

А. В. Латанов

СРАВНИТЕЛЬНАЯ НЕЙРОБИОЛОГИЯ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ ЖИВОТНЫХ-ТРИХРОМАТОВ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ И МОДЕЛИРОВАНИЕ

Методом цветowych дифференцировок исследовано различие спектральных излучений и яркости у обезьян (*Macaque rhesus*) и карпов (*Carpio Cyprinus L.*). По результатам инструментальных дифференцировок стимулов, различающихся по спектральному составу и яркости, составляли матрицы смешения. Эти матрицы обрабатывали методом факторного анализа для выявления базисных осей перцептивных пространств животных. В результате у обоих видов выявлена сферическая структура перцептивных цветowych и ахроматических пространств, сходных по конфигурации с аналогичными пространствами у человека с нормальным цветowym зрением. В соответствии со сферической моделью координатные оси этих пространств представлены уровнями возбуждения нейронных каналов, кодирующих яркостные и спектральные различия между стимулами.

Ключевые слова: ахроматическое зрение, хроматическое зрение, *Carpio Cyprinus L.*, *Macaque rhesus*, инструментальные дифференцировки, факторный анализ, перцептивное пространство, сферическая модель восприятия цвета и яркости.

Discrimination of colors and brightness was studied with instrumental learning paradigm in monkeys (*Macaque rhesus*) and fish (*Carpio Cyprinus L.*). The confusion matrices composed of percentage of instrumental responses were treated by principal components analysis. The spherical structure of perceptual color and brightness spaces revealed in both animals was similar to those in humans with normal color vision. In concordance with spherical model the eigenvectors constituting these spaces correspond to neuronal channels that encode differences between stimuli in color and brightness.

Key words: achromatic vision, chromatic vision, *Carpio Cyprinus L.*, *Macaque rhesus*, instrumental discrimination paradigm, principal components analysis, perceptual space, spherical model of color and brightness perception.

1. Введение

Сравнительно-физиологические исследования высшей нервной деятельности показывают, что более развитая нервная система отличается и более сложной аналитико-синтетической деятельностью.

Латанов Александр Васильевич — докт. биол. наук, профессор кафедры высшей нервной деятельности биологического ф-та МГУ. *E-mail:* avlatanov@mail.ru

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

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

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

2. Перцептивные пространства цвета и яркости у человека

Методом многомерного шкалирования попарных балльных оценок цветовых различий показано, что у нормального трихромата стимулы, различающиеся по спектральному составу и яркости, представлены на поверхности гиперсферы в четырехмерном евклидовом перцептивном пространстве. Одноцветные стимулы, различающиеся только по яркости, формируют двумерное пространство яркости. При подравнении цветовых стимулов по субъективной яркости четырехмерное пространство редуцируется до трехмерной сферы (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989).

Субъективные различия между цветами можно получить не только их прямым сравнением, но и косвенно, используя метод называния цветов (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989). В этом случае каждый предъявляемый испытуемому спектральный стимул относится им к определенной цветовой категории с некоторой вероятностью, которая обусловлена случайными ошибками в эксперименте.

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

3. Возможность выявления пространства яркости и цвета у животных-трихроматов

Совпадение цветовых пространств, полученных в результате прямых оценок спектральных различий и на основе категоризации спектральных стимулов, открывает возможность построения цветового пространства, используя частоты условных инструментальных реакций при выработке цветовых дифференцировок у животных. В этом случае подкрепляемый спектральный стимул чередуется с несколькими ДС при последовательном предъявлении или подается с ними в паре при использовании методики выбора. В результате случайных ошибок (реакции на неподкрепляемые стимулы или отсутствие ответа на сигнальный) стимул, подкрепляемый в данной серии, характеризуется вектором частот реакций на все стимулы (УС и несколько ДС). Последовательно подкрепляя разные спектральные стимулы, составляют матрицу частот условных инструментальных реакций (матрицу смешения) и на ее основе вычисляют матрицу корреляций между векторами, представляющими стимулы. Обработывая корреляционную матрицу методом факторного анализа (Кулаичев, 1996), выделяют факторы, составляющие базис цветового пространства животных.

Возможность построения цветового пространства по результатам выработки дифференцировочных условных рефлексов вытекает из анализа нейронных механизмов кодирования сенсорной информации и, в частности, спектральных свойств стимулов (Соколов, 1981, 1995, 1996а). Реализация условной реакции на цветовой стимул определяется возбуждением того командного нейрона, который запускает специфическое движение. В свою очередь командный нейрон получает через пластичные синапсы сигналы от нейронов-детекторов. Под влиянием пищевого подкрепления, которое активирует систему «награждения»,

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

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

4. Перцептивное пространство яркости у животных-трихроматов

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

4.1. Эксперименты на карпах

В экспериментах использовали традиционную пищедобывательную методику, разработанную Н.В. Праздниковой (1953). Перед выработкой зрительных дифференцировок карпов предварительно обучали выполнять двигательную реакцию — «хватание» за бусину. Рыб обучали двухальтернативной задаче по выбору той из двух бусин, которая пространственно соответствовала стимулу определенной яркости или определенного цвета, используемому как УС (Леонова и др., 1994; Евтихин и др., 1995; Латанов и др., 1997). Инструментальные реакции, когда карпы «выбирали» бусину, которая пространственно соответствовала ДС, не подкреплялись. В одном опыте использовали до девяти различных ДС. Стимулы размером 40×40 мм предъявлялись одновременно парами (УС и один из ДС) на темном фоне. Положение УС в паре (слева или справа) и последовательность ДС изменялись в псевдослучайном порядке, что контролировалось специальной программой. Для предъявления стимулов использовали стандартный

графический монитор персонального компьютера, располагавшийся вплотную к стенке аквариума. Бусины подвешивались на нитях над местом, куда проецировались стимулы.

В данной части работы эксперименты проведены на двух карпах. С каждым карпом проведено по шесть серий по дифференцировкам десяти ароматических стимулов разной яркости. В каждой серии в качестве УС использовали один из 10 таких стимулов различной яркости. В одном опыте предъявляли 20—30 пар каждого из девяти ДС с УС. Число опытов в каждой серии варьировало от пяти до семи в за-

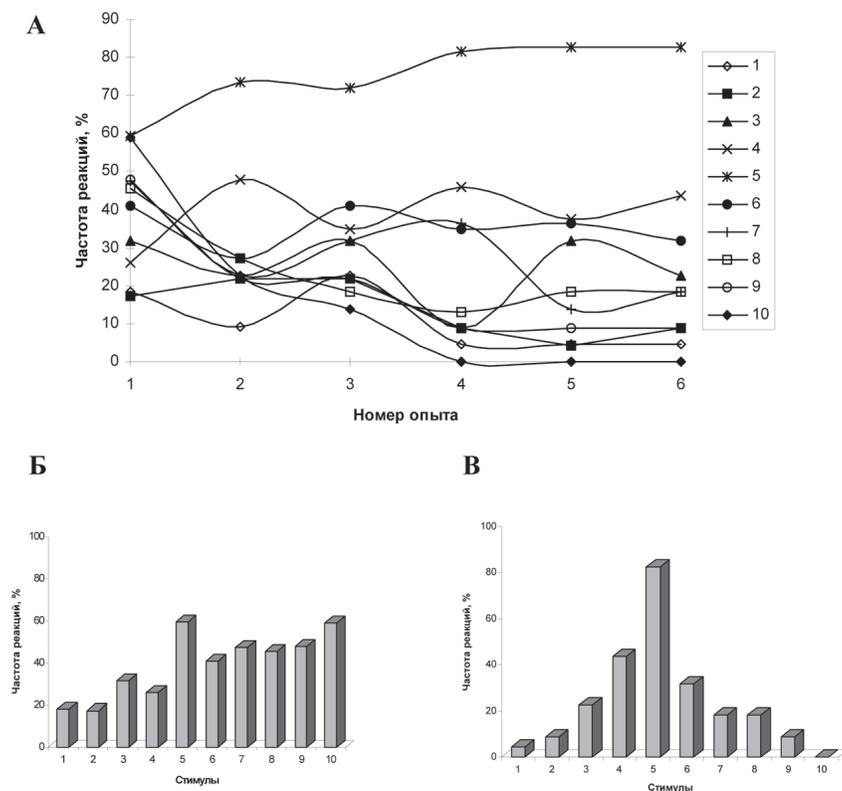


Рис. 1. А — динамика частоты инструментальных ответов карпа 4 на стимулы разной яркости в серии с УС 5. Стимулы пронумерованы в соответствии с их яркостью, которая представлена их удельной мощностью (мВт/м²): 1 — 146.1; 2 — 138.5; 3 — 124.2; 4 — 92.1; 5 — 63.5; 6 — 41.6; 7 — 29.3; 8 — 18.4; 9 — 12.3; 10 — 5.6. Значения мощности рассчитаны с учетом коэффициента поглощения слоя воды и стекла экспериментального отсека аквариума. Б — распределение частот инструментальных ответов в первом опыте. В — то же в последнем опыте. Частоты на подкрепляемый стимул вычислены для сочетаний со всеми ДС

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

Примеры типичных кривых обучения приведены на рис. 1. Для ДС, наиболее близких по яркости с УС, частота реакций в последних опытах серий достигала 30—50%, монотонно уменьшаясь по мере увеличения яркостных различий между ДС и УС (рис. 1, А). На отдельных фрагментах приведены распределения частот реакций на УС и ДС в первом (рис. 1, Б) и последнем (рис. 1, В) опытах каждой серии. При сравнении распределения частот реакций в первом и последнем опытах очевидно, что по мере обучения формируется градиент частот реакций, определяемый различиями между ДС и УС. Градиент генерализации отчетливо проявляется на распределениях частот в последних опытах каждой серии (рис. 1, В). Таким образом, на стадии градиента генерализации частоты «ошибочных» реакций на различные ДС оказались пропорциональными яркостным различиям между ДС и УС. Из частот реакций на ДС составляли матрицы смешения, которые использовались для построения перцептивного пространства яркости у карпов.

Для построения пространства яркости для каждого карпа отдельно составляли матрицы смешения, столбцы которых соответствовали ДС, предъявляемым в паре с УС, а строки — опытам в серии с определенным УС. Матрицы смешения содержат частоты реакций на ДС в двух последних опытах каждой проведенной серии. В данных матрицах каждому стимулу соответствовал вектор-столбец. На основе этих матриц вычислялись матрицы попарных корреляций между векторами, представляющими стимулы. Корреляции принимались как меры стимульного сходства. Корреляционные матрицы обрабатывались методом факторного анализа для выявления базисных осей пространства яркости (Кулаичев, 1996). Из матриц корреляций для каждого карпа выделено по два значимых фактора, которые обуславливали соответственно около 60 и 25% дисперсии экспериментальных данных. Таким образом, перцептивные пространства яркости у карпов оказались двумерными. Стимулы располагаются на плоскости двух факторов на полуокружности в соответствии с монотонным изменением их яркости — от самых ярких (стимулы 146.1 и 138.5 мВт/м²) на положительном полюсе оси X1 до самых темных (стимулы 12.3 и 5.6 мВт/м²) на отрицательном полюсе оси X1 (рис. 2). Длины радиус-векторов, соответствующих стимулам разной яркости, варьировали незначительно, о чем свидетельствуют малые значения коэффициентов вариации (0.055 и 0.056).

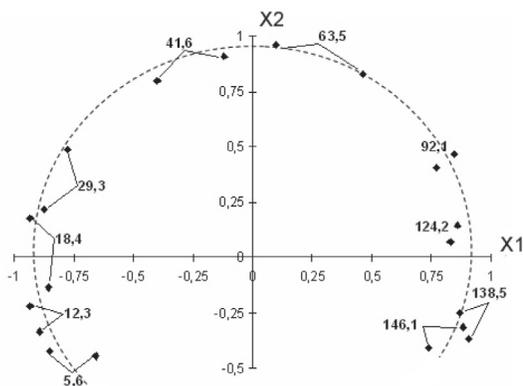


Рис. 2. Проекция стимульных точек на плоскость, образованную биполярной световой (X1) и униполярной темновой (X2) осями перцептивного пространства яркости у карпов. На графике приведены проекции для обоих карпов. Числами обозначена мощность стимулов, мВт/м²

4.2. Эксперименты на обезьянах

При выработке инструментальных дифференцировок у обезьян использовалась парадигма двухальтернативного выбора. Обезьян обучали «выбирать» один из рычагов, который пространственно соответствовал стимулу определенной яркости или цвета, используемого как УС (Евтихин и др., 1997). Стимулы предъявляли на стандартном графическом мониторе персонального компьютера одновременно парами — УС и какой-либо ДС. Если животное в течение 10 с после предъявления стимулов осуществляло выбор, выполняя движение одним из рычагов, подавали подкрепление.

В данной части работы на двух обезьянах проведено по 10 серий по дифференцировкам черно-белых стимулов. В каждой серии в качестве УС использовался один из 10 стимулов различной яркости (от 1 до 37 кд/м²). По мере обучения частота условных реакций на ДС, предъявляемые в парах с УС, постепенно уменьшалась и снижались до определенного уровня, незначительно варьируя в последующих опытах (рис. 3, А). Эта стадия обучения представляла собой стадию градиента генерализации, поскольку при этом частота реакций на ДС монотонно уменьшалась с увеличением различия между данными ДС и УС (рис. 3, Б).

Для выявления сенсорного пространства яркости составляли матрицы смешения частот реакций размерностью 10×10, столбцы которых соответствовали предъявляемым стимулам, а строки — сериям, в которых указанный стимул подкреплялся. Частоты ответов, составляющие данные матрицы, усреднялись по двум последним опытам в каждой серии, т.е. на стадии градиента генерализации (рис. 3, В). По алгоритму, описанному выше, из матриц смешения выделено по два значимых

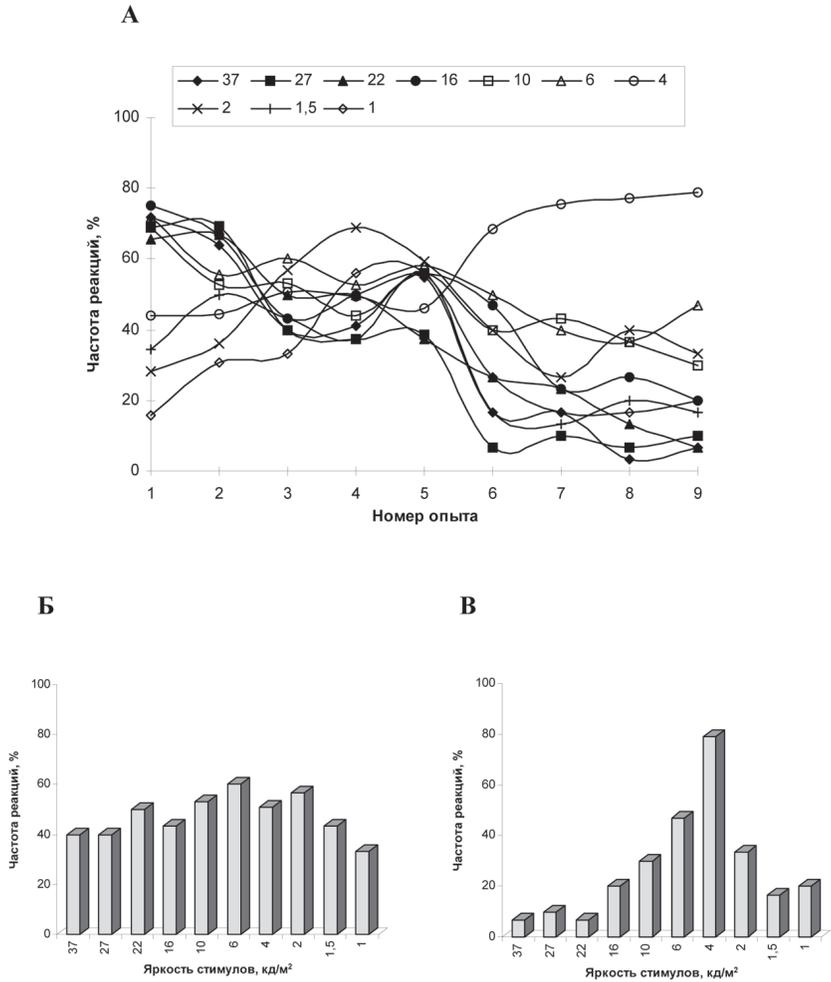


Рис. 3. А — динамика частоты инструментальных ответов обезьяны К на стимулы различной яркости в серии с подкрепляемым стимулом 4 кД/м². Числами над графиком обозначена яркость стимулов в кД/м². Б — распределение частот инструментальных ответов в третьем опыте. В — то же в последнем опыте. Частоты реакций на УС вычислены для сочетаний со всеми ДС

фактора, которые обуславливали соответственно около 63 и 21% дисперсии экспериментальных данных. Таким образом, перцептивные пространства яркости у обезьян оказались двумерными.

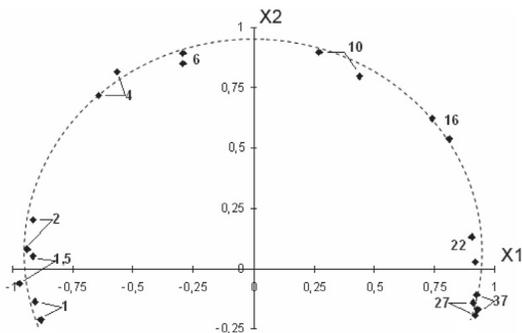


Рис. 4. Проекция стимульных точек на плоскость, образованную биполярной световой (X1) и униполярной темновой (X2) осями перцептивного пространства яркости у обезьян. На графике приведены проекции для двух обезьян. Числами обозначены значения яркости стимулов (кд/м^2)

На плоскости выделенных факторов стимулы располагались на полуокружности в соответствии с монотонным изменением их яркости (рис. 4) — от самых ярких (стимулы 27 и 37 кд/м^2) на положительном полюсе оси X1 до самых темных (стимулы 1 и 1.5 кд/м^2) на отрицательном полюсе оси X1. Длины радиус-векторов, соответствующих стимулам разной яркости, варьировали незначительно, о чем свидетельствуют малые значения коэффициентов вариации (0.035 и 0.02).

4.3. Сферичность двумерного пространства яркости

Выявленные пространства яркости у карпов и обезьян оказались двумерными. Вклад в общую дисперсию двух выделенных факторов составлял около 85%. Такие высокие значения относительной части от общей дисперсии свидетельствуют о достаточности двумерной модели для описания яркостных различий. Длины радиус-векторов стимульных точек в двумерном пространстве варьировали незначительно, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициентов вариации их усредненных величин (0.055 и 0.056 у карпов; 0.02 и 0.035 у обезьян). Малые значения коэффициентов вариации означают, что стимулы в пространстве располагаются в тонком слое вблизи дуги окружности. Таким образом, двумерные пространства яркости удовлетворяют свойству сферичности.

4.4. Воспринимаемая яркость кодируется углом на плоскости двумерного пространства яркости

Расположение стимулов на полуокружности в двумерных ахроматических пространствах у обезьян и карпов позволяет рассматривать оси X1 и X2 как соответствующие биполярному световому и монополярному темновому ахроматическим каналам. В соответствии с такой интерпретацией горизонтальный угол, характеризующий положение стимульных точек на данной плоскости, отражает субъективную яркость. В проекции на плоскость, образованную двумя выделенными факторами, углы радиус-векторов стимульных точек монотонно связаны с физической

яркостью стимулов и могут рассматриваться как мера светлоты (воспринимаемой яркости). Логарифм яркости стимулов высоко коррелирует с углом радиус-векторов стимульных точек на ахроматической плоскости: коэффициенты линейной корреляции составляют 0.96 для карпов и 0.99 для обезьян.

4.5. Частота инструментальных реакций коррелирует со скалярными произведениями между двумерными векторами, соответствующими стимулам

Проверка соответствия модели, на основе которой выявляется базис перцептивного пространства яркости на основе частот инструментальных реакций животных, состоит в сравнении экспериментальных данных с данным, предсказанным моделью. С этой целью оценивалась корреляция между частотами ответов животных на ДС в сериях с разными УС и скалярными произведениями между двумерными векторами, представляющими стимулы в ахроматических пространствах животных. Коэффициенты линейной корреляции между этими величинами составляли 0.91 для карпов и 0.93 для обезьян. Такая высокая корреляция свидетельствует о том, что скалярные произведения между двумерными векторами, представляющие стимулы в перцептивном ахроматическом пространстве, прямо пропорционально связаны с частотами реакций на ДС в сериях с различными УС.

Приведенные данные свидетельствуют об адекватности двумерной сферической модели для описания различий между ахроматическими стимулами. Чем больше скалярное произведение между векторами, представляющими стимулы, тем ближе расположены в пространстве эти стимулы, и соответственно тем больше частота «ошибок» на тот из них, который используется как ДС, в то время как другой используется в данной серии как УС. Таким образом, принципы анализа, лежащие в основе векторной модели кодирования яркостных различий и используемые для выявления перцептивного пространства стимулов разной яркости, являются адекватными целям данного исследования, что подтверждается высоким уровнем совпадения экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью.

* * *

У исследованных животных-трихроматов пространства яркости оказались двумерными, подобными аналогичному пространству яркости у человека, полученному методами психофизики. Модель одновременного яркостного контраста (Фомин и др., 1979; Соколов, 1996в) объясняет биполярную конфигурацию световой оси (X_1) при одновременном предъявлении УС и ДС. Ось X_2 в соответствии с данной моделью является темновой осью, максимальное значение координат по которой имеют стимулы промежуточных значений субъективной яркости.

5. Перцептивное пространство равноярких цветов у животных-трихроматов

5.1. Подравнивание цветовых стимулов по субъективной яркости

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

Карпов обучали инструментальной задаче («хватание» за бусину) в ответ на предъявление цветового стимула различной яркости. В девяти сериях экспериментов использовали девять стимулов различной яркости. По результатам экспериментов строили графики зависимости частоты ответов от яркости стимулов, по которым определяли то значение яркостей всех девяти стимулов, при которых частоты инструментальных ответов составляли 75% (Neumeier et al., 1991).

Для подравнивания цветовых стимулов по субъективной яркости у обезьян использовали так называемую методику «минимального движения», основанную на эффекте иллюзии движения решетки, когда полосы двух цветов, из которых составлены решетки, различаются по субъективной яркости (Anstis, Cavanagh, 1983; Logothetis, Charles, 1990). В специальных экспериментах были определены значения субъективно равных яркостей девяти цветов, сочетания которых в решетках не вызывали иллюзию движения.

Подравненные по субъективной яркости стимулы использовались в дифференцировках с целью выявления перцептивного пространства субъективно равноярких цветов. Схема экспериментов и процедура выявления перцептивных пространств равноярких цветовых стимулов были аналогичными, как и в серии по дифференцировкам ахроматических стимулов.

5.2. Эксперименты на карпах

В результате обработки результатов цветовых дифференцировок у двух карпов выделено по три значимых фактора, составляющих базис их перцептивного пространства. Вклад в общую дисперсию трех выделенных факторов составлял 84 и 82%.

В проекции на плоскость X_1X_2 (двух первых по весу факторов) (рис. 5, сверху) точки, соответствующие стимулам, располагаются приблизительно

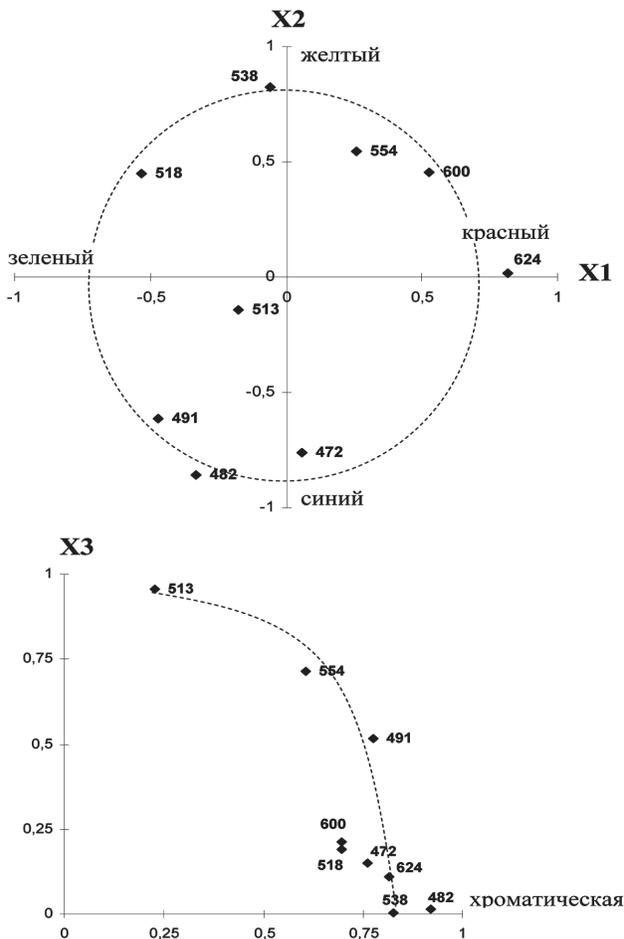


Рис. 5. Проекция стимульных точек на две плоскости трехмерного пространства равноярких цветов у карпа: сверху — на плоскость, образованную цветоопponentными осями (X_1 и X_2); внизу — на плоскость, образованную обобщенной хроматической ($(X_{12}+X_{22})^{1/2}$) и ахроматической (X_3) осями. Цветовые стимулы обозначены эквивалентными длинами волн, которые рассчитаны с учетом спектральной чувствительности колбочковых пигментов семейства карповых (Nagosi, 1976)

по круговой траектории в соответствии с кругом Ньютона. Так, стимулы длинноволновой (624 и 600 нм) и средневолновой (518 нм) частей спектра располагаются на противоположных концах оси X1. Стимулы средневолновой (538 и 554 нм) и коротковолновой (472 и 482 нм) частей спектра — на противоположных концах оси X2, ортогональной оси X1. Стимул, образованный смешением коротко- и средневолновых излучений (491 нм), располагается на плоскости X1X2 между средне- и коротковолновыми стимулами. Широкополосный стимул 513 нм (серый для человека), образованный смешением первичных цветов монитора, на проекции располагается ближе к центру данной плоскости. Такая конфигурация стимульных точек на плоскости X1X2 позволяет интерпретировать первые два фактора как цветокодирующие каналы: один (ось X1) кодирует оппонентность между средне- и длинноволновыми излучениями, а другой (ось X2) — оппонентность между коротковолновыми излучениями и суммой средне- и длинноволновых излучений.

Для удобства представления данных мы «свернули» хроматическую плоскость X1X2 в комбинированную хроматическую ось $(X1^2+X2^2)^{1/2}$, координата на которой численно соответствовала длине радиус-векторов стимульных точек на плоскости X1X2 и отражала вклад хроматических каналов в конфигурацию стимулов. На плоскости, образованной комбинированной хроматической осью и осью X3, представляющей третий фактор (рис. 5, внизу), широкополосный стимул 513 нм, характеризующийся минимальной спектральной чистотой (0.40), располагается на полюсе оси X3. Спектральная чистота излучения в системе спецификации цвета является характеристикой отличия от белого (нецветного стимула) и связана с такой субъективной характеристикой цвета, как насыщенность. Поэтому стимул широкополосный стимул 513 нм является наименее насыщенным. Более насыщенные стимулы 482, 538 и 624 нм, представленные первичными цветами монитора, располагаются вблизи полюса комбинированной хроматической оси. При этом стимулы 482 и 624 нм характеризуются наибольшими значениями спектральной чистоты (0.86—0.97). Остальные стимулы, образованные смешением каких-либо двух первичных излучений, на проекции занимают промежуточное положение между наиболее и наименее насыщенными. Такая конфигурация стимулов означает, что угол в данной проекции отражает свойство насыщенности стимулов.

5.3. Эксперименты на обезьянах

В результате обработки результатов цветовых дифференцировок у двух обезьян выделено три значимых фактора, составляющих базис их перцептивного пространства. Вклад в общую дисперсию трех выделенных факторов составлял 81 и 86%.

На рис. 6 (вверху) представлены проекции стимульных точек на плоскость X1X2, образованную осями X1 и X2 перцептивного цветового

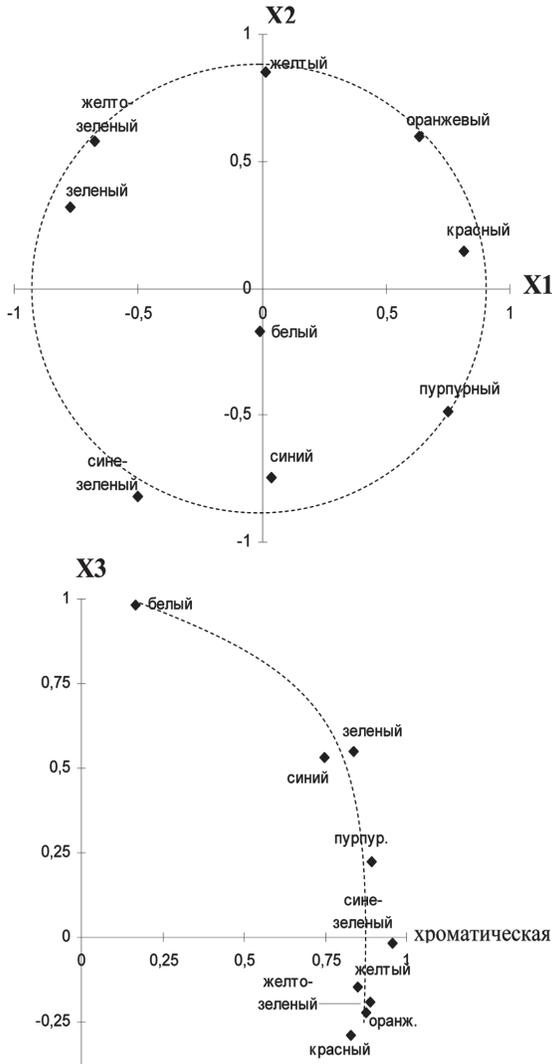


Рис. 6. Проекция стимульных точек на две плоскости трехмерного пространства равноярких цветов у обезьян: вверху — на плоскость, образованную цветоопponentными осями (X1 и X2); внизу — на плоскость, образованную обобщенной хроматической $((X1^2+X2^2)^{1/2})$ и ахроматической (X3) осями. Стимулы обозначены в соответствии с международной спецификацией цветов для человека (диаграмма цветности МКО-31) (Джадд, Вышецки, 1978)

пространства обезьян. Стимульные точки располагаются на данной плоскости в соответствии с расположением цветов на круге Ньютона. Так, красный и зеленый стимулы располагаются на противоположных

концах оси X1, а желтый и синий — на противоположных концах оси X2, ортогональной оси X1. Такая конфигурация точек дает основание для интерпретации двух факторов, представленных данными осями, как двух цветоопponentных красно-зеленого и сине-желтого каналов. Стимулы, образованные смешением первичных цветов, располагаются в проекции X1X2 между компонентами, из которых они образованы. Так, пурпурный цвет, получаемый смешением красного и синего, располагается между этими стимулами, сине-зеленый стимул располагается между первичными синим и зеленым. Белый, образованный смешением красного, зеленого и синего, располагается в центре цветовой плоскости.

Для исследования распределения стимулов в направлении оси X3 строилась проекция цветowych точек на плоскость, образованную этой осью и комбинированной осью $(X1^2+X2^2)^{1/2}$, координата на которой численно соответствует длине радиус-векторов стимульных точек на плоскости X1X2 и отражает вклад цветоопponentных каналов в конфигурацию стимулов. Цветовые точки располагаются в такой проекции примерно на дуге окружности (рис. 6, внизу). Максимальное значение координаты белого стимула по оси X3 позволяет рассматривать эту ось как отражающую степень ахроматичности, интерпретируемой как субъективное свойство белизны. При этом координата белого стимула (с минимальной спектральной чистотой 0.19) на комбинированной хроматической оси близка к нулю. Свойство ахроматичности, представленное в цветовом пространстве осью X3, обратно связано со спектральной чистотой. На другой стороне дуги располагаются цветowych стимулы, характеризующиеся большими значениями спектральной чистоты. Стимулы с промежуточными значениями спектральной чистоты располагаются между двумя крайними положениями.

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

5.4. Сферичность трехмерного пространства равноярких цветowych стимулов

Выявленные пространства равноярких цветowych стимулов у карпов и обезьян оказались трехмерными. Вклад в общую дисперсию трех выделенных факторов составлял более 80%. Высокие значения относительной части от общей дисперсии свидетельствуют о достаточности трехмерной модели для описания различий для равноярких цветowych

стимулов. Длины радиус-векторов стимульных точек в трехмерном пространстве варьировали незначительно, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициентов вариации их усредненных величин: 0.10—0.11 для карпов и 0.05—0.07 для обезьян. Малые значения коэффициентов вариации означают, что стимулы в пространстве располагаются в тонком слое на сферической поверхности. Таким образом, трехмерные цветовые пространства удовлетворяют свойству сферичности.

5.5. Цветовой тон кодируется углом на хроматической плоскости трехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную двумя цветооппонентными факторами, углы радиус-векторов стимульных точек монотонно связаны с длинами волн стимулов и могут рассматриваться как мера воспринимаемых хроматических свойств (рис. 5, 6, вверху). Длина волны определяет такую субъективную характеристику цветовосприятия, как цветовой тон. Углы радиус-векторов стимульных точек на хроматической плоскости высоко коррелируют с доминирующей длиной волны стимулов: коэффициенты линейной корреляции между указанными величинами составляли 0.95 и 0.98 для карпов, а также 0.97 и 0.96 для обезьян.

5.6. Насыщенность кодируется углом, образованным комбинированной хроматической и ахроматической осями трехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную комбинированной хроматической и ахроматической осями трехмерных цветовых пространств карпов и обезьян (рис. 5, 6, внизу), точки, представляющие цветовые стимулы, располагаются в соответствии с их насыщенностью. Большими значениями координат по обобщенной хроматической оси $(X_1^2 + X_2^2)^{1/2}$ характеризуются насыщенные стимулы, а большими значениями координат по ахроматической оси X_3 — ненасыщенные стимулы. Таким образом, насыщенность цветовых стимулов кодируется также двумя координатами, и этому свойству соответствует угол на комбинированной плоскости трехмерного цветового пространства.

5.7. Частота инструментальных реакций коррелирует со скалярными произведениями между трехмерными векторами, соответствующими стимулам

Проверка соответствия модели, на основе которой выявляется базис перцептивного пространства равноярких цветов на основе частот инструментальных реакций животных, состоит в сравнении экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью. С этой целью оценивалась корреляция между частотами инструментальных ответов животных, полученными в эксперименте, со скалярными произведениями между трехмерными векторами, представляющими стимулы в перцептивных пространствах равноярких цветов у животных. Коэффициенты линейной

корреляции между этими величинами составляли 0.85 и 0.80 для карпов, а также 0.80 и 0.87 для обезьян. Высокая корреляция свидетельствует о том, что скалярные произведения между трехмерными векторами, представляющие стимулы в перцептивном цветовом пространстве, прямо пропорционально связаны с частотами реакций на ДС в сериях с различными УС. Такие результаты позволяют судить об адекватности трехмерной сферической модели для описания цветовых различий. Чем больше скалярное произведение между векторами, представляющие стимулы, тем ближе расположены в пространстве эти стимулы, и соответственно тем больше частота «ошибок» на тот из них, который используется как ДС, в то время как другой используется в данной серии как УС. Таким образом, принципы анализа, лежащие в основе векторной модели кодирования различий субъективно равноярких цветовых стимулов и используемые для выявления перцептивного цветового пространства, являются адекватными целям данного исследования, что подтверждается высокой степенью совпадения экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью.

* * *

Структура перцептивного пространства равноярких цветов у животных-трихроматов оказалась аналогичной структуре пространства равноярких цветов у человека (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989). Причем в указанных работах структура этого пространства не зависела от типа исходных данных: одинаковое решение получалось как с использованием метода называния цветов, так и по прямым оценкам субъективных различий равноярких цветов.

Как показывают наши данные, при уравнивании цветов по субъективной яркости пространство не редуцируется до двух цветооппозитных осей. В решении всегда присутствует третий фактор, по своим свойствам сходный с униполярным механизмом белизны (Heggelund, 1993) ахроматического пространства. С позиций сферической модели цветового зрения (Соколов, Измайлов, 1984; Соколов, 1996 б, г) в условиях равной яркости стимулов третья ось представляет собой комбинацию уравненных возбуждений светового и темнового каналов. Но поскольку зрительная система характеризуется неодинаковой чувствительностью к различным частям видимого спектра, абсолютные значения возбуждений ахроматических каналов и соответственно результат их комбинации для разных спектральных композиций будут различны.

В трехмерном пространстве этот механизм связан с таким субъективным свойством, как белизна, обратным свойству спектральной чистоты. Таким образом, в цветовом пространстве присутствует фактор (а в зрительной системе — механизм) для кодирования серо-белых стимулов, которые воспринимаются как собственно цвета в отсутствие яркостного контраста. Так как белый (у обезьян) и широкополосный (513 нм у карпов)

стимулы характеризуются высоким, а другие стимулы — более низким значением координаты по оси X_3 , эта ось может интерпретироваться как связанная с насыщенностью. Такая интерпретация согласуется с моделью различения субъективно равных цветов, согласно которой не только цветовой тон определяется двумя евклидовыми координатами, но и изменение цветовой насыщенности также определяется двумя ортогональными направлениями в трехмерном евклидовом пространстве: одно из них представляется радиальным направлением на плоскости X_1X_2 , а другое — направлением оси X_3 (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989; Соколов, 1996 г). Другими словами, изменение цветового тона характеризуется горизонтальным углом, а насыщенность — вертикальным углом в трехмерном евклидовом пространстве равных стимулов.

6. Перцептивное пространство стимулов, различающихся по цветовому тону и по яркости, у животных-трихроматов

Исследование ахроматического зрения у карпов и обезьян показало, что оно является двумерным. С другой стороны, анализ пространства цветов равной яркости выявил их трехмерную конфигурацию. С целью определения размерности пространство цветов разной яркости проведены эксперименты на карпах и обезьянах, в которых цветовые стимулы не подравнивались по субъективной яркости.

Схема экспериментов и процедура выявления перцептивных пространств стимулов, различающихся по спектральному составу и по яркости, была аналогичной, как и в двух предыдущих сериях.

6.1. Эксперименты на карпах

В результате обработки результатов цветовых дифференцировок десяти стимулов, различающихся по цветовому тону и яркости, у двух карпов выделено по четыре значимых фактора, составляющих базис их перцептивного пространства. Вклад в общую дисперсию четырех выделенных факторов составлял 75 и 76%.

В проекции на плоскость X_1X_2 (рис. 7, А) точки, соответствующие стимулам, располагаются в соответствии с кругом Ньютона. Так, длинноволновые стимулы (624 и 596 нм) и средневолновые (538 нм) стимулы располагаются на противоположных концах оси X_1 . Стимулы, образованные смешением длинно- и средневолновых (564 и 572 нм) и коротковолновые (479, 483 и 491 нм) располагаются на противоположных концах оси X_2 , ортогональной оси X_1 . Таким образом, первые два фактора можно интерпретировать как цветооппонентные красно-зеленый и желто-синий механизмы. В проекции на плоскость, образованную двумя цветооппонентными факторами, углы радиус-векторов стимульных точек монотонно связаны с цветовым тоном стимулов и могут рассматриваться как мера воспринимаемых хроматических свойств.

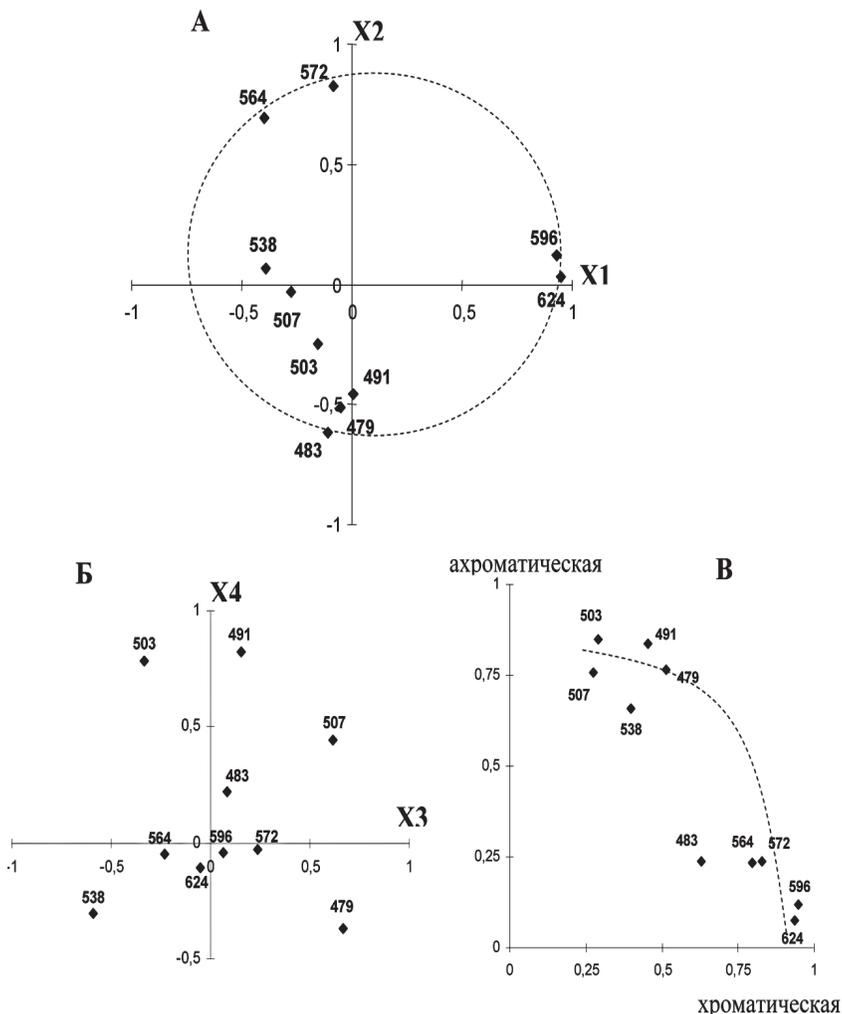


Рис. 7. Проекция стимульных точек на различные плоскости четырехмерного цветового пространства карпов. А — плоскость, образованная цветоопponentными осями; Б — плоскость, образованная ахроматическими осями; В — плоскость, образованная обобщенной хроматической и обобщенной ахроматической осями. Цветовые стимулы обозначены эквивалентными длинами волн, которые рассчитаны с учетом спектральной чувствительности колбочковых пигментов семейства карповых (Harosi, 1976)

Яркость цветовых стимулов оценивали по результатам специальных экспериментов, используемых для подравнивания цветовых стимулов по их эффективности, в серии по дифференцировкам равноярких стимулов. Эффективность стимулов определяется их физической яркостью, а также чувствительностью карпов к определенному диапазону излучений, со-

ставляющих данный стимул. В соответствии с такой оценкой яркостной составляющей цветовых стимулов их эффективность связана с воспринимаемой (субъективной) яркостью. В проекции стимульных точек на плоскость, образованную осями X3 и X4 (рис. 7, Б), наименее эффективный (и, вероятно, субъективно более темный) для карпов стимул 538 нм (показатель эффективности 0.18) располагается на отрицательном полюсе оси X3. В направлении по часовой стрелке эффективность стимулов, расположенных практически на дуге окружности, возрастает до 0.51 для стимула 479 нм, который располагается ближе к положительному полюсу оси X3. Наибольшее значение координаты по оси X4, ортогональной оси X3, имеют стимулы с промежуточной эффективностью — 503 нм (эффективность 0.24) и 491 нм (эффективность 0.33).

Такое расположение стимулов в соответствии с монотонным изменением их субъективной яркости позволяет рассматривать оси X3 и X4 как представляющие соответственно световой и темновой ахроматические каналы. Модель одновременного яркостного контраста (Фомин и др., 1979; Соколов, 1996в) объясняет биполярную конфигурацию световой оси (X3) при одновременном предъявлении УС и ДС. Ось X4 в соответствии с данной моделью представляет темновой механизм. Максимальное значение координат по этой оси имеют стимулы промежуточных значений субъективной яркости.

По нашим результатам, только часть стимулов располагается на данной плоскости в соответствии с показателем эффективности, отражающим субъективную яркость. Остальные пять стимулов проецируются в область начала координат, два из которых (596 и 483 нм) характеризуются высокой эффективностью, а у остальных трех показатель эффективности составляет 0.24—0.51. Можно предположить, что ахроматические механизмы не вносят существенного вклада в различение раздражителей, которые характеризуются пренебрежимо малыми значениями координат по ахроматическим (X3 и X4) осям. По данным К. Неймеер с соавт. (Neumeier et al., 1991), при выработке дифференцировок на темный стимул, когда светлый является дифференцировочным (D-серия, по определению К. Неймеер), золотые рыбки «используют» спектральные различия. Напротив, когда у рыб вырабатывают рефлекс на светлый стимул, а темный является дифференцировочным (L-серия, по определению К. Неймеер), животные «используют» яркостные различия. Такая разная «стратегия» животных может иметь место и в наших исследованиях, поскольку используемые стимулы различаются по яркости. Причем трудность разделения этих «стратегий» увеличивается при использовании в одном опыте сразу девяти ДС, разных по спектральному составу и яркости.

С другой стороны, в проекции на хроматическую плоскость стимулы средне-коротковолновой части спектра 479—538 нм занимают локальную область и характеризуются невысокими значениями хроматических координат по сравнению с остальными стимулами. Можно

предположить, что относительно малые цветовые различия «компенсируются» включением в процесс дифференцировки раздражителей ахроматических механизмов, что выражается в больших различиях между этими стимулами в координатах ахроматических осей. Для различения остальных стимулов оказывается «достаточно» спектральных различий, в связи с чем ахроматические механизмы практически «не вовлекаются» при дифференцировках этих стимулов.

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

Таким образом, оси Х3 и Х4 отражают вклад соответственно яркового и темного каналов, а угол, характеризующий положение цветовой точки на плоскости Х3Х4, соответствует субъективной яркости.

В проекции на плоскость, образованную комбинированными осями $(X1^2+X2^2)^{1/2}$ и $(X3^2+X4^2)^{1/2}$ (т.е. длинами радиус-векторов на плоскостях Х1Х2 и Х3Х4) (рис. 7, В), точки располагаются по дуге в соответствии с насыщенностью с большими значениями координат по обобщенной хроматической оси для насыщенных (в порядке уменьшения 624, 596, 572, 564 и 483 нм) и с большими значениями координат по обобщенной ахроматической оси для ненасыщенных (в порядке уменьшения 503, 507, 479, 491 и 538 нм) стимулов. Наименее насыщенные стимулы 503 и 507 нм характеризуются высокими значениями координат по обобщенной хроматической оси и низкими значениями координат по обобщенной ахроматической оси. У наиболее насыщенных стимулов 596 и 624 нм соотношение данных координат обратное. Смешанные (из первичных цветов) стимулы на данной проекции занимают промежуточное положение. Такая конфигурация стимульных точек на данной плоскости позволяет интерпретировать угол, образованный их радиус-векторами, как насыщенность стимулов. Малые углы соответствуют наиболее насыщенным стимулам, а с уменьшением насыщенности угол увеличивается и достигает максимума для широкополосных стимулов 503 и 507 нм.

6.2. Эксперименты на обезьянах

В данной серии экспериментов по выработке дифференцировок УС и шесть ДС предъявлялись последовательно в случайном порядке (Латанов и др., 1991). Обезьян обучали нажимать рукой на педаль в ответ на предъявление УС. Для поддержания пищевой мотивации УС предъявлялся чаще, чем каждый из шести ДС (33% против 11%). По достижении стадии градиента генерализации, когда частоты реакций на ДС незначительно варьировали в течение нескольких опытов, начинали серию с другим УС.

В результате обработки результатов цветовых дифференцировок семи стимулов, различающихся по цветовому тону и яркости, у трех обезьян выделено по четыре значимых фактора, составляющих базис их перцептивного пространства. Вклад в общую дисперсию четырех выделенных факторов составлял 82—86%.

В проекции на плоскость, образованную осями X1 и X2 (рис. 8, А), точки, соответствующие стимулам, располагаются в соответствии с

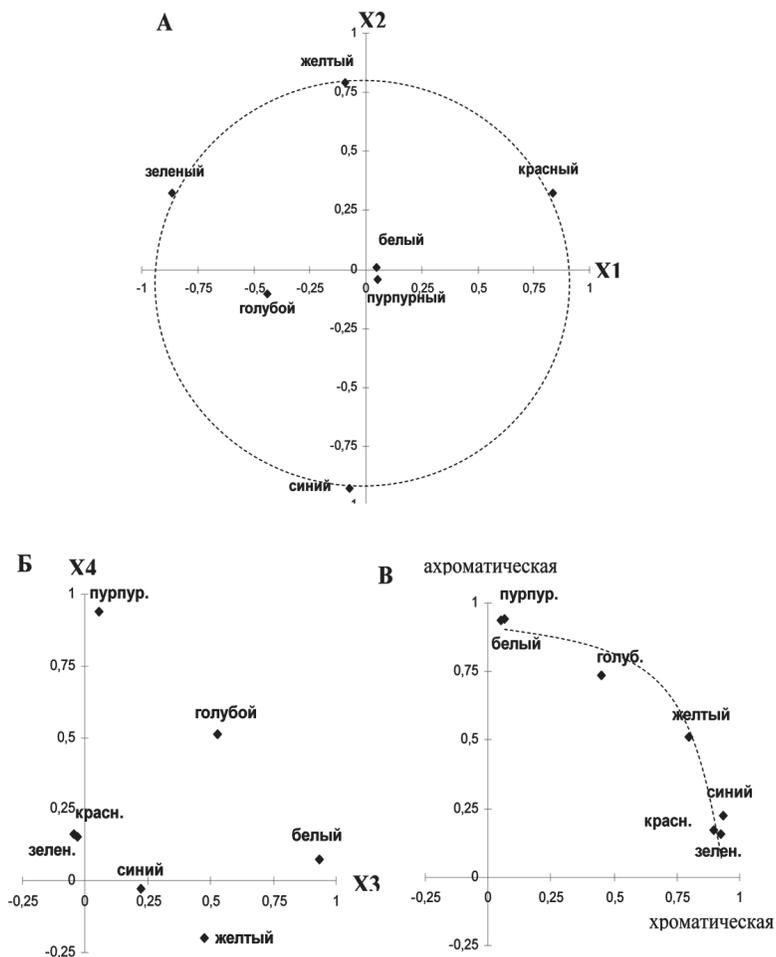


Рис. 8. Проекция стимульных точек на различные плоскости четырехмерного цветового пространства обезьяны: А — на плоскость, образованную цветоопонентными осями; Б — на плоскость, образованную ахроматическими осями; В — на плоскость, образованную обобщенными хроматической и ахроматической осями. Стимулы обозначены в соответствии с международной спецификацией цветов для человека (диаграмма цветности МКО-31) (Джадд, Вышецки, 1978)

кругом Ньютона. Такая конфигурация стимульных точек на плоскости X_1X_2 позволяет интерпретировать первые два фактора как цветоопponentные красно-зеленый и желто-синий каналы, а горизонтальный угол на данной плоскости связан с доминирующей длиной стимулов, которая определяет такую субъективную характеристику стимула, как цветовой тон.

В проекции на плоскость, образованную осями X_3 и X_4 (рис. 8, Б), стимулы, представленные первичными зеленым, красным и синим, а также желтый, проецируются в область начала координат. Можно предположить, что ахроматические механизмы вносят незначительный вклад в различение этих стимулов, поскольку эти стимулы представляют основные цвета и характеризуются большими цветовыми различиями. Из оставшихся трех наиболее темный для обезьян (и для человека) пурпурный (0.076 Вт/м^2) располагается вблизи полюса оси X_4 , тогда как наиболее светлый белый (0.289 Вт/м^2) - вблизи полюса оси X_3 . Голубой стимул (0.093 Вт/м^2) занимает промежуточное положение между белым и пурпурным. Субъективно относительно яркий (по оценкам человека) желтый располагается вблизи наиболее светлого белого. Таким образом, максимальную координату по оси X_3 имеет самый яркий белый, а максимальную координату по оси X_4 — самый темный пурпурный.

Оси X_3 и X_4 по своим характеристикам соответствуют яркостному и темновому каналам соответственно. Расположение стимулов на данной проекции в одном квадранте связано с отсутствием влияния одновременного контраста, который обуславливает появление отрицательной ветви на оси X_3 , выявленной в других экспериментах при одновременном предъявлении дифференцируемых стимулов. Такая конфигурация стимульных точек в осях яркостного и темнового каналов позволяет интерпретировать угол на плоскости X_3X_4 как соответствующий субъективной яркости.

В проекции на плоскость X_1X_2 первичные цветовые стимулы и желтый располагаются ближе к полюсам хроматических осей, а голубой, пурпурный и белый — ближе к началу координат (рис. 8, А). Такое положение стимулов на хроматической плоскости коррелирует со спектральной чистотой, определяемой по диаграмме цветности. Так, спектральная чистота стимулов первой группы составляла $0.75-0.95$, тогда как для стимулов второй группы — $0.12-0.48$. Спектральная чистота цветового стимула определяет такую субъективную характеристику как его насыщенность. По нашим данным, спектральная чистота (и, следовательно, насыщенность) оказалась пропорциональна длине радиус-вектора стимульных точек на хроматической плоскости.

С другой стороны, в проекции на плоскости ахроматических осей X_3X_4 длины радиус-векторов стимульных точек, напротив, обратно пропорциональны спектральной чистоте (и насыщенности) стимулов (рис. 8, Б). Представляя длины радиусов-векторов в плоскостях X_1X_2

и X_3X_4 , вычисленных по формулам $(X_1^2+X_2^2)^{1/2}$ и $(X_3^2+X_4^2)^{1/2}$ соответственно, как обобщенные координаты двух хроматических и двух ахроматических осей, четырехмерное пространство преобразуется в плоскость. Проекция точек на эту плоскость (рис. 8, В) показывает, что стимулы располагаются по дуге в зависимости от насыщенности с большими значениями координат по обобщенной хроматической оси для насыщенных стимулов (красного, синего и зеленого) и с большими значениями координат по обобщенной ахроматической оси для ненасыщенных стимулов — самого яркого белого и самого темного пурпурного. Наименее насыщенные белый и пурпурный характеризуются высоким значением координаты по обобщенной ахроматической оси и низким значением координаты по обобщенной хроматической оси. У насыщенных стимулов соотношение данных координат обратное. Смешанные голубой и желтый стимулы в данной проекции занимают промежуточное положение между крайними значениями спектральной чистоты и соответственно насыщенности. Таким образом, угол, образованный радиус-векторами стимульных точек на этой плоскости, можно интерпретировать как насыщенность стимулов.

6.3. Сферичность четырехмерного пространства цветов разной яркости

Выявленные сенсорные пространства стимулов, различающихся по цветовому тону и спектральному составу, у карпов и обезьян оказались четырехмерными. Вклад в общую дисперсию четырех выделенных факторов составлял 82—86% у обезьян и 75—76% у карпов. Высокие значения вклада четырех факторов в общую дисперсию свидетельствуют о достаточности четырехмерной модели для описания различий цветowych стимулов различной яркости. Длины радиус-векторов стимульных точек в четырехмерном пространстве варьировали незначительно, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициентов вариации их усредненных величин (0.11 и 0.08 у карпов; 0.04—0.06 у обезьян). Малые значения коэффициентов вариации означают, что стимулы в пространстве располагаются в тонком слое на сферической поверхности. Таким образом, четырехмерные цветовые пространства удовлетворяют свойству сферичности.

6.4. Цветовой тон связан с углом на хроматической плоскости четырехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную двумя цветооппонентными факторами, углы радиус-векторов стимульных точек монотонно связаны с доминирующей длиной волны стимулов, определяющей их цветовой тон, и могут рассматриваться как мера воспринимаемых хроматических свойств. Углы радиус-векторов стимульных точек на хроматической плоскости высоко коррелируют с доминирующей длиной волны стимулов:

коэффициенты линейной корреляций между указанными величинами составляли 0.96—0.98 для карпов и 0.95—0.97 для обезьян.

6.5. Субъективная яркость связана с углом на ахроматической плоскости четырехмерного цветового пространства

Углы радиус-векторов стимульных точек на ахроматической плоскости цветового пространства карпов высоко коррелируют с относительной эффективностью стимулов: коэффициенты линейной корреляции между указанными величинами составляли 0.99 и 0.97 для карпов. Коэффициент корреляции между логарифмом яркости стимулов и их положением на ахроматической плоскости (углом радиус-вектора) цветового пространства обезьян, вычисленный суммарно для трех животных, составлял 0.97. Таким образом, углы радиус-векторов стимульных точек на ахроматической плоскости монотонно связаны с яркостными свойствами стимулов и могут рассматриваться как мера воспринимаемой яркости (светлоты).

6.6. Насыщенность кодируется углом, образованным комбинированными хроматическими и ахроматическими осями четырехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную комбинированными хроматическими и ахроматическими осями четырехмерных цветовых пространств карпов и обезьян, точки, представляющие цветовые стимулы, располагаются в соответствии с их насыщенностью. Цветовые стимулы располагаются по дуге в зависимости от насыщенности с большими значениями координат по обобщенной хроматической оси $(X1^2+X2^2)^{1/2}$ для насыщенных стимулов и с большими значениями координат по обобщенной ахроматической оси $(X3^2+X4^2)^{1/2}$ для ненасыщенных стимулов.

Коэффициенты линейной корреляции между величиной угла радиус-векторов стимульных точек на комбинированной плоскости цветового пространства и спектральной чистотой стимулов составляли 0.75—0.82 для карпов и 0.90—0.94 для обезьян. Таким образом, насыщенность цветовых стимулов кодируется также двумя координатами и этому свойству соответствует угол на комбинированной плоскости четырехмерного цветового пространства.

6.7. Частота инструментальных реакций коррелирует со скалярными произведениями между четырехмерными векторами, соответствующими стимулам

Проверка соответствия выявленной конфигурации цветового пространства экспериментальным данным состоит в оценке связи (корреляции) частоты реакции на тот или иной стимул, когда он дифференцируется в различных условиях (в сериях с различными условными

стимулами) с каким-либо параметром, отражающим степень сходства стимулов в четырехмерном цветовом пространстве. Как показали проведенные исследования, частота реакции на ДС стимул монотонно зависит от степени его сходства с УС.

Проверка соответствия модели, объясняющей такой способ выявления базиса перцептивного пространства, состоит в сравнении экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью. С этой целью оценивалась корреляция между частотами инструментальных ответов животных, полученными в эксперименте, со скалярными произведениями между четырехмерными (по числу осей пространства) векторами, представляющими стимулы в перцептивных пространствах животных. Коэффициенты линейной корреляции между этими величинами составляли 0.80—0.83 для карпов и 0.84—0.89 для обезьян. Относительно высокая корреляция свидетельствует о том, что скалярные произведения между четырехмерными векторами, представляющие стимулы в перцептивном цветовом пространстве, прямо пропорционально связаны с частотами реакций на ДС в сериях с различными УС. Это свидетельствует об адекватности четырехмерной сферической модели для описания цветовых и яркостных различий. Чем больше скалярное произведение между четырехмерными векторами, представляющими стимулы, тем ближе эти стимулы расположены в пространстве и соответственно тем больше частота «ошибок» на тот из них, который используется как ДС, в то время как другой используется как УС.

7. Заключение

Обобщая результаты, полученные в данной работе, можно утверждать, что в экспериментах по цветовым дифференцировкам вероятность условного ответа на дифференцировочный цвет является мерой его сходства с цветом, используемым в качестве условного раздражителя. Матрица смещения, составленная из вероятностей условных реакций, может рассматриваться как матрица цветового сходства, содержащая информацию о тех нейронных каналах, которые определяют эти сходства. Использование метода факторного анализа позволяет выявить структуру перцептивного пространства животных. Анализ цветовых пространств карпов и обезьян показывает, что они организованы по тому же принципу, что и цветовое пространство человека (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989). Как и цветовое пространство человека, они определяются четырьмя параллельно работающими каналами.

Нейрофизиологическим базисом цветокодирующих каналов можно рассматривать нейроны сетчатки карпов и обезьян, обладающие цветооппонентными свойствами (Daw, 1972). Реакции этих клеток на различные цвета коррелируют с изменениями значений координат цветовых точек на хроматической плоскости X1X2 перцептивных про-

странств животных. Нейроны с такими свойствами обнаружены также и в НКТ обезьян (Valois de et al., 1967).

В классификации корковых нейронов кошки, предложенной Р. Юнгом (Yung, 1973), выделены так называемые В- и D-клетки. В-клетки характеризуются возбуждательной реакцией на включение света и сохраняют реакцию во время действия стимула. Выключение света вызывает у этих клеток сильную тормозную реакцию по сравнению с фоновой активностью. D-нейроны, напротив, возбуждаются при выключении светового пятна и тормозятся при его включении. Реакции этих типов клеток в зрительной коре обладают ярко выраженной реципрокностью по отношению к одному и тому же изменению освещенности, что объясняется почти полным перекрытием рецептивных полей В- и D-клеток. Подобными свойствами характеризуются также и горизонтальные клетки в сетчатке кошек и обезьян (Shapley, Perry, 1986), В работе С.В. Фомина с соавт. (1979) предложена модель, связывающая функции этих клеток с различием яркости локальных стимулов, предъявляемых в условиях одновременного или последовательного контраста, и объясняющая биполярность яркостного канала. Ахроматическое зрение рыб исследовано не так подробно, как у млекопитающих. Однако в некоторых работах (Weiler, Wagner, 1984; Neumeier et al., 1991) показано, что в сетчатке рыб имеются физиологические предпосылки для подразделения зрительной системы на цветовой и ахроматический каналы.

Согласно сферической модели кодирования цвета и яркости, четыре описанных типа нейронов конвергируют на селективных нейронах, которые могут рассматриваться как элементы цветотопической проекции. По данным Р. Ваутин и Б. Дау (Vautin, Dow, 1985), в стриарной коре мозга обезьян описаны нейроны, избирательно возбуждающиеся в узком диапазоне длин волн с максимумами реакций в области 450, 506, 577 и 656 нм. Эти максимумы соответствуют положению в спектре «основных цветов» у человека и обезьяны — «синего» (450 нм), «зеленого» (506 нм), «желтого» (577 нм) и «красного» (656 нм). Существование перечисленных типов нейронов в нервной системе рыб и приматов позволяет связать эти клетки в специализированную нейронную сеть, кодирующую различия стимулов по цветовому тону и яркости.

Совпадение стимульных переменных, определяющих различия по яркости и по цвету и выявленных как по показателям инструментального поведения у животных, так и по прямым оценкам у испытуемого человека, свидетельствует о применимости подхода, используемого в данной работе, для исследования различных аспектов зрения методом инструментальных дифференцировок. Принципиальное совпадение пространств яркости и цвета у человека и животных дает возможность использовать частоты инструментальных реакций при выработке дифференцировок как меру межстимульных различий. Таким образом, методические подходы и алгоритмы, традиционно используемые в

психофизике для определения базиса сенсорных пространств, применимы для исследования механизмов восприятия у животных при использовании в качестве меры стимульных различий показателей условнорефлекторных реакций.

Стимульные переменные, выявляемые методом многомерного анализа и составляющие базис цветовых перцептивных пространств человека и животных, по своим свойствам соответствуют ответам цветокодирующих нейронов различных уровней зрительной системы. Это свидетельствует о том, что сферическая модель воспроизводит свойства цветооппонентных нейронов, кодирующих спектральные различия, а также световых (ON-) и темновых (OFF-) нейронов, кодирующих яркостные различия. Такие количественные соответствия (высокая корреляция между физическими свойствами стимулов и их свойствами, вычисленными по модели) выгодно отличают сферическую модель от большого числа моделей цветового зрения. Векторный принцип преобразования информации в концептуальной рефлекторной дуге (Сokolov, 1995, 1996а), лежащий в основе алгоритмов и приемов для выявления перцептивных пространств по частотам условнорефлекторных реакций, согласуется с классическими представлениями о градиенте генерализации, развиваемые в Павловской школе. Явление градиента генерализации объясняется представлениями о векторном кодировании сигнала, когда условный раздражитель вызывает вектор возбуждения, представляющий собой одновременное возбуждение некоторого множества детекторов, «настроенных» на различные диапазоны изменения какого-либо стимульного признака, но имеющих перекрывающиеся селективные характеристики. Центральным звеном сферической модели являются такие функциональные элементы, как детекторы, однозначно кодирующие набор первичных признаков, и командные нейроны, запускающие фиксированный набор двигательных программ условнорефлекторную реакцию. С позиций сферической модели процесс интеграции сенсорной и исполнительной частями рефлекторной дуги описывается в терминах векторных операций.

Изменение угла между вектором возбуждения детекторов и вектором связи командного нейрона с набором детекторов выражается в вариациях величины условнорефлекторных реакций, выраженных через их частоту. Эти вариации определяются степенью сходства между УС и ДС.

Существенной особенностью сферической модели является ее универсальность для описания либо цветовых, либо яркостных стимульных различий, а также в случае, когда раздражители отличаются и по цвету и по яркости. В последнем случае перцептивное пространство представляет собой четырехмерную сферу, включающую как цветовые, так и яркостные оси. При устранении различия по какому-либо одному стимульному свойству четырехмерное пространство редуцируется до

частных случаев. Трехмерное пространство субъективно равноярких цветовых стимулов и двумерное пространство яркости являются частными случаями общего четырехмерного цветового пространства.

Методологические подходы и методы анализа, использованные в данной работе, открывают перспективы для исследования процессов преобразования сенсорной информации как в других каналах зрительной системы (формы, ориентации и т.п.), так и в других анализаторах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Джадд Д., Вышецки Г.* Цвет в науке и технике. М., 1978.
- Глезер В.Д., Дудкин К.Н., Куперман А.М. и др.* Зрительное опознание и его нейрофизиологические механизмы. Л., 1975.
- Евтихин Д.В., Латанов А.В., Соколов Е.Н.* Перцептивное пространство яркости у карпа (*Carpio Cyprinus L.*) // Журн. ВНД. 1995. Т. 45. № 5. С. 964—975.
- Евтихин Д.В., Латанов А.В., Соколов Е.Н.* Перцептивное пространство яркости у обезьяны (*Macaque rhesus*) // Журн. ВНД. 1997. Т. 47. № 1. С. 98—108.
- Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Черноризов А.М.* Психофизиология цветового зрения. М., 1989.
- Кулаичев А.П.* Методы и средства анализа данных в среде Windows: Stadia 6.0. М., 1996.
- Латанов А.В., Леонова А.Ю., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н.* Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. ВНД. 1997. Т. 47. № 2. С. 308—320.
- Латанов А.В., Полянский В.Б., Соколов Е.Н.* Четырехмерное сферическое цветовое пространство обезьяны // Журн. ВНД. 1991. Т. 41. № 4. С. 636—646.
- Леонова А.Ю., Латанов А.В., Полянский В.Б., Соколов Е.Н.* Перцептивное цветовое пространство карпа (*Carpio Cyprinus L.*) // Журн. ВНД. 1994. Т. 44. № 6. С. 1059—1069.
- Праздников Н.В.* Пищевые двигательные рефлексы и условный тормоз у рыб // Труды ин-та физиологии им. И.П. Павлова. 1953. Т. 2. С. 370—384.
- Соколов Е.Н.* Нейронные механизмы памяти и обучения. М., 1981.
- Соколов Е.Н.* Принцип векторного кодирования в нервной системе // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 3—13.
- Соколов Е.Н.* Векторное кодирование и нейронные карты // Журн. ВНД. 1996а. Т. 46. № 1. С. 7—14.
- Соколов Е.Н.* Проблема гештальта в нейробиологии // Журн. ВНД. 1996б. Т. 46. № 2. С. 229—240.
- Соколов Е.Н.* Векторная модель одновременного контраста ахроматических стимулов // Журн. ВНД. 1996в. Т. 46. № 3. С. 419—428.
- Соколов Е.Н.* Нейронная сеть, имитирующая одновременный контраст равноярких цветов // Журн. ВНД. 1996г. Т. 46. № 6. С. 979—988.
- Соколов Е.Н., Вайтквявичус Г.Г.* Нейроинтеллект. От нейрона к компьютеру. М., 1989.
- Соколов Е.Н., Измайлов Ч.А.* Цветовое зрение. М., 1984.
- Фомин С.В., Соколов Е.Н., Вайтквявичус Г.Г.* Искусственные органы чувств. Проблемы моделирования сенсорных систем. М., 1979.
- Anstis S.M., Cavanagh P.* A minimum motion technique for judging equiluminance // Color vision: Physiology and psychophysics / Ed. by J.D. Mollon, L.T. Sharpe. L., 1983. P. 156—166.

- Daw N.W.* Color-coded cells in goldfish, cat and rhesus monkey // Invest. Ophthalmol. 1972. Vol. 11. P. 411—417.
- Derefeld G.* Color appearance systems // Vision and visual dysfunction: In 17 vol. Vol. 6: The perception of color / Ed. by P. Gouras. N.Y., 1991. P. 218—261.
- Harosi F.I.* Spectral relations of cone photopigments in goldfish // J. Gen. Physiol. 1976. Vol. 68. P. 65—80.
- Heggelund P.* Simultaneous luminance contrast with chromatic colors // Vision Res. 1993. Vol. 33. P. 1709—1722.
- Jacobs G.H.* The distribution and nature of color vision among the mammals // Biol. Rev. 1993. Vol. 68. P. 413—471.
- Logothetis N.K., Charles E.R.* The minimum motion technique applied to determine isoluminance in psychophysical experiments with monkeys // Vision Res. 1990. Vol. 30. P. 829—838.
- Neumeyer C., Wietsma J.J., Spekrijse H.* Separate processing of “color” and “brightness” in goldfish // Vision Res. 1991. Vol. 31. P. 537—549.
- Shapley R., Perry V.H.* Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles // Trends Neurosci. 1986. Vol. 9. P. 229—235.
- Weiler R., Wagner H.-J.* Light dependent change of cone-horizontal interactions in carp retina // Brain Res. 1984. Vol. 298. P. 1—9.
- Valois de R.L., Abramov I., Mead W.R.* Single cell analysis of wavelength discrimination at the lateral geniculate nucleus in the macaque // J. Neurophysiol. 1967. Vol. 30. P. 415—433.
- Vautin R.G., Dow B.M.* Color cell groups in foveal striate cortex of the behaving macaque // J. Neurophysiol. 1985. Vol. 54. P. 273—292.
- Yager D.* Behavioral measures and theoretical analysis of spectral sensitivity and spectral saturation in the goldfish, *Carassius auratus* // Vision Res. 1967. Vol. 7. P. 707—727.
- Yung R.* Visual perception and neurophysiology // Handbook of sensory physiology. Vol. VII/3: Central visual information. Part A / Ed. by R. Yung. N.Y.; L., 1973. P. 3—152.