

ФУНДАМЕНТАЛЬНАЯ НАУКА СЕГОДНЯ

Е. Н. Соколов

ОЧЕРКИ ПО ПСИХОФИЗИОЛОГИИ СОЗНАНИЯ

Последняя книга Е.Н. Соколова «Очерки по психофизиологии сознания» (в печати) посвящена нейробиологическим основам сознания. В центре внимания — проблема соотношения процессов нейронной активности с психическими процессами и состояниями, актами сознания и поведения. Традиционный подход к решению этой «проклятой», по выражению Л.С. Выготского, проблемы — анализ разного рода корреляций между активностью мозговых структур, с одной стороны, и множеством субъективных явлений, с другой. Е.Н. Соколов предлагает свою, оригинальную стратегию исследования мозговых механизмов сознания, кратко обозначенную им как «человек—нейрон—модель». Стратегия нацелена на системный анализ нейробиологических основ сознания в рамках «обобщенной сферической модели», интегрирующей субъективные, поведенческие и нейронные аспекты явлений сознания. В основу сферической модели сознания положен сформулированный Е.Н. Соколовым принцип векторного кодирования информации в когнитивных процессах и исполнительных механизмах. Теоретическому и экспериментальному обоснованию этого базового для сферической теории сознания принципа посвящены первые три главы книги, где центральное место — по степени проработанности и насыщенности экспериментальным материалом — занимает Глава 1. «Векторное кодирование в восприятии».

Глава публикуется с личного разрешения профессора Е.Н. Соколова, передавшего право на выпуск книги ф-ту психологии МГУ в 2007 г.

ЧАСТЬ I. СФЕРИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

Глава 1. Векторное кодирование в восприятии

Предлагается и обсуждается сферическая модель зрительного восприятия, базирующаяся на гипотезе о «векторном кодировании» информации нейронами-детекторами. На примере восприятия цвета, ориентации, пространственных частот и направления движения анализируются основные свойства модели: сферичность, универсальность и связь метрических характеристик (сферические углы, Декартовы координаты) с субъективными и нейрофизиологическими аспектами восприятия. Справедливость теоретических положений иллюстрируется экспериментальными данными психофизиологических исследований зрительного восприятия человека и животных.

Ключевые слова: зрительное восприятие, векторное кодирование, детекторы, преддетекторы, перцептивные различия, сферическая модель.

Соколов Евгений Николаевич (1920—2008) — всемирно известный ученый, действительный член РАО, Академии медико-технических наук РФ, Академии наук Финляндии, Национальной академии наук США, Академии наук и искусств США, заведующий (1971—1999) кафедрой психофизиологии ф-та психологии МГУ.

The spherical model of visual perception, based on the hypothesis of vector encoding of information by neurons-detectors, is suggested and discussed. The following global features of the model are under special consideration: sphericity, universality, and the connection of its metric parameters (spherical angles, Cartesian coordinates) with subjective and neurophysiological aspects of vision. Theoretical states are illustrated by the data of experimental researches of different forms of visual perception in human and animals – perception of ‘color’, ‘direction of moving’, ‘spatial frequencies’, ‘orientation’.

Key words: visual perception, vector encoding, detectors, predetectors, perceptual differences, spherical model.

1.1. Нейрон-детектор

На основании результатов психофизического изучения восприятия человека и регистрации активности отдельных нейронов мозга животных была сформулирована гипотеза, согласно которой внешние стимулы отображаются на гиперсфере, локализованную в многомерном евклидовом пространстве (Фомин, Соколов, Вайткявичус, 1979). Из предложенной гипотезы следует, что стимулы представлены одинаковыми по своей длине векторами. Каждую точку на гиперсфере, представляющую определенный стимул, можно характеризовать либо декартовыми координатами, либо сферическими (угловыми) координатами. Соотношение декартовых и угловых (сферических) координат в случае четырехмерного цветового пространства задается системой уравнений:

$$X_1 = R \sin\alpha \sin\beta \cos\varphi;$$

$$X_2 = R \sin\alpha \sin\beta \sin\varphi;$$

$$X_3 = R \sin\alpha \cos\beta;$$

$$X_4 = R \cos\alpha,$$

где α , β , φ — три угла гиперсферы,

R — радиус гиперсферы,

X_1, X_2, X_3, X_4 — декартовы координаты точек на поверхности гиперсфер,

$$R = \sqrt{X_1^2 + X_2^2 + X_3^2 + X_4^2} \text{ (Леонов, Соколов, 2005).}$$

Выбор четырехмерного пространства в качестве примера многомерного разнообразия восприятия объясняется тем, что именно четырехмерная гиперсфера была обнаружена при анализе экспериментальных данных, полученных при исследовании восприятия цветов и эмоциональных выражений лица (Izmailov, Sokolov, 1991; Izmailov, Sokolov, 2004). При этом декартовы координаты соответствуют возбуждениям нейронов-преддетекторов, а угловые (сферические) координаты отвечают психологическим характеристикам этих стимулов. Таким образом, сферическая модель когнитивных процессов совмещает в себе физиологические и психологические аспекты, представляя собой подлинно психофизиологическую конструкцию.

Гиперсфера образована множеством нейронов-детекторов. Возникновение специфического ощущения или восприятия связано с локальным возбуждением одного из детекторов, образующих сферическую нейронную карту. Таким образом, отдельным ощущениям соответствуют возбуждения отдельных нейронов. При изменении стимула фокус возбуждения перемещается по детекторной карте с одного нейрона на другой. Из предложенной гипотезы следует далее, что ощущения возникают при локальной активации нейронов-детекторов. Последние должны активироваться избирательно. Это достигается специальным синаптическим механизмом. Каждый детектор имеет собственный набор разных по эффективности синапсов. По этим контактам детекторы получают комбинацию возбуждений, поступающих от нейронов-преддетекторов. Преддетекторы образуют ансамбль нейронов, определяя для внешнего стимула специфическую комбинацию одинаковых возбуждений. Эти возбуждения адресованы всем нейронам-детекторам, составляющим данную детекторную карту. При этом, однако, максимально возбуждается только один детектор, а именно тот, комбинация синаптических связей которого совпадает с комбинацией возбуждений преддетекторов. Это избирательное возбуждение одного из детекторов детекторной карты и определяет возникающее ощущение. Таким образом, векторный код не только обуславливает преобразование внешних сигналов, но и распространяется на описание синаптических контактов, образующих векторы весов (эффективностей) синаптических связей детекторов. Это позволяет представить реакции детекторов в виде скалярных произведений вектора возбуждения преддетекторов на векторы синаптических связей детекторов. Такая избирательность реакций детекторов представляет собой механизм определения одной из специфических характеристик стимула — процесса его спецификации. Термин «спецификация» относится к выделению одного из свойств объекта, отличаясь от термина «идентификация», предполагающего сопоставление комплекса признаков со следами долговременной памяти.

Кроме спецификации стимула на детекторной карте векторное кодирование включает еще одну когнитивную операцию — вычисление различия между стимулами. Такое различие можно представить как расстояние между концами соответствующих векторов. Другими словами, различие между стимулами равно абсолютной величине разности соответствующих векторов возбуждения.

Универсальность сферической модели когнитивных процессов была подтверждена при исследовании разных форм зрительного восприятия: цвета, интенсивности, ориентации линий, направления движения зрительных объектов, а также более сложных форм восприятия зрительных комплексов (Измайлов, Черноризов, 2005).

1.2. Нейронная структура цветового пространства

Сферической принято называть поверхность, все точки которой отстоят на одинаковое расстояние от ее центра. В отличие от обычной сферы, расположенной в трехмерном пространстве, сферическую поверхность, локализованную в многомерном пространстве, называют гиперсферой. Для определения положения каждой точки на гиперсфере необходимо n координат. Когда для локализации точки требуется только три координаты, гиперсфера редуцируется до обычной сферы. Когда же для определения положения точки нужны лишь две координаты, гиперсфера превращается в окружность. Как было сказано, на основе изучения перцептивных процессов человека и регистрации реакций отдельных нейронов головного мозга животных была сформулирована гипотеза, согласно которой субъективные восприятия стимулов представлены на поверхности гиперсферы отдельными локусами, совпадающими с местом активации специфических нейронов-детекторов (Фомин, Соколов, Вайткявичюс, 1979). Иначе говоря, отдельным восприятиям соответствуют возбуждения отдельных корковых нейронов. При этом субъективное восприятие и специфический нейрон-детектор, отвечающий за его возникновение, занимают один и тот же участок на поверхности гиперсферы. Множество нейронов-детекторов, лежащих на гиперсфере, образуют детекторную карту, отдельным точкам которой соответствуют специфические восприятия.

Субъективные различия между восприятиями, представленными на гиперсфере, измеряются геометрическими расстояниями, разделяющими эти восприятия. Перцептивные различия равны расстояниям между соответствующими нейронами-детекторами. Проверка гипотезы, согласно которой субъективные восприятия и определяющие их нейроны-детекторы лежат на сферической поверхности в многомерном пространстве, проводилась путем психофизических и нейрофизиологических исследований на примере цветового зрения.

Психофизический метод проверки сферической гипотезы заключался в том, что наблюдателю последовательно предъявлялись на экране компьютера два цветовых стимула, с требованием оценить степень их различия в баллах от нуля (при полной их тождественности) до девяти (при их максимальном различии). На основе использования разных комбинаций заменяемых цветов составлялась матрица их попарных различий, которая обрабатывалась методом многомерного шкалирования с целью определения размерности цветового пространства. В результате было установлено, что все множество цветовых стимулов лежит на гиперсфере в четырехмерном евклидовом пространстве так, что все цвета представлены векторами одной и той же длины. Полученные в результате многомерного анализа координаты

цветовых стимулов позволили рассчитать расстояния между концами векторов, представляющих эти цвета, и сравнить эти расстояния с исходными цветовыми различиями, полученными в психофизических экспериментах. Оказалось, что исходные цветовые различия в высокой степени положительно коррелируют с расстояниями, рассчитанными на основе полученных при многомерном шкалировании цветовых координат.

Таким образом подтвердились два основных положения исходной гипотезы:

- 1) все множество цветов представлено точками на поверхности гиперсферы, лежащей в четырехмерном пространстве;
- 2) различия между цветами измеряются геометрическими расстояниями, разделяющими эти цвета на гиперсфере (Izmailov, Sokolov, 1991).

Переход от психофизиологического исследования к изучению нейрофизиологических основ цветового зрения человека был основан на регистрации вызванных потенциалов мозга при внезапной замене на экране монитора одного цвета другим. При такой замене возникает негативный пик вызванного потенциала с латентностью 87 мс (N87). Амплитуда пика N87 тем выше, чем больше различие заменяемых цветов. При тождестве заменяемых цветов компонента N87 вообще отсутствует. Таким образом, амплитуда компоненты N87 воспроизводит субъективные оценки цветовых различий.

Действительно, вычисление коэффициента корреляции между амплитудами N87 и балльными оценками соответствующих цветовых различий показало их тесную положительную связь. Это открыло путь к нейрофизиологическому изучению цветового пространства человека на основе измерения амплитуд N87 при замене одного цвета другим. Полученная таким образом матрица амплитуд N87 при обработке методом многомерного шкалирования обнаружила четыре ортогональных фактора, образующих гиперсферу в четырехмерном пространстве. Эта гиперсфера совпадала с цветовой гиперсферой, полученной на основе матрицы субъективных оценок цветовых различий. При этом амплитуда N87 тесно положительно коррелировала с расстояниями между цветами на гиперсфере, рассчитанными из цветовых координат, найденных при многомерном анализе матрицы амплитуд N87. Такое совпадение амплитуд N87 с расстояниями между концами векторов, представляющих цветовые стимулы, означает, что амплитуда N87 соответствует абсолютным значениям векторных разностей (Izmailov, Sokolov, 2004).

Полученные результаты дали основание считать, что четыре фактора, определяющие цветовую гиперсферу, отвечают четырем типам градуальных нейронов латерального коленчатого тела (ЛКТ) приматов: «красно-зеленым», «сине-желтым», «яркостным» и «тем-

новым». Эти нейроны с полным правом можно назвать «преддетекторами», поскольку они представляют собой звено, стоящее на входе к селективным цветовым детекторам зрительной коры. Селективность ответов цветовых детекторов зрительной коры достигается тем, что каждый такой детектор обладает специфическим набором разных по эффективности (весу) синаптических контактов, на которые поступают возбуждения от цветовых преддетекторов, локализованных в ЛКТ. Эти комбинации синаптических весов цветовых детекторов образуют векторы синаптических контактов. Предполагается, что у всех цветовых детекторов они равны по длине. Цветовой детектор умножает пресинаптическое возбуждение на вес синапса и суммирует эти произведения, выполняя операцию вычисления скалярного произведения вектора возбуждения на вектор синаптических весов. Как показали опыты, векторы возбуждения цветовых преддетекторов равны по длине. Длина векторов синаптических весов также одинакова, поэтому их скалярное произведение зависит только от угла между ними и достигает максимума, когда вектор возбуждения и вектор синаптических весов совпадают по направлению, обеспечивая цветовую избирательность корковых детекторов цвета.

Итак, на основе результатов психофизического изучения цветового зрения человека было сформулировано три положения.

1. Избирательность реакций цветовых детекторов определяется разной ориентацией их векторов синаптических весов, равных по длине.

2. Величина ответа цветового детектора равна скалярному произведению его вектора весов синаптических связей на поступающий вектор возбуждения цветовых преддетекторов.

3. Величина цветового различия определяется абсолютной величиной разности векторов возбуждения, представляющих заменяемые цвета.

Проверка этих положений была проведена методом экстраклеточной регистрации активности нейронов зрительной коры кролика. В опытах использовалась парадигма внезапных цветовых замен. Предварительно были изучены вызванные потенциалы зрительной коры кролика при замене одного цвета другим. Было установлено, что при этом возникает негативный пик вызванного потенциала с латенцией 84 мс (N84) — аналог компоненты N87 человека. Сходство N87 человека и N84 кролика дало основание считать, что амплитуды N84 кролика соответствуют воспринимаемым цветовым различиям. По данным, полученным при регистрации вызванных потенциалов на замену цветов, была составлена матрица амплитуд N84, подвергнутая многомерному анализу с целью определения размерности цветового пространства кролика. Последнее оказалось гиперсферой, лежащей в четырехмерном евклидовом пространстве. Найденные координаты

цветовых стимулов далее были использованы для расчета расстояния между концами векторов, представляющих цвета на гиперсфере. Эти рассчитанные расстояния между цветами на гиперсфере кролика в высокой степени положительно коррелировали с исходными амплитудами N84 при цветовых заменах. Был сделан вывод относительно общего механизма вычисления цветовых различий у человека и кролика. Однако цветовое пространство кролика отличалось от цветового пространства человека выпадением участка гиперсферы, представляющего оттенки красного цвета. Это связано с тем, что у кролика отсутствует фоторецептор, реагирующий на длинноволновый участок видимого спектра (Полянский, Евтихин, Соколов, 1999).

Затем регистрация цветового пика N84 была заменена экстраклеточной регистрацией спайковой активности отдельных нейронов зрительной коры кролика с использованием той же парадигмы мгновенной замены одного цвета другим. При регистрации реакций цветовых детекторов коры были получены новые результаты: спайковая активность этих нейронов при замене цветов состояла из раннего разряда (40—90 мс), который по времени совпадал с негативной компонентой вызванного потенциала N84. При этом число спайков раннего разряда положительно коррелировало с амплитудой N84. Эти результаты позволили считать, что амплитуда N84 определяется ранним спайковым разрядом.

Связь амплитуды N84 с числом спайков раннего разряда можно объяснить, исходя из глиальной теории генерации негативного пика вызванного потенциала. Генерация спайков приводит к выходу из нейронов калия, который деполяризует глиальные клетки (астроциты), заполняющие межнейронное пространство. Эта реакция глиальных клеток и определяет появление негативного пика вызванного потенциала. Чем выше частота спайков, тем больше выход калия и амплитуда N84.

На основе реакций, возникающих при замене одного цвета другим, были образованы матрицы числа спайков раннего разряда для каждого нейрона, обработанные затем методом многомерного шкалирования. Обнаружено, что матрицы, построенные для разных нейронов, дали один и тот же результат, демонстрируя гиперсферу в четырехмерном пространстве. Это показывает, что все цветовые детекторы зрительной коры получают один и тот же спайковый разряд различия, который генерируется на более раннем этапе обработки цветовой информации. После раннего спайкового разряда в зрительной коре следует тормозная пауза, за которой начинается поздний спайковый разряд. Продолжительность тормозной паузы зависела от числа спайков раннего разряда. Чем более плотной была пачка спайков, тем более отчетливо была представлена тормозная пауза. Это привело к заключению, что возникновение тормозной паузы зависит

от латерального торможения между цветовыми детекторами, которое включается при поступлении на них раннего разряда различия (Полянский, Евтихин, Соколов, 2005). Этот разряд возникает в популяции фазических нейронов сетчатки, измеряющих различие между векторами возбуждения, кодирующими заменяемые стимулы.

При составлении матрицы ранних спайковых разрядов среди заменяемых цветов были тождественные. Такие замены можно назвать заменами стимула «самого-на-себя». При этом начальный разряд и тормозная пауза отсутствовали, зато наблюдалась тоническая спайковая активность, которая у разных нейронов проявлялась с различной частотой. Это согласуется с положением о том, что каждый цветовой детектор зрительной коры селективно настроен на определенный цвет, отвечая на него в течение всего времени действия стимула. Как уже говорилось, цветовая селективность детектора определяется вектором его синаптических весов. Чтобы проверить это предположение, данные о реакциях каждого нейрона при замене стимула «самого-на-себя» были собраны в общую матрицу для всех исследованных нейронов. Предполагалось, что такая матрица содержит информацию об индивидуальных характеристиках цветовых детекторов, что в свою очередь определяется их векторами синаптических связей. Отсюда следовало, что многомерный анализ сводной матрицы тонических реакций цветовых детекторов позволит найти их базис и построить геометрическое пространство. Обработка такой матрицы методом многомерного анализа показала, что векторы весов синаптических связей цветовых детекторов образуют четырехмерное пространство, обладающее сферической структурой. Таким образом, векторы весов синаптических связей цветовых детекторов имеют одинаковую длину. Скалярные произведения векторов синаптических весов и векторов возбуждения преддетекторов, рассчитанных исходя из ранних спайковых разрядов, в высокой степени совпадают с тоническими реакциями соответствующих цветовых детекторов. Это говорит о том, что каждый цветовой детектор обладает специфическим набором весов синаптических контактов, а его тоническая реакция на цветовой стимул может быть представлена как скалярное произведение поступающего вектора возбуждения от цветовых преддетекторов и вектора весов его синаптических контактов детектора (Полянский, Евтихин, Соколов, 2005). Постоянство длин этих векторов означает, что каждый детектор отвечает максимальной тонической реакцией, когда вектор возбуждения преддетекторов на входе совпадает по направлению с его вектором синаптических весов. Таким образом, цветовое пространство преддетекторов и пространство синаптических весов цветовых детекторов совпадают, образуя изоморфные гиперсферы в четырехмерном пространстве. Цветовой стимул вызывает в цветовых преддетекторах вектор возбуждения, действующий на всю

популяцию цветковых детекторов, однако максимальная реакция возникает только в одном из них — вектор синаптических весов которого совпадает с вектором возбуждения по направлению.

Важным результатом проведенных исследований явилось открытие популяции «яркостных» детекторов в зрительной коре кролика. В отличие от цветковых детекторов, ахроматические детекторы интенсивности обладают двухмерным пространством, образованным двумя преддетекторами: «яркостным» и «темновым». Ранний спайковый разряд детекторов интенсивности, возникающий при замене одного стимула другим, обнаруживает двухмерное пространство в виде полуокружности. Горизонтальная полуось этого пространства соответствует активации «темнового» преддетектора. Вертикальная ось состоит из двух полуосей: верхняя соответствует возбуждению «яркостного» нейрона, а нижняя определяется активацией контрастного преддетектора, условно обозначаемого как «черный нейрон». Преимущественное возбуждение «темнового» нейрона соответствует серому цвету, преимущественное возбуждение «яркостного» преддетектора отвечает белому цвету, а доминирующее возбуждение контрастного «черного нейрона» определяет черный цвет. Все ахроматические цвета от белого через серый до черного представлены селективными детекторами интенсивности, расположенными вдоль полуокружности ахроматических цветов. Эти детекторы реагируют в соответствии с интенсивностью цвета, а не с его спектральным составом (хроматичностью), образуя двухмерное пространство (там же).

После того как было показано, что реакции цветковых детекторов зрительной коры определяются вектором возбуждения преддетекторов на входе, возник вопрос о локализации преддетекторов в мозге кролика. Аналогичный вопрос о локализации касался места генерации раннего разряда различия. С целью получения ответов на эти вопросы были изучены, при замене цветковых стимулов, спайковые реакции нейронов ЛКТ кролика. При смене цвета, как и в нейронах зрительной коры, в этих клетках возникал ранний спайковый разряд, что свидетельствовало о поступлении к ним информации о цветовом различии. Обработка матриц числа спайков в раннем разряде нейронов ЛКТ методом многомерного шкалирования выявила сферическое четырехмерное цветовое пространство, совпадающее с цветовым пространством корковых нейронов. Отличие нейронов ЛКТ от корковых детекторов цвета заключалось в том, что в их спайковой активности отсутствовали тормозные паузы, что говорило об отсутствии тормозных связей между ними. Существенное различие между нейронами ЛКТ и цветковыми детекторами коры проявлялось еще и в том, что при замене стимулов «самих-на-себя» вместо избирательной цветовой настройки, наблюдаемой у детекторов зрительной коры, нейроны ЛКТ демонстрировали градуальные ответы, которые соответство-

вали «сине-желтым», «яркостным» и «темновым» преддетекторам, а также редуцированной со стороны красного цвета характеристике «красно-зеленого» нейрона.

Кроме цветовых преддетекторов в ЛКТ кролика особенно отчетливо проявились «яркостные» и «темновые» преддетекторы, генерировавшие ответы на ахроматические сигналы. «Яркостные» преддетекторы характеризовались градуальным возрастанием числа спайков при усилении интенсивности, а «темновые» обнаруживали снижение спайковой активности при увеличении яркости. Двухмерное ахроматическое пространство было получено на основе ранних спайковых разрядов и при обработке тонической активности в случае замены стимула «самого-на-себя». Это указывало на то, что к ахроматическим нейронам ЛКТ кролика поступают и тонические, и фазические сигналы. Тонические сигналы определяют характеристики «яркостных» и «темновых» преддетекторов, которые служат входами для селективных детекторов интенсивности, расположенных в коре. Фазические ранние разряды служат мерой различия сменяющих друг друга ахроматических стимулов. При использовании цветовых стимулов эти разряды соответствуют различиям стимулов по яркости. Фазические разряды определяются сменой двухмерных тонических векторов возбуждения. При обработке матриц ранних спайковых разрядов обнаруживается двухмерное ахроматическое пространство. Это подтверждает то, что фазические разряды действительно зависят от разности сменяющих друг друга тонических векторов возбуждения.

Исходя из этих данных, можно заключить, что цветовые преддетекторы, «питающие» цветовые детекторы коры кролика, находятся в ЛКТ. Там же находятся и ахроматические преддетекторы интенсивности. Правомерно предположить, однако, что «первичные» преддетекторы цвета и яркости, как и ранние разряды различия, регистрируемые в нейронах ЛКТ и зрительной коры, формируются в сетчатке.

Это предположение проверялось в экспериментах на сетчатке лягушки. Замена одного цвета другим вызывает в сетчатке лягушки волну «b», амплитуда которой растет с увеличением цветового различия. Волна «b» не регистрируется, если заменяемые цвета одинаковы. Матрица амплитуд волн «b», возникающих при замене цветов, содержит информацию о сферическом четырехмерном пространстве, что обнаруживается при ее обработке методом многомерного шкалирования. Базис цветового пространства сетчатки лягушки составляют редуцированные «красно-зеленые», а также «сине-желтые», «яркостные» и «темновые» нейроны. Координаты цветовых стимулов, полученные при анализе матрицы амплитуд волны «b», позволяют рассчитать цветовые различия как абсолютные значения различий векторов возбуждения. Высокая положительная

корреляция рассчитанных цветовых различий и исходных амплитуд волн «b» указывает на то, что в сетчатке функционирует механизм определения цветовых различий на основе изменений, происходящих в цветовых «первичных» преддетекторах (Измайлов, Черноризов, 2005). Подтверждением того, что на уровне сетчатки функционируют тонические «первичные» преддетекторы, служит также деполяризационный сдвиг постоянного потенциала, на фоне которого возникают фазические ответы в форме волн «b». Этот сдвиг отражает суммарную активность цветовых «первичных» преддетекторов (там же).

Четырехмерное сферическое цветовое пространство на уровне сетчатки представлено четырьмя типами тонических биполярных клеток, образующих «первичные» исходные преддетекторы. Ранний спайковый разряд предположительно возникает в амакриновых клетках и порождает в сетчатке волну «b», которая возникает при деполяризации мюллеровских глиальных клеток ионами калия, выходящими при генерации спайков. Амакриновые клетки одного типа генерируют пачку спайков при увеличении возбуждения преддетектора, клетки другого типа отвечают спайковым разрядом при снижении уровня возбуждения биполярного преддетектора. Эти фазические реакции суммируются в фазических ганглиозных клетках, связанных с нейронами ЛКТ. Таким образом, от сетчатки к ЛКТ ведут два пути: тонический путь «первичных» цветовых преддетекторов и фазический путь цветовых различий. Эти пути конвергируют на нейронах ЛКТ, откуда сигналы поступают на цветовые детекторы коры. В этих детекторах возникает генерализованный ранний фазический разряд различия, который сменяется цветоселективной тонической активностью цветового детектора, определяющего специфическое цветовое ощущение. При замене одного «черно-белого» стимула другим также возникает волна «b», указывая на возможность функционирования отдельного ахроматического канала. Однако для доказательства существования в сетчатке отдельных каналов — цветового и ахроматического — необходима регистрация нейронной активности, которая позволила бы разделить эти каналы и найти в каждом из них тоническую и фазическую составляющие.

Еще один вопрос, касающийся нейронной структуры цветоразличения, состоит в следующем. Как осуществляется переход от трех типов фоторецепторов к четырем типам цветовых преддетекторов?

Трихроматическое зрение человека и животных характеризуется наличием трех типов колбочек, поглощающих излучение в коротковолновой (рецептор В), средневолновой (рецептор G) и длинноволновой (рецептор R) частях видимого спектра. Величина реакции каждого рецептора определяется числом поглощенных квантов света. Зависимость реакции фоторецептора от интенсивности излучения выражается логарифмическим законом. Комбинацию реакций трех

типов фоторецепторов можно представить вектором, длина которого кодирует интенсивность излучения, а ориентация — цветовой тон. Векторы, соответствующие разным комбинациям активности фоторецепторов, представлены в неортогональной (косоугольной) системе координат. Это следует из факта, что спектральные характеристики фоторецепторов частично перекрываются. Механизм операции перехода к ортогональной системе координат исследовался на сетчатке рыбы (карпа), обладающей трихроматическим зрением. При регистрации реакций трех типов горизонтальных клеток сетчатки этой рыбы было выявлено, что один тип горизонтальных клеток получает возбуждение от R-фоторецепторов и торможение от G-фоторецепторов и соответственно обозначается как R+G-. При освещении глаза рыбы белым светом такие нейроны не реагируют. Другой тип горизонтальных клеток получает возбуждение от В-рецептора и торможение от R- и G-фоторецепторов. Поскольку смешивание красного и зеленого цветов дает желтый цвет (yellow), клетки этого типа обозначают как В+Y-. При освещении глаза белым светом они также не реагируют. Третий тип горизонтальных клеток получает возбуждения от R-, G- и В-колбочек, и только эти клетки реагируют при действии белого цвета. Такие нейроны называются «яркостными», или L-нейронами (от слова *luminance* — яркость). Разные цветовые оттенки представлены разными комбинациями реакций R+G-, В+Y- и L-нейронов. Впервые такую систему цветокодирующих горизонтальных клеток открыл Светихин (Svaetichin, MacNichol, 1958). При фиксированной интенсивности, но разных спектральных составляющих излучения на входе вектор возбуждения, образованный вкладом реакций R+G-, В+Y- и L-нейронов, перемещается в трехмерном пространстве, которое образуют базисные нейроны R+G-, В+Y- и L. Таким образом, длина вектора кодирует яркость, а его ориентация — специфический цвет (Латанов и др., 1997).

Следующий этап цветового кодирования связан с формированием равных по длине векторов возбуждения. Это достигается на уровне биполярных клеток, где формируется еще один тип нейронов, которые спонтанно активны в темноте. В результате цветовое пространство делается четырехмерным, а векторы, кодирующие цвета разной интенсивности, становятся одинаковыми по длине. Теперь и цветовой тон, и яркость представлены только ориентацией вектора возбуждения. В частности, белый и другие ахроматические цвета кодируются комбинацией возбуждений «яркостного» (Br — brightness) и «темного» (Da — darkness) биполярных нейронов. Кроме того, происходит удвоение цветовых нейронов: R+G- «расщепляется» на R+G- и G+R-, а В+Y- — на В+Y- и Y+В-. В зависимости от излучения эти нейроны работают по принципу «или-или». Так, если при действии красного цвета активируется нейрон R+G-, то нейрон

$G+R-$ тормозится. При действии зеленого цвета активируется нейрон $G+R-$, а $R+G-$ тормозится. Аналогичным образом функционируют нейроны $B+Y-$ и $Y+B-$ (Черноризов, 1999). Постоянство длины радиуса достигается вычитанием реакций цветковых нейронов из возбуждений «яркостного» и «темнового» нейронов. Таким образом, сумма возбуждений этих нейронов остается постоянной при всех спектральных характеристиках стимулов на входе. «Сити-блок» метрика, при которой нормировка длины вектора определяется постоянством суммы возбуждений нейронов, далее сменяется евклидовой метрикой, когда длина вектора становится равной квадратному корню из суммы квадратов его координат. Эта смена достигается нейрональной адаптацией, ведущей к ограничению экстремальных значений возбуждения нейронов, результатом чего и является приближение к евклидовой метрике. Такое согласование с евклидовой метрикой подтверждается постоянством длины радиуса цветовой гиперсферы, полученной на основе субъективных оценок цветовых различий и амплитуд вызванных потенциалов на цветовые замены.

Возвращаясь к сказанному, можно заключить, что цветовое ощущение является результатом селективной активности цветового детектора зрительной коры, возникающей при действии на сетчатку цветового стимула. Реакции трех типов колбочек сетчатки трансформируются в возбуждения четырех типов биполярных клеток сетчатки, которые образуют одинаковые по длине тонические векторы возбуждения «первичных» преддетекторов. Фазические амакриновые клетки сетчатки предположительно оценивают различия в возбуждениях биполярных преддетекторов. Тонические реакции биполярных клеток и фазические разряды амакриновых клеток образуют два параллельных канала, которые сходятся на нейронах ЛКТ и далее следуют к цветовым детекторам коры. Тонические сигналы определяют селективные реакции цветковых детекторов. Фазический разряд, возникающий при смене одного цвета другим, выполняет функцию измерения цветовых различий. Множество селективных цветковых детекторов зрительной коры образует детекторную карту в виде гиперсферы в четырехмерном пространстве, на которой представлены цветовые ощущения. При изменении излучения на входе фокус возбуждения перемещается по гиперсфере с одного цветового детектора на другой, приводя к смене цветových ощущений. Цветовые различия измеряются абсолютными значениями разностей представляющих эти цвета векторов возбуждения. При замене одного цветового стимула другим в фазических нейронах сетчатки возникает сигнал цветового различия, который далее регистрируется в ЛКТ и зрительной коре. Фазический разряд цветового различия порождает в зрительной коре человека негативный пик вызванного потенциала, амплитуды которого прямо пропорциональны субъективным цветовым различиям.

Исследование спайковой активности нейронов зрительной коры кролика, кодирующих цветовые стимулы, подтвердило, что при замене одного цвета другим нейрон отвечает ранним фазическим разрядом. За ним следует тормозная пауза, сменяющаяся при продолжении стимула тоническим спайковым разрядом, удерживающимся в течение всего времени стимуляции. Этот разряд достигает максимума в данном детекторе цвета только при определенном цветовом стимуле, действующем на сетчатку. Прочие нейроны характеризуются избирательной чувствительностью к другим цветовым стимулам. Такая цветовая избирательность цветокодирующих нейронов зрительной коры означает, что они образуют «цветотопическую карту», на которой отдельные цвета занимают определенное положение в соответствии с тем, какой цветовой детектор при этом возбуждается. При изменении цвета стимула на входе максимум возбуждения переходит с одного цветового детектора на другой, перемещаясь по «цветотопической карте».

Аналогичный механизм функционирует при кодировании интенсивности. В этом случае, однако, участвуют только два преддетектора: «яркостный» и «темновой». Поэтому детекторы интенсивности, селективно настроенные на разные по яркости стимулы, образуют двухмерное пространство.

Подводя общий итог, можно утверждать, что обобщенная психофизиологическая модель кодирования цвета представляет собой гиперсферу в четырехмерном пространстве. Эта модель совмещает нейрональные механизмы и психологические характеристики цветового восприятия следующим образом. Четыре декартовы координаты гиперсферы соответствуют возбуждениям четырех типов цветковых преддетекторов, а три ее сферические (угловые) координаты отвечают трем психологическим характеристикам цветового восприятия: цветовому тону, насыщенности и светлоте.

1.3. Детекторы ориентации и пространственной частоты

Первичная зрительная кора образует ретинотопическую карту. Вместе с тем зрительная кора осуществляет локальную обработку предъявляемых изображений по их ориентации и пространственной частоте. Отдельные нейроны, избирательно реагирующие на определенную ориентацию, образуют микроколонки, глубина которых связана с пространственной частотой стимула (Хьюбел, 1990). В работе С.В. Фомина, Е.Н. Соколова, Г.Г. Вайтквявичюса (1979) была высказана гипотеза о том, что множество детекторов, избирательно реагирующих на ориентацию линии, приобретает это свойство в результате получения сигналов, поступающих от рецептивных полей всего двух преддетекторов. Каждая ориентация линии представлена в локальном участке поля зрения вектором возбуждения с двумя

компонентами, равными возбуждениям этих преддетекторов. Избирательность селективных детекторов достигается специфическим для каждого детектора набором синаптических связей. При изменении ориентации линии в локальном участке поля зрения возбуждение с одного детектора перемещается на другой. Таким образом, зрительная кора — это набор локальных анализаторов ориентации. Результаты исследования восприятия ориентации подтвердили, что восприятие линий разного наклона отражает пространство в виде окружности, каждая точка которого определяется комбинацией возбуждений, пропорциональных синусу и косинусу двойного угла (линия, повернутая на 180 градусов, не меняет своего наклона). Было показано, что амплитуда вызванного потенциала на замену наклонов линий прямо пропорциональна субъективному различию между ними, а пространства ориентаций линий, полученные психофизическим методом и методом вызванных потенциалов, совпадают (Измайлов и др., 2004). В работе Р. Эверсона (Everson et al., 1998) такая векторная модель кодирования ориентаций линий была получена при обработке оптических изображений зрительной коры кошки. С помощью этого же метода было установлено, что пространственная частота также кодируется двумя переменными, т.е. все множество детекторов пространственной частоты формируется благодаря вкладу двух каналов — высокочастотного и низкочастотного. С точки зрения вклада преддетекторов всю первичную кору можно представить как набор локальных анализаторов, имеющих по две пары преддетекторов для кодирования ориентации и пространственной частоты соответственно.

Теперь представим себе участок коры, с которого фотометрически получают изображение активности нейронов. В зависимости от ориентации и пространственной частоты стимула разные участки коры возбуждаются в разной степени, однако все локальные возбуждения определяются работой общих преддетекторов. Таким образом, картина активности всей зрительной коры определяется одними и теми же векторами возбуждения и, следовательно, потенциально содержит в себе информацию о базисе нейронального пространства. Для того чтобы извлечь эту информацию, нужно собрать изображения активности коры при действии разных стимулов, а затем выделить базисные составляющие. Для этого каждое изображение представляется вектором, компонентами которого являются сигналы от отдельных элементов изображения. Набор таких векторов при действии разных стимулов позволяет составить корреляционную матрицу, из которой посредством факторного анализа можно получить координаты стимулов в том нейрональном пространстве коры, в котором они представлены. В основе такой процедуры лежит представление об ограниченной размерности нейронального пространства, которая определяется числом независимых преддетекторов в каждом участке зрительной коры.

Такой подход в работе Р. Эверсона (там же) реализован следующим образом. Из каждого изображения, полученного от поверхности зрительной коры при действии данного раздражителя, вычиталось усредненное изображение, полученное до действия стимула. Таким образом, в каждом изображении выделялся вклад определенного стимула. Затем все изображения (около 10000), полученные для отдельных стимулов, подвергались факторному анализу. Для этого каждое из них представлялось вектором, компонентами которого были элементы (пиксели) изображения. Таким образом, каждому стимулу соответствовал определенный вектор, представляющий распределение активности по зрительной коре мозга. Два одинаковых стимула порождают два одинаковых вектора. Скалярные произведения векторов, с одной стороны, равны сумме попарных произведений сигналов соответствующих пикселей, а с другой — пропорциональны коэффициентам корреляции между ними. Матрица корреляций, построенная из всех изображений, содержит данные о базисе — числе независимых переменных, определяющих эту матрицу. С помощью такой процедуры для стимулов разной ориентации (0, 45, 90 и 135°) было выделено два базисных фактора. Это значит, что две координаты однозначно определяют положение стимулов разной ориентации линий на плоскости. Мало того, оказалось, что радиус-вектор этого пространства ориентации линий равен константе. В итоге стимулы разной ориентации лежат на полуокружности, образующей 180°, и при изменении ориентации на 180° линия занимает исходное положение.

Если вместо линий разных ориентаций предъявлять стимулы разной пространственной частоты (0,07; 0,14; 0,28; 0,57; 1,14 и 2,28 циклов на градус) при фиксированной ориентации, то множество изображений зрительной коры дает матрицу корреляций, также определяемую двумя факторами. Этими факторами являются вклады высокочастотного и низкочастотного каналов, из которых строится все множество сигналов для разных пространственных частот.

При предъявлении комплексных стимулов, характеризующихся комбинацией признака ориентации и пространственной частоты, возможны два разных результата. Если ориентация и пространственная частота кодируются независимо друг от друга, то будут обнаружены два двухмерных пространств. В этом случае пространство ориентации линий, игнорируя вклад пространственной частоты, будет представлять собой окружность двойного угла. С другой стороны, геометрическая модель восприятия пространственной частоты, игнорирующего вклад ориентации, будет полуокружностью. Такие результаты вероятны при обследовании первичной проекции зрительной коры. В экстрастриатной коре можно ожидать появления детекторов комплексов, характеризую-

щихся избирательностью в отношении определенной комбинации ориентации и пространственной частоты. В этом случае пространство этих детекторов должно быть четырехмерным в результате суммирования вкладов четырех кардинальных нейронов, кодирующих ориентацию и пространственную частоту. Детекторы комплексов будут в этом случае образовывать сферическую структуру. Однако логический вывод о сферической структуре четырехмерного нейронального пространства ориентации — пространственной частоты и его связи с субъективным пространством требует экспериментальной проверки.

Психофизическая проверка сферичности этого пространства предполагает последовательное предъявление стимулов разной ориентации и разной пространственной частоты для суммарной оценки различий между ними. В случае единой сферической структуры комбинация двух координат для ориентации и двух координат для пространственной частоты должна дать вектор постоянной длины в пространстве четырех измерений. Физиологическая проверка этого предположения связана с регистрацией вызванного потенциала на замену одного стимула определенной ориентации и пространственной частоты другим комплексом ориентации — пространственной частоты. При идентичности стимулов вызванный потенциал должен отсутствовать, а с увеличением различия между стимулами — возрастать пропорционально субъективному различию. Если амплитуда ответа будет прямо пропорциональной субъективному различию, то пространство вызванных потенциалов совпадет с четырехмерным субъективным пространством ориентации — пространственной частоты. Ретинотопическая организация первичной зрительной коры предполагает наличие локальных независимых анализаторов ориентации и пространственной частоты. Каждый из этих анализаторов содержит либо два преддетектора ориентации, либо два преддетектора пространственной частоты и образует входы к соответствующим селективным детекторам. В отличие от первичной зрительной коры, экстрастриатная кора может содержать детекторы комплексов ориентации — частоты. Входы к селективным детекторам этих комплексов образуют особые преддетекторы. Эффективные параметры стимуляции определяются специфическими синаптическими связями между преддетекторами и детекторами ориентации — частоты. Эти связи формируются в филогенезе. Данный вывод может быть проверен при регистрации отдельных клеток ассоциативной зрительной коры, избирательно реагирующих на определенную комбинацию ориентации и пространственной частоты.

Представление о локальных анализаторах, которые характеризуются небольшим числом преддетекторов и множеством селек-

тивных детекторов, позволяет вывести описанные выше характеристики преддетекторов из картин оптически полученных изображений активности зрительной коры. При действии стимула в каждом локальном анализаторе возникает возбуждение селективных детекторов, определяемое всего двумя преддетекторами ориентации и двумя преддетекторами частоты. Таким образом, все изображение зрительной коры представлено набором локальных векторов возбуждения. Активность отдельных пикселей изображения коры соответствует величине сигнала, зависящей от локальных условий отражения. При обработке изображений коры, полученных при разной стимуляции, в каждом ее участке выделяются вклады разных преддетекторов в восприятие ориентации, пространственной частоты и комбинированных по ориентации и частоте стимулов.

Принцип обработки оптических изображений коры с целью выделения характеристик преддетекторов можно распространить на ЭЭГ, устанавливая все электроды на небольшом участке скальпа. В этом случае локальная активность, регистрируемая каждым электродом, соответствует пикселю изображения активности коры. Предъявляя разные по ориентации и пространственной частоте стимулы, можно получать аналог оптического изображения в виде электрического потенциала. Каждый стимул теперь представлен картой локальных электрических потенциалов, образующих вектор, компонентами которого они служат. Базисом таких карт служат возбуждения преддетекторов, кодирующие сигналы. Таким образом, если оптические изображения зрительной коры при нанесении стимулов разной ориентации и пространственной частоты хорошо аппроксимируются двумя преддетекторами ориентации и двумя преддетекторами пространственной частоты, то аналогичного результата можно ожидать и при использовании ЭЭГ.

Еще одним подходом к построению пространства детекторов может служить получение матрицы спайковых разрядов детекторов на разные стимулы. Ответ каждого детектора определяется скалярным произведением вектора возбуждения преддетекторов на вектор синаптических связей данного детектора. Таким образом, матрица спайковых разрядов — это матрица скалярных произведений. Анализ такой матрицы методом главных компонент позволяет определить координаты векторов возбуждения соответствующих стимулов. Независимое кодирование ориентации и пространственной частоты детекторами первичной зрительной коры должно дать два двумерных пространства — для ориентации и пространственной частоты соответственно. Детекторы ассоциативной коры могут обнаружить четырехмерное пространство, в котором представлены детекторы, избирательно реагирующие на разные комбинации ориентации и пространственной частоты.

1.4. Детекторы ориентации и направления движения линий

Как уже говорилось, реакции детекторов определяются скалярными произведениями поступающих на них векторов возбуждения и векторов синаптических весов этих детекторов. Матрица, образованная количеством спайков, вызванных набором стимулов, представляет собой матрицу скалярных произведений, содержащую информацию о векторах возбуждения преддетекторов. Факторный анализ такой матрицы позволяет восстановить векторы возбуждения преддетекторов.

Определение характеристик преддетекторов по матрице спайковых разрядов связанных с ними детекторов было выполнено Г. Вайтквявичюсом (см. Соколов, 2003). Анализ матриц, образованных числом спайков в ответах детекторов ориентации разных наклонов линий, расположенных в областях V1 и V2 зрительной коры, выявил существование двух базисных преддетекторов, характеристики которых совпадают с синусом и косинусом двойного угла ориентации линии. Третий независимый фактор был представлен спайковым шумом, не зависящим от угла ориентации линии. То же самое справедливо и для нейронного кодирования направления движения точки. Таким образом, ориентация линии и направление движения точки представлены в областях V1 и V2 независимыми локальными ансамблями преддетекторов. Каждый ансамбль включает по два преддетектора, имеющих синусно-косинусные характеристики двойного угла для наклона линии и угла направления движения для движущейся точки. Что касается шумового фактора, то он не зависит от ориентации и направления движения, а определяется различием между фоном и интенсивностью предъявляемого стимула. С учетом только синус-косинусных преддетекторов геометрические пространства как детекторов ориентации линий, так и детекторов направления движения представляют собой окружности, где каждый детектор представлен вектором постоянной длины с компонентами $\cos 2\alpha$, $\sin 2\alpha$ для ориентации линии и $\cos \varphi$, $\sin \varphi$ для направления движения, где α — ориентация линии, а φ — направление движения.

Нейроны Clare-Bishop области коры кошки (аналога области V5 приматов) характеризуются большими ($45^\circ \times 45^\circ$) рецептивными полями и обнаруживают селективность к комбинации признаков: ориентации полоски и направлению ее движения. Анализ матриц, образованных числом спайков в ответах этих нейронов на разное направление движения определенным образом ориентированной полоски, показал, что ответ такого комплексного детектора детерминируется четырьмя преддетекторами, имеющими характеристики: $\cos 2\alpha + \cos \varphi$; $\cos 2\alpha - \cos \varphi$; $\sin 2\alpha + \sin \varphi$; $\sin 2\alpha - \sin \varphi$. Каждый

предетектор ассоциативной зрительной коры формируется за счет суммирования выходов локальных предетекторов ориентации и направления движения.

Таким образом, множество комплексных детекторов ориентации и направления движения образует сферическую поверхность в четырехмерном пространстве, так что каждый детектор представлен вектором постоянной длины. Эта сферическая карта комплексных детекторов служит средством отображения движущихся по разным направлениям отрезков разной ориентации. При изменении ориентации и направления движения отображение перемещается по такой детекторной карте с одного детектора комплекса на другой.

Рассмотренный пример соединения ориентации и направления движения позволяет сформулировать общий принцип конструирования комплексных детекторов. Процесс начинается с комбинации локальных предетекторов, определяющей базис нового пространства комплексных детекторов, размерность которого равна общему числу предетекторов. При этом выполняется условие сферичности. Селективность комплексных детекторов достигается подбором синаптических контактов, которые должны быть равны (или прямо пропорциональны) соответствующим вкладам предетекторов.

Как и в случае цветового зрения, гиперсфера отображения комплексов ориентации линии и направления ее движения образует психофизиологическую модель, в которой декартовы координаты определяют возбуждения нейронов-предетекторов, а сферические координаты — психологические характеристики.

1.5. Вычисление перцептивных различий и перцептивный вызванный потенциал

В геометрии обычно используется евклидова метрика, в соответствии с которой различие между двумя векторами измеряется абсолютной величиной квадратного корня из суммы квадратов разностей координат. В нейронных структурах нет специального механизма возведения в квадрат и извлечения квадратного корня, однако имеются механизмы операций сложения и вычитания. Поэтому отдельному стимулу в нервной системе соответствует вектор возбуждения, длина которого равна сумме возбуждений отдельных каналов. Операция суммирования в нервной системе используется и в случае измерения различия между векторами возбуждения. В отличие от евклидовой метрики, оно равно сумме абсолютных значений разностей координат сравниваемых векторов возбуждения. Таким образом, нейронная сеть использует «сити-блок» метрику. Наблюдаемая близость экспериментальных данных евклидовой метрике связана с процессом нейрональной адаптации, ограничивающей максимальные различия.

Нейронные сети могут обладать большим, чем три, числом независимых каналов, образуя векторное пространство большей размерности. «Сити-блок» метрика и евклидова метрика являются частными случаями универсальной метрики Минковского, в которой различие между двумя векторами дается в многомерном пространстве. Абсолютные значения разностей возводятся в степень P , а их сумма берется в степени с дробным показателем $1/P$ при $P = 1, 2, \dots, n$. При $P = 1$ мы имеем «сити-блок» метрику, а при $P = 2$ — евклидову. Нейронные сети работают по принципу «сити-блок» метрики, вычитая и суммируя компоненты векторов возбуждения. Нейронная адаптация, приближая эти операции к евклидовой метрике, позволяет реализовать скалярные произведения, образуемые векторами возбуждения и векторами синаптических связей. В психофизических экспериментах используются численные оценки между стимулами, равные соответствующим абсолютным величинам векторных разностей. По одному измерению различия нельзя воссоздать породившие это различие векторы возбуждения. Однако, если использовать достаточно большой набор стимулов и получить для них матрицу различий, то по ней можно определить систему исходных векторов возбуждения. Такая возможность реализуется за счет ограниченной размерности когнитивного векторного пространства. Таким образом, в самом общем виде задача состоит в том, чтобы из матрицы субъективных различий извлечь ортонормированный базис, представленный в нервной системе независимыми нейронами. Возбуждения последних при действии стимула создают векторы возбуждения, кодирующие сигналы на входе.

Универсальным методом выявления ортонормированного базиса является метод последовательной ортогонализации Грама — Шмидта. Его суть состоит в построении ортонормированного базиса путем последовательного использования исходных векторов. Рассмотрим начальную операцию. Один из исходных векторов принимается в качестве базисного. Затем, используя второй вектор, находят вектор, ортогональный отработанному. Далее находят следующий вектор, ортогональный уже полученным. Размерность перцептивного пространства определяется общим числом ортогональных векторов. Остальные векторы являются линейными комбинациями базисных векторов и лежат в пространстве, размерность которого определяется базисом. Дальнейший анализ векторного пространства связан с выбором начала координат. В связи с тем что перцептивные пространства имеют сферическую структуру, находится такое положение начала координат, при котором разброс расстояний от центра до каждой точки (длина вектора) минимален.

Более сложной задачей является выбор ориентации ортогональных осей. Формальным критерием того, что эксперимен-

тальная точка лежит вблизи от реальной базисной оси, является сохранение специфики восприятия при адаптации. Этот критерий имеет нейрофизиологическую основу. Когда стимул действует только на один ортогональный канал, не затрагивая другие, реакция на него сохраняет свою специфику. Однако окончательное решение относительно ориентации ортогональных осей должно быть подтверждено на нейронном уровне. Характеристика базисного нейрона должна совпадать с характеристикой соответствующей базисной оси. Таким образом, проверка того, что базис, полученный из матрицы различий (или сходств), действительно отражает вклад базисных нейронов, связана с идентификацией нервных клеток, комбинации возбуждений которых (векторы возбуждения) совпадают с рассчитанными по экспериментальной матрице векторами.

Когда наблюдателю предъявляют два мгновенно сменяющих друг друга стимула, он, воспринимая их различие, может оценить его в баллах. Если при этом регистрировать вызванные потенциалы мозга наблюдателя, обусловленные сменой стимулов, то можно обнаружить, что их амплитуда прямо пропорциональна величине субъективного различия, представленного балльной оценкой. Анализ матриц межстимульных различий, выраженных в баллах, и матриц амплитуд вызванных потенциалов, зарегистрированных в момент замены стимулов, приводит к единому результату. В обоих случаях стимулы представлены векторами возбуждения, которые образуют совпадающие друг с другом сферические перцептивные пространства.

Эти результаты вызывают целый ряд вопросов.

1. Как генерируются численные оценки субъективных различий?
2. Как возникают вызванные потенциалы на смену стимулов?
3. Почему субъективные различия и амплитуды вызванных потенциалов на смену стимулов связаны линейной зависимостью?
4. Почему перцептивные пространства, полученные из матриц субъективных различий и амплитуд вызванных потенциалов, имеют сферическую структуру?

Чтобы ответить на эти вопросы, необходимо вернуться к принципу векторного кодирования стимулов в нейронных сетях. Прежде всего, рассмотрим векторный код стимулов на входе.

Стимулы, поступая на рецепторы, действуют далее на ансамбль градуальных нейронов. Набор возбуждений, возникающих в нейронном ансамбле, образует вектор возбуждения, постоянный по своей длине для всех стимулов, адресованных данному ансамблю (Фомин, Соколов, Вайтквичюс, 1979). Нормирование векторов возбуждения достигается добавлением к ансамблю нейронов дополнительного «шумящего» нейрона, активного при отсутствии стимуляции. Воз-

буждения остальных нейронов ансамбля вычитаются из активности этого «шумящего» нейрона, так что общее возбуждение ансамбля остается постоянным. Это означает, что длина вектора нормирована в «сити-блок» метрике (сумма абсолютных значений координат равна константе). Нейрональная адаптация ограничивает экстремальные возбуждения градуальных нейронов, приводя к переходу от «сити-блок» метрики к евклидовой. Постоянство евклидовой длины вектора возбуждения означает, что стимулы представлены на поверхности гиперболы, лежащей в n -мерном евклидовом пространстве. Размерность этого пространства определяется числом входящих в ансамбль градуальных нейронов. При смене стимулов один вектор возбуждения сменяется другим. Различие между стимулами измеряется абсолютной величиной разности их векторов возбуждения:

$$D_{ij} = |\vec{X}_i - \vec{X}_j|,$$

где D_{ij} — различие между стимулами S_i и S_j , «вычисленное» в нейронной сети;

\vec{X}_i — вектор возбуждения, вызванный в нейронном ансамбле стимулом S_i ;

\vec{X}_j — вектор возбуждения, вызванный в том же ансамбле нейронов стимулом S_j ;

$|\vec{X}_i - \vec{X}_j|$ — абсолютная величина разности векторов возбуждения \vec{X}_i и \vec{X}_j .

Вычисление различия реализуется в четыре этапа.

Этап 1. Изменение уровня возбуждения в одном градуальном нейроне. В связи с изменением стимула возбуждение X_{1i} превращается в возбуждение X_{1j} .

Этап 2. Сигнал при смене X_{1i} на X_{1j} воздействует параллельно через возбуждающие и тормозные синапсы на фазические «ON»- и «OFF»-нейроны. Возбуждающие и тормозные синапсы обладают разными постоянными времени. В результате «ON»-нейрон генерирует спайки, когда $X_{1j} > X_{1i}$. «OFF»-нейрон генерирует спайки, когда $X_{1j} < X_{1i}$. Нейроны «ON» и «OFF» совместно регистрируют абсолютные по величине изменения возбуждения одного градуального нейрона.

Этап 3. Выходы всех «ON»- и «OFF»-нейронов ансамбля, включая «шумящий» нейрон, конвергируют на «суммирующем» нейроне. Сигнал «суммирующего» нейрона вычитается из фонового возбуждения «шумящего» нейрона, так что общее их возбуждение равно константе. В этом случае различие между стимулами D_{ij} кодируется вектором возбуждения Y в «сити-блок» метрике с компонентами Y_1 и Y_2 , где Y_1 — возбуждение «суммирующего» нейрона, а Y_2 — возбуждение «шумящего» нейрона. При этом

$$Y_1 + Y_2 = \text{const.}$$

Этап 4. Нейрональная адаптация преобразует Y_1 в $Y_1^* = Y_1(\exp(-kY_1))$ и Y_2 в $Y_2^* = Y_2(\exp(-kY_2))$.
 В результате при адекватном выборе коэффициента k

$$(Y_1^*)^2 + (Y_2^*)^2 \approx \text{const.}$$

Это означает, что различие, представленное сначала скаляром с возбуждением «суммирующего» нейрона и далее вектором, нормированным в «сити-блок» метрике, теперь аппроксимируется евклидовой метрикой. Таким образом, определенное различие между стимулами кодируется вектором \vec{Y}^* , имеющим постоянную длину в евклидовой метрике.

Вектор возбуждения, вызванный в ансамбле градуальных нейронов-детекторов специфическим стимулом, воздействует параллельно на пул детекторов признаков. Каждый детектор признака характеризуется специфическим набором синаптических весов, образующих вектор синаптических связей, или, для краткости, «вектор связи». Векторы связи всех детекторов, принадлежащих данному ансамблю градуальных нейронов, равны по своей длине. Специфический детектор признака умножает пресинаптическое возбуждение на вес синапса и суммирует эти произведения, «вычисляя» таким образом скалярное произведение вектора возбуждения \vec{X}_i и вектора связи \vec{C}_k данного детектора k :

$$Y_{ik} = (\vec{X}_i, \vec{C}_k) = X_{1i} \cdot C_{1k} + X_{2i} \cdot C_{2k} + \dots + X_{ni} \cdot C_{nk},$$

где $Y_{ik} = (\vec{X}_i, \vec{C}_k)$ — скалярное произведение вектора возбуждения \vec{X}_i и вектора связи детектора \vec{C}_k ;

$X_{1i}, X_{2i}, \dots, X_{ni}$ — возбуждения градуальных нейронов ансамбля, образующие компоненты вектора возбуждения \vec{X}_i ;

$C_{1k}, C_{2k}, \dots, C_{nk}$ — веса синаптических контактов детектора (компоненты вектора связи).

Скалярное произведение двух векторов может быть выражено через длины этих векторов и косинус угла между ними:

$$(\vec{X}_i, \vec{C}_k) = |\vec{X}_i| |\vec{C}_k| \cos A_{ik},$$

где (\vec{X}_i, \vec{C}_k) — скалярное произведение векторов \vec{X}_i и \vec{C}_k ;

$|\vec{X}_i|$ — длина вектора \vec{X}_i ;

$|\vec{C}_k|$ — длина вектора \vec{C}_k .

Набор синаптических весов данного детектора образует вектор синаптических связей \vec{C}_k . В ходе критического периода онтогенеза нервной системы, когда идет формирование детекторов, веса синаптических связей «подстраиваются» под интенсивности пресинаптических воздействий, образующих компоненты равных по длине векторов возбуждения. Это определяет постоянство длины векторов синаптических связей.

Поскольку длина векторов возбуждения и векторов связи детекторов постоянна, то ответы детекторов зависят только от угла A_{ik}

между вектором возбуждения \vec{X}_i и вектором связи \vec{C}_k . Это означает, что специфический детектор признака, обладающий вектором связи \vec{C}_k , избирательно настроен на определенный стимул S_i , который вызывает вектор возбуждения \vec{X}_i , параллельный вектору связи \vec{C}_k . Таким образом, максимально возбужденный детектор специфицирует стимул на входе S_i . Набор детекторов, обладающих равными по длине векторами связи \vec{C}_k , образует сферическую карту детекторов (детекторную карту). Это гиперсфера в n -мерном пространстве, размерность которого определяется числом синапсов на отдельном детекторе.

Принцип детекторной карты может быть использован для объяснения субъективных численных оценок межстимульных различий.

Как было указано выше, межстимульное различие D_{ij} равно абсолютной величине разности векторов возбуждения этих стимулов.

$$D_{ij} = |\vec{X}_i - \vec{X}_j| = [(X_{1i} - X_{1j})^2 + (X_{2i} - X_{2j})^2 + \dots + (X_{ni} - X_{nj})^2]^{1/2},$$

где $X_{1i}, X_{2i}, \dots, X_{ni}$ — компоненты вектора возбуждения \vec{X}_i , вызываемого в градуальных нейронах стимулом S_i ;

$X_{1j}, X_{2j}, \dots, X_{nj}$ — компоненты вектора возбуждения \vec{X}_j , создаваемые стимулом S_j .

Различия, найденные в отдельных градуальных нейронах, поступают на «суммирующий» нейрон Y_1 . Переход к векторному кодированию величины различий основан на дополнении «суммирующего» нейрона «шумящим» нейроном Y_2 аналогично тому, как это было в случае нормировки вектора возбуждения для спецификации интенсивности стимула. Теперь $Y_1 + Y_2 = 1$, представляя различие вектором возбуждения \vec{Y} в «сити-блок» метрике. Далее различие за счет адаптации кодируется вектором \vec{Y}^* в евклидовой метрике. Вектор возбуждения \vec{Y}^* воздействует на пул детекторов различий, а детекторы различий избирательно настроены на разные величины межстимульных различий за счет специфических векторов связи, подобно тому как это было описано для детекторов интенсивности. Речевая численная оценка межстимульного различия реализуется командным нейроном артикуляции, получающим сигнал от специфического детектора различия.

Каким образом межстимульное различие определяет генерацию вызванного потенциала?

Изменение стимула вызывает изменение возбуждений градуальных нейронов. Рассмотрим сначала изменение в одном тоническом градуальном нейроне. При изменении стимула его возбуждение переходит на другой уровень. Вычисление этого изменения происходит в физических «ON»- и «OFF»-нейронах. При увеличении возбуждения тонический градуальный нейрон посылает на «ON»-нейрон два сигнала, создающие возбуждающий (ВПСП) и тормозный (ТПСП)

постсинаптические потенциалы. Соответственно, ВПСП и ТПСП возрастают по экспоненте с разными постоянными времени:

$$\text{ВПСП} = (X_{1i} - X_{1j}) (1 - \exp(-k_1 t));$$

$$\text{ТПСП} = (X_{1i} - X_{1j}) (1 - \exp(-k_2 t)),$$

где $(X_{1i} - X_{1j})$ — увеличение возбуждения;

t — время;

k_1 и k_2 — экспотенциальные константы ($k_1 > k_2$).

При $t \rightarrow 0$ $(1 - \exp(-k_1 t)) \rightarrow 0$.

При $t \rightarrow \infty$ $(1 - \exp(-k_2 t)) \rightarrow 1$.

Это же относится и к ТПСП. Ответ «ON»-нейрона равен алгебраической сумме ВПСП + ТПСП:

$$\langle \text{ON} \rangle = (X_{1i} - X_{1j}) [(1 - \exp(-k_1 t)) - (1 - \exp(-k_2 t))].$$

В начале и в конце действия стимула реакция «ON»-нейрона равна нулю. Но в результате того, что возбуждение нарастает быстрее, чем торможение ($k_2 < k_1$), в «ON»-нейроне возникает пик возбуждения. При уменьшении уровня возбуждения ВПСП спадает быстрее, чем ТПСП, создавая в «ON»-нейроне тормозный пик. Спайковый разряд возникает только при возбудительном пике, и именно этот сигнал в виде пачки спайков передается дальше. Таким образом, «ON»-нейрон идентифицирует только процессы возбуждения. Но тот же самый градуальный нейрон связан еще и с фазическим «OFF»-нейроном через возбуждающие и тормозные синапсы. Но теперь ТПСП возрастает круче, чем ВПСП ($k_2 > k_1$). При увеличении уровня возбуждения тонического градуального нейрона фазический «OFF»-нейрон генерирует тормозный пик, тогда как при уменьшении уровня возбуждения «OFF»-нейрон создает возбуждающий пик. Совместно «ON»- и «OFF»-нейроны «вычисляют» абсолютную величину изменения возбуждения в каждом градуальном нейроне. «ON»-нейрон генерирует спайки при увеличении уровня возбуждения, а «OFF»-нейрон — при снижении этого уровня. Это имеет место для всех градуальных нейронов, так что возбуждения всех «ON»- и «OFF»-нейронов вместе измеряют разные по величине межстимульные различия.

«ON»- и «OFF»-нейроны образуют систему, которая действует параллельно системе градуальных нейронов, образуя два потока поступающих в кору спайков. Градуальные нейроны определяют «спецификацию» стимула путем избирательной активации детекторов признаков. Фазический «ON»- и «OFF»-нейроны передают сигналы всем детекторам признаков, но через синапсы, равные по «весу» для всех детекторов, создавая в них начальный разряд различия. Плотность спайков этого разряда зависит от величины межстимульного различия.

Начальный спайковый разряд, возникающий во всех детекторах признаков, определяет негативный пик вызванного потенциала. Такой

негативный пик образуется в результате выброса калия, деполяризующего глиальные клетки, в межклеточную среду. Реакция последних регистрируется в виде негативного пика вызванного потенциала. Детекторы признаков связаны между собой тормозными связями (латеральное торможение). Разряд различия с некоторой задержкой вызывает в детекторах торможение спайков за счет латеральных взаимодействий и, соответственно, снижение выброса калия, что регистрируется в виде позитивной волны вызванного потенциала. После окончания разряда различия и следующего за ним торможения спайков детектор переходит к непрерывной генерации спайков в ответ на стимул в соответствии с его специфическим вектором связи. Таким образом, ответ детектора на изменение стимула включает начальный спайковый разряд, определяемый величиной изменения; тормозную паузу, определяемую латеральным торможением; и непрерывную генерацию спайков, определяемую стимулом.

Разряд различия, негативный пик вызванного потенциала и вербальная оценка различия стимулов тесно коррелируют между собой по величине. Положительная корреляция определяется их общим происхождением из разностей векторов возбуждения преддетекторов. Поэтому перцептивное пространство, получаемое из этих данных, является единым сферическим пространством равных по длине векторов возбуждения. Сферичность этого пространства детерминирована нормировкой векторов возбуждения.

Исследование межстимульных различий в области цветового зрения (Izmailov, Sokolov, 1991) и восприятия эмоционального выражения лица (Измайлов, Коршунова, Соколов, 2000) показало универсальность принципов, лежащих в основе «вычисления» различий в нейронных сетях. Последующие исследования обнаружили, что вычисление семантических различий основано на тех же принципах, что и вычисление перцептивных различий (Соколов, 2003).

Рассмотренные общие закономерности определения межстимульных различий подтверждаются и при регистрации реакций корковых нейронов. При замене одного цвета другим цветовые детекторы первичной зрительной коры кролика отвечают ранним (в интервале 40—90 мс) спайковым разрядом, число спайков в котором тем больше, чем больше различие между цветами. Многомерный анализ матрицы числа спайков в раннем разряде при цветовых заменах обнаруживает гиперсферу в четырехмерном пространстве, на которой размещены заменяемые цвета. Число спайков в раннем разряде коркового детектора цвета коррелирует с амплитудой негативного пика вызванного потенциала, регистрируемого с поверхности мозга кролика (N84). Сопоставление числа спайков раннего разряда цветовых детекторов и амплитуд вызванных потенциалов на замену цветов приводит к заключению, что вызванный потенциал определяется суммой ранних

разрядов детекторов. Поэтому чем больше цветowych детекторов приходится на единицу объема коры мозга, тем более высокую амплитуду вызванного потенциала можно ожидать при регистрации. Поскольку амплитуда вызванного потенциала зависит еще и от величины цветового различия, влияние плотности «упаковки» цветowych детекторов должно сказываться на всех цветовых заменах.

Каким способом можно выделить вклад плотности «упаковки» детекторов? Одним из приемов решения этой задачи может служить смещение электрода, регистрирующего вызванный потенциал, из фокуса активности нейронов первичной зрительной коры к периферии, в частности, в направлении соматосенсорной и моторной коры. При этом вероятность нахождения здесь цветowych детекторов падает, и, соответственно, падают их суммарный ранний спайковый разряд и зависящая от него амплитуда вызванного потенциала. Регистрация спайковых разрядов нейронов на замену цветов со смещением области регистрации на сенсомоторный участок ведет к снижению вероятности обнаружения цветowych детекторов и падению амплитуды вызванного потенциала на самые разные цветowe различия (Полянский, Евтихин, Соколов, 2005). Исследование амплитуд вызванных потенциалов, зарегистрированных на разные по величине межстимульные различия в разных точках коры, может служить неинвазивным методом оценки распределения детекторов в мозге человека. Особый интерес представляет такой подход в случаях центрального нарушения различных форм восприятия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Измайлов Ч.А., Коршунова С.Г., Соколов Е.Н. Связь зрительных вызванных потенциалов с различиями между эмоциональными выражениями схематических лиц // Журн. ВНД им. И.П. Павлова. 2000. Т. 50. № 5. С. 805—818.

Измайлов Ч.А., Коршунова С.Г., Соколов Е.Н. и др. Геометрическая модель различения ориентации линий, основанная на субъективных оценках и зрительных вызванных потенциалах // Журн. ВНД им. И.П. Павлова. 2004. Т. 54. № 2. С. 237—249.

Измайлов Ч.А., Черноризов А.М. Язык восприятия и мозг // Психология. Журн. выс. шк. экономики. 2005. Т. 2. № 2. С. 22—52.

Латанов А.В., Леонова А.Ю., Евтихин Д.В. и др. Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. ВНД им. И.П. Павлова. 1997. Т. 47. № 2. С. 308—320.

Леонов Ю.П., Соколов Е.Н. Сферическая геометрия цветового пространства // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2005. № 3. С. 58—75.

Полянский В.Б., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н. Яркостный компонент зрительного вызванного потенциала на цвет // Журн. ВНД им. И.П. Павлова. 1999. Т. 49. № 6. С. 1046—1051.

Полянский В.Б., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н. Вычисление цветowych и яркостных различий нейронами зрительной коры кролика // Журн. ВНД им. И.П. Павлова. 2005. Т. 55. № 1. С. 60—70.

Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М., 2003.

Фомин С.В., Соколов Е.Н., Вайткявичюс Г.Г. Искусственные органы чувств. М., 1979.

Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. М., 1990.

Черноризов А.М. Нейронные механизмы цветового зрения: Дис. ... докт. психол. наук. М., 1999.

Everson R.M., Prashanth A.K., Gabbey M. et al. Representation of spatial frequency and orientation in the visual cortex // Proc. Natl. Acad. Sci. 1998. Vol. 95. P. 8334—8388.

Izmailov Ch.A., Sokolov E.N. Spherical model of color and brightness discrimination // Psychol. Sci. 1991. Vol. 2. № 4. P. 249—259.

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.

Svaetichin G., MacNichol E.F. Retinal mechanisms for chromatic and achromatic vision // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1958. Vol. 74. P. 385—404.