно, как именно возбуждение нейронов может вызывать, обуславливать или опосредствовать появление у субъекта ощущений и других образов? Почему особенности психических образов коррелируют с особенностями возбуждений биологических нейронов? Могут ли ощущения возникать в искусственных нейронных сетях и пр.?

Отсутствие конструктивных ответов на подобные вопросы связано с недостаточной разработанностью математических моделей психических ощущений, образов и процессов, которые были бы соотнесены с их нейросетевыми моделями и могли бы объяснять результаты изучения образов в хронометрических экспериментах, с помощью бланковых тестов, а также особенности описаний образов «от первого лица». В данной главе предполагается, что такие математические модели могут быть построены путем квантовоподобного обобщения сферических нейросетевых моделей, разрабатываемых в векторной психофизиологии. Для обоснования этого предположения требуется более четко описать, а затем расширить математический аппарат векторного моделирования формальных нейронов и нейросетей, что делается в следующем и других параграфах.

1.3. Векторное описание нейронов Мак-Каллока — Питца и некоторые понятия линейной алгебры

Для векторной психофизиологии достаточно важным является вопрос о математическом содержании понятий «вектор», «направление» вектора, «угол» между векторами, их «скалярное произведение» и др. Рассмотрим понятие «вектор» на примере векторного описания *выхода* нейронов МКП. На множестве $(0, 1)$ возможных состояний выхода одного нейрона МКП можно задать две операции: сложение «+» (по модулю 2) и умножение «·», выполняемые по следующим правилам: $0 + 0 = 1 + 1 = 0$, $0 + 1 = 1 + 0 = 1$, а также $0 \cdot 0 = 0 \cdot 1 = 1 \cdot 0 = 0$ и $1 \cdot 1 = 1$. Задание на множестве $K = (0, 1)$ таких (ассоциативных, коммутативных и взаимно дистрибутивных) операций превращает его в «конечное поле». (Поле как математическая структура используется далее при определении векторного пространства и может быть построено также на множестве рациональных, действительных или комплексных чисел при определении на них обычных операций сложения

и умножения). Выход совокупности из m нейронов МКП может находиться в одном из 2^m состояний, которые описываются наборами чисел $(\varepsilon_1, \dots, \varepsilon_k, \dots, \varepsilon_m)$, где $\varepsilon_k = 0$ или 1. Геометрически множеству возможных выходных состояний такого ансамбля соответствуют 2^m вершин m -мерного куба.

Наборы чисел $(\varepsilon_1, \dots, \varepsilon_k, \dots, \varepsilon_m)$ образуют «координатное» векторное пространство L над полем $K = (0, 1)$. Это следует из того, что данные наборы можно покомпонентно складывать друг с другом с помощью операции $+$, получая при этом другой набор из того же множества L . При этом результат сложения двух наборов не зависит от порядка слагаемых, то есть это сложение коммутативно. Кроме того, у каждого набора (p) есть обратный набор ($-p$). При их сложении получается набор чисел, состоящий из одних нулей, то есть нулевой элемент множества L . (У нейронов МКП каждый набор чисел $(\varepsilon_1, \dots, \varepsilon_m)$ обратен самому себе, то есть $p = -p$, и поэтому для них $p + (-p) = 0$). При наличии у элементов множества L таких характеристик оно становится коммутативной (абелевой) группой, то есть множеством, элементы которого можно коммутативно и ассоциативно складывать, не выходя за пределы L . Кроме того, в нём есть нулевой элемент, при сложении с которым другие элементы не меняются, а также у каждого элемента есть обратный. Элементы множества L становятся *векторами*, то есть элементами векторного пространства, если для них введена также операция умножения на элементы какого-либо поля (в нашем примере на числа 0 и 1), результаты которой не выходят за пределы множества L .

Говоря более точно, векторным (линейным) пространством L над полем K называется множество объектов (не обязательно числовых), снабженное коммутативной бинарной операцией $L \times L \rightarrow L$, которая каждой паре элементов из L ставит в соответствие какой-либо объект из этого же множества. Эта операция обычно обозначается знаком $+$, то есть $\{l_1, l_2\} \stackrel{\text{def}}{=} l_1 + l_2 = l$. Во множестве L должен быть нулевой элемент $\mathbf{0}$, а у каждого элемента l должен быть обратный $(-l)$, для которого $l + (-l) = \mathbf{0}$. Такая операция «сложения» элементов множества L превращает его в коммутативную (абелеву) группу. Множество L снабжено также внешней бинарной операцией $K \times L \rightarrow L$, которая называется умножением al . Такое «умножение» (то есть пары $(a, l) \stackrel{\text{def}}{=} al \in L$) должно быть унитарным ($1l = l$), ассоциативным $a(bl) = ab(l)$ и дистрибутивным $(a_1 + a_2)(l_1 + l_2) = a_1l_1 + a_1l_2 + a_2l_1 + a_2l_2$ для всех $a, b \in K, l \in L$ (Кострикин, Манин, 1986).

Из данного определения выводится, что: $0l = a\mathbf{0} = \mathbf{0}$ (где 0 и $\mathbf{0}$ — нулевые элементы множеств K и L), а также $(-1)l = -l$ (там же, с. 7–8). С учетом этих соотношений доказывается, что любая линейная комбинация векторов из L , то есть $\sum_{i=1}^n a_i l_i$, однозначно определяет один из элемен-

тов этого множества. Если из равенства $\sum_{i=1}^n a_i \mathbf{l}_i = \mathbf{0}$ следует, что все $a_i = 0$, то семейство (множество) векторов $\{\mathbf{l}_i\}$ называется *линейно независимым*. Семейство векторов $\{\mathbf{l}_i\}$ является *линейно зависимым*, если хотя бы один из его векторов линейно выражается через другие. Семейство линейно независимых векторов $\{\mathbf{e}_i\}$ образует *базис* (конечномерного) пространства L , если каждый вектор этого пространства однозначно представляется в виде линейной комбинации базисных векторов: $\mathbf{l} = \sum_{i=1}^n a_i \mathbf{e}_i$. Коэффициенты a_i в таком разложении вектора по базису $\{\mathbf{e}_i\}$ называются *координатами* вектора \mathbf{l} в этом базисе. Число векторов в базисе пространства определяет его размерность. Выход совокупности из m нейронов МКП в некотором базисе $\{\mathbf{e}_i\}$ может быть записан в виде $\mathbf{y} = \sum_{i=1}^m \varepsilon_i \mathbf{e}_i$, которому в координатной форме соответствует столбец булевых чисел: $\vec{\mathbf{y}} = (\varepsilon_1, \dots, \varepsilon_m)^T$, где T — операция транспонирования. Эта формула потребуется нам в параграфе 2.1.

Введем еще несколько используемых далее математических понятий. Векторное пространство \mathbb{X} , заданное над полем вещественных \mathbf{R} или комплексных \mathbf{C} чисел, будем называть вещественным или комплексным соответственно. Множество всех упорядоченных пар векторов из пространства \mathbb{X} обозначается символом $\mathbb{X} \times \mathbb{X}$ и называется декартовым произведением множества \mathbb{X} . *Евклидовым скалярным произведением* произвольных векторов \mathbf{x} и \mathbf{y} из вещественного пространства \mathbb{X} называется *симметричная, положительно определенная и билинейная функция* $g(\mathbf{x}; \mathbf{y}) = r \in \mathbf{R}$, или $g: \mathbb{X} \times \mathbb{X} \rightarrow \mathbf{R}$, которая каждую пару векторов пространства \mathbb{X} отображает в вещественное число r (Городенцев, 2011). Функция $g(\mathbf{x}; \mathbf{y})$ обозначается также символом (\mathbf{x}, \mathbf{y}) . Симметричность евклидова скалярного произведения означает, что для всех $\mathbf{x}, \mathbf{y} \in \mathbb{X}$ выполняется равенство $g(\mathbf{x}; \mathbf{y}) = g(\mathbf{y}; \mathbf{x})$. Его положительная определенность означает, что $g(\mathbf{x}; \mathbf{x}) > 0$ для всех $\mathbf{x} \neq \mathbf{0}$. Билинейность функции g означает ее линейность по каждому аргументу при фиксированном втором. Из этого следует, что $g(a\mathbf{x}; b\mathbf{y}) = abg(\mathbf{x}; \mathbf{y})$, где $a, b \in \mathbf{R}$, а также стандартное правило раскрытия скобок при скалярном перемножении векторов. Например, если $\mathbf{x} = x_1 \mathbf{e}_1 + x_2 \mathbf{e}_2$ и $\mathbf{y} = y_1 \mathbf{e}_1 + y_2 \mathbf{e}_2$, то $g(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \sum_{i,j=1}^n x_i y_j g(\mathbf{e}_i; \mathbf{e}_j)$. Из последней формулы вытекает, что евклидово скалярное произведение двух векторов определяется не только попарным произведением их координат в произвольном базисе $(\mathbf{e}_1, \dots, \mathbf{e}_n)$, но также функцией $g(\mathbf{e}_i; \mathbf{e}_j)$, которая каждую пару базисных векторов отображает в вещественное число $g_{ij} = g(\mathbf{e}_i; \mathbf{e}_j)$. Вещественное линейное пространство, снабженное таким скалярным произведением, называется *евклидовым*.

Числа g_{ij} образуют *симметричную* квадратную матрицу, называемую матрицей Грама G базиса $(\mathbf{e}_1, \dots, \mathbf{e}_n)$. Матрицу Грама называют также метрическим тензором, а числа g_{ij} — метрическими коэффициентами, поскольку с их помощью определяется длина векторов пространства \mathbb{X} и углы между ними, задаваемые относительно скалярного произведения g . В евклидовом пространстве углом между векторами \mathbf{x} и \mathbf{y} называется число φ , косинус которого равен: $\cos \varphi \stackrel{\text{def}}{=} (\mathbf{x}, \mathbf{y}) \setminus |\mathbf{x}||\mathbf{y}|$. Эта величина изменяется в интервале $-1 \leq \cos \varphi \leq 1$, что вытекает из неравенства Коши — Буняковского — Шварца $(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \leq |\mathbf{x}||\mathbf{y}|$. В евклидовом пространстве угол между векторами лежит в пределах $\pi \geq \varphi \geq 0$. Векторы \mathbf{x} и \mathbf{y} называются *пропорциональными*, или *коллинеарными*, когда $\mathbf{x} = a\mathbf{y}$. При $a > 0$ косинус угла между коллинеарными векторами \mathbf{x} и \mathbf{y} равен 1, то есть $\varphi = 0$ и векторы являются со-направленными. При $a < 0$ угол $\varphi = \pi$ радиан и векторы \mathbf{x} и \mathbf{y} противоположно направлены.

Длина (модуль) вектора \mathbf{x} в евклидовом пространстве определяется по формуле:

$$|\mathbf{x}| \stackrel{\text{def}}{=} \sqrt{g(\mathbf{x}; \mathbf{x})} = \sqrt{\sum_{i,j=1}^n x_i y_j g(\mathbf{e}_i; \mathbf{e}_j)} = \sqrt{\sum_{i,j=1}^n x_i y_j g_{ij}}.$$

Из этого вытекает, что о длине векторов и углах между ними в абстрактных векторных пространствах с произвольным базисом можно говорить только после того, как в них с помощью функции $g(\mathbf{e}_i; \mathbf{e}_j)$, или матрицы Грама G , определено соответствующее скалярное произведение векторов. Если векторы \mathbf{x} и \mathbf{y} заданы столбцами своих координат \vec{x} и \vec{y} в базисе $\{\mathbf{e}_i\}$, то их скалярное произведение в матричной форме равно: $g(\vec{x}, \vec{y}) = \vec{x}^T G \vec{y}$, где \vec{x}^T — транспонированный вектор \vec{x} . Переход от базиса $\{\mathbf{e}_i\}$ к новому базису $\{\mathbf{e}'_k\}$ описывается с помощью обратной матрицы A : $\{\mathbf{e}'_k\} = \{\mathbf{e}_i\} A$. Координаты векторов \mathbf{x} и \mathbf{y} в этих базисах связаны соотношениями: $\vec{x} = A \vec{x}'$ и $\vec{y} = A \vec{y}'$. Матрица Грама нового (штрихованного) базиса равна $G' = A^T G A$, что вытекает из следующих равенств: $g(\vec{x}, \vec{y}) = \vec{x}^T G \vec{y} = (A \vec{x}')^T G (A \vec{y}') = (\vec{x}')^T A^T G A (\vec{y}')$. Поскольку $g(\vec{x}, \vec{y}) = \vec{x}^T G \vec{y} = (\vec{x}')^T G' \vec{y}'$, то заданное матрицей G скалярное произведение векторов не зависит от выбора базиса.

Когда функция $g(\mathbf{x}; \mathbf{y}) = 0$ для конкретной пары векторов $\mathbf{x}, \mathbf{y} \in \mathbb{X}$, то эти векторы называются *ортгоналными*. Если функция $g(\mathbf{e}_i; \mathbf{e}_j)$, или числа g_{ij} , равны 0 для любых пар базисных векторов, у которых $i \neq j$, то такой базис называется *ортгоналным*. Его матрица Грама диагональна. На ее диагонали стоят положительные числа g_{ii} , которые равны квадрату длины базисных векторов: $|\mathbf{e}_i| \stackrel{\text{def}}{=} \sqrt{g(\mathbf{e}_i; \mathbf{e}_i)} = \sqrt{g_{ii}}$. Если все векторы ортгоналного базиса имеют единичную длину (при $g_{ii} = 1$), то базис называется *ортонормированным* $\{\boldsymbol{\tau}_i\}$. Матрица Грама ортонормированного базиса

является единичной, а скалярное произведение векторов, заданных координатами в таком базисе, вычисляется по формуле: $(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \vec{x}^T \vec{y} = \sum_{i=1}^n x_i y_i$. Такое скалярное произведение векторов используется в классических нейросетевых моделях, которые строятся в ортонормированном базисе.

1.4. Математическая модель классического формального нейрона

В основе сферических нейросетевых моделей лежит общая модель формального нейрона, представленная на рис. 3. Компоненты входного воздействия на классический формальный нейрон описываются вещественными числами x_1, \dots, x_n , которые поступают на синапсы этого нейрона и изменяют его выход (состояние). Синапсы нейрона характеризуются синаптическими весами $w_{k1} \dots, w_{kn}$, где k — номер нейрона в ансамбле однотипных нейронов.

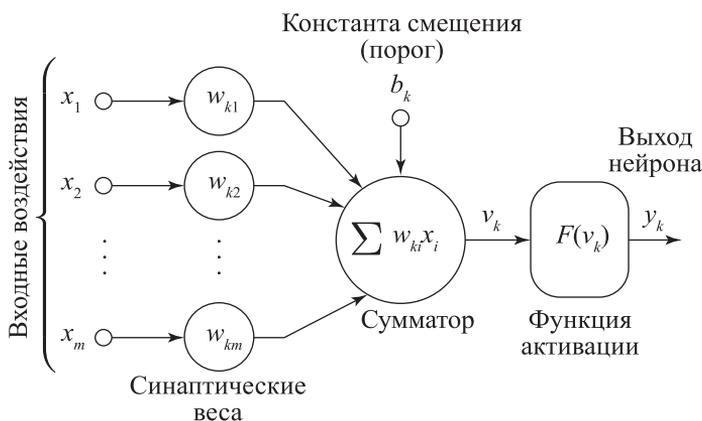


Рис. 3. Модель классического формального нейрона

Сумматор нейрона вычисляет «взвешенную» по синаптическим весам сумму поступающих на синапсы входных воздействий: $\sum_{i=1}^n w_{ki} x_i = u_k$, которая называется «выходом линейного сумматора» (Хайкин, 2006, с. 43). К выходу сумматора в данной модели прибавляется константа «смещения» (*bias*) b_k этого выхода: $u_k + b_k = v_k$. Величина v_k называется «потенциалом активации нейрона» (там же). Константа смещения может быть положительной, отрицательной или нулем. Она используется в алгоритмах «обучения» нейронов путем настройки их синаптических весов и часто трактуется как порог возбуждения нейрона. Потенциал активации v_k является аргументом функции активации нейрона $F(v_k) = y_k$, которая определяет выход y_k нейрона. Эта функция может быть линейной или нелинейной (пороговой, сигмоидальной и пр.). Нелинейные функции активации ограничивают величину выхода нейрона, которая обычно лежит в интервале $[0, 1]$ или

$[-1, +1]$. В моделях порогового нейрона активационной функцией может быть функция Хевисайда:

$$y_k = F(v_k) = \begin{cases} 1, & v_k \geq 0; \\ 0, & v_k < 0. \end{cases}$$

Выход такого нейрона равен 1, если его потенциал активации не отрицательный: $v_k = (u_k + b_k) \geq 0$, или $u_k \geq -b_k$. В противном случае при $u_k < -b_k$ выход нейрона равен 0. Константа смещения в этой модели является отрицательным числом $b_k < 0$ и соотносится с *порогом возбуждения* (p_k) k -го нейрона, который больше нуля: $p_k = -b_k$. Пороговый нейрон возбуждается, то есть его выход y_k принимает значение 1, когда выход сумматора нейрона равен или больше порога: $u_k \geq p_k$. При $u_k < p_k$ выход нейрона равен 0, то есть он находится в спокойном (не возбужденном) состоянии. Выход классического порогового нейрона подобен выходу нейрона Мак-Каллока — Питца. В рассматриваемых далее сферических нейросетевых моделях анализатора и опознания объектов пороги возбуждения нейронов принимаются равными нулю, а функция их активации тождественна, то есть выходы нейронов в этих моделях равны выходам их сумматоров.

1.5. Самоорганизация нейронных сетей и модель «самообучения» нейронов в сферической нейросети

Изменения архитектуры связей между нейронами и/или изменения их синаптических весов могут происходить двумя способами — путем самоорганизации нейронной сети, осуществляемой за счет ее собственных ресурсов и взаимодействий внутренних компонентов, или с помощью «учителя», изменяющего нейронную сеть в определяемом им направлении. Первый способ изменения синаптических весов нейронов называют их «обучением без учителя», или «самообучением». Он реализуется путем настройки весов синаптических связей на основе только внешнего воздействия на нейронную сеть без обратной связи о результатах этого воздействия. При самообучении правильная реакция нейрона на внешнее воздействие заранее не задана и поэтому фактический выход нейрона не сравнивается с необходимым или желаемым выходом.

В отличие от этого в методах обучения нейронов «с учителем» последний определяет желаемый выход нейросети на внешний сигнал, сличает его с фактическим выходом, вычисляет ошибку и по ней корректирует синаптические веса нейронов или архитектуру их связей. В качестве «учителя» нейронной сети может выступать не только человек, но и созданный им блок автоматического управления в самой сети, который не тождественен механизму «самоуправления» живых существ. В обоих методах обучения синаптические веса изменяются у «пластичных» синапсов, соединяющих пару нейронов — предсинаптический и постсинаптический.

Первая гипотеза о механизме самообучения нейронов была предложена Д. Хеббом (Hebb, 1949). Позже она получила экспериментальное подтверждение и была сформулирована в виде следующего правила Хебба: если нейроны с обеих сторон синапса достаточно часто и в одни и те же моменты времени находятся в возбужденном состоянии, то сила синаптической связи между ними возрастает самопроизвольно, в результате метаболических изменений в самом синапсе и нейронах. Если же выходы этих нейронов возбуждаются в разные моменты времени или один нейрон долгое время не участвует в возбуждении другого нейрона, то вес связывающего их синапса уменьшается. Простейшая математическая модель такой формы обучения нейрона имеет следующий вид:

$$\Delta w_{kj}(n) = \eta u_k(n)x_j(n) \quad \text{и} \quad w_{kj}(n+1) = w_{kj}(n) + \Delta w_{kj}(n),$$

где $\Delta w_{kj}(n)$ — изменение веса j -й синаптической связи k -го нейрона в момент времени n ; $u_k(n)$ — выход сумматора k -го нейрона в тот же момент времени; $x_j(n)$ — выход j -го нейрона, поступающий на j -й синапс k -го нейрона; η — положительная константа, определяющая скорость обучения; $w_{kj}(n+1)$ — измененный вес синапса на $(n+1)$ шаге обучения. Недостатком этой модели является быстрое и неограниченное увеличение синаптической связи w_{kj} в результате экспоненциального роста со временем выхода u_k сумматора k -го нейрона. Этот недостаток устраняется в ковариационной модели изменения весов синапсов Хебба (Хайкин, 2006, с. 98):

$$\Delta w_{kj}(n) = \eta(y_k(n) - \bar{y})(x_j(n) - \bar{x}),$$

где буквами \bar{x} и \bar{y} обозначены средние значения выхода предсинаптического и постсинаптического нейрона, соединенных через j -й синапс последнего. В этой модели в явной форме выражена корреляционная природа механизма самоорганизации нейронных сетей по правилу Хебба. При положительной корреляции выходов предсинаптического и постсинаптического нейрона, когда одновременно $x_j > \bar{x}$ и $y_k > \bar{y}$ или $x_j < \bar{x}$ и $y_k < \bar{y}$, вес связи w_{kj} возрастает ($\Delta w_{kj} > 0$). При отрицательной корреляции выходов нейронов вес связи между ними уменьшается ($\Delta w_{kj} < 0$). Это происходит тогда, когда высокая активность предсинаптического нейрона ($x_j > \bar{x}$) сопровождается малой активностью постсинаптического ($y_k < \bar{y}$) или, наоборот, когда большая постсинаптическая активность ($y_k > \bar{y}$) возникает при малой предсинаптической ($x_j < \bar{x}$).

С помощью следующей, «конкурентной» модели обучения нейронов «без учителя» проиллюстрируем механизм того, как нейроны некоторого слоя сети в процессе самообучения могут становиться *детекторами* различных кластеров объектов, воздействующих на рецепторы сети. Эта модель тесно связана с обсуждаемыми далее сферическими нейросетевыми моделями классификации объектов. При конкурентном обучении

(*competitive learning*) все нейроны одного слоя «соревнуются» между собой за право быть активным, реализуя принцип «победитель получает всё» (*winner takes all*). В результате в каждый момент времени активным является только один «победивший» нейрон. Его выход имеет максимальное значение в слое и кодируется числом 1, а выходы остальных нейронов — числом 0.

Простейшая нейронная сеть с конкурентным обучением содержит один слой нейронов, каждый из которых соединен с выходами всех рецепторов

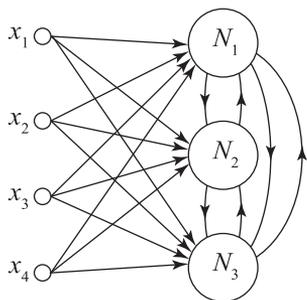


Рис. 4. Архитектурный граф сети конкурентного обучения

Связи от рецепторов x_i к нейронам N_j обозначены прямыми стрелками. Латеральные тормозные связи между нейронами показаны овальными стрелками

(см. рис. 4). В данной сети кроме прямых связей, передающих информацию от рецепторов к нейронам через синаптические веса w_{kj} , присутствуют также латеральные (поперечные) связи между нейронами, по которым происходит их взаимное торможение («соревнование»), в результате которого «побеждает» только один нейрон. При обучении нейронной сети на ее рецепторы подаются объекты, принадлежащие к разным кластерам. Объекты одного кластера не сильно различаются между собой и на выходе рецепторов порождают близкие векторы x_j , расстояние между которыми (модуль их разностей) не велико. Векторы x_j , кодирующие объекты из разных кластеров, различаются значительно.

В необученной сети синаптические веса w_{kj} нейронов имеют произвольные небольшие значения, которые приводят к случайным реакциям этих нейронов на воздействия, приходящие от рецепторов. После обучения каждый нейрон настраивается на объекты одного кластера, при показе которых он возбуждается в максимальной степени по сравнению с другими нейронами. В процессе обучения нейроны конкурируют за право единичного отклика на каждый предъявляемый при обучении объект. Математическая модель такого процесса конкуренции имеет следующий вид (Боянский, Руденко, 2004):

$$u_{kj}(n) = \begin{cases} 1, & w_k^T(n)x_j(n) > w_p^T(n)x_j(n) \text{ для всех } p \neq k; \\ 0 & \text{в противном случае.} \end{cases}$$

В этой формуле $u_{kj}(n)$ — выход сумматора k -го нейрона в момент n в ответ на вектор-столбец $x_j(n)$; $w_k^T(n)$ — вектор-строка синаптических весов k -го нейрона-победителя, получившего в момент времени n максимальное возбуждение в слое при подаче на него вектора $x_j(n)$. Синаптический вес изменяется только у нейрона-победителя с помощью алгоритма, известного

как правило обучения Т. Кохонена:

$$w_k(n+1) = \begin{cases} w_k(n) + \eta(x_j(n) - w_k(n)), & \text{если } k\text{-й нейрон победил;} \\ w_k(n) & \text{в противном случае.} \end{cases}$$

С помощью этого алгоритма вектор синаптических весов $w_k(n)$ нейрона-победителя в каждый момент времени «подтягивается» к вектору $x_j(n)$ на величину разности между ними, умноженную на константу η , определяющую скорость обучения. В результате вектор w_k каждого нейрона сближается с группой векторов x_j , кодирующих объекты из одного кластера. В этой модели обучения векторы x_j и w_k имеют единичную евклидову длину (норму): $\|x_j\| = \|w_k\| = 1$, а также задаются в ортонормированном базисе N -мерного евклидова пространства, размерность которого равна числу рецепторов.

Сущность конкурентного обучения можно проиллюстрировать геометрически. Для этого единичные векторы x_j и w_k откладываются из центра единичной гиперсферы в N -мерном пространстве. Векторы x_j изображаются точками, а w_k — крестиками на этой сфере (рис. 5). При подаче на синапсы нейронов вектора x_j в максимальной степени возбуждается («побеждает») тот нейрон, синаптический вектор w_k которого наиболее близок к вектору x_j . Латеральное торможение между нейронами усиливает возбуждение «победившего» нейрона и ослабляет остальных. Мерой близости векторов w_k и x_j является величина их скалярного произведения (w_k, x_j) , которое, с одной стороны, равно выходу сумматора k -го нейрона ($u_{kj} = w_k^T x_j$), а с другой стороны — равно косинусу угла между этими единичными по длине векторами: $(w_k, x_j) = \cos(\alpha)$. При уменьшении угла α между данными векторами уменьшается пропорциональное ему геодезическое расстояние между символами векторов на сфере. Это расстояние также может служить мерой близости векторов, которая нелинейно связана со скалярным произведением. Чем меньше длина дуги между символами векторов на сфере, тем больше $\cos(\alpha)$ и скалярное произведение этих векторов, которое при нулевой длине дуги равно максимальному (единичному) значению.

На рис. 5, *а* крестиками показано положение векторов синаптических весов нейронов в необученной сети. Эти векторы могут быть расположены на сфере в произвольном месте. Поэтому в такой сети по максимально возбужденному нейрону невозможно достоверно определить принадлежность объекта к определенному кластеру, то есть сеть не различает кластеры близких объектов. На рис. 5, *б* показано состояние сети после ее конкурентного обучения. В этом случае векторы w_k каждого нейрона смещены к центрам тяжести различных групп векторов x_j , кодирующих объекты трех кластеров. Поэтому при показе любого объекта из одного кластера в максимальной степени возбуждается один и тот же нейрон.

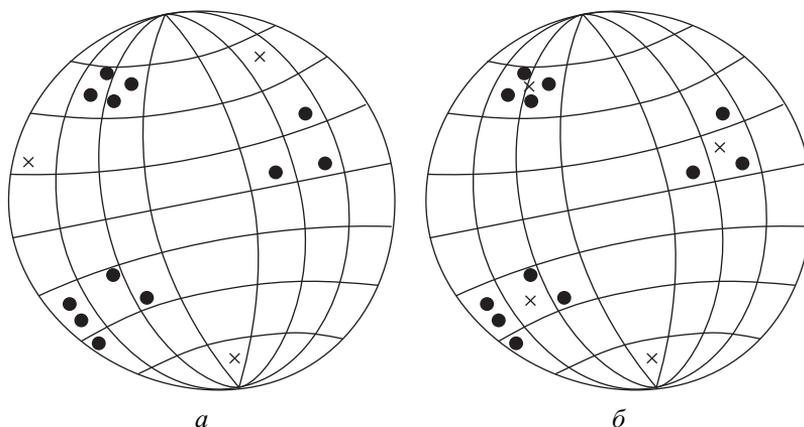


Рис. 5. Геометрическая интерпретация конкурентного обучения нейронов

Точками на гиперсферах представлены векторы x_j , описывающие выход слоя рецепторов, а крестиками — векторы синаптических весов w_k трех нейронов в состоянии до обучения (а) и (б) после обучения (Хайкин, 2006)

Максимально возбужденный нейрон внутреннего слоя сети может быть *детектором* объектов некоторого кластера, который передает *сигнал, или информацию*, о воздействующем объекте на другие нейроны сети. Если максимально возбужденный нейрон принадлежит к последнему слою сети, то он может быть моторным нейроном, оказывающим рефлекторно-сигнальное воздействие на объект через определенную группу мышц. Рефлекторно-сигнальную связь с миром осуществляют уже простейшие живые существа, имеющие только рецепторы и мотонейроны. При наличии такой связи живое существо может передавать воздействующему на него объекту некоторую информацию о своем состоянии, которая фиксируется в «следах» его воздействия на этот объект.

В необученной нейросети максимально возбужденный нейрон не передает информацию о внешнем объекте и поэтому не может быть детектором или «эффектором». Когда при эволюционном усложнении простейшей нейросети, имеющей только рецепторы и мотонейроны, в ней появляется промежуточный слой нейронов-детекторов, то рефлекторно-сигнальная связь между объектом и живым существом становится более управляемой. По сигналу от детектора живое существо может либо усилить обратное двигательное воздействие на объект, либо отказаться от движения, затормозить его. В этом случае связь живого существа с внешним объектом приобретает зачатки произвольности, но остается по-прежнему рефлекторной и физиологической.

При увеличении сложности и неопределенности условий существования живых существ их нейрофизиологическая связь с миром может трансформироваться в *смысловую, психическую* связь, через которую передается

информация об *ощущаемых* объектах. Смысловая связь также является сигнальной, но передаваемая по ней информации об объекте, а также механизм ее передачи качественно отличаются от информации и механизма ее передачи по каналу нейрофизиологической, рефлекторно-сигнальной связи. Нейрофизиологическая связь является *локальной* в том смысле, что осуществляется через соседние нейроны с помощью материальных посредников (аксонов, синапсов, медиаторов и др.), локализованных в *физическом* пространстве. Смысловая связь живого существа с миром, в отличие от нейрофизиологической, устанавливается в его *перцептивном* пространстве между психическими образами воспринимаемых или воображаемых объектов и является, по-видимому, *нелокальной* в раскрываемом в параграфах 2.2 и 2.3 смысле.

1.6. Сферическая нейросетевая модель локального анализатора свойств объектов

В геометрической модели конкурентного «обучения» нейронов их входные и синаптические векторы изображались точками и крестиками на *гиперсфере*, что позволяет отнести данную модель к классу сферических. Сферичность нейросетевых моделей достигается благодаря тому, что евклидова длина векторов \mathbf{x}_j и \mathbf{w}_k устанавливается одинаковой и равной, как правило, единице, а их общие базисные векторы $\{\boldsymbol{\tau}_i\}$ выбираются ортогональными и тоже единичными по длине. Из этих особенностей формальных сферических нейросетей вытекает, что информация о внешних объектах кодируется в них не только координатами векторов \mathbf{x}_j и \mathbf{w}_k , но также их *направлением* или *положением* концов этих векторов на многомерной единичной сфере в евклидовом пространстве. Направление векторов определяется их углами α_i с ортонормированными базисными векторами $\{\boldsymbol{\tau}_i\}$. Углы находятся из следующих выражений: $\cos \alpha_{ij} = (\boldsymbol{\tau}_i, \mathbf{x}_j) = x_{ij}$, где $(\boldsymbol{\tau}_i, \mathbf{x}_j)$ — скалярное произведение базисного и единичного вектора \mathbf{x}_j , а x_{ij} — i -я декартова координата вектора \mathbf{x}_j . Из этого следует, что $\alpha_{ij} = \arccos x_{ij}$, то есть углы векторов \mathbf{x}_j с «осями координат», а также аналогичные углы векторов \mathbf{w}_k нелинейно выражаются через их евклидовы координаты. На единичной сфере *геодезические* расстояния ρ_{ij} между положением на сфере концов векторов \mathbf{x}_j (или \mathbf{w}_k) и концов базисных векторов $\{\boldsymbol{\tau}_i\}$ равны выраженным в радианах углам между этими векторами: $\rho_{ij} = \alpha_{ij}$. Поэтому кодирование информации об объектах *направлением* векторов \mathbf{x}_j и \mathbf{w}_k можно рассматривать также как ее кодирование *местом*, или положением концов этих векторов на единичной сфере.

Такой способ кодирования информации используется также в локальных зрительных анализаторах, выделяющих *значения* различных *свойств* внешних объектов — интенсивности света, ориентации линий, цвета фигур, их формы и пр. (Фомин и др., 1979). Зрительный анализатор как целое

включает большое число локальных анализаторов, состоящих из наборов рецепторов, связанных с детекторами непосредственно или через преддетекторы. Одному слою формальных рецепторов соответствуют несколько слоев рецепторов сетчатки, а формальные детекторы и преддетекторы могут моделировать нейроны зрительной коры и латеральных колленчатых тел мозга. Каждый локальный анализатор получает и обрабатывает информацию о специфичном для него свойстве объекта, находящемся в небольшой (локальной) области зрительного поля, на которую «направлен» данный анализатор. Анализаторы различных свойств объектов могут участвовать в разделении объектов на классы с одинаковыми значениями свойств, а также в выделении различных кластеров объектов с близкими значениями свойств.

В рассматриваемой далее модели локального анализатора между формальными рецепторами и детекторами вводится еще один слой из небольшого числа нейронов, называемых преддетекторами. В такой сети прямого распространения сигналов каждый рецептор связан с каждым из преддетекторов, которые, в свою очередь, имеют по одной синаптической связи с каждым детектором. Это позволяет уменьшить общее число связей между нейронами. Так, в двухслойной сети, где каждый рецептор соединен с синапсом каждого детектора, количество синаптических связей равно произведению числа рецепторов и детекторов: $R \cdot D$. В трехслойной сети, содержащей P преддетекторов, общее число синаптических связей между нейронами равно $R \cdot P + P \cdot D = P(R + D)$. При небольшом числе преддетекторов и больших значениях R и D трехслойное строение нейросети является биологически более оптимальным, поскольку приводит к уменьшению общего числа связей, но «сохраняет участие всех рецепторов в реакциях селективных детекторов» (Соколов, Вайткявичус, 1989, с. 62).

Рецептивные поля близких локальных анализаторов частично перекрываются и имеют ограниченные размеры. В трехслойных локальных анализаторах они состоят из достаточно большого числа рецепторов, чтобы включение в нейронную сеть преддетекторов имело биологический смысл. Поскольку все преддетекторы локального анализатора конвергируют как минимум на одном детекторе, то преддетекторы образуют нейронный ансамбль, под которым имеется в виду «группа нейронов, имеющих общий вход и конвергирующих на общий для них выходной нейрон. При действии внешнего стимула нейроны ансамбля, возбуждаясь одновременно, образуют специфическую для данного стимула комбинацию возбуждений» (Соколов, 2001, с. 49).

Информация о различных свойствах объектов содержится в *распределениях* интенсивности света разной частоты, попадающего на рецепторы локальных зрительных анализаторов через хрусталик глаза. Распределение интенсивности света на рецептивном поле локального анализатора мож-

но описать функцией $I(x_i, y_i)$, которая каждому i -му рецептору с координатами x_i и y_i ставит в соответствие интенсивность падающего на него света. (Начало системы координат находится в центре рецептивного поля локального анализатора). Геометрическая фигура, имеющая q -е значение свойства φ (формы, наклона, цвета и пр.), описывается функцией интенсивности $I_{\varphi_q}(x_i, y_i)$, которая выделяет соответствующие фигуре подмножества освещенных и неосвещенных рецепторов. Например, прямая линия, проходящая через начало системы координат и образующая с горизонтальной осью угол наклона φ_q , задается уравнением $y = x \operatorname{tg} \varphi_q$, где $\operatorname{tg} \varphi_q$ — угловой параметр данной линии. Линия порождает зависящее от ее наклона φ_q распределение интенсивности света на данном рецептивном поле. Оно описывается следующей функцией, содержащей информацию о q -м значении свойства φ :

$$I_{\varphi_q}(x_i, y_i) > 0, \text{ когда } i\text{-й рецептор с координатами } (x_i, y_i) \text{ лежит на линии } y = x \operatorname{tg} \varphi_q;$$

$$I_{\varphi_q}(x_i, y_i) = 0, \text{ когда } i\text{-й рецептор не лежит на линии с наклоном } \varphi_q.$$

Когда линия с наклоном φ_q воздействует на рецептивное поле локального анализатора, совпадающие с ней рецепторы возбуждаются до величины $r_i(\varphi_q) = \operatorname{th} I_{\varphi_q}(x_i, y_i)$, где th — гиперболический тангенс, который при нулевой интенсивности света на i -м рецепторе равен нулю, а при увеличении интенсивности возрастает монотонно и с «насыщением» приближается к единичному значению. На выходе рецептивного поля анализатора состояние воздействующего на рецепторы объекта описывается набором (r_1, \dots, r_k) зависящих от φ_q неотрицательных чисел из интервала $[0, 1]$ ¹.

Числа $r_i(\varphi_q)$ поступают на соответствующие синапсы каждого формального j -го предетектора и активируют выходы их сумматоров до величины $f_j(\varphi_q) = \sum_i^k r_i p_{ij}$, где p_{ij} — положительный или отрицательный («тормозящий») вес i -го синапса j -го предетектора. В сферической модели локального анализатора постулируется, что числа $f_j(\varphi_q) \stackrel{\text{def}}{=} f_{jq}$ являются координатами *нормированного* (единичного по длине) вектора возбуждения ансамбля из n предетекторов, заданного в *ортонормированном* базисе $\{\tau_j\}$: $\mathbf{F}(\varphi_q) \stackrel{\text{def}}{=} \mathbf{F}_q = \sum_j^n f_{jq} \tau_j$. Умножая скалярно обе части этого равенства на базисный вектор τ_i и учитывая, что $(\tau_j, \tau_i) = 0$ при $j \neq i$, получим:

$$(\mathbf{F}_q, \tau_j) = f_j(\varphi_q) = |\mathbf{F}_q| |\tau_j| \cos \alpha_j(\varphi_q) = \cos \alpha_j(\varphi_q),$$

¹ Наборы неотрицательных чисел (r_1, \dots, r_k) не образуют векторного пространства и не являются векторами, поскольку для каждого такого набора нет противоположного, при суммировании с которым получался бы нулевой набор чисел $(0, \dots, 0)$, описывающий отсутствие возбуждения всех рецепторов.

где $\cos \alpha_j(\varphi_q)$ — угол между вектором возбуждения ансамбля преддетекторов и j -м базисным вектором. Из этой формулы следует, что значение φ_q некоторого свойства объекта отображается в модели анализатора не только декартовыми координатами f_{jq} выходного вектора ансамбля преддетекторов \mathbf{F}_q , но кодируется также направлением этого вектора или его углами α_{jq} с ортонормированными базисными векторами. При этом постоянная евклидова длина этого вектора $|\mathbf{F}_q| = 1$ не участвует в кодировании разных значений свойства φ .

Вектор \mathbf{F}_q поступает далее на синапсы каждого детектора и активирует их выходы до величины $d_k(\varphi_q) = \sum_j^m c_{jk} f_{jq} \stackrel{\text{def}}{=} d_{kq}$, где c_{jk} — вес j -го синапса k -го детектора. Числа c_{jk} являются также координатами единичного по длине вектора синаптических весов k -го детектора, заданного в ортонормированном базисе: $\mathbf{C}_k = \sum_j^m c_{jk} \boldsymbol{\tau}_j$. Предполагается, что у обученных детекторов векторы \mathbf{C}_k зависят от свойства φ и кодируют его k -е значение: $\mathbf{C}_k = \mathbf{C}_k(\varphi_k)$.

Зависимость векторов \mathbf{C}_k от значений свойства φ в биологических анализаторах формируется в результате их «самообучения», которое может происходить путем настройки весов синаптических связей между детекторами и преддетекторами по правилам конкурентного обучения детекторов, а также путем включения в анализатор дополнительных детекторов, выделяющих новые значения свойства φ . После обучения детекторов близкие значения φ_q и φ_k свойства φ должны кодироваться близкими по направлению векторами \mathbf{C}_q и \mathbf{C}_k . Построение математической модели такого «самообучения» трехслойного анализатора составляет одну из задач дальнейшего развития его модели.

В модели локального анализатора, как и в большинстве нейросетевых моделях, выход сумматора нейрона, в нашем случае k -го детектора, описывается с помощью скалярного произведения векторов \mathbf{C}_k и \mathbf{F}_q ²:

$$d_{kq} = \sum_i^m c_{ik} f_{iq} = (\mathbf{C}_k, \mathbf{F}_q) = |\mathbf{C}_k| |\mathbf{F}_q| \cos(\widehat{\mathbf{C}_k \mathbf{F}_q}) = \cos(\widehat{\mathbf{C}_k \mathbf{F}_q}).$$

Из этих формул вытекает, что выход сумматора детектора принимает максимальное значение (+1), когда угол между вектором его синаптических связей \mathbf{C}_k и вектором активации ансамбля преддетекторов \mathbf{F}_q равен нулю.

² Поскольку скалярное произведение векторов и углы между ними определены только для векторов одного пространства, то использование данной операции для описания работы сумматора основано (как отметил В. Е. Дубровский) на неявном предположении о принадлежности качественно различных векторов \mathbf{F}_q и \mathbf{C}_k к одному векторному пространству. Это предположение и условия применимости скалярного произведения для описания работы сумматора нейрона обсуждается в параграфе 1.9.

Это происходит при коллинеарности и *однонаправленности* данных векторов. Если считать их единичными по длине и принадлежащими к одному векторному пространству, то между ними можно поставить знак равенства: $\mathbf{C}_q = \mathbf{F}_q$. Это означает, что координаты этих векторов имеют одинаковую зависимость от свойства φ : $f_{jq}(\varphi_q) = \cos \alpha_j(\varphi_q) = c_{jq}(\varphi_q)$. Выход ансамбля из n детекторов равен: $\mathbf{D}_q = \sum_j^n d_{jq} \tau_j$.

Максимальное возбуждение k -го детектора, синаптический вектор которого равен выходному вектору ансамбля преддетекторов, может служить для нейронной сети сигналом того, что на ее рецепторы воздействует объект со свойством φ_k . Если свойство φ измеряется с помощью порядковой или интервальной шкалы, то его упорядоченные значения $(\varphi_1, \dots, \varphi_m)$ будут после обучения сети иметь те же номера, что и кодирующие их векторы \mathbf{C}_k . В этом случае нейронная сеть может декодировать (определять) *порядковое значение* свойства внешнего объекта по номеру максимально возбужденного детектора.

Авторы рассматриваемой нами модели анализатора утверждают нечто большее. Они предполагают, что нейронная сеть определяет не порядковое, а *ощущаемое* значение свойства объекта: «номер максимально возбужденного нейрона-детектора определяет то ощущение, которое вызывает кодируемый параметр сигнала (яркость, цвет, направление движения). Если два стимула вызывают максимальное возбуждение одного и того же детектора, то они не различаются по данному параметру» (Фомин и др. 1979, с. 9).

Однако с позиций деятельностной концепции чувственного восприятия и порождения ощущений (Леонтьев, 1959; Рубинштейн, 2003; Беспалов, 2014 и др.) это утверждение не является достаточно точным. В деятельностной концепции предполагается, что нейронные сети мозга создают только *необходимые физиологические* условия для возникновения ощущений, которые порождаются целостным живым существом (субъектом перцептивных актов) *с помощью* мозга и регулируемых им органов чувств (рук, глаз, кожи и пр.), вступающих в физический контакт с ощущаемым объектом. В этой концепции возникновение у живых существ ощущений соотносится с возникновением у них качественно новой, психологической формы взаимодействия с миром. При усложнении условий жизни живых существ их взаимодействие с миром переходит на психологический уровень, то есть становится осмысленным и регулируемым с помощью ощущений. В теории этому соответствует переход от нейросетевых к квантовоподобным моделям познания, которые, по-видимому, могут быть адекватным инструментом изучения психологических взаимодействий (Беспалов, 2016).

В сферической нейросетевой модели локального анализатора предполагается, что декартовы координаты f_{jq} вектора \mathbf{F}_q описывают объективную, физиологическую активацию выходов преддетекторов при воздействии

на рецепторы объекта со свойством φ_q . Вместе с тем углы α_{jk} между векторами C_k и базисными векторами $\{\tau_j\}$, а также угловые сферические координаты концов этих векторов на единичной сфере соотносятся с субъективными, психологическими оценками k -го значения свойства объекта. Из этого следует, что *субъективным* различиям между двумя объектами со свойством φ_q и φ_k , *последовательно* предъявляемым на локальный анализатор человека для оценивания их различия, соответствует угол между векторами C_q и C_k синаптических весов детекторов, максимально возбуждаемых данными объектами. Угол между этими векторами равен также длине геодезической линии, или дуги между их концами на единичной сфере. В некоторых моделях субъективные различия между объектами описываются также длиной хорд, соединяющих субъективные оценки этих объектов на сфере.

Положение о кодировании субъективных различий длиной геодезических линий основано на эмпирических данных, полученных Е. Н. Соколовым, Ч. А. Измайловым и другими в экспериментах по оцениванию человеком различий между парами однотипных объектов из фиксированного множества. При обработке матрицы различий между объектами по определенному алгоритму многомерного шкалирования (с линейной функцией «стресса» и пр.) некоторые объекты (линии разных наклонов, монохроматические световые стимулы разной интенсивности и др.) располагаются на единичной окружности. Другие объекты отображаются на двумерную или трехмерную единичную сферу, расположенную в трех- или четырехмерном евклидовом пространстве. При этом геодезические расстояния между объектами на n -мерной сфере пропорциональны выраженным в баллах субъективным различиям между сравниваемыми объектами.

Для описания положения объектов на сфере и вычисления расстояний между ними вводится ортогональная декартова система координат, начало которой находится в центре сферы. Например, для равноярких цветов разного спектрального состава, отображаемых на двумерную сферу, две ортогональные оси координат располагаются в плоскости экватора сферы. При этом они довольно точно направляются на основные цветовые тона, что позволило интерпретировать их как биполярные хроматические оси данного пространства: красно-зеленая и желто-синяя. Третья ось, ортогональная плоскости экватора и проходящая через нижний и верхний полюса сферы, была интерпретирована как ахроматическая (черно-белая) составляющая цвета. Координата цвета по этой оси пропорциональна количеству в нём белого цвета (Соколов и др, 1977).

Эти данные позволили авторам предположить, что анализатор равноярких цветов содержит три преддетектора: красно-зеленый, желто-синий и бело-черный, которые соответствуют биполярным осям субъективного

цветового пространства. При предъявлении человеку красного цвета выход его красно-зеленого предетектора описывается вектором $+1\tau_{к-3}$, а при показе зеленого цвета — вектором $(-1\varphi_{к-3})$, где $\tau_{к-3}$ — базисный вектор красно-зеленого предетектора. При одновременном предъявлении красного и зеленого цвета они смешиваются и человек видит белый цвет. В геометрической модели белый цвет лежит на верхнем полюсе сферы и имеет нулевую координату по красно-зеленой (и желто-синей) оси. В нейросетевой модели белому цвету соответствует нулевая сумма векторов, описывающая нулевой выход красно-зеленого предетектора: $+1\tau_{к-3} - 1\tau_{к-3} = 0$. Результаты смешивания произвольных цветов и другие особенности их восприятия и сравнения описываются в нейросетевой модели путем суммирования или скалярного произведения трехмерных векторов, кодирующих эти цвета на выходе предетекторов цветового анализатора.

Количество предетекторов в сферической нейросетевой модели анализаторов разных свойств объектов выбирается на основе «физиологической» размерности этих свойств, которая может быть определена в экспериментах по шкалированию различий между объектами. Число предетекторов равно размерности евклидова пространства, в котором расположена оптимальная по ряду эмпирических критериев единичная сфера с находящимися на ней шкалируемыми объектами. Размерность поверхности сферы на единицу меньше размерности пространства, в котором она расположена. Рассмотрим далее простейшую модель локального анализатора с двумя предетекторами и проиллюстрируем ее на примере субъективного оценивания различий между линиями разной ориентации. Это позволит обсудить важный вопрос о чувствительности анализатора, а также ввести ряд понятий, необходимых для квантовоподобного обобщения его нейросетевой модели.

1.7. Законы Г. Фехнера и С. Стивенса в сферической модели анализатора с двумя предетекторами

В сферическом локальном анализаторе с двумя предетекторами их выходы описываются функциями $f_{1q} = \cos \alpha_1(\varphi_q)$ и $f_{2q} = \cos \alpha_2(\varphi_q)$, где α_1 и α_2 — зависящие от значений свойства φ углы между базисными векторами и выходным вектором ансамбля предетекторов: $\mathbf{F}_q = f_{1q}\tau_1 + f_{2q}\tau_2$. Как показано выше, такую же зависимость от φ имеют координаты вектора \mathbf{C}_q синаптических весов q -го детектора. Из единичности евклидовой длины этих векторов следует, что сумма квадратов их координат равна единице: $\cos^2 \alpha_1(\varphi_q) + \cos^2 \alpha_2(\varphi_q) = 1$, что возможно при $\alpha_2 = \alpha_1 \pm 90^\circ$. Это условие означает, что углы α_1 и α_2 векторов \mathbf{F}_q или \mathbf{C}_q с осями координат различаются по «фазе» на угол $\pm 90^\circ$. Это может быть обусловлено различием в синаптических весах первого и второго предетектора, на которые от рецепторов поступает одинаковое воздействие R_q . Поскольку

$\cos \alpha_2 = \cos(\alpha_1 \pm 90^\circ) = \mp \sin \alpha_1$, то вектор \mathbf{F}_q (и равный ему \mathbf{C}_q) может быть записан в четырех теоретически эквивалентных вариантах:

$$\begin{aligned} \mathbf{F}_q &= \cos \alpha(\varphi_q)\boldsymbol{\tau}_1 + \sin \alpha(\varphi_q)\boldsymbol{\tau}_2 \quad \text{или} \quad \mathbf{F}_q = \cos \alpha(\varphi_q)\boldsymbol{\tau}_1 - \sin \alpha(\varphi_q)\boldsymbol{\tau}_2; \\ \mathbf{F}_q &= -\cos \alpha(\varphi_q)\boldsymbol{\tau}_1 - \sin \alpha(\varphi_q)\boldsymbol{\tau}_2 \quad \text{или} \quad \mathbf{F}_q = -\cos \alpha(\varphi_q)\boldsymbol{\tau}_1 + \sin \alpha(\varphi_q)\boldsymbol{\tau}_2. \end{aligned}$$

В левых формулах разность фаз между углами α_1 и α_2 равна (-90°) , а в правых — $+90^\circ$. Знаки перед координатами вектора \mathbf{F}_q зависят от выбора направления осей координат при описании эмпирических данных, объясняемых с помощью нейросетевой модели (см. ниже).

Простейшая зависимость углов α от φ_q является линейной: $\alpha(\varphi_q) = \lambda\varphi_q$, где λ — одинаковый для всех углов α_i параметр, смысл которого раскрывается ниже. В такой модели вектор возбуждения ансамбля преддетекторов имеет вид: $\mathbf{F}_q = \pm \cos \lambda\varphi_q\boldsymbol{\tau}_1 \pm \sin \lambda\varphi_q\boldsymbol{\tau}_2$. Каждому из четырех вариантов этого вектора соответствуют векторы \mathbf{C}_q с тем же распределением знаков $+$ и $-$ перед координатами, поскольку при этом условии их скалярное произведение максимально: $(\mathbf{F}_q, \mathbf{C}_q) = 1 = d_q$.

Рассмотрим, как с помощью данной модели объясняются результаты эксперимента по оцениванию различий между ориентациями линий (Измайлов и др., 2003). В этой работе использовались 10 линий разной ориентации ($0^\circ, 18^\circ, 36^\circ, 54^\circ, 72^\circ, 90^\circ, 108^\circ, 126^\circ, 144^\circ, 162^\circ$). Всевозможные пары таких линий многократно предъявлялись испытуемым на экране монитора. Первый стимул в паре был референтным, а второй — тестовым. Линии предъявлялись последовательно на 800–1200 мс, имели белый цвет на темном фоне, длину 10 см и проходили через центр поля зрения. Испытуемых просили оценивать степень субъективного различия в ориентации линий в баллах от 1 до 9. Какое различие является максимальным, испытуемому не указывалось, он выбрал его сам в ходе опыта.

Матрица усредненных субъективных различий между линиями обрабатывалась методом неметрического многомерного шкалирования, с помощью которого была построена оптимальная по ряду критериев *сферическая геометрическая* модель субъективных различий между линиями. В этой модели субъективные оценки ориентации линий отображаются в точки единичной окружности (рис. 6, а), которую можно назвать *субъективной окружностью* (одномерной сферой). Коэффициент корреляции Пирсона между оценками воспринимаемых различий в ориентации линий и геодезическими расстояниями (дугами) между ними на окружности равен 0,973.

В пространстве оценок субъективных различий между линиями введены две ортогональные координатные оси, которые пересекаются в центре единичной окружности. Отрицательная часть оси x_1 проведена через черную точку окружности, которая моделирует *образ* горизонтальной линии

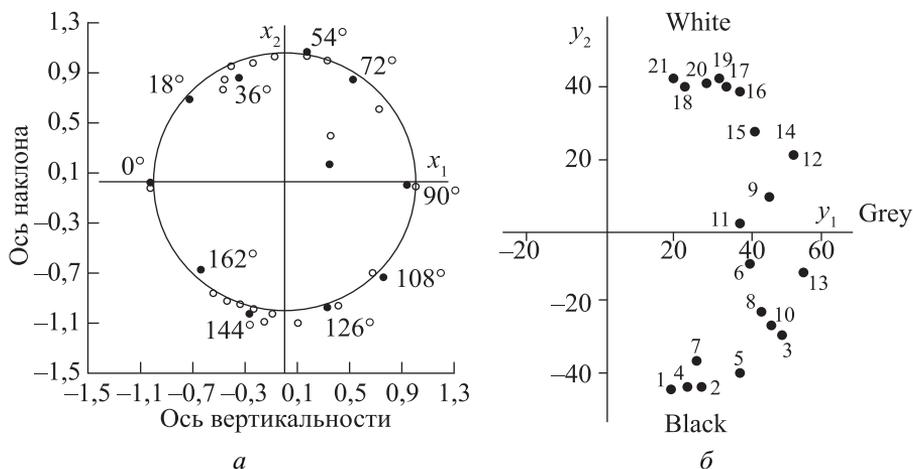


Рис. 6. *а* — геометрическая модель субъективных различий между парами линий разных ориентаций. Черные точки на единичной окружности моделируют образы 10 линий, используемых в работе Ч. А. Измайлова и др. (2004). Белые кружки соответствуют 18 линиям из работы (Izmailov, Sokolov, 1990). Рядом с черными точками даны значения физической ориентации (угла) линий относительно горизонтали, ориентация которой полагается равной 0° ; *б* — геометрическая модель попарных субъективных различий в яркости 21 ахроматического диска, последовательно предъявляемых на варьируемом по физической яркости фоне (Izmailov, Sokolov, 1991)

с физической ориентацией 0° . Положительная часть оси x_1 проходит при этом через точку окружности, представляющую образ линии с *физической* ориентацией 90° . Из рисунка видно, что изображаемые черными точками образы линий с положительными координатами по оси x_1 ближе к образу вертикальной линии, а образы с отрицательными координатами по x_1 — ближе к образу горизонтали. В связи с этим ось x_1 была названа осью «вертикальности — горизонтальности».

Выбор направления оси x_1 предопределяет положение ортогональной к ней оси x_2 . Положительная часть этой оси должна проходить через точку, соответствующую образу линии с физической ориентацией 45° , а отрицательная часть оси x_2 — через образ линии с ориентацией 135° относительно горизонтали. Из рисунка видно, что это выполняется достаточно точно. Кроме того, линии с положительной координатой по оси x_2 визуально наклонены влево относительно вертикали, а линии с отрицательной координатой наклонены вправо. Это позволило авторам называть x_2 осью наклона линий влево или вправо относительно вертикали.

Для нейрофизиологического объяснения полученных результатов выделенным осям из геометрической модели субъективных оценок и различий между линиями ставятся в соответствие базисные векторы преддетекторов и равных им синаптических векторов детекторов локального сферического

анализатора, который выделяет разные степени субъективной «вертикальности — горизонтальности» линий и степени их наклона к вертикали. Базисный вектор τ_1 первого преддетектора можно направить из центра так, чтобы он совпадал с положительным направлением оси x_1 , а базисный вектор τ_2 второго преддетектора можно направить в положительном направлении оси x_2 . При таком выборе направления ортогональных векторов τ_i выходные векторы ансамбля преддетекторов F_φ , а также синаптические векторы C_φ детекторов имеют следующий вид³:

$$F_\varphi = C_\varphi = -\cos 2\varphi\tau_1 + \sin 2\varphi\tau_2.$$

Эти векторы направлены из начала системы координат в разные точки окружности. Координаты вектора F_φ описывают степень активации преддетекторов при показе линии с физической ориентацией φ , тогда как места пересечения с окружностью векторов C_φ моделируют субъективные оценки и образы линий разной ориентации. При подстановке в эту формулу одного из 10 физических значений свойства φ (ориентации линий) можно с помощью вектора C_φ определить положение психического образа свойства φ на «субъективной» окружности. Например, для горизонтальной линии с ориентацией $\varphi = 0^\circ$ вектор C_0 имеет координаты $(-1, 0)$ и направлен влево по оси x_1 . Его скалярное произведение с вектором F_0 равно 1, то есть детектор с синаптическим вектором C_0 возбуждается в максимальной степени, что для анализатора является сигналом подачи на рецепторы горизонтальной линии.

На окружность отображаются образы как референтной (первой), так и тестовой (второй) линии. При показе *референтной* линии с ориентацией $\varphi = 18^\circ$ координаты конца вектора F_{18} равны $(-0,81, 0,59)$ и он максимально возбуждает детектор C_{18} . Если *тестовая* линия имеет ориентацию 54° , то она максимально возбуждает другой детектор C_{54} . При этом выраженное в баллах среднее субъективное различие между референтной и тестовой линией будет прямо пропорционально длине дуги (геодезической) между точками 18° и 54° на окружности. При небольших углах между референтной и тестовой линией субъективные различия между ними могут описываться модулем разности соответствующих векторов $|C_{18} - C_{54}|$ и пр. В геометрической модели этому соответствуют оценки субъективных различий по длине хорды между точками на окружности.

Специфической особенностью анализатора ориентации линий является то, что он отображает диапазон возможных физических ориентаций линии (от 0° до 180°) на максимальный диапазон от 0° до 360° , то есть на всю субъективную окружность, точки которой моделируют воспринимаемые

³ При другом выборе направления ортогональных векторов τ_i с углом $\pm 90^\circ$ между ними знаки координат векторов F_φ и C_φ в нейросетевой модели будут другими.

ориентации. Из этого следует, что параметр λ , входящий в формулу для углов α_i между векторами \mathbf{F}_φ и \mathbf{C}_φ и базисами $\boldsymbol{\tau}_1$ и $\boldsymbol{\tau}_2$, равен 2, то есть $\alpha_1(\varphi) = 2\varphi + \varphi_{1o}$ и $\alpha_2(\varphi) = 2\varphi + \varphi_{2o}$. Фазы этих углов выбираются из соображений простоты нейрофизиологической интерпретации субъективных различий между линиями. При $\varphi_{1o} = 180^\circ$ и $\varphi_{2o} = -90^\circ$ получается приведенная выше формула для векторов \mathbf{F}_φ и \mathbf{C}_φ .

Следует отметить, что некоторые одномерные свойства объектов отображаются только на часть окружности. Например, балльные оценки парных различий между воспринимаемой яркостью 21 ахроматического диска отображаются на половину окружности, имеющей черно-белую и яркостную ось и соответствующие им детекторы (рис. 6, б). В этом случае параметр λ из формулы $\alpha_i(\varphi_q) = \lambda\varphi_q$ равен 1. Это можно объяснить тем, что выход яркостного преддетектора не имеет отрицательных значений, возможно, из-за отсутствия у него тормозных синапсов. (Диски варьировались по физической яркости в диапазоне от 0,2 до 200 кд/м² и предъявлялись на фоне с яркостью 100, 10 или 1 кд/м² (Соколов, Измайлов, 1991)).

Для выяснения психофизиологического смысла параметра λ рассмотрим некоторый диапазон физических значений свойства φ (от φ_0 до φ_n , при $\varphi_n > \varphi_0$), который разбит на n одинаковых интервалов и отображается на дугу β субъективной окружности с помощью анализатора, имеющего в этом диапазоне n детекторов. При этом синаптические векторы детекторов «настроены» так, что физические значения свойства φ отображаются в лежащие на окружности и равноотстоящие друг от друга перцептивные (психические) значения ψ_i по формуле $\psi_i = \lambda\varphi_i$ (как при восприятии ориентации линий и подобных ей свойств).

В этом случае длина дуги β на единичной окружности равна $\beta = \psi_n - \psi_0 = \lambda(\varphi_n - \varphi_0)$, а минимальное геодезическое (субъективное) расстояние между двумя ближайшими образами (значениями) свойства равно $\Delta S_{\min} = \lambda(\varphi_n - \varphi_0)/n$. Эту величину можно трактовать как субъективный дифференциальный порог восприятия свойства, измеренный в субъективных единицах (в радианах субъективной окружности). В отличие от ЕЗР (едва заметных различий) в модели Г. Фехнера, ΔS_{\min} зависит от числа или плотности детекторов, отображающих на дугу субъективной окружности некоторый диапазон физических значений свойства, а также от длины этой дуги. Минимальный интервал между *физическими* значениями свойства, который различает анализатор с n детекторами, равен: $\Delta\varphi_{\min} = (\varphi_n - \varphi_0)/n$. Его можно трактовать как «объективный» дифференциальный порог восприятия свойства субъектом, измеренный в физических единицах. Из трех последних формул следует, что:

$$\lambda = \frac{\Delta S_{\min}}{\Delta\varphi_{\min}} = \frac{\beta}{n\Delta\varphi_{\min}} = \frac{\beta}{\varphi_n - \varphi_0} = \frac{\psi_n - \psi_0}{\varphi_n - \varphi_0}.$$

Эти формулы позволяют трактовать λ как специфическую λ -чувствительность анализатора, которая отличается от «объективной» дифференциальной чувствительности субъекта, обратно пропорциональной величине $\Delta\varphi_{\min}$. Когда диапазон $(\varphi_n - \varphi_0)$ физических значений свойства отображается на всю окружность (при $\beta = 2\pi$), то $\lambda = 2\pi/(\varphi_n - \varphi_0)$. В этом случае анализатор имеет максимальную λ -чувствительность. Из рис. 6 видно, что такую чувствительность имеет анализатор ориентации линий, тогда как у анализатора яркости ахроматических дисков она в два раза меньше, поскольку это свойство отображается на меньшую дугу окружности $\beta = \pi$ радиан.

В заключение этого параграфа рассмотрим вопрос о том, как в сферической модели анализатора воспроизводятся психофизические законы Г. Фехнера и С. Стивенса. В одном из двух вариантов вывода своего закона Фехнер полагал, что «субъективные различия между стимулами аддитивны» (см. Dzhabarov, Colonijs, 2011). В нашей терминологии это означает, что аддитивны геодезические расстояния между психическими значениями свойства ψ_a и ψ_c , которые лежат на субъективной окружности и моделируют воспринимаемые различия $D(\varphi_a, \varphi_c)$ между физическими (φ_a и φ_c) значениями свойства φ . Постулат аддитивности выражается уравнением (1): $D(\varphi_a, \varphi_c) = D(\varphi_a, \varphi_b) + D(\varphi_b, \varphi_c)$ при условии, что $\varphi_0 \leq \varphi_a \leq \varphi_b \leq \varphi_c$, где φ_0 — физическое значение свойства, равное абсолютному порогу его ощущения. Для геодезических расстояний на сфере между субъективными значениями «многомерного» свойства выполняется более общий постулат: $D(\varphi_a, \varphi_c) \leq D(\varphi_a, \varphi_b) + D(\varphi_b, \varphi_c)$, означающий, что «субъективное пространство» в сферической нейросетевой модели является метрическим (Фомин и др., 1979, с. 135).

Второй постулат, лежащий в основе психофизического закона Г. Фехнера, выражается уравнением (2): $D(\varphi_a, \varphi_c) = F(\varphi_c/\varphi_a)$. Оно означает, что субъективное различие $D(\varphi_a, \varphi_c)$ между двумя физическими значениями свойства описывается функцией F , которая зависит от отношения этих значений. Из уравнений 1 и 2 вытекает, что $F(\varphi_c/\varphi_a) = F(\varphi_b/\varphi_a) + F(\varphi_c/\varphi_b)$. Путем замены переменных $\frac{\varphi_b}{\varphi_a} = x$ и $\frac{\varphi_c}{\varphi_b} = y$ это выражение преобразуется в функциональное уравнение Коши $F(xy) = F(x) + F(y)$. Оно выполняется в области положительных значений x и y тогда, когда функция F является логарифмической. Определив таким способом вид функции F и подставив ее в уравнение (2), Г. Фехнер получил свой закон в форме: $D(\varphi_a, \varphi_c) = k \log(\varphi_c/\varphi_a)$, или в более традиционном виде: $D(\varphi_0, \varphi_c) = k \log(\varphi_c/\varphi_0)$, где φ_0 — физическое значение свойства, равное абсолютному порогу появления его ощущаемого значения.

Закон Г. Фехнера выполняется в сферической модели анализатора одномерных свойств тогда, когда угол $\alpha_1(\varphi_c)$ между вектором \mathbf{F}_c и первым базисным вектором $\boldsymbol{\tau}_1$ «субъективного пространства» являет-

ся сложной нелинейной функцией от φ : $\alpha_1(\varphi_c) = k \log f(\varphi_c) = \psi_c$, которая отображает физическое значение свойства в некоторую точку ψ_c субъективной окружности. (Здесь k — коэффициент из модели Г. Фехнера). В нейросетевой модели субъективное различие $D(\varphi_0, \varphi_c)$ между пороговым φ_0 и над пороговым φ_c значением свойства пропорционально (с коэффициентом p) дуге между соответствующими точками на окружности:

$$D(\varphi_0, \varphi_c) = p(\alpha_1(\varphi_c) - \alpha_1(\varphi_0)) = pk(\log f(\varphi_c) - \log f(\varphi_0)) = pk \log f(\varphi_c),$$

где $f(\varphi_i)$ — монотонно возрастающая и зависящая от специфики свойства φ «функция стандартизации», отображающая пороговое значение свойства в единицу: $f(\varphi_0) = 1$, а его максимальное физическое значение в $n^{\pi/(2pk)}$: $f(\varphi_{\max}) = n^{\pi/(2pk)}$, где n — основание логарифма. При этих условиях объект с пороговым значением свойства (φ_0) порождает на выходе ансамбля предетекторов вектор $\mathbf{F}_0 = 1\boldsymbol{\tau}_1 + 0\boldsymbol{\tau}_2 = \cos(pk \log f(\varphi_0))\boldsymbol{\tau}_1 + \sin(pk \log f(\varphi_0))\boldsymbol{\tau}_2$, а объект с максимальным значением свойства (интенсивность света или звука, вызывающая в органе чувств болевое ощущение и пр.) порождает вектор $\mathbf{F}_{\max} = 0\boldsymbol{\tau}_1 + 1\boldsymbol{\tau}_2 = \cos(pk \log f(\varphi_{\max}))\boldsymbol{\tau}_1 + \sin(pk \log f(\varphi_{\max}))\boldsymbol{\tau}_2$.

Базисный вектор $\boldsymbol{\tau}_1$ первого предетектора направлен в положительном направлении оси x_1 , которую можно назвать осью близости ощущения к ЕЗР. Вектор $\boldsymbol{\tau}_2$ и совпадающие с ним векторы \mathbf{F}_{\max} и \mathbf{C}_{\max} направлены вверх по оси x_2 , которую можно назвать осью величины, или субъективной силы ощущения. В такой модели промежуточные векторы \mathbf{F}_c лежат в первом квадранте, то есть физические значения φ_c отображаются на четвертую часть окружности, что свидетельствует о низкой λ -чувствительности анализатора свойств, подчиняющихся закону Г. Фехнера.

Закон С. Стивенса имеет вид: $\Psi(\varphi) = k\varphi^n$, где $\Psi(\varphi)$ — субъективные оценки физических значений свойства φ , а k — константа, зависящая от свойства. Этот закон не предполагает выполнения второго постулата из модели Г. Фехнера, но первый постулат продолжает выполняться. В сферическом анализаторе закон С. Стивенса воспроизводится тогда, когда углы векторов \mathbf{F}_q и \mathbf{C}_q с базисными векторами равны $\alpha_j(\varphi) = \lambda(k\varphi^n) + \varphi_{j0}$, где λ — чувствительность анализатора, а φ_{j0} — фазы углов α_j , связанные отношением $\varphi_{10} = 90^\circ \pm \varphi_{20}$. Из этого вытекает, что \mathbf{F}_q и $\mathbf{C}_q = \pm \cos \lambda k \varphi_q^n \boldsymbol{\tau}_1 \pm \sin \lambda k \varphi_q^n \boldsymbol{\tau}_2$.

При нулевом или эталонном значении свойства φ векторы \mathbf{F}_q и \mathbf{C}_q лежат на оси x_2 . С увеличением значений φ концы этих векторов перемещаются по окружности, а отмериваемая ими дуга зависит от λ и моделирует субъективные оценки различий между заданным и нулевым значением свойства φ . Психофизиологическая интерпретация осей координат и базисных векторов в этой модели зависит от специфики оцениваемого свойства и диапазона отображения его значений на окружность. Из данной модели

следует, что субъективные оценки величины физической ориентации линий относительно горизонтали описываются законом С. Стивенса, в котором показатель степени равен единице, а $\lambda = 2$.

Таким образом, путем подбора подходящих функций $\alpha_j(\varphi)$, величины λ , плотности детекторов, латерального торможения между ними и других параметров формального сферического анализатора можно воспроизвести различные эмпирические зависимости между объективными значениями свойства объекта и их субъективными значениями или оценками различий. Разным компонентам формального анализатора в биологической нейронной сети могут соответствовать разные психофизиологические органы и структуры. Построение сферических нейросетевых моделей того, как человек воспринимает, различает и оценивает различные значения свойств объектов может способствовать более эффективному поиску и изучению этих структур.

1.8. Сферическая нейросетевая модель зрительного опознания объектов

Изображенная на рис. 7 схема сферической нейронной сети опознавательного действия содержит слой рецепторов и 5 нейронных ансамблей. Эта нейронная сеть симметрична относительно ее центральной части, куда входят детекторы и нейроны памяти, которые связывают сенсорные компоненты сети (рецепторы и преддетекторы) с зеркально симметричными им моторными компонентами (мотонейронами и командными нейронами). Все векторы данной нейросетевой модели задаются в ортонормированном базисе общего для них векторного пространства Ω . При этом выходные векторы \mathbf{F}_q , \mathbf{D}_q и др. рассматриваются как математические описания состояния воздействующего объекта, возникающего на выходе соответствующих ансамблей.

Предполагается, что выделение мозгом максимально возбужденных нейронов может осуществляться на выходе ансамбля детекторов и нейронов памяти. При такой «редукции» векторов \mathbf{D}_q и \mathbf{M}_q к одному из векторов $d_{\max} \mathbf{d}_q$ или $m_{\max} \mathbf{m}_q$ теряется часть информации о свойстве φ_q , поскольку распределение величины возбуждения других векторов этих ансамблей далее не учитывается. Это не позволяет редуцированным векторам $d_{\max} \mathbf{d}_q$ или $m_{\max} \mathbf{m}_q$ (где \mathbf{d}_q и \mathbf{m}_q — базисные векторы соответствующих ансамблей) быть полноценной основой для быстрой организации вербального или двигательного ответа на свойство φ_q . Для выполнения таких ответов на ансамбль командных нейронов, имеющих v синапсов, должны поступать векторы \mathbf{D}_q или \mathbf{M}_q с такой же размерностью v , а не их одномерная редукция. Тем не менее процесс выделения мозгом максимально возбужденного детектора зрительной коры или нейрона памяти может играть важную



Рис. 7. Схема нейронной сети опознавательного действия

Векторы F_q , D_q , M_q , K_q и P_q описывают состояния объекта с q -м значением свойства φ на выходе соответствующих нейронных ансамблей; $p_{\max} p_q$ — выход мотонейрона, имеющего максимальное возбуждение и вызывающего двигательный ответ на объект со свойством φ_q (по Беспалов, 2014)

роль в процессах порождения и осознания человеком *ощущаемых* значений свойства φ .

Возможный психофизиологический механизм возникновения ощущений описан А. М. Иваницким (1996) в концепции «синтеза информации о физических и сигнальных свойствах стимула на нейронах проекционной коры», а также Дж. Эдельманом (1987) в концепции «повторного входа» возбуждения в зрительную кору. Согласно концепции А. М. Иваницкого первичное физиологическое возбуждение «проекционной зрительной коры» возникает через 50 мс после показа стимула. Далее оно перемещается в височную и лобную кору, а затем от височной области в гиппокамп и гипоталамус. После этого возбуждение вновь возвращается к проекционной коре и повторно ее активирует. При прохождении по разным отделам мозга первичное возбуждение обогащается прошлым опытом и хранящейся в памяти информацией о стимуле, о текущих потребностях человека и пр. В результате первичное возбуждение зрительной коры через 160–180 мс после показа объекта превращается в ощущение некоторого значения свойства φ .

В результате такого или подобного ему процесса вектор D преобразуется в вектор M , который описывает состояние распределенного по мозгу ансамбля взаимосвязанных нейронов памяти, участвующих в осознанном восприятии свойств объектов. Е. Н. Соколов (2004) относил некоторые из них к категории «нейронов сознания». Согласно его концепции «в основе субъективных явлений лежит активность „нейронов сознания“, образующих распределенную подсистему. С этой точки зрения поток сознания может быть представлен сменяющимися друг друга возбуждениями „нейронов сознания“... они составляют отдельный класс нейронов коры,

каждый из которых связан с отдельным психическим актом. Поэтому выпадение отдельного „нейрона сознания“ ведет к утрате связанного с ним психического переживания» (Соколов, 2010, с. 115, 132). «Особенностью „нейронов сознания“ является их зависимость от нейронов активирующей и инактивирующей систем» (там же, с. 118). В связи с этим различные формы «отключения сознания» (при обмороке, в некоторых фазах сна и пр.), а также механизмы «восстановления сознания» после черепно-мозговой травмы Е. Н. Соколов соотносил с изменением режима работы «нейронов сознания», необходимый уровень активации которых поддерживается ретикулярной системой.

Таким образом, вектор M_q описывает выходное состояние распределенного по мозгу ансамбля нейронов памяти, участвующих в осознании ощущения q -го значения свойства объекта. Соответствующая векторам M функциональная система нейронов формируется в мозге из имеющихся нейрональных ресурсов тогда, когда у субъекта возникает намерение или осознанная цель воспринимать разные значения свойства объекта для того, чтобы выполнить по отношению к объекту какие-либо акты — назвать значения его свойства, нажимать соответствующие им кнопки в эксперименте и пр. В этом случае запомненные значения свойства объекта становятся опознавательными эталонами и приобретают определенный *психологический смысл*, под которым имеется в виду *установленное субъектом отношение* значения свойства к тому, что с ним или с его помощью нужно сделать. Иначе говоря, смысл выделенного значения свойства — это его *отношение* к намерениям или к целям субъекта.

В рассматриваемой модели порождение неосознанных ощущений свойства φ соотносится с нейрофизиологической редукцией вектора $D_q \rightarrow d_{\max} d_q$, тогда как осознание этих ощущений соотносится с их «сличением» с опознавательными эталонами, каждому из которых соответствует определенный двигательный или вербальный ответ. Опознавательные эталоны в психологическом эксперименте формируются у испытуемых в процессе изучения инструкции и принятия цели опознавательного действия. На нейрофизиологическом уровне опознавательного действия эти эталоны хранятся в памяти в форме синаптических векторов детекторов и нейронов памяти. На психическом уровне опознавательные эталоны актуализируются в форме воображаемых субъектом значений свойств. Более детально процесс «сличения» субъектом неосознанного ощущения свойства с эталонами рассматривается нами в квантовоподобной модели опознания, которая построена путем математического обобщения его нейросетевой модели (см. параграф 2.3).

Когда значения свойств объекта (его форма, положение в пространстве и пр.) изменяются быстро и неожиданно для субъекта, они могут отражаться в нейросети неосознанно и без заранее поставленной цели. В этом случае

редукция векторов \mathbf{D} не происходит и они могут достаточно быстро, минуя нейроны памяти и сразу через командные нейроны, вызывать определенный двигательный акт, например рефлекторное подхватывание рукой случайно выпавшего из нее предмета. При этом осознанные ощущения неожиданно изменившихся значений свойств объекта могут возникать у субъекта с помощью «нейронов сознания» уже после осуществления рефлекторного двигательного акта. То же самое может происходить при «автоматизированном» выполнении хорошо освоенного познавательного действия.

Отличительной особенностью развиваемой здесь деятельностной концепции порождения ощущений (Леонтьев, 2004 и др.) является предположение о том, что они возникают с помощью или *посредством* мозга и его нейронных функциональных систем. Однако ощущения свойств объектов существуют и локализуются не в мозге, а в перцептивном пространстве субъектов (людей или животных). Это пространство возникает и формируется при усложнении условий практических взаимодействий субъектов с миром вместе с развитием в филогенезе способности к порождению ощущений. Предполагается, что для математического описания перцептивных пространств и процессов локализации в них чувственно воспринимаемых или воображаемых объектов необходимо использовать комплексные векторные пространства и квантовоподобные модели порождения и трансформации ощущений и других психических образов (см. параграф 2.3).

После того как q -е значение свойства предмета отображено в векторах \mathbf{D}_q и \mathbf{M}_q , может осуществиться ассоциированное с этим значением рефлекторное (только через детекторы) или достаточно произвольное (через нейроны памяти) движение или название свойства словом. Для описания этих процессов в сферической нейросетевой модели предполагается, что векторы \mathbf{D}_q или \mathbf{M}_q после их нормировки поступают на входы командных нейронов, которые работают по общим принципам сферической нейросети. Если отражаемое свойство объекта является одномерным, то ансамбль командных нейронов содержит два нейрона, как и ансамбль преддетекторов. При поступлении на синапсы командных нейронов вектора \mathbf{M}_q на выходе этого ансамбля возникает двумерный единичный вектор $\mathbf{K}_q = K\mathbf{M}_q$, где K — линейное преобразование вектора \mathbf{M}_q . Матрица этого преобразования имеет две строки, в которых расположены синаптические коэффициенты двух командных нейронов, и s столбцов — по числу нейронов памяти. Вектор $\mathbf{K}_q = k_1\mathbf{k}_1 + k_2\mathbf{k}_2$, имеющий координаты $k_1 = \cos(\gamma\alpha(\varphi_q))$ и $k_2 = \sin(\gamma\alpha(\varphi_q))$ в новой, моторной форме, кодирует воздействующее на рецепторы значение свойства φ . Константа γ связана с дифференциальной чувствительностью субъекта к выполняемым движениям. Чем больше γ (при линейной зависимости α от φ), тем лучше субъект различает две моторные команды, управляющие движениями, ассоциированными с двумя близкими значениями свойства φ . Угол между двумя

векторами \mathbf{K} коррелирует с величиной субъективных различий между соответствующими им движениями.

Вектор \mathbf{K}_q поступает на синаптические входы мотонейронов \mathbf{P}_j , которые активируют разные группы мышц, участвующие в выполнении определенного двигательного или вербального ответа \mathbf{A}_q . Каждый моторный нейрон в результате формирования рефлекторных или смысловых связей между «стимулами и реакциями» может быть настроен на определенное значение φ_j свойства объекта. При поступлении на ансамбль мотонейронов вектора (команды) \mathbf{K}_q в максимальной степени возбуждается выход мотонейрона с q -м базисным вектором $p_{\max}\mathbf{P}_q$, который порождает ответ \mathbf{A}_q . Этот результат действия может восприниматься тем же субъектом и соотносится им с образом желаемого или планируемого результата, что происходит при оценивании правильности ответа при сравнении заданного и полученного результата действия. Эти процессы обратного соотношения своего ответа с обусловившим его воздействием φ_q и с целью субъекта входят в его действие и выполняются на стадии восприятия и осознания полученного результата.

Изложенная сферическая нейросетевая модель опознавательного действия позволила нам дать достаточно полное объяснение различных особенностей времени реакции и вызванных потенциалов, регистрируемых в эксперименте по решению задачи Струпа с подавлением двигательного ответа на некоторые стимулы (Маракшина, Беспалов, Вартанов, 2017).

1.9. Проблема векторного описания сумматора нейрона

Выход u_k сумматора классического нейрона обычно вычисляется с помощью скалярного произведения вектора \mathbf{x} (входное воздействие на нейрон) и вектора синаптических связей \mathbf{w}_k : $u_k = \sum_i^n w_{ki}x_i = (\mathbf{w}_k, \mathbf{x}) = |\mathbf{w}_k| \cdot |\mathbf{x}| \cdot \cos(\widehat{\mathbf{w}_k\mathbf{x}})$. В основе такого описания работы сумматора лежат два допущения: 1) векторы $\mathbf{w}_k \in \mathbb{W}$ и $\mathbf{x} \in \mathbb{X}$ принадлежат к одному векторному пространству, то есть $\mathbb{W} = \mathbb{X}$, поскольку скалярное произведение и углы между векторами из разных пространств не определены; 2) базисные векторы $\boldsymbol{\tau}_i$ общего пространства ортонормированны, поскольку только в таком базисе скалярное произведение векторов равно сумме произведений их координат. Е. Н. Соколов и Г. Г. Вайткявичус рассматривают сумматор также как «коррелятор, вычисляющий силу связи между векторами» \mathbf{w}_k и \mathbf{x} , что тоже предполагает их принадлежность к одному пространству. С математической точки зрения коэффициент корреляции равен косинусу угла между нормированными случайными величинами (векторами \mathbf{w}_k и \mathbf{x}), а ковариация равна их скалярному произведению.

Однако входные воздействия \mathbf{x} на нейрон и способность его синапсов (описываемая вектором \mathbf{w}_k) преобразовывать эти воздействия в выход ней-

рона имеют разную природу. В связи с этим возникает вопрос о правомерности отнесения данных векторов к одному пространству и их выражение в общем базисе. Это, в свою очередь, влечет вопрос о правомерности описания работы сумматора с помощью скалярного произведения. В. Е. Дубровский в одном из докладов также отметил, что сумма и разность векторов w_k и x не имеет психофизиологического смысла и по этой причине они не могут принадлежать одному векторному пространству. Этот аргумент может быть частично оспорен в связи с тем, что при описании обратных связей между нейронами, в моделях и алгоритмах их обучения данным операциям придается определенный психофизиологический смысл (см. параграф 1.5), который может измениться при отказе от допущения 1 и другом векторном описании работы сумматора.

Еще один критический аргумент состоит в том, что в определении скалярного произведения векторов w_k и x через их длину и косинус угла между ними содержится «логический круг». Ведь длина и угол между векторами в абстрактных векторных пространствах, к которым относятся также пространства входных и выходных состояний нейронов, сами определяются через скалярное произведение (см. параграф 1.3). Тем не менее определение скалярного произведения через косинус угла между векторами наглядно и полезно. Оно используется также в классической физике и аналитической геометрии, в которой векторы отождествляются с направленными отрезками, расположенными на обычной (евклидовой) плоскости или в пространстве. Длина, направление и угол между такими «геометрическими» векторами понимаются интуитивно и измеряются с помощью линейки, циркуля и выбранных масштабов, а не определяются с помощью функций $g(e_i, e_j)$ (Александров, 1968).

В связи этим возникает необходимость в обосновании приведенных выше математических формул для вычисления выхода сумматора. При этом полный отказ от допущения 1 и полагание того, что пространства \mathbb{W} и \mathbb{X} не связаны друг с другом, не вполне удовлетворительно. В этом случае выход сумматора нейрона будет зависеть от базиса в одном из пространств, который выбирается произвольно из соображений удобства описания экспериментальных данных. При повороте базиса в пространстве \mathbb{X} и неизменности базиса в другом независимом пространстве результат скалярного произведения векторов w_k и x будет зависеть от нашего выбора базиса.

В связи с этим можно предположить, что пространства \mathbb{W} и \mathbb{X} и их базисы должны находиться в отношении взаимной двойственности или сопряженности, которое отличается от тождественности и имеет определенный психофизиологический смысл. В. Е. Дубровский предлагает описывать это отношение путем введения взаимнодвойственных норм векторов $\|x\|_{\mathbb{X}}$ и $\|w\|_{\mathbb{W}}$ и пр. Однако для квантовоподобного обобщения сферической

нейросетевой модели такая математическая конструкция не вполне удобна, и мы воспользуемся другим способом описания данного отношения.

Будем полагать, что базисные векторы e^i пространства \mathbb{W} (состояний синапсов нейрона) являются *линейными* функционалами, заданными на пространстве \mathbb{X} (состояний входного воздействия на нейрон). Эти функционалы отображают каждый вектор x пространства \mathbb{X} в определенное число, равное его i -й координате: $e^i(x) = x^i$. Функционалы (e^1, \dots, e^n) образуют в пространстве \mathbb{W} базис, двойственный к базису (e_1, \dots, e_n) пространства \mathbb{X} в том смысле, что $e^i(e_j) = \delta_{ij}$, где δ_{ij} — символ Кронекера, равный 1 при $i = j$ и 0 при $i \neq j$ ⁴.

Векторы $w_k = \sum_{i=1}^n w_{ki} e^i$ также являются линейными функционалами на пространстве \mathbb{X} . «Действуя» правой и левой частью этой формулы на вектор x , получим:

$$w_k(x) = \sum_{i=1}^n w_{ki} e^i(x) = \sum_{i=1}^n w_{ki} x^i.$$

Правая часть полученной формулы похожа на приведенную выше формулу для скалярного произведения векторов одного пространства заданных в ортонормированном базисе. Она дает тот же числовой результат, что и скалярное произведение, однако имеет другой математический смысл. Описанная операция называется «спариванием» векторов взаимнодвойственных пространств. Ее аналогом является операция «свертки» тензора по одноименному верхнему и нижнему индексу. Введение операции $w_k(x)$ в теорию сферических нейросетей позволяет обобщить классическую модель путем отказа от постулата глобальной евклидовости субъективного пространства и перехода к римановой геометрии для описания достаточно тонких отклонений моделей от сферичности при объяснении не вполне равномерного распределения на окружности сравниваемых объектов и пр.

Отношение двойственности между векторами w_k и x позволяет также при описании формальных нейронов использовать символы векторов, предложенные П. Дираком в квантовой физике, что облегчает переход к квантовоподобному обобщению нейросетевой модели. С помощью этих символов линейные функционалы w_k в евклидовом пространстве \mathbb{W} , по аналогии с функционалами гильбертова пространства в физике, можно обозначать символом $\langle w_k |$, который называется бра-вектором. Векторы x двойственного ему пространства \mathbb{X} называются кет-векторами и обозначаются символом $|x\rangle$. Тогда выход k -го нейрона ансамбля можно представить как ре-

⁴ Отметим, что между двойственными базисами $\{e^i\}$ и $\{e_i\}$ имеется симметрия, которая проявляется в том, что $e^i(e_j) = e^j(e_i)$. Это означает, что пространства \mathbb{X} и \mathbb{W} являются взаимнодвойственными.

зультат действия функционала $\langle \mathbf{w}_k | \mathbf{x} \rangle$ на вектор $|\mathbf{x}\rangle$, что записывается в виде:

$$y_k = \langle \mathbf{w}_k | \mathbf{x} \rangle \stackrel{\text{def}}{=} \mathbf{w}_k(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n w_{ki} x^i.$$

Если пространства \mathbb{W} и \mathbb{X} заданы над полем вещественных чисел (как в классической векторной психофизиологии), то правая часть данной формулы равна вещественному числу, которое совпадает с величиной скалярного произведения векторов $(\mathbf{w}_k, \mathbf{x}) = \sum_i^n w_{ki} x_i$, заданных в *ортонормированном базисе* общего для них евклидова пространства. В руководствах по квантовой физике (Дирак, 1960, с. 33 и др.) выражения $\langle \mathbf{w}_k | \mathbf{x} \rangle$ часто называют скалярными произведениями этих векторов, принадлежащих к взаимно двойственным пространствам над полем комплексных чисел. В квантовой физике, использующей ортонормированные базисы для описания состояний микрообъектов, это вполне оправдано, поскольку в таком базисе различия между функционалами и скалярными произведениями становятся физически несущественными. Однако это затемняет некоторые психологически значимые различия между данными математическими конструкциями.

Одно из математических различий между пространствами \mathbb{W} и \mathbb{X} состоит в следующем. Поскольку размерность этих пространств одинакова, то между ними можно установить отношение изоморфизма путем отображения базиса $\{e^i\}$ в двойственный базис $\{e_i\}$. Однако этот изоморфизм не является «каноническим», поскольку он изменяется при замене базисов в этих пространствах. Так, в одномерном случае $e^1(e_1) = 1$. Тогда к базису $\{ae^1\}$ двойственным будет базис $\{a^{-1}e_1\}$. При этом линейные отображения (изоморфизмы) $f_1: e^1 \rightarrow e_1$ и $f_2: ae^1 \rightarrow a^{-1}e_1$ различны, если только $a^2 \neq 1$. Это означает, что между пространствами \mathbb{X} и \mathbb{W} нет канонического (не зависящего от выбора базисов) изоморфизма, и поэтому эти пространства нельзя отождествлять.

Однако если в пространстве \mathbb{X} введено евклидово или эрмитово скалярное произведение, то каждому функционалу $\mathbf{w}_k(\mathbf{x})$ на \mathbb{X} можно поставить во *взаимнооднозначное* соответствие (не зависящее от выбора базиса) вектор $\tilde{\mathbf{w}}_k \in \mathbb{X}$, который при скалярном произведении с \mathbf{x} даст тот же результат, что и $\mathbf{w}_k(\mathbf{x})$. На этом основании данные *операции* (но не пространства \mathbb{X} и \mathbb{W}) в физике отождествляют. При этом только в ортонормированном базисе числовые значения координат векторов \mathbf{w}_k и $\tilde{\mathbf{w}}_k$ из взаимнодвойственных пространств будут совпадать.

Таким образом, разные по смыслу операции с векторами $\langle \mathbf{w}_k | \mathbf{x} \rangle \stackrel{\text{def}}{=} \mathbf{w}_k(\mathbf{x})$ и $(\mathbf{w}_k, \mathbf{x})$ дают одинаковый числовой результат и имеют похожие формулы при записи векторов \mathbf{w}_k и \mathbf{x} в ортонормированном базисе. На этом основании между ними можно поставить знак равенства: $\langle \mathbf{w}_k | \mathbf{x} \rangle = (\mathbf{w}_k, \mathbf{x})$. Это равенство аналогично «равенству по денотату» двух разных по смыслу математических символов и операций, например: $2 \cdot 3 = 3 + 3 = 7 - 1$.

Оно обосновывает возможность использования скалярного произведения векторов \mathbf{w}_k и \mathbf{x} для описания работы сумматора классического нейрона. Это правомерно тогда, когда данные векторы записываются в ортонормированном базисе, что мы и делали при описании сферической нейросетевой модели. Однако вопросы о величине обычных (необобщенных) углов между векторами $\langle \mathbf{w}_k | \mathbf{x} \rangle$ или об их коллинеарности уже не имеют смысла, поскольку углы между векторами взаимно двойственных пространств не определены. Это ограничение компенсируется тем, что интерпретация пространств \mathbb{X} и \mathbb{W} как взаимнодвойственных открывает возможность для тензорного и квантовоподобного обобщения сферической нейросетевой модели.

Раздел 2. Квантовоподобные модели нейронов и познавательных процессов

2.1. Квантовоподобные обобщения моделей формальных нейронов и возможности их психофизиологической интерпретации

Термин «квантовые нейронные сети» (*Quantum Neural Networks*) введен в 1995 г. в работе С. Кака (S. Kak, 1995), в которой предложена идея объединения концепции нейронной сети перцептрона с парадигмой квантовых вычислений. В последующих работах (Menner, 1998 и др.) эта идея была разработана математически. Мы рассмотрим ее при описании перехода от классической векторной модели нейронов Мак-Каллока — Питца к их квантовоподобной модели. Состояние классического нейрона МКП (см. параграф 1.3) описывается вектором одномерного пространства $\mathbf{y} = \varepsilon_1 \mathbf{e}_1$, координата которого может быть равна булевым числам 1 или 0, которые несут 1 бит информации о состоянии нейрона (возбужденное или спокойное). При суммировании двух таких состояний возникает одно из таких же состояний: $0\mathbf{e}_1 + 1\mathbf{e}_1 = 1\mathbf{e}_1$ и т. д.

В квантовоподобной модели нейрона МКП его состояние рассматривается как квантовая суперпозиция (сумма) состояний возбуждения и невозбуждения, которым ставятся в соответствие ортонормированные векторы двумерного комплексного пространства, обозначаемые символами $|1\rangle$ и $|0\rangle$. В матричном виде им соответствуют вектор-столбцы: $|1\rangle = (1, 0)^T$ и $|0\rangle = (0, 1)^T$, где T — символ транспонирования.

Квантовый принцип суперпозиции состояний можно сформулировать так: если некоторый объект (атом, нейрон, рисунок «лицо-ваза» и пр.) может существовать в состоянии $|x_1\rangle$ или $|x_2\rangle$, в которых физическое измерение или психофизиологическое обнаружение значений его свойства φ с достоверностью дает результат x_1 или x_2 соответственно, то объект может существовать также в состоянии $|y\rangle = a|x_1\rangle + b|x_2\rangle$, в котором то же измерение или обнаружение свойства дает результат $|x_1\rangle$ или $|x_2\rangle$ с вероятностями $|a|^2$ и $|b|^2$ соответственно. При этом числа a и b трактуются как

амплитуды вероятностей *возможного* нахождения объекта в одном из состояний $|x_1\rangle$ или $|x_2\rangle$. Квадраты модулей этих чисел в сумме должны быть равны единице: $|\alpha|^2 + |\beta|^2 = 1$. Это позволяет интерпретировать их как *вероятности обнаружения* объекта в соответствующих состояниях⁵.

В соответствии с этим принципом состояние нейрона МКП в его квантовоподобной модели описывается вектором $|y\rangle = \alpha_0|0\rangle + \alpha_1|1\rangle$, который принадлежит двумерному эрмитову пространству \mathbb{U}^6 . Комплексные числовые координаты этого вектора удовлетворяют условию его единичной длины: $|\alpha_0|^2 + |\alpha_1|^2 = 1$, а вещественные числа $|\alpha_0|^2$ и $|\alpha_1|^2$ трактуются как вероятности того, что выход нейрона будет обнаружен в возбужденном или спокойном состоянии. При таком обнаружении происходит *квантовая редукция* вектора $|y\rangle$ к одному из векторов $|1\rangle$ или $|0\rangle$, которые являются базисными в пространстве \mathbb{U} и соотносятся с собственными векторами оператора, описывающими состояния измерительного прибора в физике или состояния опознавательных эталонов в психологии (см. параграф 1.3).

Единичные по длине векторы $|y\rangle$ двумерного эрмитова пространства в физике называют спинорами, а в теории квантовых вычислений — квантовыми битами, или кубитами. Кубит может быть реализован объектом, который с определенными вероятностями обнаруживается в одном из двух альтернативных (ортогональных) состояний. Физической реализацией кубита является спин электрона или атома, принимающий значение «вверх» или «вниз» после прохождения между двумя магнитами, а также поляризация фотона, которая становится горизонтальной или вертикальной после воздействия на фотон соответствующего поляроида.

Можно провести аналогию между выходом квантового нейрона $|y\rangle = \alpha_0|0\rangle + \alpha_1|1\rangle$ и выходом классического ансамбля из двух предетекторов, который описывается вектором $\mathbf{F} = \cos \alpha(\varphi)|\tau_1\rangle + \sin \alpha(\varphi)|\tau_2\rangle = f_1|\tau_1\rangle + f_2|\tau_2\rangle$. Аналогия состоит в том, что концы векторов $|y\rangle$ и \mathbf{F} лежат на окружности, или одномерной сфере, которая для вектора $|y\rangle$ в физике называется сферой Блоха. Это означает, что состояние квантового нейрона также описывается *направлением* единичного вектора $|y\rangle$, или

⁵ Данная формулировка принципа квантовой суперпозиции состояний согласуется с его формулировкой в квантовой механике (Ландау, Лифшиц, 1989, с. 19), но предполагает его применимость также к нейрофизиологическим и психическим (воспринимаемым и пр.) состояниям объектов.

⁶ Эрмитово, или унитарное, пространство отличается от описанного в параграфе 1.3 евклидова пространства тем, что оно задается над полем комплексных чисел, а скалярное произведение векторов в нём эрмитово симметрично, то есть при перестановке сомножителей его результат заменяется на комплексно сопряженное число: $g(\mathbf{e}_i, \mathbf{e}_j) = g(\mathbf{e}_j, \mathbf{e}_i)$. Из этого и положительной определенности данного произведения следует, что оно должно быть линейным по первому аргументу и антилинейным по второму. При координатной записи векторов: $g(\mathbf{x}; \mathbf{y}) = \mathbf{x}^T \overline{\mathbf{y}}$ (в ортонормированном базисе).

отношением модулей $|\alpha_0|/|\alpha_1|$ его координат и разностью их фаз (аргументов комплексных чисел)⁷.

Другой аспект этой аналогии состоит в том, что квадраты вещественных координат d_{jq}^2 *нормированного* выходного вектора ансамбля детекторов $\mathbf{D}_q = \sum_j^n d_{jq} \tau_j$ или аналогичного ансамбля мотонейронов \mathbf{P}_q можно трактовать как вероятности обнаружения отдельным детектором или мотонейроном соответствующих им значений свойства при поступлении на рецепторы объекта со свойством φ_q . Происходящая при этом *классическая* редукция этих векторов к их различным (j -м) базисным состояниям ($\mathbf{D}_q \rightarrow d_{jq} \mathbf{d}_j$) позволяет объяснить увеличение (до 15%) ошибок при быстром опознании объектов за счет неверного декодирования значения их свойства на выходе детекторов или мотонейронов. Это может происходить тогда, когда вектор \mathbf{D}_q поступает на командные нейроны, минуя нейроны памяти, в синапсах которых отображаются опознавательные эталоны. Такое бывает также при выполнении хорошо освоенных (автоматизированных) опознавательных действий с большим числом эталонов и соответствующих им ответов при инструкции выполнять их как можно быстрее.

Наиболее важные различия между векторами $|y\rangle$ и \mathbf{F} определяются различием между *квантовой* и *классической суперпозицией* (суммой) их базисных состояний, а также между *редукцией* этих векторов к их базисным состояниям. Согласно В. А. Фоку (1976) суперпозиция состояний квантового объекта, в нашем случае квантового нейрона МКП, описывает его *потенциально возможное* состояние, в котором он некоторое время может находиться до взаимодействия с окружающей средой или через синапсы с другими нейронами. При взаимодействии со средой потенциально возможное состояние $|y\rangle$ нейрона разрушается (происходит его «декогеренция»), а при поступлении вектора $|y\rangle$ на синапсы другого квантового нейрона он преобразуется в выходной вектор $|z\rangle$ с помощью оператора \hat{w}_k , описывающего данный нейрон: $\hat{w}_k |y\rangle = |z\rangle$ (выход k -го нейрона).

При редукции потенциально возможного состояния $|y\rangle = \alpha_0|0\rangle + \alpha_1|1\rangle$ квантового нейрона он переходит в одно из своих *действительных*, или наблюдаемых, состояний возбуждения или покоя. Этому процессу соответствуют переходы $|y\rangle \rightarrow |0\rangle$ или $|y\rangle \rightarrow |1\rangle$ с вероятностями $|\alpha_0|^2$ и $|\alpha_1|^2$, зависящими от прибора, с помощью которого эта редукция осуществляется и наблюдается.

⁷ Математический смысл нормировки (приведения к единичной длине) векторов $|y\rangle$ и \mathbf{F} , задаваемых в ортонормированном базисе, состоит в том, что в этом случае их суммирование адекватно описывает «сумму их направлений», точнее, прямую или внешнюю сумму соответствующих им одномерных пространств. Такие пространства более полно, чем принадлежащие им отдельные векторы, описывают физические состояния микрообъектов и физиологические состояния выхода нейронных ансамблей или их синаптических входов.

Таким образом, квантовая суперпозиция состояний предполагает две формы их существования — потенциально возможную, в которой объект *может находиться* в некоторые моменты времени, и актуально-действительную, в которой объект *действительно обнаруживается* в настоящий момент времени другими объектами (приборами) или субъектами. Потенциально возможные состояния объекта характеризуются неполной объективной определенностью значений его свойств и их непроявленностью в каких-либо материальных и в принципе наблюдаемых «следах» взаимодействия объекта с миром.

В основе представления о классической суперпозиции состояний, в отличие от квантовой, лежит одноуровневая онтология, в которой отсутствуют потенциально возможные состояния, поскольку все они полагаются действительно существующими (в актуально-действительной форме) в каждый момент времени от момента их возникновения и до момента разрушения. Из этого вытекает классический принцип суммирования состояний тех объектов, для которых такая онтология справедлива. К ним относятся объекты, изучаемые, в частности, в классической физике и нейрофизиологии.

Например, при подаче на рецепторы *локального* биологического анализатора одновременно двух разных цветов или двух разноориентированных линий человек увидит новый суммарный цвет или линию промежуточной ориентации. В этом проявляется классический принцип суперпозиции состояний данных объектов и «правило параллелограмма» при суммировании описывающих их векторов \mathbf{F}_1 и \mathbf{F}_2 . Классическая редукция вектора \mathbf{D}_q к максимально возбужденному детектору также отличается от редукции состояния квантового нейрона МКП. При классической редукции $\mathbf{D}_q \rightarrow d_{\max} \mathbf{d}_q$ меньшие по величине возбуждения других детекторов не исчезают мгновенно и продолжают некоторое время существовать в действительной («затухающей») форме после такой редукции. Однако квантовая редукция $|y\rangle \rightarrow |1\rangle$ происходит, по-видимому, мгновенно, поскольку другое потенциально возможное состояние $|0\rangle$ перестает существовать в тот же момент времени.

Это свидетельствует о том, что принципы *квантовой* суперпозиции и редукции состояний не применимы к описанию работы локальных биологических анализаторов *простых* свойств объектов. Однако это не обесценивает работу по построению квантовоподобных моделей формальных нейронов и нейросетей. Можно предположить, что такие модели могут описывать работу высокоуровневых «гностических единиц», участвующих в порождении субъектом достаточно сложных и целостных образов объектов.

Так, «двойственный» графический объект O , который воспринимается как изображение лица f или вазы v , до момента его актуального восприятия человеком находится в потенциально возможном состоянии

$|O\rangle = \alpha_1|f\rangle + \alpha_2|v\rangle$. Это состояние не является физическим, поскольку оно «разлагается» по возможным психологическим значениям объекта, которые хранятся в памяти человека и не являются результатами физических измерений. Если квадраты чисел α_i равны вероятностям восприятия объекта либо как лица, либо как вазы, то эти числа можно трактовать как амплитуды вероятностей порождения субъектом таких образов. В процессе восприятия объекта его исходное состояние, представленное в виде квантовой суперпозиции состояний $|f\rangle$ и $|v\rangle$, редуцируется к одному из них: $|O\rangle \rightarrow |f\rangle$ или $|O\rangle \rightarrow |v\rangle$. Такая редукция предположительно включена в процесс осознания психического образа объекта (его восприятия как f или v), который зависит от точки фиксации глаз. Это порождает разные проекции объекта на сетчатку и его разные нейрофизиологические отражения в мозге («нервные модели стимула» по Е. Н. Соколову или «гностические единицы» по Е. Конорски), которые участвуют в порождении и осознании разных психических образов объекта и также могут находиться в состоянии квантовой суперпозиции. Аналогичная квантовоподобная модель восприятия двойственных изображений описана в работе (Петренко, Супрун, 2017).

Квантовоподобная модель формального нейрона, обобщающая его классическую модель из параграфа 1.4, имеет следующий вид: $|y_k\rangle = \hat{F}(\hat{w}_k|x\rangle)$, где $|x\rangle$ — комплексный вектор n -мерного эрмитова пространства \mathbb{U} , описывающий квантовое состояние воздействующего на нейрон объекта; \hat{w}_k — унитарный «синаптический» оператор (эрмитова матрица $n \times n$) k -го квантового нейрона в ансамбле. Такие операторы поворачивают на некоторый угол вектор $|x\rangle$ и отображают его в вектор $|x^*\rangle$, который преобразуется активационным оператором \hat{F} в выходной вектор $|y_k\rangle$ квантового нейрона.

В начале двухтысячных годов появились работы, в которых были предложены квантовоподобные обобщения ряда классических моделей искусственных нейросетей. Так, в статье D. Ventura, T. Martinez (2000) разработана квантовоподобная модель ассоциативной нейросети Хопфилда. В статье M. Altaisky (2001) предложен алгоритм «обучения с учителем» квантовоподобного перцептрона. В работах N. Kouda et al. (2005) и R. Zhou et al. (2006) этот алгоритм был усовершенствован и распространен на другие кубитные нейронные сети. В настоящее время в большинстве квантовоподобных моделей формальные нейронные сети рассматриваются как самоорганизующиеся, работающие без учителя (Алтайский и др., 2014). Синаптические веса нейронов в них определяются параметрами решаемой задачи и модифицируются по квантовому аналогу правила Хебба (Panella et al., 2011).

Однако практически все современные квантовоподобные описания формальных нейронных сетей являются моделями искусственных систем и ориентированы на решение технических задач, связанных с созда-

нием нейросетевых квантовых компьютеров и разработкой алгоритмов квантовых вычислений (*Neuro Quantum Computing*). Их правдоподобные нейрофизиологические интерпретации пока отсутствуют. Одна из причин этого связана с недостаточной теоретической разработанностью гипотез о возможных механизмах связи нейрофизиологических и психических образов объектов. Другая причина состоит в том, что нейронные сети живых существ имеют макроскопический размер и высокую физическую температуру, приводящую к быстрой декогеренции (разрушению) их возможных квантовых состояний.

В связи с этим квантовые описания формальных нейросетей не могут, по-видимому, служить адекватными математическими моделями *простых* биологических нейросетей. Однако не исключено, что достаточно сложные нейронные сети и входящие в них «гностические единицы» или высокоуровневые и распределенные в пространстве мозга «нейроны сознания» (по Е.Н Соколову), с помощью которых люди порождают целостные образы объектов, осознают их, себя, свои цели, поступки и пр., уже не работают по законам булевой логики и классической физики, а требуют квантовоподобного описания.

Можно предположить также, что квантовоподобные описания формальных нейросетей при их психологической интерпретации и доработке будут адекватными математическими моделями функционирования неосознаваемых психических образов и процессов их осознания. Об этом свидетельствует, в частности, психологическая интерпретация спинора $|y\rangle = \alpha_0|0\rangle + \alpha_1|1\rangle$, предложенная советским физиком Ю. Орловым (Orlov, 1981). Им разработана одна из первых квантовоподобных моделей психического процесса, в данном случае процесса сомнения, возникающего у человека при выборе одного из двух альтернативных решений. В этой модели числа $|\alpha_0|^2$ и $|\alpha_1|^2 = 1$ трактуются как вероятности осознанного выбора субъектом одного из альтернативных решений, тогда как в квантовой информатике они определяют вероятность того, что в результате измерения физической системы, реализующей кубит $|y\rangle$, она будет обнаружена в состоянии $|0\rangle$ или $|1\rangle$ соответственно. Психофизиологическую интерпретацию имеют также специфические нелокальные связи, которые возникают между квантовоподобными состояниями искусственных нейронов и могут служить моделями смысловых отношений между психическими образами объектов.

2.2. «Запутанные» (*entanglement*) состояния и нелокальные связи между искусственными квантовыми нейронами или психическими образами объектов

Одно из интересных следствий, вытекающих из квантовоподобной модели нейронов, состоит в предсказании ею не физических, а скорее

логических нелокальных связей между этими объектами. Такие связи действительно возникают при объединении искусственных нейроноподобных элементов в одну систему путем их сближения в физическом пространстве квантового нейрокомпьютера и синхронизации их активности через локальные взаимодействия со средой и друг с другом. Поскольку мы предполагаем, что аналогичные нелокальные связи существуют также в перцептивном и мысленном пространстве живых существ между близкими по смыслу или ассоциативно связанными психическими образами объектов, то рассмотрим эти связи более детально на примере простейшей нейросети, состоящей из двух квантовых нейронов МКП.

Предварительно отметим, что при построении векторного пространства возможных состояний совокупности из двух классических нейронов МКП используется операция декартова произведения \times двух одномерных пространств состояний L_1 и L_2 этих нейронов. Если базисы данных пространств обозначить как e_1 и e_2 , то состояния каждого нейрона описываются векторами $y = \varepsilon_i e_1$ и $z = \varepsilon_i e_2$, где ε_i — числа 0 или 1. Базисом пространства состояний $L_1 \times L_2$ двух классических нейронов является упорядоченная пара векторов $e_1 \times e_2$. В таком пространстве у пары нейронов МКП имеется всего 4 возможных состояния, которые в параграфе 1.2 обозначались как (0, 0), (0, 1), (1, 0), (1, 1).

Описание состояния совокупности двух квантовых нейронов МКП усложняется потому, что их состояния $|y\rangle$ и $|z\rangle$ являются квантовыми суперпозициями базисных векторов: $|y\rangle = (\alpha_0|0\rangle + \alpha_1|1\rangle) \in H_1$ и $|z\rangle = (\beta_0|0^*\rangle + \beta_1|1^*\rangle) \in H_2$, где H_1 и H_2 — двумерные эрмитовы пространства. В квантовой информатике состояния «составной» двух- или мультикубитной системы описываются различными элементами тензорного произведения \otimes соответствующих пространств, в нашем случае H_1 и H_2 . Полученное с помощью этой операции пространство $H_1 \otimes H_2$ также является векторным. Его базис образуют тензорные произведения исходных базисных векторов: $\{|0\rangle \otimes |0^*\rangle, |0\rangle \otimes |1^*\rangle, |1\rangle \otimes |0^*\rangle, |1\rangle \otimes |1^*\rangle\}$, что в более компактной форме записывается так: $\{|00^*\rangle, |01^*\rangle, |10^*\rangle, |11^*\rangle\}$. При этом любое состояние двухкубитной системы, то есть элемент пространства $H_1 \otimes H_2$, может быть представлено в виде: $a|00^*\rangle + b|01^*\rangle + c|10^*\rangle + d|11^*\rangle$, где a, b, c, d — комплексные числа (амплитуды вероятностей нахождения системы в соответствующем состоянии), для которых выполняется $|a|^2 + |b|^2 + |c|^2 + |d|^2 = 1$.

Если состояния двух квантовых нейронов не связаны друг с другом специфической нелокальной связью, то вероятность *обнаружения* нейрона « y » в каком-либо состоянии не зависит от вероятности обнаружения нейрона « z » в аналогичных состояниях. В этом случае состояния $|y\rangle$ и $|z\rangle$ не коррелируют друг с другом и называются «разложимыми» (не «запутанными»). Такие состояния описываются с помощью тензорного произведения двух

векторов $|y\rangle$ и $|z\rangle$, которое равно:

$$\begin{aligned} |y\rangle \otimes |z\rangle &= (\alpha_0|0\rangle + \alpha_1|1\rangle) \otimes (\beta_0|0\rangle + \beta_1|1\rangle) = \\ &= \alpha_0\beta_0|00^*\rangle + \alpha_0\beta_1|01^*\rangle + \alpha_1\beta_0|10^*\rangle + \alpha_1\beta_1|11^*\rangle. \end{aligned}$$

Однако такие «разложимые» состояния не исчерпывают всех возможных состояний, в которых может находиться совокупность из двух квантовых нейронов, описываемая разными элементами (тензорами) пространства $H_1 \otimes H_2$. Когда выход совокупности квантовоподобных нейронов находится в одном из таких неразложимых состояний, то состояния этих нейронов называются «запутанными». В качестве примера неразложимого состояния рассмотрим одну из так называемых «EPR-пар»: $(\alpha_0\beta_0|00^*\rangle + \alpha_1\beta_1|11^*\rangle) \in H_1 \otimes H_2$, которая описывает «запутанное» состояние двух кубитов, а также состояние двух микрообъектов в известном мысленном эксперименте Эйнштейна — Подольского — Розена, направленном на проверку постулатов квантовой физики.

Это состояние неразложимо потому, что не может быть представлено в виде тензорного произведения $|y\rangle \otimes |z\rangle$ двух произвольных векторов из пространств H_1 и H_2 . Если предположить обратное, то для доказательства неверности этого предположения в приведенной выше формуле для произведения $|y\rangle \otimes |z\rangle$ можно положить $\alpha_0\beta_1 = 0$. В этом случае $\alpha_0 = 0$ или/и $\beta_1 = 0$. Однако при нулевых значениях α_0 или β_1 будет равен нулю коэффициент $\alpha_0\beta_0$ при базисном векторе $|00^*\rangle$ (если $\alpha_0 = 0$) или коэффициент $\alpha_1\beta_1 = 0$ при базисном векторе $|11^*\rangle$ (если $\beta_1 = 0$). Это означает, что EPR состояние $\alpha_0\beta_0|00^*\rangle + \alpha_1\beta_1|11^*\rangle$ не может быть получено путем тензорного произведения $|y\rangle \otimes |z\rangle$ какой-либо пары векторов $|y\rangle$ и $|z\rangle$ и в этом смысле оно «запутанно», или неразложимо на два независимых состояния.

После возникновения запутанного состояния, или «нелокальной связи», между двумя квантовыми нейронами (физически реализуемыми в квантовом нейрокомпьютере) она реализуется мгновенно при обнаружении одного из нейронов в состоянии 1 или 0. Связанный с ним нейрон в тот же момент времени переходит в одно из точно прогнозируемых состояний. Для указанной выше EPR-пары это 0 или 1, а для другой «запутанной» пары $\alpha_0\beta_1|01^*\rangle + \alpha_1\beta_0|10^*\rangle$ это 1 или 0. Такое взаимодействие и связи между объектами не локальны в том смысле, что осуществляются без каких-либо физических или биологических посредников между нейронами, микрообъектами или, по нашему предположению, между близкими по смыслу или ассоциативно связанными психическими образами объектов.

Возникают вопросы о том, существуют ли вообще «запутанные» состояния «гностических единиц» или психических образов объектов? Как могут возникать и проявляться нелокальные связи между психическими состояниями объектов? Какую функцию могут выполнять такие связи и пр.?

Гипотетические ответы на подобные вопросы в настоящее время можно дать, по-видимому, только на основе физических аналогий. В физике возможность нелокального взаимодействия между компонентами квантовых систем была доказана в многочисленных экспериментах, направленных на проверку неравенств типа Белла, которые в этих экспериментах не выполняются.

Неравенства Белла и аналогичные им неравенства ограничивают величину коэффициентов корреляции между случайными величинами, измеряемыми в физических экспериментах (об этих экспериментах и неравенствах см. Гринштейн, Зайонц, 2008; Хренников, 2008). Вместе с тем в последние годы обнаружено невыполнение неравенств типа Белла для корреляций между некоторыми психофизиологическими показателями и тестами (Conte et al., 2008; Gronchi et al., 2017 и др.). По аналогии с квантовой физикой можно предположить, что это свидетельствует о существовании нелокальных (квантовоподобных) связей между образами объектов, воспринимаемых или воображаемых в таких тестах. Дальнейшее теоретическое и экспериментальное изучение гипотезы о возможном существовании нелокальных связей между объектами психофизиологической реальности позволит, по-видимому, по-новому подойти к решению психофизиологической проблемы, а также проблемы объединения отдельных признаков объекта в его целостный психический образ.

2.3. Квантовоподобное обобщение сферической нейросетевой модели опознания

Квантовоподобная модель опознания описывает динамику *психических* состояний и «микрогенез» образов объектов на разных временных стадиях их опознания. Опишем эти стадии вначале с помощью понятий нейросетевой модели и физиологического критерия их выделения. Затем рассмотрим психические образы и процессы на этих стадиях с помощью понятий квантовоподобной модели. В начальный момент времени $t_0 = 0$ объект со свойством φ_q воздействует на рецепторы и переводит их совокупность в состояние R_q . Оно поступает на синапсы преддетекторов и в момент t_1 переводит их ансамбль в состояние F_q . Это, по предположению, проявляется в первом пике вызванных потенциалов (ВП) на латенции около 70 мс в затылочных и близких к ним отведениях (см. рис. 8). Интервал времени от t_0 до t_1 будем соотносить с первой стадией опознания объекта⁸.

⁸ При оценивании длительности выделяемых стадий мы используем данные эксперимента по опознанию четырех стимулов Струпа — слов «красный» и «зеленый», написанных красным или зеленым шрифтом и предъявляемых в случайном порядке на время около 1 с. При опознании других объектов на основе *только хронометрических показателей* (см. Беспалов, 1984) выделяются аналогичные по содержанию временные стадии, примерная длительность которых показана на рис. 7.



Рис. 8. Усредненные по группе вызванные потенциалы в затылочном отведении О2 на слово «красный» при опознании стимулов Струпа. Пунктирная линия — ВП при подавлении двигательного ответа на это слово; сплошная линия — ВП при выполнении такого ответа (по Маракшина, Беспалов, Варганов, 2017)

Вектор F_q поступает на синапсы детекторов, выделяющих q -е значение свойства объекта. В момент t_2 один из них максимально возбуждается, а выход всего ансамбля детекторов на второй стадии процесса (от t_1 до t_2) переходит в состояние D_q . На рис. 8 моменту t_2 соответствует второй пик ВП на латенции 110 мс. На третьей стадии (от t_2 до t_3) выделенное на предыдущих стадиях q -е значение свойства объекта «сличается» с опознавательным эталоном, с которым соотнесен двигательный ответ на это значение. На ней наблюдается третий пик ВП в затылочном отведении в момент времени $t_3 = 220$ мс. Он совпадает, по-видимому, с максимальным возбуждением одного из нейронов памяти («кодирующим» опознавательный эталон) и переходом ансамбля этих нейронов в состояние M_q . На стадии организации двигательного ответа (от t_3 до t_4) вектор M_q поступает на командные нейроны, ансамбль которых переходит в состояние K_q в момент t_4 (около 300 мс). На этой, четвертой, стадии осуществляется, в частности, подавление команды к двигательному ответу на один из стимулов Струпа, о чём свидетельствуют значимые различия между ВП на латенции около 300 мс в теменных и височных отведениях (см. Маракшина и др., 2017). Возбуждение ансамбля моторных нейронов, вызывающих двигательные ответы на стимул в задаче без подавления ответа, происходит на пятой стадии в момент t_5 (около 350 мс). Сокращение мышц и нажатие на кнопку пульта

осуществляется в среднем через 450 мс после предъявления объекта. В задаче с подавлением ответа на некоторые стимулы время опознания других объектов увеличивается примерно на 100 мс.

Для квантовоподобного обобщения берется простейшая нейросетевая модель, в которой углы векторов \mathbf{F}_q с осями координат линейно зависят от свойства φ : $\alpha(\varphi_q) = \lambda\varphi_q$. Переход от нейросетевой к квантовоподобной модели осуществляется путем введения временного параметра t в векторы \mathbf{F}_q , \mathbf{C}_q и др., использования комплексных чисел, а также замены физических значений свойства φ на его психические (сенсорные, ожидаемые и др.) значения, выделяемые субъектом на разных стадиях опознания объекта. Так, вектору возбуждения ансамбля из двух преддетекторов \mathbf{F}_q , принадлежащему двумерному подпространству евклидова пространства, ставится в соответствие зависящий от физического времени комплексный кет-вектор $|\mathbf{F}_q\rangle$, принадлежащий одномерному подпространству эрмитова пространства:

$$\mathbf{F}_q = \cos \lambda\varphi_q \boldsymbol{\tau}_1 + \sin \lambda\varphi_q \boldsymbol{\tau}_2 \rightarrow \\ \rightarrow |\mathbf{F}_q(t)\rangle = (\cos \lambda f_q t + i \sin \lambda f_q t) |f_q\rangle = e^{i\lambda f_q t} |f_q\rangle. \quad (1)$$

В правой формуле i — мнимая единица, квадрат которой равен -1 . Используется также формула Эйлера, или показательная форма записи единичных по модулю комплексных чисел: $\cos \alpha + i \sin \alpha = e^{i\alpha}$.

В квантовоподобной модели опознания предполагается, что одновременно с вектором \mathbf{F}_q в момент времени t_1 порождается *сенсорное состояние* свойства объекта, в котором его потенциально возможное q -е значение актуализируется и психически отражается субъектом. Это состояние описывается вектором $|\mathbf{F}_q(t_1)\rangle = e^{i\lambda f_q t_1} |f_q\rangle$, где символом $|f_q\rangle$ обозначен один из базисных векторов эрмитова пространства, а символ f_q (без скобок) обозначает выделяемое на этой стадии *сенсорное значение* свойства φ . Сенсорное значение f_q обнаруживается *субъектом* с помощью его физиологических органов — преддетекторов анализатора, локализованных в латеральных коленчатых телах и/или в первичной зрительной коре. Оно качественно отличается от физического значения φ_q , которое является результатом измерения свойства с помощью физических инструментов.

В нулевой момент времени, когда объект предъявляется для опознания, вектор $|\mathbf{F}_q(0)\rangle = |f_q\rangle$. В следующие моменты этот вектор приобретает комплексную «фазовую координату» $e^{i\lambda f_q t}$, которая, в соответствии с математическим аппаратом квантовой механики, трактуется нами как зависящее от времени *собственное значение* оператора $e^{i\lambda \widehat{H} f t}$, описывающего «эволюцию во времени» вектора $|\mathbf{F}_q(0)\rangle$ после показа объекта. При этом вектор $|f_q\rangle$ является *собственным вектором* данного оператора, который при воздействии на $|f_q\rangle$ или на равный ему вектор $|\mathbf{F}_q(0)\rangle$ переводит его в вектор

$|\mathbf{F}_q(t)\rangle = e^{i\lambda\widehat{\mathbf{H}}_f t}|\mathbf{F}_q(0)\rangle = e^{i\lambda f_q t}|\mathbf{F}_q(0)\rangle$. Его производная по времени равна: $|\mathbf{F}_q(t)\rangle/dt = i\lambda\widehat{\mathbf{H}}_f(e^{i\lambda\widehat{\mathbf{H}}_f t}|\mathbf{F}_q(0)\rangle)$. Учитывая предыдущее равенство, закон изменения во времени сенсорного состояния объекта в дифференциальной форме можно записать так:

$$\frac{d|\mathbf{F}_q(t)\rangle}{dt} = i\lambda\widehat{\mathbf{H}}_f|\mathbf{F}_q(t)\rangle. \quad (2)$$

Это уравнение является психологическим аналогом уравнения Э. Шредингера в квантовой физике, в котором буква $\widehat{\mathbf{H}}$ обозначает энергетический оператор Гамильтона, описывающий *силовое* (физическое) взаимодействие объектов. В квантовоподобной модели опознания буква $\widehat{\mathbf{H}}_f$ обозначает один из операторов психологической активности субъекта, который описывает его *сенсорное* (психофизиологическое) взаимодействие с объектом на первой временной стадии порождения его психического образа. Воспринимаемые и воображаемые на других стадиях опознания разные психологические значения свойств объекта являются компонентами его многоуровневого психического образа. В модели они описываются с помощью собственных значений операторов $\widehat{\mathbf{H}}_i$, «действующих» на этих стадиях.

Параметр λ в уравнении (2) трактуется в соответствии с его смыслом в нейросетевой модели (см. параграф 1.7), где он описывал λ -чувствительность анализатора, зависящую от диапазона отображения на субъективную окружность интервала физических значений свойства: $\lambda = \frac{\psi_n - \psi_0}{\varphi_n - \varphi_0}$. Если из всего диапазона физических значений свойства взять только одно значение φ_0 , равное абсолютному (сенсорному) порогу восприятия свойства, то $\lambda = \psi_0/\varphi_0$, где ψ_0 — точка на субъективной окружности, в которую отображается значение φ_0 путем его умножения на λ . В квантовоподобной модели точка ψ_0 соответствует едва заметному сенсорному значению f_q свойства φ , которое порождается субъектом через 50–70 мс после показа объекта. При этом константу $1/\lambda = \varphi_0/f_q = h_f$ можно трактовать как психологический аналог физической постоянной Планка h . Уравнение (2) без установления его связей с нейросетевой моделью опознания уже используется в квантовоподобных моделях познавательных процессов (Busemeyer et al., 2006). Возможный матричный вид психологического оператора $\widehat{\mathbf{H}}$ обсуждается в работе (Conte et al., 2007).

Синаптическим векторам \mathbf{C}_p детекторов из нейросетевой модели опознания в квантовоподобной модели соответствуют бра-векторы $\langle \mathbf{C}_p(t) | = \langle c_p | e^{i\lambda c_p t}$, которые являются функционалами по отношению к кет-векторам $|\mathbf{F}_q\rangle$. Базисные векторы $\langle c_1 |, \dots, \langle c_n |$ одномерных функционалов $\langle \mathbf{C}_1(t) |, \dots, \langle \mathbf{C}_n(t) |$ являются двойственными к базисам $|f_1\rangle, \dots, |f_n\rangle$ векторов $|\mathbf{F}_1\rangle, \dots, |\mathbf{F}_n\rangle$ в том смысле, что $\langle c_i | f_j \rangle = 0$ при $j \neq i$ и 1 при $j = i$. Базисные векторы $\langle c_i |$ являются также *собственными векторами*, а c_i —

собственными числами оператора \widehat{H}_c^* , который «действует» в n -мерном пространстве функционалов и сопряжен к оператору \widehat{H}_f .

Собственные бра- и кет-векторы различных операторов \widehat{H}_i моделируют существующие в момент времени t_0 потенциально возможные состояния свойств объектов, соответствующих этим операторам. При этом бра-векторы $\langle C_p |$ описывают изменяющиеся со временем ожидаемые состояния свойства φ , которые формируются при ознакомлении с тестовым материалом перед экспериментом. Они являются компонентами психического состояния человека. Ожидаемые значения свойства обозначаются числами c_p .

Суммарный вектор $\langle C | = \sum_{p=1}^n \langle C_p |$ описывает знаемую, но в целом неосознаваемую совокупность ожидаемых (потенциально возможных) состояний свойства φ . Предполагается, что вектор $\langle C |$ является квантовой суперпозицией векторов $\langle C_p |$. Из этого предположения следует, что при спонтанном воображении человеком одного из ожидаемых объектов перед их предъявлением, а также при восприятии кратковременного «прайма» или подсказки о будущем объекте вектор $\langle C |$ редуцируется к этому компоненту: $\langle C | \rightarrow \langle C_i |$, а остальные потенциально возможные компоненты этой суперпозиции исчезают. Это ускоряет процесс последующей обработки вектора $|F_i\rangle$, поскольку редукция вектора $\langle C |$ уже произведена. Однако обработка других тестовых объектов, психические состояния которых описываются векторами $|F_j\rangle$, при этом замедляется или эти объекты некоторое время не воспринимаются совсем, поскольку $\langle C_i | F_j \rangle = e^{i\lambda(f_i+c_j)t} \langle c_i | f_j \rangle = 0$ при $j \neq i$. Последнюю формулу можно трактовать как квантовоподобное описание эффекта маскировки стимула «праймом».

Скалярное произведение векторов C_p и F_q в нейросетевой модели равно величине возбуждения p -го детектора при предъявлении объекта со свойством φ_q . При этом состояние максимально возбужденного детектора, синаптический вектор которого C_q равен F_q , описывается вектором $d_{\max} \mathbf{d}_q$ (см. параграф 1.8). В квантовоподобной модели вектору $d_{\max} \mathbf{d}_q$ ставится в соответствие вектор $|D_q(t_2)\rangle = e^{i\lambda(f_q+c_q)t_2} |d_q\rangle$, который описывает перцептивное состояние свойства объекта, порождаемое в момент t_2 на второй временной стадии его опознания.

Фазовая координата $e^{i\lambda(f_q+c_q)t} \stackrel{\text{def}}{=} e^{i\lambda d_q t}$ данного вектора равна результату действия функционала $\langle C |$ на вектор $|F_q\rangle$. Из этой формулы видно, что перцептивное значение d_q свойства равно сумме его сенсорного f_q и ожидаемого (неосознанно воображаемого) значения c_q . С другой стороны, координата $e^{i\lambda d_q t}$ трактуется также как q -е собственное значение унитарного оператора $e^{i\lambda \widehat{H}_d t}$, а число d_q — как собственное значение перцептивного оператора \widehat{H}_d . При этом вектор $|d_q\rangle = |D_q(0)\rangle$ является одним из собственных векторов этого оператора, число которых равно n . Числу n равно также

количество опознаваемых значений свойства φ и «настроенных» на них детекторов в нейросетевой модели.

Поскольку сенсорный \widehat{H}_f и перцептивный \widehat{H}_d операторы «действуют» на разных временных стадиях опознания, то их собственные векторы $|f_i\rangle$ и $|d_i\rangle$, имеющие одинаковые индексы, могут различаться. В этом случае данным операторам соответствуют разные n -мерные подпространства общего эрмитова пространства, максимальная размерность которого равна числу временных стадий опознавательного действия, умноженному на число опознаваемых значений одномерного свойства φ . Кроме того, в ортонормированных базисах $|f_i\rangle$ и $|d_i\rangle$ операторы \widehat{H}_f и \widehat{H}_d имеют диагональный вид. На их диагоналях стоят собственные числа этих операторов, которые описывают выделяемые человеком сенсорные и перцептивные значения свойства φ . Данные операторы аналогичны «энергетическому» оператору Гамильтона в квантовой физике. Поэтому собственные числа этих операторов и соответствующие им сенсорные и перцептивные значения свойства φ можно трактовать как «кванты» психической энергии (активности) субъекта. Эта «энергия» специфична не только для разных органов чувств, как полагал в XIX веке И. Мюллер, но имеет также различные субъективные формы проявления (яркость, размер, цвет, форма и пр.), зависящие от специфики свойств внешних объектов.

Неосознанное перцептивное значение свойства объекта на третьей стадии его опознания «сличается» с опознавательными эталонами, с которыми соотнесены определенные двигательные ответы. Опознавательные эталоны формируются перед экспериментом при ознакомлении испытуемого с инструкцией по опознанию, в которой формулируется цель действия, например, на объекты красного цвета — нажимать правую кнопку, а на зеленые объекты — левую и пр. Установленные человеком отношения между воспринимаемыми значениями свойств объектов и необходимыми ответами на эти значения относятся к категории смысловых отношений, которые в данном случае можно назвать *ситуативными смыслами* выделяемых значений свойств.

В психологическом эксперименте такие осмысленные значения свойств являются еще и осознанными, то есть выраженными в языке и соотнесенными с принятой человеком целью опознавательного действия. Поэтому опознавательным эталонам в их квантовоподобной модели соответствуют *осознанные значения и состояния* свойств тестовых объектов, которые соотнесены с двигательными актами и в потенциально возможной, неактуализированной форме хранятся в «рабочей памяти» испытуемого. Такие значения и состояния свойств объектов будем называть *эталонными*. В соответствии с общей схемой построения квантовоподобной модели опознания эталонные значения и состояния свойств тестовых объектов описываются числами s_p и бра-векторами $\langle \mathbf{S}_p(t) | = \langle s_p | e^{i\lambda s_p t}$, которые

являются функционалами по отношению к векторам $|\mathbf{D}_q\rangle$. Суммарный вектор $\langle \mathbf{S} | = \sum_{p=1}^n \langle \mathbf{S}_p |$ описывает квантовую суперпозицию опознавательных эталонов.

Выделяемые на второй стадии опознания перцептивные значения свойств тестовых объектов еще «не нагружены» какими-либо ситуативными смыслами и поэтому не могут служить надежной основой для выбора правильного ответа о категории объекта. Чтобы выполнять такую функцию, перцептивные значения свойств должны каждый раз осмысливаться человеком путем их соотнесения с опознавательными эталонами, которые являются психологическими средствами организации целенаправленных (не полностью автоматизированных и нерефлекторных) двигательных актов.

Предполагается, что человек осознает перцептивное значение d_q свойства φ в результате его «сличения» с *осознанным ранее* эталонным значением s_q . Это происходит через 180–230 мс после предъявления объекта на третьей временной стадии построения его психического образа. В квантовоподобной модели такой акт «сличения» описывается редукцией суперпозиционного состояния опознавательных эталонов, то есть вектора $\langle \mathbf{S} | = \sum_{p=1}^n \langle \mathbf{S}_p |$, к *осознанному состоянию* свойства тестового объекта, которое описывается вектором $|\mathbf{D}_q^{+s}\rangle = e^{i\lambda(f_q+c_q+s_q)t}|d_q\rangle$ и содержит выраженный в речи компонент s_p . Фазовая координата этого редуцированного вектора получается в результате действия функционала $\langle \mathbf{S} |$ на вектор $|\mathbf{D}_q\rangle$:

$$\langle \mathbf{S} | \mathbf{D}_q \rangle = \sum_{p=1}^n \langle \mathbf{S}_p | \mathbf{D}_q \rangle = \langle \mathbf{S}_q | \mathbf{D}_q \rangle = \langle s_q | e^{i\lambda s_q t} e^{i\lambda(f_q+c_q)t} | d_q \rangle = e^{i\lambda(f_q+c_q+s_q)t}.$$

Из этой формулы видно, что осознанное человеком q -е значение свойства φ описывается суммой его разных *качественных* значений: сенсорного f_q , ожидаемого c_q и эталонного s_q .

Соотнесение перцептивного $|\mathbf{D}_q\rangle$ и эталонного $\langle \mathbf{S}_q |$ состояния свойства φ может осложняться тем, что на второй стадии опознания объект неосознанно анализируется по другим свойствам с помощью соответствующих перцептивных операторов. Например, на второй стадии у объекта могут быть спонтанно (не целенаправленно) обнаружены свойства μ и θ , которые отличаются от опознавательного свойства φ и анализируются с помощью перцептивных операторов \widehat{H}_μ и \widehat{H}_θ . Если свойства μ и θ варьируются в хронометрическом эксперименте на двух уровнях (0 и 1) по ортогональному плану, то их потенциально возможные перцептивные состояния могут быть описаны так же, как состояния квантовых нейронов МКП из предыдущего параграфа: $|\mu\rangle = \frac{1}{\sqrt{2}} (e^{i\lambda\mu_0 t}|0_\mu\rangle + e^{i\lambda\mu_1 t}|1_\mu\rangle)$ и аналогично для $|\theta\rangle$. При

определенных условиях между этими состояниями могут возникать описанные там же нелокальные связи, объединяющие перцептивные значения этих и других свойств в целостный перцептивный образ объекта.

Можно предположить, что нелокальные связи между «запутанными» (*entanglement*) перцептивными состояниями свойств объекта проявляются в статистических взаимодействиях факторов, варьируемых в хронометрическом эксперименте. Для математического обоснования этой гипотезы необходима квантовоподобная модель многофакторного хронометрического эксперимента, обобщающая его классическую регрессионную модель. Возможный подход к построению такой модели описан нами в работе (Беспалов, 2016). Он основан на операторной трактовке варьируемых факторов путем замены случайных величин на эрмитовы операторы. Если такую замену произвести в аксиомах теории вероятности, которые отличаются от аксиом А. Н. Колмогорова и основаны на формализации свойств математического ожидания, то из полученных операторных выражений выводятся основные статистические формулы квантовой механики (см. Уиттл, 1982, с. 255–263). Аналогичная замена классических величин импульса, энергии и др. на операторы производится также при переходе от уравнений классической физики к квантовой.

Заключение

Изложенный в данной главе материал позволяет заключить, что разработанные С. С. Фоминым, Е. Н. Соколовым, Г. Г. Вайткявичусом и их соратниками понятия и модели векторной психофизиологии могут быть расширены путем введения в них временного параметра и перехода к комплексным числам для описания динамики психических процессов, осуществляемых субъектом с помощью нейросетей мозга. Полученное при этом квантовоподобное обобщение сферической нейросетевой модели опознания порождает много вопросов, требующих дальнейшего изучения. Тем не менее квантовоподобную модель опознания можно, по-видимому, рассматривать как один из вариантов дальнейшего развития классической нейросетевой модели. Эта модель также является векторной и направлена на описание динамики и «микрогенеза» многоуровневых психических образов объектов на разных временных стадиях их опознания.

В рассмотренных моделях опознания различаются физические, физиологические и психические значения свойств объектов, которые измеряются физическими приборами, отображаются нейронными ансамблями или познаются субъектом с помощью его органов восприятия. Нейрофизиологическими органами восприятия являются анализаторы различных свойств объектов и входящие в них ансамбли детекторов, тогда как психологическими органами познания свойств объектов являются целостные совокупности неосознанных образов ожидаемых объектов, а также осознанные образы

заданных, эталонных значений свойств. Функционирование физических приборов, а также нейронных и психологических органов восприятия описывается соответствующими операторами. В психологической квантово-подобной модели опознания эти операторы аналогичны энергетическому оператору Гамильтона в квантовой физике. Собственные значения психологических операторов моделируют выделяемые субъектом психические значения свойств объектов, которые образуют их целостные психические образы благодаря нелокальным смысловым связям между образами (ощущениями и пр.) этих свойств.

При векторном описании нейронных сетей мозга и порождаемых с их помощью психических образов и процессов используются различные математические символы, которым придаются новые психофизиологические смыслы при сохранении их математического значения. С другой стороны, в векторной психофизиологии осуществляется «перевод» на математический язык эмпирически обоснованных понятий и представлений о нейронных сетях мозга, *опосредствующих* порождение психических образов субъектом, что придает этим понятиям определенный математический смысл. Такое взаимное расширение и обогащение математических и психофизиологических понятий способствует более глубокому пониманию механизмов функционирования нейронных сетей мозга и их связей с психическими процессами субъекта.

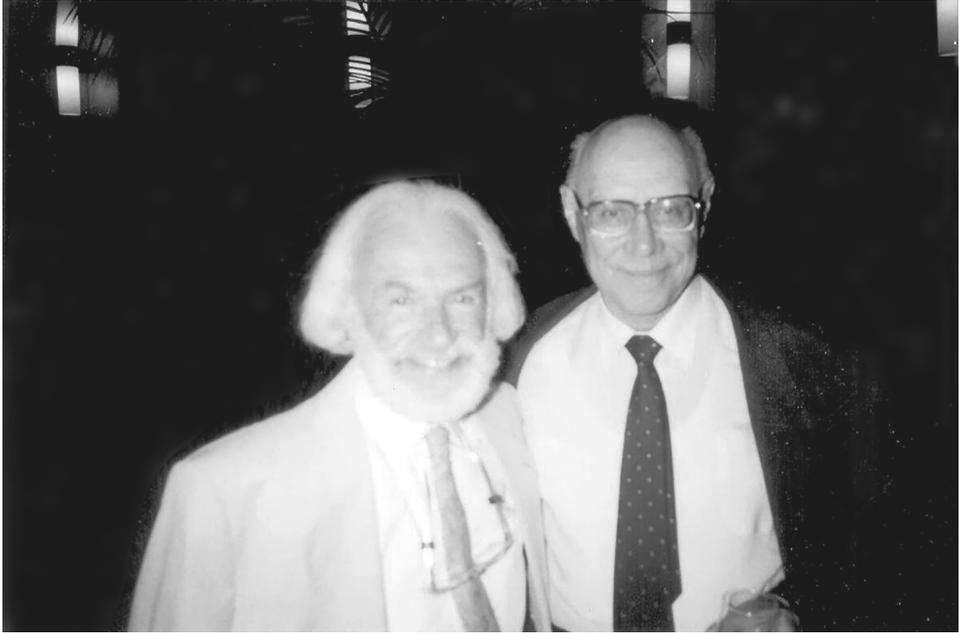
Литература

- Александров П. С.* Лекции по аналитической геометрии. М: Наука, 1968.
- Алтайский М. В., Капуткина Н. Е., Крылов В. А.* Квантовые нейронные сети: современное состояние и перспективы развития // Физика элементарных частиц и атомного ядра. 2014. Т. 45. Вып. 5–6. С. 1824–1862.
- Беспалов Б. И.* Действие (психологические механизмы визуального мышления). М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. URL: <https://istina.msu.ru/profile/BespalovBI/> (дата обращения: 30.05.2017).
- Беспалов Б. И.* Сферическая нейросетевая модель познавательного действия // Вест. Моск. ун-та, 2014. Сер. 14. Психология. № 4. С. 56–75.
- Беспалов Б. И.* Квантовоподобные модели познавательных действий // Седьмая международная конференция по когнитивной науке. М.: Ин-т психологии РАН, 2016. С. 150–152.
- Блум М.* Свойства нейрона со многими входами. Принципы самоорганизации. М.: Мир, 1966.
- Бодянский Е. В., Руденко О. Г.* Искусственные нейронные сети: архитектуры, обучение, применения. Харьков: Телетех, 2004.
- Городенцев А. Л.* Алгебра 1. Учебник для студентов-математиков первого курса. М.: ВШЭ, 2011.
- Дирак П.* Принципы квантовой механики. М: Наука, 1960.
- Гринштейн Дж., Зайонц А.* Квантовый вызов. Современные исследования оснований квантовой механики. Долгопрудный: Интеллект, 2008.
- Иваницкий А. М.* Мозговая основа субъективных переживаний: гипотеза информационного синтеза // Журн. высш. нервн. деят. 1996. Т. 46. № 2. С. 241–252.

- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Коришнуова С. Г., Чудина Ю. А.* Геометрическая модель различения ориентаций линии, основанная на субъективных оценках и зрительных вызванных потенциалах // Журн. высш. нервн. деят. 2003. № 54 (2). С. 237–249.
- Калбертсон Д. Т.* Некоторые неэкономичные роботы // Автоматы. Сборник статей / Под ред. К. Э. Шеннона, Дж. Маккарти. М.: ИЛ. 1956. С. 140–162.
- Кострикин А. И., Манин Ю. И.* Линейная алгебра и геометрия. М: Наука, 1986.
- Клини С. К.* Представление событий в нервных сетях и конечных автоматах // Автоматы. Сборник статей / Под ред. К. Э. Шеннона, Дж. Маккарти. М.: ИЛ, 1956. С. 15–67.
- Ландау Л. Д., Лифшиц Е. М.* Квантовая механика (нерелятивистская теория). М.: Наука, 1989.
- Леонтьев А. Н.* Проблемы развития психики. М.: Акад. пед. наук РСФСР, 1959.
- МакКаллок У. С., Питтс У.* Логическое исчисление идей, относящихся к нервной активности // Автоматы. Сборник статей / Под ред. К. Э. Шеннона, Дж. Маккарти. М.: ИЛ, 1956. С. 362–384.
- Маракишина Ю. А., Беспалов Б. И., Вартанов А. В.* Влияние подавления ответа на вызванные потенциалы и время реакции в задаче Струпа // Экспериментальная психология. 2017. Т. 10. № 2. С. 131–144.
- Нейман Дж.* Вероятностная логика и синтез надежных организмов из ненадежных компонент // Автоматы. Сборник статей / Под ред. К. Э. Шеннона, Дж. Маккарти. М.: ИЛ, 1956. С. 68–139.
- Петренко В. Ф., Супрун А. П.* Методологические пересечения психосемантики сознания и квантовой физики. М.: Нестор-История, 2017.
- Розенблат Ф.* Принципы нейродинамики: перцептроны и теория механизмов мозга. М.: Мир, 1965.
- Рубинштейн С. Л.* Бытие и сознание. Человек и мир. СПб.: Питер, 2003.
- Соколов Е. Н., Измайлова Т. В., Зимачев М. М., Измайлов Ч. А.* Сферическая модель цветового зрения // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1977. № 1. С. 45–52.
- Соколов Е. Н.* Сферическая модель интеллектуальных операций // Психологический журнал. 2001. Т. 22. № 3. С. 49–56.
- Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М: УМК «Психология», 2003.
- Соколов Е. Н.* Нейроны сознания // Психология. Журнал высшей школы экономики. 2004. Т. 1. № 2. С. 3–15.
- Соколов Е. Н.* Очерки по психофизиологии сознания. М: Изд-во Моск. ун-та, 2010.
- Соколов Е. Н., Вайтквявичюс Г. Г.* Нейроинтеллект: От нейрона к нейрокомпьютеру. М: Наука, 1989.
- Уиттл П.* Вероятность. М.: Наука, 1982.
- Фок В. А.* Начала квантовой механики. М.: Наука, 1976.
- Фомин С. В., Соколов Е. Н. Вайтквявичюс Г. Г.* Искусственные органы чувств. М: Наука, 1979.
- Хайкин С.* Нейронные сети: полный курс. Пер. с англ. М: Вильямс, 2006.
- Ходашинский И. А., Малютин Н. Д.* Модели статических искусственных нейронов // Доклады ТУСУРа, 2015. № 2 (36). С. 100–107.
- Хренников А. Ю.* Эксперимент ЭПР — Боме и неравенство Белла: квантовая физика и теория вероятностей // Теоретическая и математическая физика. 2008. Т. 157. № 1. С. 99–115.
- Черноризов А. М.* Глава 23. Векторная психофизиология // Психофизиология: Учебник для вузов. Под ред. Ю. И. Александрова. СПб.: Питер, 2014. С. 438–455.
- Эделмен Дж., Маунткасл В.* Разумный мозг. М.: Мир, 1981.
- Altaisky M.* Quantum Neural Network: Tech. Report, 2001. URL: <https://arxiv.org/abs/quant-ph/0107012> (дата обращения: 30.05.2017).

- Busemeyer J. R., Wang Z., Townsend J.* Quantum dynamics of human decision-making // Journal of Mathematical Psychology. 2006. Vol. 50. No. 3. P. 220–241.
- Dzhafarov E. N., Colonius H.* The Fechnerian idea // American Journal of Psychology. 2011. Vo. 124. No. 2. P. 127–140.
- Conte E., Todarello O., Federici A., Vitiello F., Lopane M., Khrennikov A.* Some remarks on an experiment suggesting quantum like behavior of cognitive entities and formulation of an abstract quantum mechanical formalism to describe cognitive entity and its dynamics // Chaos, Soliton and Fractals. 2007. Vol. 31. No. 5. P. 1076–1992. URL: arXiv:0710.5092 (дата обращения: 30.05.2017).
- Conte E., Khrennikov A. Y., Todarello A., De Robertis R., Federici A., Zbilut J. P.* A preliminary experimental verification on the possibility of Bell inequality violation in mental states // Neuroquantology. 2008. Vol. 6. No. 3. P. 214–221.
- Gronchi G., Strambini E.* Quantum cognition and Bell's inequality: A model for probabilistic judgment bias // Journal of Mathematical Psychology. 2017. Vol. 78. P. 65–75.
- Hameroff S. R., Penrose R.* Orchestrated reduction of quantum coherence in brain microtubules: a model for consciousness // Toward a science of consciousness. Cambridge: MIT Pres, 1996. P. 507–540.
- Hebb D. O.* The Organization of Behavior. New York: Wiley, 1949.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Spherical Model of Color And Brightness Discrimination // Psychological Science. 1991. Vo. 2. No. 4. P. 249–259.
- Izmailov Ch. A., Sokolov E. N.* Multidimensional scaling of lines and angles discrimination // Psychophysical Explorations of Mental Structures / Ed. H. G. Geissler Toronto-Bern-Stuttgart. 1990. P. 181–189.
- Kak S.* On Quantum Neural Computing // Information Sciences. 1995. Vol. 83. No. 3–4. P. 143–160.
- Kouda N. et al.* Qubit Neural Network and Its Learning Efficiency // Neural Computing & Applications. 2005. Vol. 14. No. 2. P. 114–121.
- Menner T.* Quantum Artificial Neural Networks: Ph.D. Thesis. Univ. of Exeter, UK. 1998.
- Orlov Y.* A quantum model of doubt // Annals of the New York Academy of Sciences. 1981. Vol. 373. No. 1. P. 84–92.
- Pande A., Goel V.* Complex-Valued Neural Network in Image Recognition: A Study on the Effectiveness of Radial Basis Function // World Academy of Science, Engineering and Technology. 2007. Vol. 1. No. 2. P. 220–225.
- Panella M., Martinelli G.* Neural networks with quantum architecture and quantum learning // International Journal of Circuit Theory and Applications. 2009. Vol. 39. No. 1. P. 61–77.
- Silva A. J., Ludermir T. B., Oliveira W. R.* Quantum perceptron over a field and neural network architecture selection in a quantum computer // Neural Networks, 2016. Vol. 76. P. 55–64.
- Ventura D., Martinez T.* Quantum Associative Memory // Information Sciences. 2000. Vol. 124. No. 1–4. P. 273–296.
- Zhou R., Qin L., Jiang N.* Quantum Perceptron Network // International Conference on Artificial Neural Networks. 2006. Vol. 4131. P. 651–657.

Приложение



Е. Н. Соколов (*справа*) и автор голографической теории деятельности мозга
К. Прибрам (*слева*)



Е. Н. Соколов (*слева*) и заведующий лабораторией «Физиология сенсорных систем и управления поведением животных» при кафедре высшей нервной деятельности человека и животных биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова, профессор В. Б. Полянский



Е. Н. Соколов и всемирно известный физиологический психолог, автор «теории активации» мозга Дональд Б. Линдсли (D. B. Lindsley) с супругой. В 1998 г. Д. Линдсли и Е. Н. Соколов были удостоены самой престижной награды Международной ассоциации психофизиологов — «ПРЕМИИ СТОЛЕТИЯ-1998»



Е. Н. Соколов (слева), ст. н. с. М. М. Зимачев (в центре) и профессор Ч. А. Измайлов (справа) возле экспериментальной установки для исследования цветового зрения лягушки (кафедра психофизиологии, факультет психологи МГУ)



Prof. Evgeni Sokolov while receiving the "Century Award 1998" from the I.O.P. Awards Committee and the I.O.P. Honorable President Prof. Dr. C. A. Mangina
[Courtesy of the Archives I.O.P./UN (New York)]

THE CENTURY AWARDS 1998



On this occasion, towards the end of this century, the International Organization of Psychophysiology (IOP) upon the recommendation of the International Community, is proud to bestow the "Century Award 1998" for their Highly Exceptional and Pioneering Contributions to Psychophysiology and related Neurosciences the most acclaimed Pioneer Neuroscientists of the 20th Century, who are alive today:

Their major discoveries and invaluable contributions served as a source of inspiration and encouragement for others and helped shape the present and future course of Psychophysiology and related Neurosciences. In addition, these exceptional neuroscientists, fully aware of the potential and importance of their science to humanity, have served the International Organization of Psychophysiology in various positions with a keen sense of duty and loyalty since its foundation in 1982. These are:

*Herbert H. Jasper
Evgeni Sokolov
Donald Lindsley
Jose M.R. Delgado
Natalia Bechtereva*

The Presidency of I.O.P. along with the Vice-Presidents, the Board of Directors, the Board of Governors, the Editorial Board of I.O.P. and Elsevier Science are welcoming all registered 9th World Congress Participants and Accompanying Persons in this historic evening to celebrate the end of a golden epoch of the 20th Century Neurosciences and the promising beginning of a new one.

Century Awards will be bestowed upon them during the
9th World Congress of Psychophysiology
14-19th September, 1998
(Wednesday, September 16, at 8:30 p.m.)
Century Awards Gala Dinner Reception
Grand Hotel Capota, Taormina, Italy

Председатель Международной ассоциации психофизиологов (International Organization of Psychophysiology, I. O. P.) проф. К. А. Мангина (C. A. Mangina) (второй справа) вручает Е. Н. Соколову самую престижную награду ассоциации — «ПРЕМИЮ СТОЛЕТИЯ-1998» (IX съезд Международной ассоциации психофизиологов, Милан, 1998)



Prof. Wolfram Boucsein and Evgeniy Nikolaevich.
Institute of Biological Psychology, University of Wuppertal, Germany
December 6, 1995

Профессор Вольфрам Букзайн (Wolfram Boucsein) (*слева*) и Е. Н. Соколов в Институте биологической психологии Университета г. Вупперталь (University of Wuppertal, Германия) (6.12.1995). В совместных психофизиологических исследованиях эмоций, организованных кафедрой психофизиологии и Институтом биологической психологии, был реализован тот же векторный подход, что и в исследованиях восприятия цвета

The Color-Vision Approach to Emotional Space: Cortical Evoked Potential Data

WOLFRAM BOUCSEIN¹, FLORIAN SCHAEFER¹, EVGENI N. SOKOLOV²,
CHRISTINA SCHRÖDER¹ AND JOHN J. FUREDY³

¹*Physiological Psychology, University of Wuppertal, Germany*

²*Psychophysiological Laboratory, Moscow State University, Russia*

³*Department of Psychology, University of Toronto, Canada; cross-appointed at Center for Brain Research, Ege University, Turkey*

Abstract—A framework for accounting for emotional phenomena proposed by Sokolov and Boucsein (2000) employs conceptual dimensions that parallel those of hue, brightness, and saturation in color vision. The approach that employs the concepts of emotional quality, intensity, and saturation has been supported by psychophysical emotional scaling data gathered from a few trained observers. We report cortical evoked potential data obtained during the change between different emotions expressed in schematic faces. Twenty-five subjects (13 male, 12 female) were presented with a positive, a negative, and a neutral computer-generated face with random interstimulus intervals in a within-subjects design, together with four meaningful and four meaningless control stimuli made up from the same elements. Frontal, central, parietal, and temporal ERPs were recorded from each hemisphere. Statistically significant outcomes in the P300 and N200 range support the potential fruitfulness of the proposed color-vision-model-based approach to human emotional space.

Keywords—Facial stimuli, Emotions, Evoked potentials, Color coding, Emotional space

Integrative Physiological and Behavioral Science, April—June 2001,
Vol. 36, No. 2, 137–153



Виноградова Ольга Сергеевна
1929–2001

«Дорогой и любимый шеф,

Я бесконечно благодарна Вам за то, что Вы не только простили мое возмутительное отсутствие на Вашем юбилее, но и нашли такие добрые слова в мой адрес. Как странно, что сейчас мы с Вами практически сравнялись по возрасту (какая разница — 80 или 70 лет?). Что же касается работы, она, наверное, и сейчас остается хобби — не за зарплату же мы работаем, а за интерес. Вам, может быть, известно, что все мои сотрудники уже по 8–10 лет работают в США, и никто не собирается возвращаться. Тем не менее работа потихоньку продолжается, статьи пишутся, что-то новенькое появляется, хотя основное (память, гиппокамп) продолжает оставаться такой же загадкой, как и 35 лет тому назад (и это — прекрасно).

С искренней любовью и восхищением, Ваша Оля»

Ольга Владимировна Виноградова, 18 октября 2000 г.



International Organization of Psychophysiology
P.B. 1614, Station "H", Montreal, Quebec, Canada H3G 2N5

Organisation Internationale de Psychophysiologie
B.P. 1614, Station "H", Montréal, Québec, Canada H3G 2N5

August 25, 1997

Copy to: United Nations (New York)

Prof. Evgeni N. Sokolov
Moscow, RUSSIA

Dear Prof. Sokolov:

The International Organization of Psychophysiology (IOP) hereby officially re-appoints you as a Governor on the Board of Governors of IOP.

Your work, dedication and loyalty to the objectives, functions, policies and Constitution and By-Laws of IOP as the only accredited by the United Nations international professional organization representing World Psychophysiology according to International Law, will certainly be an asset to the present and future of IOP.

On behalf of the Board of Directors of IOP,

Cordially,

Prof. Dr. C.A. Mangina
President, IOP

Pres. Dr. CAM/cj



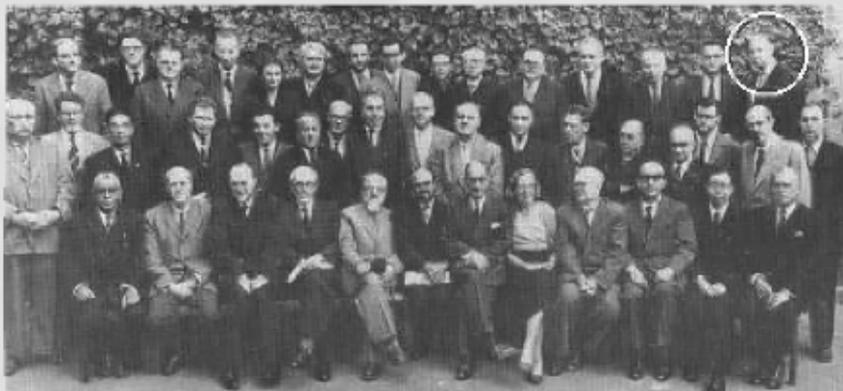
c.c. Board of Directors, IOP; Board of Governors, IOP; Editorial Board, IOP;
Standing and Special committees; IOP Advisors, IOP; Elsevier Science.



Выпускники кафедры психофизиологии, защитившие свои диссертации под руководством Е. Н. Соколова, — Елена Федоровская и Сергей Ендриховский: «Из Америки с любовью».

Participants of the Moscow International Colloquium on
Electroencephalography of Higher Nervous Activity

Court Yard of the House of Scientists, Moscow, October 10, 1958





На кафедре высшей нервной деятельности
биологического факультета МГУ

Вверху слева направо: д. биол. н. А. В. Латанов, Е. Н. Соколов,
к. биол. н. Д. В. Евтихин, проф. В. В. Шульговский
Внизу слева направо: А. Г. Шереметьева, д. биол. н. Н. А. Тушмалова

В 60-х годах XX столетия академиком АПН СССР Е. Н. Соколовым с сотрудниками были изучены взаимоотношения ориентировочного и условного рефлексов и высказаны представления о том, что динамика проявления и угасания ориентировочного рефлекса может быть одним из критериев типологии высшей нервной деятельности, его роли в оптимальном усвоении речевых структур. В 70-х годах организованы совместные исследования по проверке идей векторной психофизиологии в опытах на животных (рыбы, кролики, обезьяны).

Научное издание

ВЕКТОРНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ:
ОТ ПОВЕДЕНИЯ К НЕЙРОНУ

Под редакцией

Е. Н. Соколова, А. М. Черноризова, Ю. П. Зинченко

Координатор проекта *О. В. Гаврилов*

Редактура, корректура *Е. В. Раздобурдина*

Оформление обложки *К. В. Саутенков*

Верстка *М. А. Голуб*

Подписано в печать 29.11.2018. Формат 70 × 100/16.

Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 62,4. Уч.-изд. л. 53,0. Тираж 300 экз.

Изд. № 11120. Заказ



ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА

119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1, стр. 15
(ул. Академика Хохлова, 11).

Тел.: (495) 939-32-91;

e-mail: secretary@msupress.com

<http://msupress.com>