

Измайлов Ч.А. Глава 2. Проблема носителя зрительного языка: психофизические методы // *Психологический журнал* Международного университета природы, общества и человека «Дубна». – 2011. – № 3. <http://www.psyanima.ru>.

Глава 2. Проблема носителя зрительного языка: психофизиологические методы

Ч. А. Измайлов

Сокращения:

ВП – вызванный потенциал
ВПР – вызванный потенциал различения
ЗВП – зрительные вызванные потенциалы
ММШ – метрическое многомерное шкалирование
ЭРГ – электроретинограмма

1. Исследование нейрофизиологического носителя методом вызванного потенциала различения (ВПР)

Адекватность сферической модели в нейрофизиологических терминах подтверждается исследованиями различения трех основных характеристик проксимального стимула с помощью методов, связанных с регистрацией электрической активности разных отделов зрительной системы. Как и в предшествующей главе, мы начнем с интенсивности, далее рассмотрим данные по цветоразличению и затем – различение границы, представленной стимулом-линией разной ориентации. Мы представим данные, полученные на животных с разным уровнем сложности зрительной системы методом регистрации вызванных потенциалов сетчатки (электроретинограммы) и тектума, а также вызванных потенциалов зрительных отделов коры головного мозга человека (электроэнцефалографии).

В связи с тем, что основным зрительным процессом, на котором базируется наш подход, является сверхпороговое различение стимулов, то и при регистрации электрической активности мы использовали методы, которые ориентированы на получение именно данных о различении стимулов в сетчатке и зрительной коре. Эти методы известны в литературе как метод мгновенной замены [1; 2], или *silent substitution* в англоязычной литературе [21].

Главная особенность этого подхода заключается в переходе к новой экспериментальной парадигме, когда вместо предъявления отдельной световой вспышки с заданными стимульными характеристиками используется мгновенная смена одного цвета другим, и регистрируется электрическая активность зрительной системы в ответ на различие между стимулами, а не на сам стимул. Мгновенная (с фронтом не более 5 мс) замена одного стимула в паре на другой является важнейшей характеристикой каждого предъявления пары стимулов, поскольку именно в этот момент изменение электрической активности сетчатки или коры прямо соответствует различию между стимулами. Если два сигнала не различаются в данной сети нервных клеток (хотя физически они могут быть разными), то активность сети в момент замены не будет отличаться от фоновой (последняя регистрируется непосредственно перед каждой заменой). Если же сигналы различаются, это различие должно специфическим образом проявиться в изменении электрической активности сети.

В работе Бонгарда [1] отсутствие реакции зрительной системы животного служило показателем физиологического равенства двух цветовых смесей с разным спектральным составом (то есть устанавливалось цветовое уравнение), что в принципе позволяет перейти к построению цветового пространства животного аналогично тому, как это делается по данным смешения цветов для человека.

Первые результаты в этом направлении были опубликованы в работах Riggs и др. [33; 34], Paulus и др. [31].

В работе Riggs и др. [33] регистрировалась электроретинограмма (ЭРГ) у голубя в ответ на мгновенную смену цветовой пары, которая предварительно выравнивалась по яркости, и амплитуда *b*-волны ЭРГ служила прямой мерой цветового различия между стимулами. Матрица попарных цветовых различий, полученная таким образом, анализировалась методом многомерного шкалирования, в результате чего было построено цветовое пространство сетчатки голубя, которое по своим геометрическим характеристикам соответствовало цветовому пространству человека с трихроматическим зрением. В работе Paulus и др. [31] мгновенная смена предварительно выровненных по яркости цветовых стимулов использовалась для спецификации цветового и яркостного компонентов вызванного потенциала (ВП). Авторы показали, что пиковая амплитуда компонента N87 ВП в затылочной области четко коррелирует с цветовым различием между стимулами, тогда как пиковая амплитуда компонента P120 – с яркостными различиями.

Предварительное выравнивание цветовых стимулов по яркости имеет определенные недостатки, потому что стимулы, равные по яркости для человека, не обязательно таковы для голубя или какого-либо другого животного. Кроме того, даже выравненные по яркости в поведенческом опыте цвета могут оказаться различными на уровне сетчатки. Чтобы избежать этих проблем в наших работах [4; 5] методика попарной замены была модифицирована следующим образом. Для получения только хроматической реакции сетчатки лягушки применяемые в опытах цветовые пары предъявлялись в виде серии, в которой один стимул в паре (референтный) имел постоянную яркость и спектральный состав, а другой (тестовый) имел другой цвет, но варьировался только по яркости, монотонно увеличиваясь или уменьшаясь относительно яркости референтного стимула.

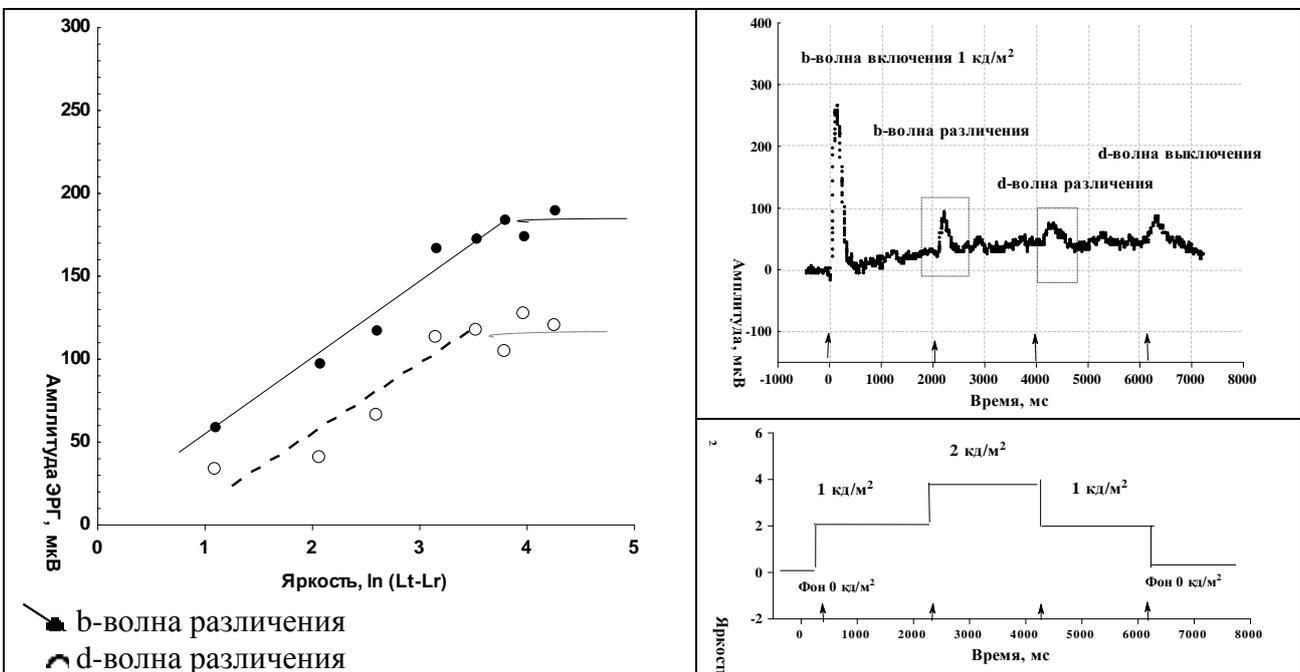


Рис. 1. Пример записи ЭРГ (справа сверху) в ответ на прямую и обратную мгновенную замену одного стимула другим в паре (справа внизу). На основании таких записей строится «ретинофизическая» функция различия (слева) по аналогии с психофизической функции яркости у человека [7].

Регистрируемая в этих опытах реакция сетчатки лягушки *Rana temporaria* (*b*-волна ЭРГ) увеличивалась по амплитуде монотонно, как по мере увеличения яркости тестового

цвета относительно референтного, так и по мере уменьшения, поскольку само различие между цветами в обоих случаях увеличивалось. Пример такой записи приведен на рис. 1. По результатам серии таких записей строится *V-образная* функция (рис. 2), когда по оси абсцисс откладывается величина тестового стимула в серии при его мгновенной замене на референтный, а по оси ординат – амплитуда реакции в ответ на смену референтного стимула тестовым. То соотношение яркостей двух цветов, которое соответствовало минимуму *V-образной* функции, рассматривалось как точка сетчаточного равенства яркостей этих цветов, а сама минимальная реакция (*b*-волна минимальной амплитуды) – как мера чисто хроматического различия между стимулами. При этом в каждой конкретной серии замен не обязательно должна присутствовать такая пара стимулов. Точка минимума определяется по совокупности имеющихся парных замен. В случае когда спектральный состав и яркость референтного и тестового стимулов совпадают, эта минимальная реакция должна быть идентична фоновой ЭРГ.

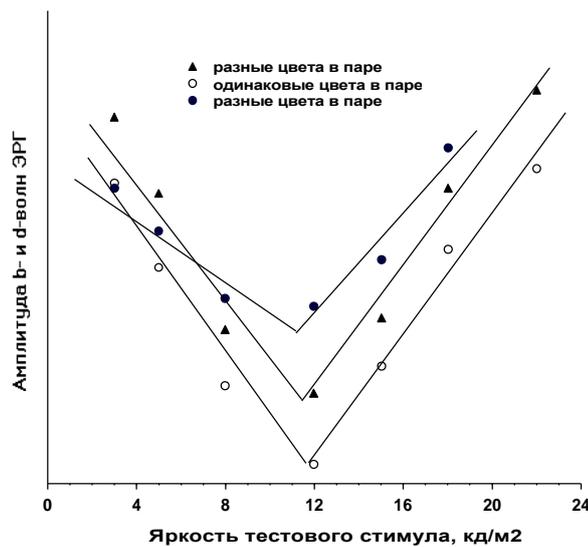


Рис. 2. Графики *V-образной* функции, полученные в работе Зимачева и др. [4] для некоторых пар цветовых стимулов, один из которых (референтный) остается постоянным по спектральному составу и яркости, а другой (тестовый) меняется относительно референтного по яркости, как в сторону увеличения яркости, так и в сторону уменьшения. В случае когда лягушка не различает цвета минимум *V-образной* функции не превышает уровень шума. Если же глаз лягушки различает два стимула, то минимум функции будет больше шума в той мере, в какой эти два цвета различаются.

Такая модификация предъявления стимулов оказывается полезной еще и потому, что суммарная электрическая реакция зрительной системы на хроматические различия по своей амплитуде существенно меньше реакции на яркостное различие (это хорошо видно как при регистрации ЭРГ, так и при регистрации корковых вызванных потенциалов). По этой причине даже небольшие яркостные различия между стимулами, которые невозможно устранить предварительным подравниванием стимулов по яркости, могут исказить физиологические измерения цветоразличения.

Из всех *V-образных* функций, полученных для каждого из *k*-стимулов, составляется матрица попарных различий, которая далее обрабатывается методом метрического многомерного шкалирования (ММШ), и по данным ММШ строится пространство различения *k*-стимулов.

2. Различение яркости стимулов зрительной корой человека

Наиболее очевидные результаты по выявлению структуры различения стимулов по яркости были получены нами при исследовании ответов зрительной коры человека и сетчатки лягушки методом мгновенной смены стимулов. Ответы зрительной коры человека регистрировали в затылочной коре в отведениях O1, O2, T5 и T6. Во всех отведениях амплитуда компонента P110 ВПР, регистрируемого в ответ на мгновенную замену стимулов, была монотонно связана с яркостными различиями между стимулами. В результате анализа матриц таких амплитуд методами ММШ было получено двумерное Евклидово пространство, в котором точки-стимулы располагались на части окружности в полном соответствии со сферической моделью [9; 11].

Для примера на рис. 3 представлено пространство, построенное по амплитудам P110 в отведении O2. На рисунке хорошо видно, что точки-стимулы образуют в двумерном пространстве круговую траекторию с последовательностью стимулов в точном соответствии с их яркостью. Из сравнительного анализа психофизических (предыдущая глава) и электрофизиологических данных следует, что амплитуда компонента P110 в ВПР, регистрируемом в ответ на межстимульное различие по яркости, полностью соответствует субъективной оценке яркостного различия и, по-видимому, формируется тем же самым нейронным механизмом.

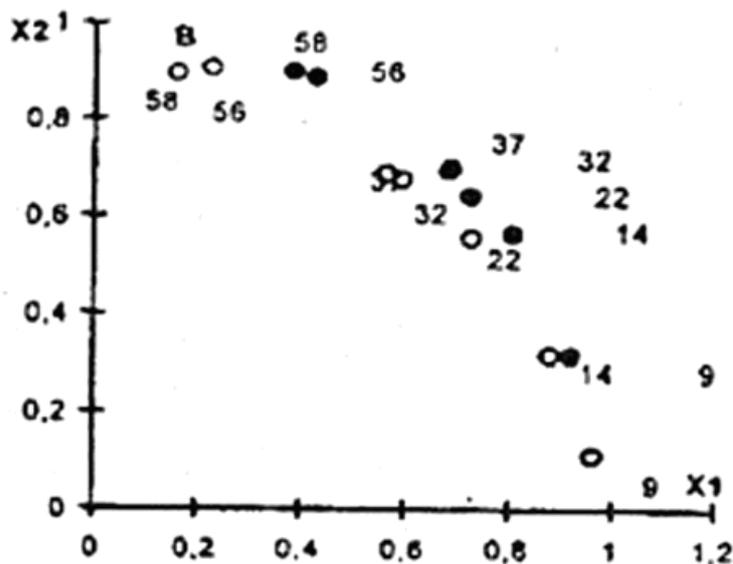


Рис. 3. Сферическая модель различения яркостей, полученная методом мгновенной замены в работе Измайлова и др. [11] по данным ВПР для стимулов, меняющихся по яркости в диапазоне 9-58 кд/м² (значения яркости указаны рядом с точками-стимулами).

3. Различение яркости стимулов сетчаткой лягушки

В работах Зимачева и др. [4], Измайлова и др. [8] регистрировали электрическую активность сетчатки лягушки (ЭРГ) в ответ на мгновенную прямую и обратную замену (взаимозамену) двух стимулов разной яркости. В качестве меры детектируемого сетчаткой лягушки различия между стимулами использовали межпиковую амплитуду между *a*- и *b*-волнами ЭРГ. В работе Измайлова и др. [8] получено двумерное пространство (рис. 4) для 10 стимулов, изменяемых по яркости в диапазоне 4-28 кд/м².

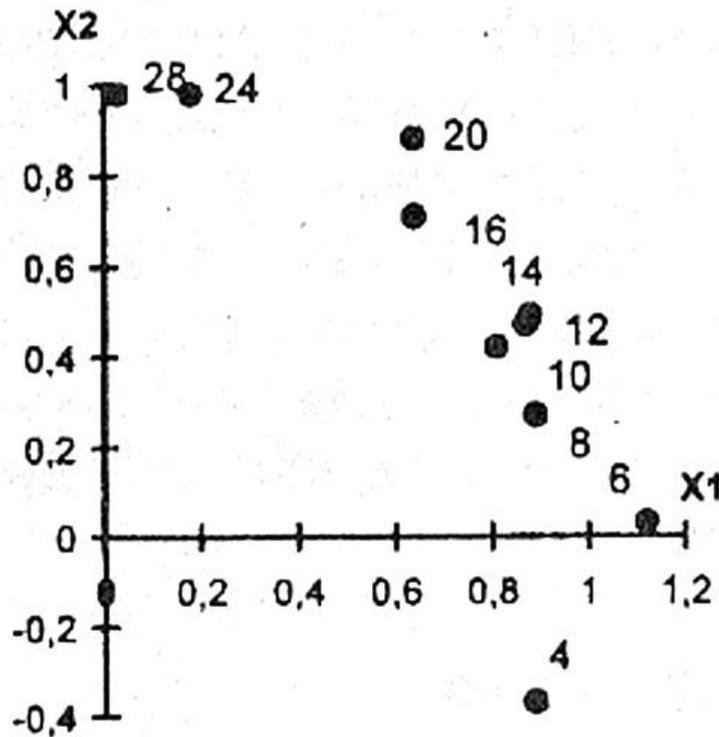


Рис. 4. Двумерное пространство различия 10 стимулов по яркости, построенное по данным анализа методом ММШ амплитуд *b*-волны ЭРГ лягушки. Значения яркости стимулов в кд/м² проставлены рядом с точками, представляющими в модели стимулы разной яркости.

Таблица 1.

Значения фотометрической яркости монохромных стимулов, использованных в опытах для стимуляции сетчатки лягушки

(Значения яркости до 1 кд/м², измерялись яркомером с точностью 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

В работе Измайлова и др. [8] в результате попарных комбинаций 10 стимулов (белого, красного, зеленого и синего цветов с яркостями в диапазоне от 0,05 до 71 кд/м²) (см. табл. 1) были получены 4 матрицы больших надпороговых различий, которые, по аналогии с матрицей субъективных оценок надпороговых различий у человека, анализировали методом ММШ. В результате анализа во всех случаях была получена совершенно аналогичная

геометрическая модель (рис. 5 и 6), которая по всем характеристикам соответствовала сферической модели ахроматического зрения человека. Это хорошо иллюстрируют графики ретинофизических функций лягушки и психофизической функции человека на рис. 7. Аналогичные данные были получены в работе Полянского и др. [15; 32] при регистрации реакций нейронов тектума кролика на мгновенную смену стимулов разной яркости.

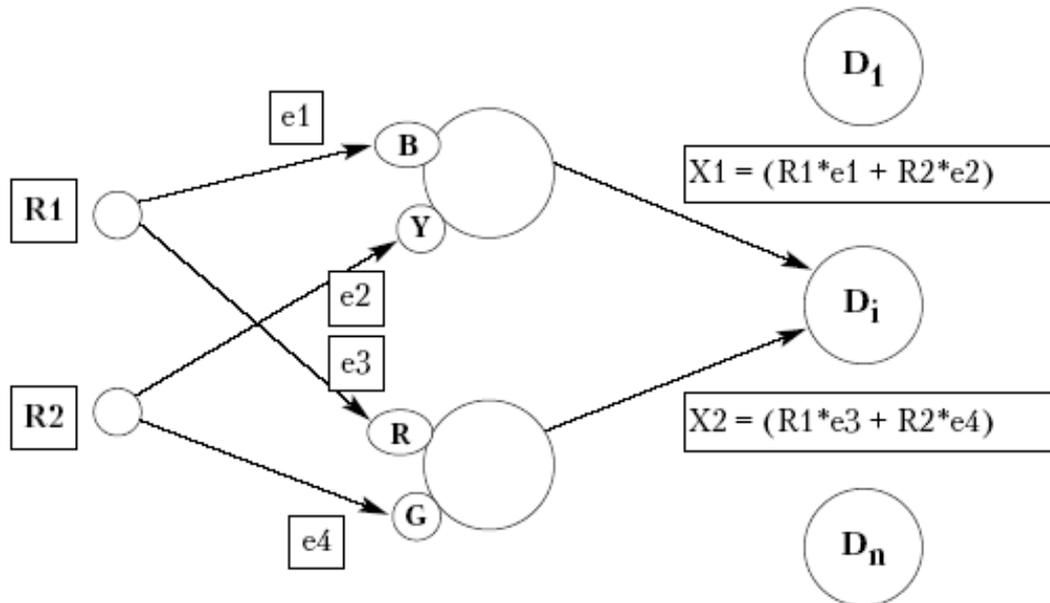
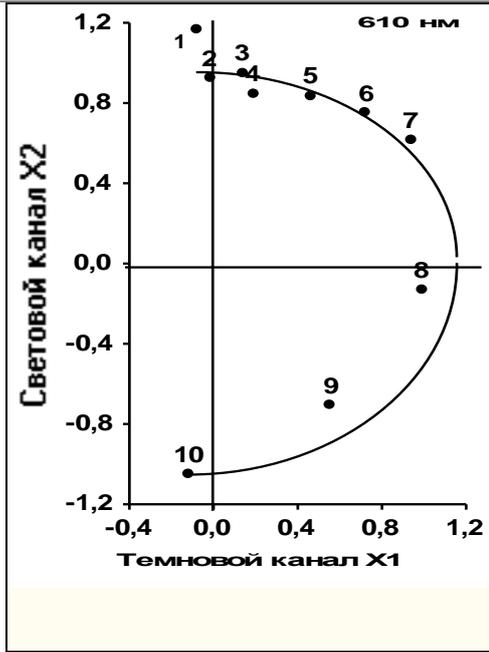
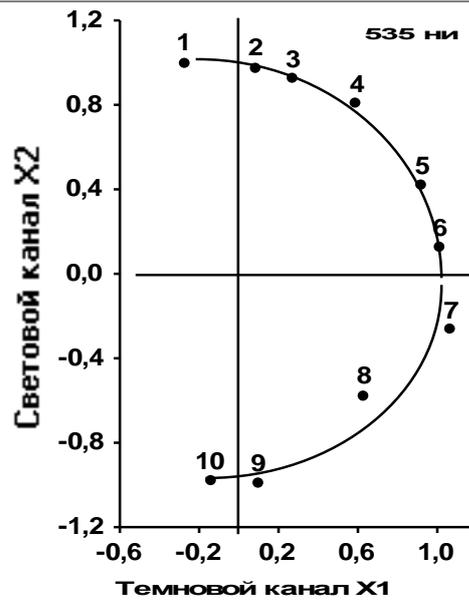


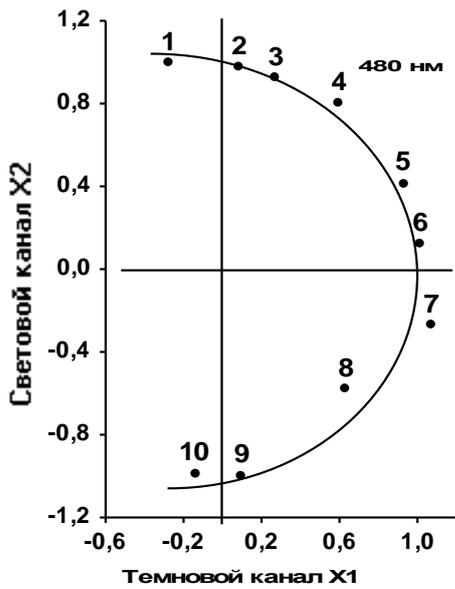
Рис. 5. Двухканальная нейронная сеть, представляющая векторную модель анализатора интенсивности сигнала. Обозначения: R — рецепторы, представляют первый уровень анализа, e — коэффициент синаптической связи, X — величина активации канала в двухканальной нейронной сети. B, Y, R, G — синий, желтый, красный и зеленый каналы, соответственно.



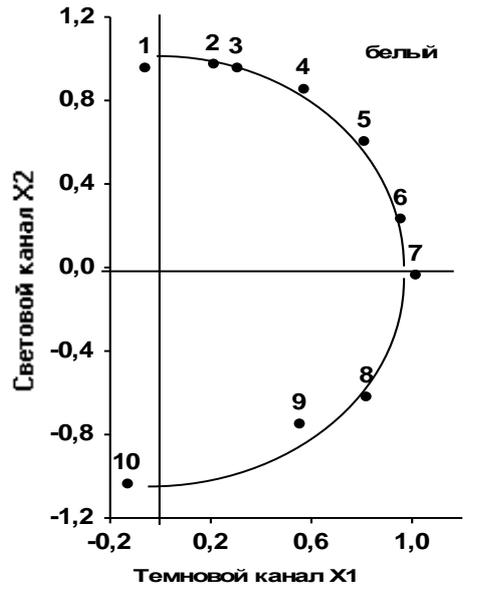
а)



б)



в)



г)

Рис. ба, б, в, г. Описание см. в тексте.

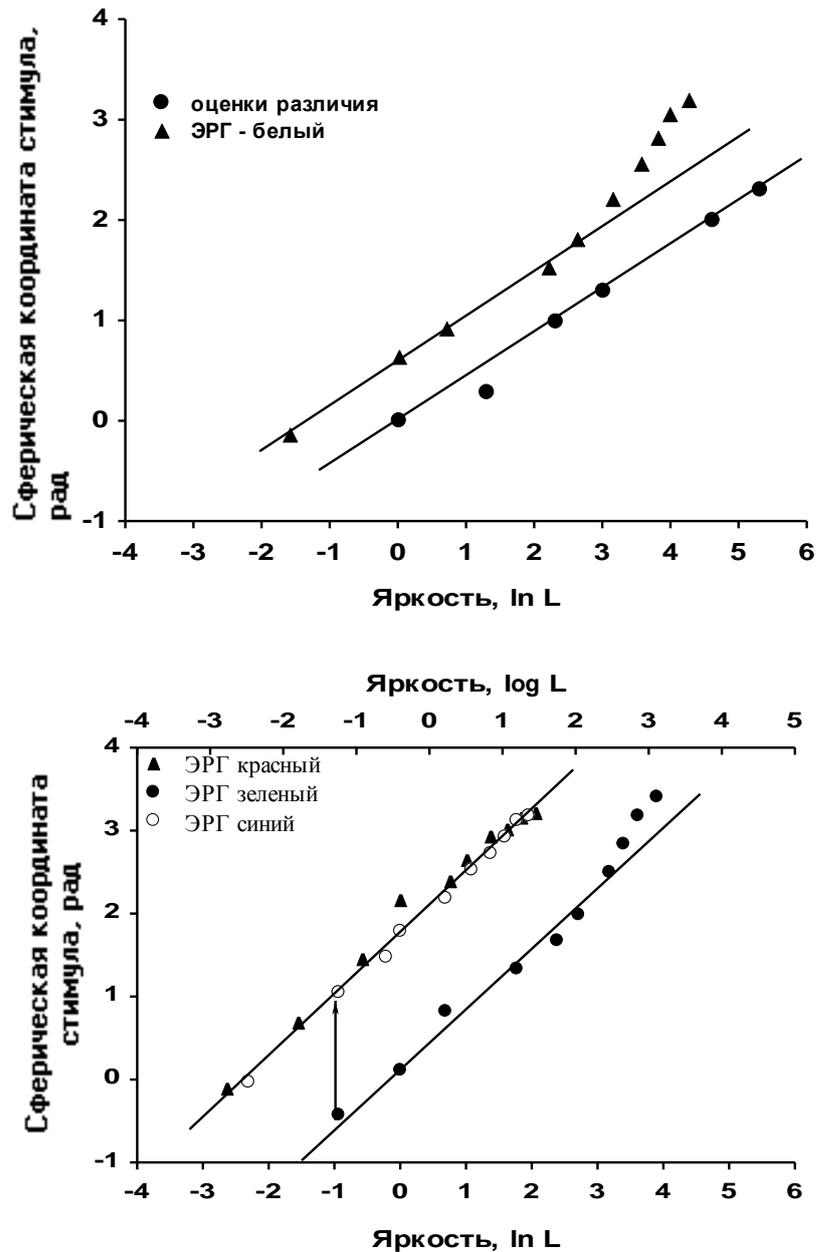


Рис. 7. Психофизические функции яркости, выведенные из сферической модели различения яркости, показанной на рис. 6. По оси абсцисс отложена яркость стимулов в логарифмической шкале, а по оси ординат – сферическая координата точки-стимула, измеренная как угол между отрицательным направлением оси X_2 и радиус-вектором точки. а) 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.

Таким образом, данные по различению стимулов разной яркости зрительными системами разных животных, включая данные по ВПР человека, подтверждают данные субъективных оценок испытуемого-человека. Это позволяет сделать вывод о том, что детекция интенсивности светового излучения в зрительных системах животных и человека осуществляется принципиально схожими нейронными сетями в виде двухканального модуля. Главные особенности нервной сети, детектирующей интенсивность и состоящей из двух каналов и реципрокной связи между ними, также совпадают и могут быть представлены

в виде сферической модели (уравнения 1 и 2), т.е. круговой траекторией точек-стимулов на Евклидовой плоскости с Декартовой системой координат (рис. 3, 4 и 5).

$$X_{1i}^2 + X_{2i}^2 \dots X_{ni}^2 = R_i^2 \quad (1)$$

$$d_{ij}^2 = \sum_{k=1}^n (X_{ki} - X_{kj})^2 \quad (2)$$

Первое уравнение фиксирует пространственные свойства модели, т. е. представление стимулов как точек сферы в n -мерном Евклидовом пространстве [17; 20]. Второе уравнение выражает метрику модели, согласно которой воспринимаемое различие между стимулами измеряется как Евклидово расстояние между точками — концами векторов, представляющими эти стимулы на сфере [11; 25; 27].

То же самое справедливо и для декодирования интенсивности стимула в светлоту (субъективную яркость), которое происходит в процессе взаимодействия нейрона-детектора с двухканальным яркостным модулем путем установления количественного соответствия между характеристиками двух входных синапсов нейрона-детектора и парой величин выходного возбуждения двух каналов, которые представлены Декартовыми координатами точки-стимула [18; 20]. Набор нейронов-детекторов, «согласовавших» свои синаптические характеристики с разными парами величин выходного возбуждения, также образуют одномерную детекторную «карту» декодирования светлоты.

Таким образом, данные по различению стимулов разной яркости зрительными системами разных животных, включая данные субъективных оценок испытуемого-человека, позволяют сделать вывод о том, что детекция интенсивности светового излучения в зрительных системах животных и человека осуществляется двухканальным нейронным механизмом. Главная особенность этого механизма, детектирующего интенсивность, состоит в том, что образующие его два нейронных канала взаимодействуют между собой оппонентным (реципрокным) образом. Они также могут быть представлены в виде сферической модели (уравнение 1), т.е. круговой траекторией точек-стимулов на Евклидовой плоскости с Декартовой системой координат (рис. 8).

То же самое справедливо и для декодирования интенсивности стимула в светлоту (субъективную яркость), которое происходит в процессе взаимодействия нейрона-детектора с двухканальным модулем. В результате такого взаимодействия устанавливается количественное соответствие между характеристиками двух входных синапсов нейрона-детектора, с одной стороны, и парой величин выходного возбуждения двух каналов, которые представлены Декартовыми координатами точки-стимула, с другой [18; 20]. Набор нейронов-детекторов, которые согласовали свои синаптические характеристики с разными парами величин выходного возбуждения, также образуют одномерную детекторную «карту» декодирования светлоты.

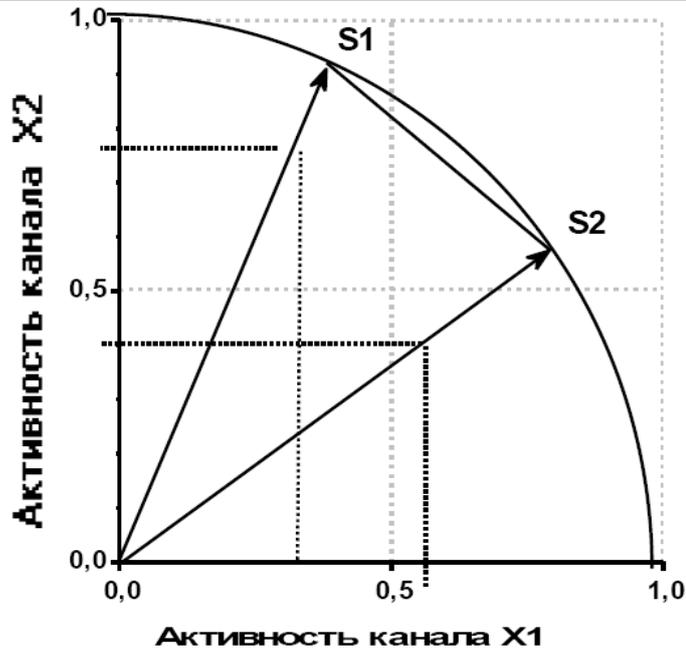


Рис. 8. Сферическая модель различения стимулов по интенсивности светового излучения. Два вектора представляют два стимула S_i и S_j . Единичная окружность, проходящая через концы векторов, образуется множеством стимулов, воспринимаемых в зрительной системой. Угол между вектором и осью абсцисс есть сферическая координата вектора, которая представляет перцептивную характеристику стимула – светлоту. Хорда между концами векторов представляет воспринимаемое различие по светлоте между стимулами S_1 и S_2 . Ось абсцисс на графике представляет активность одного канала нейронной сети различения зрительных стимулов X_1 , а ось ординат – другого X_2 . Координаты каждой точки-стимула задаются уравнением сферы в двумерной Декартовой системе координат.

4. Цветовое пространство лягушки, голубя и кролика

В работе Зимачева и др. [5] попарные различия между равнояркими цветами в виде амплитуд b -волны ЭРГ лягушки, полученные методом мгновенной замены стимулов, анализировали методом ММШ (такая же процедура – метод замен и анализ методом ММШ – использовалась в опытах с регистрацией ЭРГ голубя в работе Riggs и др. [33]). В работе использовалось 13 стимулов, которые отличались по цветовому тону и насыщенности, включая белый цвет. Стимулы были составлены как попарные и тройные смеси из трех основных цветов цветного монитора, включая и сами основные цвета. В результате анализа матрицы попарных различий методом ММШ было построено сетчаточное цветовое пространство лягушки *Rana temporaria* (рис. 9).

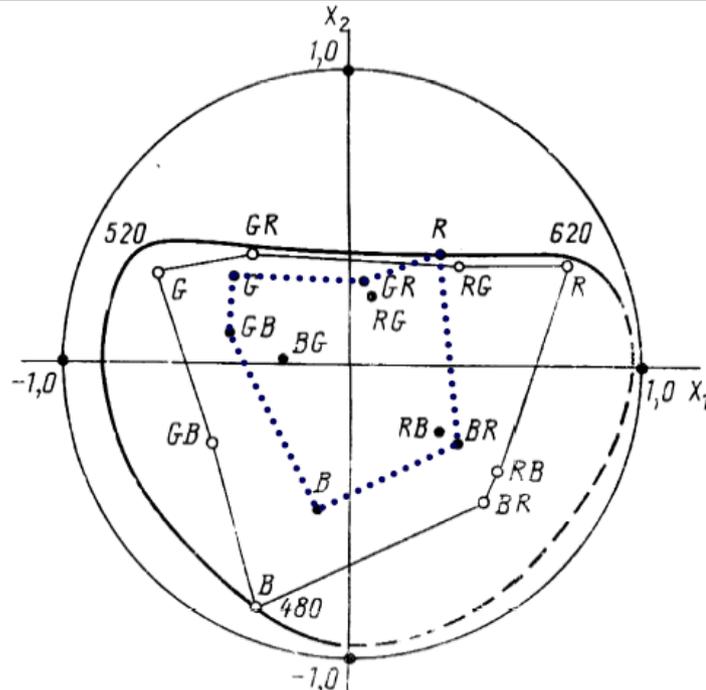


Рис. 9. Проекция на плоскость X_1X_2 сферических пространств цветоразличения человека (○) и лягушки (пунктир), полученных при использовании одних и тех же широкополосных цветовых стимулов и их смесей: В – синий (люминофор), G – зеленый (люминофор), R – красный (люминофор), R-G – красно-зеленый, В-R – сине-красный и т.п. Сплошной линией обозначена траектория точек-стимулов четырехмерной сферической модели цветоразличения человека, построенной с использованием монохроматических стимулов [5].

Это цветовое пространство обладало основными характеристиками трихроматического зрения (расположением цветовых тонов спектра по кругу Ньютона на хроматической плоскости цветового пространства и цветооппонентностью Декартовых осей координат на этой плоскости). В то же время цветовое пространство лягушки имеет некоторые отличия от цветового пространства человека. Они заключаются в том, что малонасыщенные цвета, образованные попарными и тройными смесями, распределились – так же, как и основные цвета – только по цветовому тону. Двойные смеси по насыщенности распределились так же, как и основные, а тройные смеси образовывали общий locus с белым цветом. Иначе говоря, возможно, что сетчатка лягушки не дифференцирует цвета по насыщенности, а различает только цветовые тона в спектре, причем, менее детально по сравнению с цветоразличением человека, и даже намного грубее, чем сетчатка голубя [33]. Цветовое пространство сетчатки голубя было получено только для спектральных стимулов без использования цветовых смесей, поэтому нельзя оценить различие голубем цветов по насыщенности по отношению к данным человека и лягушки. Скорее всего, оно ближе к цветовому пространству человека, чем к цветовому пространству лягушки. Полное соответствие основным характеристикам сферической модели цветоразличения дополняют цветооппонентные функции зрительной системы лягушки, которые получены как значения Декартовых координат цветовых точек, образующих цветовой круг.

5. Вызванный потенциал цветоразличения в зрительной коре человека

В работах Измайлова и др. [9; 28] при регистрации ВПР на мгновенную смену 12 цветовых стимулов (см. таблицу 2) была использована модификация, описанная в работах Зимачева и др. [4; 5] при регистрации ЭРГ лягушки. Опыты проводились на компьютерной установке, которая состояла из 8-ми канального электроэнцефалографа, связанного через

АЦП с персональным компьютером. Для предъявления стимулов применялся отдельный компьютер с высококачественным монитором. Оба компьютера синхронизировались в системе "Конан", которая обеспечивала как проведение опытов, так и первичную обработку (фильтрацию, суммирование, отбраковывание артефактов) биопотенциалов. В опытах регистрировались ВП в затылочной области левого и правого полушарий (O1 и O2), а также в височной (T5 и T6) и теменно-затылочной (Pz) областях с референтными электродами A1, A2 и FZ. Все обозначения приводятся в соответствии с международной системой 10/20. Длительность записи для каждой смены стимулов была 400 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. Предъявление каждой пары стимулов (референт-тест) осуществлялось сериями. В каждой серии тестовый (т) и референтный (р) стимулы предъявлялись по 100 раз, поочередно сменяя друг друга (р-т-р-т-р-т...). Длительность тестового и референтного стимулов варьировалась в диапазоне 800-1200 мс с тем, чтобы избежать ритмических влияний. Оцифровывание записи осуществлялось аналого-цифровым преобразователем с шагом 5 мс (200 Гц).

Таблица 2.

Координаты цветности и фотометрическая яркость стимулов, использованных как в психофизических экспериментах, так и в опытах с регистрацией зрительных ВП. Названия цветовых стимулов кодируют их состав и указывают на то, из смеси каких первичных цветов монитора (синий, зеленый, красный) они сгенерированы.

Название цвета	Хроматические координаты (МКО-31)		Яркость, кд/м ²	Эквивалентная длина волны, нм
	x	y		
Красный	.612	.342	14	610
Красно-желтый	.552	.403	15	590
Желтый	.484	.446	14	580
Желто-зеленый	.400	.506	13	565
Зелено-желтый	.306	.575	14	550
Зеленый	.259	.397	13	515
Зеленый-синий	.227	.291	14	485
Сине-зеленый	.204	.198	11	475
Синий	.153	.068	12	470
Сине-красный	.223	.114	14	450
Красно-синий	.371	.182	13	-
Белый	.299	.295	13	-

Как и в случае ЭРГ, если два стимула не различаются в участке коры, где регистрируется ее активность (хотя физически стимулы могут быть разными), то ВПР не будет отличаться от фоновой электроэнцефалограммы. Если же зрительная система их различает, то в момент смены будет наблюдаться изменение активности, и, как показывают данные [9; 28], чем больше различаются стимулы, тем больше амплитуда определенных компонентов зрительных ВПР.

Важной задачей в этой методологии является спецификация компонентов ВПР относительно характеристик стимула. Многочисленные исследования зрительных вызванных потенциалов (ЗВП) в этом направлении позволяют сделать определенные выводы [3].

В частности, ранние компоненты ЗВП с латенцией 50-120 мс связываются с активностью нейронов зоны VI в ответ на спектральное распределение и интенсивность светового стимула, тогда как среднелатентные компоненты – 120-240 мс – с

конфигуративными характеристиками стимула, формирующими стимульный паттерн. Более поздние компоненты ЗВП связываются с вероятностью появления стимула (P300), еще более поздние – 400-600 мс – с категориальными и семантическими характеристиками стимула. В последнее время были получены данные о том, что категориальные характеристики зрительного стимула могут быть связаны с более ранним компонентом N170.

Аналогичные результаты получены и относительно вызванного потенциала различения. В частности, в работах Riggs [33; 34], Paulus и др. [31], Izmailov и др. [24; 28], Измайлова и др. [9; 11] показано, что пиковая амплитуда компонента N87 зрительного ВПР и межпиковая амплитуда N87-P120 соотносятся с цветовым различием, а пиковая компонента P120 с различием по яркости. В то же время конфигуративные различия (линии или паттерн из линий) отражаются в активности среднелатентных компонентов N180 и P240.

При анализе полученных записей в качестве показателей цветовых и яркостных различий использовались не только пиковые амплитуды компонентов ЗВП, но и межпиковые амплитуды, поскольку значения последних не зависят от точки отсчета, определение которой всегда основано на некоторых произвольных допущениях. На рис. 10 показан вызванный потенциал с указанием точек, по которым определялась латенция и амплитуда компонент N87, P120 и N180. Пиковая амплитуда компоненты N87 измерялась в данной работе как разность значений от пика до нулевого уровня, который определялся по усреднению фонового диапазона (60 мс) записываемого перед каждой заменой, а межпиковые амплитуды N87-P120 и P120-N180 – как разности между соответствующими пиками. Результаты приведены в виде графиков самих усредненных ЗВП (рис. 11).

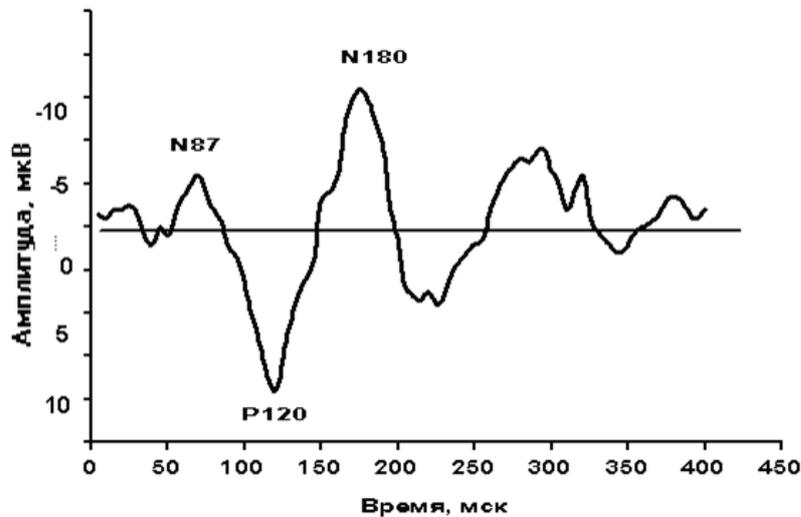


Рис. 10. Пример зрительного вызванного потенциала (ЗВП) на смену цветовых стимулов. По горизонтальной оси отложена длительность записи (мс) с момента смены. По вертикальной оси – амплитуда ЗВП в микровольтах (мкВ). N87, P120 и N80 обозначают латентные периоды экстремальных точек (пиков) изменения амплитуды ЗВП, по которым определялись меры цветовых различий как разность значений амплитуд между двумя соседними пиками (межпиковая амплитуда) или как пиковая амплитуда – разность амплитуд от пика до среднего уровня фона.

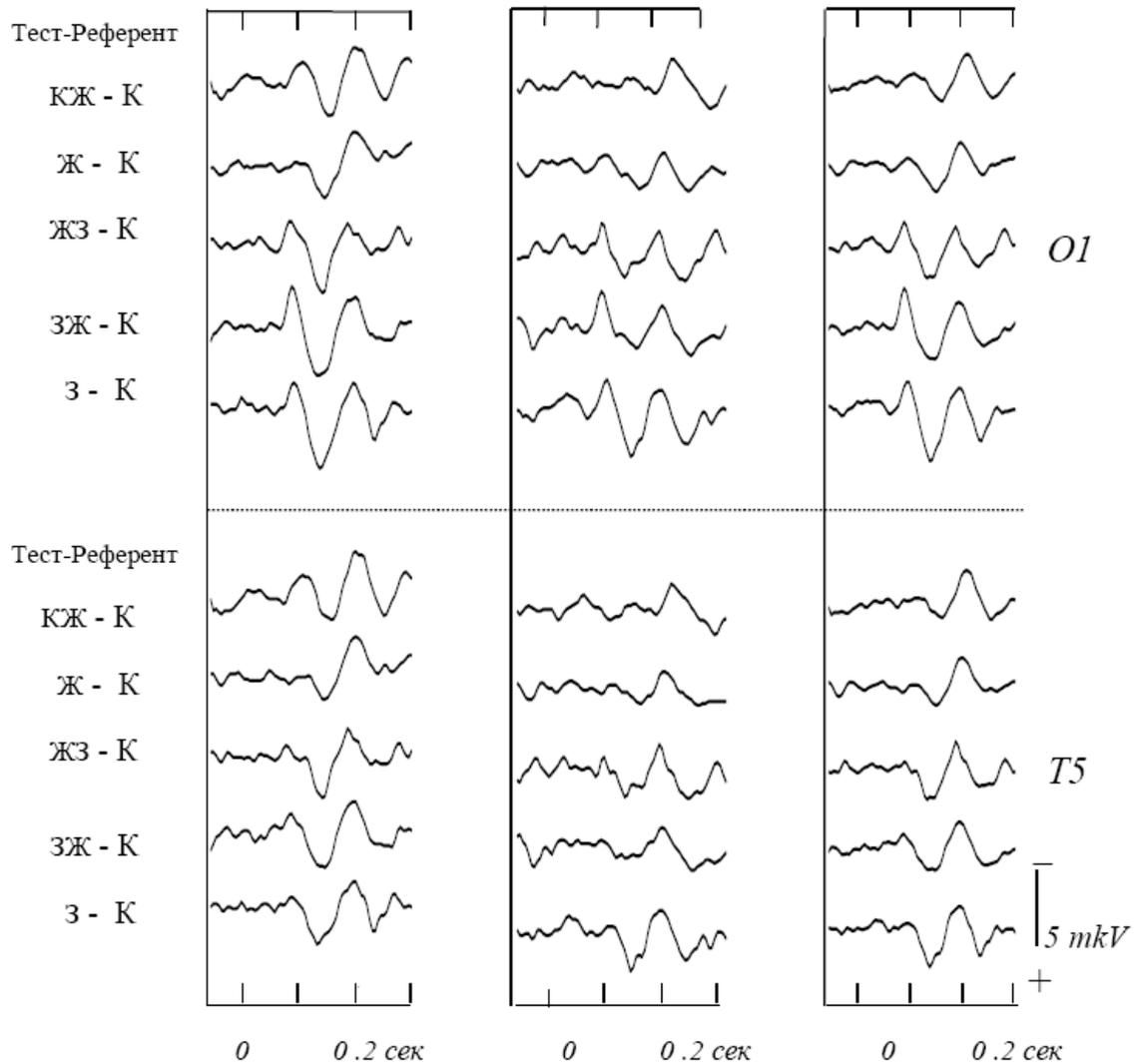


Рис. 11. Примеры усредненных ЗПР на цветовые различия для оценки симметричности цветовых различий в зависимости от порядка следования референтного и тестового цветов в предъявляемой паре. Левый столбец представляет ВПР при смене референтного стимула тестовым, а средний – наоборот, при смене тестового стимула референтным. Хорошо видно, что и в затылочном и височном отведениях ВП меняются симметрично. В правом столбце эти же данные приводятся после усреднения по обоим предъявлениям [11].

По усредненным и симметризованным значениям амплитуд были получены для каждого ВП три треугольные матрицы цветовых различий: для пиковой амплитуды N87, межпиковой амплитуды N87-P120 и межпиковой амплитуды P120-N180. Эти матрицы вычислялись для каждого из четырех отведений – затылочных O1 и O2 и височных T5 и T6. Для сравнения с данными вызванных потенциалов испытуемого использовалась аналогичная треугольная матрица его субъективных оценок цветовых различий.

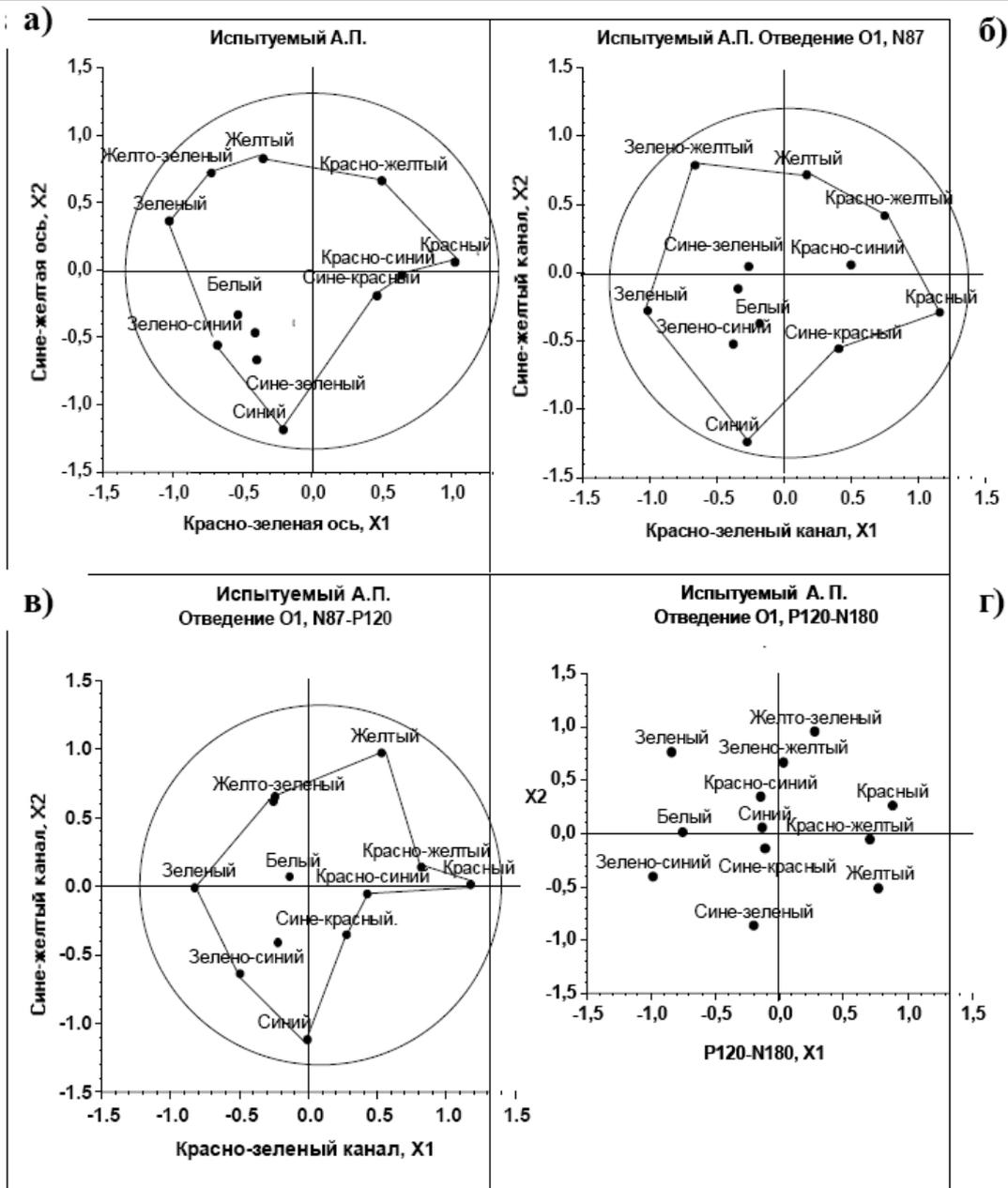


Рис. 12. Цветовые пространства человека, построенные по данным субъективных оценок цветовых различий и данным регистрации ВПР: *а* – по данным субъективных оценок цветовых различий; *б* – по амплитудам компонента N87; *в* – по межпиковым амплитудам N87-P120; *г* – по межпиковым амплитудам P120– N180 (отведение O1). На рисунке представлены проекции цветовых точек на хроматическую плоскость (X_1X_2) цветового пространства, оси которой характеризуют цветоопонетные каналы зрительной системы. Круговая последовательность цветовых точек на первых трех рисунках соответствует последовательности цветовых тонов на круге Ньютона. Основные цвета (красный, желтый, зеленый и синий) расположены на осях координат в полном соответствии с цветоопонетной характеристикой зрения. Белый цвет и другие малонасыщенные цвета (сине-зеленые и красно-синие) расположены внутри цветового круга.

Конфигурации цветовых точек в пространстве цветоразличения приведены на рис. 12. Усреднение всех ВП производилось по 50 записям после очистки от артефактов. Однако в отличие от работ, в которых цветовое пространство, построенное по данным корковых ЗВП, сравнивалось с цветовой диаграммой Стандартного Наблюдателя МКО сравнение проводилось не в терминах стандартизированной цветовой системы, а в терминах

сферического цветового пространства, которое более точно характеризует цветоразличение реального испытуемого [6; 26]. Это отличие не будет препятствовать сравнению полученных нами данных с данными других авторов, поскольку хроматическое пространство цветов равной яркости обычно представляется на плоскости в виде цветового круга Ньютона [36], что позволяет соотносить между собой данные, полученные в разных работах и основанные на разных методических парадигмах.

Матрицы амплитуд ВПР, так же как и матрицу субъективных различий, обрабатывали одним и тем же методом ММШ. В результате анализа были получены координаты точек-стимулов, расположенных на сферической поверхности в трехмерном Евклидовом пространстве. Для удобства сравнения наших данных с традиционными представлениями хроматической системы цветового зрения они приводятся в виде проекций сферической поверхности на плоскость цветоопонентных координат. На рис. 12а, представляющем эту хроматическую плоскость цветового пространства, полученного по субъективным оценкам цветовых различий испытуемого А.П., можно видеть, что цветовые точки располагаются на ней, как и в случае монохроматических стимулов (рис. 9), в полном соответствии с цветовым кругом Ньютона: от красного (К) через оранжевый (К–Ж) к желтому (Ж) и так далее по спектру, замыкая спектральный ряд в круг пурпурными цветами (К–С и С–К). Основные цвета (красный, желтый, зеленый и синий) расположены на осях координат в полном соответствии с цветоопонентной характеристикой зрения. Белый цвет соответственно располагается ближе к центру круга, представленному точкой пересечения координатных осей хроматической плоскости. Сине–зеленые цвета, которые получены смешением синего и зеленого излучения монитора, находятся в близком соседстве с белым. Это вызвано характерным для всех мониторов резким выцветанием сине–зеленых смесей.

В отличие от цветового пространства лягушки в цветовом пространстве, полученном по корковым ВПР для равноярких цветов, содержится информация не только о цветовом тоне, но и о насыщенности цвета. 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. На рис. 12б и 12в красный, синий и зеленый, как первичные цвета монитора, имеют максимальную насыщенность и располагаются далеко от центра хроматической плоскости X_1X_2 . Белый цвет и некоторые попарные смеси первичных цветов, по законам цветового смешения, всегда имеют меньшую насыщенность, чем исходные цвета [12] и располагаются ближе к центру плоскости. Из этих данных следует, что амплитуда компонента N87, так же как и межпиковая амплитуда N87–P120, содержит в себе полную информацию о цветовых различиях и в этом отношении хорошо согласуется с субъективными оценками цветоразличения.

Обратимся к рис. 12г, на котором показано расположение тех же самых цветовых точек, когда в качестве меры цветовых различий используется межпиковая амплитуда P120–N180. Из табл. 3 видно, что формальные характеристики пространства, полученного из этой матрицы амплитуд (стресс и коэффициент корреляции), не хуже, чем для амплитуды N87 или N87–P120 в предыдущих случаях. В то же время здесь значительно ухудшается формальный показатель сферичности (коэффициент вариации 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. На рис. 12г хорошо видно, что точки, представляющие цвета, 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, расположение этих же цветовых точек противоречит цветооппонентной характеристике пространства. Таким образом, можно утверждать, что первые две координаты данного пространства не согласуются с цветооппонентными характеристиками и не образуют той структуры цветовых тонов, которую требует цветовое пространство.

То же самое можно сказать и о цветовой насыщенности. На рис. 12г расположение цветов по насыщенности нарушается не только количественно, но и качественно. 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. Все вышесказанное позволяет заключить, что межпиковая амплитуда P120–N180 не содержит в себе информации о цветовых различиях между стимулами. Данные для отведений правого полушария O2 и T6 совершенно аналогичны приведенным результатам по отведениям O1 и T5, что можно видеть из табл. 3.

Таблица 3.

Показатели, по которым оценивается сферичность и размерность цветового пространства, построенного, как на основе амплитуд разных компонентов зрительных ВП, записанных на попарную замену тех же цветовых стимулов в затылочной (O1) и височной (T5) областях коры, так и 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

Рассмотренные выше данные по различению цветовых стимулов равной яркости зрительными системами разных животных, включая данные субъективных оценок испытуемого-человека, позволяют сделать вывод, что детекция спектрального состава излучения в зрительных системах животных и человека осуществляется одним и тем же двухканальным механизмом. Главные особенности такой нервной сети состоят из оппонентной характеристики обоих каналов и реципрокной связи между ними. Эти особенности могут быть представлены в виде сферической модели (уравнение 1), т.е. круговой траекторией точек-стимулов на Евклидовой плоскости с Декартовой системой координат (рис. 12а). В соответствии со сферической моделью, предложенной в работе [20], величина выходного возбуждения обоих каналов двухканального модуля, полученная как произведение вектора возбуждений рецепторов данным стимулом на вектор коэффициентов синаптического преобразования этих возбуждений на входе данного канала, характеризуются тем, что для каждого детектируемого стимула сумма квадратов этих величин равна константе (ур-ние 1). Декодирование спектрального распределения стимула в цветовой тон происходит в процессе взаимодействия нейрона-детектора с двухканальным

модулем, путем установления количественного соответствия между характеристиками двух входных синапсов нейрона-детектора и парой величин выходного возбуждения двух каналов, которые представлены Декартовыми координатами точки-стимула [12; 20]. Установление соответствия означает, что нейрон-детектор «нашел» свое место в сети двухканального модуля. Набор нейронов-детекторов, которые согласовали свои синаптические характеристики с разными парами величин выходного возбуждения, образуют одномерную детекторную «карту» декодирования цветового тона. Емкость этой карты определяется как числом нейронов-детекторов, которые согласовали свои синаптические характеристики с двухканальным модулем, так и с дифференциальной характеристикой двухканальной сети, которая ограничена нейронным шумом.

Перейдем теперь к рассмотрению следующей характеристики проксимального стимула – границе между разными участками зрительного поля.

6. Вызванный потенциал различения линий разной ориентации сетчаткой лягушки

Электрическая активность сетчатки высших позвоночных, регистрируемая в виде ЭРГ, различается в зависимости от двух типов световой стимуляции: гомогенного света или паттерна в виде одномерной или двумерной решетки с разной пространственной частотой [29; 30]. В последнем случае аббревиатура ЭРГ меняется на ПЭРГ, что обозначает ответ сетчатки на оформленный стимул (паттерн), на «конфигуративную» характеристику стимула. Термин «конфигуративная» здесь используется для обозначения действия на сетчатку любого существенно неоднородного по пространству или времени светового потока с достаточно резкими границами.

Ретроградная дегенерация ганглиозных клеток сетчатки, вызванная перерезкой оптического нерва, сохраняет интактной ЭРГ, в то время как ПЭРГ понижается до уровня шума. Эти данные позволяют заключить о существенной роли ганглиозных клеток сетчатки в генерации ПЭРГ. Дополнительным аргументом для этого вывода служит эффект повышения амплитуды ПЭРГ на низких пространственных частотах [29], что связывает ПЭРГ с нейронами, имеющими оппонентную структуру рецептивного поля, т.е. с такими, например, как ганглиозные клетки сетчатки. Внутриклеточная регистрация активности клеток сетчатки обезьяны в ответ на гомогенные (яркость) и оформленные (конфигурация) стимулы [22; 34] также подтверждает тезис о том, что ПЭРГ связана больше с нейронами среднего и внутреннего плексиформного слоев, тогда как ЭРГ – с активностью рецепторов и клеток внешнего плексиформного слоя. Сравнение ЭРГ и ПЭРГ у «ночных» (кошка) и «дневных» (обезьяна, человек) животных показывает, что в последнем случае ПЭРГ представляет систему фотопического зрения, тогда как у кошки в генерацию ПЭРГ включаются обе системы зрения – фотопическая и скотопическая [23].

Одним из наиболее простых оформленных стимулов является тонкая линия, поразному ориентированная во фронтальной плоскости зрительного поля. Реакция зрительной системы высших позвоночных на такой стимул всесторонне исследована в работах большого ряда авторов ([23]; см. также обзор: [19]). В соответствии с данными этих работ, наши опыты по изучению сетчаточных механизмов различения линий разной ориентации проводились в условиях темновой адаптации при комнатной температуре на 4 взрослых особях травяной лягушки *Rana temporaria*, обездвиженных инъекцией диплацина (0,1 мг/кг) [8]. Животное располагали в ванночке на восковой площадке и накрывали периодически смачиваемой марлевой тканью. По окончании опытов (3÷5 час) животное возвращали в аквариумный вольер. Стимулами служили тонкие светлые линии на темном фоне (рис. 13), меняющиеся по шести значениям ориентации (от 0° до 150° с шагом в 30°).

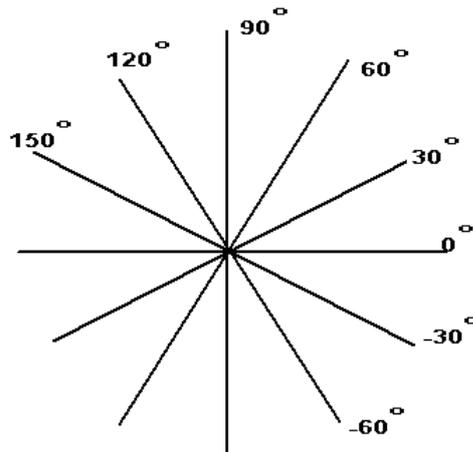


Рис. 13. Диапазон стимулов.

В работе не ставилась задача построения пространства ориентации линий, но полученные данные в виде V-образных функций позволяют сделать вывод, что основания для такого построения есть. На рис. 14 показан пример ПЭРГ на смену горизонтальной линии вертикальной.

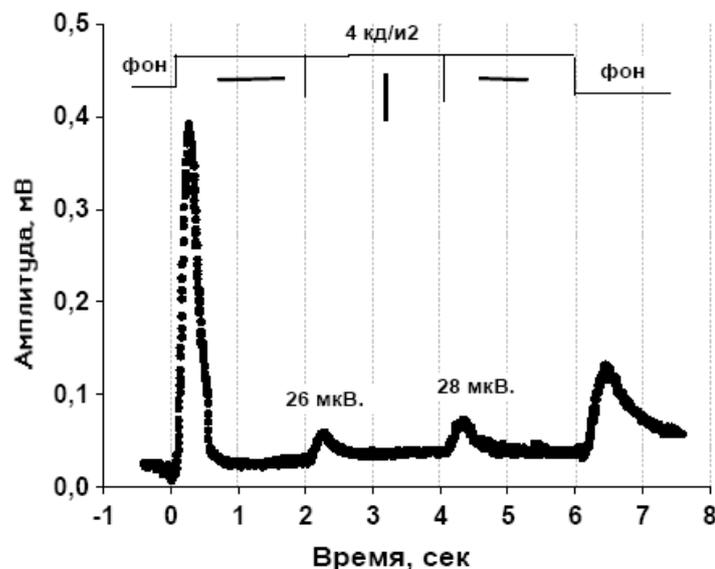


Рис. 14. Оцифрованная ЭРГ лягушки, записанная в ответ на включение референтного стимула (горизонтальной светлой линии на темном фоне), смену через 2 с референтного стимула тестовым (вертикальной линии), обратную смену также через 2 с тестового стимула на референтный, и выключение референтного стимула. По оси абсцисс отложено время записи, а по оси ординат амплитуда ЭРГ. Вверху графика показана схема предъявления стимулов и значения яркости и ориентации обоих стимулов.

На рис 15 приводится график таких V-образных функций для линий разной ориентации на одном уровне яркости, которые служат основанием для построения матрицы попарных различий. На нем видно, что глаз лягушки различает ориентации только от 0 до 90 градусов [8].

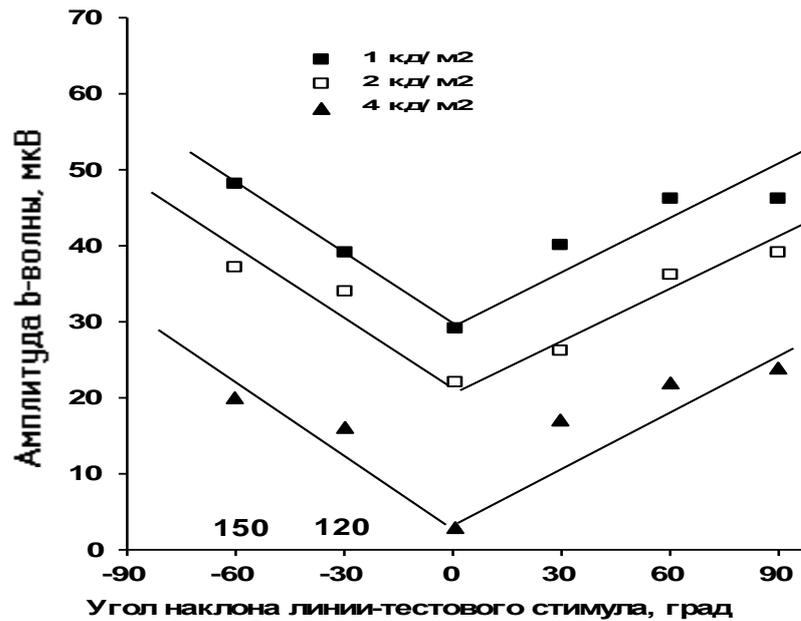


Рис. 15. График V-образных функций, построенный по данным регистрации ЭРГ лягушки на линии разной ориентации одной и той же яркости [8].

7. Вызванный потенциал различения (ВПР) линий разной ориентации зрительной корой человека

В работе Измайлова и др. [10] приводятся результаты опытов по регистрации вызванных потенциалов коры головного мозга человека в ответ на мгновенную смену двух линий. Установка и методы предъявления и регистрации ВП были такие же, как и в опытах по цветоразличению и различению яркостей. Испытуемому попарно предъявляли пять стимулов с ориентацией (0° , 18° , 36° , 72° и 90°), которые с учетом порядка стимулов в паре составили 25 попарных комбинаций.

В соответствии с изложенной выше спецификацией ВПР, в данной работе в качестве меры межстимульных различий использовали межпиковую амплитуду компонентов P120-N180 и N180-P240. Для данных ВПР после устранения артефактов производилось усреднение по всем записям в серии (от 60 до 80 из исходных 100 записей) для каждой пары стимулов. Каждая пара стимулов характеризовалась двумя усредненными ВП: один, записанный при смене референтного стимула на тестовый, и другой – при обратной смене тестового стимула на референтный. На рисунке 16 приведены примеры таких пар ВПР для отведений O1 и O2. Полученные пары проверялись на симметричность по отношению к порядку предъявляемых в паре стимулов с помощью графиков V-образных функций (рис. 17), демонстрирующих амплитуды ВПР, полученного на мгновенную смену стимулов (показаны точками на всех графиках) и субъективные оценки этих же межстимульных различий (показаны кружками), как две ветви V-образной функции. Эти данные представляют собой одну и ту же строку в разных матрицах попарных различий, усредненных по испытуемым. Значения амплитуд и оценок различий нормированы по максимальному значению в каждой матрице, для того чтобы ось ординат имела единый масштаб для всех данных.

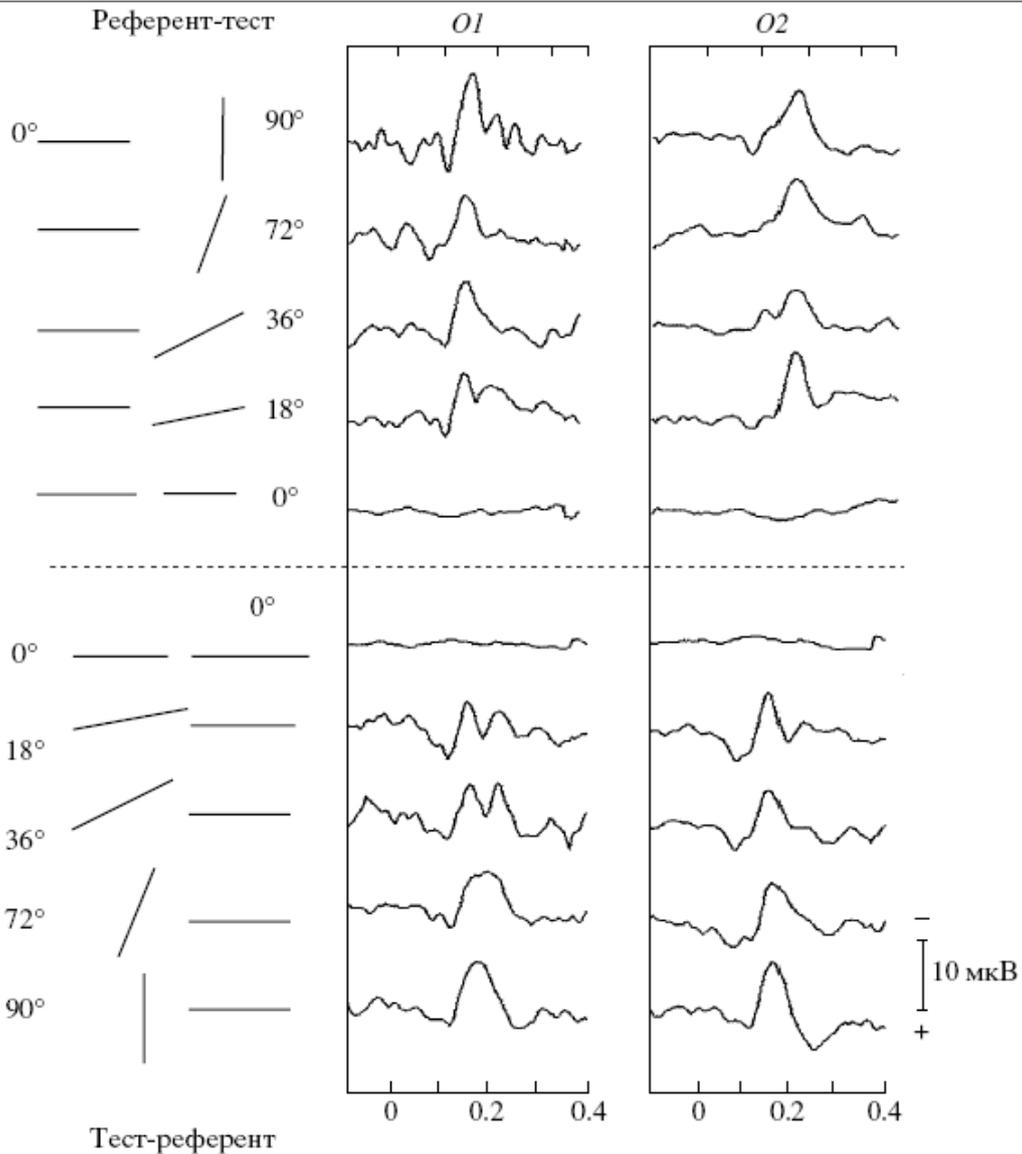


Рис. 16. Примеры зрительных ВП, зарегистрированных от стриарной коры (отведения O1 и O2) в ответ на серию смен стимулов – пар линий с разной ориентацией – референтного и тестового стимулов (левый столбец). По этим графикам видно, насколько симметричны ВП в зависимости от порядка смены референтного и тестового стимулов. Данные усреднены по испытуемым.

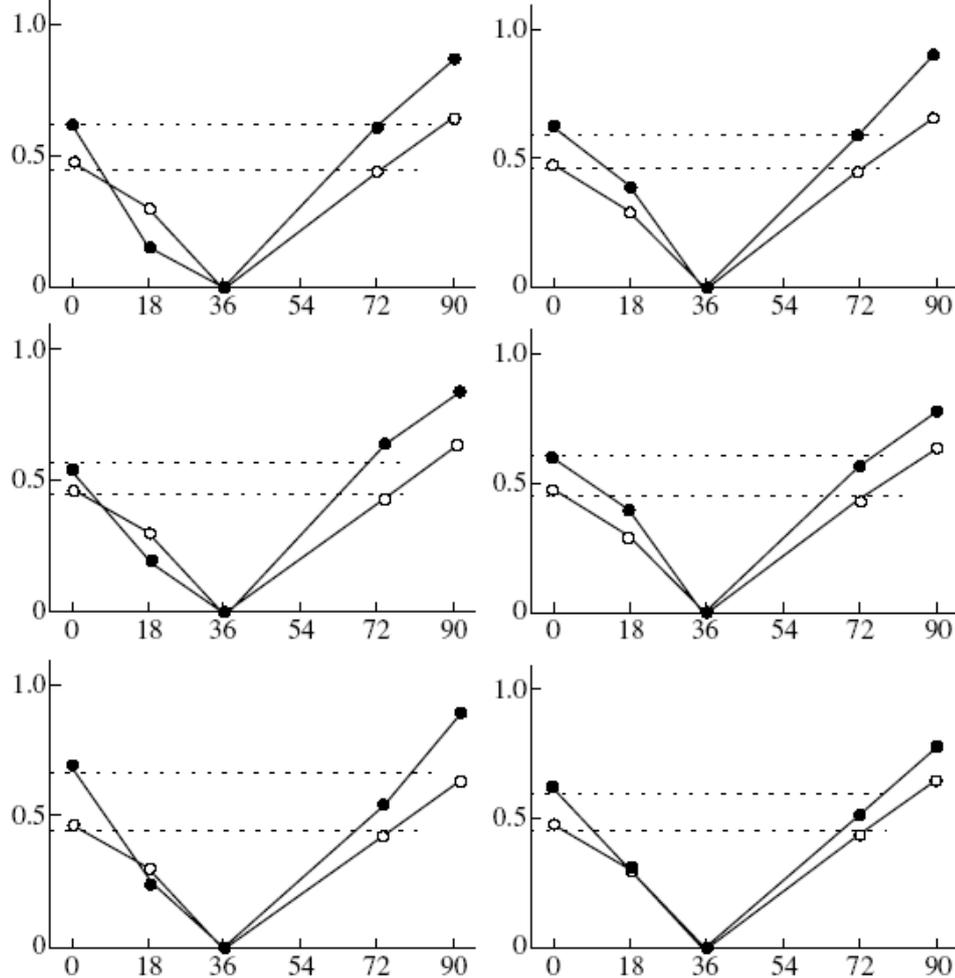


Рис. 17. Графики V-образных функций, иллюстрирующих рост амплитуды компонентов ВП (ордината) в зависимости от увеличения физической разницы (абсцисса) в ориентации двух стимулов-линий: референтного (ориентация 36 градусов) и 5-ти тестовых с ориентациями 0, 18, 36, 72 и 90 градусов. Величина референтного стимула на оси абсцисс представлена точкой минимума V-образной функции, и равна в этом случае величине тестового стимула. Графики представляют разные отведения (O1 и O2 – верхний ряд, T5 и T6 – средний ряд, P3 и P4 – нижний ряд, нечетные отведения в левом столбце, а четные – в правом) которые сравниваются с аналогичными данными для субъективных оценок, полученными для этого же набора стимулов. Значения амплитуд (точки) и оценок различий (кружки) нормированы по максимальному значению в каждой матрице, для того чтобы ось ординат имела единый масштаб для всех данных.

Симметричность наклона ветвей V-образной функции характеризует постоянство реакции (показана пунктирной линией параллельно оси абсцисс) при постоянном различии между стимулами независимо от того, в одну сторону изменяется стимул или в противоположную. Графики на рисунках 16 и 17 показывают существенную симметричность данных.

На этом основании межпиковые амплитуды P120-N180 и N180-P240 усреднялись также и по обеим сменам предъявления. По этим двум вариантам амплитуд вызванных потенциалов в каждом из 6 отведений были получены 12 матриц попарных межстимульных различий, которые также анализировались методом ММШ, как и матрица субъективных оценок межстимульных различий. В результате анализа было получены координаты 5 точек-стимулов также в двумерном Евклидовом пространстве для межпиковых амплитуд P120-N180 и N180-P240 для шести отведений. Полученные 13 конфигураций точек-стимулов

позволяют исследовать два главных вопроса о пространственной и метрической моделях различения ориентации линий.

На рис. 18 приведены результаты многомерного шкалирования субъективных и электрофизиологических (ВПР) данных в виде конфигураций точек-стимулов в двумерном пространстве. Около каждого знака проставлена соответствующая величина угла ориентации в градусах. На рис. 18а показано расположение точек, полученных по межпиковым амплитудам первого среднелатентного компонента ВПР (P120-N180) для отведений О1 (точки) и О2 (треугольники). Если спроецировать точки на ось X_1 , то точки разделятся на две группы: в левой половине – ориентации менее 45 градусов, а в правой – более 45 градусов. Если данные усреднить по отведениям, то проекции этих же точек, представляющих 5 значений ориентации, будут строго упорядочены по оси X_1 . В то же время по оси X_2 точки располагаются хаотично. Здесь нет круговой траектории точек, хотя первая ось Декартовой системы координат отражает угловую характеристику стимулов. На рис. 18б показано расположение точек, полученных по межпиковым амплитудам второго среднелатентного компонента ВПР (N180-P230) для тех же отведений О1 (точки) и О2 (треугольники). Здесь все стимулы располагаются строго по круговой траектории, которая показана сплошной линией. Обе оси X_1 и X_2 характеризуют два канала нейронной сети, которая детектирует ориентацию линии. На рис. 18в показано прямое сравнение данных, представляющих субъективные оценки различий (точки) и межпиковые (N180-P230) амплитуды ВПР, зарегистрированные в отведении О1 (треугольники). Видно, что амплитуды ВПР дают пространственное положение конфигурации точек такое же, как и субъективные оценки, и это соответствует модели, представленной уравнением (1). Совершенно аналогичные данные получились и для отведений Т5, Т6 и Р3, Р4. Получается, что в более ранней межпиковой амплитуде P120-N180 зрительного вызванного потенциала содержится только часть информации об ориентации линии, которая характеризует оппозиционность «горизонталь-вертикаль», а полная информация об ориентации линии появляется позднее, и поэтому отражается в более позднем компоненте (N180-P230).

Совпадение результатов, полученных на основе субъективных оценок и вызванных потенциалов различения, подтверждает адекватность сферической модели различения ориентаций линии, предложенной в работах Фомина с соавт. [20] и Измайлова с соавт. [10], и основанной на этой модели гипотезы о двухканальной нейронной сети для детектирования ориентации линии [10].

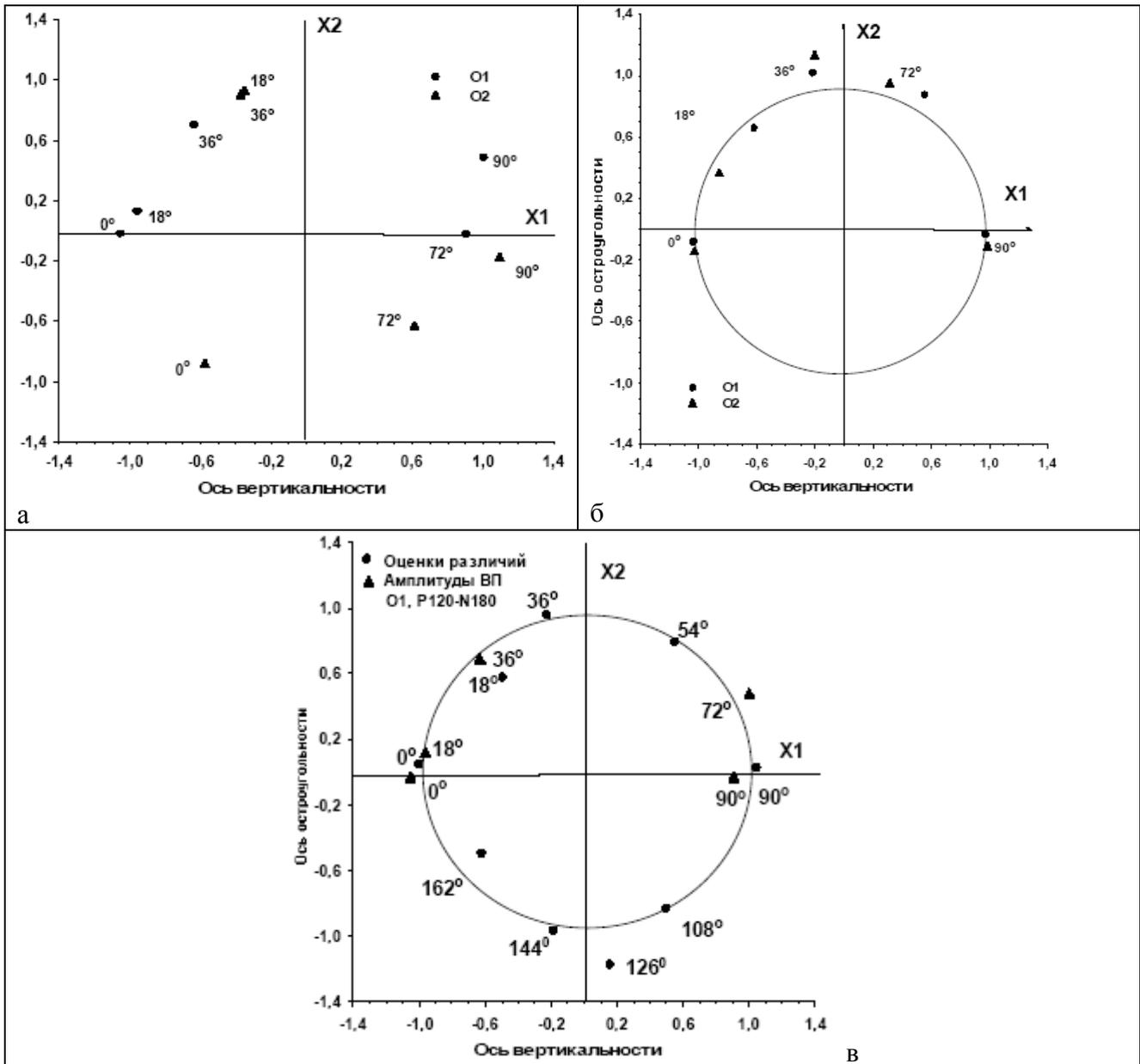


Рис. 18. Двумерные пространства, полученные методом ММШ экспериментальных данных, представляющих межпиковые амплитуды ВПР, и субъективные оценки различий. а) Расположение точек, полученных по межпиковым амплитудам первого среднелатентного компонента ВПР (P120-N180) для отведений O1 (точки) и O2 (треугольники). Если спроецировать точки на ось X_1 , то точки разделятся на две группы, в левой половине ориентации менее 45 градусов, а в правой – более 45 градусов. Если данные усреднить по отведениям, то проекции этих же точек, представляющих 5 значений ориентации, будут строго упорядочены по оси X_1 . В то же время по оси X_2 точки располагаются хаотично, здесь нет круговой траектории точек. б) Расположение точек, полученных по межпиковым амплитудам второго среднелатентного компонента ВПР (N180-P230) также для отведений O1 (точки) и O2 (треугольники). Здесь все стимулы располагаются строго по круговой траектории. Оси X_1 и X_2 характеризуют два канала нейронной сети, которая детектирует ориентацию линии. Сплошной линией показана пространственная модель, представленная в уравнении (1). в) Сравнение данных, представляющих субъективные оценки различий (точки) и межпиковые (N180-P230) амплитуды ВПР, зарегистрированные в отведении O1 (треугольники). Данные взяты из работы Измайлова и др. [10].

8. Двухканальная нейронная сеть как базисный модуль нейрофизиологического носителя зрительного языка

Итак, для трех основных физических характеристик проксимального стимула (спектральный состав, интенсивность света, и граница между двумя участками зрительного поля) обнаруживается единая форма геометрического представления в виде круговой траектории точек-стимулов на Евклидовой плоскости, где сферическая координата точки характеризует субъективную составляющую стимула, а две Декартовы координаты этой же точки характеризуют двухканальную нейронную сеть, детектирующую эту субъективную составляющую. Базисной структурой сферической модели различения стимулов является двухканальная нейронная сеть, которая остается неизменной в процессе детектирования разных физических характеристик стимула и декодирования их в разные воспринимаемые характеристики. На рис. 19 показана принципиальная схема сферической модели различения цветовых стимулов, которая состоит из трех звеньев: рецепторного звена, двухканальных модулей и карты кортикальных нейронов-детекторов.

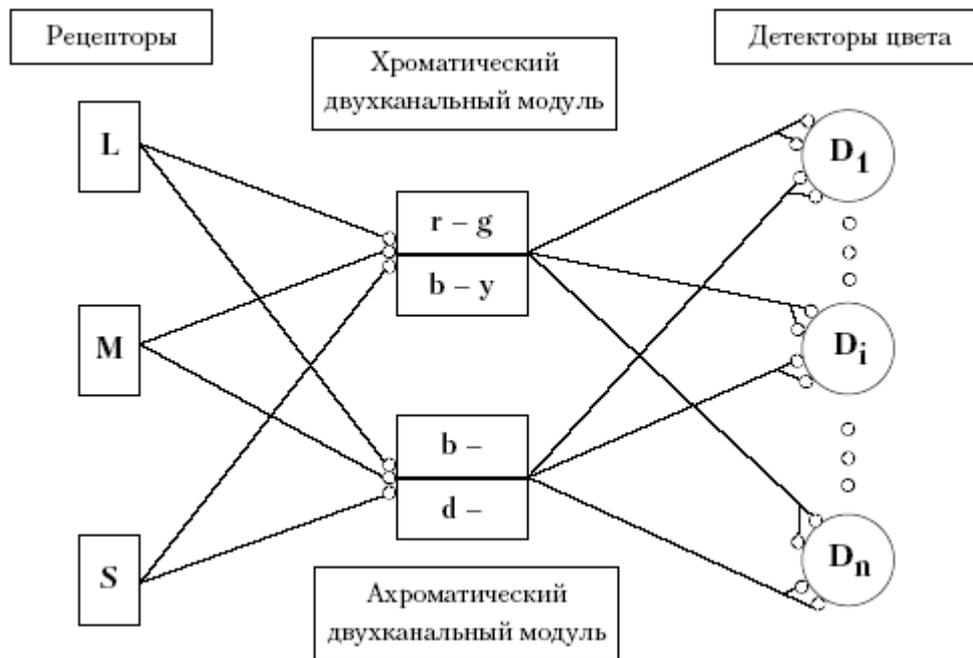


Рис. 19. Блок-схема трехстадийной нейронной сети цветового зрения человека. На первой стадии три типа рецепторов L, M, и S экстрагируют интенсивность данного светового излучения в длинно-, средне- и коротковолновом участках видимого спектра. На следующей стадии эта информация передается на два двухканальных модуля, аналогичных по своему строению модулю, представленному на рис. 5. Верхний 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. Нижний модуль состоит из неопponentных световых и темновых (*on* и *off*) 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 селективных нейронов-детекторов ($D_1 \dots D_n$). Главная особенность нейронов-детекторов состоит в том, что коэффициенты преобразования сигнала у синапсов, связывающих каждый нейрон-детектор с двухканальными модулями, подчиняются уравнению сферы. Это обеспечивает 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 [12].

Как рецепторное звено, так и детекторное характеризуются специфичностью. Рецепторное звено привязано к энергии внешней среды, причем, каждое звено связывается не вообще с физической энергией, а со специфической организацией этой энергии, то есть, с физическим носителем зрительного языка. Рассмотрим теперь особенности этого двухканального модуля, связывающие его не только с физическим носителем зрительного языка, но и с перцептами, как базисными единицами зрительного языка. В данной главе понятие базисной единицы зрительного языка не определяется, поскольку еще не известно, что именно в терминах речевого языка можно поставить ей в соответствие: букву, слог, фонему, слово и т.д. В терминах зрительного восприятия этот субъективный (феноменальный) образ мы обозначили в данной работе как перцепт, чтобы соотносить его не только с человеческим восприятием, но и с восприятием у животных. В отличие от двухканального модуля перцепт специфичен. Например, спектральный состав светового излучения декодируется в цвет, а интенсивность – в светлоту, хотя двухканальный модуль, который кодирует спектральный состав и интенсивность света, не специфичен, и, как показывают эксперименты с переключением зрительного нерва в наружный таламус [35], один и тот же двухканальный модуль может встраиваться в любую нейронную сеть, не нарушая ее специфичности.

В соответствии со сферической моделью, предложенной в работе Фомина и др. [20], величина выходного возбуждения обоих каналов двухканального модуля, полученная как произведение вектора возбуждений рецепторов данным стимулом на вектор коэффициентов синаптического преобразования этих возбуждений на входе данного канала, характеризуются тем, что для каждого детектируемого стимула сумма квадратов этих величин равна константе (ур-ние 1). Таким образом, двухканальный модуль преобразует возбуждение рецепторов в ответ на каждый стимул таким образом, чтобы на выходе модуля всегда получалось уравнение сферы. Это означает, что один двухканальный модуль теоретически может детектировать неограниченное число стимулов. Иными словами нейрофизиологический носитель зрительного языка по мощности кодирования не уступает физическому носителю. Ограничения наступают только в связи с возможностями декодирования этого двумерного кода в единицу зрительного языка. Дифференциальную характеристику нейронной сети, в которую входит двухканальный модуль, определяет только число нейронов-детекторов, связанных с данным двухканальным модулем. Это означает, что нейроны-детекторы, представляющие базисные единицы зрительного языка, не зависят от нейрофизиологического носителя. Красноречивым примером этого положения могут служить данные, приведенные в работе [35]. У детенышей хорьков зрительные волокна от сетчатки глаза, которые в норме идут к наружному коленчатому телу таламуса, были перенаправлены к слуховому медиальному коленчатому телу. Регистрация нейронов слуховой коры, которая сохраняла свои нормальные связи с медиальным коленчатым телом, продемонстрировала наличие ответов на визуальные стимулы. Но самое важное, что ответы на визуальные стимулы, зарегистрированные в слуховой коре, показали селективность по отношению к ориентации визуальных стимулов. Сами авторы интерпретируют этот результат так, что визуальные входы к медиальному коленчатому телу могут управлять таламо-кортикальной активностью и, таким образом, устанавливать специфические сетевые свойства в пределах слуховой коры, которые являются характерными для сетевых свойств в визуальной коре. Авторы работы делают вывод, что свойства корковых сетей (единиц зрительного языка в нашей терминологии) определяются именно входом (нейрофизиологическим носителем) и не согласуется с идеей о том, что только лишь маркеры мембраны нейронов определяют синаптическую возможность соединения и сетевые свойства. Но этот вывод не может считаться единственно возможным, если принять во внимание, что слуховая система имеет такую же функциональную организацию, как и зрительная. Здесь ключевым моментом является неспецифичность двухканального модуля

различения стимулов, которую мы продемонстрировали на детектировании физических характеристик проксимального стимула. На рис. 20 представлены две сенсорные системы – детекции ориентации линий (А) и детекции величины угла (Б).

Различение стимулов при одновременном изменении ориентации и величины угла приводит к активации нового варианта комбинации двух двухканальных модулей в общую сеть (рис. 21), который отличается от варианта комбинации хроматического и ахроматического модулей [10; 13].

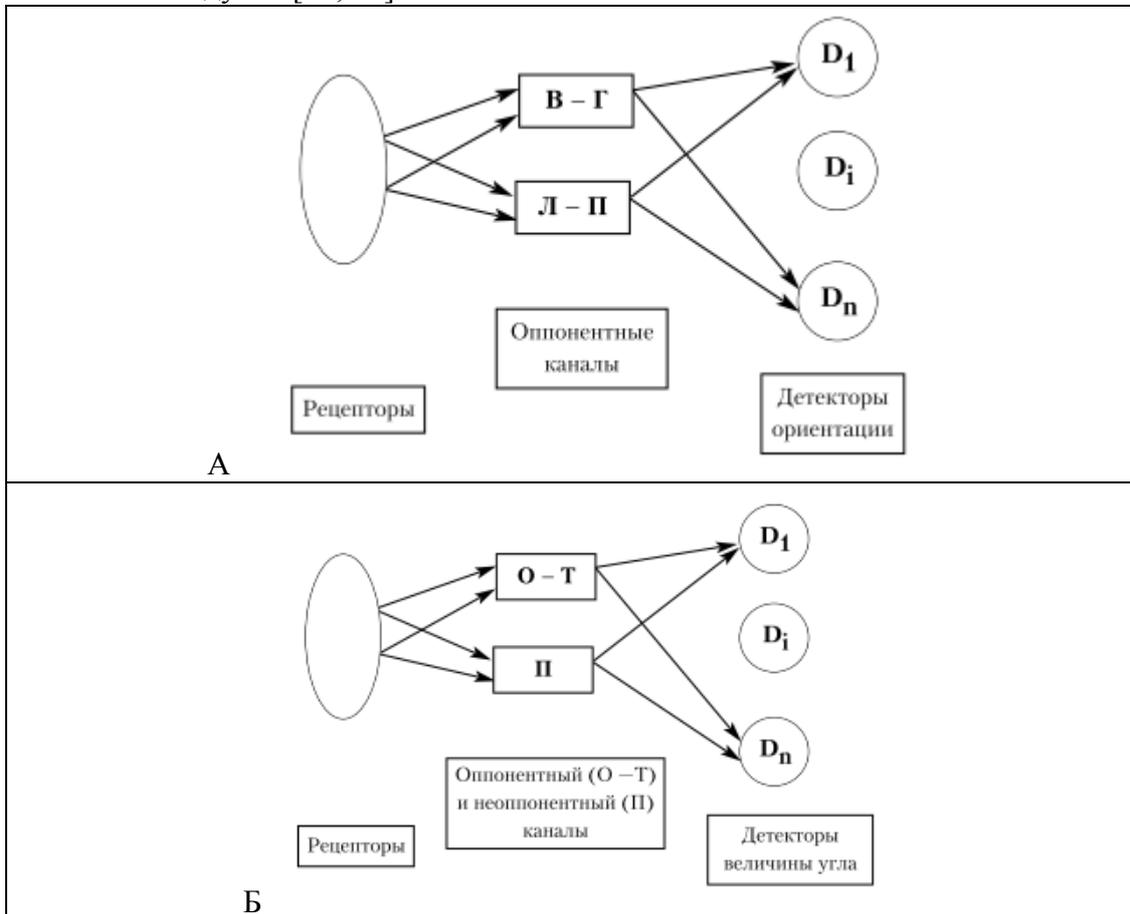


Рис. 20. Блок-схема двухканальной нейронной сети детектирования ориентации (А) и двухканальной нейронной сети детектирования величины угла (Б). А) Блок В-Г представляет канал для кодирования ориентации по шкале «вертикаль — горизонталь», а блок Л-П — канал для детектирования ориентации по шкале «право-лево». Б) Блок О-Т представляет оппонентный канал для кодирования величины угла по шкале «острый-тупой», а блок П — неоппонентный канал для детектирования прямых углов.

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 сферы при $n=3$) является 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 [10].

Блок-схема нейронной сети различения углов

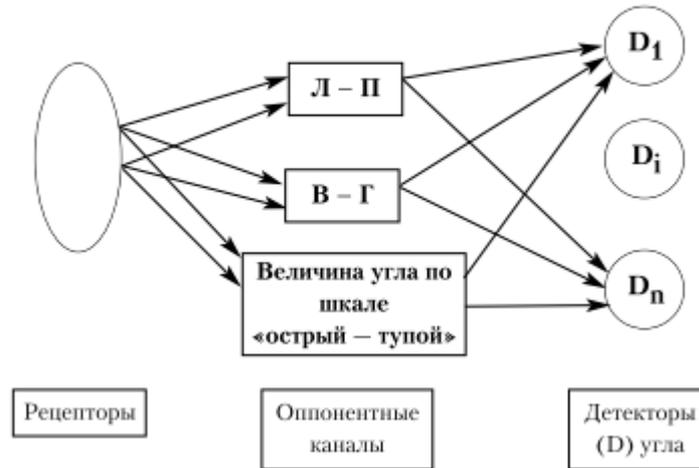


Рис. 21. Блок-схема нейронной сети различения углов, которая состоит из двух двухканальных модулей (рис. 3.8.2) — детекции ориентации и детекции величины угла. В данной сети эти два модуля соединяются таким образом, что образуется трехканальная сеть [13; 16].

Обычно рецепторный вход каждой сенсорной системы через двухканальный модуль различения стимулов связан со специфическим набором селективных детекторов [20]. Поскольку выход двухканального модуля неспецифичен, то в онтогенезе данный модуль может устанавливать связи с любым специфическим набором селективных детекторов, и, таким образом, связывать данный набор селективных детекторов с соответствующим проксимальным стимулом. «Перевод» двухканального модуля зрительной системы в слуховую кору, проделанный в работе [35], приводит к установлению точно таких же связей между специфическими нейронами слуховой коры и сетчаткой, какие обычно устанавливаются между сетчаткой и специфическими нейронами зрительной коры. В терминах феноменологии восприятия можно сказать, что животное не видит, а слышит изменение стимула на сетчатке. В терминах языковой теории восприятия можно сказать, что происходит перевод со зрительного языка на слуховой язык. Этот перевод грамматически адекватный, поскольку разные зрительные «слова» соответствуют разным слуховым «словам», и одинаковые зрительные «слова» соответствуют одинаковым слуховым «словам», но семантически перевод неадекватный. Например, если бы в русско-английском словаре английские слова white-gray-black перевели бы как русские слова «громкий-средний-тихий».

Таким образом, на основании экспериментальных исследований восприятия трех базисных характеристик зрительного стимула и построения по этим данным единой сферической модели различения этих стимульных характеристик была выделена базисная структура этой модели в виде двухканального модуля нейрофизиологической сети кодирования, который предлагается рассматривать как нейрофизиологический носитель зрительного языка, поскольку мы видим, что оба постулата Ф. де Соссюра, касающиеся речевого языка и его носителя, полностью соответствуют характеристикам двухканального модуля зрительной системы. Полученные результаты можно рассматривать как первый этап выявления устройства зрительного языка. Следующим этапом является тестирование нейрофизиологического носителя с точки зрения формирования на его основе единиц зрительного языка, таких как элементы алфавита, слоги, слова или предложения.

Все, полученные выше модели, представляют собой, по сути, одну и ту же нейрофизиологическую сеть, в которой зрительный стимул преобразуется с помощью двухканального модуля в сферическую структуру. Главной структурой в этой

нейрофизиологической сети является двухканальный модуль, выход которого представляет собой сферическую модель различения стимулов. Эту нейрофизиологическую сеть можно рассматривать как критерий для спецификации нейрофизиологического носителя зрительного языка. Однако этот носитель еще не соответствует какой-либо самостоятельной единице зрительного языка. Он играет такую же вспомогательную роль, что и элементы, из которых строится устный или письменный алфавит речевого языка. Например, в алфавите письменного русского языка 33 буквы, однако, все эти буквы состоят всего из двух типов графических единиц. Первый тип (8 единиц) – это длинные и короткие палочки: вертикальные, горизонтальные, наклонные, расположенные либо под прямым, либо под углом в 45 градусов друг к другу. Второй тип (6 единиц) – это большие и маленькие полуокружности. Например, буква **Н** состоит из двух больших вертикальных и одной маленькой горизонтальной палочек, буква **К** состоит из одной вертикальной большой палочки и двух коротких наклонных палочек, буква **Р** состоит из вертикальной большой палочки и маленькой полуокружности, а буква **Я** состоит из одной большой вертикальной палочки, наклонной маленькой палочки и маленькой полуокружности.

Приведенное разложение графической формы алфавита русского вовсе не означает, что это единственное выражение этого алфавита. Существует много других графических форм, не говоря уже об устной форме русского языка. Здесь выбран наиболее простой вид графики, достаточный для изображения алфавита. Например, курсивная форма алфавита будет выражена совершенно другим набором единиц, но в любом алфавите любого языка может быть выделен такой свой набор таких базисных единиц.

Точно так же зрительный алфавит состоит из некоторых комбинаций ограниченного числа элементов. Вопрос заключается в следующем. Как узнать, какие именно зрительные стимулы образуют этот набор, из которых составляется зрительный алфавит. Все попытки априорного определения такого набора (например, по «простоте» зрительного стимула) совершенно бесполезны. В данной главе рассмотрен эмпирический метод определения этого набора. В него входят только те стимулы, различение которых может быть выражено двумерной сферической моделью, независимо от физической, нейрофизиологической или субъективной выраженности этих стимулов.

Литература:

1. Бонгард М.М. Колориметрия на животных. Докл. АН СССР. 1955. Т. 103(2). С. 239–242.
2. Бонгард М.М., Смирнов М.С. Кривые спектральной чувствительности приемников, связанных с одиночными волокнами зрительного нерва лягушки. Биофизика. 1957. Т. 2 (3). С. 336-341.
3. Гнездицкий В.В. Вызванные потенциалы мозга в клинической практике. Таганрог, 1997.
4. Зимачев М.М., Шехтер Е.Д., Соколов Е.Н., Измайлов Ч.А. Хроматическая составляющая электроретинограммы лягушки // Журн. ВНД. 1986. Т. 36 (6). С. 1100—1107.
5. Зимачев М.М., Шехтер Е.Д., Соколов Е.Н., Наатанен Р., Ниман Г., Измайлов Ч.А. Различение цветовых сигналов сетчаткой лягушки // Журнал ВНД им. И.П. Павлова. 1991. Т. 41 (3). С. 518-527.
6. Измайлов Ч.А. Сферическая модель цветоразличения. М.: Изд-во МГУ, 1980.
7. Измайлов Ч.А., Зимачев М.М. Различение интенсивности света сетчаткой лягушки в условиях темновой и световой адаптации // Журнал ВНД им. И.П. Павлова. 2010. Т. 60 (5). С. 615-631.
8. 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.

9. Измайлов Ч.А., Исайчев С.А., Коршунова С.Г., Соколов Е.Н. Спецификация цветового и яркостного компонентов зрительных вызванных потенциалов // Журн. ВНД им. Павлова. 1998. Т. 48 (5). С. 777-787.
10. Измайлов Ч.А., Коршунова С.Г., Соколов Е.Н., Чудина Ю.А. Геометрическая модель различения ориентаций линии, основанная на субъективных оценках и зрительных вызванных потенциалах // Физиология ВНД. 2004. Т. 54 (2). С. 237-249.
11. Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Коршунова С.Г. Цветовое пространство человека, основанное на данных о корковых вызванных потенциалах // Сенсорные системы. 2003. Т. 17 (1). С. 32-44.
12. Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Черноризов А.М. Психофизиология цветового зрения. Изд-во МГУ, 1989.
13. Измайлов Ч.А., Черноризов А.М. Язык восприятия и мозг // Психология. Журнал Высшей школы экономики. 2005. Т. 2. С. 22-52.
14. Измайлов Ч.А., Чудина Ю.А. Конфигурационные и категориальные характеристики зрительного восприятия схематических фигур // Вестник РУДН. 2005. Т. 2. С. 27-41.
15. Полянский В.Б., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н. Вычисление цветовых и яркостных различий нейронами зрительной коры кролика // Журн. ВНД им. И.П. Павлова. 2005. Т. 55. № 1. С. 60—70.
16. Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УРСС. 2003.
17. Соколов Е.Н., Вайткявичус Г.Г. Нейроинтеллект: от нейрона к нейрокомпьютеру. М.: Наука. 1989.
18. Соколов Е.Н., Измайлов Ч.А. Цветовое зрение // М.: Изд-во МГУ. 1984.
19. Супин А.Я. Нейрофизиология зрения млекопитающих. М.: Наука, 1981.
20. Фомин С.В., Соколов Е.Н., Вайткявичус Г.Г. Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
21. Estevez O., Spekreijse H. The “silent substitution: method in visual research. *Vision Res.* 1982. V. 22. P. 681–691.
22. Forbes, A., Burleigh, S., Neyland, M. Electric responses to color shift in frog and turtle retina // *J. Neurophysiol.* 1955. V. 18. P. 517-535.
23. Hess R.F., Baker C.L. Human pattern-evoked electroretinogram // *J. Neurophysiol.* 1984. V. 51. P. 939–951.
24. 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. V. 8 (2). P. 119-133.
25. Izmailov Ch.A., Sokolov E.N. Multidimensional scaling of lines and angles discrimination // *Psychophysical Explorations of Mental Structures.* H.G. Geissler (ed.). Toronto, Bern, Stuttgart: Hogrefe and Huber Publishers. 1990. P. 181–189.
26. Izmailov Ch.A., Sokolov E.N. Spherical model of color and brightness discrimination // *Psychol. Sci.* 1991. V. 2. P. 249–259.
27. Izmailov Ch.A., Sokolov E.N. A semantic space of color names // *Psychol. Sci.* 1992. V. 3. P. 105–111.
28. Izmailov Ch.A., Sokolov E.N. Subjective and objective scaling of large color differences // *Psychophysics beyond sensation / Ed. by Ch. Kaernbach, E. Schroger, H. Muller.* Mahwah, NJ: 2004. P. 27–43.
29. Maffei L., Fiorentini A. Pattern visual evoked potentials and electroretinograms in man and animals // *Visual Evoked Potentials.* Ed. J.E. Desmedt. N.Y.: Elsevier Sci. Publ., 1990. P. 25–33.
30. Maffei L., Fiorentini A., Bisti S., Hollander H. Pattern ERG in the monkey after section of the optic nerve // *Exp. Brain Res.* 1985. V. 59. P. 423–430.

-
31. Paulus W.M., Homberg V., Cuninghame K., Halliday A., Ronde N. Color and brightness components of foveal visual evoked potentials in man // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1984. V. 58. P. 107–119.
32. 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. V. 38 (9). P. 971 – 983.
33. Riggs L.A., Blough P.M., Schafer K.L. Electrical responses of the pigeon eye to changes of the wavelength of the stimulating light // *Vision Res.* 1972. V. 12. P. 981-991.
34. Riggs L.A., Sternheim C.E. Human retinal and occipital potentials evoked by changes of the wavelength of the stimulating light // *J. Opt. Soc. Am.* 1969. V. 59 (5). P. 635–640.
35. Sur M., Leamey C.A. Development and plasticity of cortical areas and networks // *Neuroscience. Nature Reviews.* 2001. V. 2. P. 251-262.
36. Wyszecki G., Stiles W.S. *Color science: concepts and methods, qualitative data and formulae.* 2nd ed. N.Y.: Wiley, 1982.

Поступила в редакцию: 10.07.2011 г.

Сведения об авторе

Ч.А. Измайлов (26 марта 1944, Дербент — 28 сентября 2011, Москва) — психофизик и психофизиолог, заслуженный профессор МГУ им. М.В. Ломоносова.